



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Estructura de los ensamblajes de mamíferos medianos y grandes en sitios con diferente nivel de perturbación antropogénica dentro y entre los Parques Nacionales La Malinche e Iztaccíhuatl-Popocatepetl, México.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Zuñy Jeye Pérez Carreto

Directora

Dra. Itzel Arias Del Razo

Tlaxcala, Tlax.

Octubre, 2023



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Posgrado en Ciencias Biológicas

Estructura de los ensamblajes de mamíferos medianos y grandes en sitios con diferente nivel de perturbación antropogénica dentro y entre los Parques Nacionales La Malinche e Iztaccíhuatl-Popocatepetl, México.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

Zuñy Jeye Pérez Carreto

Comité Tutorial

Dra. Itzel Arias Del Razo

Dra. Bárbara Cruz Salazar

Dr. Juan Pablo Esparza Carlos

Dr. José Victor Peralta Moctezuma

Tlaxcala, Tlax.

Octubre, 2023

Hoja de financiamiento

El presente trabajo se desarrolló dentro del programa de la Maestría en Ciencias Biológicas (MCB) del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta (CTBC) de la Universidad Autónoma de Tlaxcala (UATx), que se encuentra registrada en el Sistema Nacional de Posgrados (SNP) y cuenta con el nivel de Competencias Internacionales. Se contó con el apoyo de becas nacionales de posgrado del Consejo Nacional de Humanidades, Ciencia y Tecnologías (CONAHCYT) número de CVU 1106181.

Esta tesis fue financiada por el Fondo Sectorial de Investigación SRE-CONACYT (S0016/SRE 2016-1) y forma parte del proyecto “Análisis de la conectividad funcional entre los Parques Nacionales La Malinche e Iztaccíhuatl-Popocatepetl e identificación de áreas prioritarias para la conservación” (CAR No. 286794).

Oficio de autorización



Universidad Autónoma de Tlaxcala
Centro Tlaxcala Biología de la Conducta (CTBC)
Maestría en Ciencias Biológicas
Proceso: Posgrado CTBC
Registro: Carta Autorización de Impresión de Tesis

Código: 503-RGE-26
Revisión: 03

COORDINACIÓN MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA P R E S E N T E

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del proyecto de tesis que **Zuñy Jeye Pérez Carreto** realiza para la obtención del grado de **Maestra en Ciencias Biológicas**, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es **“Estructura de los ensamblajes de mamíferos medianos y grandes en sitios con diferente nivel de perturbación antropogénica dentro y entre los Parques Nacionales La Malinche e Iztaccíhuatl-Popocatepetl, México”**.

Sin otro particular, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E
TLAXCALA, TLAX., A 02 DE OCTUBRE DEL 2023



DRA. BÁRBARA CRUZ SALAZAR



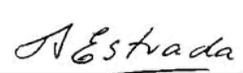
DRA. ITZEL ARIAS DEL RAZO



DR. JUAN PABLO ESPARZA CARLOS



DR. JOSÉ VÍCTOR PERALTA MOCTEZUMA



DR. ARTURO ESTRADA TORRES

Oficio de autorización del comité de bioética



CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
Coordinación de la División de Ciencias Biológicas
Secretaría de Investigación Científica y Posgrado

Asunto: Análisis de similitud de tesis

COMITÉ ACADÉMICO POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS PRESENTE

Sirva este medio para describir el proceso de revisión de la tesis realizada por la estudiante **Zuñy Jeye Pérez Carreto** titulada “**Estructura de los ensamblajes de mamíferos medianos y grandes en sitios con diferente nivel de perturbación antropogénica dentro y entre los Parques Nacionales La Malinche e Iztaccíhuatl-Popocatepetl, México**” para optar por su grado de **Maestra en Ciencias Biológicas**.

La tesis de **Zuñy Jeye Pérez Carreto** fue revisada por el comité de tesis de la estudiante a lo largo del desarrollo de esta, sin embargo, el día 03 de octubre de 2023 la versión final del documento se sometió a un análisis de similitud con el programa Turnitin, LLC 2023. Se analizaron un total de 23.671 palabras y 126.019 caracteres, excluyendo de este análisis las secciones de portada, agradecimientos y bibliografía. Se encontró una similitud general del 10% con cero marcas de alerta. En la inspección manual de las coincidencias de todas las fuentes se encontró que las similitudes corresponden a palabras o frases de uso común, a nombres propios, o a menciones debidamente referenciadas.

Por lo anterior, confirmo que **la estudiante no incurrió en ninguna práctica no deseable** en la escritura de su tesis.

Sin más por el momento, reciban atentos saludos.

A T E N T A M E N T E
“**POR LA CULTURA A LA JUSTICIA SOCIAL**”
TLAXCALA, TLAX. A 03 DE OCTUBRE DE 2023

DRA ITZEL ARIAS DEL RAZO
Directora de tesis



Sistema Institucional de Autogestión de la Calidad Certificado bajo la Norma:
ISO 9001:2015-NMX-CC-9001-IMNC-2015

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Tlaxcala y al Centro Tlaxcala Biología de la Conducta por el apoyo brindado para continuar con mi formación académica.

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) por el otorgamiento de la beca (CVU 1106181), al Fondo Sectorial de Investigación SRE-CONACYT (S0016/SRE 2016-1) por el financiamiento para la compra del equipo necesario y el trabajo de campo. Esta tesis forma parte del proyecto “Análisis de la conectividad funcional entre los Parques Nacionales La Malinche e Iztaccíhuatl-Popocatepetl, e identificación de áreas prioritarias para la conservación” (CAR No. 286794). A SEMARNAT y CONANP y por el permiso otorgado (SGPA/DGVS/07931/21).

A mi directora de tesis Dra. Itzel Arias Del Razo y a los miembros del comité tutorial y del jurado Dra. Bárbara Cruz Salazar, Dr. Juan Pablo Esparza Carlos, Dr. José Victor Peralta Moctezuma y Dr. Arturo Estrada Torres, por el apoyo, tiempo, comentarios y sugerencias que ayudaron a enriquecer este proyecto.

Agradecimientos a título personal

A mi directora, Dra. Itzel Arias Del Razo, gracias por darme la oportunidad de trabajar bajo su dirección, por apoyarme durante todo este tiempo, por el conocimiento, enseñanzas y colaboración que permitieron desarrollar este proyecto. Gracias por la confianza, consejos, paciencia, dedicación, conocimiento y entusiasmo por la ciencia compartido.

Al Dr. Juan Pablo Esparza Carlos, Dr. Alejandro Arias Del Razo, M. en G. Lenin Ríos Figueroa, M. en C. María Chanel Juárez Ramírez, M. en C. Omar Ramírez Icaza, M. en C. Adua Sofía Olvera Ávila, Biól. Salma Andrea López Parraguirre, Biól. Lucía Valdés Saucedo, Biól. Monserrat Juárez Díaz, Alfredo Moreno Castro, y mi modelo en campo, Zuri, a todos gracias por su apoyo para la colocación y revisión de las cámaras trampa.

A los biólogos Braulio Ricardo Alva y César Flores Huitzil por su ayuda para la medición e identificación de especies vegetales.

A Juventino Ayapantécatl Garza, Martín Luis Pérez Zepeda, José Eleazar López Reyes, Nelly Pérez Díaz, Pedro Lozano, Javier Saldaña, Óscar Contreras León, Eliseo Guzmán, Gabriel Caballero Bobadilla, Claudio Aguilar Hernández y Miguel Acosta por su ayuda durante el trabajo de campo.

A las autoridades de los 16 municipios en los que estuvimos trabajando, a la Secretaría de Medio Ambiente del Estado de Tlaxcala, a la administración y brigada del Parque Nacional La Malinche. A los ejidatarios de la Caridad Cuaxonacayo, Hueyotlipan, El Carmen Las Carrozas, Moxolahuac, San José Nanacamilpa, San Rafael Ixtapalucan y a los propietarios de Molino de Los Reyes, Hacienda de Tepalca, Hacienda la Providencia, Parque de Aventura y Camping Tandi-Chala, Herencia del Magueyal, Parque Ecoturístico Piedra Canteada, Villas del Bosque Santa Clara, Bosques Vista Hermosa, Santuario de la Luciérnaga Paraje El Madroño, El Encanto de la Luciérnaga y El Nido de las Luciérnagas "Rancho El Ciprés", gracias por el apoyo brindado para poder colocar las cámaras trampa en sus predios.

A mis profesores de la maestría en Ciencias Biológicas y de cursos externos por transmitirme los conocimientos necesarios para hoy poder estar aquí.

A mis compañeros de la maestría y del Laboratorio de Ecología y Conservación de Mamíferos, quienes me ayudaron en diferentes momentos y me acompañaron en esta etapa de mi vida.

A mis colegas y amigos, Chanel Juárez, Juan Díaz, Omar Icaza, Alejandro Flores y Gabriela Vargas, por su amistad y los momentos compartidos durante la maestría.

A mi mejor amiga de toda la vida, Melissa Tapia, por siempre estar a mi lado en las buenas y en las malas y apoyarme de manera incondicional.

A mi mejor amiga de la universidad, Jocelyn Meneses, por enseñarme lo bonito de Tlaxcala y estar en todo momento conmigo. Por supuesto, muchas gracias a mi team, Jocelyn Meneses, Estefanía Grande y Marley Duerst, por su apoyo, cariño, amistad y compartir tantos momentos felices.

A la familia Meneses Padilla, mi familia tlaxcalteca, a mis tíos Araceli y Óscar por el apoyo brindado para y durante mi estancia en Tlaxcala. A mi tío René y mi primo Óscar por el apoyo con los traslados de una ciudad a otra. A la familia Tapia Trujillo por estar al pendiente, aconsejarme y brindarme su cariño. A la teacher Pamela Amado, por las pláticas, enseñanzas y gran amistad.

A todas las personas que directa o indirectamente fueron partícipes en el desarrollo de esta tesis. A los familiares y amigos que se interesaron y estuvieron al pendiente de mis avances, así como los que han estado detrás de mí, dándome ánimos y apoyo durante todo este tiempo. Algunas de esas personas están aquí conmigo y otras en mis recuerdos y en el corazón. A todos los que seguramente no nombré, pero que de alguna manera formaron parte de este proceso.

Por último y no menos importante, muchísimas gracias a mis padres, Angélica Carreto Hernández y José Luis Pérez y Pérez, por siempre apoyarme incondicionalmente para cumplir mis objetivos personales y académicos, por siempre alentarme a seguir mis metas y no rendirme, por su amor y por creer en mí, gracias a ustedes he logrado llegar hasta aquí.

Dedicatoria

A mi familia,
Angélica, José Luis y
mi hermana Alejandra,
que hoy ya no está conmigo,
pero siempre está en mi corazón.
Les dedico esta tesis porque ustedes
me inspiran a seguir adelante,
los quiero mucho.

A mi abuelito Beto e Iris Padilla,
quienes, aunque no están físicamente
presentes, sé que estarían orgullosos de mí.
Este logro es en su honor, los extraño mucho.

Resumen

La estacionalidad y la perturbación antropogénica tienen un papel importante en la estructura de los ensamblajes de especies, al generar cambios en los ecosistemas que influyen en la disponibilidad de recursos. Por esto, conocer cuántas y cuáles especies persisten en sitios con diferente nivel de perturbación es de gran importancia, tanto en el aspecto ecológico como en el de conservación. En este estudio se analizó la estructura de los ensamblajes de mamíferos medianos y grandes en sitios con diferente nivel de perturbación, considerando la estacionalidad y dos escalas espaciales distintas, en la región intermedia entre los Parques Nacionales La Malinche e Iztaccíhuatl-Popocatepetl (PN-MIP).

A escala de paisaje, se esperaba que la temporada de lluvias y el nivel intermedio de perturbación antropogénica favorecieran la diversidad (qD), debido al aumento en la disponibilidad de recursos y la disminución de la competencia. En cambio, a escala de microhábitat, se esperaba que indicadores de sitios altamente perturbados, como estructura abierta de la vegetación y mayor abundancia de humanos y especies exóticas, afectaran negativamente la diversidad (qD). El muestreo se llevó a cabo en las temporadas de lluvias (mayo – octubre 2022) y secas (enero - abril 2022 y noviembre 2022 -febrero 2023), y a dos escalas de estudio (i.e paisaje y microhábitat). A lo largo de la zona intermedia entre los PN-MIP se establecieron seis polígonos de muestreo ($\approx 13 \text{ km}^2$) y se determinó su nivel de perturbación (alta, media y baja) utilizando el mapa de integridad ecosistémica. En cada polígono (escala de paisaje) se colocaron de manera sistemática aleatoria once cámaras trampa (escala de microhábitat), para obtener el índice de abundancia relativa (IAR) de mamíferos con un peso mayor a 100 gr y se determinaron variables indicadoras de perturbación antropogénica: IAR de personas y especies exóticas (vacas, cabras, perros y gatos), y variables de la estructura del estrato arbóreo y arbustivo.

A escala de paisaje y por temporada, la completitud del inventario se estimó mediante la cobertura de la muestra, mientras que la diversidad se comparó utilizando los números de Hill (0D , 1D y 2D) y los intervalos de confianza al 95% (IC 95%), por último, la dominancia se determinó con curvas de rango-abundancia. A escala de microhábitat, se estimó la diversidad utilizando los números de Hill (0D , 1D y 2D) y se realizaron análisis de inferencia multimodelos para determinar si las variables indicadoras de perturbación antropogénica tenían una relación

con los valores de diversidad (qD). En total se obtuvieron 14,211 registros independientes, con un esfuerzo de muestreo de 22,668 noches/trampa. La cobertura de la muestra en los seis polígonos osciló entre 0.99 y 1. En total se registraron 14 especies de mamíferos silvestres medianos y grandes. A escala de paisaje y en ambas temporadas, la riqueza (0D) y los órdenes de diversidad uno y dos (1D y 2D) fueron mayores en el polígono cuatro (Pol4_Espa) que presentó perturbación alta (baja integridad ecosistémica) y que difirió de aquellos con perturbación intermedia (integridad ecosistémica media) y baja (alta integridad ecosistémica). No hubo diferencias significativas en la diversidad (qD) entre temporadas, pero hubo especies que solo se detectaron en una sola temporada (ej. *Mephitis macroura* en el Pol4_Espa se presentó únicamente en secas). *Sylvilagus sp.*, *Sciurus sp.*, *Canis latrans*, *Bassariscus astutus* y *Procyon lotor* fueron las especies dominantes en la temporada de lluvias, mientras que en la temporada de secas fueron *Sylvilagus sp.*, *Sciurus sp.* y *Bassariscus astutus*. En las dos temporadas y a escala de microhábitat, el IARalt de perros tuvo una relación positiva con los tres valores de diversidad (0D , 1D y 2D). En el área de estudio destacaron los carnívoros medianos de hábitos generalistas, a escala de paisaje la estacionalidad no fue un factor limitante de la diversidad y los valores más altos de diversidad se obtuvieron en un polígono con alto nivel de perturbación antropogénica, sin embargo, en cinco polígonos se tuvieron especies exclusivas. Además, los microhábitats con mayor diversidad albergan una alta abundancia relativa de perros, que podrían ser una amenaza, así como la caza no regulada.

Palabras clave: riqueza, composición, diversidad, abundancia, dominancia, números de Hill, estacionalidad, especies exóticas, Tlaxcala, Áreas Naturales Protegidas.

Glosario de términos

Abundancia. Medida del aporte que tiene cada especie en la comunidad, puede ser representada como un valor discreto (número de individuos por especie) o valores continuos (biomasa, densidad; Magurran 2004).

Abundancia relativa. Proporción de individuos de una especie con respecto a la abundancia de todas las especies de la comunidad o ensamblaje (Magurran y Henderson 2011).

ANP. Área(s) Natural(es) Protegida(s).

Composición. Identidad de las diferentes especies que componen la riqueza específica (Cultid-Medina y Escobar 2019).

Diversidad. Propiedad emergente de los niveles de organización biológica que está determinada por la riqueza, abundancia y composición (Cultid-Medina y Escobar 2019).

Ensamblaje. Grupo de organismos que están relacionados filogenéticamente y se encuentran en un mismo espacio y tiempo (Fauth y cols. 1996).

FVT. Faja Volcánica Transmexicana.

IAR. Índice de Abundancia Relativa (Mandujano y Pérez-Solano 2019).

IE. Integridad ecosistémica o ecológica, capacidad de los sistemas naturales para mantener procesos ecológicos, auto-organizados y estables (Karr 1990).

Matriz. Uso de suelo o tipo de vegetación más abundante en el paisaje y que está conectado (Clark 2010).

MZMVM. Megalópolis de la Zona Metropolitana del Valle de México.

Perturbación. Evento, natural o antropogénico que altera la estructura de un ecosistema, comunidad o población y cambia la disponibilidad de recursos o el entorno físico (Pickett y White 1985).

PN. Parque(s) Nacional(es).

PN-MIP. Parques Nacionales La Malinche e Iztaccíhuatl –Popocatépetl.

PNIP. Parque Nacional Iztaccíhuatl-Popocatépetl.

PNLM. Parque Nacional La Malinche.

Riqueza específica o de especies. Número de especies presentes en una escala o muestra determinada (Magurran 2004).

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	5
Limitantes ecológicas: condiciones ambientales y perturbación antropogénica.	5
Variables indicadoras de perturbación antropogénica	8
Mastofauna de la zona de estudio	12
Análisis de la diversidad	15
Fototrampeo	17
JUSTIFICACIÓN	20
HIPÓTESIS Y PREDICCIONES	21
OBJETIVOS	22
METODOLOGÍA	23
Área de estudio	23
Muestreo	25
Caracterización de las escalas espaciales	26
Análisis de datos	30
RESULTADOS	34
Escala de paisaje y entre temporadas	37
Escala de microhábitat y entre temporadas	44
DISCUSIÓN	49
CONCLUSIONES	63
PERSPECTIVAS	64
REFERENCIAS	66
ANEXOS	88
Anexo 1. Tolerancia a la perturbación de mamíferos medianos y grandes con base en sus preferencias de hábitat (Ceballos 2014).	88

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1. Localización geográfica del área de estudio (Fuentes: División política estatal. INEGI 2021a; Provincias biogeográficas mexicanas. CONABIO 1997; Áreas Naturales Protegidas Federales. CONANP 2022).....	23
Fig. 2. Localización de los remanentes de vegetación natural en el área de estudio y el estado de Tlaxcala. (Fuentes: Uso de suelo y vegetación. CONABIO 2019b; División política estatal. INEGI 2021a; Continuo de elevaciones mexicano. INEGI 2017; Áreas Naturales Protegidas Federales. CONANP 2022).....	24
Fig. 3. Localización de los polígonos y estaciones de muestreo dentro y entre los PNMIP. De derecha a izquierda: Pol1_PNLM, Pol2_Tlax, Pol3_Hueyo, Pol4_Espa, Pol5_Nana y Pol6_PNIP (Fuentes: Áreas Naturales Protegidas Federales. CONANP 2022; Riqueza potencial multitaxonómica. Pérez-Carreto 2020).	25
Fig. 4. Categorías de integridad ecosistémica dentro de cada uno de los polígonos de muestreo ubicados dentro y entre los PNMIP. De derecha a izquierda: Pol1_PNLM, Pol2_Tlax, Pol3_Hueyo, Pol4_Espa, Pol5_Nana y Pol6_PNIP (Fuente: Índice de Integridad Ecosistémica. CONABIO 2019c).	28
Fig. 5. Cobertura de la muestra basada en rarefacción con intrapolación (línea continua) / extrapolación (línea punteada). A. Temporada de lluvias. B. Temporada de secas. En azul claro Pol6_PNIP, en verde Pol5_Nana, en anaranjado Pol1_PNLM, en azul oscuro Pol2_Tlax, en morado Pol4_Espa y en rosa Pol3_Hueyo.	35
Fig. 6. Patrones observados de la diversidad de mamíferos medianos y grandes (^q D) e intervalos de confianza al 95% para los seis polígonos durante la temporada de lluvias. El círculo refiere a la riqueza de especies (⁰ D), el triángulo a la diversidad de orden uno (¹ D), y el cuadrado a la diversidad de orden dos (² D). Los polígonos están ordenados de menor a mayor nivel de perturbación antropogénica.	38
Fig. 7. Patrones observados de la diversidad de mamíferos medianos y grandes (^q D) e intervalos de confianza al 95% para los seis polígonos durante la temporada de secas. El círculo refiere a la riqueza de especies (⁰ D), el triángulo a la diversidad de orden uno (¹ D), y el cuadrado a la diversidad de orden dos (² D). Los polígonos están ordenados de menor a mayor nivel de perturbación antropogénica.	39
Fig. 8. Curvas de rango-abundancia de mamíferos medianos y grandes para los seis polígonos durante la temporada de lluvias. El círculo negro refiere a las especies detectadas y el rojo a las no detectadas.	43
Fig. 9. Curvas de rango-abundancia de mamíferos medianos y grandes para los seis polígonos durante la temporada de secas. El círculo negro refiere a las especies detectadas y el rojo a las no detectadas.	44
Fig. 10. Correlogramas. A. Temporada de lluvias. B. Temporada de secas. Eje X, unidades de distancia; eje Y, índice de Moran; línea negra, modelo estimado; área gris, intervalo de confianza.	45
Fig. 11. Gráficas de los mejores modelos en la temporada de lluvias. A. Riqueza de especies (⁰ D). B. Diversidad de orden uno (¹ D). C. Diversidad de orden dos (² D).	47
Fig. 12. Gráficas de los mejores modelos en la temporada de secas. A. Riqueza de especies (⁰ D). B. Diversidad de orden uno (¹ D). C. Diversidad de orden dos (² D).	48
Fig. 13. Evidencia fotográfica de cazadores con sus perros en el área de estudio.....	56

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Municipios incluidos y características ambientales de los polígonos de muestreo. Se muestran tres niveles de riqueza potencial, B, bajo (0-4 especies); M, medio (5-13) y A, alto (14-22); tres niveles de perturbación antropogénica, B, bajo (0.63-1 IE); M, medio (0.40-0.62) y A, alto (0-0.39). Fuentes: División política municipal (INEGI 2018); Uso de suelo y vegetación (CONABIO 2019b); Uso de suelo y vegetación serie VII (INEGI 2021b); Riqueza potencial multitaxonómica (Pérez-Carreto 2020); Integridad Ecosistémica (CONABIO 2019c); Datos geográficos de las tierras de uso común (RAN 2019).	27
Tabla 2. Promedio de IE y nivel de perturbación antropogénica por polígono.....	28
Tabla 3. Esfuerzo de muestreo y número de registros fotográficos independientes a escala de paisaje y por temporada.....	34
Tabla 4. Valores de cobertura de la muestra a escala de paisaje y por temporada.....	35
Tabla 5. Especies silvestres de mamíferos medianos y grandes registradas en los polígonos de muestreo ubicados dentro y entre los PNMIP. Punto negro indica la presencia de la especie. 36	
Tabla 6. Valores observados (Obs.) ± intervalo de confianza (IC) de los tres órdenes de diversidad (q=0,1,2) durante la temporada de lluvias por polígono. Li, límite inferior; Ls, límite superior.....	37
Tabla 7. Valores observados (Obs.) ± intervalo de confianza (IC) de los tres órdenes de diversidad (q=0,1,2) durante la temporada de secas por polígono. Li, límite inferior; Ls, límite superior.....	39
Tabla 8. Especies de mamíferos medianos y grandes registradas en los polígonos con bajo nivel de perturbación. Punto negro indica la presencia de la especie. IARalt Prom., promedio del índice de abundancia relativo alternativo.....	40
Tabla 9. Especies de mamíferos medianos y grandes registradas en los polígonos con nivel medio de perturbación. Circulo negro indica la presencia de la especie. IARalt Prom., promedio del índice de abundancia relativo alternativo.....	41
Tabla 10. Especies de mamíferos medianos y grandes registradas en los polígonos con alto nivel de perturbación. Circulo negro indica la presencia de la especie. IARalt Prom., promedio del índice de abundancia relativo alternativo.....	42
Tabla 11. Valores de Factor de Inflación de la Varianza (VIF) de las variables a escala de microhábitat consideradas en los modelos para la temporada de lluvias y secas.	44
Tabla 12. Promedio del índice de abundancia relativa alternativo (IARalt) de humanos y especies exóticas por polígono y por temporada.....	45
Tabla 13. Parámetros de los modelos para la relación entre los valores de diversidad (^q D) a escala de microhábitat y las variables indicadoras de perturbación antropogénica en la temporada de lluvias y secas.....	46

INTRODUCCIÓN

La transformación del paisaje se ha relacionado con el aumento de la población humana que lo ha ocupado y modificado, alterando la cobertura vegetal y el uso del suelo para satisfacer sus necesidades (Pickett y White 1985; Battisti y cols. 2016; Ellis y cols. 2021). Estos procesos de transformación antrópica muchas veces afectan la movilidad de las especies, modifican o intensifican las perturbaciones naturales, aumentan la vulnerabilidad del hábitat original e introducen nuevos tipos de perturbación como la cacería, los incendios, la contaminación y la introducción de especies exóticas (Manson y cols. 2009; Pisanty y cols. 2016).

Una perturbación es cualquier acontecimiento que cambia la estructura, disponibilidad de recursos, función y el entorno físico de los ecosistemas en los que los seres vivos realizan sus funciones vitales, actúa tanto a escala temporal como espacial, y promueve la modificación de la densidad y distribución de poblaciones y comunidades ecológicas (Battisti y cols. 2016; Ellis y cols. 2021; Pickett y White 1985). La perturbación puede ser natural, cuando es inducida por organismos nativos, eventos físicos o climáticos (ej. patógenos, fenómenos meteorológicos, desastres naturales, etc.), o antropogénica, si tienen un origen humano (ej. introducción de especies exóticas, desaparición, conversión, fragmentación y deterioro de los ecosistemas naturales; Cole 1994). El efecto de la perturbación a nivel de comunidad ecológica puede generar una reorganización en la distribución de las especies lo que ocasiona nuevos arreglos de especies (Storch y cols. 2021).

En la porción centro-oriente de la Faja Volcánica Transmexicana (FVT) se localiza la Megalópolis de la Zona Metropolitana del Valle de México (MZMVM), conformada por los estados de México, Hidalgo, Morelos, Querétaro, Puebla, Tlaxcala y la Ciudad de México, esta región alberga al 33% de la población total de país (más de 41 millones de personas; INEGI 2020). Dentro de los centros urbanos que la conforman, Querétaro y Puebla-Tlaxcala, son los que han presentado un mayor crecimiento poblacional, 102 y 70%, respectivamente, tan solo en las dos últimas décadas (Alba y cols. 2021). El crecimiento desordenado y desmedido de la megalópolis ha provocado una gran presión sobre los recursos naturales, además de tener una de las tasas más altas de transformación de uso del suelo por las actividades humanas (Reyes-González y Rhodes 2015; Alba 2017).

La MZMVM alberga Áreas Naturales Protegidas (ANP) federales (37), estatales (162), municipales (35) y ejidales (27), así como remanentes de vegetación natural que no cuentan con ninguna categoría de protección (CONABIO 2019b; CONABIO 2020; CONANP 2022). Las ANP abarcan cerca del 21% del territorio de la MZMVM (CONABIO 2020 y CONANP 2022), y a pesar de su importancia biológica y de los bienes y servicios que brindan a la población humana (Arriola-Padilla y cols. 2014; Reyes-González y Rhodes 2015; WWF 2020), no están exentas de las presiones de transformación para ser aprovechadas por los seres humanos (ej. conversión de uso de suelos; Sánchez-Cordero y cols. 2011; Ellis y cols. 2021).

A nivel mundial, cerca del 90% de las ANP se encuentran dentro de una matriz de tierras fragmentadas y dominadas por el ser humano (Brennan y cols. 2021). En México, se ha reportado que, en un alto porcentaje de las ANP el cambio de uso de suelo ha sido más intenso que en sus zonas aledañas (Sánchez-Cordero y cols. 2011). Esto se debe a que, dentro de algunas ANP las comunidades siguen utilizando los recursos naturales y desarrollando actividades económicas, como la ganadería y la agricultura (Bezaury-Creel y cols. 2009), lo cual se debe a los procesos histórico-políticos, socioeconómicos y culturales, que han generado problemas entre las comunidades y el gobierno con respecto a la tenencia de la tierra (Bezaury-Creel y cols. 2009; Sánchez-Cordero y cols. 2011). En consecuencia, esto genera un incremento en la incidencia de amenazas (ej. introducción de especies exóticas, cacería furtiva, deforestación, deterioro y fragmentación del hábitat) que comprometen el objetivo de las ANP, conservar (Sánchez-Cordero y cols. 2011).

Algunos ejemplos de ANP afectadas por los procesos de transformación a causa de las actividades humanas son los Parques Nacionales (PN) La Malinche (PNLM), Iztaccíhuatl-Popocatepetl (PNIP) y Xicohtécatl (PNX). El PNLM se ubica entre los estados de Puebla y Tlaxcala, su elevación va de los 2,000 a los 4,400 m s. n. m., y se estima que el 53% de su área corresponde con tierras agrícolas y pastizales inducidos. En el PNIP localizado entre los estados de México, Puebla y Morelos, las tierras agrícolas y pastizales destinados a la ganadería extensiva abarcan cerca del 18% de su área. Estas últimas categorías de uso de suelo son menores en comparación con las del PNLM, porque el rango de elevación del PNIP va de los 3,000 a los 5,000 m s. n. m., elevaciones que suelen quedar fuera de la frontera agrícola. Por último, en el PNX ubicado en el municipio de Tlaxcala, las zonas urbanas y agrícolas ocupan el

98% del área mientras que el 2% restante es bosque de juníperos (CONANP-GIZ 2018; CONABIO 2019b).

La región intermedia entre estos PN se ubica en el estado de Tlaxcala, que posee una tasa alta de cambio de uso de suelo y uno de los índices de capital natural más bajos del país, es decir, presenta un alto nivel de degradación ambiental (Mora 2017). El paisaje del estado está compuesto por pequeños fragmentos de bosque aislados que están rodeados de zonas agrícolas y urbanas. Los remanentes de bosque templado que aún persisten abarcan el 18% de la superficie estatal y se distribuyen en la Sierra de Tlaxco (6%), PNLN (4%), los lomeríos del centro del estado (4%), el espolón de la Sierra Nevada (3%) y los municipios de Tetla, Cuaxomulco, Tzompantepec y Tocatlán (1%; CONABIO 2019b). Estos fragmentos de bosque con zonas perturbadas, que aún quedan dentro de una región altamente transformada por las actividades humanas, podrían representar hábitat, refugio o corredores biológicos que faciliten la dispersión de diversos grupos taxonómicos, lo que ayudaría a mejorar la conectividad entre los PN.

Entender cómo la perturbación antropogénica afecta a las especies es de gran importancia, tanto en el aspecto ecológico, como en el de conservación. De esta forma, saber cuántas y cuáles especies persisten en ambientes perturbados puede contribuir a su conservación (Bernardo y Melo 2013). Una forma de conocer cómo las perturbaciones naturales o antropogénicas afectan a los ensamblajes de especies, es evaluar cómo varía su estructura en el espacio y tiempo (Halffter y Moreno 2005; Ahumada y cols. 2011; García-Morales y cols. 2011; Battisti y cols. 2016). No obstante, para el análisis de los patrones de diversidad es importante considerar factores que operan a diferentes escalas, ya que estos son dependientes de la escala espacial y temporal (Levin 1992; Rodríguez y Vázquez-Domínguez 2003).

Un ensamblaje de especies es un grupo de organismos que están relacionados filogenéticamente y que convergen espacial y temporalmente (Fauth y cols. 1996). Los ensamblajes se estudian siguiendo el enfoque de ecología de comunidades, y evaluar su estructura implica estimar cómo se distribuye la abundancia total entre las especies presentes, lo que equivale a medir su diversidad, la cual está definida por la relación de tres elementos: la riqueza, abundancia y composición de especies (Cultid-Medina y Escobar 2009). Un ejemplo de ensamblaje son los mamíferos medianos y grandes que se ubican dentro y entre los Parques Nacionales La Malinche (PNLN) e Iztaccíhuatl-Popocatepetl (PNIP).

Considerando que la zona intermedia y adyacente a los Parques Nacionales La Malinche e Iztaccíhuatl-Popocatepetl (PN-MIP) conserva parches de vegetación nativa, además de un alto nivel de degradación ambiental y diferentes niveles de perturbación antropogénica, que impactan la estructura de las comunidades ecológicas. Por ello, resulta imperante generar información, que permita conocer el estado actual de los ensamblajes de mamíferos medianos y grandes considerando la variación anual y dos escalas espaciales. Esta información ayudará a promover su protección y el mantenimiento de los recursos y procesos ecológicos en una zona impactada por las actividades humanas.

ANTECEDENTES

Limitantes ecológicas: condiciones ambientales y perturbación antropogénica.

La teoría de equilibrio de la dinámica de la biodiversidad, se considera un marco general para evaluar el efecto de factores bióticos y abióticos en la diversidad de especies. Esta teoría propone que la capacidad de carga de un sitio determinado para albergar la diversidad de especies (equilibrio de la biodiversidad) es afectada por su origen y tasa extinción, procesos que son modulados por factores limitantes, como el clima, la topografía, la cantidad de recursos disponibles, las variaciones ambientales y las características de los organismos (Storch y Okie 2019).

No obstante, a los factores limitantes se suman las perturbaciones humanas, que afectan la cantidad de recursos disponibles y las tasas de extinción (Storch y cols. 2021). En el caso de los recursos para las especies, puede haber pérdidas por la degradación y pérdida de hábitat, pero también podrían aumentar con actividades que ofrecen nuevas fuentes de alimento, como los campos agrícolas (Ramesh y Downs 2015). Por otro lado, la cacería o el incremento de la variación ambiental derivados de la perturbación pueden aumentar las tasas de extinción, promoviendo cambios en la diversidad, así como en los procesos ecológicos (Storch y cols. 2021).

La variación estacional y la perturbación (natural o antropogénica), pueden generar ambientes heterogéneos que influyen en la disponibilidad de recursos (Sun y cols. 2020), lo que condiciona la coexistencia de las especies, altera los patrones de uso de hábitat y determina la estructura y composición de los ensamblajes (O'Connell 1989). Además, la fauna tiene patrones de actividad estacionales, porque sus requerimientos y comportamientos cambian en respuesta a los cambios de su entorno, es decir, si en un período del año las condiciones no son favorables, los animales se dispersarán hacia otras localidades o regiones, o tratarán de adaptarse y sobrevivir a costa de reducir su adecuación (Visser y Both 2005).

Los mamíferos pueden mostrar diferentes respuestas ante las variaciones estacionales en la disponibilidad de recursos. En lluvias, hay un aumento en la productividad vegetal, que es aprovechada por los herbívoros, que aumentan sus tamaños poblacionales y se convierten en las especies dominantes. Asimismo, al haber disponibilidad de recursos las especies tienen la facilidad de moverse local y regionalmente, lo que les hace expandir sus áreas de actividad y

por ende es más fácil tener un mayor registro de especies en esta temporada (Humphries y cols. 2017). Por otra parte, en secas, cuando se reduce la disponibilidad de recursos, algunas especies, como los venados, tienden a disminuir sus áreas de actividad solo a los sitios dónde encuentran alimento, lo que hace más difícil registrar más especies en esta temporada (Ceballos y Valenzuela-Galván 2010). Ante las diferentes respuestas de las especies a la estacionalidad, es importante realizar monitoreos en diferentes temporadas que ayuden a determinar si hay cambios en los valores de diversidad (0D , 1D y 2D).

Las respuestas de los organismos a la perturbación producen cambios poblacionales, al cambiar atributos como la distribución espacial, la tasa de mortalidad y de reproducción, mientras que, en los ensamblajes de especies, se ven afectadas la abundancia relativa, la composición de especies y la estructura trófica (Beever y cols. 2020). En el caso de los mamíferos, las respuestas a la perturbación son dependientes de la escala, siendo las escalas de microhábitat y de paisaje las más importantes para determinar cambios en la abundancia y diversidad, por lo que es importante considerarlas al evaluar la respuesta de poblaciones y ensamblajes biológicos ante el impacto humano (Vergara y cols. 2014).

Las respuestas de los mamíferos a la perturbación antropogénica varían considerablemente entre especies, debido a factores como sus hábitos alimenticios, requerimientos de hábitat, tamaño corporal y comportamiento (Ordeñana y cols. 2010), características inherentes a cada especie que definen su nivel de tolerancia a la perturbación (Vergara y cols. 2014; ver Anexo 1). Existen mamíferos con comportamientos generalistas y oportunistas, lo que les permite ser más tolerantes a la perturbación antropogénica y aprovechar las nuevas condiciones (ej. disponibilidad de alimento, ausencia de competidores y depredadores). Incluso, las especies con una alta tolerancia a la perturbación antropogénica pueden habitar cerca o dentro de zonas urbanas, además de asociarse a regiones con vegetación natural, por ejemplo, *Bassariscus astutus* Lichtenstein y *Didelphis virginiana* Allen (Crooks 2002; Ordeñana y cols. 2010).

Los mamíferos que tienen una tolerancia media a la perturbación antropogénica pueden estar en sitios perturbados, como cultivos agrícolas, así como en regiones con vegetación natural, como por ejemplo *Canis latrans* Say y *Urocyon cinereoargenteus* Schreber (Ordeñana y cols. 2010). En cambio, los mamíferos de mayor tamaño son particularmente vulnerables y

poco tolerantes a la perturbación antropogénica, debido a que tienen requerimientos de hábitat específicos, grandes áreas de distribución, tasas reproductivas bajas y suelen asociarse con regiones con vegetación natural; algunos ejemplos de mamíferos con baja tolerancia a la perturbación antropogénica son: los perisodáctilos, artiodáctilos y depredadores tope (Crooks 2002; Daily y cols. 2003; Cardillo y cols. 2005; Dirzo y cols. 2014).

En paisajes fragmentados, los depredadores tope son más vulnerables a la extirpación, al igual que sus presas, ya que generalmente son vistos como una amenaza para las personas y el ganado, mientras que sus presas son de interés cinegético (Hoogesteijn y Hoogesteijn 2011; Dirzo y cols. 2014). La disminución y pérdida de depredadores tope, genera cambios en cascada, promoviendo que los tamaños poblacionales de especies de menor talla aumenten, pues generalmente estas especies se adaptan con mayor facilidad a los entornos perturbados, y en ocasiones afectan a las poblaciones de presas. Este proceso se ha denominado hipótesis de liberación de mesodepredadores y al igual que los cambios en las cascadas tróficas, alteran la estructura de las comunidades ecológicas (Crooks y Soulé 1999; Brashares y cols. 2010; Miller y cols. 2012).

Tanto las perturbaciones naturales como las antropogénicas han moldeado históricamente los ecosistemas, y su variación afecta la estructura de las comunidades, por lo que se propuso la hipótesis de la perturbación intermedia, la cual relaciona la diversidad de especies con tres niveles de perturbación (Hobbs y Huenneke 1992; Connell 1978). Esta hipótesis propone que a niveles intermedios de perturbación se presenta la mayor diversidad de especies y se basa en dos supuestos: la existencia de una competencia jerárquica entre especies y el desarrollo evolutivo del equilibrio entre capacidad competitiva y tolerancia a la perturbación (Connell 1978; Seidl y cols. 2022). Cuando se tienen niveles altos de perturbación, desaparecen las especies vulnerables y solo unas pocas especies tolerantes a la perturbación pueden persistir y suelen ser menos competitivas, mientras que, cuando la perturbación es baja hay poca exclusión competitiva y los competidores superiores eliminan a las especies más débiles y reducen así la diversidad. En niveles intermedios de perturbación, la competencia disminuye al haber más y nuevos nichos ecológicos, lo que permite que converjan más especies con diferente tolerancia a la perturbación y se tenga una mayor diversidad (Connell 1978; Estes y cols. 2013; Seidl y cols. 2022).

Existe una estrecha relación entre los procesos naturales y humanos que han interactuado a lo largo de la historia para dar lugar a los ecosistemas actuales (Levis y cols. 2017). Sin embargo, la intensidad de las actividades humanas ha ocasionado cambios nunca vistos, por lo que se ha propuesto nombrar a la era actual como el Antropoceno (Lewis y Maslin 2015), la cual comprende cambios en la diversidad y una reorganización de la distribución de las especies (Storch y cols. 2021). Los cambios en los ecosistemas repercuten en la diversidad y en la composición de especies, y por lo general, los que se dan en la composición no resultan en una sustitución de especies similares a las extirpadas, sino que dependen de la plasticidad que tengan para adaptarse y/o beneficiarse de los cambios (Dornelas y cols. 2014). Si se elimina una especie de talla grande, a largo plazo se generan consecuencias en cascada en otros grupos biológicos, interacciones y servicios ecosistémicos, pues las especies más pequeñas no pueden reemplazar los servicios ecológicos que brindan las especies de talla grande (Dirzo y cols. 2014).

Así que, factores como la perturbación antropogénica y la estacionalidad, juegan un papel importante en la estructura de los ensamblajes de especies, pues al cambiar la disponibilidad de recursos, las especies pueden dispersarse, lo que modifica elementos de la estructura de las comunidades como la riqueza, composición y abundancia (Aguilar-López y cols. 2013; Sosa-Escalante 2016).

VARIABLES INDICADORAS DE PERTURBACIÓN ANTROPOGÉNICA

De acuerdo con Salafsky y cols. (2003), se han reportado seis categorías de perturbación antropogénica que son: 1) conversión del hábitat (cambio de uso de suelo); 2) infraestructuras lineales (ej. vías de comunicación terrestre); 3) uso y extracción de recursos abióticos (combustibles fósiles); 4) uso no destructivo de recursos bióticos (ej. tala selectiva); 5) contaminación (desde auditiva hasta radioactiva); y 6) especies invasoras, introducción, colonización y difusión de especies relacionadas con el ser humano o provenientes de diferentes ecosistemas o regiones (especies exóticas).

La conversión del hábitat se considera uno de los principales impulsores de la pérdida de diversidad y fragmentación del hábitat, los cuales afectan la organización, las interacciones entre especies y el funcionamiento de los ecosistemas al promover la pérdida de procesos ecológicos (Sih y cols. 2000). La transformación de los ecosistemas por la actividad humana tiene la ventaja

de que se puede representar gráficamente en mapas, lo que ha permitido desarrollar instrumentos para la estimación del daño en los ecosistemas y su manejo, como los índices de integridad ecosistémica o ecológica (IE; Equihua-Zamora y cols. 2014; Mora 2017).

La IE se define como la capacidad de los sistemas naturales para mantener procesos ecológicos, auto-organizados y estables (Karr 1990). Este índice permite conocer el estado de conservación o condición de los ecosistemas que han sido afectados por la transformación del hábitat. Por lo anterior, la IE se ha considerado como una medida del impacto de las actividades antropogénicas en los ecosistemas y la biodiversidad, ya que a medida que el impacto humano aumenta la IE disminuye (Mora 2017).

Ante la pérdida y degradación de los ecosistemas, instituciones mexicanas como la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) y la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), se unieron para crear el Sistema Nacional de Monitoreo de Biodiversidad (SNMB), que tiene como objetivo generar información que ayude a monitorear el estado del capital natural de México, a través del desarrollo de información cuantitativa y cualitativa de los ecosistemas del país (CONABIO 2019a).

El SNMB se basa en el concepto de la IE por lo que cuenta con un mapa del índice de IE a nivel nacional, que muestra una predicción sobre el estado de los ecosistemas ([CONABIO 2019c](#)). Este mapa se construyó por medio de redes bayesianas en las que se incluyeron datos del 2014 de uso de suelo, estructura de la vegetación, actividad fotosintética, productividad primaria, daño a la vegetación, clima y topografía. Los datos incluidos en los análisis se obtuvieron de imágenes satelitales de alta resolución del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI) y datos del Inventario Nacional Forestal y de Suelos. El ráster tiene una resolución de 250 m y los valores van de cero a uno, donde cero es el valor más bajo y se asocia con una alta degradación, mientras que, entre más cercano a uno es mayor el grado de conservación (CONABIO 2019c).

A escala de paisaje, en algunos estudios han utilizado variables indicadoras de perturbación antropogénica para determinar su efecto en la diversidad de mamíferos medianos y grandes, por ejemplo, en un estudio realizado en Coatepec y Huatusco, Veracruz, utilizaron las variables de densidad poblacional humana, densidad de caminos, el Índice de Vegetación Diferencial Normalizado (NDVI) y entremezcla de hábitats; lo que encontraron fue que la diversidad de

mamíferos es afectada negativamente por factores como la densidad poblacional humana y el incremento de zonas con estructura de la vegetación abierta, mientras que zonas con estructura de la vegetación cerrada y entremezcla de hábitats se correlacionaron positivamente con la diversidad (García-Burgos y cols. 2014). Asimismo, en parques urbanos y periurbanos de la ciudad de Xalapa, Veracruz, se utilizaron las variables de diversidad de árboles y arbustos, actividad y abundancia de perros y gatos; se reportó que la actividad y abundancia de perros y gatos tuvo un efecto negativo en la riqueza, actividad y abundancia de mamíferos medianos (Mella-Méndez y cols. 2019).

En otro estudio llevado a cabo en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, se evaluó el nivel de perturbación del paisaje de acuerdo con un índice que construyeron a partir de 14 variables de tres tipos: densidad de ganado (bovino, caprino y equino), actividades humanas (cambio de uso de suelo, extracción de leña, densidad de senderos, etc.) y degradación del suelo (erosión, superficies modificadas, etc.), los valores de este índice iban de 0 a 100, donde cero es la menor perturbación; los sitios más perturbados, es decir aquellos que presentaron altos niveles de actividad humana, densidad de ganado y degradación del suelo, mantuvieron el 50% de la diversidad reportada en los sitios menos perturbados (Cortés-Marcial y cols. 2014). En la Sierra Madre del Sur de Guerrero, se tomaron en cuenta las variables de porcentaje de cobertura forestal, tipos de uso de suelo y vegetación y un índice de integridad ecológica para ver si se relacionaban con la diversidad de mamíferos medianos y grandes, lo que se encontró fue que el índice de integridad ecológica tuvo una relación positiva con la diversidad de orden uno (¹D), lo que significa que las características y la calidad del ambiente influyen en la estructura de la comunidad de mamíferos, y sobre todo de especies grandes y especialistas (Ruiz-Gutiérrez y cols. 2020).

La perturbación antropogénica se conforma por diferentes actividades que amenazan la biodiversidad y difícilmente se puede medir el impacto de todas en una sola variable. No obstante, los procesos de transformación del paisaje por las actividades humanas son los más intensos, frecuentes y extensos, lo que genera, además de pérdida de hábitat original, una degradación acelerada de los remanentes de vegetación original (Manson y cols. 2009). Por esta razón, la IE al brindar información sobre la calidad del ambiente y mostrar patrones espaciales

de degradación, puede servir como un indicador del nivel de perturbación antropogénica a escala de paisaje (Mora 2017).

A escala de microhábitat, se han implementado indicadores de perturbación antropogénica puntuales para determinar su efecto en la riqueza, abundancia y ocupación de mamíferos medianos y grandes. En estudios con cámaras trampa a partir de las estaciones de muestreo (sitio donde se coloca una cámara) se suelen delimitar zonas de amortiguamiento menores a 3 km a la redonda, dentro de las cuales se han medido variables como: uso de suelo y vegetación, abundancia relativa de ganado bovino, ovino, equino y actividades humanas, así como el uso de rodenticidas; lo que se reportó con respecto a estas variables es que las zonas agrícolas, la abundancia relativa de ganado y humanos disminuyó la ocupación de algunas especies, mientras que la de otras aumentó, pero los rodenticidas afectaron negativamente la abundancia relativa de varios mamíferos (Ramesh y Downs 2015). Asimismo, como indicadores de perturbación antropogénica se ha utilizado la distancia a áreas urbanas y su porcentaje dentro de la zona de amortiguamiento de las cámaras trampa, encontrando una correlación negativa entre la riqueza de especies silvestres y el porcentaje de áreas urbanas, mientras que se correlacionaron positivamente con la riqueza de especies no nativas (Ordeñana y cols. 2010).

Otras variables que se han utilizado como indicadores de perturbación antropogénica a escala de microhábitat son las asociadas a la vegetación, la cual al tener necesidades estrictas con respecto a las condiciones ambientales que requieren, brindan información sobre cambios en las características del medio fisicoquímico y biológico (Battisti y cols. 2016). Tanto la perturbación natural como la antropogénica generan cambios en la estructura y composición de la vegetación, sin embargo, la estructura de la vegetación es una variable importante que influye en la vida de los animales, pues provee sitios de descanso, refugio contra depredadores, obstrucción visual para el acecho a las presas, alimento, etc. (Vergara y cols. 2014). Asimismo, la estructura de la vegetación brinda información sobre la edad y estado de conservación o perturbación de un ecosistema (Battisti y cols. 2016), por ejemplo, valores mayores en las variables asociadas con la estructura del estrato arbóreo, como árboles altos con amplia cobertura del dosel y con troncos anchos, representan árboles maduros de gran tamaño que se asocian con zonas con estructura de la vegetación cerrada, como lo es un bosque poco o no perturbado (Tardio y Da Silveira 2015; Slater y cols. 2023). Estas variables del estrato arbóreo,

así como una amplia cobertura arbustiva, se ha reportado que favorecen la ocurrencia y abundancia de mamíferos medianos y grandes, y por ende la riqueza de especies (Simonetti y cols. 2013; Martín y cols. 2015; Tardio y Da Silveira 2015; Slater y cols. 2023).

Algunas variables indicadoras de perturbación, como la abundancia relativa de ganado y humanos, se han correlacionado de diferente forma con la ocupación de mamíferos, por lo que sería interesante ver si tienen el mismo efecto con los valores de diversidad a escala de microhábitat (0D , 1D y 2D). También, sería importante considerar otras variables como la abundancia relativa de especies exóticas, que tienen efectos negativos en la riqueza de mamíferos, como los perros y gatos (Mella-Méndez y cols. 2019), así como la estructura de la vegetación, que es una variable importante que influye en la vida de los animales.

Mastofauna de la zona de estudio

México es uno de los cinco países con mayor diversidad de mamíferos, pues su territorio alberga 564 especies, de las cuales aproximadamente 396 son terrestres, mientras que su riqueza específica va en aumento debido a que se siguen describiendo nuevas especies, principalmente dentro del orden Rodentia (León-Tapia y cols. 2020; Lara y cols. 2023). Cerca del 66% de las especies de mamíferos terrestres no voladores de México son de tamaño pequeño (<100 gr), mientras que, cerca del 34% corresponde con especies de talla mediana (≥ 100 gr – 10 kg) y grande (>10 kg), estas últimas representadas por los órdenes Artiodactyla, Carnívora, Cingulata, Didelphimorphia, Lagomorpha, Perissodactyla, Primates y Rodentia (Ceballos 2014).

La FVT es una provincia biogeográfica rica en especies de mamíferos y con un alto número de endemismos, pues en ella se han reportado 152 especies, 14 endémicas de la provincia y 49 de México. No obstante, la distribución de las especies no es homogénea y es en la porción oriente de la FVT en donde se ha reportado un mayor número de especies. Asimismo, el 83% del área de distribución de los mamíferos de la FVT se concentra en los bosques de pino-encino y en el bosque tropical caducifolio (Gámez y cols. 2012).

En el estado de Tlaxcala, ubicado al extremo oriente de la FVT, se han reportado 71 especies de mamíferos, distribuidas en 49 géneros, 19 familias y 8 órdenes, sin especies endémicas en su territorio, pero sí con especies endémicas de la FVT (Rodríguez-Martínez y cols. 2015). De las especies registradas en 19 de los 60 municipios del estado, hay 20 especies

de mamíferos medianos y grandes de afinidad neártica, cinco que suelen estar presentes en zonas áridas, seis en templadas/frías, cuatro en pastizales y zonas agropecuarias, y cinco que tienen una amplia distribución (Fernández y cols. 2015).

El conocimiento de mamíferos medianos y grandes para Tlaxcala es limitado, debido a que la mayoría de los estudios se han realizado en tres zonas boscosas en específico: PNLM y los municipios de Nanacamilpa de Mariano Arista y Tlaxco. Además, la mayoría de los estudios de mamíferos del estado se han enfocado en el orden Rodentia (Fernández y cols. 2015; Ramírez-Albores y cols. 2014). Esto resalta la importancia de realizar estudios mastofaunísticos en otras regiones del estado, como en los remanentes de matorral xerófilo y bosque templado sin ningún esquema de protección, como los que se ubican en la región de los lomeríos del centro del estado (Rodríguez-Martínez y cols. 2015; ver Fig. 2).

El PNLM es la ANP más importante del estado, alberga poco más del 50% de las especies de mamíferos reportadas para Tlaxcala (Ruiz-Soberanes y Gómez-Álvarez 2010). Aquí se ha corroborado la presencia de *Lynx rufus* Schreber (Rodríguez-Martínez y cols. 2007), además de que se ha evaluado la variación poblacional estacional en un gradiente altitudinal para esta especie (Salinas 1995). En la Cañada Grande del PNLM se estimó la abundancia de especies de mamíferos por métodos indirectos, encontrando 11 especies, entre ellas: *C. latrans*, *Dasyopus novemcinctus* Linnaeus, *Didelphis virginiana*, *L. rufus*, *Nasua narica* Linnaeus, *Procyon lotor* Linnaeus, *Sciurus aureogaster* Cuvier y *Sylvilagus floridanus* Allen (Hommer, 2002).

Dentro del PNLM, también se han realizado estudios de fototrampeo con el fin de evaluar el impacto de las actividades humanas, como la agricultura, extracción de leña y pastoreo, en el uso de hábitat y patrones de actividad de mesocarnívoros (*C. latrans* y *L. rufus*) (Flores-Morales y cols. 2018). Igualmente, se ha evaluado el efecto de estanques artificiales en la frecuencia de avistamientos y superposición de patrones de actividad de mamíferos (Castro 2018). Por otra parte, se han desarrollado estudios sobre la ecología espacial de *Sylvilagus cunicularius* Waterhouse en pastizales del PNLM (Vázquez y cols. 2013) y de sus patrones reproductivos (Vázquez y cols. 2007).

En cuanto al Municipio de Nanacamilpa de Mariano Arista (ubicado al norte de la Sierra Nevada), el estudio de Ramírez-Albores y cols. (2014) señala que el Parque Ecoturístico Piedra

Canteada se considera un refugio mastofaunístico. En este estudio encontraron 41 especies de mamíferos, de las cuales 34 fueron registradas de manera visual, auditiva o captura en campo. Los órdenes con mayor riqueza de especies fueron Rodentia con 17 y Carnívora con 10. Las especies destacadas de mamíferos medianos y grandes fueron *O. virginianus*, *P. concolor*, *Romerolagus diazi* Ferrari-Pérez, *Sciurus oculatus* Peters y *Taxidea taxus* Schreber. De las primeras tres especies los registros datan de 2008 a 2010, y las especies fueron registradas por medio de huellas, excretas y entrevistas con pobladores. Los autores las consideraron a *O. virginianus* y *P. concolor* como especies extirpadas por la cacería furtiva y otras actividades antropogénicas.

En noviembre del 2019 se logró detectar la presencia de *P. concolor* en la Sierra de Tlaxco, Tlaxcala después de ≈ 10 años, gracias al monitoreo para evaluar el estado de la biodiversidad mediante fototrampeo en el Ejido de San Agustín Tlaxco (Guijosa-Guadarrama y cols. 2021). Posteriormente, en mayo del 2022, entre los límites de los municipios de Panotla y Totolac se reportó la presencia de un ejemplar macho en etapa juvenil de la misma especie (Tapia 2022), que probablemente se estaba desplazando en busca de un territorio, sin embargo, también podría tratarse de un ejemplar que se tenía como mascota y escapó. Ambos registros resultaron novedosos porque se reportaron después de varios años que esta especie no se había registrado en el estado.

Otros municipios en dónde se han realizado estudios que contribuyen al conocimiento de la mastofauna son: Ixtacuixtla de Mariano Matamoros, ubicado en los lomeríos centrales del estado, en el cual se corroboró la presencia de poblaciones de *S. floridanus* y *S. cunicularius* (Cervantes y Vázquez 2008). En el cerro Cuatlapanga, ubicado en las faldas del PNLM entre los municipios de Teacalco y Cuaxomulco, registrando la presencia de 14 especies de mamíferos pequeños y medianos, siendo el orden Carnívora el mejor representado. En este estudio resaltan los registros de *B. astutus*, *C. latrans*, *L. rufus*, *Mephitis macroura* Lichtenstein, *Mustela frenata* Lichtenstein, *N. narica*, *P. lotor* y *Urocyon cinereoargenteus* Schreber (Pérez 2016). Además, en los municipios de Tetla y Atlangatepec se tiene registro de *Lepus californicus* Gray, y en Calpulalpan y Atlangatepec de *Lepus callotis* Wagler (Cervantes y Montiel 2005).

Por otro lado, en la Sierra Nevada, en el municipio de Tlahuapan (estado de Puebla que colinda con Tlaxcala), que tiene un aprovechamiento de ordenación de bosques irregulares y

sujeto a prácticas de manejo sustentable, se estimó la diversidad de mamíferos mediante cámaras trampa con el fin de evaluar el impacto de dos tipos de aprovechamiento, el silvícola y el de ordenación de bosques irregulares. Se encontraron ocho especies de mamíferos: *C. latrans*, *Dasyopus novemcinctus*, *Didelphis virginiana*, *L. rufus*, *N. narica*, *O. virginianus*, *S. cunicularius* y *S. floridanus* (Chávez-León 2019).

De acuerdo con lo obtenido por medio de modelos de distribución potencial (MDP) y estimaciones de riqueza potencial (intersección de MDP) con un enfoque multitaxonómico, se identificó que los remanentes de bosque templado de la zona intermedia y adyacente a los PN-MIP albergan una alta riqueza potencial de especies, que consideró especies de mamíferos medianos y grandes (Pérez-Carreto 2020). En esta misma zona, se estimó la diversidad de mamíferos medianos y grandes en diferentes usos de suelo y vegetación utilizando datos de cámaras trampa, modelos de ocupación y los números de Hill. Se encontraron 15 de 21 especies reportadas históricamente, lo que sugiere que se requiere un mayor esfuerzo de muestreo. Además, el bosque de pino y la agricultura fueron los usos de suelo y vegetación con mayor riqueza de especies (0D) y diversidad de orden uno y dos (1D y 2D). Las especies registradas fueron: *B. astutus*, *C. latrans*, *Dasyopus novemcinctus*, *Didelphis virginiana*, *L. rufus*, *Mephitis macroura*, *Mustela frenata*, *O. virginianus*, *Puma concolor*, *Procyon lotor*, *Spilogale angustifrons* Howell, *S. audubonii*, *S. cunicularius*, *S. floridanus*, *U. cinereoargenteus* (Juárez 2022).

Análisis de la diversidad

Los estudios de diversidad son un tema central en la ecología de comunidades y biología de la conservación. Gracias a ellos ha sido posible evaluar cambios en los ecosistemas que impactan a la biodiversidad, a través de la estimación de componentes como la riqueza, abundancia, composición y cambios en los patrones de distribución de especies (Challenger y Dirzo 2009). Además, los estudios de diversidad permiten identificar sitios de importancia biológica en los que habitan especies clave o indicadoras de la calidad ambiental, cuya presencia o ausencia ayuda a evaluar el efecto de las actividades antropogénicas en las comunidades (Moreno y cols. 2011).

La diversidad se considera una propiedad emergente de las comunidades, y está definida por tres componentes: riqueza, abundancia y composición (Moreno y cols. 2011). La riqueza es el número de especies en una comunidad; la abundancia es el aporte relativo que tiene cada especie en la comunidad, y la composición hace referencia a la identidad de las especies que conforman la riqueza. Medir la diversidad es determinar cómo se divide la abundancia de cada especie entre las especies presentes, lo que equivale a estudiar la equitatividad o estructura de la comunidad (Cultid-Medina y Escobar 2019).

El cálculo de la diversidad por medio de índices, como los de Simpson, Shannon-Wiener, Pielou, Berger-Parker, entre otros, ha sido objeto de debate, pues se considera que los índices implementados son medidas generalizadas de entropía y no se apegan al concepto teórico de diversidad (Jost 2006; Jost y Gonzales-Oreja 2012). Por lo anterior, actualmente se están implementando métricas matemáticamente más robustas y que se ajustan al concepto biológico de diversidad, los números de Hill (Hill 1973; Chao y cols. 2014; Chao y cols. 2020).

Los números de Hill se expresan en número efectivo de especies y estiman la diversidad que tiene una comunidad integrada por un cierto número de especies igualmente comunes (Hill 1973; Jost 2006). Las ventajas de los números de Hill es que permite incorporar tanto datos de incidencia como de abundancia de especies, respetan el principio de replicación, lo que permite comparar directamente la diversidad entre dos o más ensamblajes y ayudan a estimar la completitud de la muestra (Jost y González-Oreja 2012; Chao y cols. 2020).

Los tres órdenes de diversidad (qD) más utilizados se denotan por los valores del exponente q (0, 1 y 2) y determinan la sensibilidad del estimador de diversidad a las abundancias relativas de las especies (Chao y cols. 2014). La diversidad del orden 0 (0D) se refiere a la riqueza de especies (número de especies) y es insensible a la abundancia. La diversidad de orden 1 (1D) se conoce también como exponencial del índice de Shannon ($\exp H'$) y estima el número efectivo de especies igualmente abundantes, por lo que su cálculo no presenta sesgo por las especies raras o dominantes en la muestra. Finalmente, la diversidad de orden 2 (2D) es equivalente al inverso del índice de Simpson e indica el número efectivo de las especies dominantes (Jost, 2006; Jost y González-Oreja 2012; Chao y cols. 2014).

El cálculo de la diversidad no hace distinciones entre las especies, por ello, se requieren análisis complementarios que muestren gráficamente la riqueza, distribución de las abundancias

y composición de especies (Avolio y cols. 2019). Una de las herramientas más utilizadas son las curvas de rango abundancia, que son representaciones gráficas que se construyen ordenando la abundancia relativa y asignando un rango a cada especie en función de su abundancia, así que las especies se grafican de la más a la menos abundante (Rocchini y Neteler 2012). Esta herramienta además de que ayuda a determinar la equitatividad del grupo de especies, es decir qué tan similares son las especies con respecto a sus abundancias, también permite ilustrar los cambios en el cómo se distribuye la abundancia entre las especies de un ensamblaje (Magurran 2004). Las gráficas de rango-abundancia pueden adquirir tres formas típicas, y de acuerdo con ellas, se puede determinar si hay una alta o baja diversidad. Las tres formas típicas de las gráficas de rango-abundancia son: serie geométrica (pocas especies son muy abundantes), logaritmo normal (pocas especies dominantes, una mayoría con abundancias medias y pocas especies raras) y palo quebrado (especies igualmente abundantes; Magurran 2004).

Por otra parte, es importante mencionar que los patrones de diversidad son dependientes de la escala y lo que sucede en escalas más pequeñas afecta la diversidad en escalas más grandes, y viceversa, por lo que en los estudios es importante considerar factores que operan a diferentes escalas para detectar posibles variaciones (Levin 1992; Rodríguez y Vázquez-Domínguez 2003). Además, al separar en diferentes escalas es posible identificar las variables que explican la diversidad en cada una de ellas (Rodríguez y Vázquez-Domínguez 2003).

Fototrampeo

Existen varios métodos para el monitoreo y muestreo de mamíferos medianos y grandes, como son la observación directa, la captura-recaptura, la búsqueda activa de huellas y excretas, y el fototrampeo, que actualmente es uno de los más utilizados (Chávez y cols. 2013). El uso de cámaras trampa es considerado un método no invasivo, que permite obtener información cuantitativa sobre la biología y ecología de las especies, sin interferir significativamente en su conducta. Además, permite detectar especies raras o que son difíciles de observar directamente, como es el caso de algunos felinos y cánidos (Hurtado y Soto 2017). Aun así, existe la posibilidad de que algunas especies no sean detectadas debido a variaciones naturales en su abundancia o patrones de actividad, fenómeno conocido como detectabilidad imperfecta (Buckland y cols. 2011).

La detección imperfecta actúa a dos escalas: a nivel de área utilizada por la especie (uso de hábitat), y a nivel de estación de muestreo, que depende de que la especie pase dentro del área efectiva de detección de la cámara trampa. Así que, factores que operan en ambas escalas podrían afectar la detección de las especies, por lo que es necesario tener en cuenta la relación entre la detección de las cámaras y los procesos ecológicos, como la diversidad en un área muestreada (Burton y cols. 2015).

Además, la detección imperfecta puede abordarse en el diseño de muestreo, buscando formas de aumentar la detectabilidad de las especies, una de ellas es el uso de atrayentes o cebos que llamen la atención de las especies focales, para que pasen y se detengan a investigar el área efectiva de detección de la cámara (Viscarra y cols. 2011). Para aumentar la detectabilidad de las especies se pueden utilizar diversos atrayentes: entre los alimentos más comunes para atraer herbívoros están las frutas, los granos, los forrajes frescos (alfalfa) o los procesados (pellets), y para los carnívoros/omnívoros la carne de res, de pollo y los pescados. También existen preparados comerciales y esencias para atraer a determinadas especies, como lo es la orina de coyote, la esencia de glándulas almizcleras de la especie de interés (González-Romero 2013), aceite de pescado (Suárez-Tangil y Rodríguez 2017), e incluso perfumes comerciales de uso humano, que han funcionado para los felinos (Viscarra y cols. 2011).

No obstante, existe debate en el uso de atrayentes/cebos, así como en el tipo a emplear, por lo que debe estar respaldado por los objetivos del estudio. Por ejemplo, cuando el objetivo es detectar a especies comunes puede que no sea necesario utilizarlos, porque las probabilidades de detección son relativamente grandes; pero si se trabaja con especies poco comunes y raras, se sugiere maximizar la detectabilidad de estas especies con atrayentes específicos (Fidino y cols. 2020). Por otro lado, se ha recomendado el uso de diferentes atrayentes/cebos para tener una representación significativa de los ensamblajes de especies, pero es probable que su uso afecte los patrones de autocorrelación espacial, lo que llevaría a establecer relaciones falsas entre las variables, así que, para controlar los efectos de la autocorrelación se sugiere realizar muestreos preliminares para establecer una separación adecuada entre estaciones de muestreo, o el uso de modelos matemáticos adecuados como los modelos lineales mixtos generalizados y análisis multivariados (Moctezuma 2021).

El fototrampeo brinda beneficios como la toma de muestras durante largos períodos de tiempo, reduce de manera significativa el esfuerzo humano invertido en la obtención de datos, permite obtener una buena cantidad de información en periodos cortos de tiempo, además de que existen diversos estadísticos y programas computacionales para analizarlos (Mandujano y Pérez-Solano 2019). Entre los principales productos que se derivan de datos provenientes de fototrampeo están los inventarios faunísticos y estudios de diversidad, estudios de patrones conductuales y ecológicos (ej. interacciones entre especies), modelos de ocupación, entre otros (Mandujano y Pérez-Solano 2019). Por ello, su uso se ha incrementado en los últimos años, convirtiéndose en una herramienta útil en estudios ecológicos y de conservación (Rovero y cols. 2013).

Al igual que cualquier otra técnica de estudio, las cámaras trampa están sujetas a errores de muestreo que si no se tienen en cuenta, pueden dar lugar a estimaciones sesgadas. Para que los datos obtenidos por cámaras trampa sean comparables en el tiempo y espacio se deben seguir métodos de muestreo estandarizados, que generalmente, buscan aumentar la probabilidad de detección (Fonteyn y cols. 2020). También se ha reportado que algunos parámetros relacionados con la programación de las cámaras, como la velocidad de disparo (Rovero y cols. 2013), la inclinación del dispositivo al colocarlo (Moore y cols. 2020) y las características del sitio (ej. vegetación densa) generan sesgos en la detección de especies que se deben de tomar en cuenta al diseñar el muestreo (Burton y cols. 2015).

JUSTIFICACIÓN

La porción centro-oriente de la provincia biogeográfica de la Faja Volcánica Transmexicana alberga a la Megalópolis de la Zona Metropolitana del Valle de México (MZMVM), la aglomeración urbana más grande del continente cuyas necesidades ejercen una fuerte presión sobre los recursos naturales y genera cambios en la composición y estructura de las comunidades de mamíferos silvestres, así que este estudio:

- Ayudará a conocer los ensamblajes de mamíferos medianos y grandes en la zona intermedia de los PN-MIP, región donde hay un vacío de conocimiento, en particular para saber cuáles y cuántas especies de mamíferos persisten en los remanentes de vegetación natural.
- Aportará a conocer el efecto que tiene la estacionalidad y la perturbación antropogénica en la diversidad de mamíferos a escala de paisaje.
- A escala de microhábitat, contribuirá a determinar si existe una relación entre la diversidad de mamíferos y la abundancia relativa de humanos, de especies exóticas y la estructura de la vegetación.
- Ayudará a identificar áreas de alta diversidad, lo que a su vez aportará al marco teórico para promover la conservación y/o restauración de los elementos del paisaje que podrían mantener la conectividad entre poblaciones, comunidades y procesos ecológicos entre los PN-MIP.

HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

H₁. La temporada de lluvias afecta positivamente la diversidad de mamíferos medianos y grandes a escala de paisaje.

Predicción:

- a) Los números efectivos de especies totales, típicas y dominantes serán mayores en la temporada de lluvias y menores en la temporada de secas.

H₂. La perturbación intermedia afecta positivamente la diversidad de mamíferos medianos y grandes a escala de paisaje.

Predicción:

- a) Los números efectivos de especies totales, típicas y dominantes serán mayores en sitios con un nivel intermedio de perturbación, mientras que, en sitios con un nivel alto y bajo serán menores.

H₃. Una mayor abundancia de humanos y especies exóticas afecta negativamente la diversidad de mamíferos a escala de microhábitat.

Predicción:

- a) Los números efectivos de especies totales, típicas y dominantes disminuyen conforme aumenta el índice de abundancia relativa de humanos, perros, gatos, vacas y chivos.

H₄. Zonas con estructura de la vegetación abierta afectan negativamente la diversidad de mamíferos a escala de microhábitat.

Predicción:

- a) Los números efectivos de especies totales, típicas y dominantes disminuyen a menor altura de los árboles, diámetro a la altura de pecho, cobertura de copas, apertura del dosel, altura y cobertura de los arbustos.

OBJETIVOS

General:

Analizar la estructura de los ensamblajes de mamíferos medianos y grandes en sitios con diferente nivel de perturbación antropogénica considerando la estacionalidad y dos escalas espaciales, dentro y entre los Parques Nacionales La Malinche e Iztaccíhuatl-Popocatepetl.

Particulares:

1. Establecer el nivel de perturbación antropogénica a escala de paisaje y de microhábitat durante las temporadas de lluvias y secas.
2. Determinar el efecto de la estacionalidad y de la perturbación antropogénica en la diversidad de mamíferos a escala de paisaje.
3. Definir la relación entre la abundancia de humanos, especies exóticas y estructura de la vegetación con la diversidad de mamíferos a escala de microhábitat.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El área de estudio se localizó en la región oriental de la FVT y tiene una extensión aproximada de 6,187 km². Incluye 50 municipios pertenecientes a los estados de Puebla, México, Morelos y Tlaxcala, cuyos límites territoriales se encuentran dentro de las poligonales de tres ANP federales: Iztaccíhuatl-Popocatepetl, La Malinche y Xicoténcatl, así como aquellos que se ubican en la región intermedia (Fig.1). Además de las ANP federales, también hay reservas estatales, municipales, ejidales, comunitarias, áreas destinadas voluntariamente a la conservación (ADVC), un sitio RAMSAR y Unidades de Manejo para la Conservación de la vida silvestre (UMAS; CONABIO 2020; CONANP 2022).

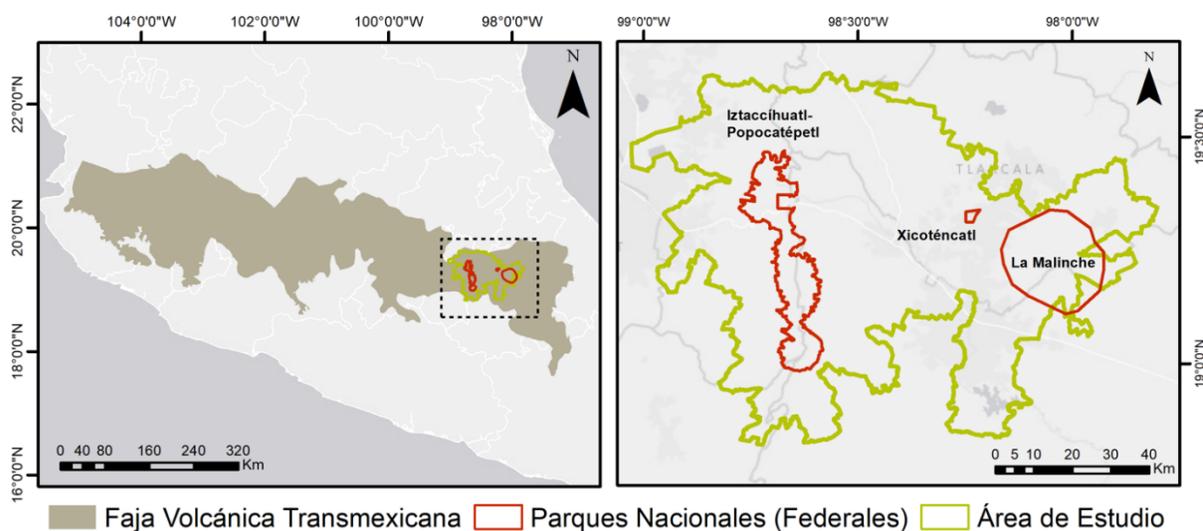


Fig. 1. Localización geográfica del área de estudio (Fuentes: División política estatal. INEGI 2021a; Provincias biogeográficas mexicanas. CONABIO 1997; Áreas Naturales Protegidas Federales. CONANP 2022).

La región presenta un clima predominante templado subhúmedo (Cantellano 2007), con una variación altitudinal considerable, que va de los 1,711 a los 5,381 m s.n.m. (INEGI 2017). La temperatura media anual varía dependiendo de la elevación y oscila entre -1 a 20 °C (Cuervo-Robayo y cols. 2014), mientras que la precipitación media anual va de los 545 a los 1,900 mm (Cuervo-Robayo y cols. 2014). Aunque el área está altamente perturbada, existen pequeños fragmentos de bosque (1,825 km²), principalmente de *Pinus*, *Quercus* y *Juniperus*, que están

inmersos en una matriz de tierras agrícolas (3,420 km²) y zonas urbanas (617 km²; Fig. 2; CONABIO 2019b).

Las comunidades vegetales nativas predominantes dentro del área de estudio son: bosque templado, matorral xerófilo y pastizal (Fig. 2; Rzedowski 2006; CONABIO 2019b). El bosque templado, que engloba los bosques de oyamel, cedro, pino, encino y juníperos, es una comunidad vegetal siempre verde característica de las montañas de México, en la que predominan diferentes especies de *Pinus* y *Quercus*, pero también se encuentran árboles de los géneros *Arbutus*, *Abies*, *Alnus*, *Salix* y *Buddleja*. El matorral xerófilo, que incluye el matorral crasicaule y el desértico rosetófilo, es una comunidad propia de clima árido y semiárido, la cual está dominada por yucas, agaves, cactáceas, suculentas y leguminosas. Por último, el pastizal, que abarca el halófilo y alpino, es una comunidad de clima semiárido y templado frío, caracterizada por la dominancia de gramíneas y la presencia de pocos árboles y arbustos (Rzedowski y Rzedowski 2001; Rzedowski 2006).

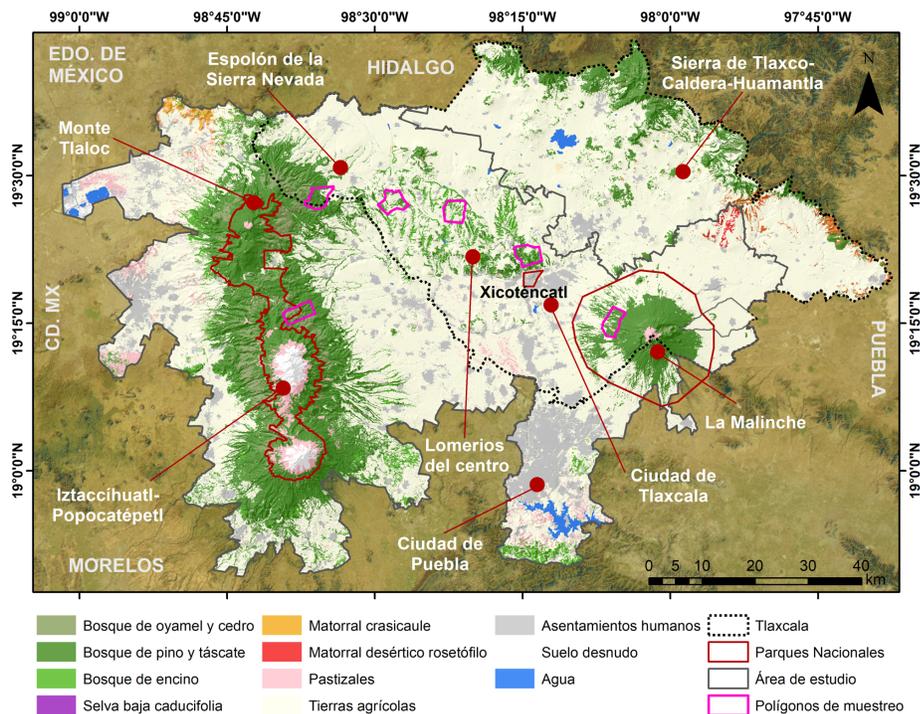


Fig. 2. Localización de los remanentes de vegetación natural en el área de estudio y el estado de Tlaxcala. (Fuentes: Uso de suelo y vegetación. CONABIO 2019b; División política estatal. INEGI 2021a; Continuo de elevaciones mexicano. INEGI 2017; Áreas Naturales Protegidas Federales. CONANP 2022).

Muestreo

A lo largo del área de estudio se establecieron seis polígonos de muestreo irregulares con una extensión promedio de 13 km² y a una altitud entre 2,000 y 3,000 m s.n.m. Los polígonos se situaron en zonas que presentaron una alta-media riqueza potencial multitaxonómica dentro y entre los PN-MIP (Pérez-Carreto 2020). Cuatro polígonos se localizan en el estado de Tlaxcala, uno al norte de la Sierra Nevada (entre Tlaxcala y Puebla) y otro en las faldas del PNIP (entre Puebla y el Estado de México; Tabla2; Fig. 3), además la mayor parte de este último polígono esta fuera de la poligonal del PN.

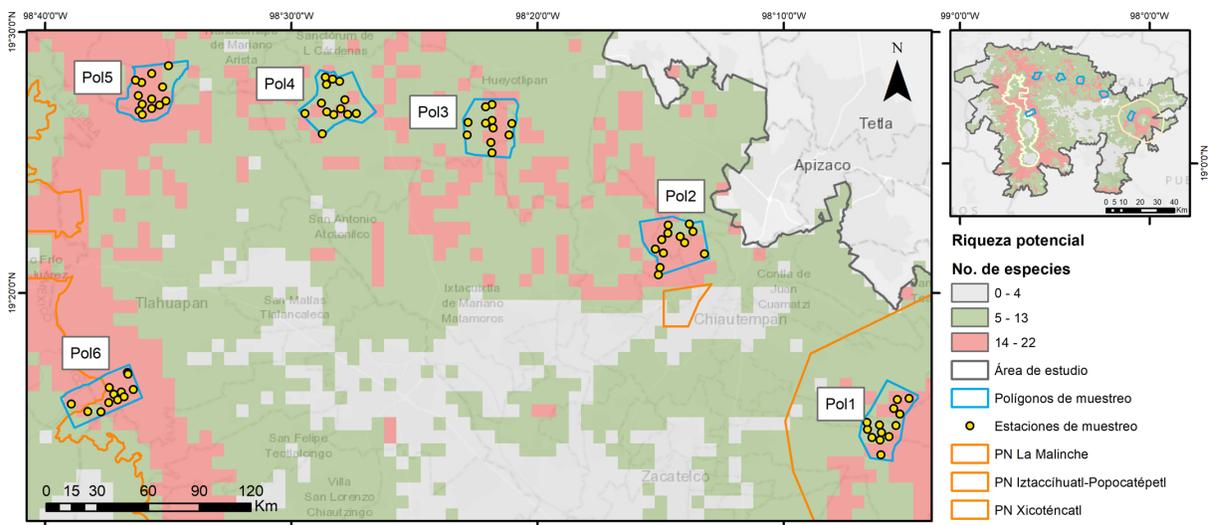


Fig. 3. Localización de los polígonos y estaciones de muestreo dentro y entre los PNMIP. De derecha a izquierda: Pol1_PNLML, Pol2_Tlax, Pol3_Hueyo, Pol4_Espa, Pol5_Nana y Pol6_PNIP (Fuentes: Áreas Naturales Protegidas Federales. CONANP 2022; Riqueza potencial multitaxonómica. Pérez-Carreto 2020).

El muestreo se realizó considerando dos escalas espaciales: paisaje (polígono, sitio en el que se ubicaron varias cámaras trampa) y microhábitat (estación de muestreo, sitio donde se colocó una cámara y abarca su área efectiva de detección) y en dos temporadas, el primero en la temporada de lluvias, durante los meses de mayo a octubre del 2022 (180 días), y el segundo en la temporada de secas, durante los meses de enero a abril del 2022 y de noviembre a febrero del 2023 (230 días). Se siguió un diseño de muestreo sistemático aleatorio para la instalación de once estaciones de muestreo simples (una cámara) en cada polígono y se cubrió un área efectiva

de muestreo de 11 km². En siete estaciones se utilizaron cámaras marca Moultrie® A-900i Bundle y en cuatro Bushnell® Trophy CAM HD 119877.

Las cámaras se ubicaron con una separación mínima entre dispositivos de 500 m (Wearn y Glover-Kapfer 2017). Para cada cámara se estableció una zona de amortiguamiento con un radio de 300 m, esto para dar margen a que se pudiera colocar en una zona segura y disminuir el riesgo de robo. Además, se establecieron criterios de reacomodo de tal manera que la cámara quedara dentro de la zona de amortiguamiento (Hurtado y Soto 2017; Coronel-Arellano y cols. 2018). Las cámaras se sujetaron a troncos de árboles maduros, a una altura de 30 a 50 cm del suelo, con una orientación norte-sur para evitar la interferencia de rayos solares. Una vez instaladas, se georreferenciaron con la ayuda de un GPS Garmin Map 64s®. Todas las cámaras se ubicaron y programaron buscando maximizar la probabilidad de detección de las especies, funcionaron 24 horas/día y una vez que detectaron movimiento sacaron tres fotografías consecutivas de alta resolución con una separación entre eventos de 15 segundos (Wearn y Glover-Kapfer 2017).

Dentro del campo de visión de las cámaras se limpió toda obstrucción vegetal y se colocaron tres tipos de atrayentes: sardinas (en lata y aceite), aceite de pescado marca Wild Alaskan® (mezcla de aceites de salmón, abadejo y pescado blanco) y perfume para hombre Obsession de Calvin Klein™. Los dispositivos se revisaron cada tres meses para recebar y verificar su buen funcionamiento (Fidino y cols. 2020; Viscarra y cols. 2011). En caso de que las cámaras tuvieran rastros de maltrato o intento de robo se reubicaron para disminuir la probabilidad de perderlas y se consideró como una nueva estación de muestreo. Durante el muestreo fueron robados nueve dispositivos que se reemplazaron con cámaras marca Moultrie® A-900i Bundle, que fueron colocadas en una nueva estación dentro del mismo polígono.

Caracterización de las escalas espaciales

Para la caracterización ambiental a escala de paisaje (Tabla 1) se determinaron los porcentajes con respecto al área de cada polígono de: uso de suelo y vegetación (CONABIO 2019b), vegetación primaria y secundaria (INEGI 2021b), niveles de riqueza potencial (Pérez-Carreto 2020) e integridad ecosistémica (CONABIO 2019c), así como de tierras ejidales y su vocación (tipo de actividades desarrolladas en un ejido; RAN 2019).

Tabla 1. Municipios incluidos y características ambientales de los polígonos de muestreo. Se muestran tres niveles de riqueza potencial, B, bajo (0-4 especies); M, medio (5-13) y A, alto (14-22); tres niveles de perturbación antropogénica, B, bajo (0.63-1 IE); M, medio (0.40-0.62) y A, alto (0-0.39). Fuentes: División política municipal (INEGI 2018); Uso de suelo y vegetación (CONABIO 2019b); Uso de suelo y vegetación serie VII (INEGI 2021b); Riqueza potencial multitaxonómica (Pérez-Carreto 2020); Integridad Ecosistémica (CONABIO 2019c); Datos geográficos de las tierras de uso común (RAN 2019).

Polígono y área (km ²)	Municipios	Uso de suelo y vegetación	Vegetación primaria y secundaria de bosque templado	Nivel de riqueza potencial			Nivel de perturbación antropogénica			Tierras ejidales	Vocación ejidal
				B	M	A	B	M	A		
Pol1_PNLM (13.18)	<i>PN La Malinche.</i> Santa Ana Chiautempan, San Francisco Tetlanohcan y Teolochohco, Tlax.	75% bosque templado 21% tierras agrícolas 4% pastizales	1% primaria 60% secundaria	-	47%	53%	32%	59%	9%	16%	Forestal, agrícola y turismo.
Pol2_Tlax (13.96)	<i>Tlaxcala,</i> Amaxac de Guerrero, Totolac, Panotla y Xaltocán, Tlax.	70.8% bosque templado 29% tierras agrícolas 0.1% pastizales 0.1% asentamientos humanos	51% primaria 20% secundaria	-	25%	75%	-	80%	20%	5%	Agrícola y ganadero.
Pol3_Hueyo (13.82)	<i>Hueyotlipan,</i> Españita e Ixtacuixtla de Mariano Matamoros, Tlax.	36% bosque templado 63.9% tierras agrícolas 0.1 - pastizales	100% primaria	-	69%	31%	-	20%	80%	73%	Agrícola, ganadero.
Pol4_Espa (13.88)	<i>Españita,</i> Tlax.	41% bosque templado 58.8% tierras agrícolas 0.2% pastizales	15% primaria 8% secundaria	-	76%	24%	-	29%	71%	38%	Agrícola, ganadero.
Pol5_Nana (12.99)	<i>Nanacamilpa</i> de Mariano Arista, Tlax. y Tlahuapan, Pue. Norte de la Sierra Nevada.	83% bosque templado 17% tierras agrícolas	100% primaria	-	19%	81%	72%	10%	18%	32%	Forestal, agrícola y turismo.
Pol6_PNIP (13.21)	<i>Faldas del PNIP.</i> Tlahuapan, Pue. y Tlalmanalco, Edo. Mex.	99.2% bosque templado 0.7% pastizales 0.1% tierras agrícolas	100% primaria	-	18%	82%	100%	-	-	65%	Forestal y turismo.

Para determinar el nivel de perturbación antropogénica a escala de paisaje, se utilizó la [capa ráster de IE](#) del SNMB. Esta capa integra datos de vegetación del 2014 y tiene una resolución de 250 m, sus valores van de cero a uno, donde valores cercanos a cero representan un alto nivel de perturbación, mientras que valores cercanos a uno refieren una baja perturbación (CONABIO 2019c). Con un Sistema de Información Geográfica (SIG), se establecieron tres niveles de perturbación antropogénica considerando los cuantiles de la distribución de los datos: perturbación baja (IE alta) con valores de 0.63-1, media (IE media) de 0.40-0.62 y alta (IE baja) 0-0.39. En cada polígono, se promediaron todos los valores de los píxeles de IE y de acuerdo con el valor obtenido se ubicó en el nivel correspondiente de perturbación. En la Tabla 2 se muestran los promedios de IE para cada polígono (Fig. 4).

Tabla 2. Promedio de IE y nivel de perturbación antropogénica por polígono.

Polígono	Promedio de IE	Nivel de perturbación
1_PNLM	0.55	Medio
2_Tlax	0.48	
3_Hueyo	0.35	Alto
4_Espa	0.37	
5_Nana	0.72	Bajo
6_PNIP	0.83	

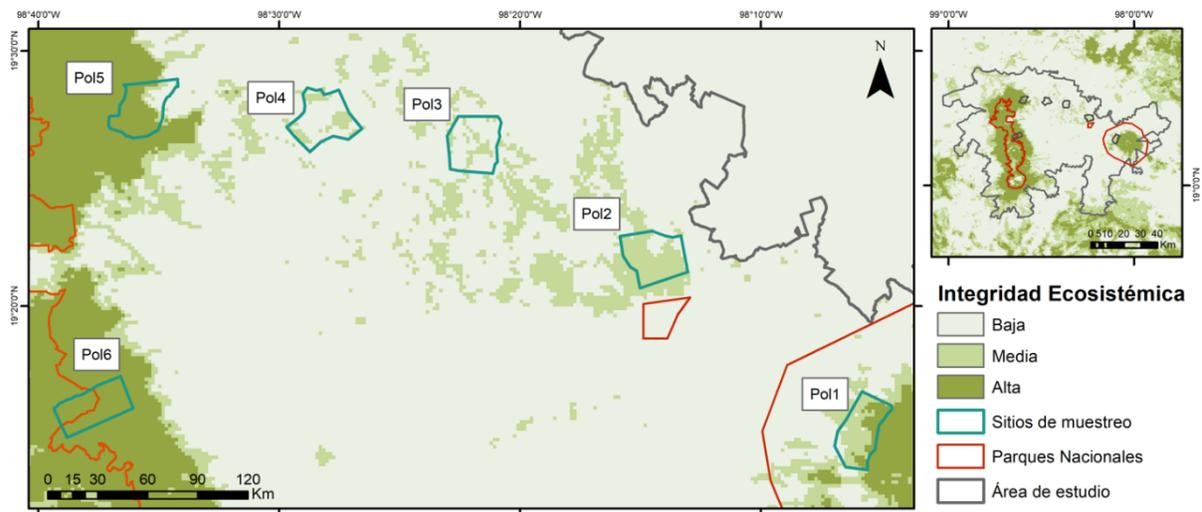


Fig. 4. Categorías de integridad ecosistémica dentro de cada uno de los polígonos de muestreo ubicados dentro y entre los PNMIIP. De derecha a izquierda: Pol1_PNLM, Pol2_Tlax, Pol3_Hueyo, Pol4_Espa, Pol5_Nana y Pol6_PNIP (Fuente: Índice de Integridad Ecosistémica. CONABIO 2019c).

Para establecer los indicadores de perturbación antropogénica a escala de microhábitat se calculó la estructura de la vegetación arbórea y arbustiva durante las temporadas de lluvias y secas en cada estación de muestreo. Se utilizó el método de punto cuadrante (Cottam y Curtis 1956), en el que se tomó como vértice el árbol donde estaba colocada la cámara trampa y a partir de ahí se trazaron dos transectos de 12 m dirección norte-sur y este-oeste con ángulos de 90°. Dentro de cada cuadrante se tomaron las medidas del árbol y arbusto más cercano, es decir, aquellos que estuvieron a menos de 12 metros de distancia del punto central (Brower y cols. 1998).

En la categoría de arbustos se incluyeron los individuos leñosos que tuvieron una altura mínima de 25 cm (CONAFOR-SEMARNAT 2009). Se midió la altura y para calcular la cobertura arbustiva se emplearon los radios mayores, menores, y la fórmula de la elipse ($C = \pi * r1 * r2$; Brower y cols. 1998). Para árboles, se consideraron las plantas leñosas cuya primera ramificación se localizó arriba de los 50 cm y que tuvieran un diámetro a la altura de pecho (DAP) igual o mayor a 7.5 cm (CONAFOR-SEMARNAT 2009). Se registró el DAP, medido de la base del tronco a 1.30 m de altura con una cinta diamétrica marca Forestry Suppliers 283d; la altura de los árboles se calculó por medio de la distancia y el ángulo de elevación entre el árbol y el suelo ($h = (\tan\theta * \text{distancia al árbol}) + \text{altura persona}$), para esto se utilizó un clinómetro marca Ueasy; y la cobertura arbórea se estimó empleando la fórmula de la elipse, por lo que se midió el radio mayor y menor de la copa con una cinta métrica marca TRUPER de 50 m.

También se estimó el promedio de apertura del dosel por estación de muestreo mediante análisis de fotografías tomadas con una cámara Nikon Coolpix® W300, que se colocó a la distancia promedio del árbol vértice en un tripié a una altura de 80 cm del suelo y nivelada horizontalmente con una burbuja. Se tomó una fotografía del dosel en cada cuadrante (N, S, E y O), de tal forma que se obtuvieron cuatro fotografías por estación de muestreo (Tardio y Da Silveira, 2015). Las imágenes se analizaron con el programa Gap Light Analyzer 2.0 (Frazer y cols. 1999), en el cual se convirtió cada fotografía en una imagen binaria blanco (cielo) y negro (tejido vegetal) y se calculó el porcentaje de apertura del dosel como la proporción de píxeles blancos en la imagen. La apertura del dosel por estación fue el promedio de la proporción de píxeles blancos de las cuatro imágenes de cada estación.

Por otro lado, a partir de los datos de las cámaras trampa a escala de microhábitat, se estimó el índice de abundancia relativa (IAR o RAI por sus siglas en inglés; Mandujano 2019) de humanos, perros, gatos, vacas y chivos. Este índice es una medida indirecta de la abundancia de las especies y supone que conforme aumenta la abundancia, aumenta el IAR. A fin de no perder información sobre la distribución de las especies en cada estación de muestreo, se obtuvo el IAR alternativo (IARalt) con el paquete RAI (Mandujano 2019) que utiliza la siguiente fórmula:

$$\text{IAR}_{ijk} = \frac{n_j}{\text{días}_j} \times 100$$

donde: *i* hace referencia a cada especie, *j* a cada cámara trampa y *k* a la temporada del año.

Los IARalt de especies exóticas y humanos, al igual que las variables de estructura de la vegetación arbórea y arbustiva, fueron consideradas como variables indicadoras de perturbación antropogénica a escala de microhábitat. Una alta perturbación se consideró cuando los valores de IARalt fueron mayores, mientras que una perturbación baja estaría relacionada con valores más altos de la estructura arbórea y arbustiva (Tardio y Da Silveira 2015; Slater y cols, 2023).

Análisis de datos

La limpieza de las fotografías se hizo de manera manual, es decir, se eliminaron aquellas que no tuvieron ningún organismo. La identificación de los registros fotográficos y creación de las bases de datos se hizo con el programa CAMELOT (Hendry y Mann 2017). Los individuos fotografiados se trataron de identificar a nivel de especie siguiendo la literatura especializada (Ceballos 2014; Aranda 2012) y se consideraron todos los mamíferos cuyos individuos adultos pesan más de 100 gr (Ceballos 2014). No se identificó hasta nivel de especie a los organismos de los géneros *Sciurus* (Linnaeus) y *Sylvilagus* (Leopold), porque para diferenciar entre estas especies se consideran las medidas morfométricas y de coloración, atributos que son difíciles de medir y observar en las fotografías y de ser considerados podrían llevar a hacer identificaciones erróneas.

Para evitar sobreestimaciones, se consideraron registros fotográficos independientes, es decir, fotografías consecutivas de la misma especie, separadas por al menos 24 h (Coronel-Arellano y cols. 2018; Ruiz-Gutiérrez y cols. 2020) cuando no fue posible diferenciar a los individuos por su patrón de coloración o algún otro rasgo distintivo. En el caso de especies con hábitos gregarios, el número de registros independientes considerado fue igual al número de individuos observados en la toma (Maffei y cols. 2002). También se calculó el esfuerzo de muestreo por polígono, multiplicando el número de cámaras colocadas en cada polígono por el número de días que estuvieron activas (Wearn y Glover-Kapfer 2017).

Para los análisis a escala de paisaje y por temporada se evaluó la completitud del inventario considerando los eventos fotográficos independientes como una aproximación de la abundancia y por medio del cálculo de la cobertura de la muestra (\hat{C}_m ; *sample coverage*). Este método mide el porcentaje del ensamblaje de especies que se representa en las capturas (tomas), así que, mientras mayor sea la cobertura de la muestra menor será la probabilidad de registrar una nueva especie, en este caso los valores cercanos a uno indican un muestreo completo. Al mismo tiempo, la cobertura de la muestra se ha considerado como una mejor aproximación para evaluar la riqueza de especies que la rarefacción tradicional, pues permite homogeneizar muestras con esfuerzos de muestreo diferentes y comparar la diversidad bajo la misma cobertura respetando el principio de replicación (Chao y Jost 2012).

Para calcular la diversidad de mamíferos medianos y grandes a escala de paisaje se utilizaron los eventos fotográficos independientes como una aproximación a la abundancia de cada especie (Coronel-Arellano y cols. 2018; Ruiz-Gutiérrez y cols. 2020). Se estimaron tres valores de los números de Hill (0D , 1D y 2D ; Hill 1973). Los valores de diversidad qD ($\pm 95\%$ IC) y \hat{C}_m se estimaron con el paquete iNEXT (Hsieh y cols. 2016) y la variación estimada se obtuvo a partir de 1,000 réplicas del método bootstrap con un intervalo de confianza del 95% (Chao y cols. 2014). Las tres expresiones estimadas de la diversidad de los polígonos con diferente nivel de perturbación antropogénica y de las dos temporadas se compararon con respecto a los intervalos de confianza del 95% (IC 95%). Cuando no hubo superposición de los IC 95% se concluyó que las estimaciones de la diversidad (qD) diferían significativamente entre sí (Cumming y cols. 2007). Adicionalmente, para determinar si existían diferencias entre las tres expresiones de la diversidad entre ambas temporadas, y debido a que los datos no cumplieron con los criterios de

normalidad, se aplicó la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney con el paquete *rstatix* (Kassambara 2022).

En ambas temporadas a escala de paisaje se determinó la composición y el promedio del IARalt de los mamíferos silvestres (Mandujano 2019). Se construyeron las curvas de rango-abundancia para determinar si había cambios en la dominancia de especies entre estos, con el paquete *Jade* (Hsieh y Chao, 2014). Este paquete además de construir la curva permite determinar el número de especies no detectadas a partir de modelos de distribución de rango-abundancia (RAD), que se construyen bajo el concepto de cobertura de muestra. Los modelos RAD ajustan las abundancias relativas de las especies detectadas y estiman las abundancias relativas para las especies no detectadas, pero que se infiere podrían formar parte del ensamblaje, pues en el muestreo el número de especies comunes tiende a sobreestimarse y el número de especies raras tiende a subestimarse (Hsieh y Chao, 2014; Chao y cols. 2015). Para este análisis de igual forma se utilizaron los eventos fotográficos independientes como aproximación de la abundancia de cada especie (Coronel-Arellano y cols. 2018; Ruiz-Gutiérrez y cols. 2020). Para determinar cuántas especies dominantes había en cada polígono, se determinó si había diferencias entre el IARalt de las especies con un análisis de varianza de una vía y una prueba *a posteriori* HSD (Honestly-significant-difference) de Tukey (Mandujano 2019).

Para los análisis de diversidad a escala de microhábitat, para las dos temporadas se estimaron tres valores de diversidad de los números de Hill (0D , 1D y 2D ; Hill 1973) y se utilizaron los eventos fotográficos independientes como aproximación de la abundancia de cada especie (Coronel-Arellano y cols. 2018; Ruiz-Gutiérrez y cols. 2020). Para conocer la importancia y la relación en la diversidad de las variables indicadoras de perturbación antropogénica: 1) estructura de la vegetación (arbórea y arbustiva), e 2) IARalt de humanos, perros, gatos, vacas y chivos, se utilizó la técnica de inferencia multi-modelos. Esta técnica permite comparar varios modelos alternativos y estimar el aporte estadístico de un modelo o grupo de modelos con base en el ajuste a los datos y al principio de parsimonia (Burnham y Anderson 2002).

Antes de definir los modelos se evaluó la colinealidad entre las variables y la autocorrelación espacial de los datos (Zurr y cols. 2010). Para evaluar la colinealidad se utilizó el Factor de Inflación de la Varianza (VIF), por lo que se eliminaron secuencialmente las variables con el VIF más alto y solo se consideraron en el análisis aquellas que tuvieron baja o nula colinealidad

(VIF < 3; Zurr y cols. 2010). Este análisis se realizó con la paquetería *vegan* (Oksanen, 2015). Con respecto a la autocorrelación espacial se realizó un correlograma spline basado en la I de Moran, que construye los intervalos de confianza al 95% a partir de 1,000 réplicas del método bootstrap (Bjørnstad y Falck 2001) utilizando el paquete *ncf* (Bjørnstad y Cai 2022).

Se definieron modelos alternativos que tuvieran sentido biológico para evitar relaciones espurias, se consideraron modelos de una sola variable, así como aditivos y con interacciones (Burnham y Anderson 2002). En modelación estadística, es importante tener en cuenta si las variables de respuesta son continuas o discretas para saber qué tipo de distribución se va a considerar. En el caso de la estimación de las tres expresiones de la diversidad con los números de Hill se obtiene una variable discreta, la riqueza (0D), y dos expresadas en unidades continuas, la diversidad de orden uno y dos (1D y 2D). Por lo que se sugiere que para modelar 0D se consideren una distribución de tipo Poisson (modelo lineal generalizado con una función de enlace logarítmica; GLM), mientras que para 1D y 2D , una distribución tipo normal (modelos lineales; LM; Cultid-Medina y Escobar 2019).

Para seleccionar el o los mejores modelos que explicaron la relación entre los valores de diversidad en términos de qD con las variables indicadoras de perturbación antropogénica y las variables de estructura de la vegetación se utilizó el valor de $p \leq 0.05$ y de delta AICc ≤ 2 , pues en este rango de valores se considera que los modelos tienen un nivel de apoyo empírico primordial (Burnham y Anderson 2002). Además, los modelos se validaron corroborando el criterio de normalidad de los residuales del error. Estos análisis se realizaron utilizando los paquetes *AICcmodavg* (Mazerolle 2023) y *DHARMA* (Hartig 2022).

En el caso de los GLM, el coeficiente de determinación (r^2) no se calcula de manera directa como en los LM, así que, para los GLM se ha propuesto el pseudo r^2 como una medida de ajuste similar y se calcula con los valores de devianza ($r^2_{\text{pseudo}} = 1 - \text{devianza residual}/\text{devianza nula}$; Dobson y Barnett 2018). Para los mejores modelos de acuerdo con el criterio de selección utilizado, el valor de pseudo r^2 se calculó utilizando el paquete *glmtoolbox* (Venegas y cols. 2023). Todos los análisis se realizaron en el programa R versión 4.1.2 (R Core Team 2021).

RESULTADOS

Se obtuvieron 14,211 registros fotográficos independientes, 7,176 para la temporada de lluvias provenientes de 67 estaciones de muestreo activas y 7,035 para la de secas provenientes de 70 estaciones. El esfuerzo de muestreo total fue de 22,668 noches/trampa, 10,475 para la temporada de lluvias y 12,193 para la temporada de secas. El número de registros independientes y esfuerzo de muestreo por polígono y por temporada se muestran en la Tabla 3. Se tuvieron más de 66 estaciones de muestreo (11 por polígono) porque se reinstaló una estación de muestreo en lluvias (67) y cuatro en secas (70). La diferencia entre los registros fotográficos y el esfuerzo de muestreo se debe a que en algunos casos hubo pérdida de información porque se robaron las cámaras o las memorias resultaron dañadas. Los resultados a escala de paisaje se presentarán en orden creciente acorde al nivel de perturbación de cada polígono.

Tabla 3. Esfuerzo de muestreo y número de registros fotográficos independientes a escala de paisaje y por temporada.

Nivel de perturbación	Polígono	Lluvias		Secas	
		Esfuerzo de muestreo (noches/trampa)	Número de registros fotográficos independientes	Esfuerzo de muestreo (noches/trampa)	Número de registros fotográficos independientes
Bajo	Pol6_PNIP	1,858	1,063	2,252	882
	Pol5_Nana	1,890	762	2,002	564
Medio	Pol1_PNLM	1,643	957	1,940	1,047
	Pol2_Tlax	1,803	926	2,107	923
Alto	Pol4_Espa	1,562	1,751	1,865	2,007
	Pol3_Hueyo	1,719	1,717	2,027	1,612
	Total	10,475	7,176	12,193	7,035

De acuerdo con la curva de completitud, considerando la cobertura de la muestra para cada polígono y cada temporada, se encontró que la cobertura de la muestra en los seis polígonos y para ambas temporadas los valores oscilaron entre 0.99 y 1 (Tabla 4; Fig. 5). Debido a que se tuvieron altos valores de cobertura de la muestra, los tres valores de diversidad (qD) se compararon en sus valores observados.

Tabla 4. Valores de cobertura de la muestra a escala de paisaje y por temporada.

Nivel de perturbación	Polígono	Lluvias	Secas
Bajo	Pol6_PNIP	1.0	1.0
	Pol5_Nana	0.99	0.99
Medio	Pol1_PNLM	1.0	1.0
	Pol2_Tlax	1.0	0.99
Alto	Pol4_Espa	1.0	1.0
	Pol3_Hueyo	1.0	0.99

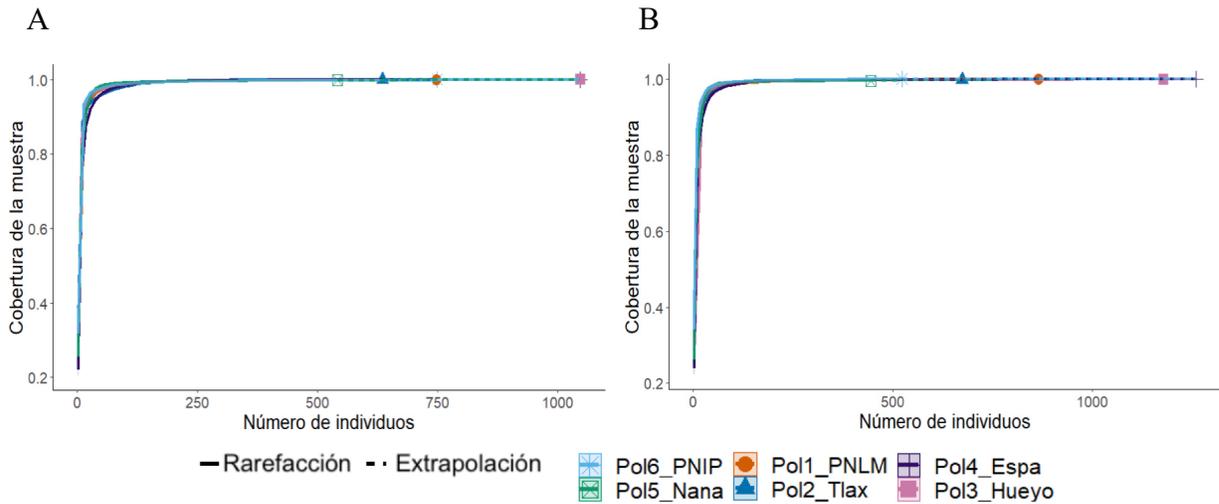


Fig. 5. Cobertura de la muestra basada en rarefacción con intrapolación (línea continua) / extrapolación (línea punteada). A. Temporada de lluvias. B. Temporada de secas. En azul claro Pol6_PNIP, en verde Pol5_Nana, en anaranjado Pol1_PNLM, en azul oscuro Pol2_Tlax, en morado Pol4_Espa y en rosa Pol3_Hueyo.

En el área de estudio se registraron 14 especies silvestres de mamíferos medianos y grandes correspondientes a 10 familias y 6 órdenes. Los órdenes registrados fueron Carnívora, Rodentia, Artiodactyla, Cingulata, Didelphimorphia y Lagomorpha, siendo Carnívora el orden mejor representado con ocho especies: *B. astutus*, *C. latrans*, *L. rufus*, *Mephitis macroura*, *Mustela frenata*, *Procyon lotor*, *S. angustifrons* y *U. cinereoargenteus*. El número y las especies registradas por polígono se muestran en la Tabla 5.

De las 14 especies detectadas, 12 corresponden a mamíferos medianos de hábitos generalistas, mientras que *O. virginianus* solo se registró en los polígonos seis y cinco (perturbación baja); *U. cinereoargenteus* en los polígonos dos y tres (perturbación media y alta); y *S. angustifrons* fue exclusiva del polígono cuatro (perturbación alta). Las especies que se registraron en todos los polígonos fueron: *C. latrans*, *P. lotor*, *Sciurus sp.* y *Sylvilagus sp.*

Tabla 5. Especies silvestres de mamíferos medianos y grandes registradas en los polígonos de muestreo ubicados dentro y entre los PNMIP. Punto negro indica la presencia de la especie.

Orden	Familia	Especie	Pol6_ PNIP	Pol5_ Nana	Pol1_ PNLM	Pol2_ Tlax	Pol4_ Espa	Pol3_ Hueyo
Canivora	Canidae	<i>Canis latrans</i> Say	•	•	•	•	•	•
		<i>Urocyon cinereoargenteus</i> Schreber				•		•
	Mephitidae	<i>Mephitis macroura</i> Lichtenstein		•			•	•
		<i>Spilogale angustifrons</i> Howell					•	
	Procyonidae	<i>Bassariscus astutus</i> Lichtenstein		•	•	•	•	•
		<i>Procyon lotor</i> Linnaeus	•	•	•	•	•	•
	Felidae	<i>Lynx rufus</i> Schreber	•	•	•		•	
	Mustelidae	<i>Mustela frenata</i> Lichtenstein	•		•	•	•	•
Rodentia	Sciuridae	<i>Otospermophilus variegatus</i> Erxleben		•		•	•	•
		<i>Sciurus sp.</i>	•	•	•	•	•	•
Artiodactyla	Cervidae	<i>Odocoileus virginianus</i> Zimmermann	•	•				
Cingulata	Dasyopodae	<i>Dasyopus novemcinctus</i> Linnaeus	•	•	•	•	•	
Didelphimorphia	Didelphidae	<i>Didelphis virginiana</i> Allen		•	•	•	•	•
Lagomorpha	Leporidae	<i>Sylvilagus sp.</i>	•	•	•	•	•	•
Totales			9	11	9	10	12	10

En todos los polígonos se obtuvieron registros de humanos y perros (ferales, mascotas y cazadores). En el polígono seis llamo la atención el registro de la especie exótica, *Cervus*

elaphus Linnaeus, conocido como ciervo europeo, común o rojo, esta especie presentó un IARalt promedio de 0.16.

Escala de paisaje y entre temporadas

En el caso de la temporada de lluvias a escala de paisaje, se determinó que el Pol4_Espa presentó la mayor riqueza de especies (0D) con 11 ± 0.43 especies, pero no difirió significativamente de la del Pol5_Nana (9 ± 2.24 especies), pues los IC se superpusieron en los valores de riqueza estimados (Fig. 6). De igual forma, la diversidad de orden uno (1D) fue mayor en Pol4_Espa con 6.1 ± 0.34 especies efectivas y difirió significativamente con la de los otros cinco polígonos (Fig. 6). En cuanto a la diversidad de orden dos (2D), también el Pol4_Espa fue el más diverso con 4.5 ± 0.31 especies efectivas, pero no difirió significativamente de Pol3_Hueyo y Pol5_Nana (Fig. 6). Los valores observados de los tres órdenes de diversidad para cada polígono en la temporada de lluvias se resumen en la Tabla 6.

Tabla 6. Valores observados (Obs.) \pm intervalo de confianza (IC) de los tres órdenes de diversidad ($q=0,1,2$) durante la temporada de lluvias por polígono. Li, límite inferior; Ls, límite superior.

Nivel de perturbación antropogénica												
Bajo				Medio				Alto				
	qD	Obs. \pm IC	Li	Ls		Obs. \pm IC	Li	Ls		Obs. \pm IC	Li	Ls
Pol6_PNIP	0D	8 ± 1.26	6.74	9.26	Pol1_PNLM	9 ± 1.35	7.7	10.40	Pol4_Espa	11 ± 0.43	10.6	11.40
	1D	3.7 ± 0.21	3.5	3.92		4.1 ± 0.31	3.8	4.31		6.1 ± 0.34	5.76	6.46
	2D	3.1 ± 0.17	2.98	3.32		3.2 ± 0.21	3	3.39		4.5 ± 0.31	4.19	4.88
Pol5_Nana	0D	9 ± 2.24	6.76	11.24	Pol2_Tlax	9 ± 0.29	8.7	9.29	Pol3_Hueyo	9 ± 0.3	8.7	9.30
	1D	5.1 ± 0.34	4.76	5.48		4.1 ± 0.25	3.9	4.44		5.1 ± 0.24	4.86	5.31
	2D	3.9 ± 0.42	3.48	4.30		3.2 ± 0.23	3	3.43		4.4 ± 0.22	4.18	4.55

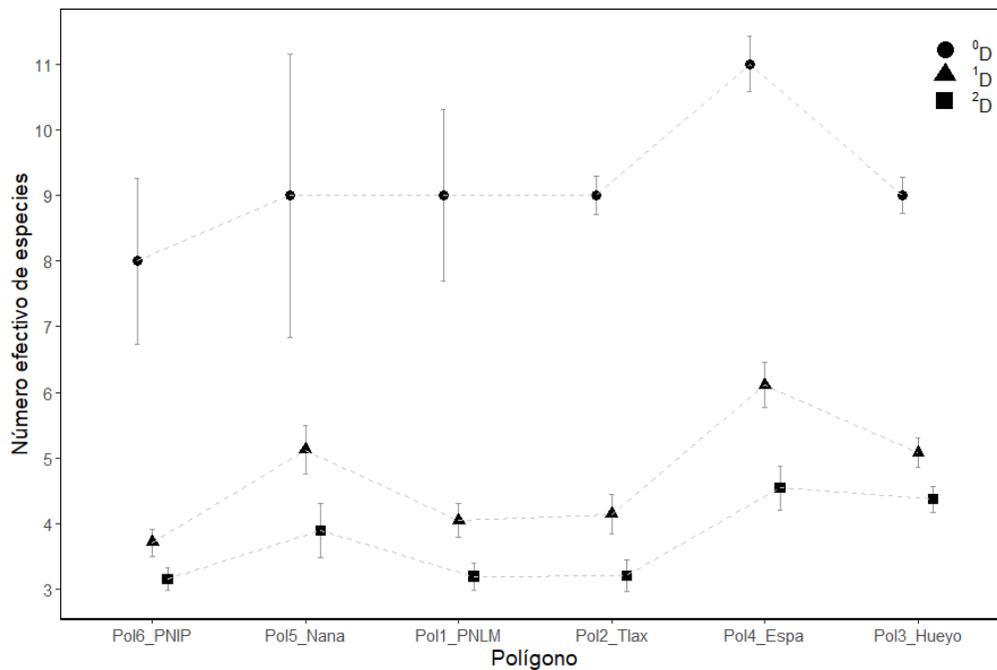


Fig. 6. Patrones observados de la diversidad de mamíferos medianos y grandes (0D) e intervalos de confianza al 95% para los seis polígonos durante la temporada de lluvias. El círculo refiere a la riqueza de especies (0D), el triángulo a la diversidad de orden uno (1D), y el cuadrado a la diversidad de orden dos (2D). Los polígonos están ordenados de menor a mayor nivel de perturbación antropogénica.

Por otro lado, en la temporada de secas al comparar los tres órdenes de diversidad entre los seis polígonos se encontró el mismo patrón, la única diferencia fue que la riqueza de especies del Pol4_Espa aumentó ligeramente respecto de la de los Pol3_Hueyo y Pol5_Nana. El Pol4_Espa tuvo la mayor riqueza (0D) con 12 ± 1.36 especies y no difirió de la de los Pol2_Tlax, Pol3_Hueyo y Pol5_Nana, pues los IC se superpusieron (Fig. 7). En cuanto a la diversidad de orden uno (1D) también el polígono cuatro fue el más alto con 5.7 ± 0.28 especies efectivas y no difirió del Pol5_Nana que tuvo 5.4 ± 0.51 especies efectivas (Fig. 7). De igual forma, el Pol4_Espa tuvo el mayor valor de diversidad de orden dos (2D) con 4.2 ± 0.29 especies efectivas, y difirió significativamente con Pol1_PNLM, Pol2_Tlax y Pol6_PNIP que tuvieron 3.1 ± 0.23 , 3.2 ± 0.27 y 2.9 ± 0.24 especies efectivas respectivamente (Fig. 7). Los valores observados de los tres órdenes de diversidad para cada polígono en la temporada de secas se resumen en la Tabla 7.

Tabla 7. Valores observados (Obs.) \pm intervalo de confianza (IC) de los tres órdenes de diversidad ($q=0,1,2$) durante la temporada de secas por polígono. Li, límite inferior; Ls, límite superior.

Nivel de perturbación antropogénica												
	qD	Bajo			Medio			Alto				
		Obs. \pm IC	Li	Ls	Obs. \pm IC	Li	Ls	Obs. \pm IC	Li	Ls		
Pol6_PNIP	0D	7 \pm 0.84	6.16	7.84	Pol1_PNLM	9 \pm 0.89	8.02	9.98	Pol4_Espa	12 \pm 1.36	10.64	13.36
	1D	3.7 \pm 0.27	3.42	3.96		3.9 \pm 0.22	3.68	4.16		5.7 \pm 0.28	5.42	6.04
	2D	2.9 \pm 0.24	2.68	3.16		3.1 \pm 0.23	2.87	3.23		4.2 \pm 0.29	3.91	4.46
Pol5_Nana	0D	10 \pm 1.65	8.35	11.65	Pol2_Tlax	9 \pm 2.22	6.78	11.22	Pol3_Hueyo	10 \pm 2.19	7.81	12.19
	1D	5.4 \pm 0.51	4.89	5.83		4.2 \pm 0.29	3.91	4.54		4.9 \pm 0.22	4.68	5.11
	2D	3.8 \pm 0.47	3.33	4.28		3.2 \pm 0.27	2.93	3.47		4.1 \pm 0.17	3.93	4.29

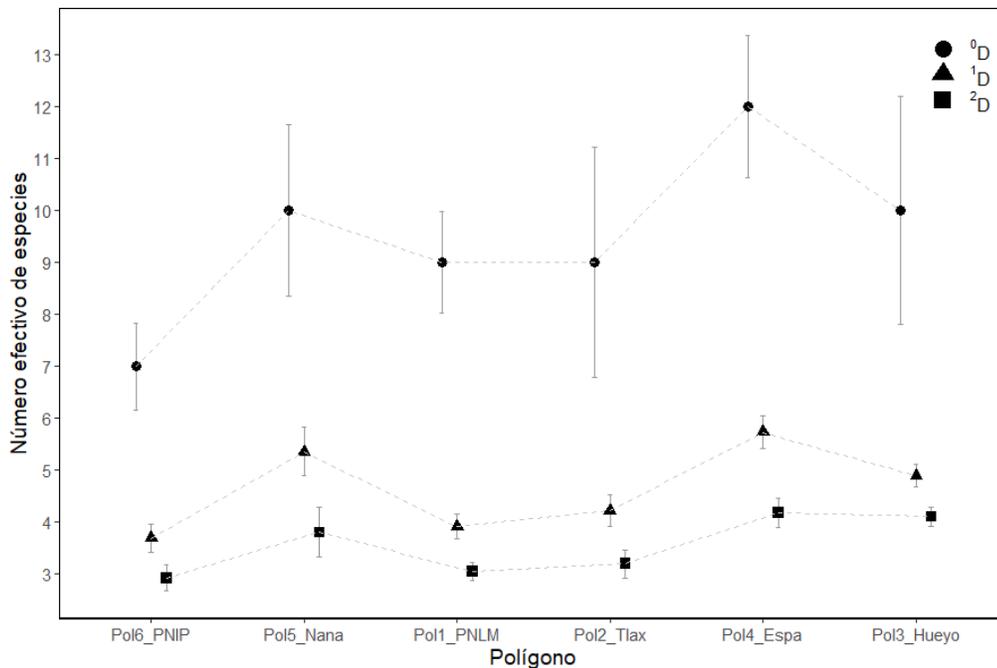


Fig. 7. Patrones observados de la diversidad de mamíferos medianos y grandes (qD) e intervalos de confianza al 95% para los seis polígonos durante la temporada de secas. El círculo refiere a la riqueza de especies (0D), el triángulo a la diversidad de orden uno (1D), y el cuadrado a la diversidad de orden dos (2D). Los polígonos están ordenados de menor a mayor nivel de perturbación antropogénica.

Al comparar los valores de diversidad de cada polígono entre temporadas, se encontró que las diversidades de orden 1 y 2 fueron estadísticamente iguales entre ambas temporadas (Tabla

7 y 8). Con respecto a la riqueza de especies variaron entre una y dos especies, sin ser una diferencia estadísticamente significativa, ya que los IC se superpusieron (Fig. 6 y 7). La prueba U de Mann-Whitney no mostró diferencias significativas entre la riqueza (⁰D; W=14, $p=0.54$), diversidad de orden uno (¹D; W=18.5, $p=1$) y dos (²D; W=22.5, $p=0.51$) entre temporadas.

Aunque las diferencias en la riqueza de especies entre temporadas no fueron estadísticamente significativas para algunos polígonos, la composición varió ligeramente entre ambas temporadas, pues hubo especies que no fueron detectadas en las dos temporadas. Por ejemplo, en el caso del Pol6_PNIP *D. novemcinctus* fue la especie que no pudo ser detectada en la temporada de secas (Tabla 8), y de acuerdo con los resultados, para este polígono se estima que todavía se podría encontrar una especie más (Tabla 6 y 7), pero la probabilidad es baja, debido a que se tuvo una cobertura de la muestra de 0.99 (Tabla 4). En el Pol5_Nana en la temporada de lluvias no se detectó a *B. astutus* y *M. macroura* y en la temporada de secas a *Otospermophilus variegatus* Erxleben (Tabla 9). Además, para esta última temporada se estima que se podrían detectar otras dos especies más (Tabla 7). Para ambos polígonos, en la temporada de lluvias más del 65% de las especies tuvieron valores mayores de IARalt promedio (Tabla 8).

Tabla 8. Especies de mamíferos medianos y grandes registradas en los polígonos con bajo nivel de perturbación. Punto negro indica la presencia de la especie. IARalt Prom., promedio del índice de abundancia relativo alternativo.

Especie	Nivel bajo de perturbación antropogénica							
	Pol6_PNIP				Pol5_Nana			
	Lluvias	IARalt Prom.	Secas	IARalt Prom.	Lluvias	IARalt Prom.	Secas	IARalt Prom.
<i>Bassariscus astutus</i>							●	0.04
<i>Canis latrans</i>	●	12.4	●	7.1	●	3.86	●	1.5
<i>Dasyurus novemcinctus</i>	●	0.05			●	1.41	●	1.22
<i>Didelphis virginiana</i>					●	0.34	●	1.46
<i>Lynx rufus</i>	●	1.55	●	2.24	●	3.14	●	0.92
<i>Mephitis macroura</i>							●	0.08
<i>Mustela frenata</i>	●	0.18	●	0.08				
<i>Odocoileus virginianus</i>	●	0.55	●	0.14	●	0.04	●	0.24
<i>Otospermophilus variegatus</i>					●	0.08		
<i>Procyon lotor</i>	●	0.18	●	0.88	●	3.83	●	3.07
<i>Sciurus sp.</i>	●	7.33	●	2.69	●	4.36	●	2.99
<i>Sylvilagus sp.</i>	●	14.59	●	12.19	●	10.97	●	10.33
Total	9		8		9		10	

Con respecto a los polígonos con un nivel intermedio de perturbación, en el Pol1_PNLM se detectaron las mismas especies en ambas temporadas (Tabla 9), no se estima que se pueda detectar otra especie, pues el valor de cobertura de la muestra fue de 1 (Tabla 4), y con respecto a los valores promedio de IARalt de la mayoría (66%) de las especies en la temporada de lluvias fueron ligeramente mayores que en secas. Mientras tanto, en el Pol2_Tlax en la temporada de lluvias no se registró *M. frenata* y en la temporada de secas a *D. novemcinctus*, además para la temporada de secas se estima que podrían registrarse otras dos especies más (Tabla 7), y menos de la mitad de las especies tuvieron valores promedio de IARalt mayores en la temporada de lluvias (Tabla 9).

Tabla 9. Especies de mamíferos medianos y grandes registradas en los polígonos con nivel medio de perturbación. Circulo negro indica la presencia de la especie. IARalt Prom., promedio del índice de abundancia relativo alternativo.

Especie	Nivel medio de perturbación antropogénica							
	Pol1 PNLM				Pol2 Tlax			
	Lluvias	IARalt Prom.	Secas	IARalt Prom.	Lluvias	IARalt Prom.	Secas	IARalt Prom.
<i>Bassariscus astutus</i>	●	3.35	●	3.35	●	16.09	●	15.73
<i>Canis latrans</i>	●	3.98	●	3.83	●	1.0	●	1.06
<i>Dasyopus novemcinctus</i>	●	0.4	●	0.08	●	0.22		
<i>Didelphis virginiana</i>	●	0.05	●	0.48	●	0.33	●	0.79
<i>Lynx rufus</i>	●	0.27	●	0.26				
<i>Mustela frenata</i>	●	0.45	●	0.31			●	0.04
<i>Otospermophilus variegatus</i>					●	0.55	●	1.11
<i>Procyon lotor</i>	●	3.06	●	1.95	●	0.85	●	2.13
<i>Sciurus sp.</i>	●	14.14	●	14.38	●	0.66	●	0.1
<i>Sylvilagus sp.</i>	●	20.36	●	19.74	●	6.23	●	4.81
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>					●	9.16	●	8.84
Total	9		9		9		9	

En Pol4_Espa y Pol3_Hueyo hubo especies que no se detectaron en una de las dos temporadas, por ejemplo, *M. macroura* en el Pol4_Espa y *U. cinereoargenteus* en el Pol3_Hueyo (Tabla 10). En el Pol4_Espa, la mitad de las especies tuvieron valores mayores de IARalt promedio en la temporada de secas (Tabla 10). En particular, para el Pol3_Hueyo en la temporada de secas se estima que se podrían detectar otras dos especies (Tabla 7), y durante la

temporada de lluvias, el 88% de las especies tuvieron valores ligeramente mayores de IARalt promedio (Tabla 10).

Tabla 10. Especies de mamíferos medianos y grandes registradas en los polígonos con alto nivel de perturbación. Circulo negro indica la presencia de la especie. IARalt Prom., promedio del índice de abundancia relativo alternativo.

Especie	Nivel alto de perturbación antropogénica							
	Pol4 Espa				Pol3 Hueyo			
	Lluvias	IARalt Prom.	Secas	IARalt Prom.	Lluvias	IARalt Prom.	Secas	IARalt Prom.
<i>Bassariscus astutus</i>	●	14.09	●	17.33	●	16.79	●	19.42
<i>Canis latrans</i>	●	12.21	●	5.25	●	6.05	●	4.84
<i>Dasypus novemcinctus</i>	●	3.58	●	0.87				
<i>Didelphis virginiana</i>	●	1.98	●	3.92	●	1.58	●	2.83
<i>Lynx rufus</i>	●	0.16	●	1.44				
<i>Mephitis macroura</i>			●	0.04	●	0.44	●	0.29
<i>Mustela frenata</i>	●	0.86	●	0.2	●	0.24	●	0.08
<i>Otospermophilus variegatus</i>	●	2.37	●	2.92	●	3.47	●	2.06
<i>Procyon lotor</i>	●	7.8	●	7.2	●	15.46	●	14.8
<i>Sciurus sp.</i>	●	3.29	●	1.26	●	0.35	●	0.28
<i>Spilogale angustifrons</i>	●	0.65	●	0.2				
<i>Sylvilagus sp.</i>	●	27.79	●	29.67	●	17.07	●	15.22
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>							●	0.04
Total	11		12		9		10	

Con respecto a las curvas de rango abundancia, en la temporada de lluvias y al comparar entre polígonos, las especies dominantes, en cinco de los seis polígonos, aportaron más del 30% de la abundancia total, solo en el Pol3_Hueyo, las tres especies dominantes (*B. astutus*, *Sylvilagus sp* y *P. lotor*; Fig. 8) aportaron más del 25%. Hubo dos especies dominantes en el Pol1_PNLM (*Sylvilagus sp.* y *Sciurus sp.*; Fig. 8) y el Pol6_PNIP (*Sylvilagus sp.* y *C. latrans*; Fig. 8), y una especie dominante en los polígonos Pol2_Tlax (*B. astutus*; Fig. 8) Pol4_Espa (*Sylvilagus sp.*; Fig. 8) y Pol5_Nana (*Sylvilagus sp.*; Fig. 8). Para el Pol5_Nana se estima que se podría detectar una especie más (Fig. 8). Durante esta temporada, *Sylvilagus sp.* fue una de las especies dominantes en cinco de los seis polígonos de muestreo. En los polígonos con un nivel de perturbación bajo (Pol6_PNIP y Pol5_Nana) y medio (Pol1_PNLM y Pol2_Tlax) se tuvieron de una a dos especies dominantes y en el nivel alto (Pol4_Espa y Pol3_Hueyo) una y tres

especies. En el área de estudio en la temporada de lluvias se tuvieron cinco especies dominantes (*Sylvilagus sp.*, *Sciurus sp.*, *B. astutus*, *C. latrans* y *P. lotor*).

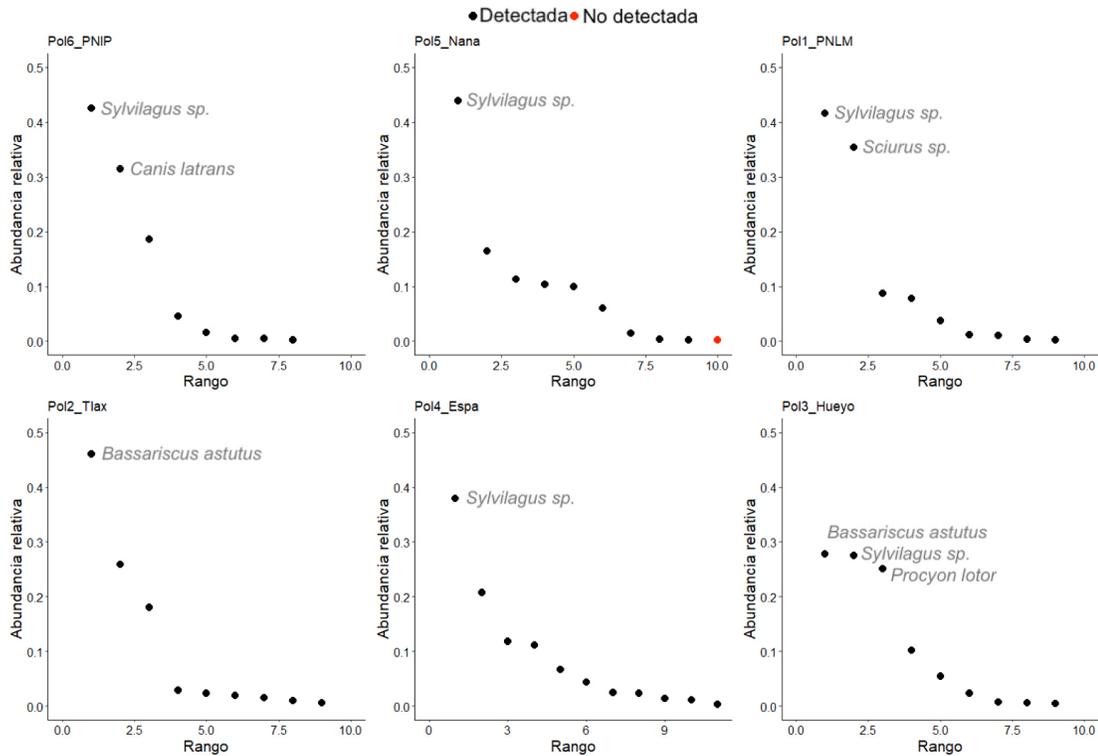


Fig. 8. Curvas de rango-abundancia de mamíferos medianos y grandes para los seis polígonos durante la temporada de lluvias. El círculo negro refiere a las especies detectadas y el rojo a las no detectadas.

En la temporada de secas, en todos los polígonos destacaron las mismas especies dominantes que en la temporada de lluvias; solamente para Pol6_PNIP hubo una especie menos (Fig. 9) y para el Pol3_Hueyo dos menos, sin embargo, para este último polígono, el porcentaje de aporte a la abundancia total de su especie dominante fue mayor que en la temporada de lluvias (Fig. 9). Para los polígonos Pol2_Tlax, Pol3_Hueyo y Pol5_Nana se estima que se podría detectar una especie más (Fig. 9). *Sylvilagus sp.* fue la especie dominante en cuatro de los seis polígonos (Fig. 9). En los polígonos con un nivel de perturbación bajo (Pol6_PNIP y Pol5_Nana) y alto (Pol4_Espa y Pol3_Hueyo) se tuvo una especie dominante, mientras que, en el nivel medio (Pol1_PNLM y Pol2_Tlax) de una a dos especies. En el área de estudio en la temporada de secas se tuvieron tres especies dominantes (*Sylvilagus sp.*, *Sciurus sp.* y *B. astutus*).

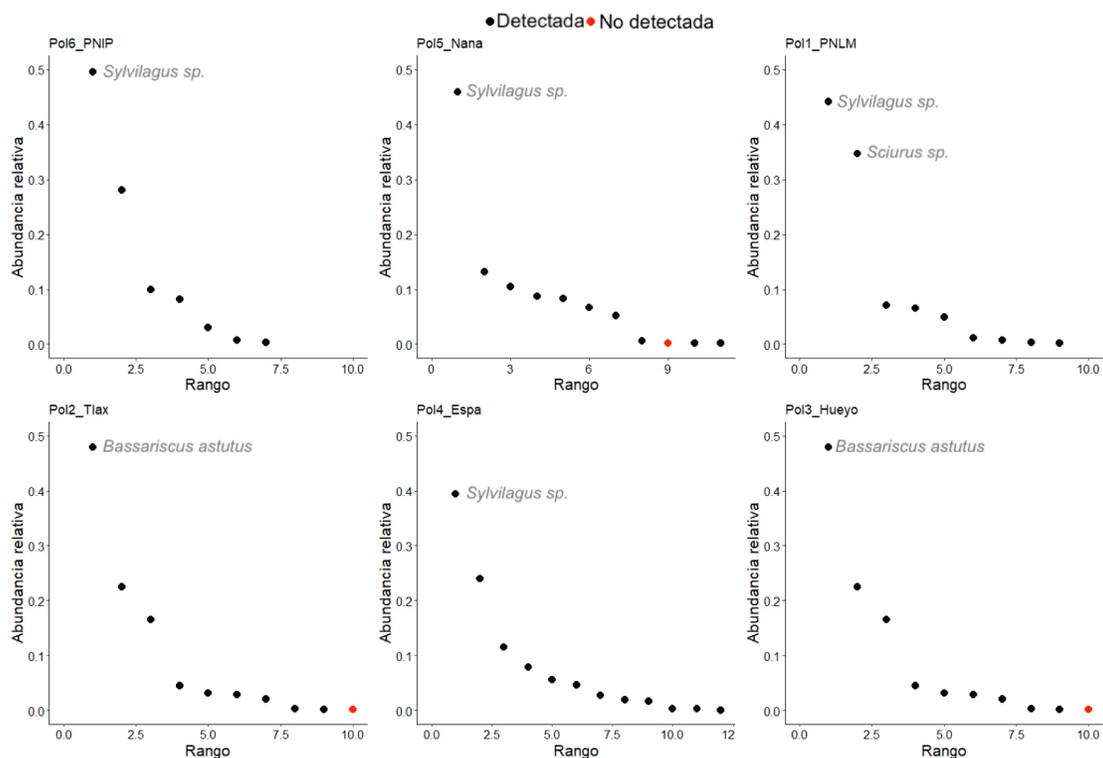


Fig. 9. Curvas de rango-abundancia de mamíferos medianos y grandes para los seis polígonos durante la temporada de secas. El círculo negro refiere a las especies detectadas y el rojo a las no detectadas.

Escala de microhábitat y entre temporadas

Al revisar la colinealidad entre las variables indicadoras de perturbación antropogénica a escala de microhábitat, se obtuvieron 9 variables para la temporada de lluvias y 10 para la temporada de secas (VIF < 3; Tabla 11).

Tabla 11. Valores de Factor de Inflación de la Varianza (VIF) de las variables a escala de microhábitat consideradas en los modelos para la temporada de lluvias y secas. DAP, diámetro a la altura de pecho; CoberArbo, cobertura arbórea; AperDos, apertura del dosel; AltuArbu, altura arbustos; CoberArbu, cobertura arbustiva; IARalt H, índice de abundancia relativa de humanos; IARalt V, índice de abundancia relativa de vacas; IARalt C, índice de abundancia relativa de cabras, IARalt G, índice de abundancia relativa de gatos domésticos; IARalt P, índice de abundancia relativa de perros.

Temporada	DAP	Cober Arbo	Aper Dosel	Altu Arbu	Cober Arbu	IARalt H	IARalt V	IARalt C	IARalt G	IARalt P
Lluvias	2.04	2.24	1.29	-	1.68	1.81	1.05	1.15	2.60	1.44
Secas	1.69	1.55	1.16	1.22	1.13	2.23	1.20	1.15	1.36	1.85

En la Tabla 12 se resumen los IARalt promedio de humanos y especies exóticas por polígono y por temporada.

Tabla 12. Promedio del índice de abundancia relativa alternativo (IARalt) de humanos y especies exóticas por polígono y por temporada. IARalt H, índice de abundancia relativa de humanos; IARalt V, índice de abundancia relativa de vacas; IARalt C, índice de abundancia relativa de cabras, IARalt G, índice de abundancia relativa de gatos domésticos; IARalt P, índice de abundancia relativa de perros.

Polígono	Lluvias					Secas				
	IAR alt H	IAR alt V	IAR alt C	IAR alt G	IAR alt P	IAR alt H	IAR alt V	IAR alt C	IAR alt G	IAR alt P
Pol6_PNIP	6.36	10.77	-	-	3.8	5.05	6.15	-	-	5.54
Pol5_Nana	7.78	-	-	-	2.95	5.38	-	-	-	2.11
Pol1_PNLM	4.47	0.12	-	-	7.76	4.16	5.8	-	0.04	5.8
Pol2_Tlax	8.48	-	-	0.39	7.06	6.67	-	-	0.74	7.91
Pol4_Espa	6.26	1.53	0.06	0.28	25.82	5.97	0.04	12.38	0.35	18.26
Pol3_Hueyo	1.62	3.25	8.91	0.22	17.95	4.14	1.28	2.36	0.29	13.25

Los correlogramas muestran visualmente que para ambas temporadas no hay autocorrelación espacial entre las estaciones de muestreo, pues la línea del modelo estimado cae dentro del IC, incluso a la distancia mínima de separación entre cámaras trampa que fue de 500 m (Fig. 10).

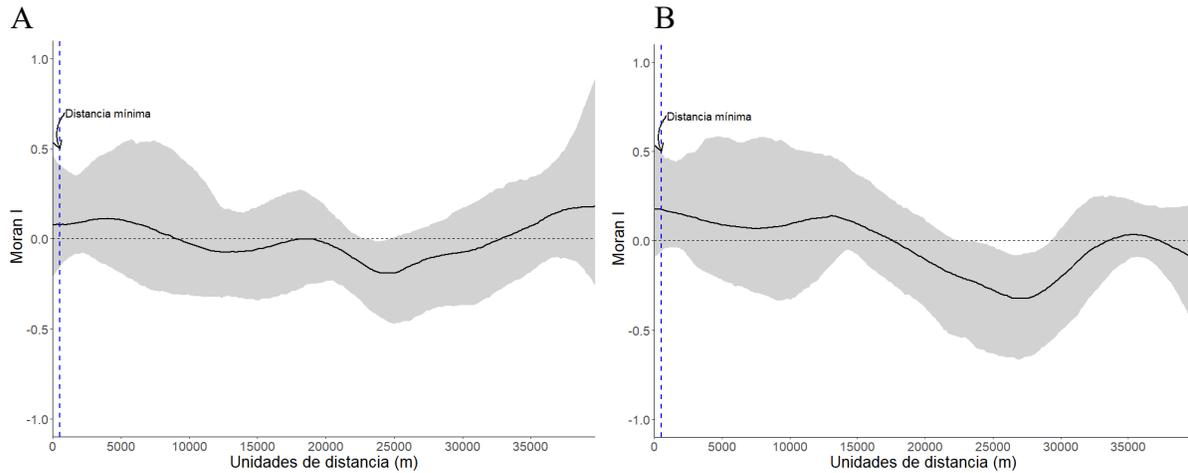


Fig. 10. Correlogramas. A. Temporada de lluvias. B. Temporada de secas. Eje X, unidades de distancia; eje Y, índice de Moran; línea negra, modelo estimado; área gris, intervalo de confianza.

De acuerdo con la inferencia multimodelos, para las dos temporadas, los mejores modelos ($\Delta AICc \leq 2$ y $p \leq 0.05$) que explicaron la variación de los tres valores de diversidad (qD) a escala de estación de muestreo, incluyen la variable índice de abundancia relativa de perros (IARalt P; Tabla 13).

Tabla 13. Parámetros de los modelos para la relación entre los valores de diversidad (⁰D) a escala de microhábitat y las variables indicadoras de perturbación antropogénica en la temporada de lluvias y secas. ⁰D, riqueza de especies; ¹D, diversidad de orden uno; ²D, diversidad de orden dos; CoberArbu, cobertura arbustiva; IARalt H, índice de abundancia relativa de humanos; IARalt P, índice de abundancia relativa de perros; IARalt V, índice de abundancia relativa de vacas; IARalt C, índice de abundancia relativa de cabras; IARalt G, índice de abundancia relativa de gatos; GLM, modelo lineal generalizado; LM, modelo lineal; K, número de parámetros estimados; AICc, criterio de información de Akaike; ΔAICc, diferencia en los valores de AICc entre cada modelo y el mejor modelo; AICc WT, peso de Akaike que indica el nivel de apoyo; r² (coeficiente de determinación) y valor de probabilidad (p). Los mejores modelos (Δ AICc<2 y p ≤ 0.05) se marcan con un *.

	Modelos	Tipo de modelo	K	AICc	Δ AICc	AICc WT	r ²	Valor de p
Lluvias	⁰ D ~ IARalt P	GLM	2	298.51	0.00	0.50	0.20	0.000 *
	⁰ D ~ IARalt P * IARalt H		4	300.06	1.55	0.23	0.23	0.869
	⁰ D ~ IARalt P+DAP		3	300.54	2.03	0.18	0.20	0.000
	⁰ D ~ IARalt P*CobeArbu		4	302.67	4.16	0.06	0.20	0.697
	¹ D ~ IARalt P	LM	3	177.75	0.00	0.42	0.33	0.002 *
	¹ D ~ IARalt P*IARalt H		5	178.81	1.06	0.25	0.34	0.631
	¹ D ~ IARalt P+DAP		4	179.95	2.20	0.14	0.32	0.009
	¹ D ~ IARalt P+IARalt V+IARalt C+IARalt G		6	181.37	3.62	0.07	0.35	0.014
	¹ D ~ IARalt P*CobeArbu	5	191.59	3.84	0.06	0.33	0.755	
	² D ~ IARalt P	LM	3	167.65	0.00	0.33	0.32	0.020 *
	² D ~ IARalt P*IARalt H		5	169.31	1.66	0.14	0.33	0.710
	² D ~ IARalt P+DAP		4	169.90	2.26	0.11	0.32	0.068
² D ~ IARalt P+IARalt V+IARalt C+IARalt G	6		170.50	2.85	0.08	0.35	0.055	
² D ~ IARalt P*CobeArbu	5	171.64	3.99	0.05	0.33	0.934		
Secas	⁰ D ~ IARalt P	GLM	2	293.43	0.00	0.53	0.25	0.000 *
	⁰ D ~ IARalt P+DAP		3	295.35	1.92	0.20	0.26	0.621
	⁰ D ~ IARalt P*CobeArbu		4	296.07	2.64	0.14	0.28	0.493
	⁰ D ~ IARalt P*IARalt H		4	297.14	3.71	0.08	0.27	0.452
	¹ D ~ IARalt P	LM	3	168.57	0.00	0.49	0.21	0.003 *
	¹ D ~ IARalt P+DAP		4	170.80	2.23	0.16	0.21	0.014
	¹ D ~ IARalt P* CobeArbu		5	171.60	3.03	0.10	0.25	0.339
	¹ D ~ IARalt P*IARalt H		5	172.74	4.17	0.06	0.20	0.535
	¹ D ~ IARalt G	3	173.38	4.81	0.04	0.17	0.05	
	² D ~ IARalt P	LM	3	159.80	0.00	0.45	0.21	0.007 *
	² D ~ IARalt P+DAP		4	162.03	2.24	0.14	0.21	0.029
	² D ~ IARalt G		3	163.00	3.21	0.09	0.19	0.450
² D ~ IARalt P*CobeArbu	5		163.73	2.95	0.06	0.23	0.561	
² D ~ IARalt P*IARalt H	5	164.15	4.36	0.05	0.21	0.711		

En la temporada de lluvias, el mejor modelo que explicó la variación de los valores de diversidad es ${}^4D \sim \text{IARalt P}$, esta variable tuvo una relación positiva con los tres valores de diversidad. Para la riqueza (0D) el modelo explicó el 20% de la variación de los datos (ecuación: $-3.53 + 0.23 \text{ IARalt Perros}$; Fig. 11A), para el orden de diversidad uno (1D) el 33% (ecuación: $-1.88 + 0.45 \text{ IARalt Perros}$; Fig. 11B) y para el orden de diversidad dos (2D) el 32% (ecuación: $-2.39 + 0.29 \text{ IARalt Perros}$; Fig. 11C).

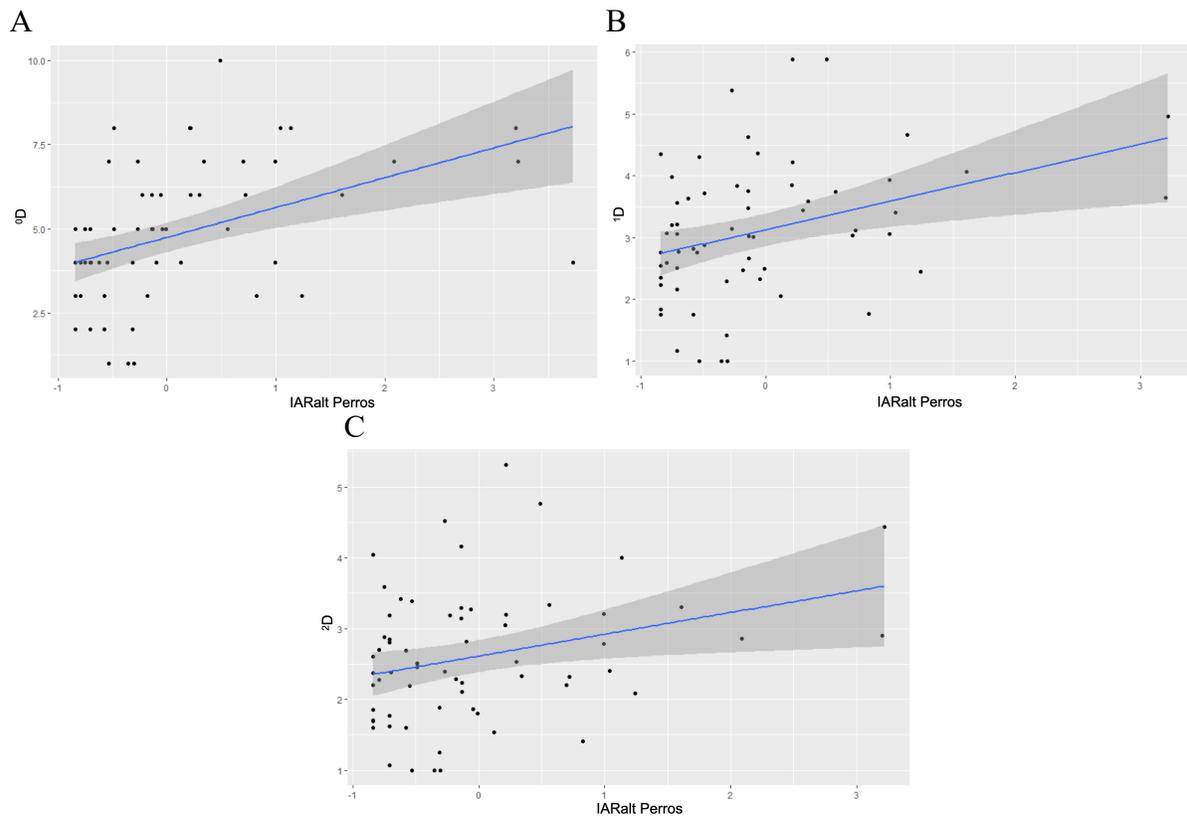


Fig. 11. Gráficas de los mejores modelos en la temporada de lluvias. A. Riqueza de especies (0D). B. Diversidad de orden uno (1D). C. Diversidad de orden dos (2D).

En la temporada de secas, para la riqueza de especies (0D) se tuvo un mejor modelo, ${}^0D \sim \text{IARalt P}$, que explicó el 25 % de la variación de los datos (ecuación: $-3.58 + 0.23 \text{ IARalt Perros}$; Fig. 12A). En el caso de la diversidad de orden uno (1D) el mejor modelo explicó el 21% (ecuación: $-2.01 + 0.30 \text{ IARalt Perros}$; Fig. 12C) y para la diversidad de orden dos el 21% (ecuación: $-2.56 + 0.25 \text{ IARalt Perros}$; Fig. 13D).

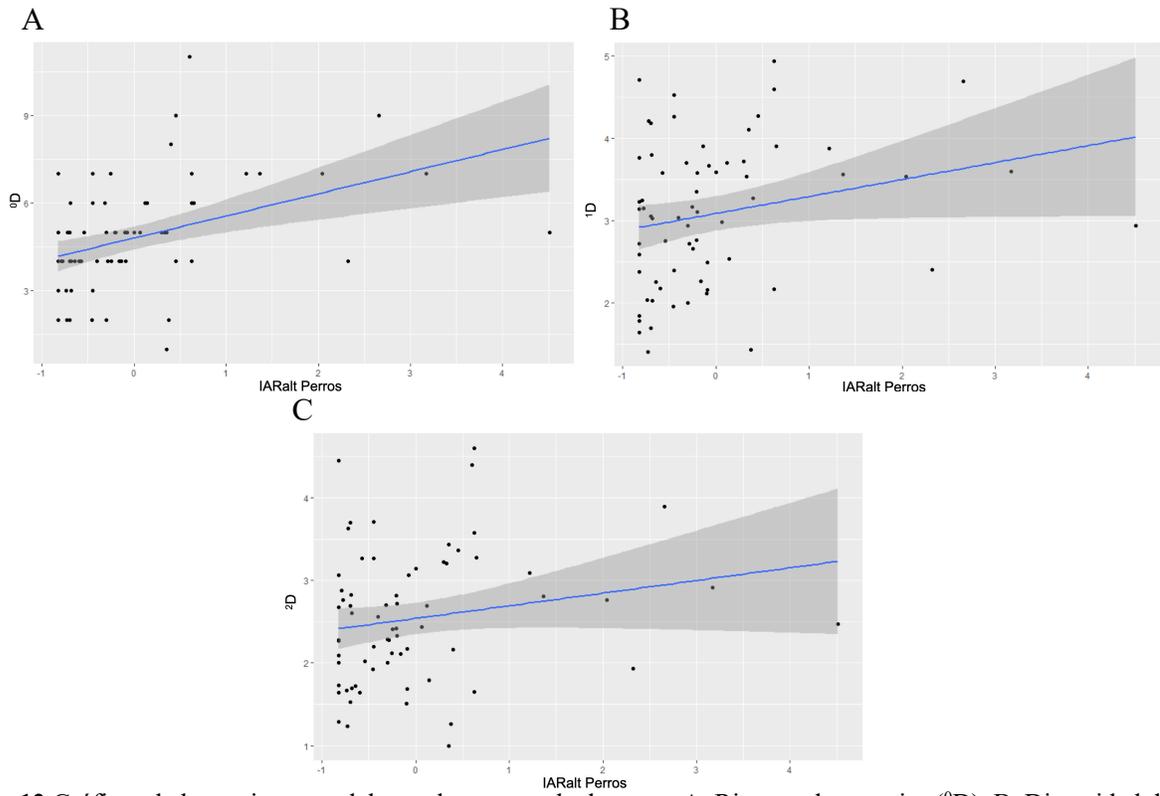


Fig. 12. Gráficas de los mejores modelos en la temporada de secas. A. Riqueza de especies (0D). B. Diversidad de orden uno (1D). C. Diversidad de orden dos (2D).

DISCUSIÓN

La estacionalidad y la perturbación antropogénica tienen un papel importante en la estructura de los ensamblajes de especies, al generar cambios en los ecosistemas que influyen en la disponibilidad de recursos, por lo que, conocer cuántas y cuáles especies persisten en sitios con diferente nivel de perturbación es de gran importancia tanto en el aspecto ecológico como de conservación para dirigir estrategias de protección y restauración a escala local (Bernardo y Melo 2013). En este estudio se analizó la estructura de los ensamblajes de mamíferos medianos y grandes a partir de datos de fototrampeo en dos temporadas (de lluvias y de secas) y escalas espaciales (paisaje y microhábitat) dentro y entre los PN-MIP.

Los resultados no sustentaron las hipótesis planteadas, con respecto a la primera (H_1) los tres valores de diversidad (0D , 1D y 2D) de mamíferos medianos y grandes fueron iguales entre temporadas. Esto puede deberse a que la mayoría de las especies (12 de las 14 especies registradas) son carnívoros medianos generalistas. En este sentido, se ha reportado que la especialización estacional en mamíferos es más común en pequeños herbívoros (ej. ardillas) que en carnívoros medianos (ej. coyotes), pues los cambios en la vegetación tienen un mayor impacto en herbívoros estacionalmente especializados (HEE; presentes en una temporada); a diferencia del caso de los carnívoros, que cuentan con una fuente de alimento presente a pesar de los cambios de temporada gracias a los herbívoros estacionalmente generalizados (HEG; presentes todo el año), como son los lagomorfos (Humphries y cols. 2017). Además, los mamíferos generalistas tienen la ventaja de que pueden utilizar los recursos de los fragmentos de vegetación natural, como son los producidos por las zonas agrícolas (ej. mayor abundancia de roedores, insectos, maíz, avena, etc.), y se benefician por la ausencia de depredadores tope (Fuller y cols. 2010; Ceballos 2014; Ramesh y Downs 2015).

A nivel de polígono, el no observar cambios en la diversidad (qD) entre la temporada de lluvias y secas, apoya los resultados obtenidos en otros estudios como el de Mezhuva-Velázquez y cols. (2022), quienes tampoco encontraron diferencias en la riqueza de especies (0D) de mamíferos medianos y grandes en un paisaje heterogéneo en términos del uso de suelo y vegetación. La similitud de la diversidad encontrada entre temporadas fue interpretada como un indicador del recambio equitativo y estabilidad ecológica en la comunidad de mamíferos, debido

a que el área cuenta con recursos suficientes y constantes para los mamíferos. En este estudio, aunque la diversidad ($^{\text{q}}\text{D}$) fue similar entre temporadas, la composición varió ligeramente y hubo especies que solo se registraron en una temporada, lo que pudo deberse a que en lluvias la densidad de la vegetación disminuye el área de detección de la cámara y podría interferir con la funcionalidad del dispositivo (Findlay y cols. 2020), mientras que, en secas el movimiento de las especies al buscar alimento cambia la probabilidad de que sean detectadas (Ceballos y Valenzuela-Galván 2010).

Para el área de estudio las curvas de rango abundancia mostraron que, en la temporada de lluvias se tuvieron más especies dominantes (5 especies) que en la temporada de secas (3 especies). No obstante, durante ambas temporadas, la abundancia de *Sylvilagus sp.* fue similar y fue una de las especies dominantes en los polígonos de muestreo, lo cual corrobora que los lagomorfos son herbívoros estacionalmente generalizados (HEG), y a pesar de ser vulnerables a la depredación y la caza durante todo el año, son una especie clave en las redes tróficas (Humphries y cols. 2017). Asimismo, la dominancia de *Sylvilagus sp.* puede deberse a las características del área de estudio, un paisaje heterogéneo, compuesto por zonas perturbadas (ej. campos agrícolas y pastizales inducidos) y por importantes remanentes de bosque templado (CONABIO 2019b), el cual se ha reportado puede albergar grandes densidades de conejos (Angulo 2003; Arroyo y cols. 2013).

Los resultados tampoco sustentaron la segunda hipótesis (H_2), pues los tres valores de diversidad ($^{\text{0}}\text{D}$, $^{\text{1}}\text{D}$ y $^{\text{2}}\text{D}$) fueron mayores en el Pol4_Espa, que tuvo un nivel alto de perturbación. Esto difiere de lo planteado en la hipótesis de perturbación intermedia propuesta por Connell (1978), en este caso, puede deberse a que la caracterización del nivel de perturbación (alta, media y baja) considerando una variable continua (IE) como categórica, no fue lo idóneo. Además, las especies que se registraron en este polígono tienen un nivel medio-alto de tolerancia a la perturbación antropogénica (Anexo 1).

Asimismo, es importante mencionar que los polígonos de estudio presentan diferencias en la IE (CONABIO 2019c), así como en el uso de suelo y vegetación (CONABIO 2019b), condiciones que influyen en la riqueza potencial estimada (Pérez-Carreto 2020) y la tenencia de la tierra (RAN 2019), lo que significaría que al menos cinco de los seis polígonos (exceptuando el Pol6_PNIP), son más heterogéneos ambientalmente, y se conforman por tierras agrícolas y

remanentes de bosque (Tabla 1), con diferentes niveles de integridad ecológica y por tanto, la disponibilidad de recursos y nichos ecológicos podría variar, lo que permite la coexistencia de diferentes especies y propicia una mayor diversidad de especies que en los polígonos menos heterogéneos (MacArthur y MacArthur 1961; Tews y cols. 2004).

Además, Picket y White (1985) reportan que la heterogeneidad ambiental puede ser consecuencia de una perturbación, ya sea natural o antropogénica, porque dependiendo de la escala, la frecuencia e intensidad se generan cambios en el entorno y variación ambiental, lo que a su vez afecta la disponibilidad de recursos, por lo que la heterogeneidad ambiental proporciona una base compleja para la división de recursos entre especies coexistentes. Asimismo, en la medida que las especies sean capaces de explotar de manera diferenciada los recursos, las perturbaciones podrían propiciar un aumento en el número de especies en la comunidad. Se sabe que, en ambientes fragmentados, las diferencias ambientales entre los remanes de bosque y la matriz circundante favorece la partición de recursos entre especies generalistas (Ricklefs 1977).

La heterogeneidad en el uso de suelo y vegetación que se observa en los polígonos podría explicarse en parte, al tipo de tenencia de la tierra que tienen, los ejidos. Las zonas en la que se tiene esta modalidad de tenencia de la tierra se caracterizan porque suelen estar alterados por las actividades humanas, siendo las principales actividades agrícolas, ganaderas, forestales, ecoturismo, extracción de leña, recolección de plantas y de animales silvestres, entre otras (RAN 2019). A pesar de ello, los ejidos mantienen heterogeneidad ambiental y, por ende, una gran diversidad biológica (Morett-Sánchez y Cosío-Ruiz 2017; Jones y cols. 2023), por lo que a veces sus áreas suelen superponerse con sitios de atención prioritaria para la conservación e incluso con las ANP (CONABIO 2016; CONANP 2022). En este caso, los polígonos que tuvieron mayor proporción de tierras ejidales (Pol3_Hueyo y Pol6_PNIP; Tabla 1), no fueron los más diversos, puesto que no son heterogéneos en el uso de suelo y vegetación, lo que pondría estar relacionado con el tipo de vocación ejidal (tipo de actividades desarrolladas en un ejido) que tienen. El Pol3_Hueyo tiene vocación agrícola y ganadera, y destacaron las tierras agrícolas (64%), mientras que, en el Pol6_PNIP, con vocación forestal (manejo productivo del bosque) y aquí destacó el bosque templado (99%). Por otro lado, el polígono más diverso (Pol4_Espa), menos del 50% de su área fueron tierras ejidales, cuya vocación es agrícola, ganadera y en menor medida ecoturística.

Entre los seis polígonos, la riqueza de especies no difirió significativamente, y varió de 8 a 11 especies en la temporada de lluvias, y de 7 a 12 especies en la temporada de secas. Lo interesante, es que los polígonos con el menor número de especies se ubicaron en el PNLM y en la zona adyacente al PNIP, mientras que, los polígonos de la región intermedia tuvieron una mayor riqueza de especies. Esto confirma que, los sitios modificados por las actividades humanas que conservan remantes de bosque templado (Fig.2) y una alta riqueza de mamíferos (Fig. 6 y 7), son importantes para conservar la biodiversidad y por su ubicación geográfica podrían ser relevantes para la conectividad de los PN.

Asimismo, se reconoce que dentro del área de estudio las áreas de elevada riqueza de mamíferos medianos y grandes están desprotegidas al encontrarse fuera de las ANP, y esto corrobora los resultados encontrados para otros grupos taxonómicos (Pérez-Carreto 2020). De acuerdo con el mapa de riqueza potencial, los polígonos de muestreo se ubicaron en sitios con una riqueza potencial media-alta en la zona intermedia entre los PN-MIP (Fig. 3; Pérez-Carreto 2020), por lo que sería interesante comparar los valores de diversidad de los polígonos con los sitios catalogados con una riqueza potencial baja, como los bosques urbanos, así como con los fragmentos boscosos donde las actividades humanas son menores, como los ubicados arriba de los 3,000 m s.n.m., pues están fuera de la frontera agrícola (CONABIO 2019c).

En el área de estudio es necesario ampliar los esfuerzos de conservación y restauración, para favorecer la movilidad de las especies, y el mantenimiento de poblaciones y procesos ecológicos (Bovo y cols. 2018; Brennan y cols. 2021). Aunque, por las características de esta región (densamente poblada, altamente fragmentada), lo más conveniente sería promover estrategias para conservar, que proporcionen incentivos económicos a las comunidades (Bezaury-Creel y cols. 2015). Algunas actividades con enfoque social participativo y compatibles con la conservación son: el aprovechamiento forestal, sistemas agroforestales, ganadería silvopastoril, esquemas de compensación ambiental, entre otros (Sarukhán y cols. 2012). Asimismo, es importante considerar esquemas de protección, como las ADVC, en las cuales los propietarios son los administradores y gestores de los recursos (Brandon y cols. 2005). Algunos programas que promueven la conservación biológica y cultural, así como el manejo integral del territorio con enfoque de desarrollo rural sustentable, son: los paisajes bioculturales

y las juntas intermunicipales de medio ambiente (Bezaury-Creel y cols. 2015; González y Muradás 2018).

Otras estrategias de conservación para regiones con una alta densidad poblacional humana, hábitat fragmentados y en donde coexisten especies silvestres generalistas y especialistas son: 1) procurar preservar la mayor cantidad de cobertura forestal; 2) integrar las tierras productivas en los ecosistemas forestales por medio de sistemas agroforestales y mejorar el rendimiento de las tierras de cultivo con métodos respetuosos con la biodiversidad; 3) crear corredores biológicos entre los remanentes de bosque; 4) mejorar la calidad de la matriz antropogénica circundante; 5) tener control de actividades como la caza y aplicar medidas para mitigar los atropellamientos de fauna silvestre (Arroyo-Rodríguez y cols. 2020).

Un resultado interesante, es que se registraron especies exclusivas de ciertos polígonos, y que son importantes en términos de complementariedad, como *O. virginianus*, que solo se registró en Pol5_Nana y Pol6_PNIP (perturbación antropogénica baja), aunque fue más abundante en el Pol6_PNIP (IARalt=0.69) en comparación con el Pol5_Nana (IARalt=0.28; Tabla 8). En Nanacamilpa de Mariano Arista, los pobladores refirieron que esta especie de venado se encontraba inicialmente en cautiverio (en una UMA), pero algunos ejemplares escaparon y ahora se encuentran en vida libre. A pesar de que, Pol5_Nana y Pol6_PNIP no tuvieron una alta diversidad, en ellos predominan los fragmentos de bosque templado sobre los campos agrícolas (Pol5_Nana - 83% de bosque y Pol6_PNIP -99%; Tabla 1), lo que posiblemente permitió la presencia de *O. virginianus*, una especie poco tolerante a las actividades humanas (Munguía-Carrara y cols. 2023).

No obstante, *O. virginianus* podría enfrentar diferentes amenazas. Algunas de ellas fueron detectadas por las cámaras trampa, como son la caza no regulada y la introducción de especies exóticas, como los ciervos rojos *Cervus elaphus* Linnaeus, que fueron detectados en el Pol6_PNIP. Esta especie está entre las 100 especies exóticas e invasoras más dañinas del mundo (Lowe y cols. 2000) y fueron introducidas al país para ser reproducidas en cautiverio al interior de distintas UMAS. A pesar de ello, distintos ejemplares se encuentran en vida libre y su presencia podría tener efectos negativos en el hábitat y en las poblaciones nativas de *O. virginianus*, pues se ha reportado que los ciervos afectan la regeneración, estructura y composición de la vegetación, transmiten enfermedades a la fauna nativa, y por competencia

podrían desplazar a *O. virginianus*, por tal motivo se sugiere que el ejido de San Rafael Ixtapalucan tome cartas en el asunto y que los individuos que se encuentran libres sean capturados y mantenidos en encierros (Gallina y Escobedo-Morales 2009).

Urocyon cinereoargenteus fue la especie exclusiva de los polígonos Pol2_Tlax (perturbación media) y Pol3_Hueyo (perturbación alta) y fue más abundante en el Pol2_Tlax (IARalt=18; Tabla 9) que en el Pol3_Hueyo (IARalt=0.04; Tabla 10), en este último solo se obtuvo un registro. No obstante, en el Pol3_Hueyo la abundancia de *C. latrans* (IARalt =10.89; Tabla 10) fue mayor que en el Pol2_Tlax (IARalt= 2.06). Por lo cual, parece que la presencia de *C. latrans* podría estar limitando la presencia de *U. cinereoargenteus*, pues se ha reportado que *U. cinereoargenteus* evita áreas ampliamente utilizadas por *C. latrans*, aparentemente para reducir los encuentros y posibles lesiones o muerte (Polis y cols. 1989). El registrar una mayor abundancia de *U. cinereoargenteus* en zonas con poca abundancia de *C. latrans* es un resultado similar a los reportados por Wong-Smer y cols. (2022) en Tamaulipas y por Egan y cols. (2020) en el este de Estados Unidos, quienes encontraron una relación negativa de la ocupación de *U. cinereoargenteus* con la abundancia de *C. latrans*. Por otro lado, se ha propuesto que en sitios fragmentados *U. cinereoargenteus* es flexible en el uso del paisaje y utiliza los remanentes de bosque como refugio y los cultivos como sitios de alimentación, pues favorecen la presencia y abundancia de roedores, componentes importantes en su dieta, lo que podría estar ayudando a mantenerla en estos sitios (Gallina y cols. 2016).

Spilogale angustifrons fue la especie exclusiva del Pol4_Espa, este polígono se catalogó con perturbación alta, debido a la dominancia de zonas agrícolas (59%), aunque aún quedan remanentes de bosque templado (41%; Tabla 1). El polígono cuenta con las características de hábitat adecuadas para albergar a *S. angustifrons*, ya que se trata de una especie generalista, sin embargo, su abundancia fue baja (IARalt=0.85; Tabla 10). Esto puede deberse a sus hábitos y a que es una especie poco común, lo que dificulta que sea detectada por las cámaras. Esta especie cuenta con pocos estudios sobre su ecología, sin embargo, se ha reportado que en los últimos años otras especies del género *Spilogale* han sufrido reducciones considerables en sus poblaciones, por lo que resulta importante desarrollar estudios poblacionales a nivel regional y nacional (Hidalgo-Mihart y cols. 2014).

La planeación sistemática para la conservación propone que, para detectar sitios prioritarios y representativos, y para evaluar los vacíos en la red de áreas protegidas, se requiere de estudios que permitan no solo comparar la riqueza, sino también la complementariedad de los sitios prioritarios (Margules y Pressey 2000), ya que muchas veces conocer solo riqueza de especies no asegura la representatividad de todas las especies de la región (Gil y Moreno 2007). La complementariedad se refiere a la medida de contribución de un sitio que aporta especies que no están representadas en el conjunto de sitios establecidos o seleccionados previamente (Margules y Pressey 2000), por lo que para proponer sitios para conservar se sugiere tomar en cuenta sitios complementarios (Humphries y cols. 1991; Margules y Pressey 2000; Gil y Moreno 2007). Como consecuencia, encontrar especies exclusivas de ciertos polígonos sugiere no solo conservar los fragmentos de vegetación con mayor riqueza de especies, sino también aquellos dónde se detectaron estas especies.

Con respecto a la tercera (H₃) y cuarta (H₄) hipótesis, se esperaba que a mayor abundancia relativa de humanos, perros, gatos, vacas y chivos se encontrara un menor número efectivo de especies totales (⁰D), típicas (¹D) y dominantes (²D), así como a menor altura de los árboles, diámetro a la altura de pecho, cobertura de copas, apertura del dosel, altura y cobertura de los arbustos. No obstante, en ambas temporadas solo una variable explicó la variación de los tres valores de diversidad (^qD) y fue la abundancia relativa de perros, que tuvo una relación positiva, es decir, que en las áreas de mayor diversidad de mamíferos silvestres hay una mayor abundancia relativa de perros. Esto es interesante y contrasta con lo reportado en otros estudios, en los que la relación entre la abundancia de perros y la riqueza de especies de mamíferos es negativa (Doherty y cols. 2016; Mella-Méndez y cols. 2019; Munguía-Carrara y cols. 2023). Estas diferencias posiblemente se deban a que, en nuestro estudio, no se hizo una diferenciación entre perros ferales (generalmente mestizos) y cazadores (generalmente tipo sabueso, terrier o cobradores). Estos últimos pueden ser identificados porque portan equipo (ej. collar con rastreador satelital) y van acompañados por una o varias personas que portan armas, ropa camuflajeada, binoculares, etc., mientras que los perros ferales no van acompañados por humanos. Sería interesante explorar los datos haciendo esta diferenciación, porque los sitios con valores altos de diversidad coinciden con las zonas frecuentadas por los cazadores (de acuerdo con la evidencia fotográfica; Fig. 13) y esto puede deberse a que los cazadores conocen de forma

intuitiva los sitios en donde se encuentran algunas de las especies más cazadas a nivel nacional como: los conejos, prociónidos y armadillos (Avendaño y Hernández-Ramírez 2018).



Fig. 13. Evidencia fotográfica de cazadores con sus perros en el área de estudio.

La cacería es una actividad común en la mayoría de las zonas rurales de México y para los pobladores representa una fuente de obtención de carne de monte y de recursos económicos, porque las especies cazadas suelen ser vendidas con fines medicinales, religiosos y culturales (Monroy-Vilchis y cols. 2008; Hernández y cols. 2017). También, se considera como un deporte que podría ayudar a controlar las poblaciones de especies con tasas reproductivas altas, sin embargo, las poblaciones responden de manera distinta y los monitoreos poblacionales a largo plazo son imprescindibles para mantener este deporte (Monroy-Vilchis 2008; Tlapaya y Gallina 2010).

En el área de estudio, la evidencia fotográfica indica que la cacería es de dos tipos: con arma/sin perro y con arma y perros. De acuerdo con lo reportado por Tlapaya y Gallina (2010), se sabe que la cacería con arma y perros puede tener un efecto negativo en la diversidad y dinámica poblacional de las especies de mamíferos. Se estima que el perro de un cazador captura en promedio 88 organismos al año, mientras que en la caza con arma/sin perro esta cifra se

reduce a aproximadamente la mitad. Una desventaja de cazar con perros es que atrapan a cualquier animal y si no es una especie de interés para ser aprovechada, los cazadores dejan a los animales malheridos y estos mueren sin ser aprovechados. Mientras que, cazar con arma permite seleccionar a la especie focal y tener un control del número de organismos que se tienen permitido cazar, si es que se cuenta con un permiso aprobado por las autoridades (SEMARNAT 2022).

A lo largo de todo el año de muestreo y en todos los polígonos (incluyendo el PNLM) se tuvieron registros fotográficos de cazadores, que no respetaron el periodo de veda (abril a septiembre) ni las restricciones de caza del PN, y tampoco se hizo la distinción entre humanos cazadores y no cazadores al calcular el IARalt H (índice de abundancia relativa de humanos). En el Pol3_Hueyo durante el periodo de caza (noviembre- abril) que coincide con la temporada de secas, fueron más abundantes los humanos (IARalt H 4.14; Tabla 12), que aparecen en las fotografías en grupos grandes (6 personas y 10 perros). Así que, de continuar con la cacería no controlada, la sobreexplotación de especies puede afectar la dinámica y persistencia de poblaciones e incluso provocar extirpaciones (Hernández y cols. 2017).

El haber reportado una mayor abundancia relativa de perros en las estaciones con mayor diversidad de mamíferos silvestres medianos y grandes, es contrario a lo que se ha reportado en otros estudios (Doherty y cols. 2016; Mella-Méndez y cols. 2019; Munguía-Carrara y cols. 2023). Esto puede deberse a que, en paisajes con pequeños fragmentos de bosque aislados y rodeados de zonas agrícolas y asentamientos humanos, los perros al poder utilizar diferentes usos de suelo y vegetación suelen moverse largas distancias, lo que facilita su invasión en fragmentos de bosque (Santos y cols. 2017). Asimismo, se ha reportado que la presencia de perros en este tipo de paisajes puede estar relacionada con el comportamiento de los perros de seguir a los humanos cuando van a trabajar las tierras de cultivo (Frigeri y cols. 2014), es decir que en cierta medida los humanos median la presencia y uso del territorio por parte de los perros. En el caso de nuestro estudio, es probable que muchos de los perros que se detectaron, además de que siguieran a sus dueños a las tierras de cultivo, puede que sean perros de personas que viven cerca de los remanentes de bosque y que los dejan libres, o también pueden ser perros abandonados intencional o accidentalmente cuando las personas salen a realizar sus actividades.

Por otro lado, que no se haya obtenido una relación negativa puede ser a causa de que, los perros y la mayoría de los mamíferos silvestres tienen patrones de actividad diferentes, lo que reduce la probabilidad de encuentro y de ataques (Espinosa-Flores y cols. 2020). En nuestro estudio, los perros presentaron actividad principalmente diurna, que se corroboró con que gran parte de los registros fueron en el día, y coinciden con las horas de mayor actividad humana, como lo reportan Frigeri y cols. (2014). Por el contrario, los mamíferos silvestres tienen un patrón de actividad crepuscular y nocturno (Ceballos 2014), por esto, sería importante corroborar qué tanto traslape hay en los patrones de actividad entre perros y mamíferos silvestres y si el patrón es similar entre polígonos.

Se ha reportado que el efecto de las especies exóticas en la diversidad depende de la relación entre la extinción de especies nativas y el establecimiento de especies exóticas, es decir, que habría un efecto significativo si se extirpara a más de una especie nativa por cada exótica que se estableciera (Sax y Gaines 2003). En este caso, para algunos sitios, no se cuenta con referencias históricas que permitan comparar qué especies nativas había antes y cuántas han sido desplazadas por las exóticas, por lo que resulta difícil afirmar el efecto de las especies exóticas en la diversidad de mamíferos medianos y grandes silvestres del área de estudio. Por esta razón, en este trabajo se generó información que a futuro pueda ser utilizada para evaluar si hay cambios en los ensamblajes de mamíferos medianos y grandes del área intermedia entre los PNMIP debido al incremento en la intensidad, frecuencia y extensión de amenazas de origen antropogénico, como la cacería y la introducción de especies exóticas.

En general, en todos los polígonos hay presencia de especies exóticas, principalmente de perros, incluso dentro del PNLN, lo que coincide con lo reportado por Estrada y Bravo (2021), quienes encontraron una alta incidencia de perros asilvestrados en el PNLN, debido en gran medida al abandono intencionado o accidental por parte de las personas que realizan actividades en este PN. Además, la presencia de los perros dentro del PNLN se considera una amenaza para la supervivencia de la fauna local, y podría estar relacionada con el hecho de que algunas especies como *U. cinereoargenteus* y *N. narica* no fueran detectadas, ya que los perros suelen propagar enfermedades, y acosar, perseguir y competir con la fauna silvestre, lo que contribuye a la muerte de los organismos, genera bajas densidades de poblaciones de especies

silvestres y por ende las pone en riesgo de extinción local (Young y cols. 2011; Santos y cols. 2017).

En el área de estudio, la mayoría de los registros de especies exóticas fueron de perros, vacas y cabras, y en menor medida de gatos domésticos, cerdos, caballos y burros. Aunque nuestros resultados no muestran una relación negativa de las especies exóticas con los valores de diversidad (^qD) de mamíferos silvestres medianos y grandes, si se tuvo una alta abundancia relativa de perros en las zonas con alta diversidad, que en un futuro podrían ser una amenaza si no se controlan las poblaciones de perros (Young y cols. 2011). Por lo que se sugiere, implementar medidas para concientizar a los pobladores sobre lo perjudicial que pueden llegar a ser los perros para la fauna silvestre, así como, fomentar la esterilización, evitar el abandono y el que las mascotas estén fuera de sus casas. Por parte de las autoridades, se deben establecer programas constantes e intensivos que ayuden a su control (Coronel-Arellano y cols. 2021; Espinosa-Flores y cols. 2020). Algunos métodos para el control de las poblaciones de especies exóticas, gatos principalmente, que se han implementado en Australia, son del tipo no letales, que consisten en atrapar y esterilizar, y letales como la caza, envenenamiento, eutanasia y la reintroducción de depredadores nativos para que depreden a las especies exóticas (Doherty y Ritchie 2016).

Es importante resaltar que la cobertura de la muestra de los seis polígonos fue de uno o cercana a uno (Tabla 4), lo que implica que los ensamblajes de mamíferos medianos y grandes se representaron adecuadamente con el método de muestreo, por lo que quedarían muy pocas o ninguna especie sin detectar (Chao y Jost 2012). La riqueza de especies histórica reportada para la región es de 24 especies de mamíferos medianos y grandes (Hommer, 2002; Cervantes y Montiel 2005; Ruiz-Soberanes y Gómez-Álvarez 2010; Ramírez-Albores y cols. 2014; Fernández y cols. 2015; Rodríguez-Martínez y cols. 2015; Chávez-León 2019; Juárez 2022), incluyendo las tres especies de la familia Sciuridae que no se consideraron en un estudio previo (Juárez 2022) y algunas de las que aún se podrían registrar son: *P. concolor*, *C. leuconotus*, *L. californicus*, *L. callotis*, *N. narica*, *R. diazi* y *T. taxus* (Salinas 1995; Hommer 2002; Cervantes y Vázquez 2008; Ruiz-Soberanes y Gómez-Álvarez 2010; Ramírez-Albores y cols. 2014; Rodríguez-Martínez y cols. 2015; Pérez 2016; Fernández y cols. 2015; Guijosa-Guadarrama y cols. 2021).

La diferencia entre la riqueza de especies observada con la riqueza de especies histórica en el área de estudio puede deberse a que, para los géneros *Sciurus* y *Sylvilagus* no fue posible realizar la determinación taxonómica de los individuos fotografiados a nivel específico (*Sciurus oculatus*, *Sciurus aureogaster*, *Sylvilagus audubonii* Baird, *Sylvilagus cunicularius* y *Sylvilagus floridanus*), por lo que se excluyeron tres especies. Además, esta diferencia también pudo deberse a: 1) Fallas inherentes al método, como las relacionadas con la detección imperfecta (MacKenzie y cols. 2002). 2) Diseño de muestreo, pues en este estudio no se colocaron cámaras por arriba de los 3, 000 m s.n.m. Por tanto, la detección de especies como *R. diazi* sería poco probable, pues suele ser más común en áreas de mayor altitud y que no fueron incluidas por las estaciones de muestreo (Domínguez-Pérez 2007). 3) Determinaciones taxonómicas erróneas en estudios previos, ya que varios estudios utilizan métodos indirectos como rastros y entrevistas con los pobladores (Ramírez-Albores y cols. 2014; Pérez 2016), lo que no permite corroborar con certeza la identidad taxonómica de los individuos estudiados. 4) Es posible que el área de estudio no cuente con las características de hábitat óptimas para albergar a las especies. Por ejemplo, *T. taxus* suele ser una especie poco tolerante a la perturbación, mientras que *P. concolor* requiere de una red de parches de hábitat con abundante cobertura vegetal en ambientes fragmentados, lo que puede influir positivamente en su movimiento y en la caza de sus presas (Ceballos y cols. 2006; Gómez-Valenzuela y cols. 2017; Dickson y cols. 2013; Guerisoli y cols. 2019). 5) Finalmente, es posible que algunas especies hayan sido extirpadas del área de estudio a consecuencia de las actividades antropogénicas, como la cacería, pues algunas especies son cazadas porque causan daños a los cultivos (*N. narica*), al ganado (*P. concolor*) o son de interés cinegético (*L. californicus*, *L. callotis* y *P. concolor*; Ceballos 2014; Ramírez-Albores y cols. 2014).

Al comparar la riqueza observada de especies del área de estudio con estudios realizados en sitios con características de ambientales similares, encontramos que la riqueza observada en nuestro estudio está dentro del intervalo reportado en otros estudios que va de 11 a 16 especies. Por ejemplo, en el municipio de Tequila, Veracruz, dónde se puede encontrar tanto vegetación nativa como cafetales, se registraron 16 especies (Salazar-Ortiz y cols. 2020). En el municipio de Tlanchinol, Hidalgo, que alberga fragmentos de bosque mesófilo, de oyamel, selva mediana, así como pastizales y áreas de cultivo, se reportaron 14 especies (Aguilar-López y cols. 2013).

En Zongolica, Veracruz, en sitios con bosque mesófilo y zonas agropecuarias se registraron 11 especies (Macario-Cueyactle y cols. 2019). Sin embargo, la riqueza estimada para el PNLM (9 especies) puede considerarse ligeramente baja en relación con estudios realizados en otros PN que albergan bosque templado y que el rango altitudinal de las zonas de muestreo fue entre los 2,000 a 3,000 m s.n.m. En PN El Chico, Hidalgo se encontraron 14 especies de mamíferos medianos y grandes (Granados y cols. 2017) y en PN Nevado de Toluca 12 especies (Sánchez-Jasso y cols. 2013).

Cuando comparamos la riqueza de especies observada de nuestro estudio con el estudio de Juárez (2022), que también se realizó en la región intermedia entre el PN-MIP, pero que tuvo un menor esfuerzo de muestreo, encontramos que en nuestro estudio se registró una especie menos. Al comparar la riqueza de especies de los polígonos de nuestro estudio con la reportada en otros estudios, encontramos que para el Pol6_PNIP no registramos 4 especies: *D. virginiana*, *N. narica*, *P. concolor* y *M. macroura* (Chávez-León 2019; Juárez 2022). Para el Pol5_Nana no detectamos a *S. angustifrons*, *P. concolor*, *R. diazi*, *T. taxus* y *U. cinereoargenteus* (Ramírez-Albores y cols. 2014). En el Pol1_PNLM no reportamos la presencia de *N. narica*, *T. taxus* y *U. cinereoargenteus* (Hommer, 2002; Ruiz-Soberanes y Gómez-Álvarez 2010; Juárez 2022). En cambio, para Pol2_Tlax, Pol3_Hueyo y Pol4_Espa se añadieron especies al listado: *O. variegatus* para el Pol2_Tlax, *O. variegatus* y *M. frenata* para Pol3_Hueyo y *S. angustifrons* para el Pol4_Espa.

Otro punto importante de mencionar es que, el haber detectado una mayor abundancia o más especies en el estudio previo realizado en el área intermedia a los PN-MIP (Juárez 2022), podría ser consecuencia de que ese estudio se realizó durante los años 2019-2021, periodo en el que se desarrolló la pandemia por COVID-19 cuando el confinamiento fue una medida obligatoria para la población humana, lo que significó una drástica disminución de las actividades humanas y un incremento de la actividad de los mamíferos silvestres. Por ejemplo, en el PNLM, de acuerdo con los registros de la brigada de vigilancia del PN, se reportó que durante la pandemia el acceso al PN disminuyó un 95%. Aunque en los otros polígonos es difícil saber qué tanto se redujo la afluencia de humanos, es muy probable que esta disminución de las actividades antropogénicas haya tenido un impacto en los patrones de actividad, comportamiento, movimiento y uso de recursos de las especies, lo que pudo haber favorecido

el incremento de su abundancia y los avistamientos de fauna silvestre en zonas con perturbación antropogénica que generalmente evitarían (Osugi y cols. 2022).

Específicamente, la falta de registros de las especies del género *Lepus* en nuestro estudio se pueden relacionar con que en el centro del país el tamaño de las poblaciones de *Lepus* y su distribución han disminuido, a consecuencia de la pérdida y fragmentación del hábitat (Brown y cols. 2018). Además, de que estas especies enfrentan amenazas como la cacería deportiva y de subsistencia, competencia por los recursos con el ganado caprino, y depredación por especies exóticas, como los perros (Lorenzo y cols. 2012; Carrillo-Reyes y cols. 2012). Para el estado de Tlaxcala, los últimos registros de las especies del género *Lepus* datan del periodo de 1999 a 2005 (GBIF 2023; Cervantes y Montiel 2005), por lo que es posible considerar que las especies del género *Lepus* han sido extirpadas en el área de estudio, ya que no existen registros recientes y el área tiene una alta perturbación y presencia de especies exóticas. Además, se ha confirmado la ausencia de estas especies por medio de pláticas con los pobladores, quienes reportan que tiene más de 40 años que no ven a esta especie.

De igual manera, la ausencia de registros de *C. leuconotus*, *N. narica* y *T. taxus* en este trabajo, puede atribuirse posiblemente a que sus poblaciones han sido extirpadas a causa de la cacería, degradación, fragmentación y pérdida de hábitat, además, de otras amenazas, que se han reportado que enfrentan las poblaciones de especies nativas en ambientes perturbados como la mortalidad por atropellamientos y depredación por especies exóticas (Dragoo y Sheffield 2009; Ceballos 2014). Particularmente, *C. leuconotus* ha sido reportada como una especie poco abundante en sitios donde coexiste con *M. macroura* (Cervantes y cols. 2002) y la disminución de sus poblaciones también se asocia a la caza para uso medicinal y a la disminución o pérdida de sus presas por la contaminación con pesticidas (Dragoo y Sheffield 2009).

CONCLUSIONES

1. Los sitios de estudio localizados dentro y entre los Parques Nacionales La Malinche e Iztaccíhuatl-Popocatepetl albergan 14 especies de mamíferos medianos y grandes, entre las que destacan los carnívoros medianos de hábitos generalistas.
2. A escala de paisaje, la estacionalidad no afectó la estructura de los ensamblajes de mamíferos medianos y grandes, lo que refleja estabilidad ecológica entre ambas temporadas.
3. El polígono cuatro, con nivel alto de perturbación antropogénica, tuvo los valores más altos de diversidad, sin embargo, en el área de estudio hay zonas más perturbadas sin parches de vegetación que por el diseño de estudio no fueron evaluadas.
4. En cinco de los seis polígonos se registraron especies exclusivas: *O. virginianus*, *U. cinereoargenteus* y *S. angustifrons*.
5. En el área de estudio las especies dominantes en la temporada de lluvias fueron: *Sylvilagus sp.*, *Sciurus sp.*, *B. astutus*, *C. latrans* y *P. lotor*, mientras que, en secas: *Sylvilagus sp.*, *Sciurus sp.* y *B. astutus*.
6. A escala de microhábitat, las zonas con mayor diversidad de mamíferos medianos y grandes albergan una alta abundancia relativa de perros, que en un futuro podrían ser una amenaza para los mamíferos, así como la caza no regulada.

PERSPECTIVAS

A partir de los resultados obtenidos, algunas recomendaciones para futuras investigaciones son:

- Tomar en cuenta otras variables indicadoras de perturbación antropogénica como la distancia a poblados, densidad poblacional humana, densidad de carreteras, etc.
- Comparar la diversidad considerando un gradiente de perturbación antropogénica que incluya sitios muy perturbados como los bosques urbanos de la ciudad de Tlaxcala y la zona conurbada.
- Considerar estudios con un enfoque multitaxonómico y evaluar su respuesta ante al mismo conjunto de factores ambientales.
- Realizar un monitoreo a largo plazo de mamíferos en la región para detectar posibles cambios en los ensamblajes y poblaciones a causa del incremento en la intensidad, frecuencia y extensión de actividades que amenacen a la fauna, como la cacería, introducción de especies exóticas, cambio de uso de suelo, desarrollo urbano, etc.
- Implementar estudios con un enfoque social para conocer qué especies son las más cazadas en la región y tener una aproximación de cuál podría ser el impacto de esta actividad en las poblaciones de mamíferos. Esta información podría ayudar a mejorar la legislación de caza en la región.
- Realizar estudios que ayuden a determinar el nivel de tolerancia a la perturbación de las especies silvestres en la región.
- Analizar los patrones de actividad y de uso de hábitat de las especies de mamíferos silvestres y especies exóticas, para determinar si existe un solapamiento espacial y temporal entre algunos mamíferos silvestres, así como con las especies exóticas.
- Llevar a cabo campañas de divulgación sobre la tenencia responsable de mascotas (perros y gatos) y lo perjudicial que pueden ser para la fauna silvestre. Además, de que las autoridades podrían desarrollar campañas constantes e intensivas que ayuden al control de sus poblaciones.
- En los remanentes de bosque, poner en práctica modelos de conservación y restauración que consideren un enfoque social participativo, como los paisajes bioculturales, juntas

intermunicipales, esquemas de aprovechamiento sustentable de los recursos, etc.

REFERENCIAS

- Aguilar-López, M., Rojas-Martínez, A., Cornejo-Latorre, C., Vite-Silva, V. y Ruano-Escalante, Y. 2013. Lista taxonómica y estructura del ensamblaje de los mamíferos terrestres del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Mastozoología Neotropical*, 20: 229-242.
- Ahumada, J., Silva, C., Gajapersad, K., Hallam, C., Hurtado, J., Martin, E., McWilliam, A., Mugerwa, B., O'Brien, T., Rovero, F. y cols. 2011. Community structure and diversity of tropical forest mammals: data from a global camera trap network. *Philosophical Transactions of the Royal Society: Biological Sciences*, 366: 2703–2711.
- Alba, F. 2017. Las paradojas de la megalópolis: un debate actual a diferentes voces. Centro de Estudios Sociales y Opinión Pública, Programa Universitario de Estudios de la Ciudad, UNAM, México.
- Alba, F., Morales, W. y Miranda, A. 2021. ¿Cómo se vive hoy en las metrópolis mexicanas? Centro de Estudios Sociales y Opinión Pública, México.
- Alves dos Santos, C., Silva, A., Batista dos Santos, S., Pardini, R. y Righetto C. 2017. Dog invasion in agroforests: the importance of households, roads and dog population size in the surroundings. *Perspectives in Ecology and Conservation* 15: 221–226.
- Angulo, E. 2003. Factores que afectan a la distribución y abundancia del conejo en Andalucía. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid, España.
- Aranda, M. 2012. Manual para el rastreo de mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Arriola-Padilla, V., Estrada-Martínez, E., Ortega-Rubio, A., Pérez-Miranda, R. y Gijón-Hernández, A. 2014. Deterioro en áreas naturales protegidas del centro de México y del Eje Neovolcánico Transversal. *Investigación y Ciencia*, 60: 37–49.
- Arroyo, B., Delibes-Mateos, M., Caro, J., Estrada, A., Mougeot, F., Diaz-Fernández, S., Casas, F. y Viñuela, J. 2013. Efecto de la gestión para las especies de caza menor sobre la fauna no cinegética. *Ecosistemas*, 22: 27-32.

- Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Tabarelli, M., Watling, J., Tischendorf, L., Benchimol, M., Cazetta, E., Faria, D., Leal, I., Melo, F. y cols. 2020. Designing optimal human-modified landscapes for forest biodiversity conservation. *Ecol Lett*, 23: 1404-1420.
- Avendaño, E y Hernandez-Ramirez, A. 2018. Cacería deportiva: ¿cultura, desarrollo o conservación?. *Cuadernos de biodiversidad*, 54: 1-8.
- Avolio, M., Carroll, I., Collins, S., Houseman, G., Hallett, L., Isbell, F., Koerner, S., Komatsu, K., Smith, M. y Wilcox, K. 2019. A comprehensive approach to analyzing community dynamics using rank abundance curves. *Ecosphere*, 10: 1 – 18.
- Battisti, C., Poeta, G. y Fanelli, G. 2016. *An Introduction to Disturbance Ecology. A Road Map for Wildlife Management and Conservation*. Springer. Suiza.
- Beever, E., Prange, I. y DellaSala, D. 2019. *Disturbance Ecology and Biological Diversity: Context, Nature, and Scale*. CRC Press. EUA.
- Bernardo, P. y Melo, F. 2013. Assemblage of medium and large size mammals in an urban Semi deciduous Seasonal Forest fragment in Cerrado biome. *Biota Neotropica*, 13:76–80.
- Bezaury-Creel, J., Graf-Montero, S., Barclay-Briseño, K., Maza-Hernández, R., Machado-Macías, S., Sobral, E, Castilla, S. y Ruíz-Barranco, H. 2015. *Los Paisajes Bioculturales: un instrumento para el desarrollo rural y la conservación del patrimonio natural y cultural de México*. SEMARNAT-CONANP.
- Bezaury-Creel, J., Gutiérrez, D. y cols. 2009. Áreas naturales protegidas y desarrollo social en México. En *Capital natural de México*, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Dirzo, R., González, R. y March, I. (eds.). CONABIO, pp. 385.
- Bjørnstad, O. y Cai, J. 2022. *Ncf: spatial covariance functions*. R package version 1.3.2
- Bjørnstad, O. y Falck, W. 2001. Nonparametric spatial covariance functions: Estimation and testing. *Environmental and Ecological Statistics*, 8: 53-70.
- Bovo, A., Magioli, M., Percequillo, A., Kruszynski, C., Alberici, V., Mello, M., Correa, L., Gebin, J., Ribeiro, Y., Costa, F. y cols. 2018. Human-modified landscape acts as refuge for mammals in Atlantic Forest. *Biota Neotropica*, 18: 1-12.

- Brandon, K., Gorenflo, L., Rodrigues, A. y Waller, R. 2005. Reconciling biodiversity conservation, people, protected areas, and agricultural suitability in Mexico. *World Development*, 33: 1403-1418.
- Brashares, J., Prugh, L., Stoner, C. y Epps, C. 2010. Ecological and conservation implications of mesopredator release. En: *Trophic cascades: Predators, prey, and the changing dynamics of nature*. Terborgh, J. y Estes, J. (eds.). Island Press, pp. 221.
- Brennan, A., Naidoo, R., Greenstreet, L., Mehrabi, Z., Ramankutty, N. y Kremen, C. 2021. Functional Connectivity of the World's Protected Areas. *Science*, 376: 1101-1104.
- Brown, D., Traphagen, M., Lorenzo, C. y Gomez-Sapiens, M. 2018. Distribution, status, and conservation needs of the white-sided jackrabbit, *Lepus callotis* (Lagomorpha). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89: 310-320.
- Brower, J., Zar, J. y von Ende, C. 1998. *Field and laboratory methods for general ecology*. WCB-McGrawHill. Boston.
- Buckland, S., Studeny, A., Magurran, A. y Newson S. 2011. Biodiversity monitoring: the relevance of detectability. En: *Biological diversity. Frontiers in measurement and assessment*. Magurran, A. y MacGill, B. (eds.) Oxford University Press, Nueva York, pp.25.
- Burnham, K. y Anderson, D. 2002. *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*. Springer. Nueva York.
- Burton, A., Neilson, E., Moreira, D., Ladle, A., Steenweg, R., Fisher, J. T., Bayne, E. y Boutin, S. 2015. REVIEW: Wildlife camera trapping: a review and recommendations for linking surveys to ecological processes. *Journal of Applied Ecology*, 52: 675–685.
- Cantellano, E. 2007. Reconocimiento especial de los paisajes. En: *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*. Luna, I., Morrone, J. y Espinosa, D. (eds.), CONABIO-UNAM, México, pp. 39.

- Cardillo, M., Mace, G.M., Jones, K.E., Bielby, J., Bininda-Emonds, O.R.P., Sechrest, W., Orme, C.D.L. y Purvis, A., 2005. Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science* 309: 1239–1241.
- Carrillo-Reyes, A., Lorenzo, C., Rioja-Paradela, T., Naranjo, E. y Pando, M. 2012. Uso de hábitat de la liebre en peligro de extinción, *Lepus flavigularis*: implicaciones para su conservación. *Therya*, 3:113-125.
- Castro, H. 2018. Patrones de actividad diaria y abundancia de los mesocarnívoros asociados a la presencia de estagues artificiales en La Malinche, Tlaxcala. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma de Tlaxcala.
- Ceballos, G. 2014. *Mammals of Mexico*. Amsterdam University Press.
- Ceballos, G. y Valenzuela-Galván, D. 2010. Diversidad, ecología y conservación de vertebrados de Latinoamérica. En: *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*. Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury, J. y Dirzo, R. (eds.). Fondo de Cultura Económica, CONABIO, CONANP, WWF, Ecociencia, Telmex. México, D.F. pp. 93.
- Ceballos, G., Blanco, S., González, C., y Martínez, E. 2006. Distribución potencial de *Taxidea taxus* (Tlacoyote) delimitada con base al Atlas Mastozoológico de México. CONABIO.
- Cervantes, F., Loredó, J. y Vargas, J. 2002. Abundance of sympatric skunks (Mustelidae: Carnivora) in Oaxaca, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 18:463–469.
- Cervantes, F. y Montiel, J. 2005. Liebres (*Lepus*) y conejos (*Sylvilagus*) del municipio de Atlangatepec, Tlaxcala. En: *Contribuciones Mastozoológicas en Homenaje a Bernardo Villa*. Sánchez-Cordero, V. y Medellín, R. (eds). Instituto de Biología, Instituto de Ecología UNAM y CONABIO. Distrito Federal, México. pp.101.
- Cervantes, F. y Vázquez, J. 2008. Conejos silvestres (*Sylvilagus*: Leporidae) del municipio de Ixtacuxtla, Tlaxcala, México. En: *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México*. Lorenzo, C., Espinoza, E. y Ortega, J. (eds.). Publicaciones Especiales, Vol. II, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D. F., pp. 89

- Challenger, A. y Dirzo, R. 2009. Factores de cambio y estado de la biodiversidad. En: Capital natural de México, vol. II: estado de conservación y tendencias de cambio. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (eds.) CONABIO, México D.F., pp. 37
- Chao, A., Gotelli, N. , Hsieh, T. , Sander, E. , Ma, K., Colwell, R. y Ellison, A. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84: 45–67.
- Chao, A., Hsieh, T., Chazdon, R., Colwell, R. y Gotelli, N. 2015. Unveiling the species-rank abundance distribution by generalizing the Good-Turing sample coverage theory. *Ecology*, 96: 1189-1201.
- Chao, A., Kubota, Y., Zelený, D., Chiu, C., Li, C., Kusumoto, B., Yasuhara, M., Thorn, S., Wei, C., Costello, M. y Colwell, R. 2020. Quantifying sample completeness and comparing diversities among assemblages. *Ecological Research* 35: 292-314.
- Chao, A. y Jost, L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93: 2533-2547.
- Chávez-León, G. 2019. Diversidad de mamíferos y aves en bosques de coníferas bajo manejo en el Eje Neovolcánico Transversal. *Revista mexicana de ciencias forestales*, 10: 85-112.
- Chávez, C., De la Torre, A., Bárcenas, H., Medellín, R., Zarza, H. y Ceballos, G. 2013. Manual de fototrampeo para estudio de fauna silvestre. El jaguar en México como estudio de caso. Alianza WWF-Telcel, México.
- Clark, W. 2010. Principles of Landscape Ecology. *Nature Education Knowledge* 3(10):34.
- Cole, D. 1994. The wilderness threats matrix: A framework for assessing impacts. *Res. Pap:* 14
- CONABIO. 1997. Provincias biogeográficas de México 1:4 000 000. http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/?vns=gis_root/region/biotic/rbiog4mgw
- CONABIO. 2016. Sitios de atención prioritaria para la conservación de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.

- CONABIO. 2019a. Sitios permanentes de calibración y monitoreo de la biodiversidad. Para analizar el efecto de la degradación antropogénica de los ecosistemas y de sus servicios ambientales en México. CONABIO, México.
- CONABIO. 2019b. Mapa nacional de referencia MAD-MEX cobertura de suelo 2015. https://monitoreo.conabio.gob.mx/snmb_charts/descarga_datos_madmex.html
- CONABIO. 2019c. Mapa de Integridad Ecosistémica. <https://monitoreo.conabio.gob.mx/indicadores.html>
- CONABIO. 2020. Áreas Naturales Protegidas estatales, municipales, ejidales, comunitarias y privadas de México 2020.
- CONAFOR-SEMARNAT. 2009. Metodología del Inventario Nacional Forestal y de Suelos 2004 – 2009.
- CONANP. 2022. Áreas Naturales Protegidas Federales de México, marzo 2022. http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/?vns=gis_root/region/biotic/anp2022gw
- CONANP-GIZ. 2018. Prontuario estadístico y geográfico. Áreas naturales protegidas región dentro y Eje Neovolcánico. CONANP-SEMARNAT, México.
- Connell, J. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*: 1302.
- Coronel-Arellano, H., Lara-Díaz, N., Moreno, C., Gutiérrez-González, C., y López-González, C. 2018. Biodiversity conservation in the Madrean sky islands: community homogeneity of medium and large mammals in northwestern Mexico. *Journal of Mammalogy*, 99: 465–477.
- Coronel-Arellano, H., Rocha-Ortega, M., Gual-Sill, F. y cols. 2021. Raining feral cats and dogs? Implications for the conservation of medium-sized wild mammals in an urban protected area. *Urban Ecosyst*, 24: 83–94.
- Cortés-Marcial, M. Martínez, Y. y Briones-Salas, M. 2014. Diversity of large and medium mammals in Juchitan, Isthmus of Tehuantepec, Oaxaca, Mexico. *Animal Biodiversity and Conservation*, 37: 1–12.

- Cottam, G. y Curtis, J. 1956. The Use of Distance Measurements in Phytosociological Sampling. *Ecology*, 37: 451-460.
- Crooks, K. 2002. Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. *Conservation Biology*, 16:488–502.
- Crooks, K. y Soulé, M. 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature*, 400:563–566.
- Cuervo-Robayo, A., Téllez-Valdés, O., Gómez-Albores, M., Venegas-Barrera, C., Manjarrez, J., y Martínez-Meyer, E. 2014. An update of high-resolution monthly climate surfaces for Mexico. *International Journal of Climatology*, 34: 2427–2437.
- Cultid-Medina, C. y Escobar, F. 2019. Pautas para la estimación y comparación estadística de la diversidad biológica (qD). En: *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Moreno, C. (eds), Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/ Libermex, Ciudad de México, pp. 175.
- Cumming G., Fidler, F. y Vaux, D. 2007. Error bars in experimental biology. *J Cell Biol.* 177:7-11.
- Daily, G., Ceballos, G., Pacheco, J., Suzán, G. y Sánchez, A. 2003. Countryside Biogeography of Neotropical Mammals: Conservation Opportunities in Agricultural Landscapes of Costa Rica. *Conservation Biology*, 17: 1814-1826.
- Dickson, B., Roemer, G., McRae, B., Rundall, J. 2014. Correction: Models of Regional Habitat Quality and Connectivity for Pumas (*Puma concolor*) in the Southwestern United States. *PLOS ONE* 9: 10.1371.
- Dirzo, R., Young, H., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. y Collen, B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science*: 401.
- Dobson, A. y Barnett. A. 2018. *An Introduction to Generalized Linear Models*. CRC Press. Florida.
- Doherty, T., Glen, A., Nimmo, D., Ritchie, E. y Dickman, C. 2016. Invasive predators and global biodiversity loss. *PNAS*, 113:11261–11265.

- Doherty, T. y Ritchie, E. 2017. Stop Jumping the Gun: A Call for Evidence-Based Invasive Predator Management. *Conservation Letters*, 10: 15-22.
- Domínguez-Pérez, A. 2007. Efecto del cambio climático en la distribución del conejo endémico de México *Romerolagus diazi* (Lagomorpha: Leporidae). Tesis de licenciatura en biología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Dornelas, M., Gotelli, N., McGill, B., Shimadzu, H., Moyes, F., Sievers, C. y Magurran, A. 2014. Assemblage Time Series Reveal Biodiversity Change but Not Systematic Loss. *Science*, 344: 296–299.
- Egan, M., Day, C., Katzner, T. y Zollner, P. 2020. Relative abundance of coyotes (*Canis latrans*) influences gray fox (*Urocyon cinereoargenteus*) occupancy across the eastern United States. *Canadian Journal of Zoology*. 99: 63-72.
- Ellis, E., Gauthier, N., Klein Goldewijk, K., Bliege Bird, R., Boivin, N., Díaz, S., Fuller, D., Gill, J. y cols. 2021. People have shaped most of terrestrial nature for at least 12,000 years. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118: 1-8.
- Equihua-Zamora, M., Garcia-Alaniz, N., Pérez-Maqueo, O., Benitez, G., Kolb, M., Schmidt, M., Equihua, J., Maeda, P. y Palacios, J. 2014. Integridad ecológica como indicador de la calidad ambiental. En: *Bioindicadores: guardianes de nuestro futuro ambiental*. González, C., Vallarino, A., Pérez, J. y Low, A. (eds.). El Colegio de la Frontera Sur e Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático. México. pp. 687.
- Espinosa-Flores, M., Lara-Díaz, N., Sanchez, E. y López-González, C. 2019. Interacción espacial y temporal entre dos mesocarnívoros en un paisaje antropizado del centro de México. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 7: 1-15.
- Estes, J., Crooks, K. y Holt, R. 2013. Predators, Ecological Role of. En: *Encyclopedia of Biodiversity*. Levin, S. (eds.). Academic Press, New Jersey, pp. 229.
- Estrada, A. y Bravo, I. 2021. Invasion of domestic dog (*Canis familiaris* L.) and its effect on wildlife in temperate forests from La Malinche National Park (LMNP), in Central Mexico. En: *Invasive Alien Species*. Pullaiah, T. y Ielmini, M. (eds.). Wiley-Blackwell. USA. pp. 257.

- Fauth, J., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W., Van Buskirk, J. y McCollum, S. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist*, 147: 282-286.
- Fernández J., Cervantes, F. y Corona-Vargas, M. 2015. Mamíferos del Estado de Tlaxcala, México. En *Riqueza y Conservación de los Mamíferos en México a Nivel Estatal*. Briones-Salas, M., Hortelano-Moncada, Magaña-Cota, G., Sánchez-Rojas, G. y Sosa-Escalante, J. (eds.). Instituto de Biología, UNAM, AMMAC y Universidad de Guanajuato, México, pp. 473.
- Fidino, M., Barnas, G. R., Lehrer, E. W., Murray, M. H., y Magle, S. B. 2020. Effect of Lure on Detecting Mammals with Camera Traps. *Wildlife Society Bulletin*, 44: 543–552.
- Findlay, M., Briers, R. y White, P. 2020. Component processes of detection probability in camera-trap studies: understanding the occurrence of false-negatives. *MammRes* 65: 167–180.
- Flores-Morales, M., Vázquez, J., Bautista, A., Rodríguez-Martínez, L. y Monroy-Vilchis, O. 2018. Response of two sympatric carnivores to human disturbances of their habitat: the bobcat and coyote. *Mammal Research*, 64: 53–62.
- Fonteyn, D., Vermeulen, C., Deflandre, N., Cornelis, D., Lhoest, S., Houngbégnon, F., Doucet, J. y Fayolle, A. 2020. Wildlife trail or systematic? Camera trap placement has little effect on estimates of mammal diversity in a tropical forest in Gabon. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 7: 321–336.
- Frazer G., Canham C., Sallaway P. y Marinakis D. 1999. Gap light analyzer, version 2.0. Simon Frazer University, Burnaby, British Columbia, Canada & Institute of Ecosystem Studies, Milbrook, NY.
- Frigeri, E., Cassano, C. y Pardini, R. 2014. Domestic dog invasion in an agroforestry mosaic in southern Bahia, Brazil. *Tropical Conservation Science*, 7: 508-528.
- Fuller, T., Destefano, S. y Warren, P. 2010. Carnivore behavior, ecology, and relationship to urbanization. En *Urban Carnivores: Ecology, Conflict, and Conservation*. Gehrt, S., Riley, S. y Cypher, B. (eds). Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 13.

- Gallina, S., López-Colunga, P., Valdespino, C. y Farías, V. 2016. Abundancia relativa de la zorra gris *Urocyon cinereoargenteus* (Carnívora: Canidae) en la zona centro de Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical*, 64: 221-233.
- Gallina, S. y Escobedo-Morales, L. 2009. Análisis sobre las Unidades de Manejo (UMAs) de ciervo rojo (*Cervus elaphus* Linnaeus, 1758) y wapiti (*Cervus canadensis* (Erxleben, 1777) en México: problemática para la conservación de los ungulados nativos. *Tropical Conservation Science*, 2: 251-265.
- Gámez, N., Escalante, T., Rodríguez, G., Linaje, M., y Morrone, J. 2012. Caracterización biogeográfica de la Faja Volcánica Transmexicana y análisis de los patrones de distribución de su mastofauna. *Revista mexicana de biodiversidad*, 83: 258-272.
- García-Burgos, J., Gallina, S. y González-Romero, A. 2014. Relación entre la riqueza de mamíferos medianos en cafetales y la heterogeneidad espacial en el centro de Veracruz. *Acta zoológica mexicana*, 30: 337-356.
- García-Morales, R., Moreno, C. E., y Bello-Gutiérrez, J. 2011. Renovando las medidas para evaluar la diversidad en comunidades ecológicas: El número de especies efectivas de murciélagos en el sureste de Tabasco, México. *Therya*, 2: 205–215.
- GBIF. 2023. GBIF Occurrence Download *Lepus californicus*, *L. callotis* y *Conepatus leuconotus*.
- Gil, G. y Moreno, C. 2007. Los análisis de complementariedad aplicados a la selección de reservas de la biosfera: efecto de la escala. En: *Hacia una cultura de conservación de la diversidad biológica*. Halffter, G., Guevara, S. y Melic, A. (eds.). México, pp. 63.
- Gómez-Valenzuela, C., Flores-Zamarripa, F. y Fernández, J. 2017. Nuevos registros para el mapache, *Procyon lotor* (Carnívora: Procyonidae) y el tlalcoyote, *Taxidea taxus* (Carnívora: mustelidae) en Chihuahua y Durango, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 33: 394-397.
- González, R. y Muradás, P. 2018. Manual para la conformación y operación de una Junta Intermunicipal de Medio Ambiente. SEMARNAT-CONANP-CONABIO.

- González-Romero, A. 2013. Métodos de captura y contención de mamíferos. En Fauna silvestre de México: uso, manejo y legislación, pp. 117–126.
- Granados, J., Hernández, C., Hernández, F., Pérez, G., Bonilla, A. y Aguilar, M. 2017 Mamíferos medianos del Parque Nacional El Chico. SEMARNAT-CONANP.
- Guijosa-Guadarrama, E., Peña-Mondragón, J., Schallert, A., Rosas, A., Torres, Y., Cruz, E., Torres, E., Roldán, F., Romero, L., García, P., Calderón, V. y Praxediz, J. 2021. First confirmed record of puma in the state of Tlaxcala, East-Central Mexico. *CatNews*, 73: 36-38.
- Guerisoli, M., Caruso, N., Luengos, E. y Lucherini, M. 2019 Habitat use and activity patterns of Puma concolor in a human-dominated landscape of central Argentina, *Journal of Mammalogy*, 100: 202–211,
- Halfpeter, G. y Moreno, C. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. En: *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. Halfpeter, G, Soberón, J., Koleff, P. y A. Melic, A. (eds.), Sociedad Entomológica Aragonesa. Monografías 3er Milenio M3M, España, pp. 5.
- Hartig, F. 2022. DHARMA: Residual diagnostics for hierarchical (multilevel/mixed) regression models. R package version 0.4.6.
- Hendry, H. y Mann, C. 2017. Camelot - Intuitive Software for Camera Trap Data Management. bioRxiv.
- Hernández, E. Ramírez-Bravo, O. y Hernández, G. 2017. Patrones de cacería de mamíferos en la Sierra Norte de Puebla. *Acta Zoológica Mexicana*, 33: 421-430.
- Hidalgo-Mihart, M., Pérez-Solano, L., Contreras-Moreno, F. y De la Cruz, A. 2014. Ampliación del área de distribución del zorrillo manchado del sur *Spilogale angustifrons* Howell 1902 en el Estado de Campeche, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 30: 232-236.
- Hill, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-432.

- Hobbs, R. y Huenneke, L. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. En: *Ecosystem Management*. Samson, F. y Knopf, F. (eds.) Springer, Nueva York, pp. 164.
- Hommer, Y. 2002. Estudio preliminar de aves y mamíferos en la Cañada Grande, en el Parque Nacional La Malinche, Tlaxcala. Tesis de licenciatura en biología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hoogesteijn, R., y A. Hoogesteijn. 2011. Estrategias anti-depredación para fincas ganaderas en Latinoamérica: Una guía. PANTHERA. Gráfica y Editora Microart Ltda., Campo Grande, MS, Brasil.
- Hsieh, T y Chao, A. 2014. Jade: Joint species-rank Abundance Distribution/Estimation. R package version 0.0.1.
- Hsieh, T., Ma, K. y Chao, A. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7: 1451–1456.
- Humphries, C., Williams, P. y Vane-Wright, D. 1991. Biodiversity reserves: Setting new priorities for the conservation of wildlife. *Parks (IUCN)*, 2: 34–38.
- Humphries, M., Studd, E., Menzies, A. y Boutin, S. 2017. To Everything There Is a Season: Summer-to-Winter Food Webs and the Functional Traits of Keystone Species, *Integrative and Comparative Biology*, Volume 57, Issue 5, November 2017, Pages 961–976.
- Hurtado, J. y Soto, C. 2017. Manual para el Monitoreo Participativo de Vertebrados Terrestres a través de Cámaras Trampa en Costa Rica. Proyecto MAPCOBIO-SINAC-JICA. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.
- INEGI. 2017. Continuo de elevaciones mexicano (CEM) 3.0. 15 m. <https://www.inegi.org.mx/app/geo2/elevacionemex/>
- INEGI. 2018. División política municipal. Escala 1:250,000. http://geoportal.conabio.gob.mx/metadatos/doc/html/muni_2018gw.html

- INEGI. 2020. Censo de Población y Vivienda 2020. <https://www.inegi.org.mx/programas/ccpv/2020/>
- INEGI. 2021a. División política estatal. Escala 1:250,000. http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/?vns=gis_root/dipol/estata/dest21gw
- INEGI 2021b Uso de Suelo y Vegetación Serie VII. Escala 1:250,000 <https://www.inegi.org.mx/app/buscador/default.html?q=serie+VI+uso+de+suelo+y+vegetaci%C3%B3n>
- Jones, R., Ornelas-García, C., Pineda-López, R., Álvarez, F. 2023. Where Do We Go from Here? En: Mexican Fauna in the Anthropocene. Jones, R., Ornelas-García, C., Pineda-López, R., Álvarez, F. (eds.). Springer, Suiza. pp. 3
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*, 113: 363–375.
- Jost, L. y González-Oreja, J. 2012. Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta Zoologica Lilloana*. 56: 3-14.
- Juárez, M. 2022. Diversidad de mamíferos medianos y grandes del área intermedia entre los Parques Nacionales La Malinche e Iztaccíhuatl-Popocatepetl. Tesis de licenciatura en biología. Universidad Autónoma de Tlaxcala.
- Karr, J.1990. Biological integrity and the goal of environmental legislation: lessons for conservation biology. *Conserv Biol* 4:244–250.
- Kassambara, A. 2022. rstatix: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests. R package version 0.7.1.
- Lara-Díaz, N., Reyes-Díaz, J., Hidalgo-Mihart, M. y López-González, C. 2023. Mexican Terrestrial Mammals in the Anthropocene. En: Mexican Fauna in the Anthropocene. Jones, R., Ornelas-García, C., Pineda-López, R., Álvarez, F. (eds). Springer, Switzerland, pp. 215.
- León-Tapia, M., Fernández, J., Rico, Y., Cervantes, F. y Espinosa, A. 2020. A new mouse of the *Peromyscus maniculatus* species complex (Cricetidae) from the highlands of central Mexico. *Journal of Mammalogy*, 101: 1117–1132.

- Levin, S. 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, 73: 1943-1967.
- Levis, C., Costa, F. , Bongers, F., Peña-Claros, M., Clement, C., Junqueira, A., Neves, E., Tamanaha, E., Figueiredo, F., Salomão y cols. 2017. Persistent effects of pre-Columbian plant domestication on Amazonian Forest composition. *Science*, 355: 925–931.
- Lewis, S. y Maslin, M. 2015. Defining the Anthropocene. *Nature* 519: 171–180.
- Lorenzo, C., Carrillo-Reyes, A., Rioja-Paradela, T. y De La Paz-Cuevas, M. 2012. Estado actual de conservación de liebres insulares en Baja California Sur, México. *Therya*, 3: 186-205.
- Lowe S., Browne, M., Boudjelas S. y Poorter, M. 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database.
- Macario-Cueyactle, D., Salazar-Ortiz, J., Pérez-Sato, A., Llarena-Hernández, R., Alavéz-Martínez, N. y Serna-Lagunes, R. 2019. Riqueza y abundancia de mamíferos en un ambiente antropizado en Zongolica, Veracruz. *Ecosistemas y Recursos Agropecuarios*, 6: 411-422.
- MacArthur, H. y MacArthur, J. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42:594–598.
- Maffei, L., Cuellar, E., y Noss, J. 2002. Uso de trampas cámara para la evaluación de mamíferos en el ecotono Chaco-Chiquitania. *Revista boliviana de ecología y conservación ambiental*, 11: 55-65.
- Magurran, A. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing. USA.
- Magurran, A. y Henderson, P. 2011. Commonness and rarity. En: *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Magurran, A. y McGill, B. (eds.). 2011. Oxford University Press, pp. 97
- Mandujano, S. 2019. Índice de abundancia relativa: RAI. En *Fototrampeo en R: organización y análisis de datos*. Volumen I. Mandujano, S. y Pérez-Solano, L. (eds.). 2019. México, pp. 137.
- Mandujano, S. y Pérez-Solano, L. 2019. *Fototrampeo en R: organización y análisis de datos*. Volumen I. Instituto de Ecología A.C., Xalapa, Veracruz.

- Manson, R., Jardel, E., Jiménez, M., Escalante, C. Martínez, M., Asbjornsen, H., Contreras, S., Rodríguez-Trejo, D., Santana, E., Arreola, A., Sánchez-Cordero, V., Magaña, V. y Gómez, L. 2009. Perturbaciones y desastres naturales: impactos sobre las ecorregiones, la biodiversidad y el bienestar socioeconómico. En *Capital natural de México*, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. CONABIO (eds.). México, pp. 131.
- Margules, C. y Pressey, R. 2000. Systematic Conservation Planning. *Nature*, 405: 243-253.
- Mazerolle, M. 2023. AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on AIC. R package version 2.3.2
- Mella-Méndez, I., Flores-Peredo, R., Bolívar-Cimé, B. y Vázquez-Domínguez, G. 2019. Effect of free-ranging dogs and cats on medium-sized wild mammal assemblages in urban protected areas of a Mexican city. *Wildlife Research* 46: 669-678.
- Mezhua-Velázquez, M., Serna-Lagunes, R., Torres-Cantú, G., Pérez-Gracida, L., Salazar-Ortiz, J. y Mora-Collado, N. 2022. Diversidad de mamíferos medianos y grandes del Ejido Zomajapa, Zongolica, Veracruz, México: implicaciones de manejo. *Ecosistemas y recursos agropecuarios*, 9: 1-15.
- Miller, B., Harlow, H., Harlow, T. y cols. 2012. Trophic cascades linking wolves (*Canis lupus*), coyotes (*Canis latrans*), and small mammals. *Can J Zool* 90:70– 78.
- Moctezuma, V. 2021. Spatial autocorrelation in a Mexican dung beetle ensemble: Implications for biodiversity assessment and monitoring. *Ecological Indicators*. 125: 1-10.
- Moore, H., Valentine, L., Dunlop, J. y Nimmo, D. 2020. The effect of camera orientation on the detectability of wildlife: a case study from north-western Australia. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 6: 546–556.
- Mora, F. 2017. A structural equation modeling approach for formalizing and evaluating ecological integrity in terrestrial ecosystems. *Ecological Informatics*, 41: 74–90.
- Moreno, C., Barragán, F., Pineda, E. y Pavón, N. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Rev Mex Biodivers*, 82: 1249-1261.

- Morett-Sánchez, J. y Cosío-Ruiz, C. 2017. Panorama de los ejidos y comunidades agrarias en México. *Agricultura, sociedad y desarrollo*, 14(1), 125-152.
- Monroy-Vilchis, O., Cabrera, L., Suárez, P., Zarco-González, M., Rodríguez-Soto, C., y Urios, V. 2008. Uso tradicional de vertebrados silvestres en la Sierra Nanchititla, México. *Interciencia*, 33: 308-313.
- Munguía-Carrara, M., Schmidt, M., Sierra, R., López, J., Valenzuela-Galván, D. 2023. Comparison of Biomass of Exotic and Native Mammals Between Temperate and Tropical Forests of Mexico. En: *Mexican Fauna in the Anthropocene*. Jones, R., Ornelas-García, C., Pineda-López, R., Álvarez, F. (eds.). Springer, Suiza. pp. 515.
- O'Connell, M. 1989. Population dynamics of Neotropical small mammals in seasonal habitats. *Journal of Mammalogy*. 70: 532-548.
- Oksanen, J., Guillaume, F., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P., O'Hara, R., Simpson, G., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Szoecs, E. y Wagner, H. 2020. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-7.
- Ordeñana, M., Crooks, K., Boydston, E., Fisher, R., Lyren, L., Siudyla, S., Haas, C., Harris, S., Hathaway, S., Turschak, G., Miles, A. y Vuren, V. 2010. Effects of urbanization on carnivore species distribution and richness. *Journal of mammalogy*, 91: 1322-1331.
- Osugi, S., Baek, S., Naganuma, T., Tochigi, K., Allen, M. y Koike, S. 2022. The effect of decreasing human activity from COVID-19 on the foraging of fallen fruit by omnivores. *Ecology and Evolution*, 12: e9657.
- Pérez-Carretero, Z. 2020. Identificación de áreas con mayor riqueza potencial de especies en la zona intermedia y en los Parques Nacionales La Malinche e Iztaccíhuatl-Popocatepetl. Tesis de licenciatura en biología. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- Pérez, A. 2016. Estudio mastofaunístico del volcán Cuatlapanga en el estado de Tlaxcala. Tesis de licenciatura en biología. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- Pickett, S. y White, P. 1985. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Inc, Londres.

- Pisanty, I., Urquiza-Hass, E., Vargas-Mena, A. y cols. 2016. Instrumentos de conservación in situ en México: logros y retos. En *Capital Natural de México*, vol. IV: Capacidades humanas e institucionales. CONABIO (eds.), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México DF, pp. 245.
- Polis, G., Meyers, C. y Holt, R. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 297-330.
- QGIS. 2022. QGIS Geographic Information System. QGIS Association. <http://www.qgis.org>
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ramesh, T. y Downs, C. 2015. Impact of land use on occupancy and abundance of terrestrial mammals in the Drakensberg Midlands, South Africa. *Journal for Nature Conservation*, 23, 9–18.
- RAN. 2019. Datos geográficos de las tierras de uso común de los estados de Puebal y Tlaxcala.
- Ramírez-Albores, J., León-Paniagua, L. y Navarro-Sigüenza, A. 2014. Mamíferos silvestres del Parque Ecoturístico Piedra Canteada y alrededores, Tlaxcala, México; con notas sobre algunos registros notables para el área. *Rev Mex Biodivers*, 85: 48-61.
- Reyes-González, J. y Rhodes, A. 2015. Conservación de la biodiversidad en el Eje Neovolcánico: colaboración interinstitucional en un territorio biodiverso y proveedor de servicios ambientales. *Boletín de la Red de Gestión Territorial para el Desarrollo Rural Sustentable (Red GTD)*. 2: 7-8.
- Ricklefs, E. 1977. Environmental Heterogeneity and Plant Species Diversity: A Hypothesis, *The American Naturalist*, 111, 376–381.
- Rocchini, D. y Neteler, M. 2012. Spectral rank–abundance for measuring landscape diversity, *International Journal of Remote Sensing*, 33: 4458-4470.
- Rodríguez-Martínez, L., Vázquez, J., Aguilar, F. y Flores, M. 2015. Diversidad de mamíferos del estado de Tlaxcala. En: *Contribución al conocimiento de la biodiversidad en*

- Tlaxcala. Lara, C., Serrano, A., Rodríguez-Martínez, L. y Vázquez, J. (eds.). Universidad Autónoma de Tlaxcala. Tlaxcala, pp. 69.
- Rodríguez, P. y Vázquez-Domínguez, E. 2003. Escalas y diversidad biológica. En: Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Morrone, J y Llorente-Bousquets, J. (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp-109.
- Rovero, F., Zimmermann, F., Berzi, D. y Meek, P. 2013. Which camera trap type and how many do I need? A review of camera features and study designs for a range of wildlife research applications. *Hystrix*, 24: 48–156.
- Roxburgh, S., Shea, K. y Wilson, B. 2004. The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology*, 85: 359-371.
- Ruiz-Gutiérrez, F., Chávez, C., Sánchez-Rojas, G., Moreno, C. E., González-Salazar, C., Ruiz-Gutiérrez, B. O. y Torres-Bernal, R. 2020. Mamíferos medianos y grandes de la Sierra Madre del Sur de Guerrero, México: evaluación integral de la diversidad y su relación con las características ambientales. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 91: 1-15.
- Ruiz-Soberanes, J. y Gómez-Álvarez, J. 2010. Estudio mastofaunístico del Parque Nacional Malinche, Tlaxcala, México. *Therya*, 1: 97-110.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Rzedowski, G. y Rzedowski, J. 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. Instituto de Ecología A. C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Salafsky, N., Salzer, D., Ervin, J., Boucher, T. y Ostlie, W. 2003. Conventions for defining, naming, measuring, combining, and mapping threats in conservation. An initial proposal for a standard system. Conservation Measures Partnership. EUA.
- Salazar-Ortiz, J., Barrera-Perales, M., Ramírez-Ramírez, G. y Serna-Lagunes, R. 2020. Diversidad de mamíferos del municipio de Tequila, Veracruz, México. *Abanico veterinario*, 10: 1-18.

- Salinas, I. 1995. Evaluación de los cambios estacionales en la población del lince *Lynx rufus* escuinapae en el volcán Malinche, Tlaxcala. Tesis de licenciatura en biología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Sánchez-Cordero, V., Figueroa, F., Illoldi-Rangel, P. y Linaje, M. 2011. Efectividad del sistema de Áreas Protegidas para conservar la vegetación natural. En: Planeación para la conservación de la biodiversidad terrestre en México. Koleff, P. y Urquiza-Haas, T. (eds.). CONABIO–CONANP, México, pp. 59.
- Sánchez-Jasso, J., Aguilar-Miguel, X., Medina-Castro, J. y Sierra-Domínguez, G. 2013. Riqueza específica de vertebrados en un bosque reforestado del Parque Nacional Nevado de Toluca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84: 360-373.
- Santos, C. , Silva, A., Santos, S., Pardini, R. y Cassano, C. 2017. Dog invasion in agroforests: the importance of households, roads and dog population size in the surroundings. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 15: 221-226.
- Sarukhán, J. y cols. 2012. Capital natural de México: Acciones estratégicas para su valoración, preservación y recuperación. CONABIO. México.
- Sax, D. y Gaines, S. 2003. Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology y Evolution*, 18: 561-566.
- Seidl, R., Müller, J. y Wohlgemuth, T. 2022. Disturbance and Biodiversity. En: *Disturbance ecology*. Wohlgemuth, T., Jentsch, A. y Seidl, R. (eds.). Springer, Alemania, pp. 79.
- SEMARNAT. 2022. Calendario de épocas hábiles por entidad federativa, temporada 2021-2022.
- Sih, A., Gunnar, B. y Luikart, G. 2000. Habitat loss: ecological, evolutionary, and genetic consequences. *TREE* 15:132–134.
- Slater, H., Gillingham, P., Pratt, V., Eaton, B., Fletcher, S., Abdullah, A., Supriadi y Korstjens, A. y cols. 2023. Living on the edge: Forest edge effects on microclimate and terrestrial mammal activity in disturbed lowland forest in Sumatra, Indonesia. *Oryx: The International Journal of Conservation*, 1: 1-12.

- Simonetti, J., GREZ, A. y Estades, C. 2013. Providing Habitat for Native Mammals through Understory Enhancement in Forestry Plantations. *Conservation Biology*, 27: 1117-1121.
- Sosa-Escalante, J., Sanchez-Rojas, G., Briones-Salas, M., Hortelano-Moncada, Y. y Magaña-Cota, G. 2016. Riqueza y conservación de los mamíferos mexicanos con una visión estatal. En: Riqueza y conservación de los mamíferos mexicanos con una visión estatal. Briones-Salas, M., Hortelano-Moncada, Y., Magaña-Cota, G., Sánchez-Rojas, G. y Sosa-Escalante, J. (eds.). UNAM, AMMAC, Universidad de Guanajuato, México. pp. 23.
- Storch, D., Šímová, I., Smyčka, J., Bohdalková, E., Toszogyova, A., y Okie, J. 2021. Biodiversity dynamics in the Anthropocene: how human activities change equilibria of species richness. *Ecography*, 4:1-19.
- Storch, D., y Okie, J. 2019. The carrying capacity for species richness. *Global Ecology and Biogeography*, 28: 1519–1532.
- Suárez-Tangil, B. y A. Rodríguez, A. 2017. Detection of Iberian terrestrial mammals employing olfactory, visual and auditory attractants. *European Journal of Wildlife Research* 93:1–13.
- Sun, C., Beirne, C., Burgar, J., Howey, T., Fisher, J. y Burton, A. 2021. Simultaneous monitoring of vegetation dynamics and wildlife activity with camera traps to assess habitat change. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 7: 666–684.
- Tapia, S. 2022. Observación en Naturalista *Puma concolor*. <https://www.naturalista.mx/observations/118591211>
- Tardio, B. y Da Silveira, R. 2015. The role of forest structure and human occupation in structuring mammal assemblages in oligotrophic ecosystems of Central Amazonia. *Austral Ecology*, 40: 318–330.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M. y Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31: 79-92.

- Tlapaya, L. y Gallina, S. 2010. Cacería de mamíferos medianos en cafetales del centro de Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 26: 259-277.
- Vázquez, J., Farías, V., Rodríguez-Martínez, L., Bautista, A., Palacios-Roque, G. y Martínez-Gómez, M. 2013. Ámbito hogareño del conejo mexicano (*Sylvilagus cunicularius*) en un bosque templado del centro de México. *Therya*, 4: 581-595.
- Vázquez, J., Martínez, A., Hudson, R. y cols. 2007. Seasonal reproduction in Mexican cottontail rabbits *Sylvilagus cunicularius* in La Malinche National Park, central Mexico. *Acta Theriol*, 52: 361–369.
- Venegas, L, Rondón, L, Paula, G. 2023. glmtoolbox: Set of Tools to Data Analysis using Generalized Linear Models. R package version 0.1.7.
- Vergara, P., Rivra-Hutinel, A., Farías, A., Cofré, H., Samaniego, H. y Hahn, I. 2014. ¿Cómo responden los animales del bosque a las perturbaciones antropogénicas?. En: *Ecología Forestal: Bases para el Manejo Sustentable y Conservación de los Bosques Nativos de Chile*. Donoso, C., González, M. y Lara, A. (eds.). Universidad Austral de Chile. pp. 23.
- Viscarra, M., Ayala, G., Wallace, R. y Nallar, R. 2011. The use of commercial perfumes for studying jaguars. *Cat News*. 54: 30-31.
- Visser, M. y Both, C. 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272: 2561–2569.
- Wearn y Glover-Kapfer. 2017. *Camera-trapping for conservation: a guide to best-practice*. WWF Conservation Technology Series, WWF-UK.
- Wong-Smer, J., Soria-Díaz, L., Horta-Vega, J., Astudillo-Sánchez, C., Gómez-Ortiz, Y. y Mora-Olivo, A. 2022. Dieta y abundancia relativa de la zorra gris *Urocyon cinereoargenteus* (Carnivora: Canidae) en el Área Natural Protegida Altas Cumbres, Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 38: 1-16.
- WWF. 2020. *Living Planet Report 2020. Bending the curve of biodiversity loss*. WWF, Gland, Switzerland.

Young, J., Olson, K., Reading, R., Amgalanbaatar, S. y Berger, J. 2011. Is wildlife going to the dogs? Impacts of feral and free-roaming dogs on wildlife populations. *BioScience*, 61: 125–132.

Zuur, A., Ieno, E., y Elphick, C. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 3-14.

ANEXOS

Anexo 1. Tolerancia a la perturbación de mamíferos medianos y grandes con base en sus preferencias de hábitat (Ceballos 2014).

Especie	Preferencias de hábitat	Tolerancia a la perturbación
<i>Bassariscus astutus</i> Lichtenstein	Matorral xerófilo, bosque de pino, oyamel, encino, enebro, chaparral, zonas agrícolas, ganaderas y urbanas.	Alta
<i>Didelphis virginiana</i> Allen	Bosque caducifolio, matorrales, zonas agrícolas, ganaderas y urbanas.	
<i>Mustela frenata</i> Lichtenstein	Selva tropical perenne, caducifolia, matorral xerófilo, pastizales, bosque de coníferas, encinos, zonas agrícolas y urbanas.	
<i>Nasua narica</i> Linnaeus	Bosque lluvioso caducifolio, subcaducifolio, perenne, bosque de pino y pino-encino, matorral xerófilo, zonas agrícolas y urbanas.	
<i>Otospermophilus variegatus</i> Erxleben	Bosque de pino, encino, matorral xerófilo, selva baja, zonas agrícolas y urbanas.	
<i>Sciurus sp.</i> Linnaeus	Bosque templado de pino-encino, cedro y abeto, bosque tropical, zonas agrícolas y urbanas.	
<i>Canis latrans</i> Say	Todas las asociaciones vegetales y zonas agrícolas.	
<i>Conepatus leuconotus</i> Lichtenstein	Bosque espinoso, tropical, tropical seco, nuboso, de pino-encino, matorrales áridos, pastizales y tierras de cultivo.	
<i>Dasybus novemcinctus</i> Linnaeus	Pastizales, matorral xerófilo, bosque de coníferas, robles, húmedos tropicales, caducifolios, templados y zonas agrícolas.	
<i>Mephitis macroura</i> Lichtenstein	Bosque de coníferas, pastizales, matorrales xerófilos, bosque tropical caducifolio y zonas agrícolas.	
<i>Procyon lotor</i> Linnaeus	Bosques tropicales perennes, bosques tropicales caducifolios y subcaducifolios, manglares, áreas de vegetación acuática, bosque de coníferas, pastizales, matorrales xerófilos y zonas agrícolas.	
<i>Spilogale angustifrons</i> Howell	Bosque caducifolio tropical, matorral espinoso, matorral xerófilo, bosque de pino-encino, de abetos, pastizales y zonas agrícolas.	
<i>Sylvilagus sp.</i> Leopold	Matorrales, bosques, pastizales y zonas agrícolas.	

<i>Urocyon cinereoargenteus</i> Schreber	Todas las asociaciones vegetales y zonas agrícolas.	
<i>Lepus sp.</i> Linnaeus	Áreas abiertas rodeadas de bosque de pino y pino-encino, matorral xerófilo, pastizales y bosque espinoso.	
<i>Lynx rufus</i> Schreber	Matorrales áridos, bosque de pino, encino, mixtos, pastizales y caducifolios tropicales.	
<i>Odocoileus virginianus</i> Zimmermann	Selva tropical, bosque de coníferas y zonas semiáridas.	
<i>Puma concolor</i> Linnaeus	Bosque de coníferas, de robles, nuboso, tropical caducifolio, subcaducifolio, perenne, espinoso y matorral xerófilo.	Baja
<i>Romerolagus diazi</i> Ferrari-Pérez	Bosque de Abies, pino, encino, zacatonal subalpino y alpino	
<i>Taxidea taxus</i> Schreber	Pastizal semiárido, matorral de mezquite y bosque de pino-encino.	