



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS  
DE HIDALGO

---

FACULTAD DE BIOLOGÍA

Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas

***“Estimación de parámetros poblacionales para el ocelote  
(Leopardus pardalis; Linnaeus, 1758), mediante distintos  
modelos basados en fototrampeo, en un bosque tropical  
seco del estado de Michoacán, México.”***

Tesis que presenta

**Esmar Ocelotlcuauhtli Guzmán-Díaz**

Para Obtener el grado de

**Maestro en Ciencias Biológicas en Ecología y  
Conservación**

Director de Tesis

**Dr. Tiberio Cesar Monterrubio-Rico**



Marzo de 2019 Morelia, Michoacán

*A mi madre...*

*A mi hermana...*

*A mi abuela (Q.E.P.D.) ...*

*Mi familia que siempre estará aquí...*

*“Se necesita más mente abierta, bajo ciertos criterios, y reconocer que los modelos pueden ser útiles, pasen o no ciertas pruebas estadísticas”*

*Royle et. al.*

## **AGRADECIMIENTOS**

A mi asesor, Dr. Tiberio Cesar Monterrubio Rico por ofrecerme la oportunidad de trabajar en este emocionante grupo, y otorgar las facilidades necesarias para desarrollarme en él.

A mis sinodales, Dr. Alejandro Pérez Arteaga, Dr. Javier Salgado Ortiz, Dr. José Jiménez García-Herrera y Dr. Pablo Cuevas Reyes, por todos sus comentarios, observaciones y sugerencias que enriquecieron y mejoraron este trabajo.

Al Dr. José Jiménez García-Herrera por haberme recibido en el Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos (CSIC-UCLM-JCCM) para realizar mi estancia, haciéndolo de manera insuperable, ofreciéndome su invaluable amistad y conocimientos para la realización de mi tesis.

A mis compañeros del laboratorio, quienes, sin duda alguna con su amistad, apoyo y consejos, hicieron de todo el proceso una experiencia increíble: Lalo, Yoani, Manu, Hugo.

A la M.en C. Andrea Gómez Sánchez, quien me acompañó y ayudó en todo momento durante el proceso y mucho más, que sin duda siempre recordaré y guardaré en un invaluable lugar en mi corazón.

A mi madre, Dra. Esperanza Díaz Gutiérrez, cuyo sudor, sangre y lágrimas se ven reflejados en cada paso que doy, que cada objetivo que alcanzo, en cada logro que cometo, y a quien espero llenar de orgullo cada momento de mi vida.

Al biólogo Ramón Cancino por su amistad y ser parte de mi formación profesional desde el inicio.

Al Programa Institucional Maestría en Ciencias Biológicas del Área Temática de Ecología y Conservación por las facilidades otorgadas y apoyos proporcionados para concluir mis estudios de maestría.

A CONACYT por la beca 618624 otorgada durante los dos años de maestría y la beca de movilidad que permitió la estancia durante mis estudios.

A la fam. Camorlinga, don Esteban, y los cuates Francisco y Andrés, de la comunidad San José de los Pinos, que sin ellos esta como muchas otras investigaciones no hubiesen sido posibles. Cuya memoria siempre vivirá en nuestros corazones. Q.E.P.D.

# CONTENIDO

ÍNDICE DE FIGURAS .....	iii
ÍNDICE DE CUADROS .....	vi
RESUMEN GENERAL .....	1
SUMMARY .....	3
INTRODUCCIÓN GENERAL .....	5
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN .....	8
HIPÓTESIS .....	8
OBJETIVOS .....	9
GENERAL.....	9
ESPECÍFICOS.....	9
DISEÑO DE MUESTREO .....	10
ÁREA DE ESTUDIO .....	10
COLECTA DE DATOS.....	11
CAPÍTULO I: ESTIMACIÓN DE ABUNDANCIA Y DENSIDAD DEL OCELOTE ( <i>LEOPARDUS PARDALIS</i> ; LINNAEUS, 1758) PARA UN BOSQUE TROPICAL SECO DE LA REGIÓN-SIERRA COSTA DE MICHOACÁN, MÉXICO. ....	12
RESUMEN.....	12
ABSTRACT.....	14
INTRODUCCIÓN.....	15
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN .....	28
HIPÓTESIS.....	28
OBJETIVOS.....	28
GENERAL.....	28
ESPECÍFICOS .....	28
MÉTODOS.....	29
<i>MODELOS CLÁSICOS DE CAPTURA-RECAPTURA</i> .....	29
<i>MODELOS ESPACIALMENTE EXPLÍCITOS</i> .....	30
RESULTADOS .....	31
DISCUSIÓN.....	38
CONCLUSIONES .....	43



CAPÍTULO II: DESCRIPCIÓN DEL RADIO SEXUAL, ÁMBITO HOGAREÑO Y PATRONES DE ACTIVIDAD DEL OCELOTE ( <i>Leopardus Pardalis</i> ; LINNAEUS, 1758) PARA UN BOSQUE TROPICAL SECO DE LA REGIÓN-SIERRA COSTA DE MICHOACÁN, MÉXICO. ....	44
RESUMEN.....	44
ABSTRACT.....	45
INTRODUCCIÓN.....	46
PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN .....	51
HIPÓTESIS.....	51
OBJETIVOS.....	51
GENERAL.....	51
ESPECÍFICOS .....	51
MÉTODOS.....	52
RESULTADOS .....	53
DISCUSIÓN.....	65
CONCLUSIONES .....	68
DISCUSIÓN GENERAL .....	69
RECOMENDACIONES .....	70
BIBLIOGRAFÍA .....	71
ANEXO I.....	82
ANEXO II.....	84



# ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Localización del área de muestreo y la ubicación de las estaciones de fototrampeo .....	10
<b>Figura 2.</b> Comparación entre las densidades medias estimadas para el ocelote en los últimos 20 años (N=210). Los círculos representan la media y las barras la desviación estándar respectivamente .....	22
<b>Figura 3.</b> Distribución geográfica de las localidades estudiadas en los últimos 20 años, en relación con su distribución potencial actual ( <i>Leopardus pardalis</i> , 2017). Los números representan la referencia contenida en el cuadro 1. Las regiones están divididas para norte y sur en segmentos de aprox. 11.5 grados de distancia entre ellos, comenzando en el ecuador.....	23
<b>Figura 4.</b> Comparación entre las diferentes regiones estudiadas para el ocelote en los últimos 20 años (N=210). Los círculos representan la media y las barras la desviación estándar respectivamente .....	24
<b>Figura 5.</b> Coeficiente de correlación de Spearman entre la latitud y la densidad para el ocelote.....	25
<b>Figura 6.</b> Comparación entre los diferentes tipos de vegetación estudiadas para el ocelote en los últimos 20 años para México (N=29). Los círculos representan la media y las barras la desviación estándar respectivamente .....	27
<b>Figura 7.</b> Comparación entre las estimas a partir del mejor modelo clásico (MMDD) y los MEE, para cada periodo de muestreo .....	34
<b>Figura 8.</b> Centros de actividad para el ocelote durante el periodo de muestreo 2014 .....	35
<b>Figura 9.</b> Centros de actividad para el ocelote durante el periodo de muestreo 2016 .....	36
<b>Figura 10.</b> Comparación entre las estimas realizadas para ocelote por este estudio para un bosque tropical caducifolio (marcado en rojo), contra otros tipos de vegetación, a lo largo de su distribución. BTC – Bosque tropical caducifolio; BTLI – Bosque tropical lluvioso; BTS – Bosque tropical subcaducifolio.....	37



<b>Figura 11.</b> Centros de actividad para el ocelote durante los periodos de muestreo 2014 y 2016 sobrepuestos .....	41
<b>Figura 12.</b> Diferencias observables entre machos (A) y hembras (B) identificables en las fotografías.....	53
<b>Figura 13.</b> Variación de la actividad del ocelote ( <i>Leopardus pardalis</i> ) durante todo el periodo de muestreo.....	55
<b>Figura 14.</b> Variación de actividad para el ocelote ( <i>Leopardus pardalis</i> ) para el periodo 2014 (A, n=69), 2014-105 (B, n=121) y 2015-2016 (C, n=59).....	57
<b>Figura 15.</b> Diagrama de actividad que muestra el traslape en los patrones de actividad entre <i>Didelphis virginiana</i> y <i>Leopardus pardalis</i> .....	58
<b>Figura 16.</b> Diagrama de actividad que muestra el traslape de horarios entre <i>Nasua narica</i> y <i>Leopardus pardalis</i> .....	59
<b>Figura 17.</b> Diagrama de actividad que muestra el traslape de horarios entre <i>Panthera onca</i> y <i>Leopardus pardalis</i> .....	59
<b>Figura 18.</b> Diagrama de actividad que muestra el traslape de horarios entre <i>Puma concolor</i> y <i>Leopardus pardalis</i> .....	60
<b>Figura 19.</b> Variación en el traslape de actividad para el ocelote ( <i>Leopardus pardalis</i> ) (línea continua) y el tlacuache ( <i>Didelphis virginiana</i> , n: A=79; B=74; C=101) (línea punteada) para el periodo 2014 (A, <i>Dhat1</i> :0.75), 2014-105 (B, <i>Dhat1</i> : 0.66) y 2015-2016 (C, <i>Dhat1</i> : 0.72) .....	61
<b>Figura 20.</b> Variación en el traslape de actividad para el ocelote ( <i>Leopardus pardalis</i> ) (línea continua) y el tejón ( <i>Nasua narica</i> , n: A=536; B=879; C=364) (línea punteada) para el periodo 2014 (A, <i>Dhat1</i> :0.41), 2014-105 (B, <i>Dhat1</i> : 0.54) y 2015-2016 (C, <i>Dhat1</i> : 0.42).....	62
<b>Figura 21.</b> Variación en el traslape de actividad para el ocelote ( <i>Leopardus pardalis</i> ) (línea continua) y el jaguar ( <i>Panthera onca</i> , n: A=12; B=24; C=11) (línea punteada) para el periodo 2014 (A, <i>Dhat1</i> :0.55), 2014-105 (B, <i>Dhat1</i> : 0.68) y 2015-2016 (C, <i>Dhat1</i> : 0.67).....	63



**Figura 22.** Variación en el traslape de actividad para el ocelote (*Leopardus pardalis*) (línea continua) y el puma (*Puma concolor*, n: A=25; B=29; C=13) (línea punteada) para el periodo 2014 (A, *Dhat1*:0.64), 2014-105 (B, *Dhat1*: 0.64) y 2015-2016 (C, *Dhat1*: 0.39)..... 64



## ÍNDICE DE CUADROS

<b>Cuadro 1.</b> Estudios sobre estimación de densidad sobre el ocelote en los últimos 20 años .....	20
<b>Cuadro 2.</b> Estimaciones de densidad para el ocelote en un bosque tropical seco de la región Sierra-Costa de Michoacán .....	32
<b>Cuadro 3.</b> Estimaciones de densidad de las estimaciones realizadas por los modelos espacialmente explícitos (MEE) y el modelo espacial con identificación parcial (SPIM, <i>spatial partial identity model</i> ) .....	33
<b>Cuadro 4.</b> Estudios que incluyen análisis sobre los patrones de actividad y/o radio sexual del ocelote ( <i>Leopardus pardalis</i> ) en los últimos 20 años .....	48
<b>Cuadro 5.</b> Estimaciones MEE de proporción sexual, abundancia, densidad por periodo de muestreo, parámetro de movimiento y probabilidad basal de detección .....	54
<b>Cuadro 6.</b> Estimaciones del radio y área de campeo Kernel al 95%, de manera general y por sexos para cada periodo de muestreo .....	55
<b>Cuadro 7.</b> Estimaciones del radio y área de campeo Kernel al 95%, de manera general y por sexos para toda su distribución .....	66



## RESUMEN GENERAL

El ocelote juega un papel importante en los bosques tropicales en los que habita. Afecta de manera directa la abundancia de los felinos más pequeños. Conocer los parámetros poblacionales como abundancia y densidad a escala local es de suma importancia. Existe cierta controversia con respecto a la mejor manera de estimarlos. Por un lado, tenemos a los modelos “clásicos” de captura-recaptura, que en su forma más básica son un modelo lineal generalizado binomial. Por otro, a los modelos espacialmente explícitos (MEE), que son una extensión de los modelos clásicos. Pero incorporan un proceso puntual espacial para describir la ubicación de los individuos. En los depredadores los patrones de actividad coinciden con el momento en que sus presas son más vulnerables. En los meso depredadores influye además la presencia de depredadores más grandes. Se ha propuesto al tamaño como el principal determinante de las horas a las que están activos. Se ha registrado al ocelote activo tanto en el día como en la noche, como estrategia para evitar el encuentro con el puma y el jaguar. En cuanto al radio sexual, los machos tienen territorios más amplios con una o más hembras en su territorio, por lo un área específica pueden contener más hembras que machos. El objetivo fue estimar parámetros poblacionales del ocelote mediante distintos modelos para un bosque tropical. Para todos los registros de ocelote obtenidos se identificaron a los individuos por medio de su patrón único de manchas. Registrando el costado por el cual fue identificado y el sexo. Cada año fue analizado de manera independiente, utilizando el costado con el número mayor número de individuos identificados. Por medio del programa CAPTURE, se realizaron las estimaciones de abundancia, así como la probabilidad de captura y la prueba de población cerrada. Para la elaboración de los modelos se utilizó la información de las capturas, la localización de las trampas y su operatividad. Con los paquetes “*scrbook*”, y código en formato nimble se corrieron los modelos en la plataforma R. Se creó un modelo espacialmente explícito diferenciado por sexos. Para cada periodo se estimó la proporción sexual, parámetro de movimiento, abundancia, densidad por sexo, el radio y área del ámbito hogareño Kernel 95 %. Para los patrones de actividad, todos



los registros se uniformaron a unidad de día. Posteriormente se transformaron a radianes para procesarlos mediante el programa de R *Overlap*. Con un esfuerzo de muestro de 15,775 días-trampa, obtuvieron en total 248 registros independientes de ocelote. Se identificaron 33 individuos utilizando el costado derecho y 30 individuos mediante el costado izquierdo. Las estimas mostraron una gran variación con rangos de 22-35. De todos los individuos identificados, 11 fueron machos y 22 fueron hembras. Respecto a la proporción sexual, esta vario de 0.17 a 0.319 (M:H) durante los tres periodos de muestreo. De manera general, el radio del área de campeo estuvo entre los 1.77 y 2.25 km. Así mismo, las áreas de campeo estuvieron entre 9.89 y 16.39 km<sup>2</sup>. El mayor porcentaje de registros fue nocturno (62.5%), seguido por los diurnos (25%) y por último crepusculares (12.5%). Los factores generales como la precipitación o la latitud no son buenos indicadores indirectos de la abundancia del ocelote. Para poder hacer inferencias sobre el estado de una población se necesitan factores a escala local. Lo obtenido se encuentran dentro de lo estimado para bosques tropicales lluviosos de Suramérica. Esto nos puede llevar a pensar que en el área de estudio se encuentra una población sana.

Palabras clave: Cámaras trampa; Modelos espacialmente explícitos; *Overlap*; Centros de actividad; CAPTURE.



## SUMMARY

The ocelot plays an important role in the tropical forests in which it lives. It directly affects the abundance of the smallest cats. Knowing the population parameters such as abundance and density at local scale is very important. But, even though they are important parameters, there is some controversy in regard to what is the best way to estimate them. On one hand, we have the "classic" capture-recapture models, which in their most basic form are a generalized linear binomial models. On the other, the spatially explicit models (SEM), which are an extension of classic models. But they incorporate a spatial point process to describe the location of individuals. In predators, activity patterns coincide with those of their prey are more vulnerable. In meso predators, the presence of larger predators also influences the activity patterns. Size has been proposed as the main determinant of the hours at which they are active. The ocelot has been registered both during the day and night, as a strategy to avoid encountering the cougar and jaguar. As for the sex ratio, males have larger territories with one or more females in their territory, so a specific area may contain more females than males. The objective was to estimate population parameters of the ocelot through different models for a tropical forest of the Region-Sierra Costa de Michoacan. For all ocelot records obtained, individuals were identified by their unique pattern of spots. Registering the side by which it was identified and the sex. Each year was analyzed independently, using the side with the largest number of identified individuals. Through the CAPTURE program, abundance estimates were made, as well as the probability of capture and the closed population test. For the elaboration of the SEM, the information of the captures, the location of the traps and their operability were used. With the "scrbook" package, and code in nimble format, the models were run on platform R. For each period, the sexual proportion, movement parameter, abundance, density by sex, radius and area of the Kernel 95% were estimated. For the activity patterns, all records were uniformed to day unit. Later they were transformed to radians to process them through R *Overlap* program. With a sampling effort of 15,775 trap-days, they obtained a total of 248 independent ocelot records. We identified 33 individuals using the right side and 30 individuals using the left side. Of all the identified individuals, 11 were



males and 22 were females. Regarding the sexual proportion, this varied from 0.17 to 0.319 (M: F) during the three sampling periods. The estimates shown showed a great variation with ranges of 22-35. In general, the radius of the home range was between 1.77 and 2.25 km. Likewise, the area of the home range were between 9.89 and 16.39 km<sup>2</sup>. The highest percentage of records was nocturnal (62.5%), followed by daytime (25%) and finally crepuscular (12.5%). The estimates obtained for this study are within the obtained even for tropical rainforests of South America. This can lead us to think that a healthy population is found in the study area. Greater areas of the home ranges were estimated for males than for females. Being a species that adapts to different scenarios, it can change its activity patterns to meet its needs.

Key words: SECR; CAPTURE; Activity centers; camera traps; Overlap.



## INTRODUCCIÓN GENERAL

No cabe duda que la tasa de extinciones actual provocada por el hombre, es mil veces mayor a lo natural (Di Minin et al., 2016). La disminución del tamaño de las poblaciones, es uno de los primeros síntomas en estos procesos de extinción. Uno de los grupos que ha visto un mayor declive en el tamaño de sus poblaciones, son los grandes mamíferos carnívoros (Ripple et al., 2014). Las principales amenazas que afectan al tamaño de las poblaciones, son la pérdida y degradación de hábitat y la caza indiscriminada (Bhattarai, Wright, & Khatiwada, 2016; Di Minin et al., 2016). Este grupo presenta características que los vuelven particularmente vulnerables a estas amenazas. Son de gran tamaño corporal, lo que lleva a amplias necesidades espaciales y bajas tasas de crecimiento poblacional (Di Minin et al., 2016). Debido a los factores que ocasionan su vulnerabilidad, las principales acciones de conservación se han basado tradicionalmente en controlar los efectos de la caza (Bhattarai et al., 2016). Así como entender y controlar, los efectos del cambio climático ante tal pérdida de hábitat (Angerbjörn et al., 2013). No obstante, para poder llevar a cabo acciones de conservación efectivas, se necesita un conocimiento de la situación actual de las poblaciones.

Uno de los grupos de carnívoros más amenazados, particularmente por la pérdida del hábitat, son los felinos (Felidae) (Bhattarai et al., 2016; Di Minin et al., 2016). Esto tiene efectos directos tanto sobre sus poblaciones, como sobre las especies presa (Nowell & Jackson, 1996). Esto los vuelve particularmente vulnerables. Para poder conservarlos, se necesita la protección de grandes extensiones de área, lo que no siempre resulta sencillo (Jiang et al., 2017). Sin embargo, por el rol que desempeñan en la red trófica, es importante conservar sus poblaciones, debido a que la mayoría de los felinos, desempeñan roles clave en la cadena trófica de sus ambientes (Di Bitetti, 2009; Sunquist & Sunquist, 2002).

Uno de los felinos más amenazados por la caza ha sido el ocelote. En la década de los 1960's, fue el gato manchado más cazado (Sunquist & Sunquist, 2002). En 1989 se incluyó en los apéndices del CITES, volviendo su comercio ilegal. (UNEP, 2012).



Esto redujo considerablemente el número de individuos cazados, pero sigue amenazado. Gracias a su comercio, se pudieron realizar descripciones detalladas de su historia de vida (Sunquist & Sunquist, 2002). No obstante, varios aspectos de su ecología permanecen desconocidos. Como lo son la variación estacional del número de individuos, su variación entre regiones, el hábitat utilizado, radio sexual, entre otros. Aspectos clave para realizar efectivas estrategias de conservación.

El ocelote, es un felino de tamaño mediano, de talla intermedia entre especies como el jaguar y el tigrillo. Posee una altura de hasta 50 cm y pesa entre 11 y 16 kg. Su pelaje está cubierto de tonalidades en forma de manchas o rosetas oscuras sobre una base de pelaje amarillo o café claro (Pérez-Irineo & Santos-Moreno, 2015). Estas son ahusadas y disminuyen gradualmente conforme se presentan hacia las extremidades. Tienen los bordes de color pardo o negro, con centros más claros y puntos negros al interior (Conabio, 2017). Frecuentemente es confundido con el tigrillo (*Leopardus wiedii*) sin embargo, el largo de la cola, en los ocelotes es menor que sus extremidades posteriores (Sunquist & Sunquist, 2002).

Este felino es solitario y vive en pareja sólo durante el cortejo y la cópula, que dura de 4 a 6 días. Tienen 1 o 2 cachorros, los cuales permanecen bajo el cuidado de la hembra entre año y medio y dos. Hasta que adquieren las habilidades requeridas para obtener su alimento (Sunquist & Sunquist, 2002). Prefieren zonas con follaje denso y sombra abundante, que utilizan para ocultarse de sus presas y poder sorprenderlas. Su dieta depende de la disponibilidad local, basándose en palomas, codornices, iguanas, lagartijas, tlacuaches, conejos, ardillas y otras especies (Sunquist & Sunquist, 2002). Por sus hábitos de caza, el ocelote cumple una función importante en los bosques tropicales. Su función es regular y controlar el crecimiento de las poblaciones de las que se alimenta (Moreno & Bustamante, 2009). Esto quiere decir que, de no existir el ocelote, habría un desequilibrio en el balance de las especies presentes en el bosque.



El ocelote solía ser muy abundante en la mayor parte del continente (Sunquist & Sunquist, 2002). Su distribución histórica abarca desde el sur de Arkansas en Estados Unidos, hasta el norte de Argentina (Sunquist & Sunquist, 2002). Actualmente su distribución se ha visto considerablemente disminuida (Leopardus pardalis, 2017). Para México, hasta el 2010, sólo se contaba con esporádicos registros desde el sur del país, hasta las regiones costeras del norte del país, tanto en el occidente como en el golfo de México (CONABIO, 2010). Sin embargo, aún existen vacíos de información en muchas regiones y tipos de hábitat del país. Desde su presencia confirmada, hasta el estado de sus poblaciones, tanto en bosques húmedos como en bosques secos. Esto dificulta una evaluación del estatus de la especie en nuestro país, encontrándose listada en una categoría de riesgo por la normativa interna (SEMARNAT, 2010). Es importante obtener datos sobre la abundancia poblacional en diferentes regiones, para evaluar de manera acertada el estatus de la especie. Estos datos nos permitirán entender cómo reacciona la especie a los cambios en su ambiente, a través de su rango de distribución (Mosquera, 2011). Sólo con esta información podremos concretar propuestas para su conservación.

El estudio poblacional de felinos se ha facilitado a través del uso de las cámaras trampa (O'Connell, Nichols, & Karanth, 2011; Silver, 2004). Estas cámaras permiten fotografiar organismos elusivos, tímidos o crípticos, como es el caso de los felinos. Además, por su patrón único de manchas, es posible aplicar modelos de captura-recaptura para sus estimaciones de abundancia y densidad (Karanth & Nichols, 1998; O'Connell et al., 2011; Silver, 2004).



## **PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN**

¿Cuál es la abundancia y densidad del ocelote en un bosque tropical seco y cómo es su variación entre años? ¿Son diferentes las estimaciones de densidad mediante los modelos espacialmente explícitos contra los de captura recaptura clásicos?

¿Qué tan diferentes son las estimaciones de densidad para un bosque tropical seco, con respecto a los diferentes tipos de bosques en los que se encuentra la especie?

¿Cómo varía la proporción sexual, ámbito hogareño y patrones de actividad de la población en un bosque tropical seco, respecto a lo reportado para otras regiones?

¿Cómo es el traslape en los patrones de actividad del ocelote con sus competidores/depredadores y presas potenciales?

## **HIPÓTESIS**

Se espera que su abundancia y densidad se encuentre dentro de lo estimado para otras regiones con vegetación similar. En comparaciones entre los resultados de modelos espacialmente explícitos y los convencionales de captura recaptura no se observaron diferencias significativas, por lo que se espera que las diferencias no sean significativas.

Las estimaciones de densidad calculadas para la zona de estudio serán similares a las de otros bosques tropicales secos. Esperándose menor densidad promedio a la reportada para bosques tropicales húmedos.

Debido a que en un área determinada los machos mantienen un territorio de mayor extensión que las hembras, se espera una mayor estimación de abundancia para hembras y un ámbito hogareño mayor para machos. Al tratarse de un bosque



tropical seco, se encontrarán activos durante más horas del día para poder encontrar los recursos necesarios para sobrevivir.

La tendencia de traslape será mayor con las presas potenciales, pero será menor con sus competidores/depredadores, como una estrategia para minimizar gasto energético y maximizar sobrevivencia.

## **OBJETIVOS**

### **GENERAL**

- Estimar parámetros poblacionales del ocelote mediante distintos modelos para un bosque tropical de la Región-Sierra Costa de Michoacán.

### **ESPECÍFICOS**

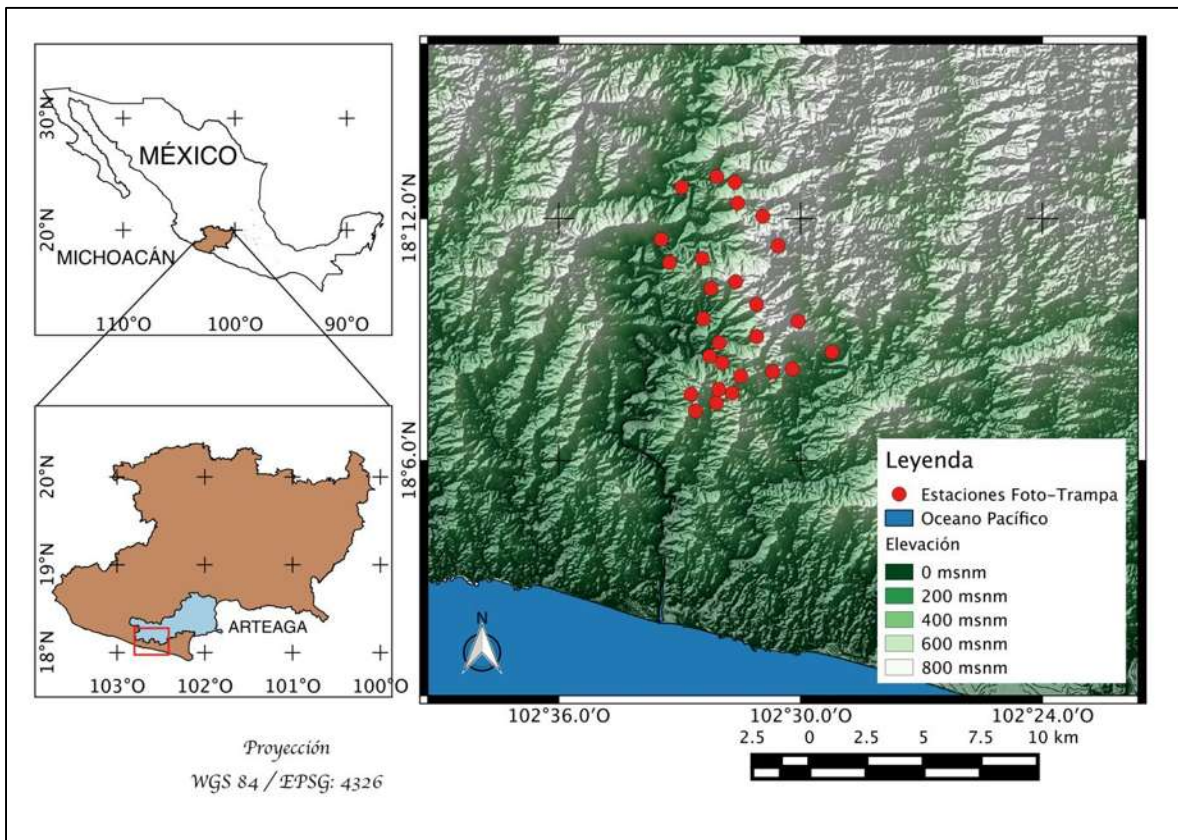
- Comparar las estimaciones de abundancia y densidad de ocelotes y sus variaciones temporales, generadas mediante distintos modelos.
- Analizar los resultados y contrastarlos con los obtenidos en estudios similares desarrollados en distintos hábitats.
- Determinar el radio sexual, ámbito hogareño y patrones de actividad en diferentes periodos de muestreo, comparando lo obtenido con otras regiones.
- Determinar el grado de traslape en los patrones de actividad del ocelote con sus competidores/depredadores y presas potenciales.



# DISEÑO DE MUESTREO

## ÁREA DE ESTUDIO

El sitio de muestro se encuentra al sur del estado de Michoacán (México). Ubicado en la sierra del municipio de Arteaga, en la localidad San José de los Pinos, con clima tropical y templado con lluvias en verano. La temperatura promedio anual es de 23°C y su precipitación media anual de 825 mm (Contreras et al., 2006). Dominan los bosques tropicales caducifolios, con una menor representación de subcaducifolios y bosques templados en elevaciones superiores (Monterrubio-Rico, Charre-Medellín, Pérez-Martínez, & Mendoza, 2017).



**Figura 1.** Localización del área de muestreo y la ubicación de las estaciones de fototrampeo.



## COLECTA DE DATOS

En el sitio de estudio se implementó el diseño de muestreo para estimar la abundancia y densidad de felinos. Mediante la identificación individual de cada ocelote usando su patrón único de rosetas, siguiendo sugerencias del Censo Nacional del Jaguar en el año 2012.

El diseño empleado considera una superficie mínima de 81km<sup>2</sup>, dividida en 9 cuadrantes de muestreo de 9km<sup>2</sup>, a su vez, cada cuadrante se divide en 9 lotes de 1km<sup>2</sup> en cuyo interior se colocaron las estaciones de foto-trampeo. Procurando una separación de 1 a 3 km entre estaciones, pero evitando vacíos de muestreo entre cuadrantes, para maximizar la probabilidad de captura.

Esto combinado con los modelos de captura-recaptura para poblaciones cerradas, cumpliendo los supuestos de la clara identificación de los individuos, maximizar la probabilidad de captura y por un periodo de no más de 90 días, para cumplir el requisito de que la población sea cerrada (Silver, 2004), mediante la reducción de la influencia de mortalidad, natalidad, y dispersión o inmigración.

Se colocaron en total 32 estaciones, 20 con dos cámaras y 12 sencillas, dividido en tres periodos. El periodo inicial de marzo a mayo del 2014 (sequía), el segundo de noviembre del 2014 a enero del 2015 (posterior a lluvias), y el tercero de noviembre del 2015 a febrero del 2016 (sequía). Las estaciones se colocaron sobre veredas, caminos y cuerpos de agua. Se utilizaron las mismas estaciones tanto para las presas y otros felinos. Cada día se consideró como un evento independiente de muestreo y en las fotos donde hubiera más de un individuo, cada individuo un registro independiente.



# **CAPÍTULO I: ESTIMACIÓN DE ABUNDANCIA Y DENSIDAD DEL OCELOTE (*Leopardus pardalis*; LINNAEUS, 1758) PARA UN BOSQUE TROPICAL SECO DE LA REGIÓN-SIERRA COSTA DE MICHOACÁN, MÉXICO.**

## **RESUMEN**

El ocelote juega un papel importante en los bosques tropicales en los que habita. Afecta de manera directa la abundancia de los felinos más pequeños. Conocer los parámetros poblacionales como abundancia y densidad a escala local es de suma importancia. Existe cierta controversia con respecto a la mejor manera de estimarlos. Por un lado, tenemos a los modelos “clásicos” de captura-recaptura, que en su forma más básica son un modelo lineal generalizado binomial. Por otro, a los modelos espacialmente explícitos (MEE), que son una extensión de los modelos clásicos. Pero incorporan un proceso puntual espacial para describir la ubicación de los individuos. El objetivo fue estimar parámetros poblacionales del ocelote mediante distintos modelos para un bosque tropical. Para todos los registros de ocelote obtenidos se identificaron a los individuos por medio de su patrón único de manchas. Registrando el costado por el cual fue identificado y el sexo. Cada año fue analizado de manera independiente, utilizando el costado con el número mayor número de individuos identificados. Por medio del programa CAPTURE, se realizaron las estimaciones de abundancia, así como la probabilidad de captura y la prueba de población cerrada. Para la elaboración de los modelos se utilizó la información de las capturas, la localización de las trampas y su operatividad. Con los paquetes “*scrbook*”, y código en formato nimble se corrieron los modelos en la plataforma R. Con un esfuerzo de muestro de 15,775 días-trampa, obtuvieron en total 248 registros independientes de ocelote. Se identificaron 33 individuos utilizando el costado derecho y 30 individuos mediante el costado izquierdo. Las estimas mostraron una gran variación con rangos de 22-35. Lo obtenido se encuentran dentro de lo estimado para bosques tropicales lluviosos de Suramérica.



Esto nos puede llevar a pensar que en el área de estudio se encuentra una población sana.

Palabras clave: Cámaras trampa; Modelos espacialmente explícitos; Captura-Recaptura; Centros de actividad; CAPTURE.



## ABSTRACT

The ocelot plays an important role in the tropical forests in which it lives. It directly affects the abundance of the smallest cats. Knowing the population parameters such as abundance and density at local scale is very important. There is some controversy in regard to what is the best way to estimate them. On one hand, we have the "classic" capture-recapture models, which in their most basic form are a generalized linear binomial models. On the other, the spatially explicit models (SEM), which are an extension of classic models. But they incorporate a spatial point process to describe the location of individuals. The objective was to estimate population parameters of the ocelot through different models for a tropical forest of the Region-Sierra Costa de Michoacan. For all ocelot records obtained, individuals were identified by their unique pattern of spots. Registering the side by which it was identified and the sex. Each year was analyzed independently, using the side with the largest number of identified individuals. Through the CAPTURE program, abundance estimates were made, as well as the probability of capture and the closed population test. For the elaboration of the SEM, the information of the captures, the location of the traps and their operability were used. With the "scrbook" package, and code in nimble format, the models were run on platform R. With a sampling effort of 15,775 trap-days, they obtained a total of 248 independent ocelot records. We identified 33 individuals using the right side and 30 individuals using the left side. The estimates thrown showed a great variation with ranges of 22-35. The estimates obtained for this study are within the obtained even for tropical rainforests of South America. This can lead us to think that a healthy population is found in the study area.

Key words: SECR; CAPTURE; Activity centers; camera traps.



## INTRODUCCIÓN

El ocelote juega un papel importante en los bosques tropicales en los que habita. Afecta principalmente de manera directa la abundancia de los felinos más pequeños (Di Bitetti, Paviolo, De Angelo, & Di Blanco, 2008). Sin embargo, también ha sido mencionado como un regulador indirecto de la comunidad de plantas (Salvador & Espinosa, 2016). Por ello, conocer los parámetros poblacionales como abundancia y densidad a escala local es de suma importancia. Además, este conocimiento permitirá diseñar mejores estrategias de conservación, manejo e investigación (Torres-Romero, 2009). Los métodos directos son ineficientes para estimar la abundancia y densidad de animales crípticos, elusivos y principalmente nocturnos (Maffei, Noss, Cuéllar, & Rumiz, 2005). En su lugar, las cámaras trampa han probado ser efectivas por proveer mucha información en relativo poco tiempo y bajo costo (Ayala, Estela Viscarra, & Wallace, 2010; Noss et al., 2012). Con esta información es posible estimar parámetros poblacionales locales, e implementar acciones de conservación que aseguren su permanencia en el mediano y largo plazo (Fusco-Costa, Ingberman, Thadeu Zarate do Couto, Nakano-Oliveira, & Monteiro-Filho, 2010; Morin, Waits, Mcnitt, & Kelly, 2018). Al tomar decisiones de conservación sin estos datos, nos vemos forzados a utilizar información de otros sitios, lo cual es poco informativo (Gomes da Rocha, Sollmann, Ramalho, Ilha, & Tan, 2016). Además, entender las variables que determinan la variación natural del tamaño poblacional, su estructura, tasas demográficas y movimiento es el fin de todo ecologista poblacional (Royle, Fuller, & Sutherland, 2018). Pero, aun cuando son parámetros importantes, existe cierta controversia con respecto a cuál es la mejor manera de estimarlos.

Por un lado, tenemos a los modelos “clásicos” de captura-recaptura, que en su forma más básica son un modelo lineal generalizado binomial (Otis, Burnham, White, & Anderson, 1978; Royle, Chandler, Sollmann, & Gardner, 2014). En estos, cuando la  $N$  es conocida se convierte en una regresión logística. Sin embargo, nunca podemos conocer el tamaño real de  $N$ , a falta de los individuos que no hemos registrado. Por lo tanto, el modelo se convierte en un modelo modificado de máxima



verosimilitud, donde los individuos no observados son una función de las frecuencias de lo observado (Otis et al., 1978). Estos modelos tienen cuatro supuestos básicos:

- La población debe ser cerrada, tanto geográfica como demográficamente.
- Los animales no pierden sus marcas durante el periodo de muestreo.
- Todas las marcas son perfectamente registradas y reconocidas en cada ocasión de muestreo.
- Cada animal tiene una probabilidad de captura igual y constante en cada ocasión de muestreo (Otis et al., 1978; Royle et al., 2014).

Adicionalmente el modelo implica que registrar a un individuo no afecta registrar otro, ni tampoco registros futuros (Otis et al., 1978). Estos modelos pueden “complicarse” agregando fuentes de variación atribuibles a diferentes factores (Otis et al., 1978). Algunos ejemplos pueden ser diferencias en el tiempo, diferencias por sexo, o incluso combinaciones de ellos (Otis et al., 1978). Todas estas fuentes de variación afectan exclusivamente a la probabilidad de captura de los individuos, que es la unidad de estudio de estos modelos (Torre, Arroyo-Gerala, & Torres-Knoop, 2016). Posteriormente, para el cálculo de densidad, se adiciona una zona de amortiguamiento (“buffer”) a la malla de muestreo (Karanth & Nichols, 1998). El tamaño de este buffer se calcula promediando las máximas distancias registradas, es decir la media de las máximas distancias de desplazamiento (MMDD). Este valor es interpretado como el diámetro del ámbito hogareño de la especie en el sitio y al momento del muestreo (Karanth & Nichols, 1998; O’Connell et al., 2011). Al dividir este valor por la mitad ( $1/2$  MMDD), tenemos una representación del radio del ámbito hogareño. El área total, que comprende tanto la malla de muestreo como el buffer adicionado, es el área efectiva de muestreo (Karanth & Nichols, 1998). La densidad se calcula dividiendo la abundancia estimada entre el área efectiva de muestreo.

El uso de los modelos “clásicos” presenta dos problemas principalmente: heterogeneidad en las probabilidades de captura y el establecimiento del área efectiva de muestreo (Noss et al., 2012; Royle et al., 2014; Royle, Karanth,



Gopalaswamy, & Kumar, 2009). Estos métodos no toman en cuenta el acomodo espacial del proceso ecológico, el cual da como resultado los datos registrados. Tampoco incluye el aspecto espacial del diseño de muestreo, por el cual se obtuvo dicha información (Royle, Karanth, et al., 2009). Por lo que asignan la misma probabilidad de captura a cualquiera de los sitios de muestreo para un individuo, probabilidad que es poco realista (Royle et al., 2014). Además, se centran únicamente en calcular la probabilidad de captura, parámetro que rara vez tiene relevancia ecológica.

Estos modelos ignoran el atributo espacial de las trampas y los eventos de encuentro (Royle et al., 2014). Es decir, el movimiento y variación al que cada individuo está expuesto en función de su distancia a las estaciones de captura. Así, para la captura-recaptura clásica, el modelo matemático de estimación sobre el número de individuos y la estima del lugar donde viven, no están relacionados uno con el otro (Royle, Karanth, et al., 2009). Al no estar ligado la estima de abundancia con la estima del área donde habitan, la selección del área que represente mejor la densidad se vuelve arbitraria (Satter, 2016). Por tanto, podemos encontrar cuatro deficiencias primarias de los modelos clásicos:

- a) No proveen una base coherente para la estimación de densidad,
- b) al descartar la información del lugar de la captura, crea una heterogeneidad en las probabilidades de captura que sólo puede ser abordada como heterogeneidad latente en el mejor de los casos,
- c) no incluyen covariables a nivel del sitio de captura, que se encuentran presentes en la mayoría de los estudios reales,
- d) descarta por completo el proceso espacial que da como resultado la información observada (Royle et al., 2014).

Los modelos espacialmente explícitos (MEE) son una extensión de los modelos clásicos. Pero incorporan un proceso puntual espacial para describir la ubicación de los individuos (Royle et al., 2014). Los procesos puntuales son un modelo estocástico que genera un número finito de eventos para un conjunto dado. Cuando el proceso es espacial, el conjunto dado será una región acotada del espacio (Royle,



Karanth, et al., 2009). En este caso se aplican cuando la variable en cuestión representa el lugar de eventos o individuos. Esta variable son los centros del ámbito hogareño (“centros de actividad”) de los individuos presentes en el área. Su ubicación es desconocida o latente, sólo se obtiene información imperfecta sobre su ubicación mediante la captura de un individuo en una estación de trampeo (Royle et al., 2014). Lo que tenemos son las ubicaciones donde fue observado y queremos encontrar el centroide, siendo este el centro de actividad. Esto puede ser estimado mediante un proceso Poisson (Royle et al., 2014). Este proceso tiene dos supuestos:

- 1) Los centros de actividad son variables independientes;
- 2) estos están distribuidos de manera uniforme en el espacio de estados.

Por lo tanto, podemos definir al centro de actividad de un individuo como el centroide de actividades durante el tiempo de muestreo (Royle et al., 2014). Así, la suma de todos los centros de actividad en el espacio de estados permite obtener de forma directa la densidad.

Adicionalmente, estos modelos definen la probabilidad de captura como una función decreciente de la distancia del centro de actividad, con la posición de la estación de trampeo (Royle et al., 2014; Royle, Karanth, et al., 2009). Por lo tanto, cada individuo tendrá probabilidades de captura diferentes para cada estación de trampeo, en función de su distancia al centro de actividad. La función habitualmente utilizada para describir el decrecimiento de la probabilidad de detección desde el centro de actividad es la distribución seminormal. El cual tiene a sigma ( $\sigma$ ) como parámetro de forma, que es básico en este modelado. Este parámetro nos informa del movimiento del animal alrededor de su centro de actividad (y permite hacer inferencias sobre el ámbito hogareño). El siguiente parámetro es la probabilidad basal de detección,  $\lambda_0$  ( $\lambda_0$ ) que es la probabilidad de que un animal sea detectado en su mismo centro de actividad (Royle et al., 2014). Para cada individuo de la población, la probabilidad de detección va a depender así de  $\lambda_0$ , de la distancia euclídea del centro de actividad a la trampa y de  $\sigma$ .



Esta controversia es clara en los estudios en ocelote en los últimos 20 años. En 37 artículos encontrados en la literatura (cuadro 1) se han estimado más de 200 valores de densidad utilizando diferentes métodos y modelos. Por lo tanto, la primera pregunta que surge es cual modelo refleja mejor la realidad del sitio estudiado. Se inició utilizando el modelo  $\frac{1}{2}$  MMDD en primera instancia, por ser un reflejo del radio del ámbito hogareño (Haines, Janecka, Tewes, Grassman Jr, & Morton, 2006; Karanth & Nichols, 1998; Mogens Trolle & Kéry, 2003). Sin embargo, a lo largo de las estimas preliminares, se comenzó a notar que este modelo podría estar inflando los valores de densidad reales (A. Dillon & Kelly, 2008). Algunos autores recomiendan el valor MMDD como mejor estimador (Fusco-Costa et al., 2010; Monterrubio-Rico et al., 2017; Pérez-Irineo, Santos-Moreno, & Hernández-Sánchez, 2017; Torres-Romero, Espinoza-Medinilla, & Lazcano-Barrero, 2017; M. Trolle & Kéry, 2005; Mogens Trolle & Kéry, 2003). Mientras que otros afirman que el mejor valor para la estima se encuentra en medio de estos dos modelos (Di Bitetti, Paviolo, & De Angelo, 2006; Massara, De Oliveira Paschoal, Doherty, Hirsch, & Chiarello, 2015). Utilizando las estimas encontradas en la literatura hasta el momento, existen diferencias entre estos modelos (figura 2). Coincidiendo que los valores más altos de densidad son generados por el modelo  $\frac{1}{2}$  MMDD. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre MMDD y los MEE. Algunos autores, que han comparado estos dos modelos, mencionan que los MEE generan estimaciones más conservadoras (Ávila-Nájera, Chávez, Lazcano-Barrero, Pérez-Elizalde, & Alcántara-Carbajal, 2015). Otros, mencionan que la falta de diferencia entre estos modelos (MMDD vs MEE) pueda ser meramente accidental (Noss et al., 2012). No obstante, varios autores coinciden en que el primer modelo tiene poca justificación teórica (Satter, 2016; Mogens Trolle & Kéry, 2003) y que el valor del buffer es la principal causa de variación en las estimas (A. Dillon & Kelly, 2008; Palomo-Muñoz, García-Anleu, Ponce-Santizo, & Moreira-Ramírez, 2014).



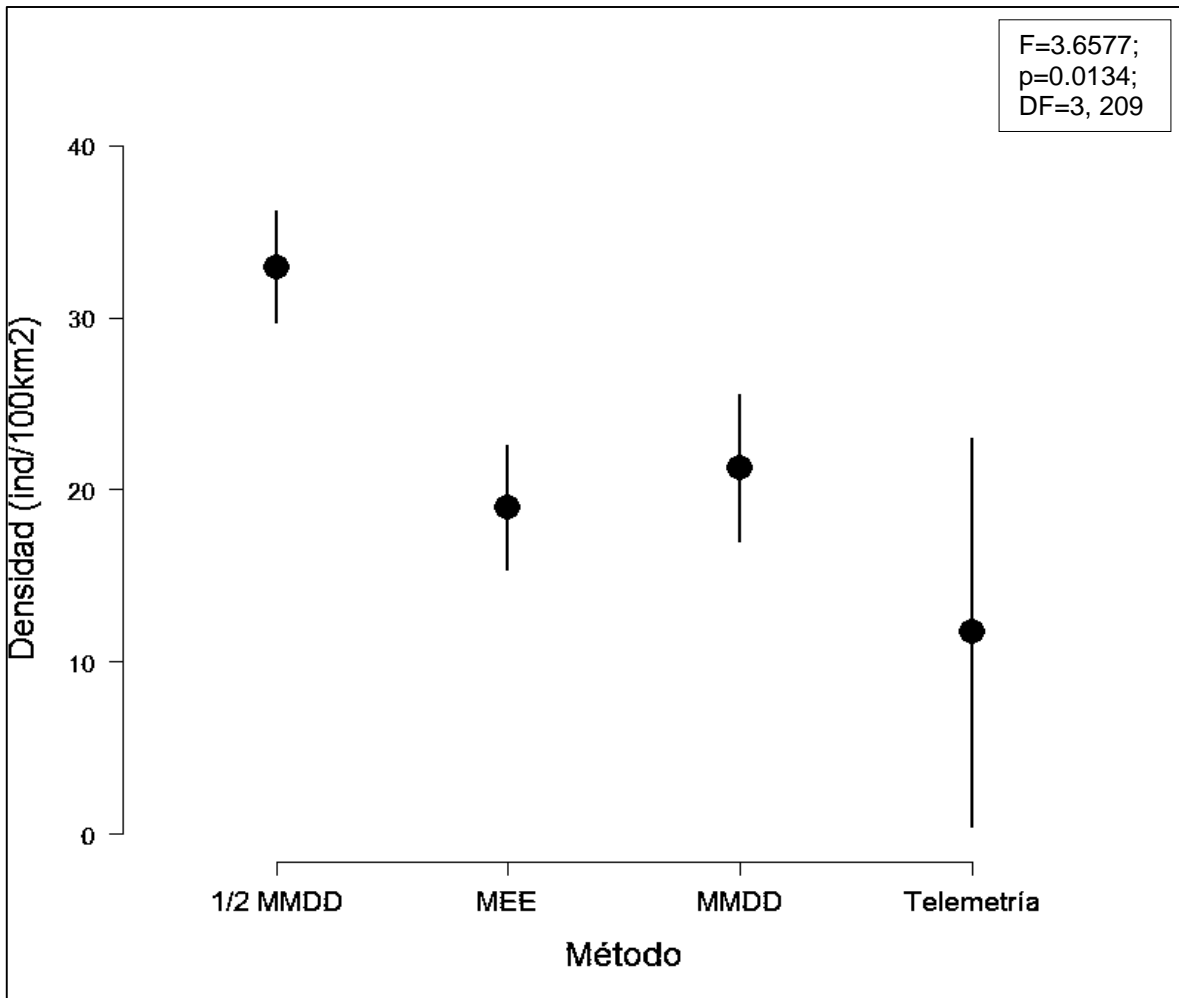
**Cuadro 1.** Estudios sobre estimación de densidad sobre el ocelote en los últimos 20 años.

No.	País	Método	Veg	Precip	Región	Situación	Fuente
1	México	-	-	-	N3	-	(Carrillo & López-González, 2002)
2	Brasil	Clásicos	BTS	1,300	S2	Protegida	(Mogens Trolle & Kéry, 2003)
3	Brasil	Clásicos	BTS	1,250	S2	Protegida	(M. Trolle & Kéry, 2005)
4	Belice	Clásicos	BTLI	1,500	N2	Protegida	(Adam Dillon, 2005)
5	Bolivia	Clásicos	BTC	400	S2	Protegida	(Maffei et al., 2005)
6	Argentina	Clásicos	BTLI	2,200	S3	Protegida	(Di Bitetti et al., 2006)
7	EU	Clásicos	MT	680	N3	Protegida	(Haines et al., 2006)
8	Guatemala	Clásicos	BTS	1,350	N2	Protegida	(Moreira et al., 2007)
9	Belice	Clásicos	BTLI	1,500	N2	Protegida	(Adam Dillon & Kelly, 2007)
10	Argentina	Clásicos	BTLI	2,200	S3	Protegida	(Di Bitetti et al., 2008)
11	Belice	Clásicos	BTLI	2,000	N2	Protegida	(A. Dillon & Kelly, 2008)
12	Panamá	Clásicos	BTLI	6,000	N1	Protegida	(Moreno & Bustamante, 2009)
13	México	Clásicos	BTS	1,200	N2	Protegida	(Torres-Romero, 2009)
14	Bolivia	Clásicos y MEE	BTLI	2,440	S2	Protegida	(Ayala et al., 2010)
15	Perú	Clásicos	BTLI	3,000	S1	Protegida	(Kolowski & Alonso, 2010)
16	Brasil	Clásicos	BTLI	3,014	S3	Protegida	(Fusco-Costa et al., 2010)
17	Colombia	Clásicos	BTLI	2,236	N1	Protegida	(Díaz-Pulido & Payán Garrido, 2011)
18	Costa Rica	Bibliográfico	BTLI	4,000	N1	Protegida	(González-Maya & Cardenal-Porras, 2011)
19	Bolivia	Clásicos y MEE	BTS	1,200	S2	Protegida	(Noss et al., 2012)
20	Guatemala	MEE	BTLI	1,700	N2	Protegida	(Palomo-Muñoz et al., 2014)
21	Panamá	Clásicos y MEE	BTLI	2,600	N1	Protegida	(Rodgers et al., 2014)
22	México	Clásicos	BTLI	2,500	N2	Sin Protección	(Pérez-Irineo & Santos-Moreno, 2014)
23	México	MEE	BTC	1,017	N2	Protegida	(Martínez-Hernández et al., 2015)
24	México	Clásicos y MEE	BTS	1,511	N2	Protegida	(Ávila-Nájera et al., 2015)
25	Brasil	Clásicos	BTS	1,200	S2	Protegida	(Massara et al., 2015)
26	Brasil	Clásicos	BTLI	-	S3	Protegida	(Kasper, Mazim, Soares, & Oliveira, 2015)

<b>27</b>	Ecuador	Clásicos	BTLI	3,200	S1	Protegida	(Salvador & Espinosa, 2016)
<b>28</b>	México	MEE	BTLI	3,000	N2	Protegida	(Torre et al., 2016)
<b>29</b>	Brasil	MEE	BTC	644	S1	Protegida	(Penido et al., 2016)
<b>30</b>	Belice	Clásicos y MEE	BTLI	3,500	N2	Protegida	(Satter, 2016)
<b>31</b>	Ecuador	Clásicos	BTLI	2,800	S1	Protegida	(Mosquera, Blake, Swing, & Romo, 2016)
<b>32</b>	Brasil	Clásicos y MEE	BTLI	2,373	S1	Protegida	(Gomes da Rocha et al., 2016)
<b>33</b>	México	Clásicos	BTLI	2,500	N2	Sin Protección	(Pérez-Irineo & Santos-Moreno, 2016)
<b>34</b>	México	Clásicos	BTLI	4,000	N2	Sin Protección	(Pérez-Irineo et al., 2017)
<b>35</b>	México	Clásicos	BTS	1,200	N2	Protegida	(Torres-Romero et al., 2017)
<b>36</b>	México	Clásicos	BTC	1,000	N2	Sin Protección	(Monterrubio-Rico et al., 2017)
<b>37</b>	Perú	Clásicos	BTLI	-	S2	Protegida	(Castagnino Vera, 2017)

Veg. – Vegetación; Precip. – Precipitación; BTLI – Bosque Tropical Lluvioso; BTC – Bosque Tropical Caducifolio; BTS – Bosque Tropical Subcaducifolio; MT – Matorral Tropical; MMDD – Media de las Máximas Distancias de Desplazamiento; MEE – Modelos Espacialmente Explícito, N1, N2, N3 – Referido a las regiones del hemisferio norte presentadas en la figura 3; S1, S2, S3 – Referido a las regiones del hemisferio sur presentadas en la figura 3.

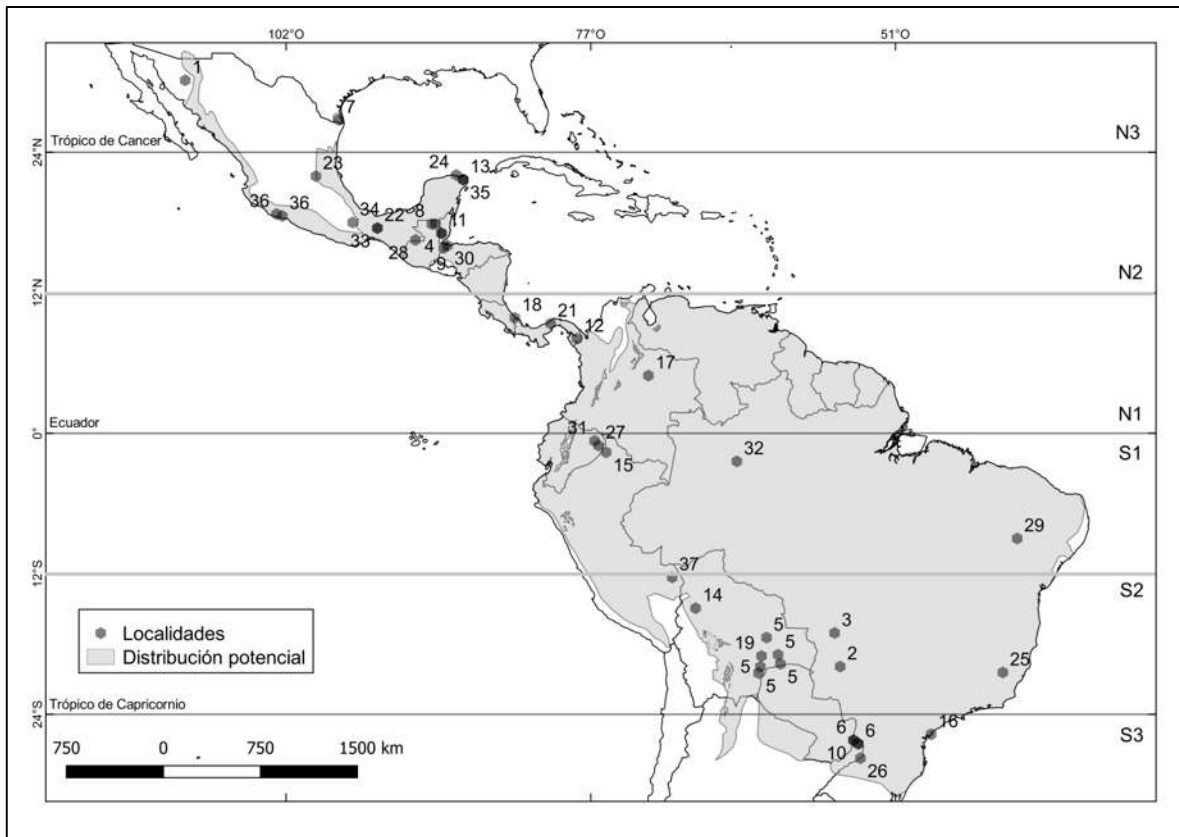




**Figura 2.** Comparación entre las densidades medias estimadas para el ocelote en los últimos 20 años (N=210). Los círculos representan la media y las barras la desviación estándar respectivamente.

El siguiente cuestionamiento que surge concierne a la variación latitudinal entre las estimas. Podemos dividir las diferentes localidades estudiadas en seis regiones, comenzando en el ecuador (figura 3). Una de las hipótesis propuestas para esta variación, es que la densidad depende de la latitud y la precipitación. Entre más se aleje uno del ecuador, la densidad de los ocelotes descenderá (Di Bitetti et al., 2008). Así mismo, de manera conjunta, otros autores relacionan altas precipitaciones con altas densidades de ocelotes (Maffei et al., 2005).



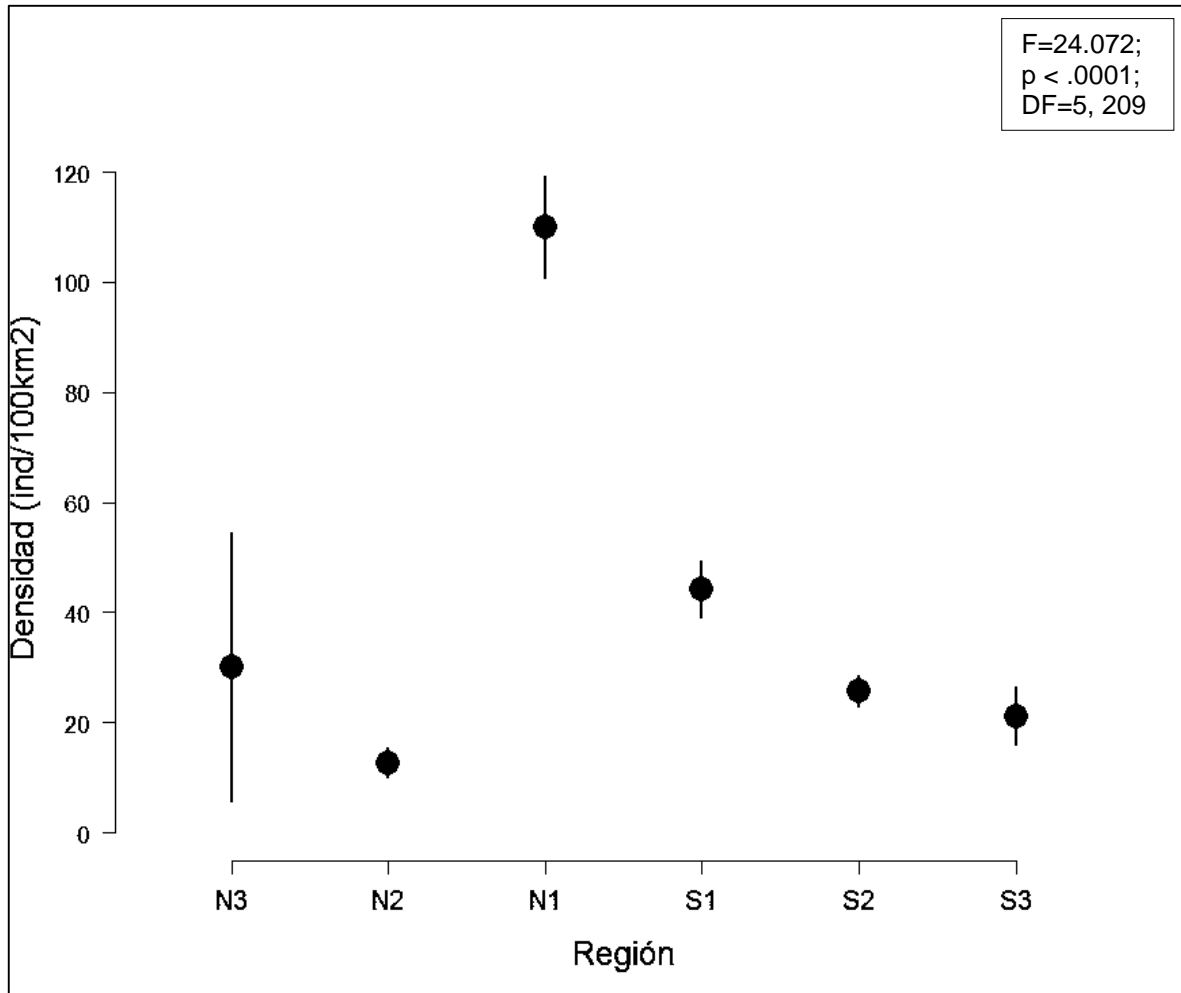


**Figura 3.** Distribución geográfica de las localidades estudiadas en los últimos 20 años, en relación con su distribución potencial actual (Leopardus pardalis, 2017). Los números representan la referencia contenida en el cuadro 1. Las regiones están divididas para norte y sur en segmentos de aprox. 11.5 grados de distancia entre ellos, comenzando en el ecuador.

Varios autores han encontrado resultados que apoyan esta hipótesis (Di Bitetti et al., 2008; Kolowski & Alonso, 2010; Torre et al., 2016). Sin embargo, otros atribuyen estas diferencias a la disponibilidad de presas, calidad de hábitat y presencia de depredadores (Martínez-Hernández et al., 2015). Algunos consideran que no existe una relación entre la precipitación y la densidad, o no manera directa al menos (Di Bitetti et al., 2006). Otros autores consideran a los factores de escala más local los que permiten altas densidades (Gomes da Rocha et al., 2016). Teniendo como ejemplo que, mientras exista el hábitat y las presas disponibles, incluso bosques marcadamente estacionales pueden alojar altas densidades (Haines et al., 2006; Monterrubio-Rico et al., 2017). Comparando las estimas por regiones, podemos



observar que para el hemisferio sur el patrón parece cumplirse (figura 4). Aunque la zona más cercana al ecuador es la única estadísticamente diferente a las otras dos, existe una clara tendencia a disminuir mientras se alejan del ecuador.



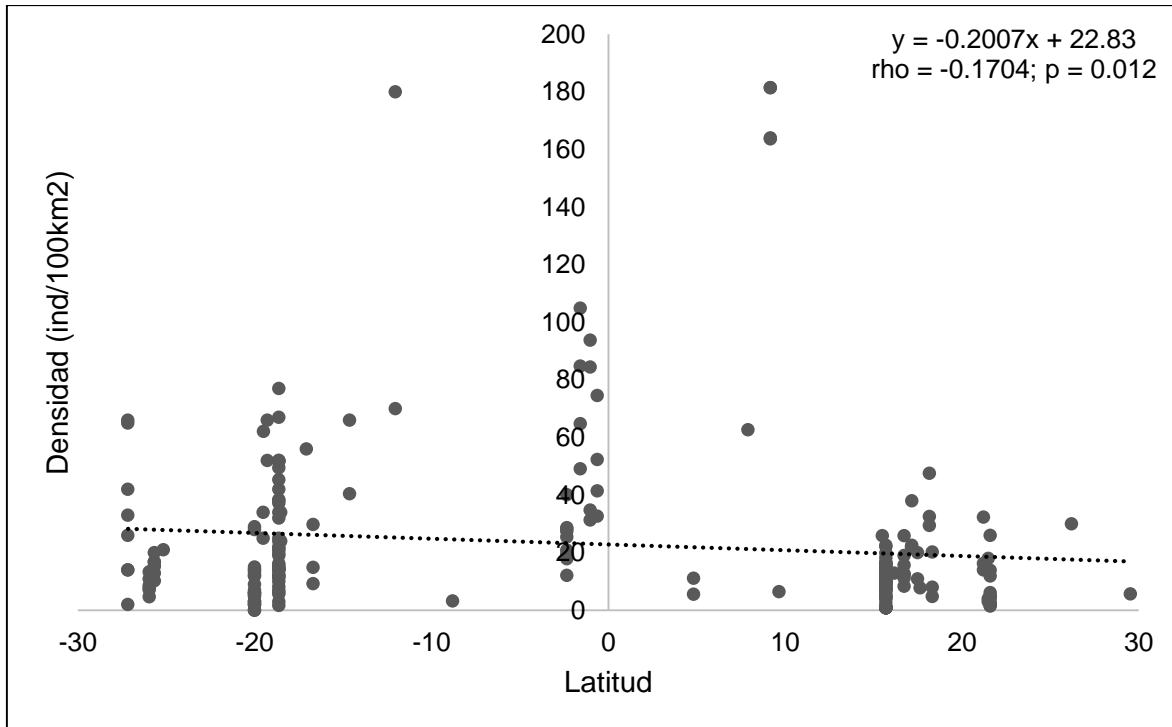
**Figura 4.** Comparación entre las diferentes regiones estudiadas para el ocelote en los últimos 20 años (N=210). Los círculos representan la media y las barras la desviación estándar respectivamente.

Sin embargo, para el hemisferio norte se presenta un panorama menos claro. La región más cercana al ecuador es la región con estimas más altas. Pero la región intermedia es la que presenta las estimas con menores valores, estadísticamente diferentes al resto. Estas diferencias pueden atribuirse a muchas variables, no todas necesariamente ambientales. Por ejemplo, para la región norte más alejada



solamente se ha realizado un trabajo (Haines et al., 2006). Mientras que la región intermedia del hemisferio norte ha sido la más estudiada de todo el continente (N=82).

Al evaluar la relación entre las diferentes estimas con la latitud se observa que, aunque existe un efecto (figura 5), esta es muy débil. Por lo tanto, otras variables son las que están influyendo de manera directa, y la latitud de manera indirecta. Los factores más determinantes para altas densidades de ocelote parecen ser calidad hábitat disponible y abundancia de presas (Massara et al., 2015; Monterrubio-Rico et al., 2017).



**Figura 5.** Coeficiente de correlación de Spearman entre la latitud y la densidad para el ocelote.

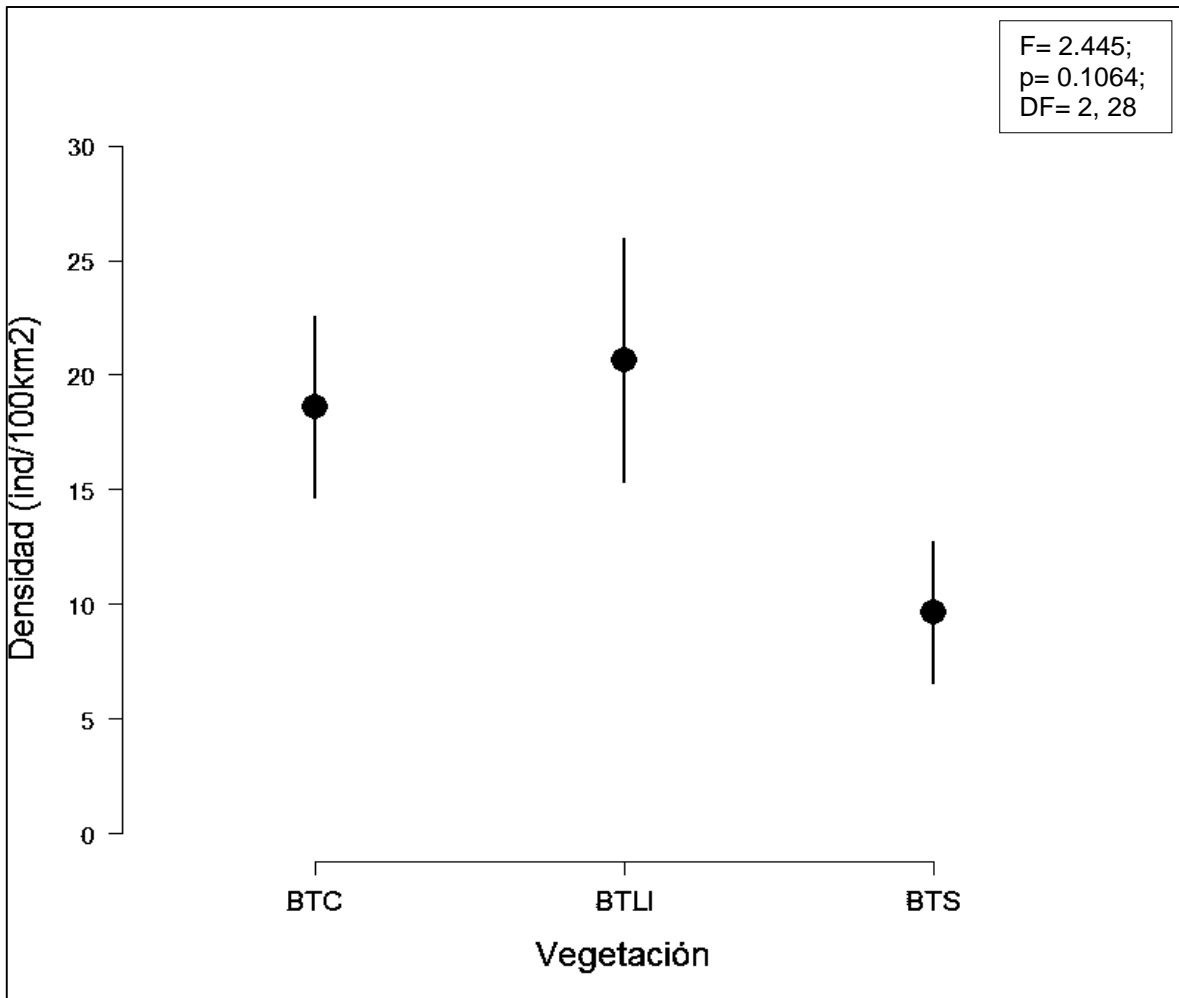
En México podemos observar que no existe una diferencia significativa entre las estimas para los diferentes tipos de vegetación (figura 6). Sin embargo, se puede notar un patrón, las estimas para los bosques tropicales subcaducifolios son menores. Este patrón se observa de igual forma para las estimas a nivel continental,



sin llegar a mostrar diferencias significativas ( $F=01.5428$ ,  $p=0.2048$ ;  $DF= 3, 198$ ). Aunque los bosques lluviosos muestran una tendencia a presentar las densidades más altas, los bosques caducifolios muestran densidades que llegan a ser similares. Se utiliza a la precipitación como medida indirecta de la productividad vegetal, y por lo tanto de la biomasa de presas (Maffei et al., 2005). No obstante, la estructura del bosque, puede ser un factor que determine la abundancia del ocelote (Di Bitetti et al., 2008).

Algo que también podemos notar a lo largo de los diferentes estudios, es que la mayoría se han realizado en áreas naturales protegidas (cuadro 1). Tan solo tres de los 37 estudios realizados han evaluado poblaciones fuera de algún sistema de protección (Monterrubio-Rico et al., 2017; Pérez-Irineo & Santos-Moreno, 2014; Pérez-Irineo et al., 2017). Este sesgo podría estar produciendo conclusiones erróneas con respecto al estado de conservación de la especie a nivel continental. Es importante realizar estudios fuera de las áreas naturales protegidas para evaluar los problemas que las poblaciones enfrentan. De esta manera podremos realizar evaluaciones precisas sobre el estado de conservación real de la especie.





**Figura 6.** Comparación entre los diferentes tipos de vegetación estudiadas para el ocelote en los últimos 20 años para México (N=29). Los círculos representan la media y las barras la desviación estándar respectivamente.

Bajo este maco, el objetivo de este capítulo se centró en estimar la densidad de ocelotes para un bosque tropical, de la Región-Sierra Costa de Michoacán. Utilizando los diferentes modelos disponibles y comparándolos entre ellos. Evaluando la variación entre años y la información previamente reportada para la región.



## **PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN**

¿Cuál es la abundancia y densidad del ocelote en un bosque tropical seco y cómo es su variación entre años? ¿Son diferentes las estimaciones de densidad mediante los modelos espacialmente explícitos contra los de captura recaptura clásicos?

¿Qué tan diferentes son las estimaciones de densidad para un bosque tropical seco, con respecto a los diferentes tipos de bosques en los que se encuentra la especie?

## **HIPÓTESIS**

Al tratarse del felino más abundante y exitoso del neotrópico, se espera que su abundancia y densidad se encuentre dentro de lo estimado para otras regiones con vegetación similar. En comparaciones entre los resultados de modelos espacialmente explícitos y los convencionales de captura recaptura no se observaron diferencias significativas, se espera que las diferencias no sean significativas.

Las estimaciones de densidad calculadas serán similares a las de bosques tropicales secos. Esperándose menor densidad promedio a la reportada para bosques tropicales húmedos.

## **OBJETIVOS**

### **GENERAL**

- Estimar parámetros poblacionales del ocelote mediante distintos modelos para un bosque tropical de la Región-Sierra Costa de Michoacán.

### **ESPECÍFICOS**

- Estimar la abundancia y densidad de ocelotes mediante distintos modelos y su variación temporal, comparando los resultados entre los modelos.
- Analizar los resultados y contrastarlos con los obtenidos en estudios similares desarrollados en distintos hábitats.



## MÉTODOS

Para todos los registros de ocelote obtenidos se identificaron a los individuos por medio de su patrón único de manchas. Registrando el costado por el cual fue identificado y el sexo. Además, todas las estimas se reportan como individuos por cada 100 km<sup>2</sup>, con la finalidad de poder compararlas con otras estimas.

### *MODELOS CLÁSICOS DE CAPTURA-RECAPTURA*

Cada año fue analizado de manera independiente, utilizando el costado con el número mayor número de individuos identificados. Posteriormente, para cada uno de los periodos se realizó una matriz de captura de cero y uno (Silver, 2004). Se asignó cero (0) cuando el individuo no fue capturado en ninguna estación y uno (1) cuando fue capturado o recapturado. Los modelos clásicos necesitan una probabilidad de captura mínima de 0.1 para poder realizar buenas estimas (Mogens Trolle & Kéry, 2003). Por lo tanto, las matrices de captura se redujeron a segmentos de cinco o quince días respectivamente, para reducir el número de ceros y aumentar la probabilidad de captura. Por medio del programa CAPTURE (PWRC, 1987), se realizaron las estimaciones de abundancia, así como la probabilidad de captura y la prueba de población cerrada (Silver, 2004). Se seleccionó al modelo M(h) para las estimas, ya que asigna probabilidades de captura diferentes para cada individuo (Otis et al., 1978). Es considerado como el modelo con el mejor comportamiento de todos los disponibles (Adam Dillon, 2005; Monterrubio-Rico et al., 2017; Mogens Trolle & Kéry, 2003).

Para la estima de densidad se realizaron cuatro supuestos de área efectiva de muestreo. En el primero de ellos se dividió el número de individuos observados entre el polígono mínimo convexo (PMC) de las estaciones de trampeo. El segundo fue dividiendo la estima obtenida por CAPTURE entre el PMC. Y las últimas dos dividiendo lo estimado entre el área obtenida después de agregar los buffers MMDD y ½ MMDD.



## MODELOS ESPACIALMENTE EXPLÍCITOS

Para la elaboración de los modelos se utilizó la información de las capturas, la localización de las trampas y su operatividad, para cada periodo de muestreo. Estos se analizaron de manera independiente para mantener el supuesto de población cerrada, con excepción del segundo periodo. Para este, se ejecutó un modelo en donde se compartía la información de las capturas entre todos los años (Morin et al., 2018; Sollmann, Linkie, Haidir, & Macdonald, 2014; Spehar, Loken, Rayadin, & Royle, 2015; Tobler, Hibert, Debeir, & Richard-Hansen, 2013). Al tratarse del mismo sitio y de periodos consecutivos, se asumió que el parámetro de movimiento de los individuos permanece estable (Gomes da Rocha et al., 2016). Al combinar los datos para estimar parámetros compartidos en un modelo es posible aumentar la precisión (Morin et al., 2018; Sollmann et al., 2014; Tobler et al., 2013). Con los paquetes “*scrbook*” (Royle et al., 2014), y código en formato nimble (NIMBLE Development Team, 2018) se corrieron los modelos en la plataforma R (Team R Core, 2017). Para cada uno de los modelos se realizaron tres cadenas de Markov-Montecarlo (MCMC) con 80 mil iteraciones, desechando las primeras cinco mil (Royle et al., 2014). Posteriormente, para evaluar el comportamiento del modelo, las cadenas se inspeccionaron de manera visual y mediante el estadístico Gelman-Rubin R-hat (Gelman et al., 2013) a través de la librería de R “*coda*” (Plummer, Best, Cowles, & Vines, 2006). Para el cual valores por debajo de 1.1 indican convergencia de las cadenas (Gelman et al., 2013; López-Bao et al., 2018). Para todos los parámetros de los modelos seleccionados, sus valores de R-hat estuvieron por debajo de 1.1. Únicamente para los años con suficiente información espacial se estimaron los centros de actividad. Adicionalmente se generó un modelo que incorpora la información recopilada para ambos costados. El modelo SPIM (*spatial partial identity model*) utiliza la información del parámetro de movimiento estimado y la localización de las trampas. Con esta información, asigna probabilidades diferentes para que dos fotografías de diferente costado procedan del mismo individuo (Augustine et al., 2018). Para este modelo se realizaron 50 mil iteraciones, evaluando mediante el comando “*rejectionRate*” de la librería SPIM (Augustine et al., 2018).



## RESULTADOS

Con un esfuerzo de muestro de 15,775 días-trampa, obtuvieron en total 248 registros independientes de ocelote. Se identificaron 33 individuos utilizando el costado derecho y 30 individuos mediante el costado izquierdo. Por lo que en el área se observó un mínimo de 33 ocelotes. Para cada periodo de muestreo se identificaron diferente número de individuos (cuadro 2). Para el primer periodo (2014) se identificó 17 individuos por el costado derecho y 15 por el costado izquierdo. Teniendo para ese periodo un mínimo de 17 individuos. Para el segundo periodo (2014-2015), para ambos lados se identificaron un total de 20 individuos. Sin embargo, esto no significa que necesariamente fueran los mismos. Para el último periodo (2015-2016), 18 individuos fueron los identificados por el costado derecho, mientras que por el izquierdo solamente se identificó a 14. Por lo que para ese periodo se observaron un mínimo de 18 individuos.

Para todos los análisis, tanto los modelos clásicos como los MEE se utilizó la información obtenida por el costado derecho. Las estimas arrojadas por los modelos clásicos mostraron una gran variación dependiendo de la selección del área (cuadro 1). Con rangos de 22-54 en el primer periodo, hasta de 27-88 en el último periodo. Mientras que por su parte los MEE, se mostraron inafectables por el tamaño del área efectiva de muestreo. El área más pequeña estimada por el MEE para el segundo periodo no arrojó la estima más alta, sino al contrario, arrojó la estima con el menor grado de variación. Por lo que podemos suponer que las estimas de los modelos clásicos con el tamaño de área menor, sobre estiman la densidad del sitio.



**Cuadro 2.** Estimaciones de densidad para el ocelote en un bosque tropical seco de la región Sierra-Costa de Michoacán.

Periodo	Obs.	Modelo	N (SD)	p (z)	Alpha0	Buffer (m)	Sigma (m)	Área (km <sup>2</sup> )	D (SD)
<b>2014</b>	17 - 15	obs	-	-	-	-	-	48.40	33.06 (2.92)
		PMC	-	-	-	-	-	48.40	54.41 (19.53)
		1/2 MMDD	23 (4.21)	0.19886 (-0.846)	0.11	1021.88	-	80.72	32.62 (11.71)
		MMDD	-	-	-	2043.75	-	119.46	22.04 (7.91)
		MEE	98.20 (27.68)	-	0.02	-	909.00	363.71	27 (7.61)
<b>2015</b>	20	obs	-	-	-	-	-	48.40	41.32
		PMC	-	-	-	-	-	48.40	56.59 (19.24)
		1/2 MMDD	23 (3.37)	0.01963 (-2.061)	0.22	876.40	-	75.73	36.09 (12.27)
		MMDD	-	-	-	1752.80	-	107.77	25.36 (8.62)
		MEE	63.16 (12.77)	-	0.05	-	722.80	226.61	27.87 (5.64)
<b>2016</b>	18 - 14	obs	-	-	-	-	-	35.79	44.71 (7.90)
		PMC	-	-	-	-	-	35.79	88.48 (38.04)
		1/2 MMDD	27 (5.92)	0.27557 (-0.596)	0.13	1232.83	-	70.57	44.87 (19.29)
		MMDD	-	-	-	2465.67	-	114.75	27.60 (11.86)
		MEE	105.19 (32.45)	-	0.03	-	921.60	299.86	35.10 (10.82)

Obs. – Individuos observados; PMC – Polígono mínimo convexo; MMDD – Media máximas distancias de desplazamiento; ½ MMDD – Mitad de MMDD; MEE – Modelo espacialmente explícito; p(z) – Prueba de población cerrada de CAPTURE, con valor de z.



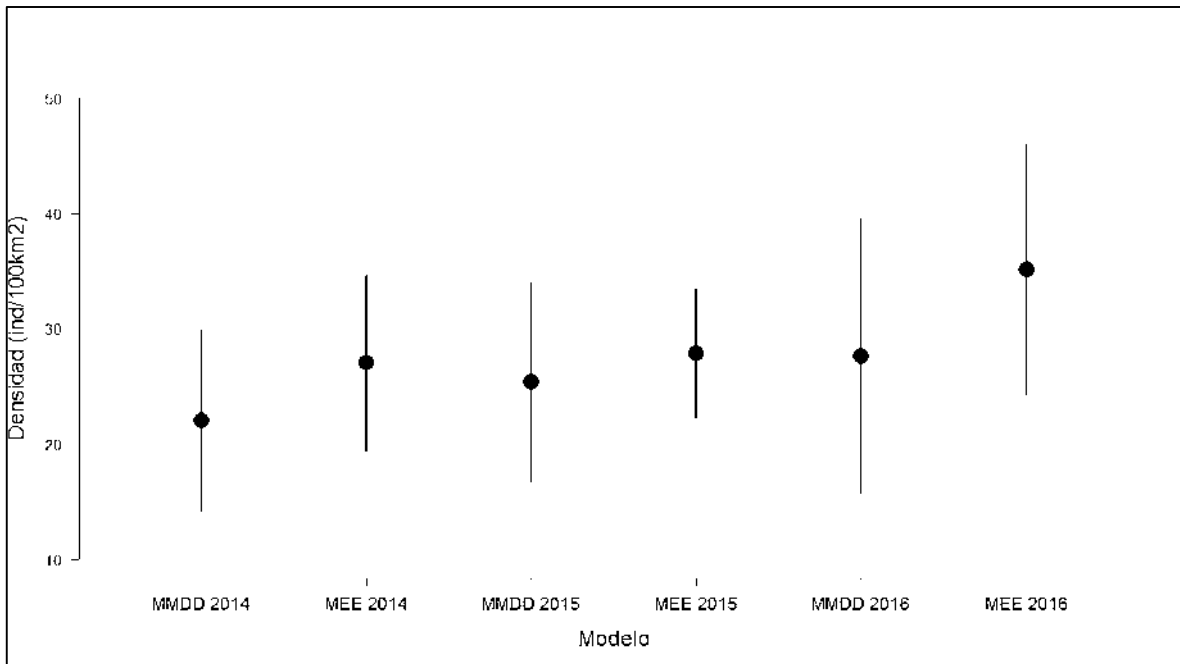
Las estimas arrojadas por el modelo SPIM fueron similares a las obtenidas por los MEE (cuadro 3). Sin embargo, estas estimas tuvieron menor coeficiente de variación, siendo buen indicador del comportamiento de los modelos y su funcionalidad.

**Cuadro 3.** Estimaciones de densidad de las estimaciones realizadas por los modelos espacialmente explícitos (MEE) y el modelo espacial con identificación parcial (SPIM, *spatial partial identity model*).

<b>Periodo</b>	<b>Modelo</b>	<b>Sigma</b>	<b>N (SD)</b>	<b>D (SD)</b>
<b>2014</b>	MEE	909.00	98.20 (27.68)	27.00 (7.61)
	SPIM	751.75	63.55 (14.89)	27.90 (6.50)
<b>2016</b>	MEE	921.60	105.19 (32.45)	35.10 (10.82)
	SPIM	721.48	60.35 (16.66)	34.14 (9.44)

Para los tres periodos de muestro, los MEE generaron estimas ligeramente más altas que el modelo clásico recomendado (figura 7). Sin embargo, estas estimas tuvieron, en general para los tres periodos, un menor coeficiente de variación. Por lo que se puede reportar que para el área de estudio la densidad es de 27 ( $\pm 5.6$ ) individuos por cada 100 km<sup>2</sup>.

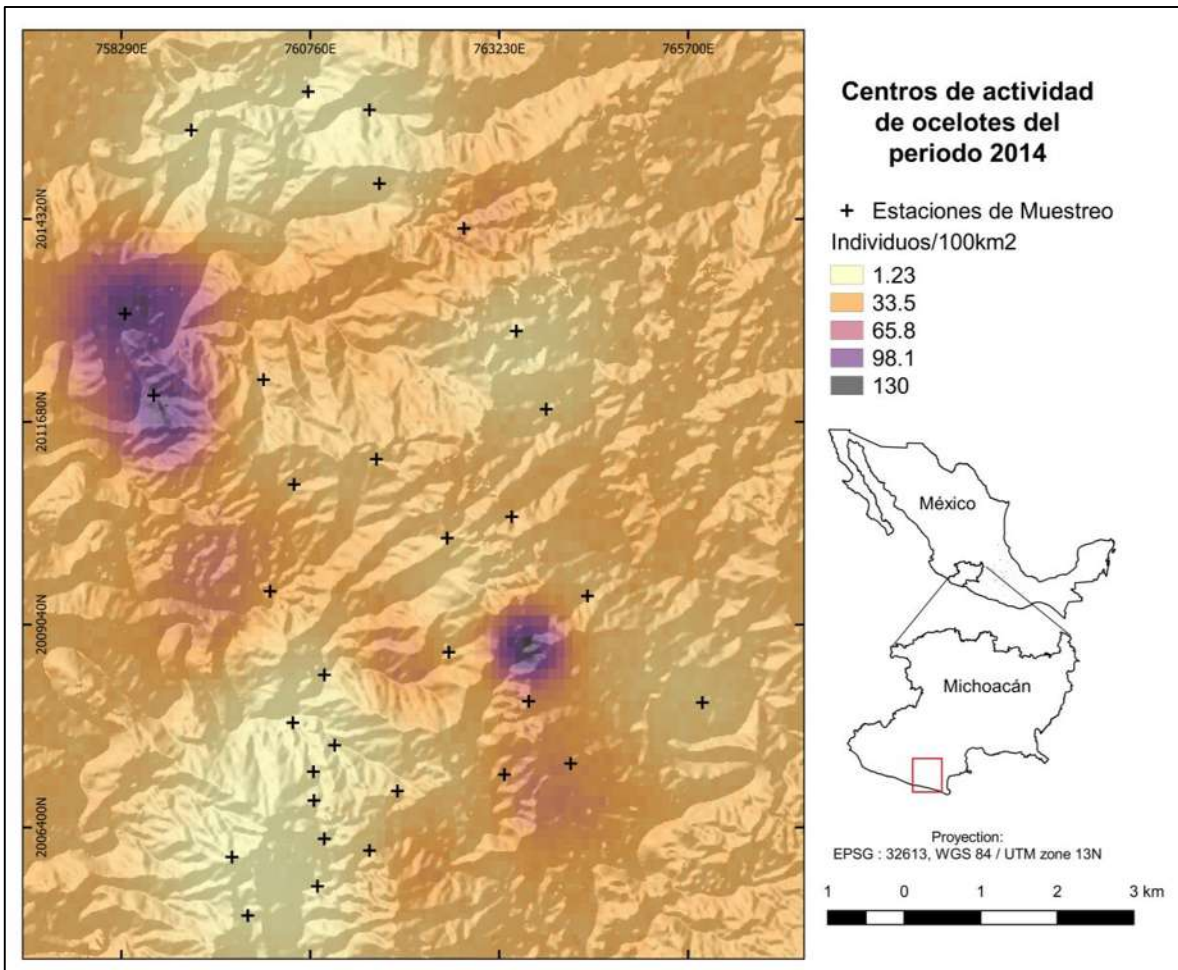




**Figura 7.** Comparación entre las estimas a partir del mejor modelo clásico (MMDD) y los MEE, para cada periodo de muestreo.

Adicionalmente, los MEE permiten evaluar el uso del espacio por los individuos de la población. En este caso la distribución espacial presenta un notable ajuste a la biología de la especie. Al noroeste de la zona de estudio se muestra una agrupación considerable de individuos para el primer periodo (figura 8). Esta zona es de difícil acceso para los humanos, con hábitat en buen estado de conservación, con cauce de agua permanente. Durante la época de secas, se espera que la mayor agrupación de individuos se de en esta zona.

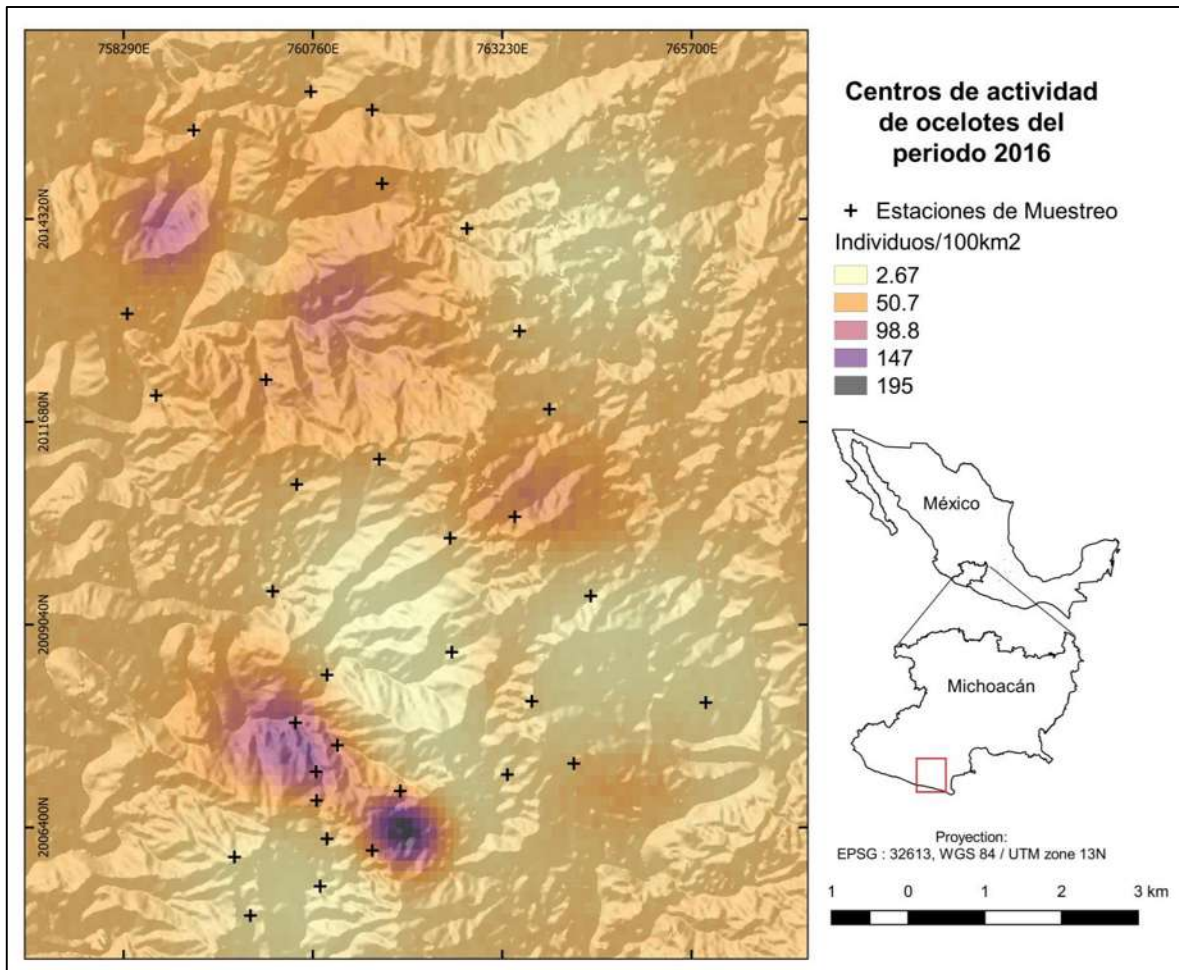




**Figura 8.** Centros de actividad para el ocelote durante el periodo de muestreo 2014.

Es posible evaluar así mismo, el uso del espacio por los individuos presentes en la zona en diferentes años. Teniendo en cuenta siempre las diferencias en los diseños de muestreo y el acomodo de las trampas. Para la zona sur del área de estudio, se puede notar un cambio considerable en el uso del espacio (figura 9). La zona que previamente el modelo mostraba una menor agrupación de individuos, con los datos para el año siguiente, muestra una agrupación mayor. Así mismo, la zona que antes el modelo mostraba más agrupación, para el siguiente año muestra poca agrupación.



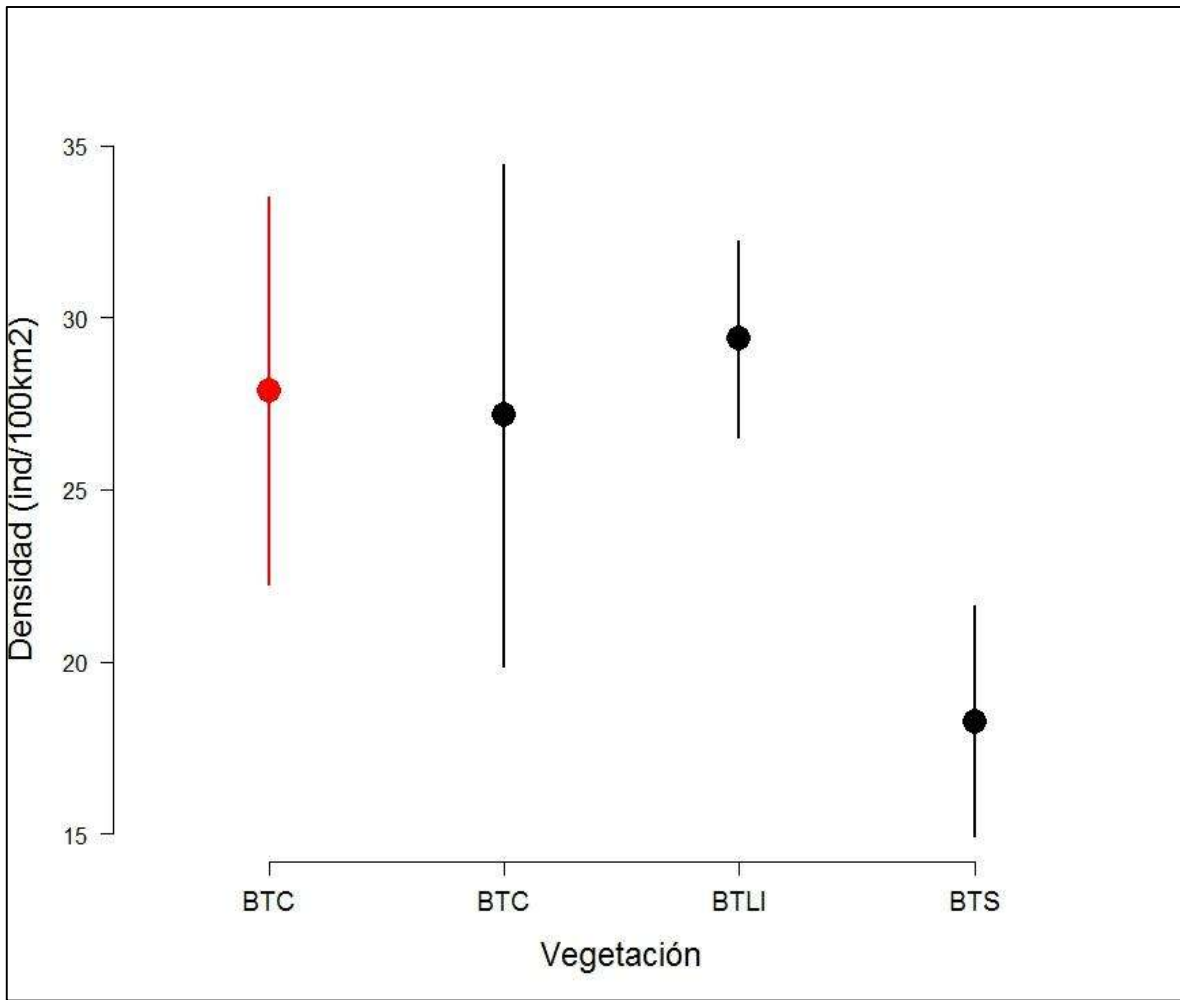


**Figura 9.** Centros de actividad para el ocelote durante el periodo de muestreo 2016.

Se puede asumir que se trata de un cambio en el uso del espacio, al tratarse de años consecutivos. Varios individuos fueron identificados a lo largo de los tres periodos. Además, al tratarse de un periodo tan corto de muestreo, se esperaría que la población se mantenga relativamente estable.

La estima realizada para el sitio se asemeja a los valores promedio para otras regiones con vegetaciones similares (figura 10). Aunque se encuentra ligeramente menor a lo reportado para los bosques tropicales lluviosos, está dentro de la variación esperada.





**Figura 10.** Comparación entre las estimas realizadas para ocelote por este estudio para un bosque tropical caducifolio (marcado en rojo), contra otros tipos de vegetación, a lo largo de su distribución. BTC – Bosque tropical caducifolio; BTLI – Bosque tropical lluvioso; BTS – Bosque tropical subcaducifolio.



## DISCUSIÓN

Las estimas realizadas en este estudio, igualan incluso las estimas de bosques tropicales lluviosos cercanos al ecuador (figura 10) (Mosquera et al., 2016; Penido et al., 2016; Satter, 2016). Por lo tanto, es probable que factores a escala local sean más determinantes en la densidad de ocelotes. Se ha mencionado a la estructura del bosque como el factor más determinante (Di Bitetti et al., 2008). Otros autores han encontrado una relación positiva entre el tamaño del hábitat y la presencia de grandes depredadores con la abundancia del ocelote (Massara et al., 2015). Sin embargo, la relación positiva con los grandes depredadores puede ser solo matemática y no necesariamente ecológica. Ya que se reporta a los grandes depredadores, en específico al jaguar, como especies indicadoras de buen hábitat (Silver, 2004; Tobler & Powell, 2013). Por lo tanto, podemos pensar que las variables que tienen más peso en la densidad de ocelotes son la calidad del hábitat, la disponibilidad de presas y la presencia de grandes depredadores (Monterrubio-Rico et al., 2017). No obstante, estos últimos pueden tener un efecto negativo, debido a competencia o depredación.

Se pudo observar variación en las estimas de densidad para los diferentes periodos evaluados. Sin embargo, esta variación fue más pronunciada en los modelos clásicos que en los MEE (cuadro 2). El primer y segundo periodo contaron con mayor información, utilizando los MEE la estima de densidad fue similar. Sin embargo, en los modelos clásicos existió un aumento en el valor, tendencia que continuo hasta el último periodo. La falta de estabilidad en los valores estimados para los modelos clásicos se debe principalmente a la selección del área efectiva de muestreo (Royle et al., 2014). No obstante para ambos modelos, los coeficientes de variación se traslapan, lo que es asociado a una población estable (Satter, 2016). Por tanto, a pesar de la variación estimada en los diferentes periodos podemos pensar que la población se encuentra en un buen estado. Esta variación en la población se debe principalmente a la disponibilidad de recursos (Maffei et al., 2005). Enfocado principalmente en la calidad de hábitat, disponibilidad de presas, presencia de depredadores y baja presión humana (Martínez-Hernández et al.,



2015; Monterrubio-Rico et al., 2017). Dado que en el área de estudio encontramos buena calidad de hábitat, baja presión humana y presas disponibles, la variable que determina la variación es la disponibilidad de agua (Monterrubio-Rico et al., 2017). Ya que el sitio presenta una marcada estacionalidad, donde durante el periodo de secas el agua es uno de los factores más limitantes. Por ello, los individuos se ven forzados a desplazarse a sitios que cumplan sus necesidades y concentrarse en los sitios donde el agua esté disponible.

Al incorporar el aspecto espacial inherente al muestreo, los MEE atacan los problemas principales que generan los modelos clásicos (Royle, Karanth, et al., 2009). Particularmente la heterogeneidad inherente que deriva de suponer que la probabilidad de captura es la misma para todos los animales en todas las trampas. Los MEE representan de manera más profunda los procesos ecológicos asociados con el movimiento y localización de los individuos (Royle et al., 2014). Así como, los aspectos espaciales de muestrear una población natural. Estos modelos reconocen que tanto los procesos ecológicos como los procesos de observación son inherentemente espaciales (Royle et al., 2014). A través de una organización jerárquica, consideran que el proceso de observación esta condicionalmente relacionado con el proceso ecológico (Royle, Nichols, Karanth, & Gopalaswamy, 2009). Al incorporar el proceso ecológico, se puede inferir más en base al historial de captura de los individuos, por ejemplo: movimiento, selección de hábitat, uso del espacio, dinámica poblacional y densidad. No obstante, una gran limitante que tienen estos modelos es la necesidad de mucha información (Noss et al., 2012). Específicamente información sobre el movimiento de los individuos en la población. Cuando la información es escasa, estos modelos tienden a sobre-estimar los parámetros (Noss et al., 2012). Siendo en este caso, conveniente utilizar los métodos clásicos.

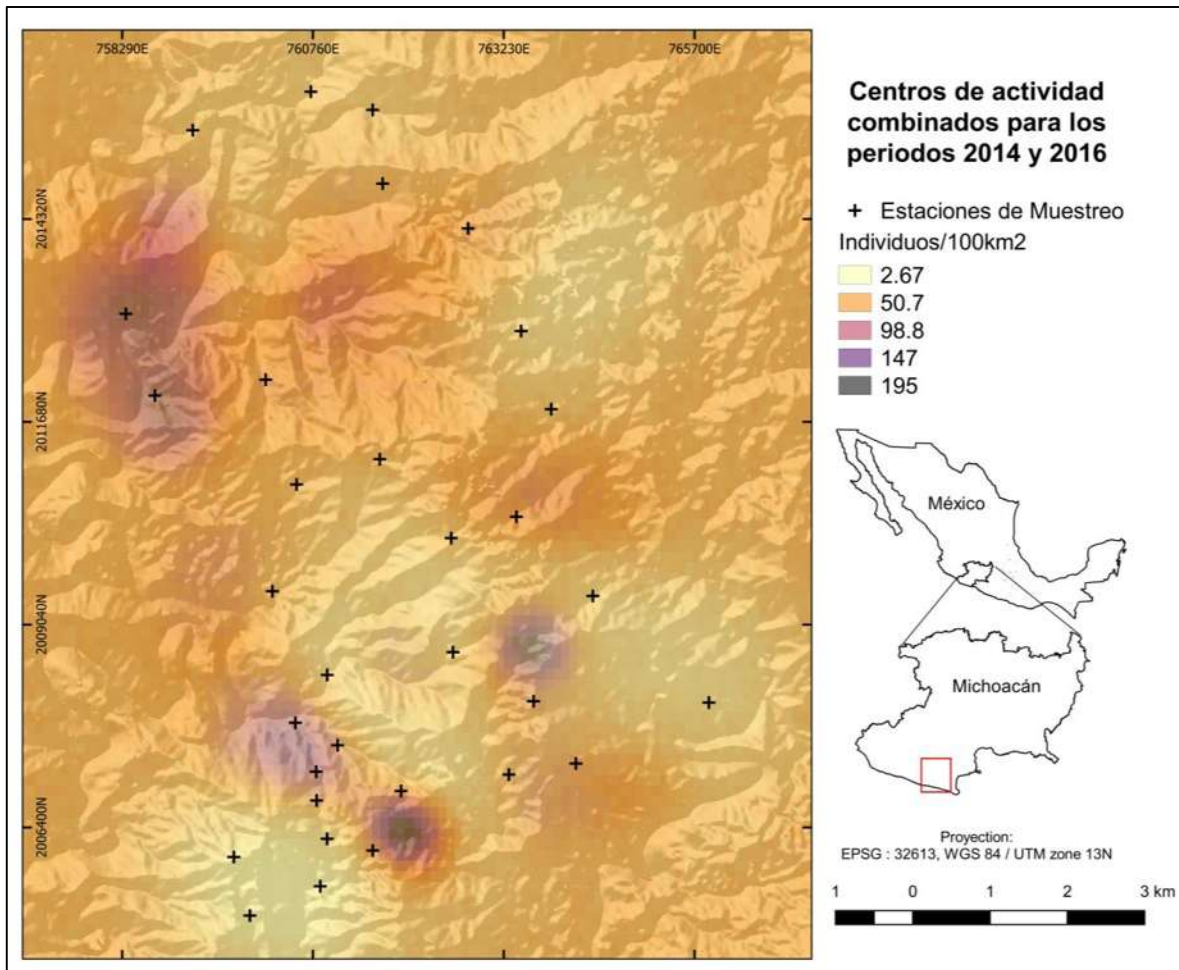
No hay bases teóricas para comparar las estimas de los diferentes modelos (Royle et al., 2014). Esta comparación no es sencilla, debido a las diferentes variables asociadas al diseño de muestreo y a los modelos mismos (Ayala et al., 2010;



Palomo-Muñoz et al., 2014). Sin embargo, conceptualmente, los modelos clásicos no tienen un sustento claro bajo ninguna teoría que justifique la estima de densidad (Royle et al., 2014). Los modelos utilizados para la estima de abundancia pueden llegar a ser bastante completos, y por lo tanto ser confiables. Pero al no tener ligado el aspecto espacial, el cálculo de la densidad se convierte en algo fortuito (A. Dillon & Kelly, 2008; Royle et al., 2014). Se necesitan estimaciones sólidas y fundamentadas para poder hacer inferencias sobre los parámetros estimados (Noss et al., 2012). Para esto, es necesario asumir que el modelo utilizado refleja la realidad, no sólo que se aproxime a ella (Royle et al., 2014). Entre más fiables sean los métodos para evaluar la situación de una población determinada, mayor será el beneficio en su conservación (Gomes da Rocha et al., 2016).

Adicionalmente, podemos hacer inferencias sobre la dinámica espacial de la población. Los modelos arrojaron diferencias en el uso del hábitat por los individuos identificados para cada periodo (figura 11). Estas diferencias pueden deberse a diferentes factores, los cuales podemos comenzar a considerar.





**Figura 11.** Centros de actividad para el ocelote durante los periodos de muestreo 2014 y 2016 sobrepuestos.

Para la región se ha encontrado que los cuerpos de agua locales juegan un papel importante para las poblaciones presentes (Charre-Medellín, 2012). En zonas cercanas, se menciona que los manantiales locales influyen de manera directa en el movimiento de los ocelotes (Monterrubio-Rico et al., 2017). Por lo tanto, podemos concluir que para los bosques secos, uno de los factores que más influyen en las dinámicas poblacionales de los ocelotes son los manantiales (Charre-Medellín, 2012; Monterrubio-Rico et al., 2017). Estos modelos vienen a reforzar estas hipótesis, y muestran de manera espacial la influencia de los manantiales locales.



La incorporación de la información obtenida por ambos costados en el mismo modelo, es algo que se está evaluando recientemente (Augustine et al., 2018). Sin embargo, su funcionalidad y comportamiento están demostrando ser un modelo parsimonioso. Utilizando datos del ocelote en Belice y del lince en California, el modelo es suficiente para sobrepasar los problemas de la identificación parcial (Augustine et al., 2018). Al aplicarlo a los datos del presente proyecto, se aprecia que el modelo llega incluso a reducir el error de la estima. Por lo tanto, la incorporación de este nuevo modelo a las estimas de densidad de fauna silvestre debe considerarse fuertemente.



## CONCLUSIONES

Las estimas obtenidas para este estudio se encuentran dentro de lo estimado incluso para bosques tropicales lluviosos de Suramérica. Esto nos puede llevar a pensar que en el área de estudio se encuentra una población sana. Además, con la información disponible, podemos comenzar a establecer los intervalos en los que se encuentra una población saludable. A lo largo de su distribución, las estimas de densidad están en promedio entre los 15 y 35 individuos por 100 km<sup>2</sup>, dependiendo del tipo de vegetación. Por lo tanto, si en un sitio determinado se encuentran las condiciones mínimas necesarias para la especie, las estimas deberán situarse dentro de este intervalo.

Las estimaciones de los diferentes modelos se encontraron dentro de los intervalos de variación entre ellos. Sin embargo, los modelos espacialmente explícitos presentan bases teóricas más sólidas que los métodos convencionales. Además, estos modelos presentan intervalos de variación menores, que se asociada con una mayor precisión estadística. Por lo tanto, es recomendable utilizar los mejores métodos disponibles para que nuestras inferencias sean lo más confiables.

Al tratarse de un bosque tropical seco y haber estimado una población numerosa, podemos inclinarnos a pensar que los factores que determinan la abundancia del ocelote son de carácter local. Mientras que en el sitio se encuentren las presas y recursos disponibles, será posible la presencia de una población sana. Por lo tanto, el factor que puede estar condicionando la abundancia en términos generales es la estructura del bosque.



## **CAPÍTULO II: DESCRIPCIÓN DEL RADIO SEXUAL, ÁMBITO HOGAREÑO Y PATRONES DE ACTIVIDAD DEL OCELOTE (*Leopardus pardalis*; LINNAEUS, 1758) PARA UN BOSQUE TROPICAL SECO DE LA REGIÓN-SIERRA COSTA DE MICHOACÁN, MÉXICO.**

### **RESUMEN**

En los depredadores los patrones de actividad coinciden con el momento en que sus presas son más vulnerables. En los meso depredadores influye además la presencia de depredadores más grandes. Se ha propuesto al tamaño como el principal determinante de las horas a las que están activos. Se ha registrado al ocelote activo tanto en el día como en la noche, como estrategia para evitar el encuentro con el puma y el jaguar. En cuanto al radio sexual, los machos tienen territorios más amplios con una o más hembras en su territorio, por lo que un área específica pueden contener más hembras que machos. El objetivo fue determinar el radio sexual, ámbito hogareño y patrones de actividad entre periodos de muestreo. Se creó un modelo espacialmente explícito diferenciado por sexos. Para cada periodo se estimó la proporción sexual, parámetro de movimiento, abundancia, densidad por sexo, el radio y área del ámbito hogareño Kernel 95 %. Para los patrones de actividad, todos los registros se uniformaron a unidad de día. Posteriormente se transformaron a radianes para procesarlos mediante el programa de R *Overlap*. De todos los individuos identificados, 11 fueron machos y 22 fueron hembras. Respecto a la proporción sexual, esta varió de 0.17 a 0.319 (M:H) durante los tres periodos de muestreo. De manera general, el radio del área de campeo estuvo entre los 1.77 y 2.25 km. Así mismo, las áreas de campeo estuvieron entre 9.89 y 16.39 km<sup>2</sup>. El mayor porcentaje de registros fue nocturno (62.5%), seguido por los diurnos (25%) y por último crepusculares (12.5%). Se estimaron mayores áreas del ámbito hogareño para los machos que para las hembras. Al ser una especie que se adapta a diferentes escenarios, puede cambiar sus patrones de actividad para satisfacer sus necesidades.

Palabras clave: *Overlap*; Modelos espacialmente explícitos; *Traslape*.



## ABSTRACT

In predators, activity patterns coincide with those of their prey are more vulnerable. In meso predators, the presence of larger predators also influences the activity patterns. Size has been proposed as the main determinant of the hours at which they are active. The ocelot has been registered both during the day and night, as a strategy to avoid encountering the cougar and jaguar. As for the sex ratio, males have larger territories with one or more females in their territory, so a specific area may contain more females than males. The objective was to determine the sex ratio, home range and activity patterns between sampling periods. A spatially explicit model differentiated by sex was created. For each period, the sexual proportion, movement parameter, abundance, density by sex, radius and area of the Kernel 95% were estimated. For the activity patterns, all records were uniformed to day unit. Later they were transformed to radians to process them through the R *Overlap* program. Of all the identified individuals, 11 were males and 22 were females. Regarding the sexual proportion, this varied from 0.17 to 0.319 (M: F) during the three sampling periods. In general, the radius of the home range was between 1.77 and 2.25 km. Likewise, the area of the home range were between 9.89 and 16.39 km<sup>2</sup>. The highest percentage of records was nocturnal (62.5%), followed by daytime (25%) and finally crepuscular (12.5%). Greater areas of the home ranges were estimated for males than for females. Being a species that adapts to different scenarios, it can change its activity patterns to meet its needs.

Key words: Overlap, SCR,



## INTRODUCCIÓN

Entender el estado de las poblaciones de cualquier especie tiene varios beneficios. Al tener información sobre sus patrones es posible tener una mejor comprensión de su biología y ecología (Mogens Trolle, 2003). Así mismo, podemos maximizar los recursos al aplicar diseños de muestreo dirigidos a la especie en cuestión (Gómez, Wallace, Ayala, & Tejada, 2005). Además, proporciona información útil para reforzar y diseñar mejores estrategias de conservación, manejo e investigación (Torres-Romero, 2009). Por ejemplo, se pueden anticipar los efectos de competencia en la reintroducción de grandes felinos con los meso depredadores (Sunarto, Kelly, Parakkasi, & Hutajulu, 2015). Una reintroducción sin control, puede llevar a la extinción local de los meso depredadores (Ramesh, Kalle, & Downs, 2017), ya que cada especie responde diferente a la presencia del depredador tope (Wang, Allen, & Wilmers, 2015). Debemos aplicar esfuerzos para preservar las áreas que representen a la comunidad, y no áreas en donde solo una especie esta sobrerrepresentada (Sunarto et al., 2015).

En los depredadores, las presas influyen en los patrones de actividad (Flores Zavala, 2015; Murray & Gardner, 1997; Palomo-Muñoz et al., 2014). Estos patrones coinciden con el momento en que sus presas son más vulnerables (Harmsen, Foster, Silver, Ostro, & Doncaster, 2011). Entre más especialista sea el depredador, más estrecha será esta relación (Monterroso, Alves, & Ferreras, 2013). Sin embargo, esta relación llega hasta cierto punto en los depredadores generalistas. Ellos rastrearán a sus presas hasta encontrar el equilibrio en el costo/ganancia energética, que satisfaga sus necesidades (Monterroso et al., 2013). Por lo tanto, en áreas donde el alimento no escasea, no tendrán un fuerte traslape con una sola presa. En los patrones de meso depredadores influye, además de las presas, la presencia de depredadores más grandes (Flores Zavala, 2015; Wang et al., 2015). La presión de depredación es tal, que se ha propuesto al tamaño como el principal determinante de las horas a las que están activos. Los más pequeños serán nocturnos, con el fin de evitar la depredación (Gómez et al., 2005). No obstante, se ha registrado que la oncilla (*Leopardus tigrinus*) se vuelve diurno o catemeral en



presencia de depredadores más grandes (Oliveira-Santos et al., 2012). Lo que refleja la plasticidad de los felinos hacia las diversas condiciones en las que se pueda encontrar, y recalca la necesidad de más estudios.

En lo que respecta al ocelote, se conoce que es principalmente nocturno, aunque puede variar dependiendo del sitio y la estación (cuadro 4) (Murray & Gardner, 1997). Normalmente convive con el jaguar o el puma, como ocurre en el sitio de estudio (Charre-Medellín, 2012), evitando el encuentro con ambos (Sæbø, 2016; Salvador & Espinosa, 2016). Al evitar a su competidor/depredador, concentra más actividad en las horas en las que sus enemigos están inactivos (Wang et al., 2015). Se ha registrado al ocelote activo tanto en el día como en la noche, como estrategia para evitar el encuentro con ambos (Jiménez et al., 2011; Sæbø, 2016; Torre et al., 2016). Falta conocer su respuesta a diferentes abundancias de depredadores en los diferentes hábitats en los que se puede encontrar (Flores Zavala, 2015).



**Cuadro 4.** Estudios que incluyen análisis sobre los patrones de actividad y/o radio sexual del ocelote (*Leopardus pardalis*) en los últimos 20 años.

<b>País</b>	<b>Estado de Conservación</b>	<b>Vegetación</b>	<b>Precipitación</b>	<b>Individuos (M:H)</b>	<b>Actividad (Rango horas)</b>	<b>Referencia</b>
<b>Brasil</b>	Protegida	BTS	-	9 (4:4)	Nocturno (16:00-6:00)	(Mogens Trolle, 2003)
<b>Bolivia</b>	Protegida	BTS	-	-	Nocturno (19:00-5:00)	(Gómez et al., 2005)
<b>Bolivia</b>	Protegida	BTS	-	19-59	Nocturno (18:00-5:00)	(Maffei et al., 2005)
<b>Brasil</b>	Protegida	BTS	1,800	8 (2:6)	-	(M. Trolle & Kéry, 2005)
<b>Argentina</b>	Protegida	BTLI	1,700-2,200	17 (6:9)/34 (9:20)	Nocturno (19:00-8:00)	(Di Bitetti et al., 2006)
<b>EU</b>	Protegida	MT	680	3 (1:2)	-	(Haines et al., 2006)
<b>Belice</b>	Protegida	BTLI	1,500	54 (25:27)	Nocturno (19:00-4:00)	(Adam Dillon & Kelly, 2007)
<b>Belice</b>	Protegida	BTLI	2,000	9 (5:4)	-	(A. Dillon & Kelly, 2008)
<b>Panamá</b>	Protegida	BTLI	1,500-6,000	11 (6:5)	Nocturno (19:00-5:00)	(Moreno & Bustamante, 2009)
<b>México</b>	Protegida	BTS	1,200	12 (5:6)	Nocturno (17:30-8:00)	(Torres-Romero, 2009)
<b>Perú</b>	Protegida	BTC	-	-	Principalmente Nocturno	(Jiménez et al., 2011)
<b>Belice</b>	Protegida	BTLI	-	-	Principalmente Nocturno	(Harmsen, Foster, Silver, et al., 2011)
<b>Bolivia</b>	Protegida	BTLI	2,440	17 (4:10)	Principalmente Nocturno	(Ayala et al., 2010)
<b>Perú</b>	Sin Protección	BTLI	2,500	22 (11:10)/27 (12:13)	Nocturno (18:00-6:00)	(Kolowski & Alonso, 2010)



<b>Brasil</b>	Protegida	BTS	3,014	6 (1:5)	-	(Fusco-Costa et al., 2010)
<b>Colombia</b>	Protegida	BTLI	2,236	4 (1:3)	-	(Diaz-Pulido & Payán Garrido, 2011)
<b>Brasil</b>	Protegida	BTS	1,800	-	Nocturno (19:00-5:00)	(Oliveira-Santos et al., 2012)
<b>México</b>	Protegida	BTS	-	-	Principalmente Nocturno	(Hernández-SaintMartín et al., 2013)
<b>Guatemala</b>	Protegida	BTLI	-	17 (6:11)	Nocturno (18:00-6:00)	(Palomo-Muñoz et al., 2014)
<b>México</b>	Sin Protección	BTLI	2,000-2,500	8 (5:3)	Principalmente Nocturno	(Pérez-Irineo & Santos-Moreno, 2014)
<b>México</b>	Protegida	BTS	1,017	15 (10:1)	Nocturno (18:00-6:00)	(Martínez-Hernández et al., 2015)
<b>México</b>	Protegida	BTLI	1,000-3,000	-	Nocturno (18:00-6:00)	(Flores Zavala, 2015)
<b>México</b>	Protegida	BTS	1,511	9 (6:3)/10 (6:4)	-	(Ávila-Nájera et al., 2015)
<b>Ecuador</b>	Protegida	BTLI	3,200	35 (11:19)/36 (17:14)	Nocturno (18:00-6:00)	(Salvador & Espinosa, 2016)
<b>Costa Rica</b>	Protegida	BTLI	6,000	7 (4:2)	Nocturno (17:00-5:00)	(Arroyo-Arce, Thomson, & Salom-Pérez, 2016)
<b>México</b>	Protegida	BTLI	3,000	14 (4:10)	Día y Noche	(Torre et al., 2016)
<b>Brasil</b>	Protegida	BTLI	2,196	-	Principalmente Nocturno	(Sæbø, 2016)
<b>Brasil</b>	Protegida	BTLI	2,000	-	Nocturno (18:00-7:00)	(Pratas-Santiago, Gonçalves, da Maia Soares, & Spironello, 2016)
<b>Brasil</b>	Protegida	BTLI	2,373	18 (10:8)	-	(Gomes da Rocha et al., 2016)
<b>México</b>	Protegida	BTS	1,200	12 (5:6)	Nocturno (17:00-10:00)	(Torres-Romero et al., 2017)
<b>México</b>	Sin Protección	BTC	1,300	11 (3:8)/ 6 (2:4)	-	(Monterrubio-Rico et al., 2017)

BTLI – Bosque Tropical Lluvioso; BTC – Bosque Tropical Caducifolio; BTS – Bosque Tropical Subcaducifolio; MT – Matorral Tropical



En cuanto al radio sexual, los machos tienen territorios más amplios con presencia de una o más hembras en su territorio (Murray & Gardner, 1997; Sunquist & Sunquist, 2002), por lo un área específica pueden contener más hembras que machos (Ayala et al., 2010; Di Bitetti et al., 2006). Sin embargo, existen sitios en donde se han registrado un número igual de hembras y machos (Mogens Trolle, 2003), incluso donde se han registrado más machos que hembras (A. Dillon & Kelly, 2008; Pérez-Irineo & Santos-Moreno, 2014). Estas diferencias se han atribuido al comportamiento elusivo de las hembras, que las hace menos propensas a ser registradas por las cámaras (Martínez-Hernández et al., 2015), o al sitio establecido por el diseño de muestreo. En zonas cercanas al área de estudio, la misma ecorregión, se han registrado más hembras que machos (Monterrubio-Rico et al., 2017).



## **PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN**

¿Cómo varía la proporción sexual, ámbito hogareño y patrones de actividad de la población en un bosque tropical seco, comparado con lo reportado para otras regiones?

¿Cómo es el traslape en los patrones de actividad del ocelote con sus competidores/depredadores y presas potenciales?

## **HIPÓTESIS**

Debido a que en un área determinada los machos mantienen un territorio de mayor extensión que las hembras, podemos esperar una mayor estimación de abundancia para las hembras y un ámbito hogareño mayor para los machos. Al tratarse de un bosque tropical seco, se encontrarán activos durante más horas del día para poder encontrar los recursos necesarios para sobrevivir.

La tendencia de traslape será mayor con las presas potenciales, pero será menor para sus competidores/depredadores, como una estrategia para minimizar gasto energético y maximizar sobrevivencia.

## **OBJETIVOS**

### **GENERAL**

- Estimar parámetros poblacionales del ocelote mediante distintos modelos para un bosque tropical de la Región-Sierra Costa de Michoacán.

### **ESPECÍFICOS**

- Determinar el radio sexual, ámbito hogareño y patrones de actividad entre periodos de muestreo, comparando lo obtenido con otras regiones.
- Determinar el grado de traslape en los patrones de actividad del ocelote con sus competidores/depredadores y presas potenciales.



## MÉTODOS

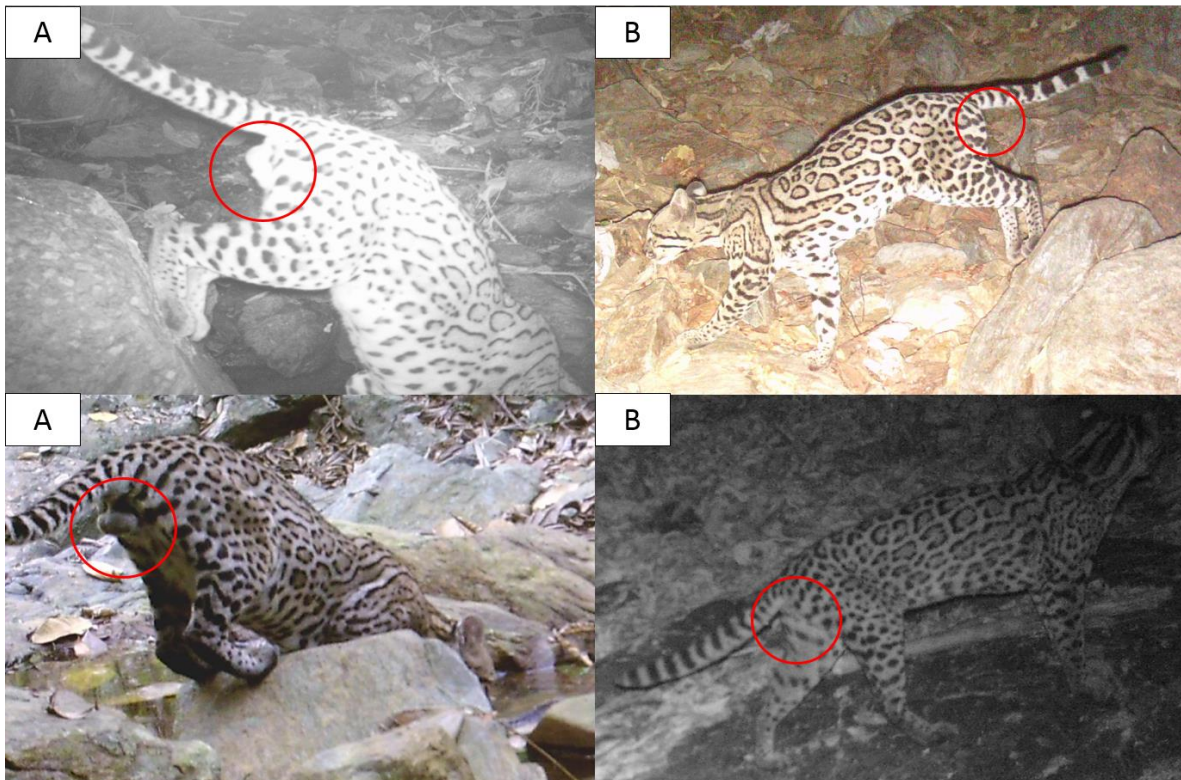
Para todos los individuos identificados se determinó el sexo por la presencia de los testículos (Torres-Romero et al., 2017), en todas las fotografías que fuera posible, y en hembras el acompañamiento de juveniles o la ausencia de testículos. Así mismo, se creó un modelo diferenciado por sexos, para cada uno de los periodos. Los modelos siguieron las especificaciones descritas en el capítulo anterior. Para cada periodo se estimó la proporción sexual, parámetro de movimiento, abundancia y densidad por sexo. Además, los modelos espacialmente explícitos permiten hacer estimaciones del ámbito hogareño para la población de manera directa (Tobler et al., 2013). Mediante estos modelos se calculó el radio y área del ámbito hogareño Kernel 95 % (Worton, 1989) de manera general y para cada sexo.

Para estimar los patrones de actividad, se consideró todos los registros independientes obtenidos en intervalos de una hora. Independientemente si en las fotos apareciera más de un individuo. Todos los registros se uniformaron a unidad de día, por lo que el rango de valores va de 0 a 1. Posteriormente se transformaron a radianes para procesarlos mediante el programa de R *Overlap* (Meredith & Ridout, 2016; Team R Core, 2017). Los resultados del programa son gráficos en función de probabilidad de densidad de Kernel. Este es un estimador no paramétrico para describir distribuciones probabilísticas que no siguen un modelo conocido (Sæbø, 2016). Adicionalmente el programa utiliza la función de densidad von Mises Kernel, que corresponde a una distribución circular (Meredith & Ridout, 2017). El proceso se realizó para todos los registros en general, posteriormente por cada periodo de muestreo por separado. Con el programa también se puede calcular un coeficiente de traslape entre dos distribuciones (Meredith & Ridout, 2016). Se analizó el traslape que el ocelote pudiera tener con sus competidores/depredadores y presas presentes en el área. Se eligieron únicamente a las especies con más de 10 registros independientes (Flores Zavala, 2015). Se seleccionó el estimador *Dhat1* del programa *Overlap*, por ser el estimador que mejor se comporta con muestras pequeñas (<50) en diversas simulaciones (Meredith & Ridout, 2017).



## RESULTADOS

Con un esfuerzo de muestro de 15,775 días-trampa, se obtuvo 248 registros independientes de ocelote. Se identificó un mínimo de 33 individuos (33 mediante el costado derecho y 30 individuos mediante el costado izquierdo). De todos los individuos identificados por el costado derecho, 11 fueron machos y 22 fueron hembras (figura 12). Adicionalmente, se identificó únicamente a un juvenil, pero este fue excluido de todos los análisis.



**Figura 12.** Diferencias observables entre machos (A) y hembras (B) identificables en las fotografías.

Para todos los periodos de muestreo se registró un mayor número de hembras que de machos (cuadro 5). Respecto a la proporción sexual, tenemos que la menor proporción de machos se estimó para el último periodo (0.17). Mientras que la más alta fue para el periodo intermedio (0.319). Sin embargo, esta siempre se mantuvo por debajo del 35% respecto al total. Así mismo, se estimaron mayores abundancias y densidades para las hembras que para los machos, en todos los periodos.



**Cuadro 5.** Estimaciones MEE de proporción sexual, abundancia, densidad por periodo de muestreo, parámetro de movimiento y probabilidad basal de detección.

Periodo	Prop. Sex. (M/H)	Sexo	Ind.	alpha0	N (SD)	Sigma (m)	D (SD)
2014	0.20	M	6	0.031	23.30 (9.97)	1,224	6.41 (2.74)
		H	11	0.031	105.63 (43.64)	584	29.05 (11.99)
2015	0.31	M	7	0.047	40.32 (15.52)	697	11.09 (4.27)
		H	13	0.072	93.15 (27.59)	491	25.61 (7.59)
2016	0.17	M	8	0.030	31.77 (13.75)	1,261	10.59 (4.59)
		H	9	0.084	174.65 (55.95)	323	58.24 (18.66)

M – Machos; H – Hembras; Prop. Sex. – Proporción de machos sobre el total; Ind. – Individuos identificados; alpha0 – Probabilidad basal de detección.

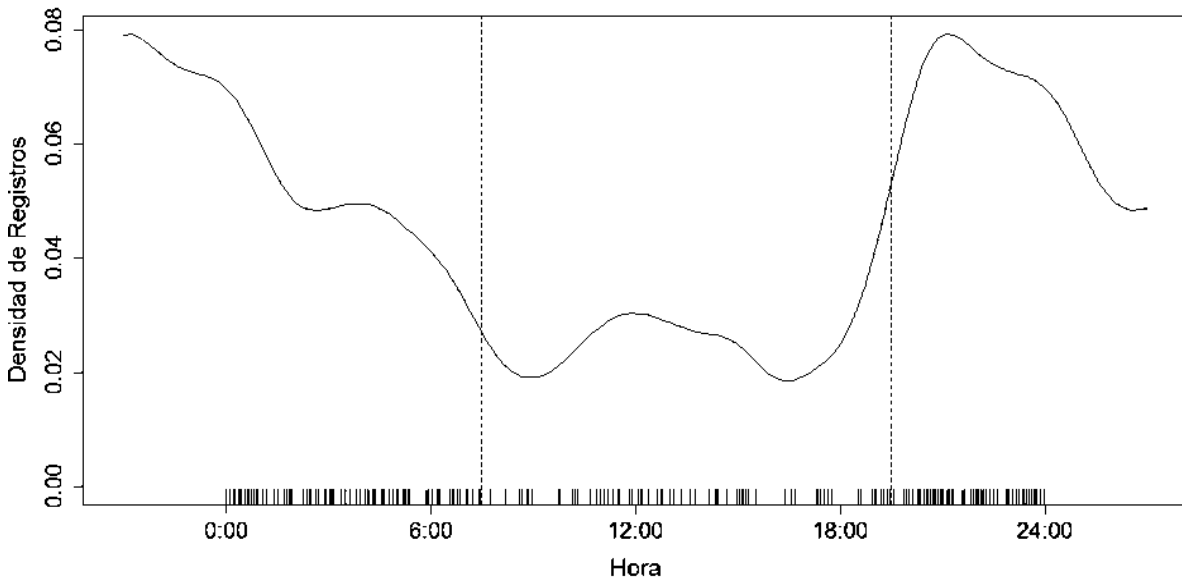
Aunque el modelo de estimaciones por sexos no resulta seleccionado como el de mejor ajuste a nuestros datos usando el Criterio de Watanabe-Akaike (WAIC) (Watanabe, 2010), se reportan sus resultados por su indudable interés. De manera general, el radio del área de campeo para los individuos identificados estuvo entre los 1.77 y 2.25 km (cuadro 6). Así mismo, las áreas de campeo de manera general estuvieron entre 9.89 y 16.39 km<sup>2</sup>. Para todos los periodos evaluados, el radio estimado de las hembras siempre fue menor que el de los machos. Igualmente, para el área de campeo el de los machos fue incluso el doble que el de las hembras.



**Cuadro 6.** Estimaciones del radio y área de campeo Kernel al 95%, de manera general y por sexos para cada periodo de muestreo.

Periodo	Sexo	Radio (SD) (km)	Área (SD) (km <sup>2</sup> )
2014	General	2.24 (0.41)	16.22 (9.20)
	Machos	2.99 (0.73)	29.86 (16.27)
	Hembras	1.43 (0.38)	6.89 (4.30)
2015	General	1.77 (0.14)	9.89 (1.53)
	Machos	1.7 (0.37)	9.57 (4.42)
	Hembras	1.2 (0.18)	4.64 (1.44)
2016	General	2.25 (0.39)	16.39 (6.10)
	Machos	3.09 (0.81)	31.97 (19.17)
	Hembras	0.79 (0.25)	2.15 (1.55)

El mayor porcentaje de registros fue nocturno (62.5%, n=130), seguido por los diurnos (25%, n=52) y por último crepusculares (12.5%, n=26). El intervalo del día con mayor actividad se registró entre las 19:00 y las 24:00 horas para todo el periodo de muestreo (figura 13).



**Figura 13.** Variación de la actividad del ocelote (*Leopardus pardalis*) durante todo el periodo de muestreo.

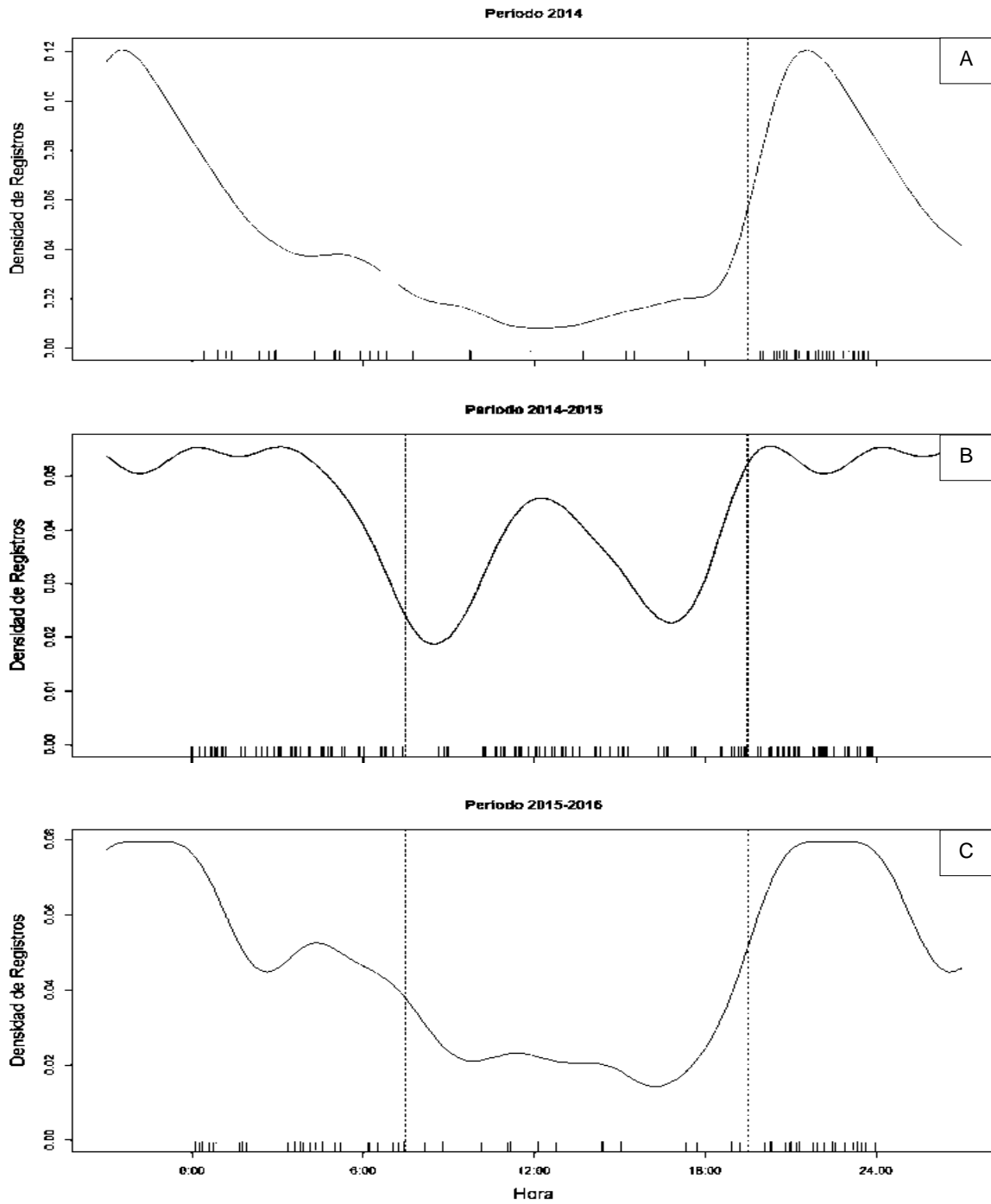


Se registró diferencias entre los horarios de mayor actividad de los diferentes periodos (figura 14). En el periodo 2014 (temporada de secas) se obtuvo 69 registros independientes. Estuvo activo principalmente en la noche, con mayor frecuencia de actividad entre las 17:00 y las 22:30 horas (figura 14A).

Para el periodo de 2014-2015 (temporada de lluvias), se obtuvo 121 registros independientes. Se encontró activo tanto de día como de noche. Durante este periodo tuvo dos picos de actividad, uno entre las 19:00 y las 06:00 horas, y el otro entre las 09:00 y las 16:00 horas (figura 14B).

Para el último periodo, 2015-2016 (temporada de secas) con 59 registros independientes. Estuvo más activo en la noche, pero con actividad considerable durante el día. Su mayor pico de actividad fue entre las 17:30 y las 01:00 horas (figura 14C).



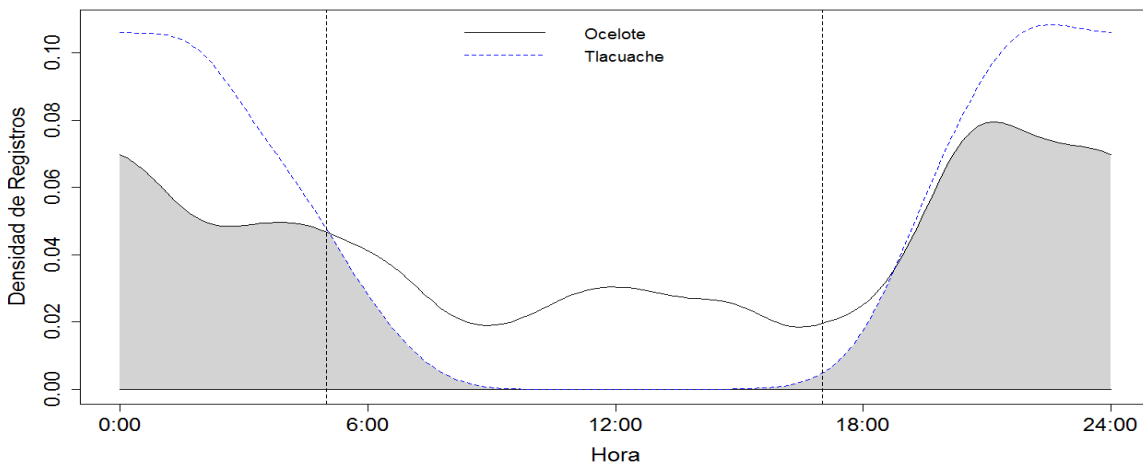


**Figura 14.** Variación de actividad para el ocelote (*Leopardus pardalis*) para el periodo 2014 (A, n=69), 2014-105 (B, n=121) y 2015-2016 (C, n=59).



En el análisis de traslape temporal con sus competidores/depredadores, se utilizaron los registros obtenidos para *Panthera onca* (47 registros) y *Puma concolor* (67 registros). Mientras que para el traslape con sus presas potenciales se utilizó *Didelphis virginiana* (254 registros) y *Nasua narica* (1779 registros).

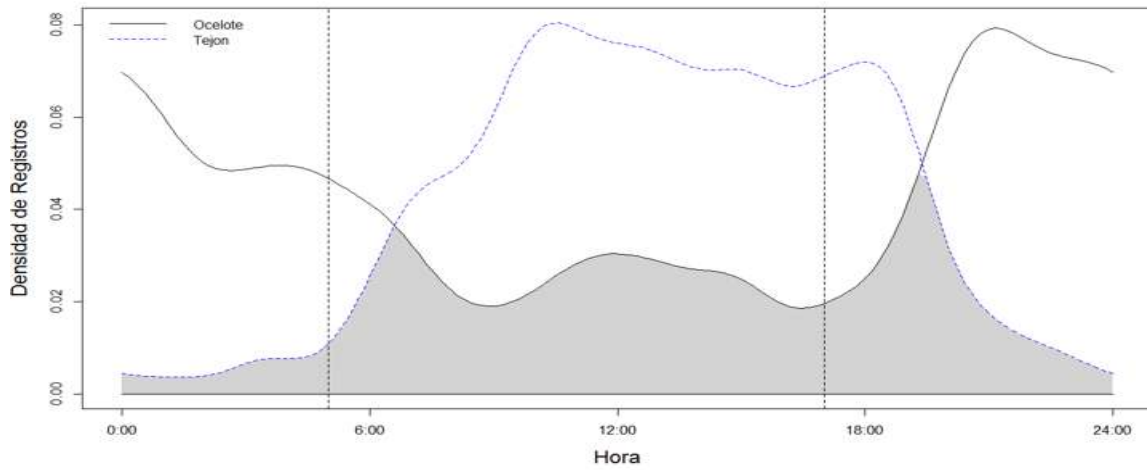
En general se observó traslape significativo con la mayoría de las especies analizadas, excepto con *Nasua narica*. El valor más alto de traslape temporal ocurrió con *Didelphis virginiana* ( $Dhat1=0.72$ ), observándose mayor coincidencia entre las 20:00 y 2:00 (figura 15).



**Figura 15.** Diagrama de actividad que muestra el traslape en los patrones de actividad entre *Didelphis virginiana* y *Leopardus pardalis*.

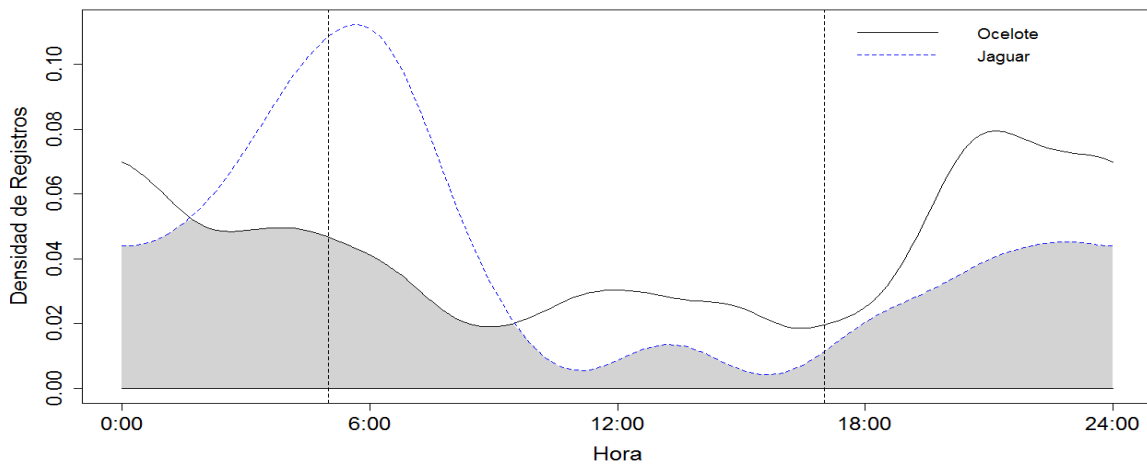
El traslape con *Nasua narica* fue el más bajo de todas las especies evaluadas ( $Dhat1: 0.47$ ). La actividad de la presa potencial disminuyó cuando la actividad del ocelote aumentó, alrededor de las 19:00 (figura 16). Así mismo, cuando la actividad del ocelote disminuyó, la actividad de *Nasua narica* aumenta, alrededor de las 06:00.





**Figura 16.** Diagrama de actividad que muestra el traslape de horarios entre *Nasua narica* y *Leopardus pardalis*.

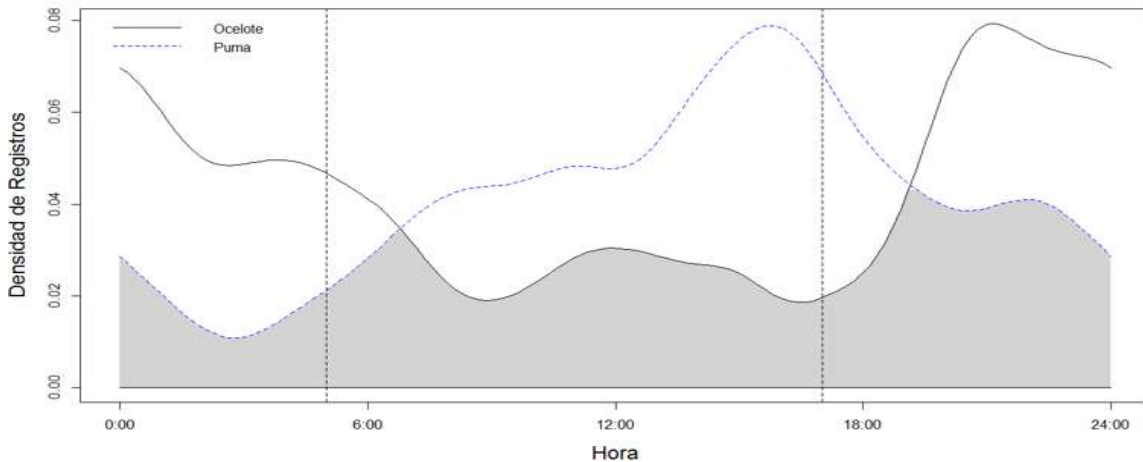
Sin embargo, el pico de actividad del jaguar (01:30-10:00 horas) coincidió con el declive de actividad del ocelote, aunque el valor de traslape fue de  $Dhat1=0.68$  (figura 17).



**Figura 17.** Diagrama de actividad que muestra el traslape de horarios entre *Panthera onca* y *Leopardus pardalis*.



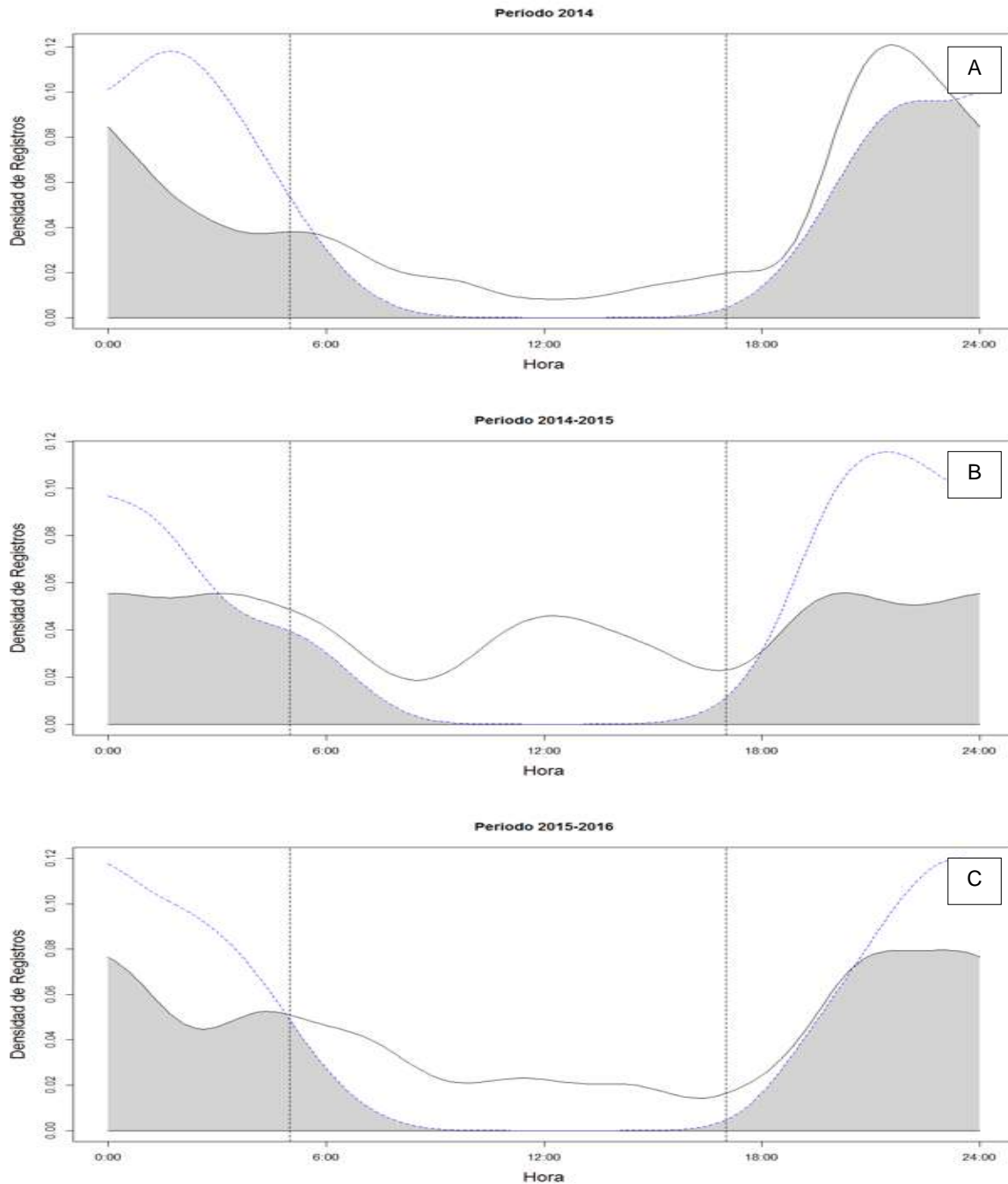
Algo similar ocurre con el pico de actividad del puma (12:30-17:30 horas). El segundo lapso con menor actividad del ocelote, coincide con el pico de actividad del puma. Teniendo un valor de traslape de  $Dhat1=0.63$  (figura 18).



**Figura 18.** Diagrama de actividad que muestra el traslape de horarios entre *Puma concolor* y *Leopardus pardalis*.

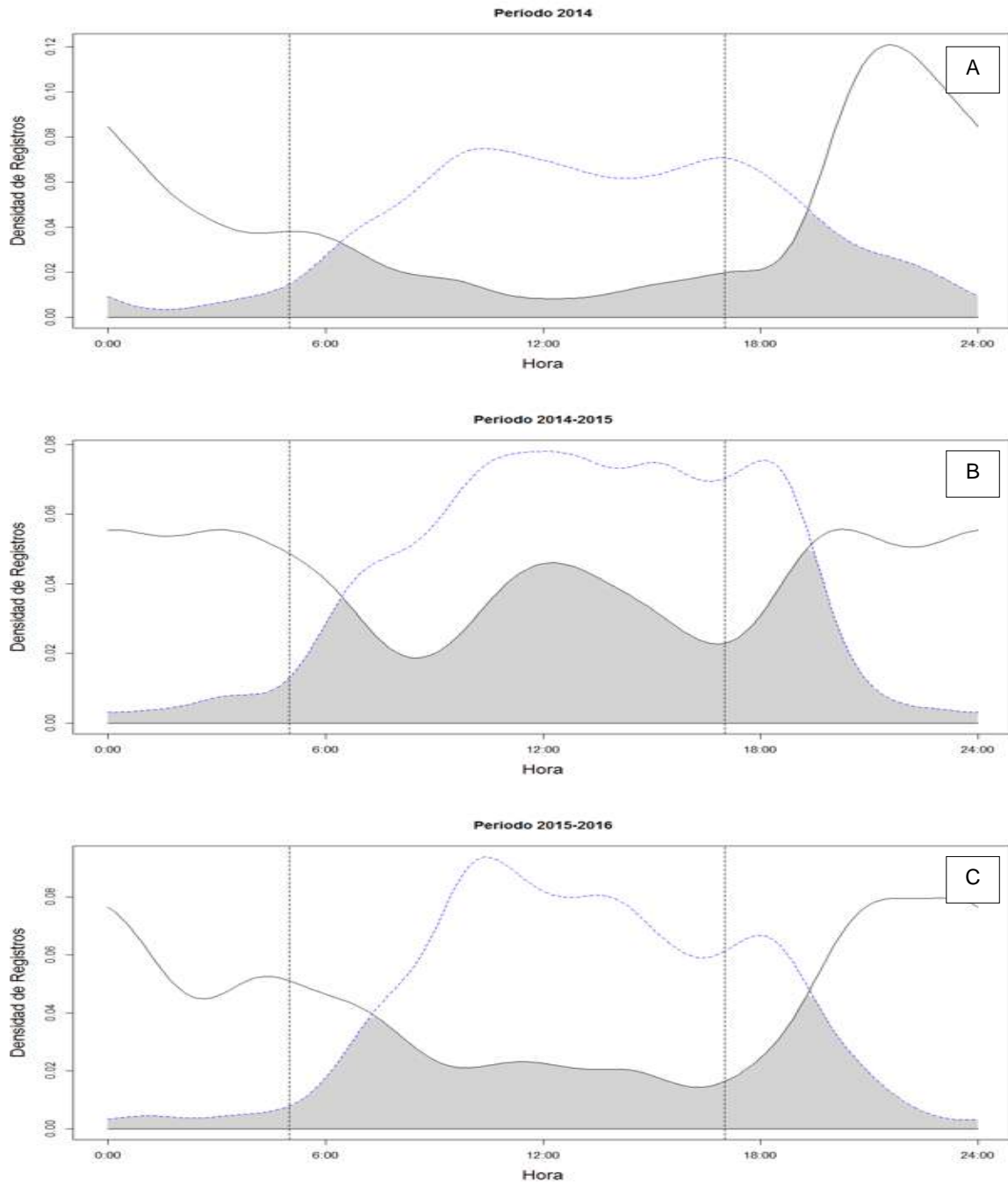
Al analizar por periodos de muestreo para las cuatro especies, se observan que algunos patrones se mantienen y otros cambian de una época a otra. Con *Didelphis virginiana* el patrón se mantuvo a lo largo de los tres periodos de muestreo, teniendo los traslapes más altos (figura 19). Para *Nasua narica*, el segundo periodo se observó un cambio en el patrón general, registrando el mayor traslape de los tres (figura 20). Esto provocado por el aumento en la actividad diurna del ocelote. El patrón de traslape con *Panthera onca* es similar para todos los periodos. Sin embargo, para el segundo periodo, hubo un aumento en la actividad diurna del jaguar, pero esto no significó una disminución en la actividad del ocelote (figura 21). En lo que respecta a *Puma concolor* el patrón cambió de manera considerable para el segundo periodo (figura 22). Existe un aumento considerable de la actividad diurna por parte de las dos especies. No se aprecia una aparente tendencia por parte del ocelote a evitar al puma. Ya que, ambos picos de actividad aumentan y disminuyen de manera conjunta.





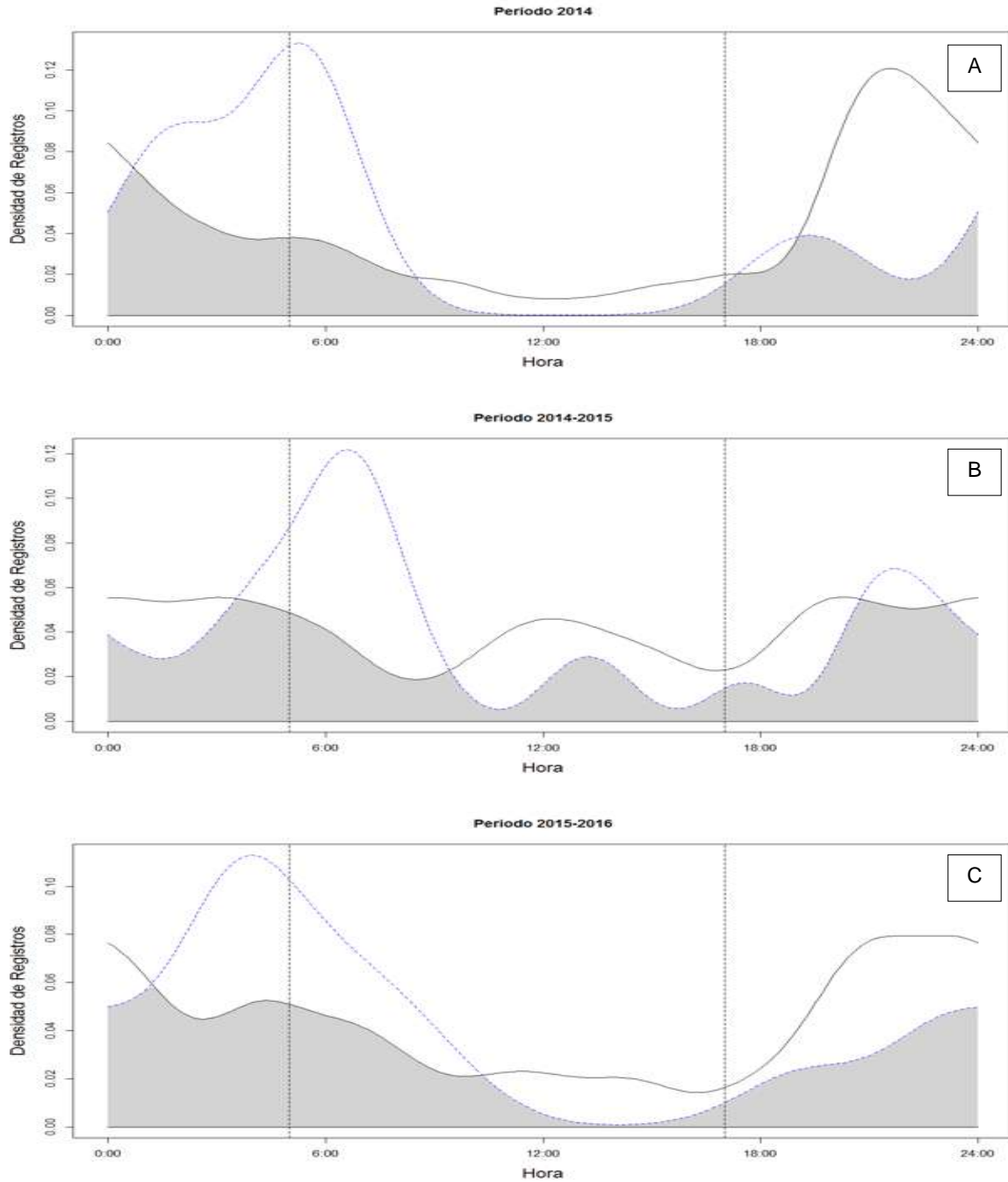
**Figura 19.** Variación en el traslape de actividad para el ocelote (*Leopardus pardalis*) (línea continua) y el tlacuache (*Didelphis virginiana*, n: A=79; B=74; C=101) (línea punteada) para el periodo 2014 (A,  $D_{hat1}$ :0.75), 2014-105 (B,  $D_{hat1}$ : 0.66) y 2015-2016 (C,  $D_{hat1}$ : 0.72).





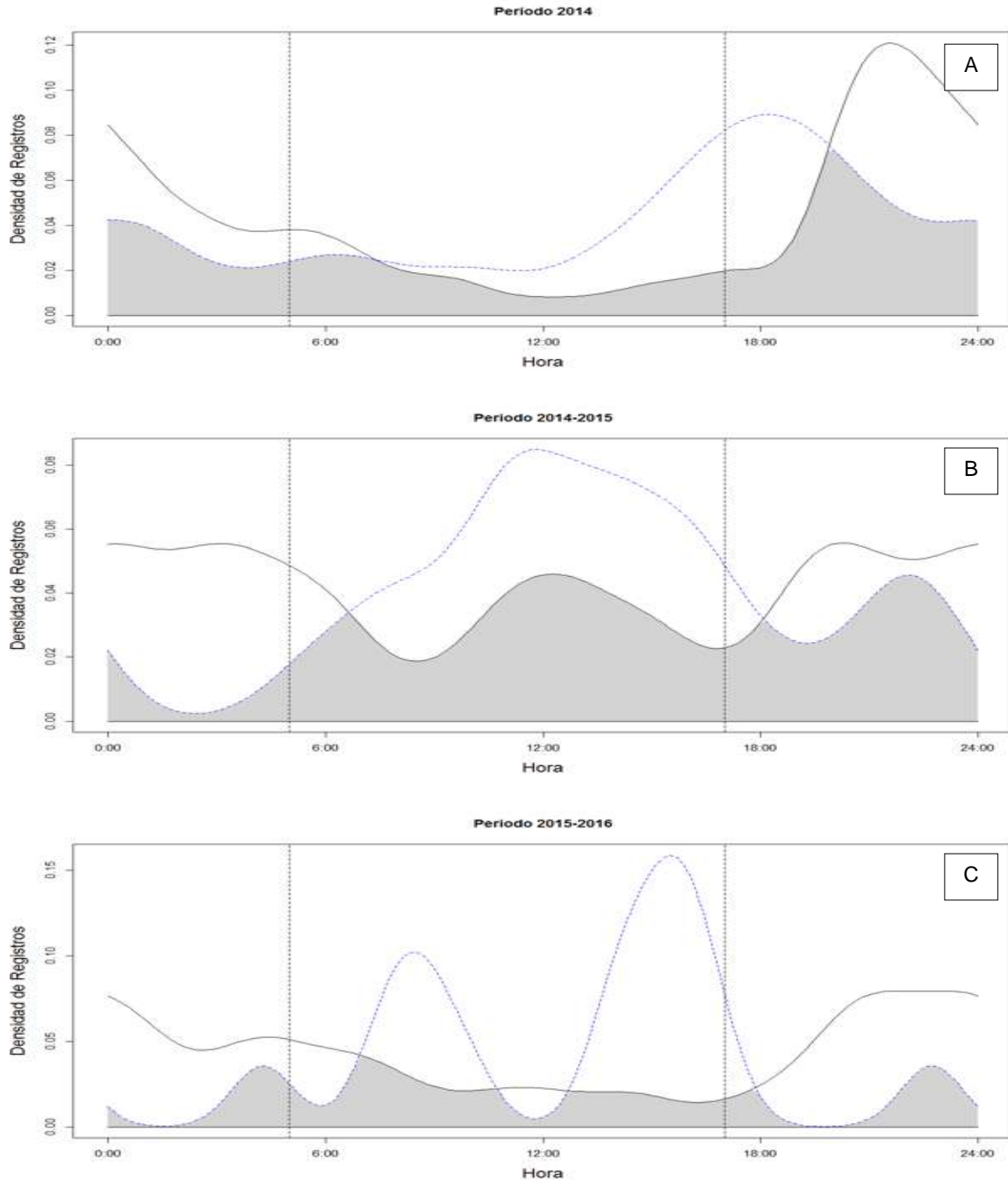
**Figura 20.** Variación en el traslape de actividad para el ocelote (*Leopardus pardalis*) (línea continua) y el tejón (*Nasua narica*, n: A=536; B=879; C=364) (línea punteada) para el periodo 2014 (A, *Dhat*1:0.41), 2014-105 (B, *Dhat*1: 0.54) y 2015-2016 (C, *Dhat*1: 0.42).





**Figura 21.** Variación en el traslape de actividad para el ocelote (*Leopardus pardalis*) (línea continua) y el jaguar (*Panthera onca*, n: A=12; B=24; C=11) (línea punteada) para el periodo 2014 (A,  $D_{hat1}$ :0.55), 2014-105 (B,  $D_{hat1}$ : 0.68) y 2015-2016 (C,  $D_{hat1}$ : 0.67).





**Figura 22.** Variación en el traslape de actividad para el ocelote (*Leopardus pardalis*) (línea continua) y el puma (*Puma concolor*, n: A=25; B=29; C=13) (línea punteada) para el periodo 2014 (A,  $D_{hat1}$ :0.64), 2014-105 (B,  $D_{hat1}$ : 0.64) y 2015-2016 (C,  $D_{hat1}$ : 0.39).



## DISCUSIÓN

En lo que respecta al radio sexual, en el área se registraron un mayor número de hembras que de machos. No se ha encontrado un patrón claro en cuanto al radio sexual a lo largo de su distribución. Hay sitios en donde las hembras son registradas con mayor frecuencia (Fusco-Costa et al., 2010; Haines et al., 2006), mientras que en otros sitios son los machos (Arroyo-Arce et al., 2016; Ávila-Nájera et al., 2015). Otros autores, han incluso mencionado que el radio sexual es un parámetro muy variable entre sitios, que depende de muchos factores (Maffei et al., 2005). Se ha reportado que las hembras del jaguar llegan incluso a evitar las cámaras trampa (Srbek-Araujo, 2018). Por lo tanto, evaluar las diferencias en detección entre sexos es crucial para poder estimar este parámetro. El radio sexual es uno de los parámetros cruciales para la conservación de poblaciones viables. Es necesario el estudio sobre las variables que afectan de manera directa a este parámetro, para poder aplicar estrategias de conservación efectivas.

Los tamaños del área de campeo son disimilares respecto a otros estudios, los cuales emplean telemetría para determinar estos parámetros de movimiento. En Belice, los reportes indican áreas menores, donde los machos presentaron áreas alrededor de los 33 km<sup>2</sup> y para las hembras 21 km<sup>2</sup> (cuadro 7) (A. Dillon & Kelly, 2008; Adam Dillon, 2005). De manera contrastante, en un estudio en Panamá se reportan áreas para machos 3.5 km<sup>2</sup> y para las hembras 1.5 km<sup>2</sup> (Moreno et al., 2012). Aunque esta comparación debe hacerse con cuidado ya que se trata de una isla en particular. En Colombia, se estimaron áreas alrededor de los 9.64 km<sup>2</sup>, de manera general (Cruz-Rodríguez et al., 2015). Lo cual se asemeja bastante para el periodo 2014-2015, donde se estimaron áreas de campeo alrededor de 9.89 km<sup>2</sup>. Sin embargo, estas comparaciones deben hacerse con cuidado, ya que los modelos son una aproximación al movimiento de los individuos (Royle et al., 2014; Royle, Nichols, et al., 2009). Aunque pueden arrojar información base, la obtenido por telemetría es lo más cercano al movimiento y uso de hábitat. Mientras se mantenga en consideración el origen de la información, se podrán hacer inferencias sobre la ecología de la especie.



Las diferencias en el tamaño del área que usan los individuos en diferentes sitios puede deberse a factores locales (Monterrubio-Rico et al., 2017). Tales como presencia de depredadores, abundancia de presas o la presencia de manantiales (Charre-Medellín, 2012; Monterrubio-Rico et al., 2017). Sin embargo, el patrón encontrado en este estudio coincide en que los machos tienen territorios más grandes. En donde es posible encontrar dentro del territorio de un macho, los territorios completos de una o más hembras (Murray & Gardner, 1997; Sunquist & Sunquist, 2002). Se debe profundizar en el análisis de los factores que determinan el uso del espacio por parte del ocelote. De esta manera, mejora el entendimiento de la ecología de la especie y es posible anticipar cuántos ocelotes puede albergar un hábitat específico. Y crear de esta manera, acciones de conservación específicas para las condiciones locales.

**Cuadro 7.** Estimaciones del radio y área de campeo Kernel al 95%, de manera general y por sexos para toda su distribución.

<b>País</b>	<b>Sexo</b>	<b>Área (SD) (km<sup>2</sup>)</b>	<b>Referencia</b>
<b>Belice</b>	General	-	(Adam Dillon, 2005)
	M	33.01 (4.72)	
	H	21.05 (3.40)	
<b>Belice</b>	General	-	(A. Dillon & Kelly, 2008)
	M	33.21 (4.72)	
	H	21.33 (3.40)	
<b>Panamá</b>	General	-	(Moreno et al., 2012)
	M	3.48 (3.17)	
	H	1.48 (0.65)	
<b>Colombia</b>	General	9.64	(Cruz-Rodríguez et al., 2015)
	M	-	
	H	-	
<b>Brasil</b>	General	8	(Bianchi, Olifiers, Gompper, & Mour, 2016)
	M	-	
	H	-	
<b>México</b>	General	16.39 (6.10)	Este estudio
	M	31.97 (19.17)	
	H	2.15 (1.55)	

En el presente estudio, la mayor cantidad de registros se obtuvo durante la noche, lo que es consistente con la mayoría de estudios, aunque un porcentaje importante mostró actividad diurna (cuadro 6). Sin embargo, se obtuvieron varios registros a lo



largo del día, independientemente de la temporada. Aunque en varios estudios han conseguido resultados similares (Ayala et al., 2010; Harmsen, Foster, & Doncaster, 2011; Jiménez et al., 2011; Sæbø, 2016), la mayoría de ellos afirman que el ocelote es principalmente nocturno. Se han mencionado diferentes razones para este cambio en los patrones de actividad. Cuando en el área no hay presión humana, pueden estar activos durante más horas al día (Pérez-Irineo & Santos-Moreno, 2014). Otros atribuyen este cambio a la ausencia de los depredadores tope (Wang et al., 2015), o como una estrategia para evitar los encuentros con ellos (Torre et al., 2016). Se pudo observar una tendencia a evitar los encuentros con el jaguar y el puma, una conducta observada en otros sitios (Sæbø, 2016; Salvador & Espinosa, 2016). Al evaluar de manera separada cada periodo de muestro, se pudieron apreciar cambios. Se presentó un aumento en la actividad diurna de los tres depredadores de manera conjunta, independientemente del resto. Al ser la temporada de lluvias, es probable que los depredadores buscaran maximizar la probabilidad de encuentro con las presas (Flores Zavala, 2015; Palomo-Muñoz et al., 2014). Ya que, al no verse limitados por la falta de agua y elevadas temperaturas, pueden estar activos durante el día. Aunque sus patrones de actividad mostraran un mayor traslape, es probable que el ocelote evitará las áreas usadas por los otros dos depredadores.



## CONCLUSIONES

Para los tres periodos de muestreo se estimaron un mayor número de hembras respecto a los machos. Debido a que las hembras tienen una dispersión menor, esto las vuelve más detectables por una estación de trampeo. Por lo tanto, para un área determinada podemos esperar que el mayor número de registros sea de hembras que de machos.

Se estimaron mayores áreas del ámbito hogareño para los machos que para las hembras en los tres periodos. Patrón que se mantiene a lo largo de toda su distribución. Debido a que los machos mantienen el territorio de varias hembras dentro del suyo, para poder maximizar su éxito reproductivo.

El ocelote fue principalmente nocturno de manera general, aunque presentó un aumento de actividad diurna para el segundo periodo. Al ser una especie que se adapta a diferentes escenarios, puede cambiar sus patrones de actividad para satisfacer sus necesidades. Para maximizar la probabilidad de encuentro con las presas o minimizarlo con los depredadores.

De manera general, el ocelote presentó una tendencia a evitar el traslape con los competidores/depredadores. Sin embargo, para el segundo periodo, hubo un aumento en la actividad diurna de los tres felinos evaluados. Ya que en el área de estudio se encuentra una buena base de presas, el ocelote aumenta su actividad en el día independientemente de los depredadores para maximizar el encuentro con sus presas. Probablemente, evitando usar el mismo espacio a las mismas horas que sus competidores/depredadores.



## DISCUSIÓN GENERAL

Aunque la comparación entre los diferentes modelos no es sencilla, se deben elegir aquellos que tengan bases sólidas. No se encontraron diferencias entre las diferentes estimas, sin embargo, los modelos espaciales fueron más parsimoniosos. Así mismo, estos permiten evaluar el aspecto espacial de la población. Por lo tanto, es recomendable analizar a la población por el método que no solo es más preciso estadísticamente, sino que además arroja mayor información.

Los factores generales como la precipitación o la latitud no son buenos indicadores indirectos de la abundancia del ocelote. Para poder hacer inferencias sobre el estado de una población se necesitan factores a escala local. La estructura del bosque, la disponibilidad de presas, la presencia de manantiales son factores que influyen de manera más directa a la población. La especie puede adaptarse a muchos tipos de vegetación y presentar buenos números poblacionales, independientemente de la precipitación.

Los ámbitos hogareños estimados para el área de estudio fueron menores que lo previamente reportado. Sin embargo, siguen el patrón general reportado en otros sitios, en donde los machos mantienen un territorio de mayor extensión en los tres periodos. Además, tanto los machos como las hembras son propensos a cambiar de ámbito hogareño durante temporadas. De esta manera afrontan de mejor manera las cambiantes condiciones a las que se ven sometidos.

El ocelote es principalmente nocturno, sin embargo, puede modificar sus patrones de actividad para satisfacer sus requerimientos. De manera general, el traslape tiende más hacia las presas, no obstante, de ser necesario puede aumentar con sus competidores/depredadores. Esto deja en evidencia la plasticidad de la especie para poder adaptarse a las diferentes situaciones.



## RECOMENDACIONES

Recomendamos buscar la aplicación del modelo que mejor represente la realidad y tenga mayor justificación biológica. Para los análisis de captura – recaptura es necesario ajustar los diseños de muestreo para que estos puedan cumplir con las exigencias de los modelos. Esto es, contar con información de telemetría de lugares cercanos o colocar estaciones de trampeo lo suficientemente cerca una de otra. Esto con la finalidad de capturar de mejor manera el aspecto espacial de la especie, ya que los modelos espacialmente explícitos son sensibles a esta información. Realizar un estudio piloto para determinar la distancia idónea entre las estaciones de trampeo es indispensable. Incluso tratándose de la misma especie, sus movimientos diarios o anuales pueden cambiar drásticamente de una región a otra. Determinar la distancia necesaria para el sitio de estudio mejorará el comportamiento del modelo y hará las inferencias más robustas.

Evaluar de manera más directa los cambios en el ámbito hogareño y movimiento diario de la especie será clave para entender sus recursos clave. Es recomendable analizar estos cambios por medio de telemetría, ya que es la manera más real en cuanto al movimiento de los individuos respecta. Con esta información podremos analizar de mejor manera los cambios en la selección de hábitat al cambio de estaciones. Con esta información podremos seleccionar de manera más efectiva las áreas importantes para la conservación del ocelote en los bosques secos.

Recomendamos también el análisis del uso del espacio por las tres especies de felinos analizados en este estudio. Debido a que en el análisis de patrones de actividad resultó en un alto traslape entre estas tres especies en la temporada después de lluvias. Por tanto, las diferencias que permiten la coexistencia de estas especies simpátricas debe ser una combinación de presas, actividad y uso del espacio. Entender el mecanismo por el cual coexisten estas especies permitirá anticipar las consecuencias de la desaparición de uno de ellos. Así mismo, permitirá establecer acciones concretas de conservación en sitios en donde no se encuentren los gremios completos.



## BIBLIOGRAFÍA

- Angerbjörn, A., Eide, N. E., Dalén, L., Elmhagen, B., Hellström, P., Ims, R. A., ... Henttonen, H. (2013). Carnivore conservation in practice: Replicated management actions on a large spatial scale. *Journal of Applied Ecology*, 50(1), 59–67. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12033>
- Arroyo-Arce, S., Thomson, I., & Salom-Pérez, R. (2016). Relative abundance and activity patterns of terrestrial mammalian species in Barra del Colorado Wildlife Refuge, Costa Rica. *UNED Research Journal*, 8(2), 131–137.
- Augustine, B. C., Royle, J. A., Kelly, M. J., Satter, C. B., Alonso, R. S., Boydston, E. E., & Crooks, K. R. (2018). Spatial Capture-recapture with Partial Identity : An Application to Camera Traps. *The Annals of Applied Statistics*, 12(1), 67–95. Retrieved from <https://projecteuclid.org/euclid.aos/1520564465>
- Ávila-Nájera, D. M., Chávez, C., Lazcano-Barrero, M. A., Pérez-Elizalde, S., & Alcántara-Carbajal, J. L. (2015). Estimación poblacional y conservación de felinos (Carnivora: Felidae) en el norte de Quintana Roo, México. *Biología Tropical*, 63(3), 799–813.
- Ayala, G., Estela Viscarra, M., & Wallace, R. (2010). Densidad y patrones de actividad de ocelotes (*Leopardus pardalis*) en Río Hondo, Parque Nacional y Área Natural de Manejo Integrado Madidi, La Paz, Bolivia. *Rev. Bol. Ecol. Y Cons. Amb.*, 28, 119–129.
- Bhattarai, B., Wright, W., & Khatiwada, A. (2016). Illegal Hunting of Prey Species in the Northern Section of Bardia National Park, Nepal: Implications for Carnivore Conservation. *Environments*, 3(4), 32. <https://doi.org/10.3390/environments3040032>
- Bianchi, R. D. C., Olifiers, N., Gompper, M. E., & Mour, G. (2016). Niche Partitioning among Mesocarnivores in a Brazilian Wetland. *PLoS ONE*, 11(9), 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0162893>
- Carrillo, & López-González. (2002). *Distribution, ecology and conservation of jaguars in Sonora, Mexico*.
- Castagnino Vera, R. (2017). Estudio ecológico del ocelote (*Leopardus pardalis*) utilizando el método de cámaras trampa en el distrito de Las Piedras, Madre



- de Dios - Perú. *Espacio Y Desarrollo*, 178(29), 153–178.  
<https://doi.org/10.18800/espacioydesarrollo.201701.007>
- Charre-Medellín, J. (2012). *Uso de manantiales por los mamíferos silvestres en bosques tropicales de Michoacán*. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Conabio. (2017). Ocelote. Retrieved from <http://www.naturalista.mx/taxa/41997-Leopardus-pardalis>
- CONABIO. (2010). Distribución conocida del ocelote (*Leopardus pardalis*). Retrieved July 17, 2017, from [http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/leopar\\_dcgw.xml?\\_httpcache=yes&\\_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc\\_html.xsl\\_indent=no](http://www.conabio.gob.mx/informacion/metadatos/gis/leopar_dcgw.xml?_httpcache=yes&_xsl=/db/metadatos/xsl/fgdc_html.xsl_indent=no)
- Contreras, J. A., Ariel, J., Corral, R., Alcántar, J. J., Isaac, R., Vargas, V., ... Acuña, G. (2006). *Estadísticas Climatológicas Básicas del Estado de Michoacán (Período 1961-2003)*. (Segunda ed, Vol. 1). Uruapan: Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias.
- Cruz-Rodríguez, C., González-Maya, J. F., Rodríguez-Bolaños, A., Cepeda-Mercado, A. A., Zárrate-Charry, D., & Belant, J. L. (2015). OCELOT *Leopardus pardalis* (CARNIVORA:FELIDAE) SPATIAL ECOLOGY IN A FRAGMENTED LANDSCAPE OF COLOMBIA. *Revista Mexicana de Maztozoología Nueva Época*, Año 5(1), 17–24.
- Di Bitetti, M. S., Paviolo, A., & De Angelo, C. (2006). Density, habitat use and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. *Journal of Zoology*, 270, 153–163.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00102.x>
- Di Bitetti, M. S., Paviolo, A., De Angelo, C. D., & Di Blanco, Y. E. (2008). Local and continental correlates of the abundance of a Neotropical cat, the ocelot (*Leopardus pardalis*). *Journal of Tropical Ecology*, 24, 189–200.  
<https://doi.org/10.1017/S0266467408004847>
- Di Minin, E., Slotow, R., Hunter, L. T. B., Montesino Pouzols, F., Toivonen, T., Verburg, P. H., ... Moilanen, A. (2016). Global priorities for national carnivore conservation under land use change. *Scientific Reports*, 6, 1–9.



<https://doi.org/10.1038/srep23814>

- Díaz-Pulido, A., & Payán Garrido, E. (2011). Densidad de Ocelotes (*leopardus pardalis*) en los Llanos Colombianos. *Mastozoología Neotropical*, 18(1), 63–71. Retrieved from <http://www.sarem.org.ar>
- Dillon, A. (2005). *Ocelot density and home range in Belize, Central America: Camera-trapping and radio telemetry*. Faculty of the Virginia Polytechnic Institute and State University.
- Dillon, A., & Kelly, M. J. (2007). Ocelot *Leopardus pardalis* in Belize: the impact of trap spacing and distance moved on density estimates. *Oryx*, 41(4), 469–477. <https://doi.org/10.1017/S0030605307000518>
- Dillon, A., & Kelly, M. J. (2008). Ocelot home range, overlap and density: Comparing radio telemetry with camera trapping. *Journal of Zoology*, 275(4), 391–398. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00452.x>
- Flores Zavala, L. D. (2015). *Análisis de la comunidad de felinos en la reserva de la biosfera el triunfo, chiapas*. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.
- Fusco-Costa, R., Ingberman, B., Thadeu Zarate do Couto, H., Nakano-Oliveira, E., & Monteiro-Filho, E. L. D. A. (2010). Population density of a coastal island population of the ocelot in Atlantic Forest, southeastern Brazil. *Mammalian Biology*, 75(4), 358–362. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2009.09.001>
- Gelman, A., Carlin, J. B., Stern, H. S., Dunson, D. B., Ventari, A., & Rubin, D. B. (2013). *Bayesian Data Analysis* (3er ed.). London: CRC/Chapman-Hall.
- Gomes da Rocha, D., Sollmann, R., Ramalho, E. E., Ilha, R., & Tan, C. K. W. (2016). Ocelot ( *Leopardus pardalis* ) Density in Central Amazonia. *PLoS ONE*, 11(5), 1–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154624>
- Gómez, H., Wallace, R. B., Ayala, G., & Tejada, R. (2005). Dry season activity periods of some Amazonian mammals. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40(2), 91–95. <https://doi.org/10.1080/01650520500129638>
- González-Maya, J. F., & Cardenal-Porras, J. (2011). Ocelot density in the Caribbean slope of the Talamanca region, Costa Rica. *Hystrix It. J. Mamm.*, 22(2), 355–360. <https://doi.org/10.4404/Hystrix-22.2-4675>



- Haines, A. M., Janecka, J. E., Tewes, M. E., Grassman Jr, L. I., & Morton, P. (2006). The importance of private lands for ocelot *Leopardus pardalis* conservation in the United States. *Oryx*, *40*(1), 1–5.  
<https://doi.org/10.1017/S0030605306000044>
- Harmsen, B. J., Foster, R. J., & Doncaster, C. P. (2011). Heterogeneous capture rates in low density populations and consequences for capture-recapture analysis of camera-trap data. *Population Ecology*, *53*(1), 253–259.  
<https://doi.org/10.1007/s10144-010-0211-z>
- Harmsen, B. J., Foster, R. J., Silver, S. C., Ostro, L. E. T., & Doncaster, C. P. (2011). Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. *Mammalian Biology*, *76*(3), 320–324.  
<https://doi.org/10.1016/j.mambio.2010.08.007>
- Hernández-SaintMartín, A. D., Rosas-Rosas, O. C., Palacio-Núñez, J., Tarango-Arámbula, L. A., Clemente-Sánchez, F., & Hoogsteijn, A. L. (2013). Activity Patterns of Jaguar, Puma and Their Potential Prey in San Luis Potosi, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana*, *29*(3), 520–533.
- Jiang, G., Wang, G., Holyoak, M., Yu, Q., Jia, X., Guan, Y., ... Ma, J. (2017). Land sharing and land sparing reveal social and ecological synergy in big cat conservation. *Biological Conservation*, *211*, 142–149.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.05.018>
- Jiménez, C. F., Quintana, H., Pacheco, V., Melton, D., Torrealva, J., & Tello, G. (2011). Evaluación de mamíferos medianos y grandes mediante trampas cámara en un bosque montano del norte del Perú. *Revista Peruana de Biología*, *17*(2), 191–196. <https://doi.org/10.15381/rpb.v17i2.27>
- Karanth, K. U., & Nichols, J. D. (1998). Estimation of Tiger Densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology*, *79*(8), 2852–2862.  
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[2852:EOTDII\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2852:EOTDII]2.0.CO;2)
- Kasper, C. B., Mazim, F. D., Soares, J. B. G., & Oliveira, T. G. de. (2015). Density estimates and conservation of *Leopardus pardalis* southernmost population of the Atlantic Forest. *Iheringia. Série Zoologia*, *105*(3), 367–371.  
<https://doi.org/10.1590/1678-476620151053367371>



- Kolowski, J. M., & Alonso, A. (2010). Density and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in northern Peru and the impact of oil exploration activities. *Biological Conservation*, *143*(4), 917–925.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.039>
- Leopardus pardalis*. (2017). The IUCN Red List of Threatened Species. version 5.2. Retrieved June 17, 2018, from <http://www.iucnredlist.org>
- López-Bao, J. V., Godinho, R., Pacheco, C., Lema, F. J., García, E., Llaneza, L., ... Jiménez, J. (2018). Toward reliable population estimates of wolves by combining spatial capture-recapture models and non-invasive DNA monitoring. *Scientific Reports*, *8*(2177), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-20675-9>
- Maffei, L., Noss, A. J., Cuéllar, E., & Rumiz, D. I. (2005). Ocelot (*Felis pardalis*) population densities, activity, and ranging behaviour in the dry forests of eastern Bolivia: data from camera trapping. *Journal of Tropical Ecology*, *21*(3), 349–353. <https://doi.org/10.1017/S0266467405002397>
- Martínez-Hernández, A., Rosas-Rosas, O. C., Clemente-Sánchez, F., Tarango-Arámbula, L. A., Palacio-Núñez, J., Bender, L. C., & Herrera-Haro, J. G. (2015). Density of threatened ocelot *Leopardus pardalis* in the Sierra Abra-Tanchipa Biosphere Reserve, San Luis Potosí, Mexico. *Oryx*, *49*(4), 619–625. <https://doi.org/10.1017/S0030605313001452>
- Massara, R. L., De Oliveira Paschoal, A. M., Doherty, P. F., Hirsch, A., & Chiarello, A. G. (2015). Ocelot population status in protected brazilian atlantic forest. *PLoS ONE*, *10*(11), e0141333. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141333>
- Meredith, M., & Ridout, M. (2016). Estimates of Coefficient of Overlapping for Animal Activity Patterns. Package “overlap”. Retrieved from <https://cran.r-project.org/web/packages/overlap/overlap.pdf>
- Meredith, M., & Ridout, M. (2017). Overview of the overlap package. *R Project*, 1–9.
- Monterroso, P., Alves, P. C., & Ferreras, P. (2013). Catch Me If You Can: Diel Activity Patterns of Mammalian Prey and Predators. *Ethology*, *119*(12), 1044–1056. <https://doi.org/10.1111/eth.12156>



- Monterrubio-Rico, T. C., Charre-Medellín, J. F., Pérez-Martínez, M. Z., & Mendoza, E. (2017). Use of remote cameras to evaluate ocelot (*Leopardus pardalis*) population parameters in seasonal tropical dry forests of central-western Mexico. *Mammalia*, 1–11. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2016-0114>
- Moreira, J., Mcnab, R. B., Thornton, D., García, R., Ponce-santizo, G., & Radachowsky, J. (2007). *Abundancia de Jaguares en La Gloria-El Lechugal , Zona de Usos Múltiples , Reserva de la Biosfera Maya ,. Petén.*
- Moreno, R., & Bustamante, A. (2009). Datos Ecológicos del Ocelote (*Leopardus pardalis*) En Cana, Parque Nacional Darién, Panamá; Utilizando el Método de Cámaras Trampa. *Tecnociencia*, 11(1), 91–102.
- Moreno, R., Kays, R., Giacalone-Willis, J., Aliaga-Rossel, E., Mares, R., & Bustamante, A. (2012). Home range and circadian activity of ocelots (*Leopardus pardalis*) in Barro Colorado, Panamá. *Mesoamericana*, 16(3), 30–39.
- Morin, D. J., Waits, L. P., Mcnitt, D. C., & Kelly, M. J. (2018). Efficient single-survey estimation of carnivore density using fecal DNA and spatial capture-recapture: a bobcat case study. *Population Ecology*, 0, 13. <https://doi.org/10.1007/s10144-018-0606-9>
- Mosquera, D. (2011). *Estimación de densidades de Ocelotes (Leopardus pardalis) en la Amazonía ecuatoriana a través de análisis captura-recaptura, trampas cámara y Sistemas de Información Geográfica.* Universidad San Francisco de Quito.
- Mosquera, D., Blake, J. G., Swing, K., & Romo, D. (2016). Ocelot (*Leopardus pardalis*) density in Eastern Ecuador based on capture–recapture analyses of camera trap data. *Neotropical Biodiversity*, 2(1), 51–58. <https://doi.org/10.1080/23766808.2016.1168593>
- Murray, J. L., & Gardner, G. L. (1997). *Leopardus pardalis*. *Mammalian Species*, 16(548), 10. <https://doi.org/10.2307/3504082>
- NIMBLE Development Team. (2018). NIMBLE: MCMC, Particle Filtering, and Programmable Hierarchical Modeling. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=nimble>



- Noss, A. J., Gardner, B., Maffei, L., Cuéllar, E., Montaña, R., Romero-Muñoz, A., ... O'Connell, A. F. (2012). Comparison of density estimation methods for mammal populations with camera traps in the Kaa-lya del Gran Chaco landscape. *Animal Conservation*, 15(5), 527–535. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2012.00545.x>
- Nowell, K., & Jackson, P. (1996). *Wild cats. Status Survey and Conservation Action Plan*. Gland, Switzerland.: IUCN. <https://doi.org/10.1023/A:1008907403806>
- O'Connell, A. F., Nichols, J. D., & Karanth, K. U. (2011). *Camera Traps in Animal Ecology*. (A. F. O'Connell, J. D. Nichols, & K. U. Karanth, Eds.). New York: Springer Science.
- Oliveira-Santos, L. G. R., Graipel, M. E., Tortato, M. A., Zucco, C. A., Cáceres, N. C., & Goulart, F. V. B. (2012). Abundance changes and activity flexibility of the oncolla, *Leopardus tigrinus* (Carnivora: Felidae), appear to reflect avoidance of conflict. *Zoologia (Curitiba)*, 29(2), 115–120. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702012000200003>
- Otis, D. L., Burnham, K. P., White, G. C., & Anderson, D. R. (1978). Statistical Inference from Capture Data on Closed Animal Populations. *Wildlife Monographs*, (62), 3–135. Retrieved from <http://links.jstor.org/sici?sici=0084-0173%28197810%290%3A62%3C3%3ASIFCDO%3E2.0.CO%3B2-E> Wildlife
- Palomo-Muñoz, G., García-Anleu, R., Ponce-Santizo, G., & Moreira-Ramírez, J. F. (2014). Abundancia, densidad y patrones de actividad de ocelotes (*Leopardus pardalis*) utilizando trampas cámara en el Biotipo Protegido Dos Lagunas, Petén, Guatemala. *Rev. de La Univ. Del Val. de Guatemala*, 29, 39–46.
- Penido, G., Astete, S., Furtado, M. M., Jácomo, A. T. A., Sollmann, R., Torres, N., ... Filho, J. M. (2016). Density of ocelots in a semiarid environment in northeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 16(4), 2–5. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2016-0168>
- Pérez-Irineo, G., & Santos-Moreno, A. (2014). Density, distribution, and activity of the ocelot *Leopardus pardalis* (Carnivora: Felidae) in Southeast Mexican rainforests. *Revista de Biología Tropical*, 62(4), 1421–1432.



<https://doi.org/10.15517/rbt.v62i4.12941>

- Pérez-Irineo, G., & Santos-Moreno, A. (2015). El ocelote: el que está marcado con manchas. *CONABIO Biodiversitas*, 117(7), 1–5.
- Pérez-Irineo, G., & Santos-Moreno, A. (2016). Abundance and activity patterns of medium-sized felids (Felidae, Carnivora) In Southeastern Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 61(1), 33–39. <https://doi.org/10.1894/0038-4909-61.1.33>
- Pérez-Irineo, G., Santos-Moreno, A., & Hernández-Sánchez, A. (2017). Density and activity pattern of *Leopardus wiedii* and *Leopardus pardalis* as Sierra Norte of Oaxaca, Mexico. *Therya*, 8(3), 217–22.  
<https://doi.org/10.12933/therya-17-487> ISSN 2007-3364
- Plummer, M., Best, N., Cowles, K., & Vines, K. (2006). CODA: Convergence Diagnosis and Output Analysis for MCM. *R News*, 6(1), 7–11. Retrieved from [https://www.r-project.org/doc/Rnews/Rnews\\_2006-1.pdf](https://www.r-project.org/doc/Rnews/Rnews_2006-1.pdf)
- Pratas-Santiago, L. P., Gonçalves, A. L. S., da Maia Soares, A. M. V., & Spironello, W. R. (2016). The moon cycle effect on the activity patterns of ocelots and their prey. *Journal of Zoology*, 299(4), 275–283.  
<https://doi.org/10.1111/jzo.12359>
- PWRC. (1987). CAPTURE. USGS. Retrieved from <https://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/capture.html>
- Ramesh, T., Kalle, R., & Downs, C. T. (2017). Staying safe from top predators: patterns of co-occurrence and inter-predator interactions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 71(2), 41. <https://doi.org/10.1007/s00265-017-2271-y>
- Ripple, W. J., Estes, J. a, Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., ... Wirsing, A. J. (2014). Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science*, 343(6167), 1241484.  
<https://doi.org/10.1126/science.1241484>
- Rodgers, T. W., Giacalone, J., Heske, E. J., Janečka, J. E., Phillips, C. A., & Schooley, R. L. (2014). Comparison of noninvasive genetics and camera trapping for estimating population density of ocelots (*Leopardus pardalis*) on Barro Colorado Island, Panama. *Tropical Conservation Science*, 7(4), 690–



705. Retrieved from [www.tropicalconservationscience.org](http://www.tropicalconservationscience.org)
- Royle, J. A., Chandler, R. B., Sollmann, R., & Gardner, B. (2014). *Spatial Capture-Recapture*. Elsevier Inc.
- Royle, J. A., Fuller, A. K., & Sutherland, C. (2018). Unifying population and landscape ecology with spatial capture–recapture. *Ecography*, *41*(3), 444–456. <https://doi.org/10.1111/ecog.03170>
- Royle, J. A., Karanth, K. U., Gopalaswamy, A. M., & Kumar, N. S. (2009). Bayesian inference in camera trapping studies for a class of spatial capture–recapture models. *Ecology*, *90*(11), 3233–3244.
- Royle, J. A., Nichols, J. D., Karanth, K. U., & Gopalaswamy, A. M. (2009). A hierarchical model for estimating density in camera-trap studies. *Journal of Applied Ecology*, *46*, 118–127. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.0>
- Sæbø, J. S. (2016). *Spatial and temporal distributions and interactions in a neotropical ground-dwelling animal community*. Norwegian University of Life Sciences.
- Salvador, J., & Espinosa, S. (2016). Density and activity patterns of ocelot populations in Yasuní National Park, Ecuador. *Mammalia*, *80*(4), 395–403. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2014-0172>
- Satter, C. B. (2016). *Estimating population density and survival of ocelots (Leopardus pardalis) in six study sites over multiple years in Belize, Central America*. Polytechnic Institute and State University.
- SEMARNAT. (2010). Norma Oficial Mexicana. NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección Ambiental-Especies Nativas de México de Flora y Fauna Silvestres-Categorías de Riesgo y Especificaciones para su Inclusión, Exclusión o Cambio-Lista de especies en Riesgo. *Diario Oficial de La Federación*, *78*. <https://doi.org/10.1007/s13398-014-0173-7.2>
- Silver, S. (2004). *Estimando la abundancia de jaguares mediante trampas-cámara*. Wildlife Conservation Society.
- Sollmann, R., Linkie, M., Haidir, I. A., & Macdonald, D. W. (2014). Bringing clarity to the clouded leopard *Neofelis diardi*: first density estimates from Sumatra. *Oryx*, *48*(4), 536–539. <https://doi.org/10.1017/S003060531400043X>



- Spehar, S. N., Loken, B., Rayadin, Y., & Royle, J. A. (2015). Comparing spatial capture-recapture modeling and nest count methods to estimate orangutan densities in the Wehea Forest, East Kalimantan, Indonesia. *Biological Conservation*, 191, 185–193.
- Srbek-Araujo, A. C. (2018). Do female jaguars (*Panthera onca* Linnaeus, 1758) deliberately avoid camera traps? *Mammalian Biology*, 88, 26–30.  
<https://doi.org/10.1016/j.mambio.2017.11.001>
- Sunarto, S., Kelly, M. J., Parakkasi, K., & Hutajulu, M. B. (2015). Cat coexistence in central Sumatra: ecological characteristics, spatial and temporal overlap, and implications for management. *Journal of Zoology*, 296(2), 104–115.  
<https://doi.org/10.1111/jzo.12218>
- Sunquist, M., & Sunquist, F. (2002). *Wild Cats of the World*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Team R Core. (2017). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <https://www.r-project.org/>
- Tobler, M. W., Hibert, F., Debeir, L., & Richard-Hansen, C. (2013). Estimates of density and sustainable harvest of the lowland tapir *Tapirus terrestris* in the Amazon of French Guiana using a Bayesian spatially explicit capture-recapture model. *Oryx*, 48(3), 410–419.  
<https://doi.org/10.1017/S0030605312001652>
- Tobler, M. W., & Powell, G. V. N. (2013). Estimating jaguar densities with camera traps: Problems with current designs and recommendations for future studies. *Biological Conservation*, 159, 109–118.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.12.009>
- Torre, J. A. de la, Arroyo-Gerala, P., & Torres-Knoop, L. (2016). Density and activity patterns of ocelots in the Greater Lacandona Ecosystem. *Therya*, 7(2), 1–13. <https://doi.org/10.12933/therya-16-372>
- Torres-Romero, E. J. (2009). *Densidad, abundancia, uso de hábitat y patrones de actividad del ocelote (Leopardus pardalis) en la zona noreste del Estado de Quintana Roo: Estudio usando cámaras trampa*. El Colegio de la Frontera Sur.



- Torres-Romero, E. J., Espinoza-Medinilla, E., & Lazcano-Barrero, M. A. (2017). Ecology and conservation of ocelot (*Leopardus pardalis*) in Northern Quintana Roo, Mexico. *Therya*, 8(1), 1–8. <https://doi.org/10.12933/therya-17-439>
- Trolle, M. (2003). Mammal survey in the southeastern Pantanal, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 12(4), 823–836. <https://doi.org/10.1023/A:1022489426920>
- Trolle, M., & Kéry, M. (2003). Estimation of Ocelot Density in the Pantanal Using Capture–Recapture Analysis of Camera-Trapping Data. *Journal of Mammalogy*, 84(2), 607–614. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2003\)084<0607:EODIT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2003)084<0607:EODIT>2.0.CO;2)
- Trolle, M., & Kéry, M. (2005). Camera-trap study of ocelot and other secretive mammals in the northern Pantanal. *Mammalia*, 60(3–4), 405–412.
- UNEP. (2012). Apéndices I , II y III. *CITES*, 41, 48. Retrieved from <http://www.cites.org/esp/app/2012/S-2012-09-25.pdf>
- Wang, Y., Allen, M. L., & Wilmers, C. C. (2015). Mesopredator spatial and temporal responses to large predators and human development in the Santa Cruz Mountains of California. *Biological Conservation*, 190, 23–33. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.05.007>
- Watanabe, S. (2010). Asymptotic Equivalence of Bayes Cross Validation and Widely Applicable Information Criterion in Singular Learning Theory. *Journal of Machine Learning Research*, 11, 3571–3594.
- Worton, B. J. (1989). Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies. *Ecology*, 70(1), 164–168. Retrieved from [http://www.jstor.org/stable/1938423?seq=1&cid=pdf-reference#references\\_tab\\_contents](http://www.jstor.org/stable/1938423?seq=1&cid=pdf-reference#references_tab_contents)



# ANEXO I

Script del modelo utilizado para los periodos de muestreo 2014 y 2016.

```
library(scrbook)
library(abind)

X1<-read.table("Datos_Trampas", header=TRUE)
X1 <- X1[,2:3]/1000
names(X1)<-c('X','Y')

# Estandarizamos
newtrapsx<-X1[,1]-mean(X1[,1])
newtrapsy<-X1[,2]-mean(X1[,2])
X<-cbind(newtrapsx,newtrapsy)
n.llx=min(X[,1])
n.upx=max(X[,1])
n.lly=min(X[,2])
n.upy=max(X[,2])

MASK<-data.matrix(read.table("Datos_Operatividad", header=FALSE))
J<-dim(MASK)[1]
K<-dim(MASK)[2]

colnames(MASK)<-1:K
KT<- apply(MASK,1,sum)
wtraps<-cbind(1:J,X,MASK)

wcaps<-as.matrix(read.table("Datos_Capturas", header=TRUE))
Y3D<-SCR23darray(wcaps, wtraps)

M<-300
sum(Y3D)
spiderplot(Y3D,X)
nind<-dim(Y3D)[1]

Y2D<-apply(Y3D,c(1,2),sum)
y<-matrix(0,ncol=J, nrow=M)
y[1:nind,]<-Y2D

buffer<- 5
xlims<- c(min(X[,1]),max(X[,1])) +c(-buffer, buffer)
ylims<- c(min(X[,2]), max(X[,2])) +c(-buffer, buffer)
area<-(xlims[2]-xlims[1])*(ylims[2]-ylims[1])

library(nimble)
## Definimos el modelo
code <- nimbleCode({

  alpha0 ~ dnorm(0,.1)
  logit(p0) <- alpha0
  sigma ~ dunif(0,5)
  psi ~ dunif(0,1)

  for(i in 1:M){
```



```

z[i] ~ dbern(psi)
s[i,1] ~ dunif(xlim[1],xlim[2])
s[i,2] ~ dunif(ylim[1],ylim[2])
d[i,1:J] <- pow(s[i,1]-X[1:J,1],2) + pow(s[i,2]-X[1:J,2],2)
p[i,1:J] <- p0*z[i]*exp(- d[i,1:J]/(2*sigma^2))

for(j in 1:J){
  y[i,j] ~ dbin(p[i,j],KT[j])
}
}
N <- sum(z[1:M])
D <- 100*N/area
r.95 <- sigma * sqrt(5.99)
A.95 <- 3.14 * pow(r.95, 2)
})

constants <- list(M = M, KT=KT, J=J, area=area)
data <- list (y=y, X=X, xlim=xlims, ylim=ylims)

z <- c(rep(1,nind),rep(0,M-nind))
sst <- cbind(runif(M, xlims[1], xlims[2]), runif(M, ylims[1], ylims[2]))
inits <- list (alpha0=0.5, s=sst, z=z)

Rmodel <- nimbleModel(code=code, constants=constants, data=data, inits=inits, check=FALSE)
Cmodel <- compileNimble(Rmodel)

#####
##### MCMC configuration and building #####
#####

mcmcspec<-configureMCMC(Rmodel, monitors=c('N', 'D', 'sigma','psi', 'p0','alpha0', 'r.95', 'A.95'))

scrMCMC <- buildMCMC(mcmcspec)

CSCRMCMC <- compileNimble(scrMCMC, project = Rmodel)
## Salida:
library(coda)
library(lattice)
CSCRMCMC$run(80000)
samples1 <- as.matrix(CSCRMCMC$mvSamples)
CSCRMCMC$run(80000)
samples2 <- as.matrix(CSCRMCMC$mvSamples)
CSCRMCMC$run(80000)
samples3 <- as.matrix(CSCRMCMC$mvSamples)

res<-mcmc.list(as.mcmc(samples1)[,c('D','N','alpha0','sigma','p0','psi', 'r.95', 'A.95')],
              as.mcmc(samples2)[,c('D','N','alpha0','sigma','p0','psi', 'r.95', 'A.95')],
              as.mcmc(samples3)[,c('D','N','alpha0','sigma','p0','psi', 'r.95', 'A.95')])
options(scipen=999)
summary(res)

```



## ANEXO II

Script del modelo utilizado para el periodo 2015, en el cual se comparte sigma, el parámetro que describe la disminución de la probabilidad de detección como una función de la distancia al centro de actividad del individuo.

```
library(abind)
library(scrbook)

# OPERATIVIDAD
#=====
MASK1<-data.matrix(read.table("Datos_Operatividad_2014", header=FALSE)); KT1<-
apply(MASK1,1,sum)
colnames(MASK1)<-1:58
MASK2<-data.matrix(read.table("Datos_Operatividad_2015", header=FALSE)); KT2<-
apply(MASK2,1,sum)
colnames(MASK2)<-1:176
MASK3<-data.matrix(read.table("Datos_Operatividad_2016.txt", header=FALSE)); KT3<-
apply(MASK3,1,sum)
colnames(MASK3)<-1:91

# TRAMPAS
#=====
X1<-read.table("Datos_Trampas_2014", header=TRUE)
  X1 <- X1[,2:3]/1000
  names(X1)<-c('X','Y')
# Estandarizamos
newtrapsx1<-X1[,1]-mean(X1[,1])
newtrapsy1<-X1[,2]-mean(X1[,2])
X1<-cbind(newtrapsx1,newtrapsy1)
J1<-nrow(X1)

X2<-read.table("Datos_Trampas_2015", header=TRUE)
  X2 <- X2[,2:3]/1000
  names(X2)<-c('X','Y')
# Estandarizamos
newtrapsx2<-X2[,1]-mean(X2[,1])
newtrapsy2<-X2[,2]-mean(X2[,2])
X2<-cbind(newtrapsx2,newtrapsy2)
J2<-nrow(X2)

X3<-read.table("Datos_Trampas_2016", header=TRUE)
  X3 <- X3[,2:3]/1000
  names(X3)<-c('X','Y')
# Estandarizamos
newtrapsx3<-X3[,1]-mean(X3[,1])
newtrapsy3<-X3[,2]-mean(X3[,2])
X3<-cbind(newtrapsx3,newtrapsy3)
J3<-nrow(X3)

# CAPTURAS
#=====
# 2014
wtraps1<-cbind(1:J1,X1,MASK1)
```



```

wcaps1<-as.matrix(read.table("Datos_Capturas_2014", header=TRUE))
datYknown1 <-SCR23darray(wcaps1, wtraps1)
spiderplot(datYknown1, X1)
nind1<-dim(datYknown1)[1]
# 2015
wtraps2<-cbind(1:J2,X2,MASK2)
wcaps2<-as.matrix(read.table("Datos_Capturas_2015", header=TRUE))
datYknown2 <-SCR23darray(wcaps2, wtraps2)
spiderplot(datYknown2, X2)
nind2<-dim(datYknown2)[1]
# 2016
wtraps3<-cbind(1:J3,X3,MASK3)
wcaps3<-as.matrix(read.table("Datos_Capturas_2016", header=TRUE))
datYknown3 <-SCR23darray(wcaps3, wtraps3)
spiderplot(datYknown3, X3)
nind3<-dim(datYknown3)[1]

# AUMENTADO DE DATOS
#=====
M1<-M2<-M3<-350
y1<-matrix(0,nrow=M1, ncol=J1); y1[1:nind1,]<-apply(datYknown1, c(1,2), sum)
y2<-matrix(0,nrow=M2, ncol=J2); y2[1:nind2,]<-apply(datYknown2, c(1,2), sum)
y3<-matrix(0,nrow=M3, ncol=J3); y3[1:nind3,]<-apply(datYknown3, c(1,2), sum)

```

### # ESPACIO DE ESTADOS

#=====

```

buffer<-3
xlim1<- c(min(X1[,1]),max(X1[,1]))+c(-buffer, buffer)
ylim1<- c(min(X1[,2]),max(X1[,2]))+c(-buffer, buffer)
xlim2<- c(min(X2[,1]),max(X2[,1]))+c(-buffer, buffer)
ylim2<- c(min(X2[,2]),max(X2[,2]))+c(-buffer, buffer)
xlim3<- c(min(X3[,1]),max(X3[,1]))+c(-buffer, buffer)
ylim3<- c(min(X3[,2]),max(X3[,2]))+c(-buffer, buffer)

Sst1<- cbind(runif(M1, xlim1[1],xlim1[2]), runif(M1, ylim1[1],ylim1[2]))
Sst2<- cbind(runif(M2, xlim2[1],xlim2[2]), runif(M2, ylim2[1],ylim2[2]))
Sst3<- cbind(runif(M3, xlim3[1],xlim3[2]), runif(M3, ylim3[1],ylim3[2]))

```

```
library(nimble)
```

```
## Definimos el modelo
```

```
code <- nimbleCode({
```

```
# A priori
```

```

for(t in 1:T){
  psi[t] ~ dbeta(1,1)
  alpha0[t] ~ dnorm(0,.1)
  logit(p0[t])<- alpha0[t]
}

```

```
sigma ~ dunif(0,5)
```

```
# Año 2014
```

```

for (i in 1:M1){
  z1[i] ~ dbern(psi[1])
}

```



```

s1[i,1] ~ dunif(xlim1[1], xlim1[2])
s1[i,2] ~ dunif(ylim1[1], ylim1[2])
d1[i,1:J1] <- pow(s1[i,1] - X1[1:J1,1],2) + pow(s1[i,2] - X1[1:J1,2],2)
p1[i,1:J1] <- p0[1]*z1[i]*exp(- d1[i,1:J1]/(2*sigma^2))

for(j in 1:J1){
  y1[i,j] ~ dbin(p1[i,j],KT1[j])
}
}

# Año 2015
for (i in 1:M2){
  z2[i] ~ dbern(psi[2])
  s2[i,1] ~ dunif(xlim2[1], xlim2[2])
  s2[i,2] ~ dunif(ylim2[1], ylim2[2])
  d2[i,1:J2] <- pow(s2[i,1] - X2[1:J2,1],2) + pow(s2[i,2] - X2[1:J2,2],2)
  p2[i,1:J2] <- p0[2]*z2[i]*exp(- d2[i,1:J2]/(2*sigma^2))

  for(j in 1:J2){
    y2[i,j] ~ dbin(p2[i,j],KT2[j])
  }
}

# Año 2016
for (i in 1:M3){
  z3[i] ~ dbern(psi[3])
  s3[i,1] ~ dunif(xlim3[1], xlim3[2])
  s3[i,2] ~ dunif(ylim3[1], ylim3[2])
  d3[i,1:J3] <- pow(s3[i,1] - X3[1:J3,1],2) + pow(s3[i,2] - X3[1:J3,2],2)
  p3[i,1:J3] <- p0[3]*z3[i]*exp(- d3[i,1:J3]/(2*sigma^2))

  for(j in 1:J3){
    y3[i,j] ~ dbin(p3[i,j],KT3[j])
  }
}

N2<-sum(z2[1:M2])
D2<-100*N2/area2
r.95 <- sigma * sqrt(5.99)
A.95 <- 3.14 * pow(r.95, 2)
})

area1<-(xlim1[2]-xlim1[1])*(ylim1[2]-ylim1[1])
area2<-(xlim2[2]-xlim2[1])*(ylim2[2]-ylim2[1])
area3<-(xlim3[2]-xlim3[1])*(ylim3[2]-ylim3[1])

constants <- list(T=3,
  M1=M1, M2=M2, M3=M3,
  J1=J1, J2=J2, J3=J3,
  area1=area1, area2=area2, area3=area3)

data<-list(y1=y1, y2=y2, y3=y3,
  KT1=KT1, KT2=KT2, KT3=KT3,
  X1=X1, X2=X2, X3=X3,
  xlim1=xlim1, ylim1=ylim1,
  xlim2=xlim2, ylim2=ylim2,

```



```

xlim3=xlim3, ylim3=ylim3)

zst1 <- c(rep(1,nind1),rep(0,M1-nind1))
zst2 <- c(rep(1,nind2),rep(0,M2-nind2))
zst3 <- c(rep(1,nind3),rep(0,M3-nind3))

inits <- list (psi=runif(3,0,1), alpha0=runif(3,0,1),
              s1=Sst1, s2=Sst2, s3=Sst3,
              z1=zst1, z2=zst2, z3=zst3)

Rmodel <- nimbleModel(code=code, constants=constants, data=data, inits=inits)
Cmodel <- compileNimble(Rmodel)

#####
##### MCMC configuration and building #####
#####

mcmcspec<-configureMCMC(Rmodel, monitors=c('N2','D2','alpha0','psi','p0','sigma', 'r.95', 'A.95'))
pumpMCMC <- buildMCMC(mcmcspec)
CpumpMCMC <- compileNimble(pumpMCMC, project = Rmodel)

CpumpMCMC$run(80000)
samples1 <- as.matrix(CpumpMCMC$mvSamples)
CpumpMCMC$run(80000)
samples2 <- as.matrix(CpumpMCMC$mvSamples)
CpumpMCMC$run(80000)
samples3 <- as.matrix(CpumpMCMC$mvSamples)

## Salida:
library(coda)
library(lattice)
res<-mcmc.list(as.mcmc(samples1),as.mcmc(samples2),as.mcmc(samples3))
options(scipen=999)
summary(window(res[,c('N2','D2','alpha0[2]','psi[2]','p0[2]','sigma', 'r.95', 'A.95')], start=1000))

```

