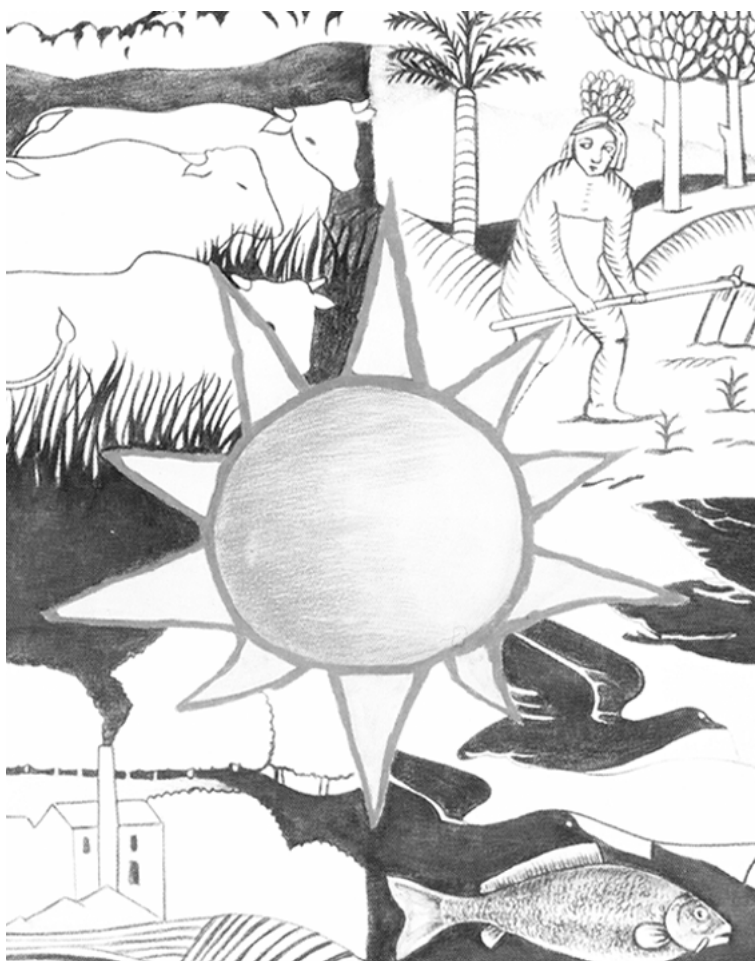


TÉCNICAS PARA EL ANÁLISIS DE PATRONES DE USO DEL ESPACIO EN FELINOS AMERICANOS (MAMMALIA: CARNIVORA)

Techniques for analyzing the space use patterns in American cats (Mammalia: Carnivora)

Juan D. Riquelme



Laboratorio de Ecología Aplicada y Biodiversidad, Escuela de Ciencias Ambientales, Facultad de Recursos Naturales, Universidad Católica de Temuco, Casilla 15-D, Temuco, Chile.
E-mail: juan_riquelm@hotmail.com

RESUMEN

Los estudios en ecología de carnívoros involucran las relaciones entre los organismos y su ambiente, de este modo la macroecología como marco de investigación ofrece un enfoque complementario desde una perspectiva geográfica e histórica. Por otro lado, diversos métodos estadísticos han sido desarrollados como apoyo a esta disciplina, teniendo en cuenta la creación de modelos predictivos de hábitat y/o distribución de especies, por lo que se revisan las principales técnicas de análisis espacial y modelos de distribución de especies evaluando sus ventajas y desventajas. La determinación de los patrones de uso de espacio de los carnívoros y la aplicación de modelos de distribución de especies podrían resultar claves para apoyar el proceso de evaluación del estado de conservación, por ejemplo de los felinos americanos. Por último, una correcta modelación implica coherencia con los objetivos, la teoría ecológica implicada, así como de las propiedades intrínsecas de la información desde una perspectiva estadística.

Palabras claves: análisis espacial, ámbito de hogar, modelos de distribución.

ABSTRACT

The development of studies in ecology involves the relationships between organisms and their environment. In this idea, macroecology as a research framework provides one complementary approach from a geographic and historical perspective. On the other hand, various statistical methods have been developed to support these disciplines, taking into account the predictive modeling of habitat and/or species distribution, so we review the main spatial analysis techniques and species distribution models, evaluating their advantages and disadvantages. The determination of space usage patterns of animals and application of species distribution models could be key to support the evaluation of the conservation status of American cats. Finally, a correct modeling implies consistency with the objectives, ecological theory involved, as well as the intrinsic properties of the data from a statistical perspective.

Keywords: spatial analysis, home range, distribution models.

INTRODUCCIÓN

El desarrollo de estudios en ecología de carnívoros involucra las relaciones entre los organismos y su ambiente, ocupándose de cómo la abundancia, distribución y diversidad de las especies son afectadas por las interacciones con otros organismos y con el ambiente abiótico (Krebs 1985). En esta idea, Brown (1984) acuña el término de macroecología para describir un programa de investigación complementario al enfoque ecológico, basado en la caracterización de los patrones estadísticos de abundancia, distribución y diversidad, desde una perspectiva geográfica e histórica; abordando así las relaciones entre la dinámica e interacciones de poblaciones de especies y los procesos de formación de especies, extinción y expansión-contracción de las áreas de distribución (Brown 1995). En este punto, diversos métodos estadísticos han sido desarrollados como apoyo a estas disciplinas, teniendo en cuenta la creación de modelos predictivos de hábitat y/o distribución de especies (Guisan & Zimmerman 2000).

En este contexto, la cuantificación de la relación entre las especies y el ambiente representa el núcleo de los modelos de distribución de especies (MDE) (Guisan & Zimmermann 2000). Estos modelos, definidos como un estadístico y/o algoritmo de análisis que predice la distribución de una especie a partir de observaciones de campo, mapas auxiliares que caracterizan el hábitat y el conocimiento experto (Hengl et al. 2009), representan un apoyo para el desarrollo de estudios en el campo de la ecología desde una perspectiva geográfica (Guisan & Zimmermann 2000, Elith & Leathwick 2009).

Los MDE representan una pieza importante de información para evaluar los estados de conservación de las especies, pudiendo aportar con medidas de uso del espacio, como la

extensión de la presencia y la determinación de áreas de ocupación, necesarias y empleadas como criterios para establecer las categorías de amenaza según los métodos propuestos por Mace & Stuart (1994) (Millsap et al. 1990, Guisan & Zimmerman 2000, Burgman & Fox 2003, UICN 2010). Por ejemplo, la aplicación de los Criterios de la Lista Roja de UICN se basa en la evidencia disponible respecto a la abundancia, tendencias y distribución de los organismos (UICN 2010), con lo que el estudio del uso del espacio y la aplicación de modelos de distribución de especies bajo un enfoque macroecológico apoyarían al proceso de evaluación del estado de conservación de las especies, particularmente de los felinos americanos.

En este contexto, con el objeto de evaluar la aplicabilidad de las técnicas de análisis y modelación espacial, según ventajas y desventajas, en felinos americanos, se revisaron aspectos de la ecología animal en la distribución de especies en 59 artículos publicados en revistas indexadas. Los felinos de América corresponden a 14 especies (García-Perea 1994, Wozencraft 2005): lince de Canadá *Lynx canadensis* (Kerr, 1792), lince rojo *Lynx rufus* (Schreber, 1776), ocelote *Leopardus pardalis* (Linnaeus, 1758), margay *L. wiedii* (Schinz, 1821), gato andino *L. jacobita* (Cornalia, 1865), gato del pantanal *L. braccatus* (Cope, 1889), gato de las pampas *L. colocolo* (Molina, 1782), gato del pajonal *L. pajeros* (Desmarest, 1816), gato de Geoffroy *L. geoffroyi* (D'Orbigny y Gervais, 1844), guiña *L. guigna* (Molina, 1782), oncilla *L. tigrinus* (Schreber, 1775), puma *Puma concolor* (Linnaeus 1771), jaguarundi *Puma yagouaroundi* (Geoffroy, 1803) y jaguar *Panthera onca* (Linnaeus 1758).

Dentro de las técnicas revisadas, existen dos grandes corrientes: i) aquellas técnicas que permiten obtener la extensión del uso del espacio, o el ámbito de hogar, solo a partir de

los registros de ocurrencia de individuos, y ii) aquellos modelos construidos a partir de una relación funcional entre la ocurrencia de los individuos y las variables ambientales a partir de técnicas multivariantes. Para los primeros, los principales métodos empleados son el Polígono Mínimo Convexo (Mohr 1947) y el kernel (Worton 1989), y para los segundos, el Análisis Factorial del Nicho Ecológico (Hirzel et al. 2002), el Maxent (Phillips et al. 2006) y los Modelos Lineales Generalizados (Hastie & Tibshirani 1990).

En este contexto, solo las técnicas anteriormente mencionadas serán descritas, dada su relevancia en estudios desarrollados en felinos americanos. Otros métodos presentes en la literatura serán solo mencionados.

Por último, antes de abordar las técnicas de análisis de patrones del uso del espacio por felinos, resulta necesario desarrollar el concepto de distribución de las especies.

DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES

La distribución corresponde a la extensión ocupada por una especie en un área geográfica (Begon et al. 1999), o bien el patrón espacial en un hábitat, en respuesta a patrones ambientales dada una disposición espacial y temporal no uniforme de recursos y condiciones bióticas (Addicott et al. 1987); por lo que los conceptos de parche, hábitat y nicho ecológico, habitualmente empleados en el desarrollo de estudios en ecología, deben ser precisados.

Parche se define como una discontinuidad en los estados de caracteres ambientales de importancia para el organismo en términos de división y heterogeneidad (Wiens 1976, Shorrocks et al. 1979, Addicott et al. 1987); la división involucra separación de parches por regiones de condiciones ambientales

relativamente inadecuados para el *fitness* del organismo, mientras que la heterogeneidad considera la existencia de dos o más tipos de calidad de parches que pueden diferir o no en la idoneidad del hábitat (Southwood 1977, Addicott et al. 1987). Es así que en estos términos, los estudios de patrones de selección de hábitat proveen información acerca de áreas y recursos que influyen la adecuación de individuos y la viabilidad de las poblaciones (Land et al. 2008).

Por otro lado, el hábitat es definido como las «condiciones y recursos presentes en un área que producen la ocupación por un organismo, incluyendo sobrevivencia y reproducción» (Hall et al. 1997, Begon et al. 1999, Calenge 2007), implicando la región del espacio ambiental compuesta por múltiples dimensiones representadas por variables ambientales bióticas y abióticas (Aarts et al. 2008, Hirzel & Le Lay 2008, Beyer et al. 2010). Así, el uso del espacio ambiental corresponde a la porción del tiempo que los animales permanecen en un hábitat determinado (Johnson 1980, Beyer et al. 2010).

Algunos animales de alta vagilidad establecen un patrón de conducta, la territorialidad, con el fin de tener acceso preferencial al alimento, refugio y apareamiento (Odum 1995, Maier 2001). En esta idea, el ámbito de hogar ha sido empleado como la medida básica del uso del espacio por parte de los animales (Worton 1987), por lo que la determinación del tamaño, forma y patrones de utilización del ámbito de hogar han sido la base para la comprensión de cómo se comporta una especie en un área determinada (Harris et al. 1990).

Si bien, habitualmente la distribución de los organismos se visualiza en el espacio geográfico; igualmente importante resulta la conceptualización de la distribución en el espacio ambiental basado sobre el concepto

de nicho ecológico (Grinnell 1917, Elton 1927, Hutchinson 1957, Pearson 2007).

El término nicho ecológico, introducido por Grinnell (1917), representa una subdivisión del hábitat, donde cada nicho está ocupado por una sola especie, basado sobre variables de amplia escala (climáticas) (Krebs 1985, Hirzel & Le Lay 2008, Sillero 2011). Más tarde, Elton (1927) enfatiza la función del rol de una especie en la comunidad en términos de su relación con el alimento y enemigos basado sobre una escala fina (nutrientes) (Krebs 1985, Hirzel & Le Lay 2008, Sillero 2011); en esta idea, Gause (1934) señala que «como resultado de la competencia, dos especies semejantes pocas veces ocupan nichos similares» (Krebs 1985). Estos conceptos quedaron incluidos en la definición posterior de Hutchinson (1957), quién lo define como un hipervolumen en el espacio multidimensional definido por las variables ambientales, dentro del cual las especies pueden potencialmente mantener una población viable (Begon et al. 1999, Hirzel et al. 2002, Sillero 2011). La importancia del concepto de nicho propuesto por Hutchinson radica en su formalización matemático-geométrica y; a su vez, en que dejó de ser considerado como una característica del ambiente (e.g., Grinnell 1917, Elton 1927), pasando a ser definido como una característica del organismo (Schoener 1989, Leibold 1995, Vásquez 2005).

Por su parte, el espacio multidimensional está compuesto por dos tipos de ejes: los que involucran recursos u otros requerimientos dinámicos vinculados (bionómicos) y los relacionados a condiciones estáticas (escenopoéticos) (Hutchinson 1981, Soberón & Nakamura 2009). Este hipervolumen de n -dimensiones recibe el nombre de nicho fundamental; sin embargo, una especie no ocupa toda su extensión producto de la exclusión por competencia, para lo cual Hutchinson (1981) usa el término de nicho

realizado (Hutchinson 1957, Krebs 1985, Guisan & Zimmermann 2000, Sillero et al. 2010, Sillero 2011). Jackson & Overpeck (2000) discuten el concepto de nicho potencial, el cual es la intersección entre el espacio del nicho fundamental y la disponibilidad del espacio ambiental, para el cual, el nicho realizado es un subconjunto del nicho potencial (Sillero 2011); no obstante, las especies pueden estar ausentes de sus hábitats óptimos por razones históricas o debido a limitaciones para dispersarse a estos hábitats (Holt 2003, Sillero 2011). Es así como Pearson (2007) introduce el término de nicho ocupado, donde la distribución de la especie está limitada tanto por factores geográficos o de dispersión, como por interacciones bióticas (e.g., competencia, depredación, simbiosis y parasitismo), por lo que la región del nicho ocupado corresponde a la distribución geográfica de la especie, el cual resulta ser menor que el nicho realizado (Soberón & Peterson 2005, Sillero 2011).

Pulliam (2000) propone cuatro visiones teóricas de la relación entre el nicho y la distribución: i) el nicho Grinnelliano, donde una especie ocurre cuando las condiciones ambientales son adecuadas (i.e., nicho fundamental); ii) el nicho realizado de Hutchinson, cuando una especie es excluida por competencia o depredación de una parte de su nicho fundamental; iii) la dinámica fuente-sumidero, donde una especie comúnmente ocurre en un hábitat sumidero en el que la tasa de crecimiento de la población es menor a uno, por lo tanto desaparecería sin la migración constante de los hábitats fuentes; y iv) la situación de dispersión limitada, donde una especie está frecuentemente ausente de sus hábitats adecuados, debido a los eventos de extinción recurrentes y la capacidad limitada de dispersión impidiendo la colonización completa (Guisan & Thuiller 2005).

Si bien, Sillero (2011) recomienda usar el término modelos de nicho ecológico en vez de

modelos de distribución, dado que es la distribución de hábitats adecuados la que está predicha, diversos autores consideran que el nicho realizado puede ser representado espacialmente, por lo que el término de modelos de distribución es usado debido a que las distribuciones observadas ya están limitadas por las interacciones bióticas y recursos limitantes (Araújo & Guisan 2006, Colwell & Rangel 2009, Guisan & Thuiller 2005). A su vez, el término aptitud de hábitat es usado para la salida de los modelos basados en el nicho ecológico, dado que relacionan condiciones ambientales con la probabilidad de ocurrencia de las especies (Hirzel & Le Lay 2008, Sillero 2011). Un modelo de hábitat adecuado (HSM) es una interpretación subjetiva de un modelo de nicho ecológico realizado (Sillero 2011) donde, en el caso de contar con datos de presencia/ausencia (o presencia/pseudo ausencia), el HSM es una representación de los hábitats potenciales estrictamente ocupados por la especie; en cambio para datos de solo presencia, el HSM resulta ser todos los hábitats idóneos para la especie dado que no se pueden representar hábitats ocupados o no ocupados (Sillero 2011).

Por otro lado, los estudios en ecología involucran a menudo ensambles funcionales o gremios; es decir, grupos de especies, que independiente de su posición taxonómica, se sobreponen significativamente en sus requerimientos de nicho ecológico (Root 1967, Jaksic & Marone 2007). En este punto, la competencia interespecífica ha sido sugerida como uno de los más importantes mecanismos de organización en un ensamble (Jaksic & Marone 2007, Di Bitteti et al. 2010), por lo que los gremios de carnívoros tope han sido usados para revelar las consecuencias evolutivas y ecológicas de fuertes interacciones por competencia (Schoener 1974). En general, los felinos americanos presentan características morfométricas

similares (Johnson et al. 2006), por lo que resulta de interés comprender la coexistencia y uso del hábitat producto de interacciones intra-gremio (Di Bitteti et al. 2010).

ÁMBITO DE HOGAR DE LOS INDIVIDUOS

El ámbito de hogar es definido como la zona utilizada por el animal durante sus actividades normales de recolección de alimento, apareamiento y el cuidado de las crías y juveniles (Burt 1943, Calenge 2011). Diversos autores han sustituido este concepto por el de distribución de la utilización (Van Winkle 1975, Worton 1989); el cual describe el uso del espacio de los animales mediante una función de densidad de probabilidad bivariable, entregando la probabilidad de moverse en cualquier lugar del espacio de acuerdo a las coordenadas x , y (Calenge 2011). La estimación del ámbito de hogar se logra mediante dos formas: i) la representación del ámbito de hogar propiamente tal (Burt 1943), mediante la delimitación de la extensión espacial de los movimientos de los animales; y ii) la distribución de utilización, representando la densidad del espacio usado por los animales a una escala fina (Jennrich & Turner 1969, Ford & Krumme 1979, Van Winkle 1975, Getz & Wilmers 2004, Pearce & Boyce 2006). En este punto, los métodos más usados para la determinación del ámbito de hogar son el Polígono Mínimo Convexo (Mohr 1947) y el kernel, este último usado como estimador de la distribución de utilización (Worton 1989, Getz & Wilmers 2004, Calenge 2011).

El Polígono Mínimo Convexo (Mohr 1947)

El Polígono Mínimo Convexo (PMC), es uno de los primeros estimadores de ámbito de

hogar desarrollado en ecología que entrega solo la extensión del rango del animal (Mohr 1947, Worton 1987), el cual consiste en el cálculo del polígono convexo más pequeño que encierra todos los desplazamientos de los animales (sus ángulos son menores a 180 grados (Worton 1987, Calenge 2011)). Dado que entrega la forma del ámbito de hogar, el PMC permite ser incluido con otros métodos de estimación de ámbito de hogar, facilitando así las comparaciones de área entre diferentes estudios (Harris et al. 1990, White & Garrott 1990, Sterling et al. 2000). A pesar de su utilidad, las estimaciones del ámbito de hogar basadas en el PMC son consideradas imprecisas e inconsistentes por ser sensibles al tamaño de la muestra y la forma del patrón de los datos en el espacio (e.g., Worton 1987, Franzreb 2006, Downs & Horner 2009), de este modo presenta tres grandes limitaciones: i) podría aumentar el tamaño del ámbito de hogar a medida que el número de registros de localizaciones también lo hace (White & Garrott 1990), ii) la inclusión de áreas que el animal efectivamente no usa, sobreestimando su ámbito de hogar (Harris et al. 1990), y iii) el método no considera las diferencias en la intensidad del uso del espacio (Sterling et al. 2000).

Otra forma de obtener el ámbito de hogar es mediante la conexión de todos los puntos de localización para cada animal para formar un polígono cóncavo cerrado, reduciendo con ello el riesgo de generar una sobreestimación del ámbito de hogar a diferencia del PMC (Stickel 1954, White & Garrott 1990, Kenward 1987); sin embargo, los polígonos mínimos cóncavos pueden no ser comparables entre los estudios, dado que su utilidad es incierta y no presentan un procedimiento objetivo para su obtención (White & Garrott 1990, Sterling et al. 2000).

Métodos kernel (Worton 1989) y la distribución de utilización

El estimador de densidad kernel es aplicado en ecología para estimar los ámbitos de hogar de los animales a partir de datos de radio-seguimiento (Worton 1995), siendo considerado el método más fiable para la determinación de la distribución de la utilización (Worton 1989, Silverman 1986, Wand & Jones 1995, Powell 2000, Kernohan et al. 2001, Hemson et al. 2005, Calenge 2011). El método funciona mediante la ubicación de una densidad de probabilidad de dos dimensiones (un kernel) sobre cada registro espacial de una especie, donde una grilla es superpuesta sobre la superficie resultante y una estimación de la densidad es obtenida para cada intersección de la grilla (promedio de los kernel) (Burgman & Fox 2003).

Los métodos kernel están libres de asunciones paramétricas para la obtención de la distribución de la utilización (Worton 1989); no obstante, este método supone que los datos son estacionarios, es decir, son independientes e idénticamente distribuidos en el espacio, donde la media y varianza, tanto espacial como temporal, son constantes (Jacobsen 2006, Downs et al. 2012). Los rangos de estimaciones basados en estimadores kernel dependen sensiblemente de la elección del ancho de banda (Seaman & Powell 1996) y están sujetos a sesgo, en particular cuando los tamaños de muestra son pequeños, aunque estos sesgos pueden ser inferiores a los PMC (Seaman & Powell 1996, Burgman & Fox 2003).

El ancho de banda o parámetro de suavizado (h) controla la cantidad de variación en cada componente de la estimación, por lo que si un pequeño valor de h es usado, detalles finos de los datos pueden ser vistos, mientras que valores grandes de h obscurecen los rasgos más prominentes (Worton 1989). Dos

métodos ampliamente usados para calcular h en los análisis de ámbito de hogar son el ancho de referencia y la validación cruzada de los mínimos cuadrados (Silverman 1986, Worton 1989, Hemson et al. 2005, Calenge 2011); no obstante, respecto a esta última, el método de probabilidad de validación cruzada es considerado una alternativa (Horne & Garton 2006). De este modo, la elección del parámetro de suavizado apropiado (o ancho de banda) es el asunto más importante en un análisis kernel (Wand & Jones 1995, Kie et al. 2010), particularmente crítico en la determinación de los contornos exteriores (Seaman & Powell 1996, Fieberg 2007, Downs & Horner 2009, Kie et al. 2010), siendo a su vez sensibles al tamaño de la muestra (Seaman & Powell 1996, Blundell et al. 2001).

En la determinación de la distribución de utilización, Worton (1989) sugiere emplear dos métodos: i) el kernel fijo, en el cual una función kernel bivariable se coloca sobre cada punto, y los valores de estas funciones son promediadas, y ii) el kernel adaptativo, donde se varía el parámetro de suavizado para que las áreas con baja concentración de puntos tengan mayores valores de h que en las zonas con una alta concentración de puntos, presentando una mejora en las colas de densidad a comparación del kernel fijo (Worton 1989, Calenge 2011); sin embargo, a pesar de estas consideraciones, los kernel producen estimaciones de ámbito de hogar positivamente sesgadas (Girard et al. 2002, Hemson et al. 2005), acentuándose en ámbitos de hogar que se ajustan a formas complejas (Downs & Horner 2009).

Otros métodos de estimación del ámbito de hogar de los individuos

Han surgido nuevos métodos basados en el cálculo de múltiples cierres convexos (Calenge

2011) destacando el cierre convexo local (*LoCoH*; Getz & Wilmer 2004, Getz et al. 2007) y los polígonos de casco característicos (Downs & Horner 2009).

Para el primer método, los polígonos mínimos convexos son fijados para los puntos, de tal forma que se crea un casco alrededor de cada punto y sus k vecinos más cercanos (Getz et al. 2007, Downs et al. 2012). A su vez, los polígonos de casco característicos se forman mediante la construcción de una triangulación de Delaunay a partir de un patrón de puntos y la eliminación de algunos conjuntos de triángulos para crear un casco con lados cóncavos (Downs & Horner 2009, Downs et al. 2012). Downs et al. (2012), a partir de datos simulados de ocurrencia de *Puma concolor coryi*, evaluaron la eficiencia del kernel, k -LoCoH y polígonos de cascos característicos para la determinación del ámbito de hogar y áreas núcleo; señalando que la falta de homogeneidad en los patrones de uso del espacio afecta a las estimaciones del kernel, seguido del k -LoCoH; no así el método de los polígonos de cascos característicos, método que representa adecuadamente las características de los movimientos no estacionarios de los animales, producto de sus preferencias por hábitat y diferencias de patrones de actividad.

Si bien las estimaciones de ámbitos de hogar representa una medida básica de los patrones de uso del hábitat (Worton 1989, Calenge 2011), no implican una medida directa del uso de hábitat, dado que un animal puede aumentar o disminuir éste usando los mismos rasgos de hábitat (Pettorelli et al. 2008). Es por ello que la generación de modelos de distribución de especies han sido empleados en la cuantificación de las relaciones entre la distribución de las especies y sus ambientes (Guisan & Zimmermann 2000, Hirzel et al. 2002, Rushton et al. 2004, Guisan & Thuiller 2005).

MODELOS DE DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES

Los modelos de distribución de especies relacionan nichos con áreas de distribución, con el objeto de estimar áreas de distribuciones actuales o potenciales, o un conjunto de hábitats idóneos a partir de datos de presencia/ausencia o solo presencia, en conjunto con datos ambientales (Guisan & Zimmermann 2000, Soberón & Nakamura 2009, Warren & Seifert 2011). El desarrollo de estos modelos tienen tres componentes básicos: i) un conjunto de datos que describe la incidencia o abundancia de las especies objetivo y un conjunto de datos de supuestas variables explicativas (i.e., predictores ambientales), ii) un modelo matemático que relaciona los datos de las especies con las variables explicativas, y iii) una evaluación de la utilidad del modelo desarrollado en términos de un ejercicio de validación del modelo (Rushton et al. 2004). El conjunto de datos para los grandes mamíferos y depredadores en particular, se basa a menudo en el seguimiento por radio telemetría (Rushton et al. 2004); sin embargo, pueden ser otra fuente de datos las observaciones obtenidas de forma oportunista, las colecciones de historia natural y museos (Guisan & Thuiller 2005).

Las respuestas de las especies en el modelo de distribución dependerán de la naturaleza del predictor ambiental y los procesos ecológicos asociados (Guisan & Zimmermann 2000, Austin 2007). En la literatura, se pueden reconocer tres tipos de variables: las variables directas, indirectas y de recursos (Austin & Smith 1989, Guisan & Zimmermann 2000). Las variables directas representan parámetros ambientales de importancia fisiológica pero que no son consumidas (e.g., temperatura); mientras que las variables indirectas corresponden a aquellas que no tienen una relevancia fisiológica para la presencia de una especie (e.g., pendiente,

exposición, elevación, topografía, tipo de hábitat). En esta idea, los animales presentan respuestas indirectas ante variables como la vegetación (e.g., refugio), temperatura, precipitaciones, diversidad del paisaje y la topografía, esta última al afectar la locomoción de los animales, así como también el desarrollo de la vegetación (Grinnell 1917, Hirzel & Le Lay 2008). Por último, las variables de recursos se refieren a materia y energía consumida por animales (e.g., agua, nutrientes o presas) (Austin & Smith 1989, Austin 2007).

A su vez, diversos autores han considerado la inclusión de variables indirectas en la modelación de la distribución de las especies, así como la consideración de ciertos rasgos del hábitat (e.g., caminos, áreas urbanas) (Bunnefeld et al. 2006, Reynolds-Hogland & Mitchell 2007, Pettorelli et al. 2008, Basille et al. 2008) las que, por lo demás, resultan fácilmente medidas en el campo, presentando a su vez buenas correlaciones con los patrones de distribución de las especies (Guisan et al. 1999, Guisan & Zimmermann 2000).

Análisis Factorial del Nicho Ecológico (ENFA)

El Análisis Factorial del Nicho Ecológico (ENFA), ha sido desarrollado para el estudio de la distribución geográfica de las especies a partir de la relación del espacio ambiental y el espacio geográfico mediante el concepto del nicho ecológico (Hirzel et al. 2002). Esta técnica de modelado, basada en la teoría ecológica de Hutchinson (1957), estima un índice de idoneidad de hábitat, dado que utiliza solo información de presencia de especies y variables ambientales predictoras, modeladas en un mapa raster de N celdas isométricas y adyacentes (Hirzel et al. 2002). Mediante el ENFA, se espera que la distribución de las especies no sea aleatoria en relación a los

predictores ambientales, produciéndose preferentemente en las celdas situadas dentro de su rango óptimo. Esto puede ser cuantificado mediante la comparación de la distribución de los predictores ambientales (o variables ecogeográficas) de las celdas en las que la especie se observó con la de todo el conjunto de celdas, respecto a su media y varianza. Es así como la especie focal puede mostrar un grado de marginalidad (la media de la especie difiere de la media global) y especialización (la varianza de la especie difiere de la varianza global), por lo que el nicho multivariante puede ser cuantificado sobre alguno de sus ejes mediante estos índices (Hirzel et al. 2002, Hirzel & Guisan 2002).

Si la marginalidad es alta, el individuo, población o especie están presentes en las zonas que muestran características de los hábitats muy diferentes en comparación con los que están disponibles (Basille et al. 2008). Por su parte, la especialización mide la dispersión del nicho ecológico, y expresa su restricción en algunas direcciones particulares. Una alta especialización en una dimensión dada indica que el individuo, población o especie no tolera una gran variación de las características del hábitat que en su mayoría determinan esa dimensión, dado el nicho restringido de la especie (Hirzel et al. 2002, Basille et al. 2008).

Por otro lado, a medida que más predictores ambientales se introducen, surgen efectos de multicolinealidad y redundancia, efectos reducidos por los análisis factoriales, dado que estas técnicas reducen el número de factores sin perder demasiada información para los análisis posteriores (Hirzel et al. 2002). No obstante, un inconveniente de esta técnica radica en que los valores de estos índices están obligados a depender de la serie global elegida como referencia, por lo que una especie puede parecer muy marginal o especializada en la escala de todo un país, pero mucho menos en un subgrupo de la misma (Hirzel et al. 2002).

Modelo de máxima entropía (Maxent)

Otra técnica de modelación de distribución de especies, similar a el ENFA, ampliamente usada para datos de solo presencia es Maxent (Elith et al. 2006, Elith et al. 2011). Maxent estima la distribución de probabilidad de ocurrencia de especies siguiendo el principio de máxima entropía (i.e., la más uniforme), sujeta a la condición de que el valor esperado de cada variable ambiental coincide con su media empírica (Phillips et al. 2006). En esta idea, a partir de datos de presencia y variables ambientales representadas en un mapa raster, Maxent estima un modelo de nicho ocupado al generar sus propias ausencias, es decir la distribución geográfica de la especie (Pearson 2007).

Por otro lado, respecto a los modelos predictivos de distribución de especies basados solo en datos de presencias, se considera que estos pueden sobrestimar las regiones aptas para la especie (Zaniewski et al. 2002, Engler et al. 2004, Chefaoui & Lobo 2008). Esto ocurre principalmente con especies con alta capacidad de dispersión o en retroceso poblacional, en donde una proporción de las presencias puede tratarse de registros de individuos que no se encuentran en áreas apropiadas (Pulliam 2000, Soberón & Peterson 2005, Chefaoui & Lobo 2008). Es por ello que, cuando se trabaja con especies en peligro de conservación, se recomienda utilizar otro tipo de modelos de hábitat como los Modelos Lineales Generalizados (GLM), los que demuestran tener una mayor capacidad predictiva de la ocurrencia precisa de especies, presentando como salida la probabilidad de ocurrencia en hábitats adecuados, dado que emplean datos de presencia/ausencia (Zaniewski et al. 2002, Engler et al. 2004, Chefaoui & Lobo 2008, Hirzel & Le Lay 2008, De Angelo 2009, Hengl et al. 2009).

Modelos de regresión lineal generalizados (GLM)

El análisis de regresión ha sido ampliamente aplicado en la modelación de la distribución espacial de las especies, mostrando una relación funcional entre la variable dependiente (variable respuesta: presencia/ausencia) y la variable independiente (predictores ambientales) (Guisan & Zimmermann 2000, Scott et al. 2002, Guisan et al. 2002). En ecología, es común que a medida que aumenta la media de la muestra también aumenta su varianza, por lo que ante un incumplimiento de los supuestos de normalidad de los errores y homocedasticidad de la varianza, una alternativa son los modelos de regresión lineal generalizados (Hastie & Tibshirani 1990, Cayuela 2011).

Los modelos de regresión lineal generalizados (GLM de las siglas en inglés de Generalized Linear Models) son una extensión matemática de los modelos lineales que no fuerzan los datos a escalas no naturales, permitiendo falta de linealidad e inconstancia de la varianza de los datos (Hastie & Tibshirani 1990, Guisan et al. 2002). Los GLM están basados sobre la asunción de una relación lineal entre la media de la respuesta variable y la combinación de las variables explicativas. Esta relación es a través de la función de vínculo, la cual se encarga de linealizar la relación entre la variable respuesta y las variables independientes mediante la transformación de la variable respuesta para así homogenizar las varianzas esperadas, ocupándose de distribuciones como la binomial (Bolker et al. 2009, Cayuela 2011).

El modelo binomial con función de vínculo logístico (logit) es comúnmente usado en modelos de distribución bajo el nombre de regresión logit (Guisan & Zimmerman 2000, Cayuela 2011). Este tipo de regresión es usada cuando la variable respuesta es binaria, donde

las variables explicativas son continuas o categóricas (Guisan et al. 2002). El resultado de un modelo de regresión logística en sí es una predicción de la probabilidad de ocurrencia para datos de presencia/ausencia; no obstante, en caso de no contar con datos de ausencia, estos pueden ser obtenidos mediante la generación de las llamadas pseudo-ausencias con técnicas como el ENFA o Maxent las cuales identifican áreas donde la especie no es probable que ocurra (Guisan et al. 2002, Zaniwski et al. 2002, Engler et al. 2004, Hengl et al. 2009).

Por otro lado, en caso de contar con datos de conteo o abundancia, son generalmente usados los modelos basados en la distribución Poisson (Cayuela 2011). No obstante, esta técnica a pesar de ser un modelo robusto, no suele considerarse como técnica para mejorar la predicción de la distribución de las especies, donde los residuos del modelo normalmente no son usados para propósitos de interpolación (Hengl et al. 2009). En una distribución de Poisson, la varianza es igual a la media; sin embargo, por diversas razones, la cantidad de variación para cada unidad de muestreo es típicamente mayor que la esperada por un puro proceso Poisson (Lindén & Mäntyniemi 2011). Esta variación adicional, denominada como sobredispersión, es causada por la heterogeneidad espacio-temporal en el proceso que produce datos, típicamente debido a los errores de observación (efectos de muestreo e inexactitud de observación) o errores de proceso (variación en la intensidad Poisson) (Lindén & Mäntyniemi 2011). Es así como para datos asimétricos, que presentan sobredispersión y que contienen muchos valores bajos (observado comúnmente en recuentos de animales), los GLM binomiales negativos han sido empleados con buenos resultados (Sileshi 2008, Davis et al. 2011, Lindén & Mäntyniemi 2011).

Otros métodos de modelación de distribución de especies

Además de los métodos revisados anteriormente, otras técnicas han sido empleadas en la modelación de la distribución de felinos americanos; es el caso de los métodos de distancia Penrose y el conjunto de algoritmo de reglas (GARP) para datos de solo presencia. El método de Penrose consiste en un estadístico de distancia para medir la similitud de hábitats entre la media de las áreas de presencia de los felinos y los predictores ambientales representados en un mapa de grillas hexagonales e isométricas, generando así un modelo de aptitud de hábitat (Manly 1994). Por su parte, GARP es un conjunto de algoritmos que en un proceso iterativo basado sobre reglas aleatorias de decisión, genera un modelo de nicho ocupado o de probabilidad de ocurrencia al estimar sus propias ausencias (Stockwell & Peters 1999).

Por otro lado, han sido empleados los GAM (Generalized Additive Model) y GLMM (Generalized linear mixed Model) para información de presencia/ausencia. El método de GAM es una interpretación no-paramétrica de los GLM, para el cual las variables predictoras son ajustadas de forma independiente por funciones suavizadas y no por relaciones lineales o cuadráticas, destacando así su capacidad para enfrentar relaciones altamente no lineales (Hastie & Tibshirani 1990, Guisan et al. 2002). A su vez, los GLMM son una adecuación de los GLM para datos de estructura de errores no lineales, en la que el predictor lineal puede contener efectos aleatorios y los errores pueden estar espacialmente autocorrelacionados (Venables & Ripley 2004, Dormann et al. 2007).

A continuación, se presentan las técnicas para el análisis de patrones de uso del espacio en felinos americanos (Tabla 1 y Fig. 1).

MÉTODOS EMPLEADOS PARA ESTIMAR EL USO DEL ESPACIO Y PATRONES ESPACIALES EN FELINOS AMERICANOS

Ámbito de hogar en felinos americanos

Con el objeto de describir la organización social y espacial de los felinos americanos, el ámbito de hogar ha sido determinado por diversos autores aplicando básicamente las técnicas del PMC y kernel. Se revisaron 43 artículos publicados en revistas indexadas para diversas especies de felinos en distintas latitudes del continente americano (ver Tabla 2).

Respecto a los kernel, habitualmente se establecen contornos de 95% y 50% para la representación de la extensión del ámbito de hogar y áreas núcleo respectivamente; no obstante, un contorno de 85% se considera más adecuado para la representación de áreas de importancia biológica, independientemente del estimador empleado (Seaman et al. 1999, Dickson & Beier 2002, Vashon et al. 2008a) (ver Tabla 2).

Tanto el PMC como el kernel han sido empleados de forma independiente o complementaria para contrastar observaciones. Es así como Dunstone et al. (2002) incluyeron la determinación del polígono mínimo cóncavo y el análisis kernel fijo, para *L. guigna*, dado que el primero excluye las áreas no usadas como lagos y pantanos. Respecto al kernel fijo, éste fue preferido por sobre el kernel adaptativo, porque se considera más apropiado para conjuntos grandes de datos o datos espacialmente agrupados (Lawson & Rodgers 1997, Freer 2004).

Por su parte, Franklin et al. (1999) estimaron el ámbito de hogar para *P. concolor* en la Patagonia en el sur de Chile mediante el método del PMC, recomendado para pocos datos (e.g., Jiménez 1993), de aplicación

TABLA 1. TÉCNICAS DE MODELACIÓN DEL USO DEL ESPACIO PRESENTES EN LA LITERATURA Y APLICADAS EN FELINOS AMERICANOS.

Modeling techniques space usage in the literature and applied in American felines.

Acrónimo	Nombre	Funcionamiento	Resultado	Autor	Ventaja	Desventaja
PMC	Polígono mínimo convexo	Polígono convexo	Ámbito de hogar	Mohr (1947)	Requiere pocos datos	Ignora intensidad uso del espacio
kernel	Kernel	Función de densidad, estimador kernel	Ámbito de hogar y área núcleo	Worton (1989)	Entrega la distribución de utilización de recursos, libre de asunciones paramétricas	Depende del parametro de suavizado
PMCV	Polígono mínimo cóncavo	Polígono cóncavo	Ámbito de hogar	Stickel (1954)	Requiere pocos datos	Comparación limitada por el escaso empleo de la técnica
k-LoCoH	Cierre convexo local	Polígonos mínimos convexos fijados para crear un casco alrededor de cada punto y sus <i>k</i> vecinos más cercanos	Ámbito de hogar y área núcleo	Getz & Wilmer (2004)	Requiere pocos datos	Comparación limitada por el escaso empleo de la técnica
CHP	Polígonos de casco característicos	Creación y eliminación de triángulos de Delaunay para crear un casco con lados cóncavos	Ámbito de hogar y área núcleo	Downs & Horner (2009)	Requiere pocos datos	Comparación limitada por el escaso empleo de la técnica
ENFA	Análisis factorial del nicho ecológico	Técnica factorial, estimación de distancia multivariante	Aptitud de hábitat	Hirzel et al. (2002)	De sentido ecológico, requiere solo de datos de presencia, reduce multicolinealidad entre variables	Depende de la serie global de variables
Maxent	Máxima entropía	Principio de máxima entropía	Aptitud de hábitat	Phillips et al. (2006)	Requiere solo datos de presencia, genera sus propias ausencias	Depende de la serie global de variables
GARP	Algoritmo genético para un conjunto de reglas	Conjunto de reglas y algoritmos	Aptitud de hábitat	Stockwell & Peters (1999)	Requiere solo datos de presencia, genera sus propias ausencias	Conjunto de reglas de decisión aleatorias
Penrose	Penrose	Método de análisis de distancia	Aptitud de hábitat	Manly (1994)	Requiere pocos datos	Comparación limitada por el escaso empleo de la técnica
GLM	Modelo lineal generalizado	Linealización de la relación funcional entre variables mediante función de vínculo	Probabilidad de ocurrencia	Hastie & Tibshirani (1990)	Estadísticamente robusto	Requiere datos de presencia/ ausencia
GAM	Modelo aditivo	Ajuste de las variables predictoras de forma independiente por funciones suavizadas	Probabilidad de ocurrencia	Hastie & Tibshirani (1990)	Estadísticamente robusto	Requiere datos de presencia/ ausencia
GLMM	Modelo mixto lineal	Extensión de los GLM, involucra efectos aleatorios	Probabilidad de ocurrencia	Gelman & Hill (2007)	Estadísticamente robusto	Requiere datos de presencia/ ausencia

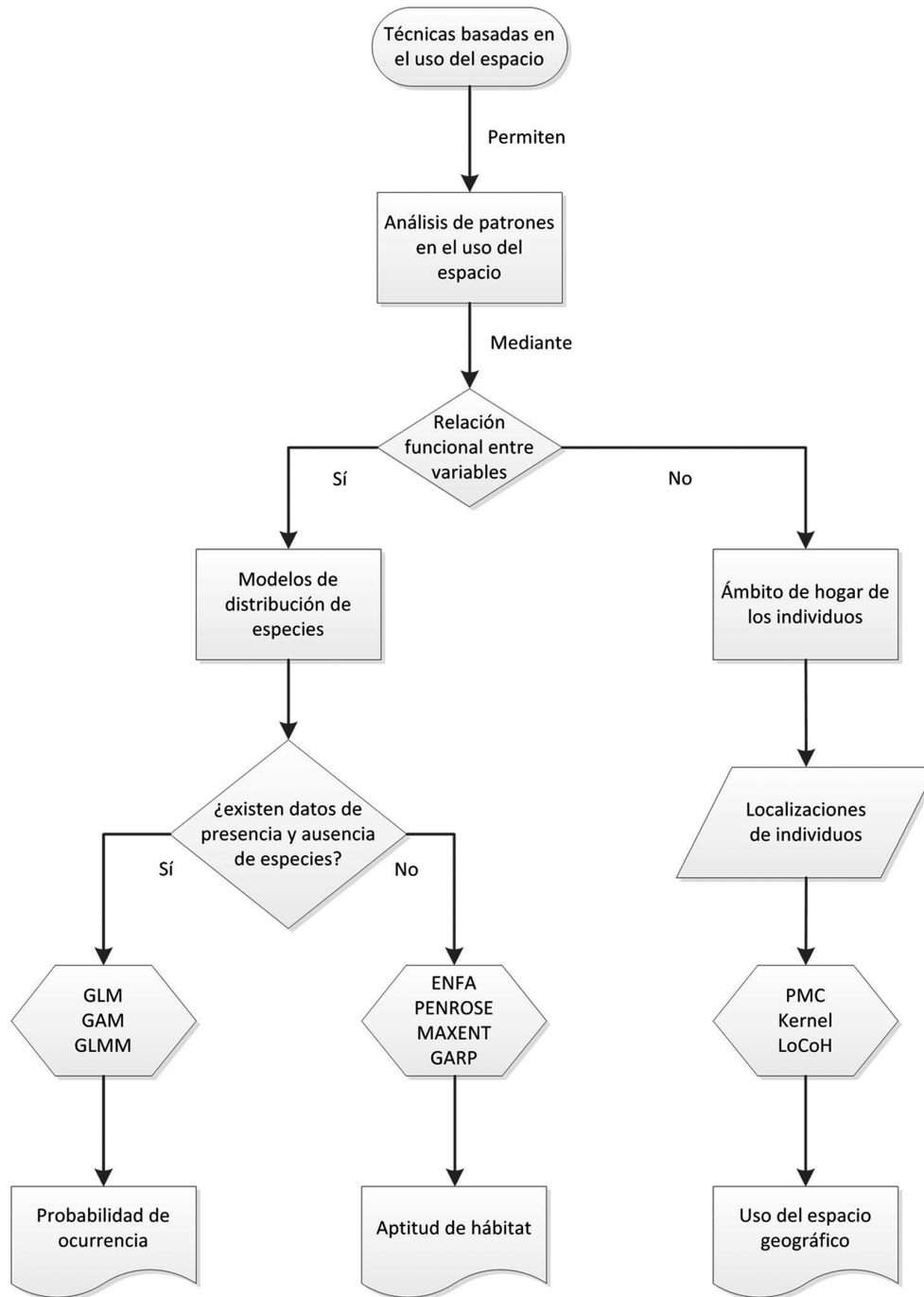


FIGURA 1. DIAGRAMA DE FLUJO PARA LA RELACIÓN DE TÉCNICAS QUE CARACTERIZAN LOS PATRONES DE USO DEL ESPACIO DE LOS FELINOS AMERICANOS.

Flowchart for the relationship of techniques that characterize the space use patterns of American felines.

Uso del espacio

Especie	Área de estudio	Método de obtención del ámbito de hogar	Autor
<i>L. canadensis</i>	Maine, USA	KF (85%, 50% área núcleo), h = LSCV	Vashon et al. (2008a)
<i>L. canadensis</i>	Maine, USA	KF (95%, 50% área núcleo)	Vashon et al. (2008b)
<i>L. canadensis</i>	Minnesota, USA	PMC (95%); KF (95%, 60% área núcleo), h = LSCV	Burdett et al. (2007)
<i>L. rufus</i>	Vermont, USA	KF (100%, 80% área núcleo), h = Likelihood cross-validation	Donovan et al. (2011)
<i>L. rufus</i>	Iowa, USA	KF (95%, 50% área núcleo), h = LSCV	Tucker et al. (2008)
<i>L. rufus</i>	California, USA	PMC (95%); KA (90%, 65% área núcleo)	Neale & Sacks (2001)
<i>L. rufus</i>	California, USA	PMC (95%)	Riley et al. (2003)
<i>L. rufus</i>	Illinois, USA	PMC (100%, 95%); KF (100%, 95%, 50% área núcleo), h = LSCV	Nielsen & Woolf (2001)
<i>L. rufus</i>	Kansas, USA	PMC (95%)	Kamler & Gipson (2000)
<i>L. rufus</i>	Texas, USA	KF (95%)	Janečka et al. (2005)
<i>L. rufus</i>	Georgia, USA	KA (95%); MCP (95%)	Cochrane et al. (2006)
<i>L. rufus</i>	Georgia-florida, USA	KF (95%, 50% área núcleo), h = LSCV	Diefenbach et al. (2006)
<i>L. rufus</i>	Mississippi, USA	KA (95%, 50% área núcleo)	Chamberlain et al. (2003)
<i>L. rufus</i>	Mississippi, USA	KF (95%, 50% área núcleo)	Benson et al. (2006)
<i>L. rufus</i>	Mississippi, USA	KA (95%, 50% área núcleo)	Polwman et al. (2006)
<i>L. rufus, L. pardalis</i>	Texas, USA	PMC (100%)	Horne et al. (2009)
<i>L. pardalis</i>	Texas, USA	PMC (95%, 50% área núcleo); KF (95%, 50% área núcleo), h = LSCV	Haines et al. (2006)
<i>L. pardalis</i>	Las Cuevas Research Station, Belize	PMC (100%), KF (95%)	Dillon & Kelly (2008)
<i>L. pardalis</i>	Isla Barro, Panamá	PMC (95%, 100%)	Mares et al. (2008)
<i>L. wiedii</i>	Reserva de la Biosfera El Cielo, México	PMC (95%, 50% área núcleo); KF (95%)	Carvajal et al. (2012)
<i>L. pardalis</i>	Campamento Tucavaca, Bolivia	PMC (95%); KF (95%)	Maffei & Noss (2008)
<i>L. guigna</i>	Isla Grande, Chiloé, Chile	PMCV	Sanderson et al. (2002)
<i>L. guigna</i>	PN Queulat y PN Laguna San Rafael, Chile	PMC (95%); KF (95%), h = LSCV	Freer (2004)
<i>L. guigna</i>	PN Laguna San Rafael, Chile	PMCV & KF (90%)	Dunstone et al. (2002)
<i>P. concolor coryi</i>	Sur de Florida, USA	PMC	Comiskey et al. (2002)
<i>P. concolor coryi</i>	Sur de Florida, USA	PMC; KF (no especificado), h = LSCV	Kautz et al. (2006)
<i>P. concolor coryi</i>	Sur de Florida, USA	PMC	Land et al. (2008)
<i>P. concolor coryi</i>	Sur de Florida, USA	PMC (100%)	Onorato et al. (2010)
<i>P. concolor</i>	California, USA	PMC	Beier & Barrett (1993)
<i>P. concolor</i>	California, USA	KF (95%, 85%, 50% área núcleo), h = LSCV	Dickson & Beier (2002)
<i>P. concolor</i>	California, USA	KF (95%), h = LSCV	Burdett et al. (2010)
<i>P. concolor</i>	Arizona, USA	KF normal bivariado (95%), h = 0,6 km	Nicholson et al. (2011)
<i>P. concolor</i>	Paraná, Brasil	PMC (100%); Kernel (90% área núcleo)	Mazzolli (2010)
<i>P. concolor</i>	Estado de Cojedes, Venezuela	PMC (95%); KF (95%) h = 1,4 km	Scognamillo et al. (2003)
<i>P. concolor</i>	Aysén, Chile	PMC (100%); KF (95%), h = LSCV	Elbroch & Wittmer (2012)
<i>P. concolor</i>	PN Torres del Paine, Chile	PMC	Franklin et al. (1999)
<i>P. onca</i>	Mato Grosso do Soul, Brasil	PMC (100%)	Schaller & Crawshaw (1980)
<i>P. onca</i>	Iguazú, Brasil	PMC (100%)	Crawshaw & Quigley (1991)
<i>P. onca</i>	Iguazú, Brasil	PMC (100%)	Crawshaw (1995)
<i>P. onca</i>	Estado de Cojedes, Venezuela	PMC (95%); KF (95%) h = 1,4 km	Scognamillo et al. (2003)
<i>P. onca</i>	Mato Grosso, Brasil	PMC (95%)	Silveira (2004)
<i>P. onca</i>	Parque Estatal Morro do diablo, Brasil	PMC (95%)	Cullen et al. (2005)
<i>P. onca</i>	Mato Grosso do Soul, Brasil	PMC (95%)	Soisalo & Cavalcanti (2006)
<i>P. onca</i>	Mato Grosso do Soul, Brasil	KF (95%, 50% área núcleo), h = LSCV	Azevedo & Murray (2007)

TABLA 2. ESTIMACIÓN DEL ÁMBITO DE HOGAR EN FELINOS AMERICANOS. PN= parque nacional; RN= reserva nacional; PMCV= polígono mínimo cóncavo; PMC= polígono mínimo convexo; KF= kernel fijo; KA= kernel adaptativo; h = ancho de referencia; LSCV= método de validación cruzada de los mínimos cuadrados.

Estimate of home range in American felines.

simple, además de ser el método más común en la literatura, lo cual facilita la comparación con otros estudios (Harris et al. 1990, With & Garrot 1990); sin embargo, a pesar de esto los kernel presentan mayores ventajas al estar menos sesgados a registros de movimientos extra territoriales como largas distancias de dispersión (Powell 2000) (e.g., *L. canadensis*; Burdett et al. 2007).

Los felinos son especies solitarias con contactos limitados principalmente para la reproducción (Kleiman & Eisenberg 1973, Sunquist & Sunquist 2002); no obstante, presentan sistemas sociales flexibles, existiendo variaciones interespecíficas en el grado de sociabilidad, tamaño de ámbito de hogar y exclusividad intra e intersexual del espacio utilizado por ellos (Sunquist 1981, Eisenberg 1986, Manfredi et al. 2006). En este punto, resulta necesario considerar diversos aspectos de la historia natural de los felinos americanos para una adecuada interpretación de los patrones de uso del espacio.

El tamaño del ámbito de hogar de los machos, está condicionado por el acceso al territorio de varias hembras, presentando mayores tamaños y distancias de desplazamientos que estas últimas (Kitchener 1991, Manfredi et al. 2011). Por el contrario, las hembras concentran sus desplazamientos en torno a los parches de hábitat favorables al depender básicamente de la disponibilidad de presas (Kitchener 1991, Sandell 1989, Kamler & Gipson 2000, Sunquist & Sunquist 2002, Nowak 2005, Ferguson et al. 2009, Manfredi et al. 2011).

Tanto los ámbito de hogar como las áreas núcleos son reducidos en condiciones de hábitats de calidad (e.g., *L. geoffroy* en Argentina, Manfredi et al. 2011) y un reducido nivel de fragmentación del paisaje (e.g., *L. rufus* en Iowa USA, Tucker et al. 2008), donde ante una baja disponibilidad de hábitat para *L. rufus*, la configuración del paisaje sería más

importante que la composición; dado que parches de formas más complejas favorecerían tanto la entrada y salida del depredador como la disponibilidad de roedores generalistas (Constible & Chamberlain 2006).

Por otro lado, el determinante último de la territorialidad se refiere a la abundancia del alimento, de modo que la limitación promueve una mayor competencia por explotación, agresión, y disputas territoriales (Fuller 1989, Poole 1995, Pierce et al. 2000, Azevedo & Murray 2007). Es así que Nicholson et al. (2011) sugieren que el grado de sobreposición espacial e interacciones son influenciados por la demografía, la condición del hábitat, y tamaño de la población (e.g., *L. rufus* en Georgia USA, Cochrane et al. 2006; *L. rufus* en Georgia-Florida USA, Diefenbach et al. 2006; *P. onca* en Brasil, Azevedo & Murray 2007; *P. concolor* California USA, Dickson & Beier 2002; *P. concolor coryi* en Florida USA, Comiskey et al. 2002; y *L. geoffroyi* en Argentina, Manfredi et al. 2011).

La calidad del hábitat y disponibilidad de presas resultan determinantes en la ecología espacial de *L. canadensis*, el cual presenta una distribución geográfica coincidente con su principal presa (*Lepus americanus*, Mowat et al. 2000), al seleccionar hábitats donde éstas son más abundantes (Squires & Ruggiero 2007, Vashon et al. 2008a, Vashon et al. 2008b); es así que la variación de los tamaños del ámbito de hogar se generan en respuesta a la estacionalidad y productividad ambiental (Nielsen et al. 2005).

Dado que los ámbitos de hogar de los machos por lo general no se superponen sustancialmente (Sunquist & Sunquist 2002), en caso de existir, indicaría territorialidad débil; no obstante, la exclusividad de las áreas núcleo puede persistir (observado en *L. canadensis* en Mine USA, Vashon et al. 2008a; *L. rufus* en Illinois, Mississippi y Kansas USA, Nielsen & Woolf 2001, Chamberlain et al. 2003 y

Kamler & Gipson 2000 respectivamente; *L. wiedii* en México, Carvajal et al. 2012; y *L. geoffroyi* en Argentina, Pereira et al. 2012). En general, la sobreposición del ámbito de hogar es más significativa a nivel intersexual, variando el grado de tolerancia intrasexual (Nielsen & Woolf 2001, Diefenbach et al. 2006).

Los felinos son capaces de coexistir mediante la selección de diferentes hábitats, dado que el espacio y el tiempo de actividad son más fáciles de subdividir que el alimento, siendo la partición del hábitat la respuesta más común (e.g., *P. concolor* y *P. onca* en Venezuela, Scognamillo et al. 2003; *P. concolor* y *L. rufus* en Arizona USA, Hass 2009; *L. rufus* y *L. pardalis* en Texas USA, Horne et al. 2009; *L. pardalis*, *L. wiedii* y *P. yagouaroundi* en Argentina, Di Bitteti et al. 2010; *L. tigrinus*, *L. pardalis* y *P. yagouaroundi* en Brasil, Silva-Pereira et al. 2011; y en el caso de *L. rufus* y un cánido *Canis latrans* en California USA, Neale & Sacks 2001).

Modelos de distribución de especies en felinos americanos

Los modelos de distribución de especies han sido aplicados en felinos americanos con objeto de indagar las relaciones funcionales entre variables ambientales y la presencia de individuos. Se revisaron 19 artículos publicados en revistas indexadas desarrollados en diversas latitudes del continente americano. Los métodos más usados son el GLM, y regresión logística (ver Tabla 3).

Los modelos de distribución pueden ser obtenidos a partir de variables de tipo directa, indirecta y de recursos; no obstante, Pearson (2007) señala que a partir de solo variables climáticas pueden obtenerse representaciones del nicho bioclimático. En esta idea, un modelo

obtenido con Maxent para *L. jacobita* en Sudamérica, señala que limitaciones del nicho bioclimático reducen el rango de distribución, esto por efecto de las zonas hiperáridas como barrera geográfica principalmente en el norte de Chile (Marino et al. 2011).

Por otro lado, mediante GARP y la inclusión de variables tanto climáticas como de vegetación y topográficas, Sánchez et al. (2008) determinaron un modelo de nicho ocupado para *L. rufus*, bajo la consideración de datos de presencia y pseudo-ausencias. El modelo muestra una extensión de rango de distribución limitada por la interacción por competencia con felinos ecológicamente similares; esto a pesar de la potencialidad de hábitat presente en áreas al sur de México (Sánchez et al. 2008).

Respecto a los modelos obtenidos mediante los GLM, éstos han sido empleados para indagar la dependencia entre la distribución de los individuos a partir de información de presencia y ausencia, y un conjunto de variables ambientales. Es así que para *L. jacobita*, mediante la inclusión de variables tanto de recursos como indirectas, un análisis efectuado mediante GLM logit indica que la coexistencia de *L. jacobita* y otros felinos como *L. colocolo* en el norte de Chile está atribuida al uso diferencial de los recursos; dado que su presencia está asociada a altitudes elevadas, en contraposición a *L. colocolo* (Napolitano et al. 2008). En Montana USA, un modelo de regresión logística para *L. canadensis*, indica que esta especie selecciona hábitats de elevación media, baja rugosidad del terreno y alta cobertura de bosques, lo cual facilita sus desplazamientos y disponibilidad de presas (observaciones obtenidas mediante regresión logística, Squires et al. 2013). Por su parte, Lyra et al. (2010) señalan que en el noroeste de Brasil, el borde de los parches de vegetación resulta más importante que la extensión del hábitat para especies generalistas

Especie	Área de estudio	Método	Autor
<i>L. canadensis</i>	Montana, USA	Regresión logística	Squires et al. (2013)
<i>L. rufus</i>	Vermont, USA	Regresión múltiple	Donovan et al. (2011)
<i>L. rufus</i>	Illinois, USA	Estadístico de distancia Penrose	Nielsen & Woolf (2002)
<i>L. rufus</i>	Illinois, USA	Estadístico de distancia Penrose	MacDonald et al. (2008)
<i>L. rufus, P. concolor, P. onca, L. wiedii, H. yagouaroundi, L. pardalis</i>	México	GARP	Sanchez et al. (2008)
<i>L. pardalis</i> y <i>P. concolor</i>	Brasil	GLM; lineal, exponencial y potencial	Lyra et al. (2010)
<i>L. pardalis, P. concolor</i> y <i>P. onca</i>	Belice	GLM, binomial negativa	Davis et al. (2011)
<i>L. jacobita</i> y <i>L. colocolo</i>	Tarapacá, Chile	GLM, regresión logística	Napolitano et al. (2008)
<i>L. jacobita</i>	SA: Perú, Bolivia, Chile y Argentina	Maxent	Marino et al. (2011)
<i>L. guigna</i>	PNLSR y PNQ, Chile	ENFA	Freer (2004)
<i>P. concolor</i>	Canadá	GLM, regresión logística	Alexander et al. (2006)
<i>P. concolor</i>	California, USA	GLMM	Burdett et al. (2010)
<i>P. concolor</i>	Patagonia, Argentina	GLM, regresión logística	Kissiling et al. (2009)
<i>P. concolor</i>	Aysén, Chile	Regresión múltiple	Elbroch & Wittmer (2012)
<i>P. concolor</i> y <i>P. onca</i>	Belice	Regresión paso a paso y GLM; log base 10 y raíz cuadrada	Foster et al. (2010)
<i>P. concolor</i> y <i>P. onca</i>	AP: Paraguay, Argentina y Brasil	ENFA	De Angelo et al. (2011)
<i>P. onca</i>	México	Ensamble de ENFA, Maxent y distancia de Mahalanobis	Rodríguez et al. (2011)
<i>P. onca</i>	México	Maxent	Cuervo & Monroy (2012)
<i>P. onca</i>	SM: Belice, México y Guatemala	GLM, regresión logística	Conde et al. (2010)

TABLA 3. MODELOS DE DISTRIBUCIÓN DE ESPECIES DESARROLLADOS EN FELINOS AMERICANOS. USA= United State of America; SA= Sudamérica; PNLSR= Parque Nacional Laguna San Rafael; PNQ= Parque Nacional Queulat; AP= Altos del Paraná; SM= Selva Maya; GARP= algoritmo genético de predicción para un conjunto de reglas; GLM= modelo lineal generalizado; GLMM= modelo lineal generalizado mixto; log= logaritmo; ENFA= análisis factorial del nicho ecológico; Maxent= máxima entropía.

Species distribution models developed in American felines.

como *P. concolor*, lo cual está vinculado a la disponibilidad de recursos; caso contrario para *L. pardalis*, especie que requiere de extensos hábitats de calidad y continuidad. Kissiling et al. (2009) señalan que en la Patagonia, *P. concolor* evita las áreas abiertas, siendo la heterogeneidad del relieve un componente relevante por la alta disponibilidad de áreas de refugios (Riley & Malecki 2001, Dickson & Beier 2002). En esta misma área, la variación del tamaño del ámbito de hogar de *P. concolor* está determinada por la biomasa de las presas (Regresión Múltiple; Elbroch & Wittmer 2012).

En California USA, mediante un GLMM, Burdett et al. (2010) señalan que *P. concolor* selecciona hábitats que favorecen disponibilidad de presas evitando áreas dominadas por el hombre.

Por otro lado, respecto a los modelos de hábitat óptimo a partir de información de solo presencia y mediante el estadístico de distancia Penrose, McDonald et al. (2008) determinaron que al sur de Illinois USA, *L. rufus* prefiere áreas de cobertura boscosa, en contraposición a grandes parches de uso agrícola y urbano (Nielsen & Woolf 2002), siendo clave la

adyacencia de estas áreas. A su vez, mediante el ENFA, De Angelo et al. (2011) señalan que en Altos del Paraná, *P. concolor* utiliza zonas modificadas por el hombre con mayor frecuencia que *P. onca*, esto dado que *P. concolor* presenta un nicho trófico amplio y una capacidad de consumir presas más pequeñas que *P. onca* (Scognamillo et al. 2003, Azevedo 2008), además de presentar una mayor asociación con ríos que *P. onca*, debido a una selección de la vegetación ribereña para el movimiento y la migración (Dickson et al. 2005). El modelado mediante la técnica de ENFA presenta una evidente ventaja por su interpretación de sentido ecológico, al generar índices de marginalidad y especialización. Es así, que un análisis con ENFA realizado en *L. guigna* en el sur de Chile, señala que si bien prefiere hábitats con vegetación relativamente densa, no presenta especialización en el uso de hábitat presentando una distribución discontinua en las zonas adecuadas (Freer 2004).

Respecto a las variables consideradas en los modelos de distribución de especies, un aspecto raramente incorporado es el rol de los procesos bióticos (e.g., competencia y depredación); sin embargo, la inclusión de estimaciones como la abundancia de presas, sitios de anidamiento y territorios resultan necesarias para la resolución espacial y temporal en que estos procesos sean importantes (Wiens 1989, Austin 2007). En este sentido, la disponibilidad de presas es una de las variables de mayor importancia para comprender el uso del espacio, establecimiento y fluctuaciones de la extensión de los ámbitos de hogar (Herfindal et al. 2005). Si bien esta información a menudo no está disponible, diversos autores han propuesto métodos indirectos de obtención de productividad ambiental como los índices de fracción de radiación fotosintética activa (FPAR; Herfindal et al. 2005, Nielsen et al. 2005), y el

índice normalizado de vegetación (NDVI; Ferguson et al. 2009, Squires et al. 2013).

En este punto, la disponibilidad de imágenes de sensores remotos ha facilitado el estudio de algunas variables ambientales en la selección de hábitat, lo que combinado con el desarrollo de la ecología del paisaje y sistemas de información geográfica, así como los avances en estadística multivariante y los propios modelos de distribución de especies, han permitido establecer un vínculo entre patrones espaciales, variables espaciales y ocurrencia de especies (García-Rangel & Pettorelli 2013), donde el cruce de datos de presencia/ausencia o solo presencia de organismo y variables del espacio ambiental, generan diversas representaciones espaciales, las que dependerán de los datos de entrada y la técnica de modelación empleada (Tabla 4).

Por otro lado, un inconveniente de los modelos de distribución de especies es la no identificación e inclusión del efecto espacial que producen las variables ambientales espacialmente estructuradas, dado que en la naturaleza los organismos no se distribuyen de manera uniforme ni al azar, más bien se agregan en parches, forman gradientes u otros tipos de estructuras espaciales, siendo propensos a ser influenciados por el mismo proceso de generación (e.g., competencia, interacción depredador-presa, comportamiento social) (Legendre & Fortin 1989).

En este punto, el patrón espacial observado en comunidades de especies se conoce como dependencia espacial inducida (Legendre 1993, Wagner & Fortin 2005). Tales patrones se esperan que ocurran principalmente a grandes escalas (Wiens 1989, Legendre 1993). Por el contrario, los procesos bióticos contagiosos (e.g., dispersión, apareamiento, competencia) pueden dar lugar a la autocorrelación espacial en los resultados probables de las estructuras espaciales, de intermedia a pequeña escala (Wiens 1989,

Método	Estimación	Producto
PMC	Polígono de ángulos < 180 grados	Forma del ámbito de hogar
Kernel	Función de densidad de probabilidad	Distribución de utilización
ENFA	Técnica factorial con sentido ecológico	Idoneidad de hábitat
GLM	Extensión matemática de modelos de regresión lineales	Probabilidad de ocurrencia
Geoestadística	Inclusión de la estructura espacial de los datos mediante un variograma en un kriging	Probabilidad de ocurrencia, considerando la anisotropía

TABLA 4. ESTIMACIÓN Y PRODUCTO DE MÉTODOS PROPUESTOS PARA ANÁLISIS ESPACIALES. PMC= Polígono mínimo convexo; ENFA= Análisis Factorial del Nicho Ecológico; GLM= Modelo lineal generalizado.

Product and estimation of proposed methods for spatial analysis.

Legendre 1993, Wagner & Fortin 2005). La autocorrelación espacial es la ausencia de aleatoriedad en la distribución de los valores que toma una variable debido a la existencia de estructuración espacial, por lo que se dice que una variable esta auto-correlacionada (ó regionalizada) cuando es posible predecir los valores de esta variable en algunos puntos del espacio, a partir de valores conocidos en otros puntos de muestreo, cuyas posiciones espaciales son también conocidas (Legendre & Fortin 1989).

Dentro del rango de una especie, los patrones espaciales pueden ser cuantificados usando estadísticas espaciales globales y geoestadística (Fortin et al. 2005). Las estadísticas espaciales cuantifican la intensidad y la escala del patrón espacial mediante la estimación del grado de autocorrelación espacial utilizando la función variograma o coeficientes de autocorrelación espacial, asumiendo que el proceso es estacionario tal que se puede parametrizar con los mismos valores para toda la extensión del área de estudio (Legendre & Fortin 1989, Fortin et al. 2005). La estacionariedad espacial implica que los momentos estadísticos que describen la

variación en la abundancia no cambian en el espacio (Fortin et al. 2005). La falta de estacionariedad se produce en presencia de tendencia o variabilidad local en la varianza a través del área de estudio, donde en el caso de existir, se puede utilizar un modelo geoestadístico (Fortin et al. 2005).

El objetivo del análisis espacial utilizando la geoestadística es la estimación de la variación espacial de la abundancia de estos sitios de la muestra utilizando la función de semivarianza, para utilizar la información sobre autocorrelación espacial para interpolar valores en lugares no muestreados, proceso denominado kriging (Legendre & Fortin 1989, Cressie 1991, Maurer 1994, Fortin et al. 2005). Las técnicas basadas en geoestadística asumen autocorrelación espacial, normalidad, estacionariedad e isotropía; esta última indica que la variación del valor de una variable con el espacio es igual en todas sus direcciones (Kie et al. 2010).

Los métodos kriging aplicados habitualmente en los modelos de distribución de especies son el kriging indicador (e.g., Guimaraes et al. 2009) y kriging de regresión (e.g., Miller 2005). Cuando se utilizan datos

de presencia/ausencia, el kriging es basado sobre el variograma indicador, el cual cuantifica la estructura espacial de los datos para trazar el patrón espacial. Las especies pueden responder a diferentes tipos de hábitats dentro de un ámbito geográfico, por lo que se utiliza un kriging estratificado (Fortin et al. 2005). Otros métodos empleados son el kriging universal utilizado para cuantificar la tendencia espacial y la autocorrelación espacial de los residuos (Cressie 1991); y el kriging no lineal (Goovaerts 1997), el cual es empleado cuando los patrones espaciales muestran falta de linealidad. En general, un inconveniente del kriging es la necesidad de datos de puntos bien espaciados a lo largo de los ejes horizontales y verticales, por lo que las dificultades surgen cuando los datos están muy agrupados en el espacio, lo cual es común para la información sobre la ubicación de los animales (Kie et al. 2010).

Respecto a la calidad de los datos, métodos como los GLM y la geoestadística requieren una sólida base de datos tanto de presencia como ausencia (Guisan & Zimmermann 2000, Guisan & Thuiller 2005), por lo que el análisis factorial de nicho ecológico (ENFA) resulta ser el método más plausible a emplear cuando se cuenta solo con datos de presencia (Hirzel et al. 2002, Hirzel & Le Lay 2008, Elith & Leathwick 2009); sin embargo, dado que la salida entregada por el ENFA solo representa la calidad del hábitat, la salida del modelo no ofrece ninguna garantía respecto a la ocupación de parches (Freer 2004, Sillero 2011).

Ante información únicamente de presencia, Engler et al. (2004) han sugerido un enfoque híbrido usando una combinación del ENFA y el GLM. En su enfoque el ENFA es utilizado en la generación de los llamados datos de «pseudo-ausencia», los que se añaden a los datos de la presencia original con la finalidad de mejorar el GLM; idea que más tarde Hengl

et al. (2009) extienden al proponer un marco computacional que combina el kernel, el ENFA, y técnicas geoestadísticas (kriging de regresión), por lo que el modelo resultante es un híbrido que refleja las características del núcleo suavizado y los patrones del ambiente, siendo más rico en contenido que el mapa de intensidad estimado utilizando solamente el kernel suavizado, o el ENFA (Hengl et al. 2009).

Los patrones espaciales y temporales de los movimientos, se refieren a la necesidad de un animal de buscar alimento, refugio, reproducción, minimizar la competencia y evitar la depredación, por lo que estos comportamientos conectan geográficamente a un animal con el espacio ambiental (Mackey & Lindenmayer 2001). Para incrementar la calidad de las predicciones de ocurrencia, resulta relevante considerar las diferencias conductuales de los felinos americanos a nivel inter-sexual (Conde et al. 2010), aspecto habitualmente no incluido en los modelos de distribución de especies.

Respecto a la elección de la técnica adecuada, un asunto clave resulta determinar la escala de análisis adecuada, dado que una escala fina permite comprender los procesos ecológicos, y una escala amplia evidencia las relaciones entre los recursos y consumidores condicionados por los mismos procesos ecológicos (Wiens 1989). Es así que a una escala fina la competencia será un factor clave, siendo pertinente la estimación del ámbito de hogar; dado que la distribución de los recursos y la heterogeneidad de los parches determinarán la ocurrencia y distribución de los individuos. En cambio, a una escala amplia las barreras geográficas y la dispersión serán los principales factores que limitarán la distribución, por lo que los modelos de distribución de especies resultarán adecuados para relaciones de distribución con variables como el clima, la vegetación y la

heterogeneidad de los mosaicos del paisaje (Wiens 1989, Mackey & Lindenmayer 2001). Es así que, comprender la base de la selección del hábitat y los efectos de las relaciones ecológicas entre las especies es un asunto determinante para explicar la ocurrencia y distribución de los felinos americanos.

Por último, problemas como cambio climático, destrucción de hábitat y extinción de especies suceden a escalas regionales o globales (Brown 1995, Crooks et al. 2011); por lo que resulta necesario extender la escala de análisis tradicional, integrando enfoques complementarios de investigación. En este sentido, la elección de las técnicas de modelación debe guardar coherencia con los objetivos que se busquen satisfacer, la teoría ecológica implicada, así como las propiedades intrínsecas de los datos desde una perspectiva estadística.

CONCLUSIONES

Si se buscan métodos que entreguen como resultado el ámbito de hogar se disponen de cinco, para los que su ventaja principal es que requieren de pocos datos. Tres de ellos (PMCV, k-LoCoH y CHP) tienen la desventaja de que se usan muy poco, por lo que es difícil comparar los resultados. Los más usados son el kernel, en función de la densidad y los PMC que funcionan como un polígono. La desventaja del primero es que depende de un parámetro de suavizado, y el segundo es que ignora la intensidad de uso del espacio. Si se quiere representar la distribución de las especies, la mayoría de los métodos que se disponen requieren de pocos datos (siete de 12 métodos), lo cual puede ser considerado una ventaja; sin embargo, las desventajas derivan de este mismo atributo, por ser poco confiables.

Si al método elegido se le exige sentido ecológico y se espera como resultado la aptitud del hábitat, se sugiere usar ENFA aunque su desventaja es que depende de la serie global de variables. Existen otros tres métodos que tienen como resultados la aptitud de hábitat los cuales requieren solo de datos de presencia (Maxent, GARP y Penrose), pero todas tienen como desventaja que dependen de la extensión del análisis.

Si se busca que el método elegido sea estadísticamente robusto existen tres técnicas (GLM, GAM y GLMM). Estas técnicas requieren de datos de presencia y ausencia, entregando un modelo basado sobre la probabilidad de ocurrencia.

LITERATURA CITADA

- AARTS G, M MACKENZIE, B McCONNELL, M FEDAK & J MATTHIOPOULOS (2008) Estimating space-use and habitat preference from wildlife telemetry data. *Ecography* 31: 140-160.
- ADICOTT J, J AHO, M MANTOLIN, D PADILLA, J RICHARDSON & D SOLUK (1987) Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns. *Oikos* 49: 340-346.
- ALEXANDER SM, TB LOGAN & PC PAQUET (2006) Spatio-temporal co-occurrence of cougars (*Felis concolor*), wolves (*Canis lupus*) and their prey during winter: a comparison of two analytical methods. *Journal of Biogeography* 33: 2001-2012.
- ARAÚJO MB & A GUISAN (2006) Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33: 1677-1688.
- AUSTIN M (2007) Species distribution models and ecological theory: a critical assessment and some possible new approaches. *Ecological Modelling* 200: 1-19.
- AUSTIN MP & TM SMITH (1989) A new model for the continuum concept. *Vegetatio* 83: 35-47.

- AZEVEDO FCC (2008) Food habits and livestock depredation of sympatric jaguars and pumas in the Iguacu National Park area, South Brazil. *Biotropica* 40: 494-500.
- AZEVEDO FCC & DL MURRAY (2007) Spatial organization and food habits of jaguars (*Panthera onca*) in a floodplain forest. *Biological Conservation* 137: 391-402.
- BASILLE M, C CALENGE, E MARBOUTIN, R ANDERSEN & JM GAILLARD (2008) Assessing habitat selection using multivariate statistics: some refinements of the ecological-niche factor analysis. *Ecological Modelling* 211: 233-240.
- BEGON M, J HARPER & T COLLIN (1999) *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Tercera edición. Editorial Omega.
- BEIER P & RH BARRETT (1993) The cougar in the Santa Ana Mountain Range, California. Department of Forestry and Resource Management, University of California, Berkeley CA, final report.
- BENSON JF, MJ CHAMBERLAIN & BD LEOPOLD (2006) Regulation of space use in a solitary felid: population density or prey availability? *Animal Behaviour* 71: 685-693.
- BEYER HL, DT HAYDON, JM MORALES, JL FRAIR, M HEBBLEWHITE, M MITCHELL & J MATTHIOPOULOS (2010) The interpretation of habitat preference metrics under use-availability designs. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences* 365: 2245-2254.
- BLUNDELL GM, JAK MAIER & EM DEBEVEC (2001) Linear home ranges: effects of smoothing, sample size, and autocorrelation on kernel estimates. *Ecological Monographs* 71: 469-489.
- BOLKER BM, ME BROOKS, CJ CLARK, SW GEANGE, JR POULSEN, MH STEVENS & JS WHITE (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 127-135.
- BROWN J (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist* 124: 255-279.
- BROWN J (1995) *Macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- BUNNEFELD N, JDC LINNELL, J ODDEN, MAJ VANDUIJN & R ANDERSEN (2006) Risk taking by Eurasian lynx in a human-dominated landscape: effects of sex and reproductive status. *Journal of Zoology, London* 270: 31-39.
- BURDETT CL, RA MOEN, GJ NIEMI & LD MECH (2007) Defining space use and movements of Canada lynx with Global Positioning System Telemetry. *Journal of Mammalogy* 88: 457-467.
- BURDETT CL, KR CROOKS, DM THEOBALD, KR WILSON, EE BOYDSTON, LMLYREN, RN FISHER, TW VICKERS, SA MORRISON, & WM BOYCE (2010) Interfacing models of wildlife habitat and human development to predict the future distribution of puma habitat. *Ecosphere* 1: 1-21.
- BURGMAN M & JC FOX (2003) Bias in species range estimates from minimum convex polygons: implications for conservation and options for improved planning. *Animal Conservation* 6: 19-28.
- BURT WH (1943) Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24: 346-352.
- CALENGE C (2007) Exploring habitat selection by wildlife with adehabitat. *Journal of Statistical Software* 22: 1-19.
- CALENGE C (2011) Home range estimation in R: the adehabitatHR package. Office national de la classe et de la faune sauvage. Saint Benoist, France. URL: <http://cran.r-project.org/web/packages/adehabitatHR/vignettes/adehabitatHR.pdf> (accedido Mayo 5, 2013).
- CARVAJAL-VILLARREAL S, A CASO, P DOWNEY, A MORENO, ME TEWES & LI GRASSMAN (2012) Spatial patterns of the margay (*Leopardus wiedii*; Felidae, Carnivora) at «El Cielo» Biosphere Reserve, Tamaulipas, Mexico. *Mammalia* 76: 237-244.
- CAYUELA L (2011) Modelos lineales generalizados. Área de Biodiversidad y Conservación, Universidad Rey Juan Carlos, Madrid, España. URL: <http://dl.dropboxusercontent.com/u/2736772/R%20course/3Modelos%20lineales%20generalizados.pdf> (accedido Mayo 5, 2013).

- CHAMBERLAIN MJ, BD LEOPOLD & LM CONNER (2003) Space use, movements and habitat selection of adult bobcats (*Lynx rufus*) in Central Mississippi. *The American Midland Naturalist* 149: 395-405.
- CHEFAOUI RM & JM LOBO (2008) Assessing the effects of pseudo-absences on predictive distribution model performance. *Ecological Modelling* 210: 478-486.
- COCHRANE JC, JD KIRBY, IG JONES, LM CONNER & RJ WARREN (2006) Spatial Organization of Adult Bobcats in a Longleaf Pine-Wiregrass Ecosystem in Southwestern Georgia. *Southeastern Naturalist* 5: 711-724.
- COLWELL RK & TF RANGEL (2009) Hutchinson's duality: The once and future niche. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 19651-19658.
- COMISKEY EJ, OL BASS, LJ GROSS, RT MCBRIDE & R SALINAS (2002) Panthers and forest in south Florida: an ecological perspective. *Conservation Ecology* 6: 1-31.
- CONDE DA, F COLCHERO, H ZARZA, NL CHRISTENSEN, JO SEXTON, C MANTEROLA, C CHÁVEZ, A RIVERA, D AZUARA & G CEBALLOS (2010) Sex matters: Modeling male and female habitat differences for jaguar conservation. *Biological Conservation* 143: 1980-1988.
- CONSTIBLE JM & MJ CHAMBERLAIN (2006) Relationships between landscape pattern and space use of three mammalian carnivores in central Mississippi. *The American Midland Naturalist* 155: 352-362.
- CRAWSHAW PG (1995) Comparative ecology of ocelot (*Felis pardalis*) and jaguar (*Panthera onca*) in a protected subtropical forest in Brazil and Argentina. Ph.D. Thesis, University of Florida, USA.
- CRAWSHAW PG & HB QUIGLEY (1991) Jaguar spacing, activity and habitat use in a seasonally flooded environment in Brazil. *Journal of Zoology, London* 223: 357-370.
- CROOKS KR, CL BURDETT, DM THEOBALD, C RONDININI & L BOITANI (2011) Global patterns of fragmentation and connectivity of mammalian carnivore habitat. *Philosophical Transaction of the Royal Society Biological Science* 366: 2642-2651.
- CRESSIE NAC (1991) *Statistics for spatial data*. Wiley, New York.
- CUERVO-ROBAYO AP & O MONROY-VILCHIS (2012) Distribución potencial del jaguar *Panthera onca* (Carnivora: Felidae) en Guerrero, México: persistencias de zonas para su conservación. *Revista de Biología Tropical* 60: 1357-1367.
- CULLEN L, KABREU, D SANA & ANAVA (2005) Jaguars as landscape detectives for the upper Paraná River corridor, Brazil. *Natureza & Conservação* 3: 43-58.
- DAVIS ML, MJ KELLY & DF STAUFFER (2011) Carnivore co-existence and habitat use in the Mountain Pine Ridge Forest Reserve, Belize. *Animal Conservation* 14: 56-65.
- DE ANGELO C (2009) El paisaje del Bosque Atlántico del Alto Paraná y sus efectos sobre la distribución y estructura poblacional del jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*). Thesis, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- DEANGELO C, A PAVIOLO & M DIBITETTI (2011) Differential impact of landscape transformation on pumas (*Puma concolor*) and jaguars (*Panthera onca*) in the Upper Paraná Atlantic Forest. *Diversity and Distributions* 17: 422-436.
- DIBITETTI M, C DEANGELO, Y DE BLANCO & A PAVIOLO (2010) Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica* 36: 403-412.
- DICKSON BG & P BEIER (2002) Home range and habitat selection by adult cougars in southern California. *Journal of Wildlife Management* 66: 1235-1245.
- DICKSON BG, JS JENNESS & P BEIER (2005) Influence of vegetation, topography, and roads on cougar movement in southern California. *The Journal of Wildlife Management* 69: 264-276.
- DIEFENBACH DR, LA HANSEN, RJ WARREN & MJ CONROY (2006) Spatial organization of a reintroduced population of bobcats. *Journal of Mammalogy* 87: 394-401.
- DILLON A & MJ KELLY (2008) Ocelot home range, overlap and density: comparing radio telemetry with camera trapping. *Journal of Zoology* 275: 391-398.

- DONOVAN TH, M FREEMAN, H ABOUELEZZ, K ROYAR, A HOWARD & R MICKEY (2011) Quantifying home range habitat requirements for bobcats (*Lynx rufus*) in Vermont, USA. *Biological Conservation* 144: 2799-2809.
- DORMANN CF, J M MCPHERSON, M B ARAÚJO, R BIVAND, J BOLLIGER, G CARL, R G DAVIES, A HIRZEL, W JETZ, W D KISSLING, I KÜHN, R OHLEMÜLLER, P R PERES-NETO, B REINEKING, B SCHRÖDER, F M SCHURR & R WILSON (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional: a review. *Ecography* 30: 609-628.
- DOWNS JA & M W HORNER (2009) A characteristic-hull based method for home range estimation. *Transactions in GIS* 13: 527-537.
- DOWNS JA, J H HELLER, R LORAAMM, D O STEIN, C MCDANIEL & D ONORATO (2012) Accuracy of home range estimators for homogeneous and inhomogeneous point patterns. *Ecological Modelling* 225: 66-73.
- DUNSTONE N, L DURBIN, I WYLLIE, R FREER, G ACOSTA, M MAZZOLLI & S AMROSE (2002) Spatial organization, ranging behaviour and habitat use of the kodkod (*Oncifelis guigna*) in southern Chile. *Journal of Zoology*, London 257: 1-11.
- EISENBERG JF (1986) Life history strategies of the Felidae: variations on a theme. In: Miller SD & DD Everett (eds) *Cats of the world: biology, conservation and management*: 293-303. National Wildlife Federation, Washington DC.
- ELBROCH LM & H W WITTMER (2012) Puma spatial ecology in open habitats with aggregate prey. *Mammalian Biology* 77: 377-384.
- ELITH J, C H GRAHAM, R P ANDERSON, M DUDÍK, S FERRIER, A GUISAN, R J HIJMAN, F HUETTMANN, J R LEATHWICK, A LEHMANN, J LI, L G LOHMANN, B A LOISELLE, G MANION, C MORITZ, M NAKAMURA, Y NAKAZAWA, J OVERTON, A T PETERSON, S J PHILLIPS, K RICHARDSON, R SCACHETTI-PEREIRA, R SCHAPIRE, J SOBERÓN, S WILLIAMS, M S WISZ & N E ZIMMERMANN (2006) Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
- ELITH J & J R LEATHWICK (2009) Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics* 40: 677-697.
- ELITH J, S J PHILLIPS, T HASTIE, M DUDÍK, Y E CHEE & C J YATES (2011) A statistical explanation of Maxent for ecologists. *Diversity and Distributions* 17: 43-57.
- ELTON C (1927) *Animal Ecology*. Sedgwick and Jackson, London.
- ENGLER R, A GUISAN & L RECHSTEINER (2004) An improved approach for predicting the distribution of rare and endangered species from occurrence and pseudo-absence data. *Journal of Applied Ecology* 41: 263-274.
- FERGUSON AW, N A CURRIT & F W WECKERLY (2009) Isometric scaling in home range size of male and female bobcats (*Lynx rufus*). *Canadian Journal of Zoology* 87: 1052-1060.
- FIEBERG J (2007) Kernel density estimators of home range: smoothing and the autocorrelation red herring. *Ecology* 88: 1059-1066.
- FORD RG & D W KRUMME (1979) The analysis of space use patterns. *Journal on Theoretical Biology* 76: 125-155.
- FORTIN MJ, T H KEITT, B A MAURER, M L TAPER, D M KAUFMAN & T M BLACKBURN (2005) Species' geographic ranges and distributional limits: pattern analysis and statistical issues. *Oikos* 108: 7-17.
- FOSTER RJ, B J HARMSSEN & C P DONCASTER (2010) Habitat use by sympatric jaguars and pumas across a gradient of human disturbance in Belize. *Biotropica* 42: 724-731.
- FRANKLIN WL, W E JOHNSON, R J SARNO & J A IRIARTE (1999) Ecology of the Patagonia puma *Felis concolor patagonica* in southern Chile. *Biological Conservation* 90: 33-40.
- FRANZREB KE (2006) Implications of home-range estimation in the management of red-cockaded woodpeckers in South Carolina. *Forest Ecology and Management* 228: 274-284.
- FREER RA (2004) The spatial ecology of the güigüña (*Oncifelis guigna*) in southern Chile. PhD Thesis. University of Durham, UK.
- FULLER TK (1989) Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildlife Monographs* 105: 1-41.

- GARCIA-PEREA R (1994) The pampas cat group (genus *Lynchailurus* Severtzov, 1858) (Carnivora, Felidae): A systematic and biogeographic review. *American Museum Novitates* 3096: 1-35.
- GARCÍA-RANGEL S & N PETTORELLI (2013) Thinking spatially: The importance of geospatial techniques for carnivore conservation. *Ecological Informatics* 14: 84-89.
- GAUSE GF (1934) *The struggle for existence*. Williams and Wilkins. Baltimore, Maryland.
- GELMAN A & J HILL (2007) *Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models*. Cambridge University press, New York.
- GETZ WM & CC WILMERS (2004) A local nearest-neighbor convex-hull construction of home ranges and utilization distributions. *Ecography* 27: 489-505.
- GETZ WM, S FORTMANN-ROE, PC CROSS, AJ LYONS, SJ RYAN & CC WILMERS (2007) LoCoH: nonparameteric kernel methods for constructing home ranges and utilization distributions. *PLoS ONE* 2: e207.
- GIRARD I, JP OUELLET, R COURTIS, C DUSSAULT & L BRETON (2002) Effects of sampling effort based on GPS telemetry on home-range size estimations. *Journal of Wildlife Management* 66: 1290-1300.
- GOOVAERTS P (1997) *Geostatistics for natural resources evaluation*. Oxford University Press.
- GRINNELL J (1917) The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk* 34: 427-433.
- GUIMARÃES R, C FREITAS, L DUTRA, C FELGUEIRAS, A MOURA, R AMARAL, S DRUMMOND, R SCHOLTE, G OLIVEIRA & O CARVALHO (2009) Spatial distribution of *Biomphalaria* mollusks at Sao Francisco River Basin, Minas Gerais, Brazil, using geostatistical procedures. *Acta Tropica* 109: 181-186.
- GUISSAN A & W THULLER (2005) Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* 8: 993-1009.
- GUISSAN A & NE ZIMMERMANN (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186.
- GUISSAN A, TC EDWARDS & T HASTIE (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling* 157: 89-100.
- GUISSAN A, SB WEISS & AD WEISS (1999) GLM versus CCA spatial modeling of plant species distribution. *Plant Ecology* 143: 107-122.
- HAINES AM, LI GRASSMAN, ME TEWES & JE JANEÈKA (2006) First ocelot (*Leopardus pardalis*) monitored with GPS telemetry. *European Journal of Wildlife Research* 52: 216-218.
- HALL LS, KRAUSMAN PR, MORRISON ML (1997) The Habitat Concept and a Plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25: 173-182.
- HARRIS S, WJ CRESSWELL, PG FORDE, WJ TREWHELLA, T WOLLARD & S WRARY (1990) Home range analysis using radio-tracking data- a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review* 20: 97-123.
- HASS CC (2009) Competition and coexistence in sympatric bobcats and pumas. *Journal of Zoology* 278: 174-180.
- HASTIE TJ & RJ TIBSHIRANI (1990) *Generalized Additive Models*. Chapman & Hall, London.
- HEMSON G, P JOHNSON, A SOUTH, R KENWARD, R RIPLEY & D MACDONALD (2005) Are kernels the mustard? Data from global positioning system (GPS) collars suggests problems for kernel homerange analyses with least-squares cross-validation. *Journal of Animal Ecology* 74: 455-463.
- HENGLT, H SIERDSEMA, A RADOVIE & ADILO (2009) Spatial prediction of species' distributions from occurrence-only records: combining point pattern analysis, ENFA and regression-kriging. *Ecological Modelling* 220: 3499-3511.
- HERFINDAL I, JDC LINNELL, J ODDEN, EB NILSEN & R ANDERSEN (2005) Prey density, environmental productivity and home-range size in Eurasian lynx (*Lynx lynx*). *Journal of Zoology, London* 265: 63-71.
- HIRZELA A & A GUISSAN (2002) Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modelling. *Ecological Modelling* 157: 331-341.
- HIRZELAH & G LE LAY (2008) Habitat suitability modeling and niche theory. *Journal of Applied Ecology* 45: 1372-1381.

- HIRZEL AH, J HAUSSEER, D CHESSEL & N PERRIN (2002) Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat-suitability maps without absence data? *Ecology* 83: 2027-2036.
- HOLT RD (2003) On the evolutionary ecology of species' ranges. *Evolutionary Ecology Research* 5: 159-178.
- HORNE JS & EO GARTON (2006) Likelihood cross-validation versus least squares cross-validation for choosing the smoothing parameter in kernel home-range analysis. *Journal of Wildlife Management* 70: 641-648.
- HORNE JS, AM HAINES, ME TEWES & LL LAACK (2009) Habitat partitioning by sympatric ocelots and bobcats: implications for recovery of ocelots in southern Texas. *The Southwestern Naturalist* 54: 119-126.
- HUTCHINSON EG (1957) Concluding remarks, in: Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology. 22: 415-427.
- HUTCHINSON EG (1981) *Introducción a la ecología de poblaciones*. Editorial Blume, Barcelona.
- IUCN (2010) *Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria*. Version 8.1. Prepared by the standards and petitions subcommittee of the IUCN species survival commission. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources. URL: <http://intranet.iucn.org/webfiles/doc/SSC/RedList/RedListGuidelines.pdf>. (accessed May 4, 2011).
- JACOBSEN M (2006) *Point process theory and applications: marked point and piecewise deterministic processes (probability and its applications)*. Birkhauser, Boston.
- JACKSON ST & JT OVERPECK (2000) Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology* 26: 194-220.
- JANEËKAJE, TL BLANKENSHIP, DH HIRTH, ME TEWES, CW KILPATRICK & LI GRASSMAN (2005) Kinship and social structure of bobcats (*Lynx rufus*) inferred from microsatellite and radio-telemetry data. *Journal of Zoology* 269: 494-501.
- JAKSIC F & L MARONE (2007) *Ecología de Comunidades, segunda edición ampliada*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.
- JENNRICH RI & FB TURNER (1969) Measurement of non-circular home range. *Journal on Theoretical Biology* 22: 227-237.
- JIMENEZ JE (1993) *Comparative ecology of *Dusicyon foxes* at the Chinchilla National Reserve in northcentral Chile*. Master of Science Thesis, Major Department of Wildlife and Range Sciences, University of Florida.
- JOHNSON DH (1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61: 65-71.
- JOHNSON WE, E EIZIRIK, J PECON-SLATTERY, WJ MURPHY, A ANTUNES, E TEELING & SJ O'BRIEN (2006) The late Miocene radiation of modern Felidae: a genetic assessment. *Science* 311: 73-77.
- KAMLER JF & PS GIPSON (2000) Home range, habitat selection, and survival of bobcats, *Lynx rufus*, in a prairie ecosystem in Kansas. *The Canadian Field-Naturalist* 114: 388-394.
- KAUTZR, R KAWULA, THOCTOR, J COMISKEY, D JANSEN, D JENNINGS, J KASBOHM, F MAZZOTTI, R MCBRIDE, L RICHARDSON & K ROOT (2006) How much is enough? Landscape scale conservation for the Florida panther. *Biological Conservation* 130: 118-133.
- KENWARD RE (1987) *Wildlife radio tagging: equipment, field techniques and data analysis*. Academic Press, New York.
- KERNOHAN BJ, RA GITZEN & JJ MILLSPAUGH (2001) Analysis of animal space use and movements. In: JJ Millspaugh & JM Marzluff (eds) *Radio tracking and animal populations*: 125-166. Academic Press, San Diego.
- KIE JG, J MATTHIOPOULOS, J FIEBERG, RA POWELL, F CAGNACCI, MS MITCHELL, JM GAILLARD & PR MOORCROFT (2010) The home-range concept: are traditional estimators still relevant with modern telemetry technology? *Philosophical Transaction of the Royal Society Biological Science* 365: 2221-2231.
- KISSILING WD, N FERNÁNDEZ & JM PARUELO (2009) Spatial risk assessment of livestock exposure to pumas in Patagonia, Argentina. *Ecography* 32: 807-817.
- KITCHENER A (1991) *The natural history of the wild cat*. Christopher Helm Ltd., A & C Black, London.

- KLEIMAN DG & JF EISENBERG (1973) Comparisons of canid and felid social systems from an evolutionary perspective. *Animal Behaviour* 21: 637-659.
- KREBS C (1985) *Ecología. Estudio de la distribución y la abundancia. Segunda edición.* Harla S.A., Ciudad de México D.F.
- LAND ED, DB SHINDLE, RJ KAWULA, JF BENSON, MA LOTZ & DP ONORATO (2008) Florida panther habitat selection analysis of concurrent GPS and VHF telemetry data. *Journal of Wildlife Management* 72: 633-639.
- LAWSON EJG & AR RODGERS (1997) Differences in home-range size computed in commonly used software programs. *Wildlife Society Bulletin* 25: 721-729.
- LEGENDRE P (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74: 1659-1673.
- LEGENDRE P & MJ FORTIN (1989) Spatial patterns and ecological analysis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- LEIBOLD MA (1995) The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* 76: 1371-1382.
- LINDÉN A & S MÄNTYNIEMI (2011) Using the negative binomial distribution to model overdispersion in ecological count data. *Ecology* 92: 1414-1421.
- LYRA-JORGE MC, MCRIBEIRO, G CIOCHETI, LR TAMBOSI & VR PIVELLO (2010) Influence of multi-scale landscape structure on the occurrence of carnivorous mammals in a human-modified savanna, Brazil. *European Journal of Wildlife Research* 56: 359-368.
- MACE GM & SN STUART (1994) Draft IUCN Red List Categories, Version 2.2. *Species* 21-22: 13-24.
- MACKEY BC & DB LINDENMAYER (2001) Towards a hierarchical framework for modelling the spatial distribution of animals. *Journal of Biogeography* 28: 1147-1166.
- MAFFEI L & AJ NOSS (2008) How small is too small? Camera trap survey areas and density estimates for ocelots in the Bolivian Chaco. *Biotropica* 40: 71-75.
- MAIER R (2001) *Comportamiento animal. Un enfoque evolutivo y ecológico.* Editorial MacGraw-Hill interamericana, Madrid.
- MANFREDI C, L SOLER, M LUCHERINI & EB CASANAVE (2006) Home range and habitat use by Geoffroy's cat (*Oncifelis geoffroyi*) in a wet grassland in Argentina. *Journal of Zoology* 268: 381-387.
- MANFREDI C, M LUCHERINI, L SOLER & J BAGLIONI (2011) Activity and movement patterns of Geoffroy's cat in the grasslands of Argentina. *Mammalian Biology* 76: 313-319.
- MANLY BFJ (1994) *Measuring and Testing Multivariate Distances. Multivariate Statistical Methods: A Primer.* Chapman & Hall, New York.
- MARES R, RS MORENO, RW KAYS & M WIKELSKI (2008) Predispersal home range shift of an ocelot *Leopardus pardalis* (Carnivora: Felidae) on Barro Colorado Island, Panama. *Revista de Biología* 56: 779-787.
- MARINO J, MBENNETT, DCOSSIOS, AIRIARTE, M LUCHERINI, P PLISCOFF, C SILLERO-ZUBIRI, L VILLALBA & S WALKER (2011) Bioclimatic constraints to Andean cat distribution: a modelling application for rare species. *Diversity and Distributions* 17: 311-322.
- MAURER BA (1994) *Geographical population analysis: tools for the analysis of biodiversity.* Blackwell Science Ltd., Osney Mead, Oxford, UK.
- MAZZOLLI M (2010) Mosaic of exotic forest plantations and native forests as habitat of pumas. *Environmental Management* 46: 237-253.
- MCDONALD PT, CK NIELSEN, TJ OYANA & WANXIAO SUN (2008) Modelling habitat overlap among sympatric mesocarnivores in southern Illinois, USA. *Ecological Modelling* 215: 276-286.
- MILLER J (2005) Incorporating spatial dependence in predictive vegetation models: residual interpolation method. *The Professional Geographer* 57: 169-184.
- MILLSAP BA, JA GORE, DE RUNDE & SI CERULEAN (1990) Setting the priorities for the conservation of fish and wildlife species in Florida. *Wildlife Monographs Supplement, Journal of Wildlife Management* 54: 5-57.
- MOHR C (1947) Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist* 37: 223-249.
- MOWAT GK, G POOLE & MO'DONOGHUE (2000) *Ecology of lynx in northern Canada and Alaska.*

- In: LF Ruggiero, KB Aubry, SW Buskirk, GM Koehler, CJ Krebs, KS McKelvey & JR Squires (eds) Ecology and conservation of lynx in the United States: 265-306. University Press of Colorado.
- NAPOLITANO C, MBENNETT, WE JOHNSON, SJ O'BRIEN, PA MARQUET, I BARRÍA, E POULIN & A IRIARTE (2008) Ecological and biogeographical inferences on two sympatric and enigmatic Andean cat species using genetic identification of faecal samples. *Molecular Ecology* 17: 678-690.
- NEALE JCC & BN SACKS (2001) Resource utilization and interspecific relations of sympatric bobcats and coyotes. *Oikos* 94: 236-249.
- NICHOLSON KL, PR KRAUSMAN, A MUNGUIA-VEGA & MCULVER (2011) Spatial and temporal interactions of sympatric mountain lions in Arizona. *European Journal of Wildlife Research* 57: 1151-1163.
- NIELSEN CK & A WOOLF (2001) Spatial organization of bobcats (*Lynx Rufus*) in Southern Illinois. *The American Midland Naturalist* 146: 43-52.
- NIELSEN CK & A WOOLF (2002) Habitat relative abundance relationship for bobcats in southern Illinois. *Wildlife Society Bulletin* 30: 222-230.
- NIELSENEB, IHERFINFAL & JDCLINNELL (2005) Can intra-specific variation in carnivore home-range size be explained using remote-sensing estimates of environmental productivity? *Ecoscience* 12: 68-75.
- NOWAK RM (2005) Walker's Carnivores of the World. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, London.
- ODUM EP (1995) Ecología: peligra la vida. Segunda edición. Editorial McGraw-Hill.
- ONORATO DP, M CRIFFIELD, M LOTZ, M CUNNINGHAM, R MCBRIDE, EHLEONE, OL BASS & EC HELLGREN (2010) Habitat selection by critically endangered Florida panthers across the diel period: implications for land management and conservation. *Animal Conservation* 14: 196-205.
- PEARCE JL & MS BOYCE (2006) Modelling distribution and abundance with presence only data. *Journal of Applied Ecology* 43: 405-412.
- PEARSON RG (2007) Species' distribution modeling for conservation educators and practitioners. Synthesis. American Museum of Natural History, New York.
- PEREIRA JA, RS WALKER & AJ NOVARO (2012) Effects of livestock on the feeding and spatial ecology of Geoffroy's cat. *Journal of Arid Environments* 76: 36-42.
- PETTORELLI N, A HILBORN, F BROEKHUIS & SM DURANT (2008) Exploring habitat use by cheetahs using ecological niche factor analysis. *Journal of Zoology* 277: 141-148.
- PHILLIPS SJ, RP ANDERSON & RE SCHAPIRE (2006) Maximum entropy modelling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190: 231-259.
- PIERCE BM, VC BLEICH & RT BOWYER (2000) Social organization of mountain lions: Does a Land-Tenure system regulate population size? *Ecology* 91: 1533-1543.
- POLWMAN BW, LM CONNER, MJ CHAMBERLAIN & BD LEOPOLD (2006) Annual dynamics of bobcat (*Lynx rufus*) home range and core use areas in Mississippi. *The American Midland Naturalist* 156: 386-393.
- POOLE KG (1995) Spatial organization of a lynx population. *Canadian Journal of Zoology* 73: 632-641.
- POWELL RA (2000) Animal home ranges and territories and home range estimators. In: L Boitani & TK Fuller (eds) Research techniques in animal ecology: controversies and consequences: 65-110. Columbia University Press, New York.
- PULLIAM HR (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3: 349-361.
- REYNOLDS-HOGLAND MJ & MS MITCHELL (2007) Effects of roads on habitat quality for bears in the southern Appalachians: a long-term study. *Journal of Mammalogy* 88: 1050-1061.
- RILEY SJ & RA MALECKI (2001) A landscape analysis of cougar distribution and abundance in Montana, USA. *Environmental Management* 28: 317-323.
- RILEY SP, RM SAUVAJOT, TK FULLER, EC YORK, DA KAMRADT, C BROMLEY & RK

- WYNE (2003) Effects of urbanization and habitat fragmentation on bobcats and coyotes in southern California. *Conservation Biology* 17: 566-576.
- RODRÍGUEZ-SOTO C, O MONROY-VILCHIS, L MAIORANO, L BOITANI, JC FALLER, MÁ BRIONES, R NÚÑEZ, O ROSAS-ROSAS, G CEBALLOS & AFALCUCCI (2011) Predicting potential distribution of the jaguar (*Panthera onca*) in Mexico: identification of priority areas for conservation. *Diversity and Distributions* 17: 350-361.
- ROOT RB (1967) «The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher». *Ecological Monographs* 37:317-350.
- RUSHTON SP, SJ ORMEROD & G KERBY (2004) New paradigms for modelling species distributions? *Journal of Applied Ecology* 41: 193-200.
- SÁNCHEZ-CORDERO V, D STOCKWELL, S SARKAR, HLIU, CR STEPHENS & J GIMÉNEZ (2008) Competitive interactions between felid species may limit the southern distribution of bobcats *Lynx rufus*. *Ecography* 31: 757-764.
- SANDELL M (1989) The mating tactics and spacing patterns of solitary carnivores. In: JL Gittleman (ed) *Carnivore behavior, ecology, and evolution*: 164-182. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- SANDERSON J, ME SUNQUIST & AW IRIARTE (2002) Natural history and landscape use of guignas (*Oncifelis guigna*) on Isla Grande de Chiloé, Chile. *Journal of Mammalogy* 83: 608-613.
- SCHALLER GB & PG CRAWSHAW (1980) Movement Patterns of Jaguar. *Biotropica* 12: 161-168.
- SCHOENER TW (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- SCHOENER TW (1989) The ecological niche. In: JM Cherrett (ed) *Ecological concepts: the contribution of ecology to an understanding of the natural world*: 79-113. Blackwell, Oxford.
- SCOGNAMILLO D, IE MAXIT, M SUNQUIST & J POLISAR (2003) Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. *Journal of Zoology, London* 259: 269-279.
- SCOTT JM, PJ HEGLUND, F SAMSON, J HAUFLE, M MORRISON, MRAPHAEL & B WALL (2002) *Predicting Species Occurrences: Issues of Accuracy and Scale*. Island Press, California.
- SEAMAN DE & RA POWELL (1996) An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range analysis. *Ecology* 77: 2075-2088.
- SEAMAN DE, JJ MILLSPAUGH, BJ KERNOHAN, GC BRUNDIGE, KJ RAEDEKE, & RA GITZEN (1999) Effects of sample size on kernel home range estimation. *Journal of Wildlife Management* 63: 739-747.
- SHORROCKS B, WATKINSON & P CHARLES WORTH (1979) Competition on a divided and ephemeral resource. *Journal Animal Ecology* 48: 899-908.
- SILESHI G (2008) The excess-zero problem in soil animal count data choice of appropriate models for statistical inference. *Pedobiologia* 52: 1-17.
- SILLERO N (2011) What does ecological modelling model? A proposed classification of ecological niche models based on their underlying methods. *Ecological Modelling* 222: 1343-1346.
- SILLERO N, AM BARBOSA, F MARTÍNEZ-FRERÍA & R REAL (2010) Los modelos de nicho ecológico en la herpetología ibérica: pasado, presente y futuro. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española* 21: 2-24.
- SILVA-PEREIRA JE, RF MORO-RIOS, DR BILSKI & FC PASSOS (2011) Diets of three sympatric Neotropical small cats: Food niche overlap and interspecies differences in prey consumption. *Mammalian Biology* 76: 308-312.
- SILVEIRA (2004) *Ecologia comparada da onça-pintada (Panthera onca) e onça-parda (Puma concolor) no cerrado do Brasil*. Thesis, Universidade de Brasília, Brazil.
- SILVERMAN BW (1986) *Density Estimation for Statistics and data analysis*. Chapman & Hall. London.
- SOBERÓN J & AT PETERSON (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10.
- SOBERÓN J & M NAKAMURA (2009) Niches and distributional areas: Concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National*

- Academy of Sciences of the United States of America 106: 19644-19650.
- SOISALO MK & SMC CAVALCANTI (2006) Estimating the density of a jaguar population in the Brazilian Pantanal using camera-traps and capture-recapture sampling in combination with GPS radio-telemetry. *Biological Conservation* 129: 487-496.
- SOUTHWOOD TRE (1977) Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology* 46: 337-365.
- SQUIRES JR & LFR RUGGIERO (2007) Winter prey selection of Canada lynx in northwestern Montana. *Journal of Wildlife Management* 71: 310-315.
- SQUIRES JR, NJ DECESARE, LE OLSON, JA KOLBE, M HEBBLEWHITE & SA PARKS (2013) Combining resource selection and movement behavior to predict corridors for Canada lynx at their southern range periphery. *Biological Conservation* 157: 187-195.
- STERLING EJ, NGA NGUYEN & PJ FASHING (2000) Spatial patterning in nocturnal prosimians: a review of methods and relevance to studies of sociality. *American Journal of Primatology* 51: 3-19.
- STICKEL LF (1954) A comparison of certain methods of measuring ranges of small mammals. *Journal of Mammology* 35: 1-15.
- STOCKWELL DR & DP PETERS (1999) The GARP modelling system: Problems and solutions to automated spatial prediction. *International Journal of Geographic Information Systems* 13: 143-158.
- SUNQUIST ME (1981) The social organization of tigers (*Panthera tigris*) in Royal Chitwan National Park, Nepal. *Smithson. Contributions to Zoology* 336: 1-98.
- SUNQUIST M & F SUNQUIST (2002) *Wild cats of the world*. University of Chicago Press, Chicago.
- TUCKER SA, WR CLARK & TE GOSELINK (2008) Space use and habitat selection by bobcats in the fragmented landscape of south central Iowa. *Journal of Wildlife Management* 72: 1114-1124.
- VAN WINKLE W (1975) Comparison of several probabilistic home-range models. *Journal of Wildlife Management* 39: 118-123.
- VASHON JH, AL MEEHAN, WJ JAKUBAS, JF ORGAN, ADVASHON, CRMCLAUGHLIN, GJ MATULA & SM CROWLEY (2008a) Spatial ecology of the Canada lynx population in northern Maine. *Journal of Wildlife Management* 72: 1479-1487.
- VASHON JH, AL MEEHAN, JF ORGAN, WJ JAKUBAS, CRMCLAUGHLIN, ADVASHON & SM CROWLEY (2008b) Diurnal habitat relationships of Canada lynx in an intensively managed private forest landscape in northern Maine. *Journal of Wildlife Management* 72: 1488-1496.
- VÁSQUEZ DP (2005) Reconsiderando el nicho hutchinsoniano. *Ecología Austral* 15: 149-158.
- VENABLES WN & CMDICHMONT (2004) GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research. *Fisheries Research* 70: 319-337.
- WAGNER HH & MJ FORTIN (2005) Spatial analysis of landscapes: concepts and statistics. *Ecology* 86: 1975-87.
- WAND MP & MC JONES (1995) *Kernel Smoothing*. Chapman & Hall, London.
- WARREN DL & SN SEIFERT (2011) Ecological niche modeling in Maxent: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications* 21: 335-342.
- WHITE GC & RA GARROTT (1990) *Analysis of wildlife radio-tracking data*. Academic Press, San Diego, New York.
- WIENS JA (1976) population responses to patchy environments *Annual Review Ecology & Systematic* 7:81-120.
- WIENS JA (1989) Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.
- WORTON BJ (1987) A review of models of home range for animal movement. *Ecological Modelling* 38: 277-298.
- WORTON BJ (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology* 70: 164-168.
- WORTON BJ (1995) Using Monte-Carlo simulation to evaluate kernel-based home range estimators. *Journal of Wildlife Management* 59: 794-800.
- WOZENCRAFT WC (2005) Order carnivora. In: Wilson DE & DM Reeder (eds) *Mammals*

species of the world a taxonomic and geographic reference: 532-548. Third edition, Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.

ZANIEWSKI AE, A LEHMANN & JMCC OVERTON (2002) Predicting species spatial distributions using presence-only data: a case study of native New Zealand ferns. *Ecological Modelling* 157: 261-280.

Recibido 10/09/2013; aceptado 03/10/2013