

Informe final* del Proyecto JM016
Modelación de la distribución y abundancia de las subespecies de venado cola blanca en México: Implicaciones de conservación y manejo

Responsable: Dr. Salvador Mandujano Rodríguez
Institución: Instituto de Ecología A.C.
Red de Biología y conservación de vertebrados
Dirección: Carretera antigua a Coatepec # 351, El Haya, Xalapa, Ver, 91070 , México
Correo electrónico: salvador.mandujano@inecol.edu.mx
Teléfono/Fax: 01 (777) 3297019
Fecha de inicio: Mayo 15, 2012.
Fecha de término: Abril 20, 2016.
Principales resultados: Informe final, cartografía, base de datos.
Forma de citar el informe final y otros resultados:** Mandujano-Rodríguez, S., Sandoval-Comte, A., Escobedo-Morales, L.A. y A. González-Zamora. 2016. Modelación de la distribución y abundancia de las subespecies de venado cola blanca en México: Implicaciones de conservación y manejo. Instituto de Ecología A.C. **Informe final SNIB-CONABIO, proyecto No. JM016.** México D. F.

Resumen:

La presente propuesta de investigación pretende abordar dos preguntas principales: ¿podemos sustentar desde una perspectiva ecológica la distribución y los límites geográficos de las 14 subespecies de venado cola blanca en el país? y ¿podemos obtener predicciones fiables de la abundancia relativa y/o la densidad poblacional del venado cola blanca a escala regional y de país utilizando la información proveniente de los datos de distribución conocidos? Para responder ambas preguntas en este estudio proponemos como base teórica conceptual y metodológica del modelado de nicho ecológico (MNE) y distribución geográfica. El venado cola blanca *Odocoileus virginianus* es la especie de cérvido más estudiada y un inventario preliminar de datos indican por lo menos 300 registros de presencia en México. De esta información se seleccionará aquella que reúna los mejores criterios de confiabilidad para aplicar el MNE. Las metas de estudio son generar una base de datos y de información geográfica en varios formatos que permita contar con mayores elementos para el manejo y conservación del venado cola blanca en las UMA, ANP y otras áreas. Asimismo, los resultados y mapas generados servirán para generar nuevas hipótesis de investigación para probarse con información genética, morfológica, biogeográfica y ecológica en próximas investigaciones, algunas de ellas ya en proceso. Los resultados se enviarán para su publicación en revistas indizadas. En particular, en este proyecto pretendemos emplear un método novedoso nombrado aproximación de distancia al centroide del nicho para producir mapas de distribución de la abundancia. La generalidad de este método permitirá posteriores aplicaciones a otras especies. Para alcanzar estas metas se propone un equipo de trabajo integrado por investigadores de varias instituciones nacionales y del extranjero con amplia experiencia en los diferentes temas y pertenecientes al Sistema Nacional de Investigadores; además por estudiantes de doctorado y técnicos especialistas, en diversas ramas de conocimiento ecológico, geográfico, estadístico y otras áreas.

-
- * El presente documento no necesariamente contiene los principales resultados del proyecto correspondiente o la descripción de los mismos. Los proyectos apoyados por la CONABIO así como información adicional sobre ellos, pueden consultarse en www.conabio.gob.mx
 - ** El usuario tiene la obligación, de conformidad con el artículo 57 de la LFDA, de citar a los autores de obras individuales, así como a los compiladores. De manera que deberán citarse todos los responsables de los proyectos, que proveyeron datos, así como a la CONABIO como depositaria, compiladora y proveedora de la información. En su caso, el usuario deberá obtener del proveedor la información complementaria sobre la autoría específica de los datos.

Informe final

Proyecto CONABIO-JM016

Modelación de la distribución y abundancia de las subespecies de venado cola blanca en México: implicaciones de conservación y manejo

Periodo: 15 de mayo del 2012 al 15 de noviembre del 2013

Responsable:

Dr. Salvador Mandujano Rodríguez

Red de Biología y Conservación de Vertebrados, Instituto de Ecología A.C., Km. 2.5 Carret.
Ant. Coatepec No. 351, El Haya, Xalapa, Ver., México, 91070

salvador.mandujano@inecol.mx

Participantes técnicos:

M. en C. Adriana Sandoval Comte

M. en C. Luis A. Escobedo Morales

Dr. Arturo González Zamora

Asesores:

Dr. Enrique Martínez-Meyer

Dr. Jorge M. Lobo

Dr. Octavio Rojas-Soto

Dr. Carlos A. Yañez Arenas



Índice

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN EJECUTIVO

INTRODUCCIÓN

DESARROLLO DEL PROYECTO

1. Datos de densidad

- *Fuentes de información*
- *Problemáticas de los métodos de estimación poblacional*
- Patrón general de los datos de la densidad
 - *Número de estudios*
 - *Tendencia de la densidad*
 - *Densidad de venado cola blanca en México*

2. Método de modelación

- *Distancia al centroide del nicho (DCN)*
- *Análisis del patrón espacial de los datos*
- *Estimación de DCN*
- *Criterio de selección de la región de referencia M*
- *Estimación de la densidad poblacional potencial en las provincias*

3. Resultados

- *Mapas de favorabilidad basado en DCN*
- *Mapas de predicción de la densidad poblacional potencial por provincia*
- *Evaluación de los modelos*

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

REFERENCIAS

ANEXO Cartografía entregada

AGRADECIMIENTOS

Les agradecemos a Enrique Martínez-Meyer, Jorge M. Lobo, Octavio Rojas-Soto y Carlos A. Yañez Arenas los comentarios, sugerencias y ayuda en las diferentes etapas de este proyecto de investigación.

El Ing. Jorge G. Villarreal González Secretario del Consejo Estatal de Flora y Fauna Silvestre de Nuevo León, A. C., amablemente nos facilitó información valiosa de la presencia, densidad poblacional y otros datos en los estados de Nuevo León, Coahuila y Tamaulipas donde han realizado monitoreos intensivos del venado cola blanca.

Otra fuente de información valiosa ha sido la facilitada en trabajos de tesis en diferentes partes del país. En todos los casos, se citan oportunamente sus tesis como referencia de la información.

A la Biól. Odalis Mortero Montiel por su apoyo en algunos aspectos de búsqueda y captura de información para la base de datos. Al M. en C. Roberto Monroy por las asesorías en algunos aspectos técnicos en el SIG.

Asimismo a la M. en C. Hilda E. Pérez-Ponce y a la Dra. Pilar Rodríguez de la CONABIO por su apoyo y buena disposición a lo largo de este proyecto.

La Red de Biología y Conservación de Vertebrados del Instituto de Ecología A. C., dio facilidades logísticas para la realización del estudio. En particular, a Rocío Rodríguez y a la M. en C. Teresa Pérez-Pérez por su apoyo secretarial y de trámites administrativos.

RESUMEN EJECUTIVO

La presente propuesta de investigación abordó dos preguntas principales: ¿podemos sustentar desde una perspectiva ecológica la distribución y los límites geográficos de las 14 subespecies de venado cola blanca *Odocoileus virginianus* en el país? y ¿podemos obtener predicciones fiables de la abundancia relativa y/o la densidad poblacional del venado cola blanca a escala regional y de país utilizando la información proveniente de los datos de distribución y estudios de densidad local conocidos? Para responder ambas preguntas en este estudio empleamos como base teórica conceptual y metodológica el modelado de nicho ecológico (MNE) para estimar la distribución geográfica potencial, y la distancia al centroide del nicho (DCN) para estimar la favorabilidad y densidad potencial. La finalidad del proyecto es guiar las estrategias de manejo para su conservación y uso sustentable de la especie, e inferir hipótesis de posibles patrones de divergencia evolutiva en México. Los objetivos particulares fueron: 1) Determinar, mediante la modelación de su nicho ecológico, si existe correspondencia en la distribución y los límites geográficos de las 14 subespecies de venado cola blanca reconocidas actualmente en el país; 2) Determinar el grado de similitud entre agrupaciones naturales de regiones geográficas a lo largo de la distribución del venado cola blanca en México; 3) Emplear la aproximación de distancia al centroide del nicho (DCN) para proporcionar mapas de distribución que delimiten la favorabilidad potencial de la especie, y estudiar la relación entre esta medida continua de favorabilidad (abundancia) y densidad poblacional en diferentes regiones y a escala nacional; 4) Evaluar bajo diferentes escenarios de muestreo la capacidad predictiva de la aproximación DCN para analizar la abundancia de las especies; y 5) Elaborar un documento con sugerencias de manejo y conservación, y posibles líneas de investigaciones futuras. Para el objetivo de modelación de la distribución potencial de las 14 subespecies se emplearon 901 registros geográficamente independientes con los cuales se obtuvieron 9 modelos (5 de distribución potencial, 2 de certidumbre y 2 de zonas de conflicto); mientras que para la modelación de la favorabilidad y densidad fueron cinco (2 de favorabilidad, y 3 de provincias biogeográficas específicas). Se concluye que los objetivos planteados fueron alcanzados exitosamente, pero se enfatiza la necesidad de probar las hipótesis propuestas en el presente estudio a través de nuevas líneas de investigación que se sugieren al final de este documento. Considerando que el proyecto se subdividió en dos grandes objetivos (modelación de subespecies y modelación de la favorabilidad/densidad), se presentan como subproyectos de manera separada en este informe.

Subproyecto 2

“Modelación de la favorabilidad y densidad potencial del venado cola blanca en México”



INTRODUCCIÓN

Conocer la abundancia y los factores que la determinan a escalas geográficas grandes es fundamental para establecer políticas precisas para la conservación y manejo del venado cola blanca (Mandujano y González-Zamora 2009). En años recientes se han empleado varias aproximaciones para estimar mapas regionales de la idoneidad o calidad del hábitat (Felix *et al.* 2007, Delfín-Alfonso *et al.* 2009), y otras aproximaciones basadas en el índice de vegetación de diferencia normalizada (NDVI) (Coronel-Arellano *et al.* 2009) y precipitación (Mandujano y Naranjo 2010) para estimar la densidad y biomasa de esta especie y de otros ungulados. Otras aproximaciones se basan en técnicas de regresión múltiple geográfica las cuales se han empleado para generar predicciones espaciales de la distribución y abundancia de varias especies de cérvidos (Shi *et al.* 2006).

Estudios recientes con varias especies animales incluido el venado cola blanca, sugieren que la abundancia poblacional tiende a ser mayor conforme se encuentran más cercano al centroide del nicho ecológico de la especie (Martínez-Meyer *et al.* 2013, Yañez-Arenas *et al.* 2012). En términos generales se basa en la idea de que la abundancia de las especies decrece conforme aumenta la distancia a un óptimo (llamado centroide de nicho), pero en un espacio ecológico. Esto sugiere la posibilidad de emplear la aproximación de la distancia al centroide de nicho (DCN) para estimar y mapear la distribución de la abundancia potencial del venado cola blanca tanto a nivel de regiones como a escala del país. Sin embargo, la capacidad predictiva de los modelos podría variar espacialmente dependiendo de la manera en que se haya obtenido los registros de presencia (aleatoriamente, en un muestreo sistemático o con un sesgo por la distancia a carreteras, caminos, UMAs, ANPs, entre otros), por lo que evaluar la capacidad predictiva de la aproximación del centroide bajo diferentes escenarios de muestreo nos permitirá obtener una medida de su capacidad predictiva en diferentes condiciones. Este aspecto ha sido mínimamente abordado en este tipo de modelación, por lo que resulta importante su análisis (Yañez-Arenas *et al.* 2012).

¿Podemos obtener predicciones fiables de la abundancia relativa y/o la densidad poblacional del venado cola blanca a escala regional y de país utilizando la relación de los datos de distribución conocidos y variables ambientales? Para contestar esta pregunta, en este estudio propusimos como hipótesis: *“Si la abundancia poblacional local es afectada y limitada por factores ambientales (abióticos y bióticos), entonces la identificación de algunos de estos factores en modelos que utilizan las observaciones de presencia conocidas podría ser útil para predecir la abundancia y generar mapas a escala regional y posiblemente de país, al identificar las variables más importantes del nicho ambiental de esta especie en las diferentes regiones biogeográficas donde habita la especie”*. Para evaluar esta hipótesis se propusieron dos objetivos: 1) Evaluar bajo diferentes escenarios

de muestreo la capacidad predictiva de la aproximación DCN para analizar la abundancia de la especie; y 2) emplear la aproximación de distancia al centroide del nicho (DCN) para proporcionar mapas de distribución que delimiten la favorabilidad potencial de la especie y estudiar la relación entre esta medida continua de favorabilidad y la abundancia o densidad poblacional en diferentes regiones y a escala nacional.

DESARROLLO DEL PROYECTO

1. Datos de densidad

Fuentes de información

Se realizó una búsqueda intensiva de los trabajos que reportan datos sobre la densidad (venados/km²) local en México, para lo cual se consideraron las siguientes fuentes en orden de importancia: artículos en revistas especializadas, capítulos o secciones de libro, tesis, artículos de divulgación, memorias en extenso presentadas en congresos y simposios, y algunos informes técnicos disponibles. Es de destacarse que la mayoría de la información solo está disponible en tesis y memorias de simposios, es decir no está publicada en revistas arbitradas. Una vez localizada la fuente se prosiguió a anotar la siguiente información: densidad estimada, estado federativo, municipio, localidad, método de muestreo, fórmula empleada, datos generales del diseño de muestreo, tipo de vegetación, provincia biogeográfica, entre los principales. La base inicial de más de 350 trabajos recopilados (no se incluye informes técnicos de las UMAs en la SEMARNAT), se redujo a 200 trabajos con información confiable y son los que se utilizaron en la modelación detallada más adelante.

Problemáticas de los métodos de estimación poblacional

En el caso de los trabajos donde se empleó el método de conteo de grupos fecales, se anotó la tasa de defecación utilizada para transformar este conteo en número de animales. El empleo de diferentes tasas es crucial para convertir o calibrar el índice de conteo de grupos fecales a número de venados por km² (Mandujano 2014); a menor valor de la tasa de defecación, mayor la estimación de la densidad, y viceversa. En consecuencia, para un mismo número de grupos fecales contados en los muestreos, el cálculo de la densidad varía dependiendo de la tasa aplicada. Para solventar este problema habría que: 1) aplicar la misma tasa para todos los estudios de manera que ésta fuera una constante, aspecto que no se pudo hacer dado que la mayoría de los autores no reporta sus datos de campo, sino solo la estimación final de la densidad que obtuvieron; o 2) asumir un rango de tasa de defecación para la especie, el cual podría fluctuar entre 9 y 35 grupos fecales/venado/día,

de acuerdo a numerosos estudios en diferentes tipos de hábitats en México, Estados Unidos y Venezuela (Pérez-Silva *et al.* 2004). Para el presente proyecto asumimos que todas las estimaciones de la densidad poblacional obtenidas con este método están sesgadas y que se desconoce la magnitud y dirección de ese sesgo. También asumimos que las estimaciones están dentro del rango esperado, dada la variación en la tasa de defecación esperada de la especie. Estos supuestos permiten el empleo de las estimaciones actuales en los estudios recopilados.

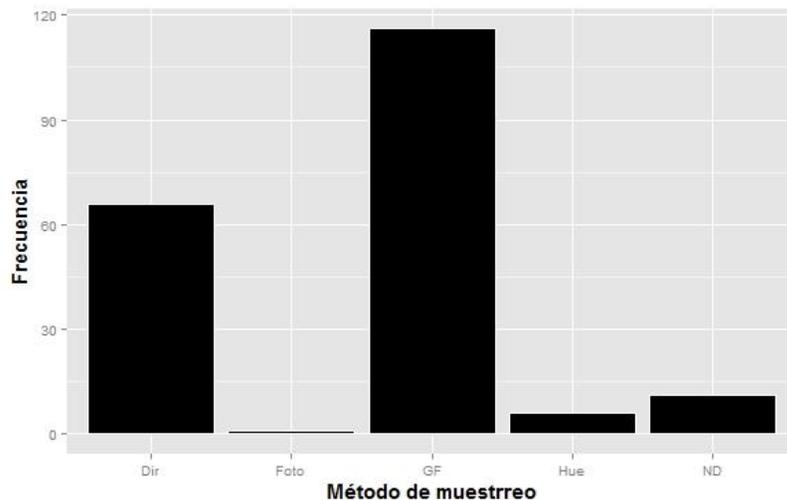
Para el método de conteo directo se definió si se empleó el conteo en transectos de franja o en transectos de línea. En este último caso se anotó la versión de programa empleada para el análisis y si se mencionó el algoritmo empleado. Esto es importante pues, dependiendo del algoritmo utilizado, se obtendrá diferente cálculo de la densidad (Mandujano y Gallina 1993). En la mayoría de los casos donde se ha empleado DISTANCE u otro método, se utilizan modelos rutinarios, mientras que en el transecto de franja se asume que se observaron el 100% de los venados dentro del ancho de transecto previamente definido. En este último caso, es muy posible que esta restricción sea fácilmente violada en el trabajo de campo pues a mayor distancia perpendicular menor probabilidad de detección. Por consiguiente, también para este método se tienen estimaciones sesgadas de la densidad poblacional local.

Por último, el método de huellas y foto-trampeo son los menos empleados. Ambos convierten el índice de huellas o de fotos a número de venados por superficie empleando diferentes algoritmos. El método de huellas se basa en una serie de supuestos de movimientos de los venados, los cuales no necesariamente se cumplen en todos los casos (Mandujano 2005). El foto-trampeo se basa en el supuesto de identificar correctamente a todos los individuos fotografiados, aspecto que no es sencillo dado la carencia de marcas naturales de la especie (Royle *et al.* 2014). En consecuencia, las estimaciones obtenidas con estos métodos también están sesgadas. El problema de sesgo en la estimación debida a la toma y análisis de datos (proceso observacional), de acuerdo a Kéry y Schaub (2012), complica la depuración de la información. De hecho, aplicando diferentes métodos de muestreo en la misma localidad y época del año, pueden obtenerse estimaciones de densidad significativamente distintas (Mandujano y Gallina 1995). Este aspecto es crucial para la aplicación de las metodologías recientemente propuestas por Martínez-Meyer *et al.* (2013), pues el análisis de la variación espacial en la distribución de la abundancia de la especie, se puede oscurecer debido al efecto del proceso observacional. A diferencia de otros grupos donde existen protocolos estandarizados de toma de datos, para México no existe actualmente un protocolo común para aplicar al venado cola blanca en cualquier tipo de hábitat.

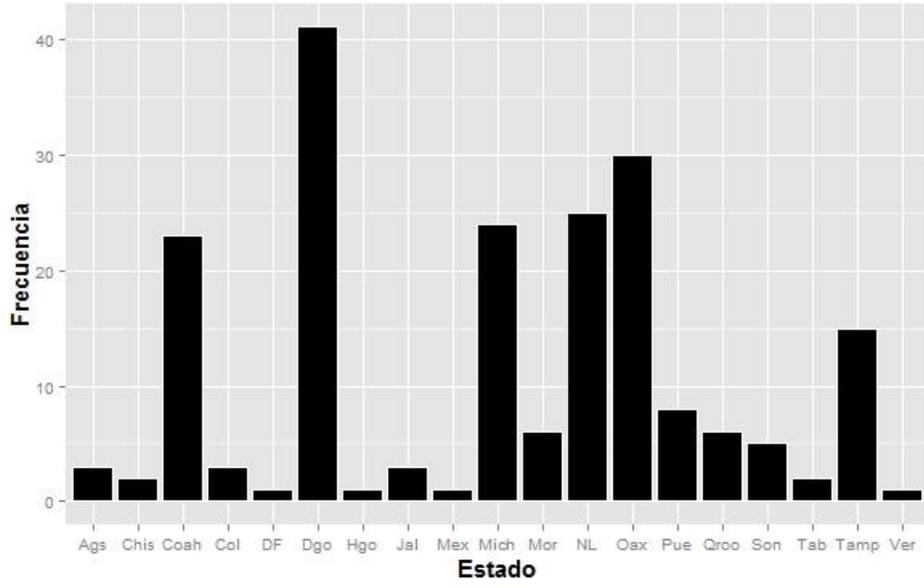
Patrón general de los datos de la densidad

Número de estudios.— Son cuatro los métodos empleados para estimar la densidad de venados, en orden de frecuencia de uso: conteo de grupos fecales (GF), conteos directos (Dir) en transectos de franja, conteo de huellas (Hue) y foto-trampeo (foto) (Figura 20a). En general, el conteo directo en transectos se emplea como método estándar en el norte del país (Villarreal 1999), mientras que el conteo de grupos fecales en zonas de vegetación más densa como bosques templados y selvas del occidente, centro y sureste.

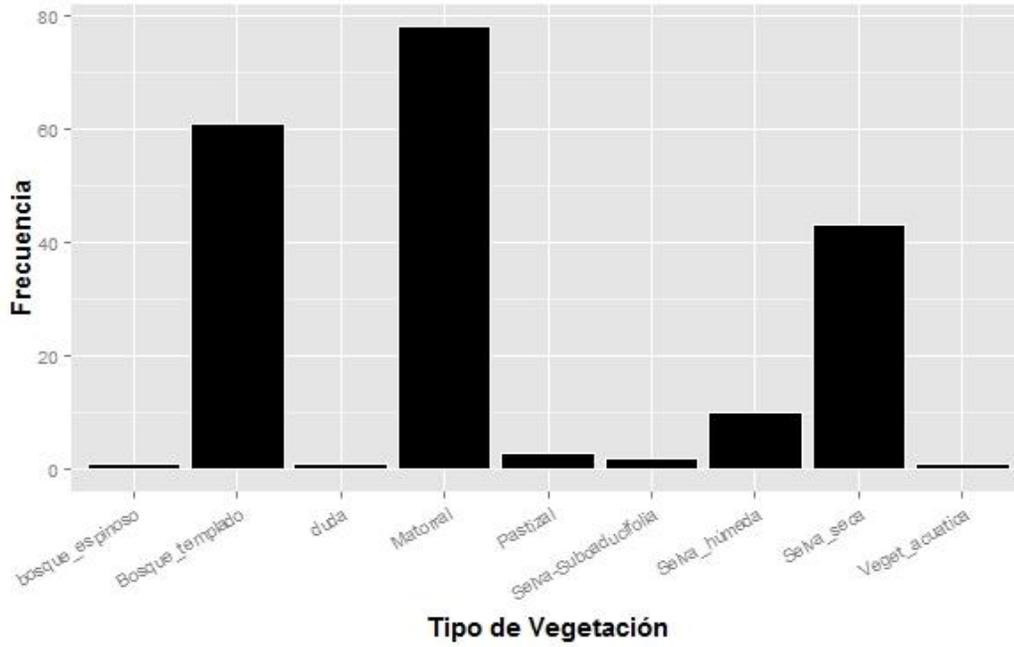
Los Estados con mayor número de estimaciones son Coahuila, Nuevo León, Durango, Oaxaca, Michoacán y Tamaulipas (Figura 20b). Sin embargo, dado el número de UMAs extensivas y los años de manejo de la especie, posiblemente los estados del noreste sea donde se tenga el mayor número de datos. Por otro lado, los principales tipos de vegetación (de acuerdo a Rzedowski y Reyna-Trujillo 1990) donde se han realizado estimaciones de la densidad son: matorral xerófilo, bosques templados y selvas secas (Figura 20c). Mientras que las provincias con mayor número de datos son la Tamaulipeca, Sierra Madre Occidental y Depresión del Balsas (Figura 20d).



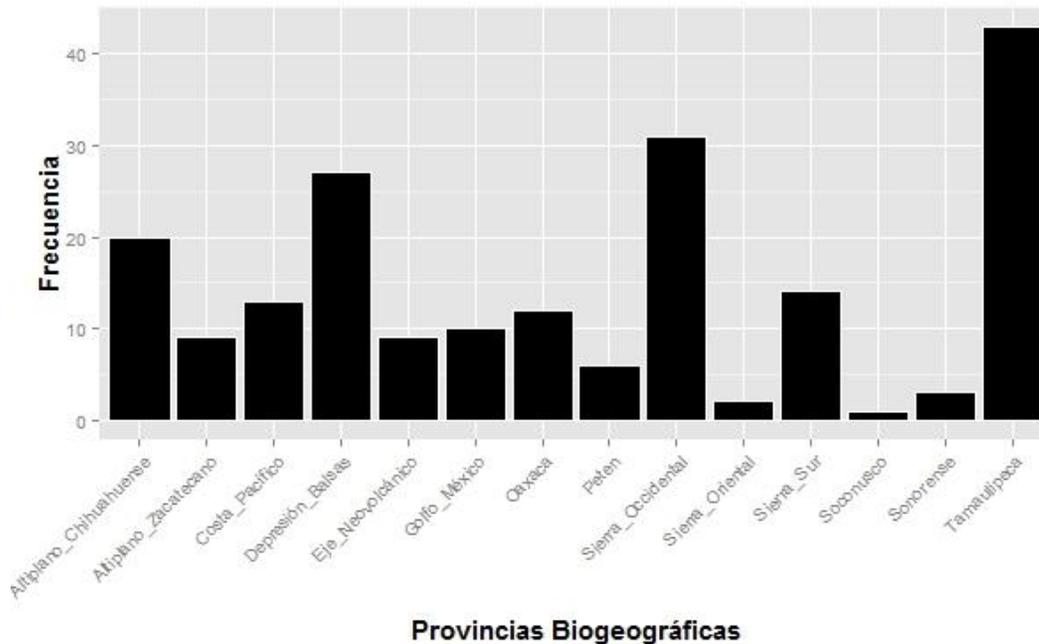
a)



b)



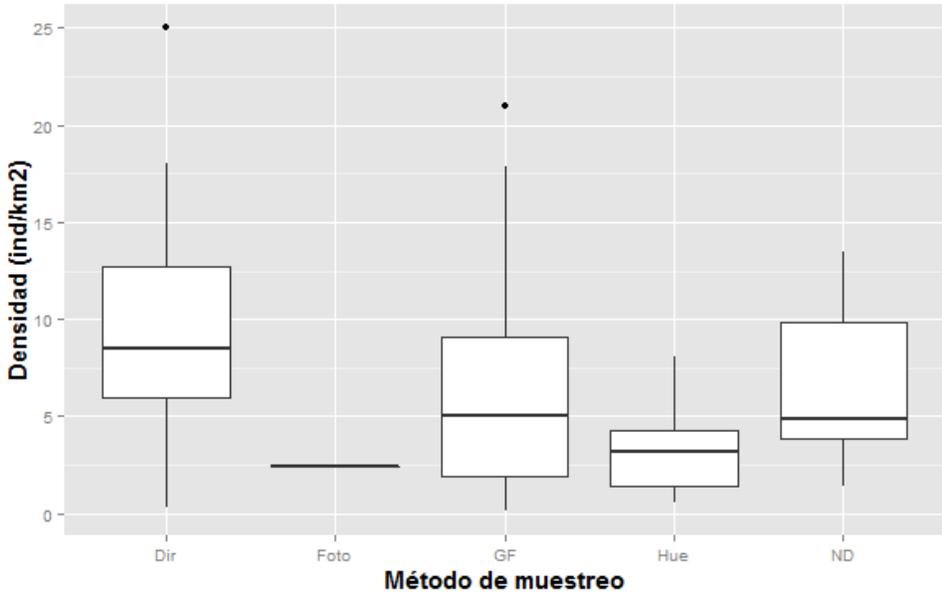
c)



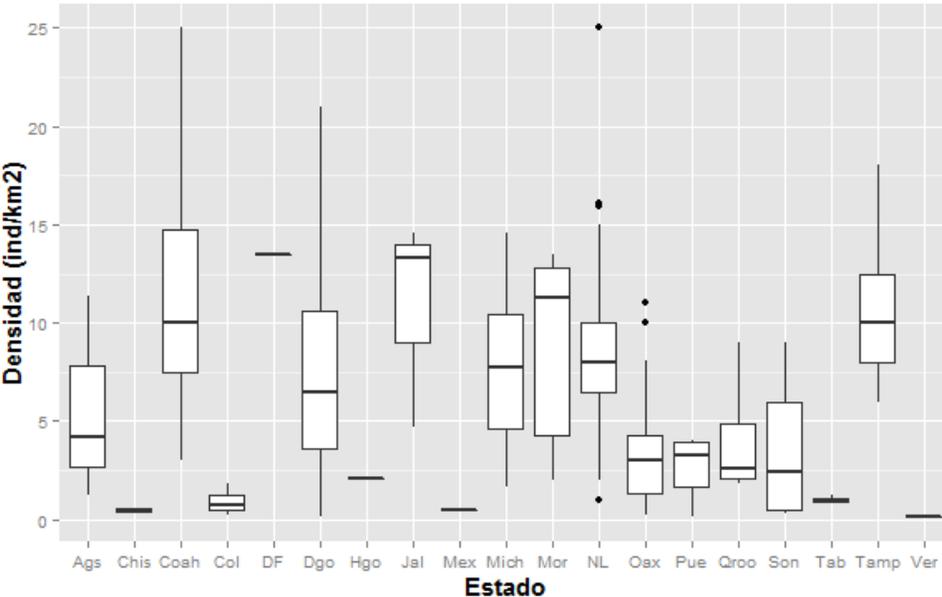
d)

Figura 20. Histogramas de frecuencia de los 200 trabajos con datos densidad poblacional del venado cola blanca en México distribidos por método de muestreo (a), entidad federativa (b), tipos de vegetación (c) y provincias biogeográficas (d).

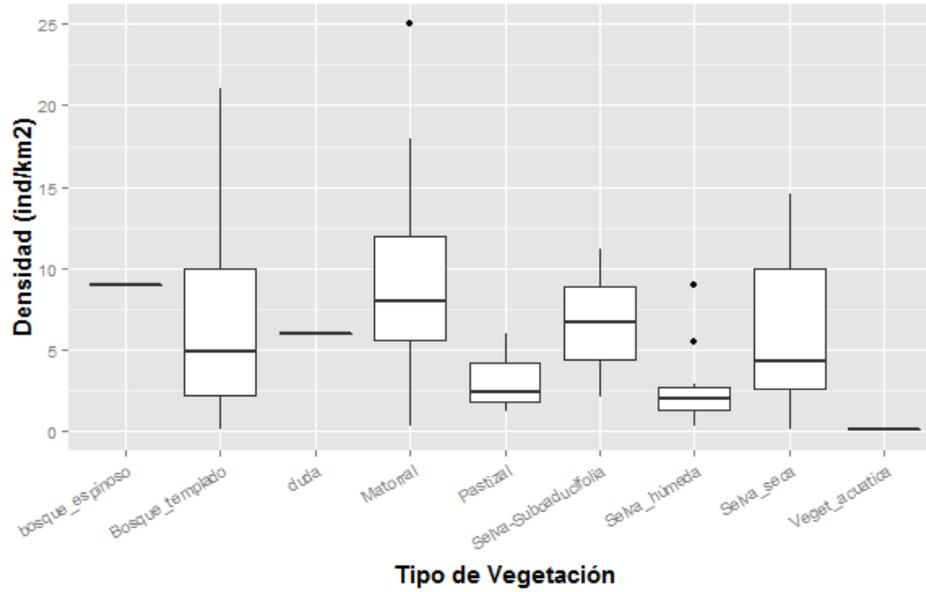
Tendencias de la densidad.— Las densidades más altas se han obtenido en los sitios donde se ha aplicado el método de conteo directo de venados en transectos de franja; mientras que con el método de conteo de grupos fecales las estimaciones son más variables, seguramente por el empleo de distintas tasa de defecación (Figura 21a). Los estados donde se reportan las densidades más altas son Coahuila, Tamaulipas, Jalisco y Morelos, mientras que las más bajas se reportan para el Estado de México, Veracruz, Tabasco y Chiapas (Figura 21b). Por tipo de vegetación, las densidades más altas se estiman en los matorrales xerófilos del noreste, intermedias para los bosques templados, tropicales secos y subcaducifolios; las más bajas corresponden a la selva húmeda y pastizales (Figura 21c). Las densidades más altas se reportan para la provincia Tamaulipeca seguida del Altiplano Chihuahuense; las más variables para la Sierra Madre Occidental; mientras que las más bajas (< 3 venados/km²) en el Altiplano Zacatecano, Eje Neovolcánico, Oaxaca, Petén, Sierra Madre Oriental y Soconusco (Figura 21d).



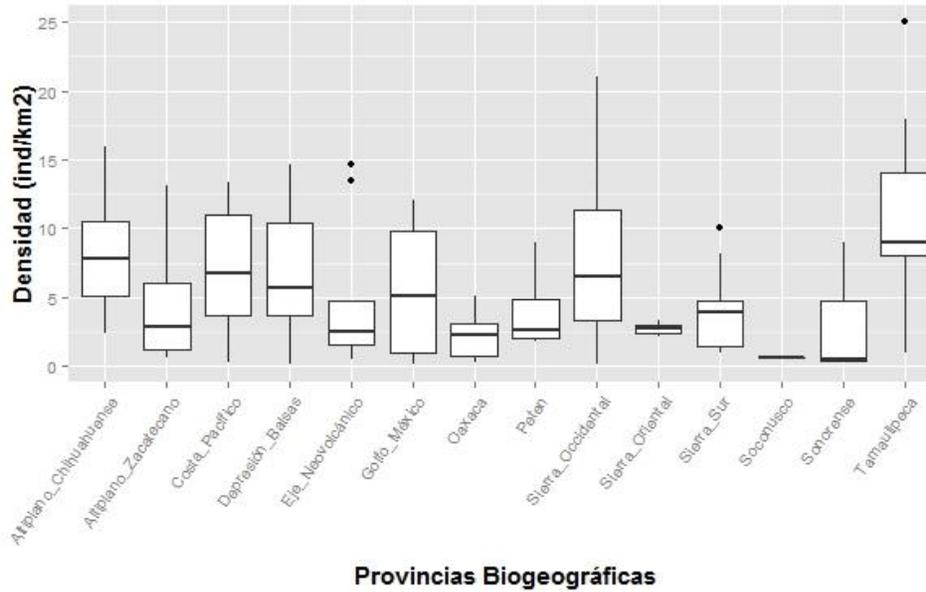
a)



b)



c)



d)

Figura 21. Estimaciones de la densidad (venados/km²) por método de muestreo (a), entidad federativa (b), tipos de vegetación (c) y provincias biogeográficas (d). Los “box-plot” representan: mediana (línea horizontal), 25 y 75th percentil (caja), rango (línea vertical) y valores extremos (puntos negros).

Densidad de venado cola blanca en México.— A partir de esta información, se estimó una densidad promedio nacional de 6.9 venados/km² (mediana= 6.0, SD= 5.1, rango= 0.1 a 25.0). El 75.5% de las estimaciones son menores a 10 venados/km², y solo el 5.5% son mayores a los 15 venados/km² (Figura 22). Estos datos sugieren que estimaciones mayores a 20 venados/km² deben tomarse con cautela. Previamente Galindo-Leal (1992) reportó que el 51% de las estimaciones analizadas fueron menores a 10 venados/km², encontrando poca variación entre tipos de hábitats, pero alta variación entre subespecies de venado cola blanca. Nuestro trabajo actualiza este análisis previo mostrando que en general las estimaciones de la densidad son más bajas.

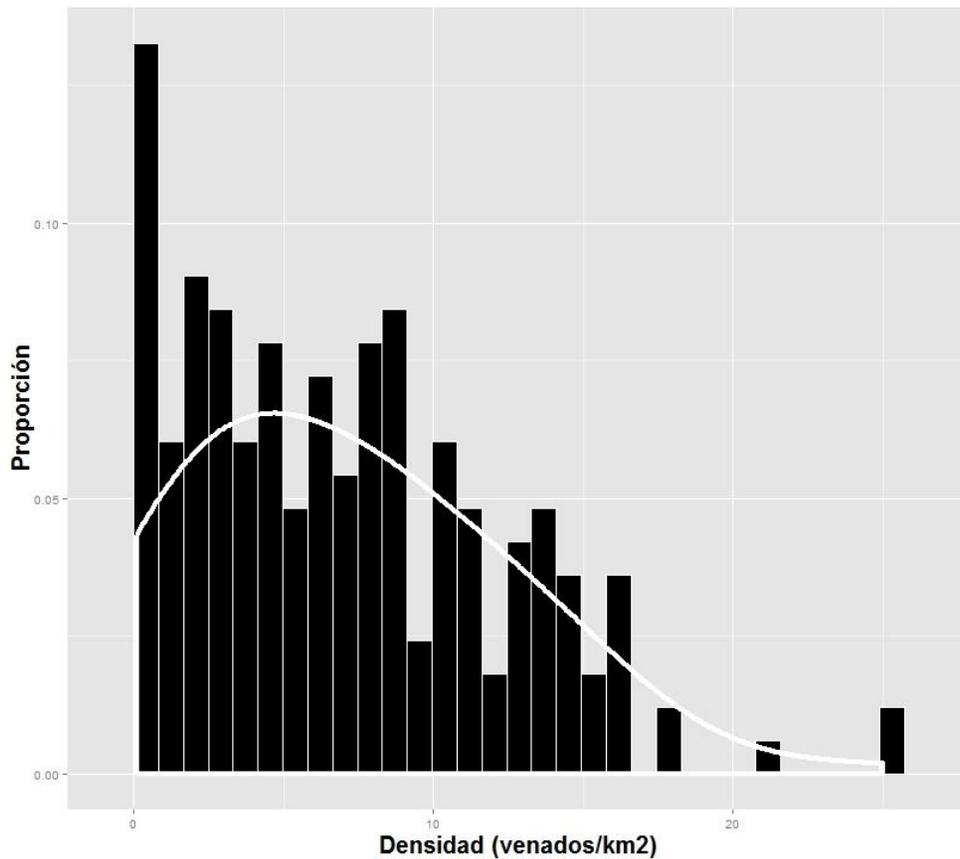


Figura 22. Distribución de los 200 trabajos con estimaciones de la densidad poblacional (ind/km²) del venado cola blanca en México. La línea blanca representa el ajuste o curva kernel empleando la función *geom_density()* en ggplot2 para R 2.14.1.

2. Método de modelación

Distancia al centroide del nicho (DCN)

De acuerdo con Hutchinson (1957), el nicho ecológico de una especie puede ser conceptualizado como un hipervolumen n-dimensional, donde cada eje representa una variable clave para la supervivencia de sus poblaciones sin la necesidad de la inmigración. Sobre la base de estas ideas, Maguire Jr (1973) propuso que el nicho tiene una estructura interna dentro de la cual hay un punto, que este autor nombro "centroide", donde la idoneidad o favorabilidad de las especies se maximiza debido a que las condiciones son óptimas (Figura 23a), y la idoneidad disminuye inversamente proporcional a la distancia de este centroide dentro del espacio ecológico (Figura 23b). En otras palabras, la hipótesis de distancia al centroide del nicho (DCN) sugiere que la abundancia refleja el grado en que el entorno satisface múltiples necesidades del nicho ecológico de cada especie (Brown 1995). De acuerdo a Martínez-Meyer *et al.* (2012), se sugiere al DCN como un nuevo enfoque con el que se puede predecir la distribución de la abundancia/densidad de las especies.

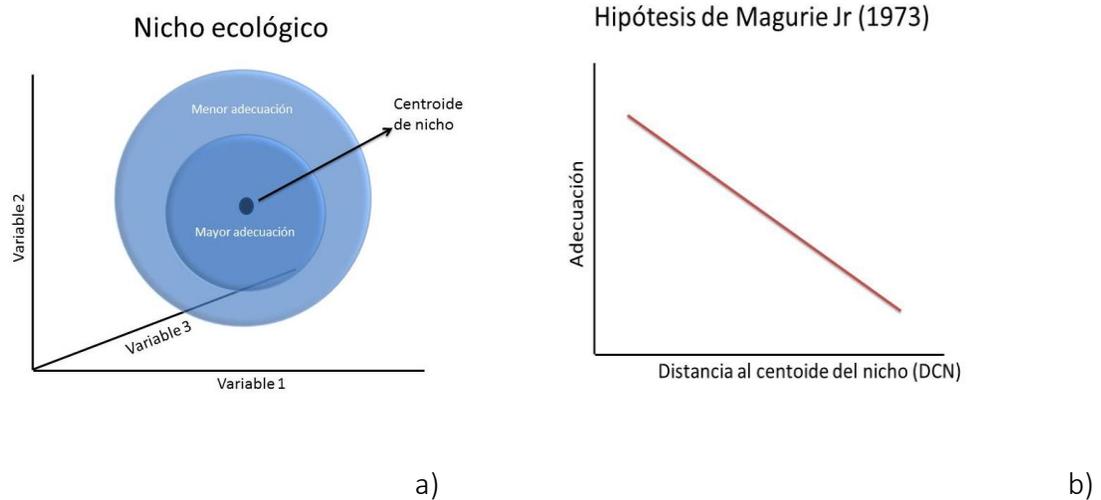


Figura 23. Representación gráfica de la adecuación de una especie en tres variables ambientales donde el óptimo está en el centroide en esta representación 3-dimensional (a). Hipótesis propuesta por Maguire Jr (1973) donde la adecuación de una especie es inversamente proporcional al aumento en la distancia del centroide del nicho (DCN) (b).

Análisis del patrón espacial de los datos

Se prosiguió a evaluar cual posible escenario e intensidad de muestreo se tiene para todo el país considerando por un lado solo los 762 datos de registro de presencia lo cual sirve para generar modelos de favorabilidad que en este trabajo se interpreta como un índice de abundancia relativa (Figura 24a). Es decir, a mayor favorabilidad mayor abundancia potencial y viceversa (Escalante y Martínez-Meyer 2013). Por otro lado, se analizó considerando los 200 datos de densidad local los cuales podrían servir para modelar la densidad potencial de acuerdo a la relación entre el DCN y la densidad local (Figura 24b). Para conocer el patrón espacial de los registros y de la densidad, se empleó el índice de vecindad del paquete ArcMap10. En el paquete ggplot2 para R se generaron mapas de dos dimensiones de estimación de la “densidad Kernel” a partir de los datos de registros de presencia y de densidad poblacional del venado cola blanca para México (Figura 24c,d).

Para el primer caso el análisis sugiere un patrón espacial agregado de los registros de presencia, muy posiblemente tengan un patrón parecido al de “ponderado o proporcional a la densidad local”. Es decir, en este caso sería parcialmente aceptable la modelación de la favorabilidad como índice de abundancia relativa del venado cola blanca en el país. Para el segundo caso, los análisis sugieren un patrón agregado de las estimaciones de la densidad local lo cual podría estar explicado por un posible escenario de “sesgado hacia áreas atractivas”. En este caso el sesgo es hacia el noreste en la Provincia Tamaulipeca (Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas), la Sierra Madre Occidental (Durango), la Depresión del Balsas (Michoacán y en la Mixteca Poblana) y en la provincia de Oaxaca (Puebla y Oaxaca). Es decir, y de acuerdo a Yañez-Arenas *et al.* (2014), con la base de información actual no se tiene un escenario de muestreo estrictamente aleatorio con un tamaño de muestra cercano al 5% de esfuerzo de muestreo dentro del rango de distribución analizado. Como la simulación lo sugiere para no tener estimaciones sesgadas de la densidad potencial del venado cola blanca para todo el país. Es decir, la modelación de la densidad potencial del venado cola blanca solo se sugiere realizar para ciertas regiones (provincias biogeográficas, estados y/o tipos de vegetación). Como se mostrará más adelante, estas provincias fueron la que se modelaron.

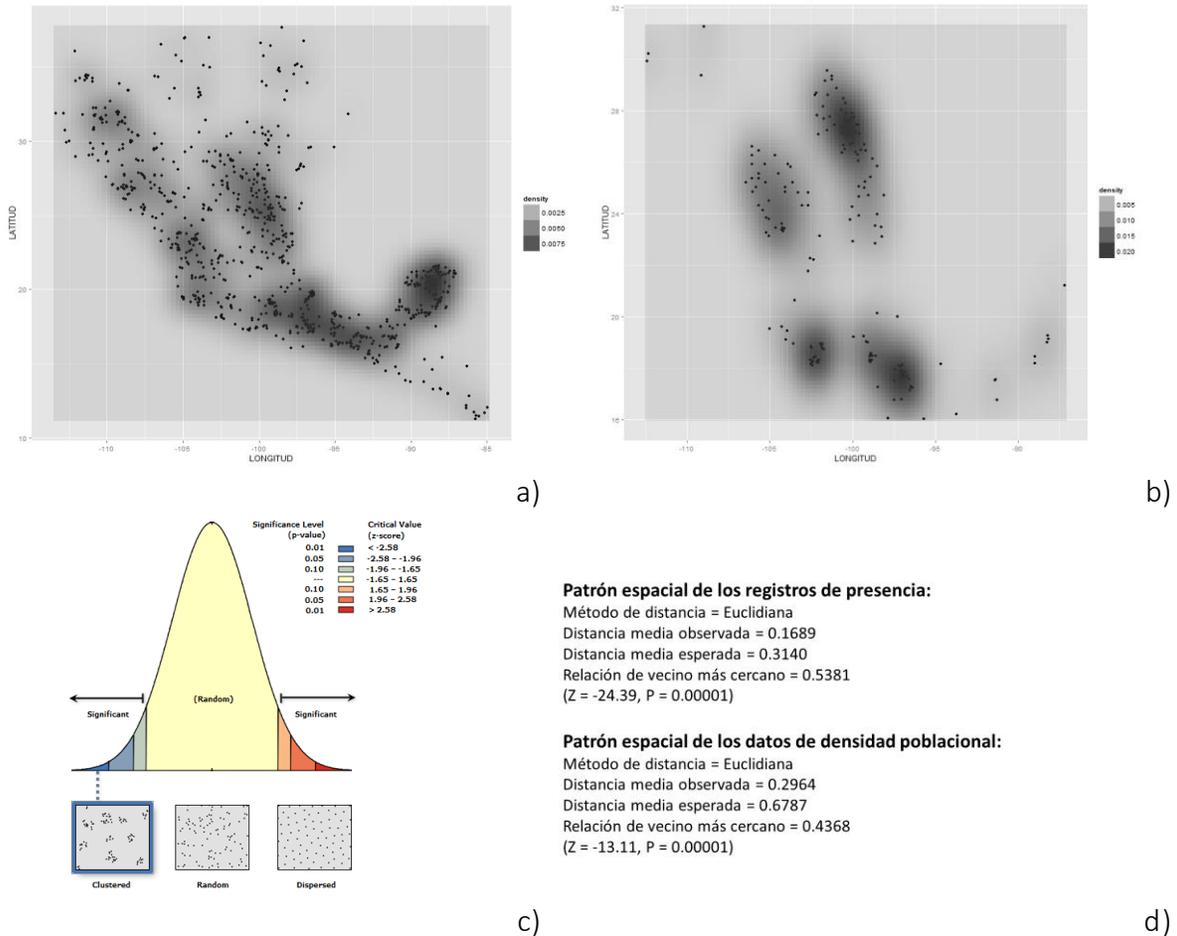


Figura 24. Mapas 2D de estimación de la “densidad Kernel” a partir de los datos de registros de presencia (a), y de densidad poblacional del venado cola blanca (b) para México. Valores críticos de Z para determinar el patrón espacial (c), y resultados de la prueba para los registros de presencia y de densidad (e).

Estimación de DCN

En primer lugar se extrajeron los valores de cada variable ambiental de todos los píxeles donde la especie está potencialmente presente de acuerdo a los mapas de distribución binarios (Subproyecto 1, $n = 762$ registros independientes para México), de la siguiente manera: empleando un sistema de información geográfica (SIG) se combinó cada mapa binario con las nueve variables ambientales utilizadas en la generación de los modelos de nicho y se generó una retícula para cada provincia (Peterson *et al.* 2002). La tabla de atributos asociados a estas retículas es una lista de todas las combinaciones ambientales

únicas en el paisaje, con las predicciones asociadas. Para permitir comparaciones directas entre las dimensiones y evitar los sesgos introducidos por las diferencias en la escala entre dimensiones ecológicas (por ejemplo, °C para la temperatura y mm para la precipitación), se estandarizó cada dimensión restando a cada valor la media y dividiendo por su desviación estándar. El resultado es una variable normal Z-estándar (media = 0, varianza = 1). De esta manera, el centroide del nicho multidimensional es el punto en el que el valor de todas las variables es 0. Estos valores normalizados se utilizaron en todos los análisis posteriores (Rice *et al.* 2003).

A continuación, se calculó la distancia Euclidiana multidimensional o distancia al centroide del nicho (DCN) de cada punto asociado a un dato de densidad poblacional obtenido en campo, de la siguiente manera:

$$DCN = \sqrt{\sum (\bar{\mu}_j - a_{ij})^2}$$

Donde: *DCN* es la distancia al centroide del nicho ecológico, μ es la media de la variable *j* y a_{ij} es el valor de la variable *j* en la población *i*. Este valor de distancia fue nuestra variable predictora y la densidad del venado cola blanca la variable de respuesta. La ecuación y coeficientes de regresión que describen más exactamente la relación entre las variables de respuesta y de predicción, fueron usadas para generar los modelos espaciales de la densidad del venado.

Criterio de selección de la región de referencia (M)

Como primer criterio para la definición de la región de referencia M se empleó la distribución obtenida del modelo de distribución potencial del venado cola blanca en México generado a partir del “*Minimum training presence*” (detallado en el subproyecto 1 de este estudio). Como segundo criterio se empleó la clasificación de las provincias biogeográficas, recortando la distribución potencial por provincia. La clasificación de provincias biogeográficas empleada fue la CONABIO (1997) debido a que resume varios criterios o condiciones ambientales y biológicas relevantes, los cuales le dan cierta homogeneidad hacia dentro de cada provincia (Figura 25, Cuadro 9). Con estos dos criterios, país y provincia, se estimaron los modelos de favorabilidad.

Cuadro 9. Información de los registros independientes de presencia (n=762) y de densidad poblacional (n=200) del venado cola blanca en las diferentes provincias biogeográficas, y datos empleados para la modelación de la favorabilidad (DCN, Distancia al Centroides del Nicho), y de la modelación para mapear la densidad potencial.

Provincia biogeográfica	Registros independientes de presencia	Datos de densidad	Modelación de la favorabilidad (DCN)	Modelación de la densidad potencial
Altiplano Norte	72	20	Sí	-
Altiplano Sur	29	9	Sí	-
Costa del Pacífico	109	13	Sí	-
Depresión del Balsas	27	27	Sí	Sí
Eje Volcánico	43	9	Sí	-
Golfo de México	112	10	Sí	-
Los Altos de Chiapas	7	-	-	-
Oaxaca	14	12	Sí	Sí
Peten	66	6	Sí	-
Sierra Madre del Sur	25	14	Sí	-
Sierra Madre Occidental	82	31	Sí	-
Sierra Madre Oriental	24	2	-	-
Soconusco	8	1	-	-
Sonorense	28	3	-	-
Tamaulipeca	59	43	Sí	-
Yucatán	57	-	-	-

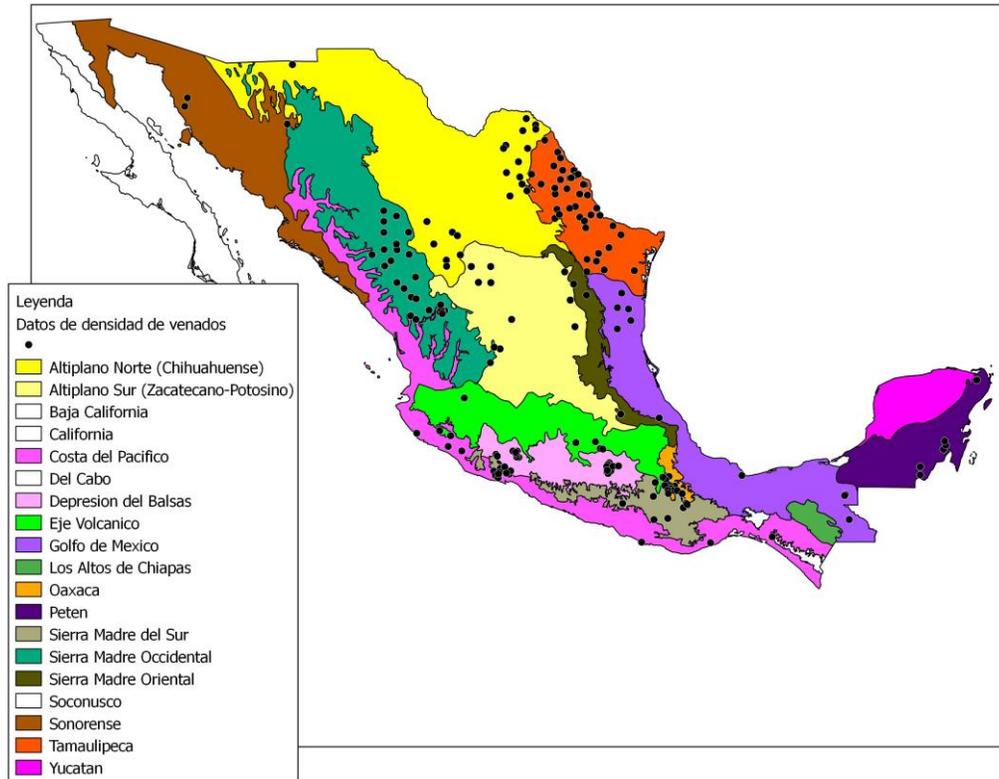


Figura 25. Sitios que cuentan con datos de densidad poblacional del venado cola blanca en las diferentes provincias biogeográficas en México, de acuerdo a la clasificación de la CONABIO (1997).

Estimación de la densidad poblacional potencial en las provincias

De las ocho provincias analizadas, solo en dos (Oaxaca y Depresión del Balsas) se obtuvo la relación esperada es decir, a mayor valor de DCN menor densidad poblacional local (Figura 26). En las demás la relación incluso fue inversa a lo esperado de acuerdo a la hipótesis. Sin embargo, de estas dos provincias, solo en la del Depresión del Balsas esta relación inversa fue estadísticamente significativa (Cuadro 10). Por consiguiente, en sentido estricto, del total de provincias en las que el venado cola blanca está presente, solo en una se podría obtener un mapa de la densidad poblacional potencial. En este estudio decidimos realizar estos mapas para las dos provincias donde la relación fue la esperada. Evidentemente, estos resultados se tienen que tomar con cautela.

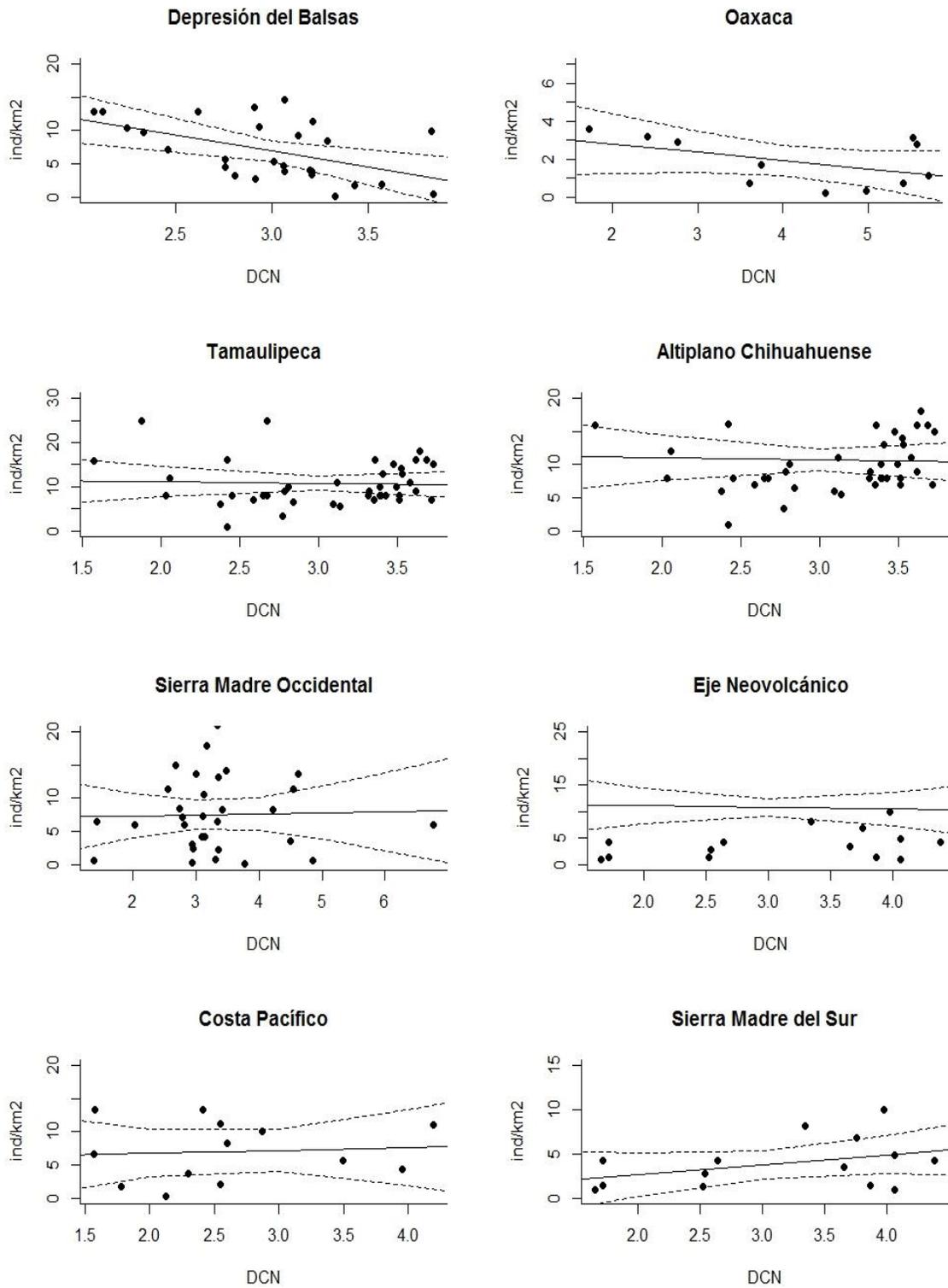


Figura 26. Relación entre la distancia al centroide de nicho (DCN) y la densidad poblacional local estimada en ocho provincias biogeográficas.

Cuadro 10. Datos estadísticos de la densidad poblacional local (rango del primero al tercer cuartil, media y mediana, ind/km²) y su relación entre la distancia al centroide de nicho (DCN). Se presentan las pruebas de F, el coeficiente de determinación (R²), y solo en los casos donde la relación densidad – DCN se comportó de acuerdo a la hipótesis, se incluyen los datos de ordenada al origen (a) y pendiente (b). Note que solo en la provincia Depresión del Balsas la relación fue significativa (**).

Provincia biogeográfica	Densidad (ind/km ²)	Estadísticas
Tamaulipeca	Rango= 8.0 a 14.0, Media= 10.8, Mediana= 9.0	F= 0.046, gl=1,40, P= 0.83, R ² = 0.001, a= 11.68, b= -0.304
Altiplano Chihuahuense	Rango= 4.3 a 10.0, Media= 7.9, Mediana= 7.7	F= 4.03, gl=1,19, P= 0.06, R ² = 0.18, a= -2.16, b= 3.11
Sierra Madre Occidental	Rango= 3.4 a 11.4, Media= 7.6, Mediana= 6.5	F= 0.02, gl=1,29, P= 0.89, R ² = 0.001, a= 7.09, b = 0.14
Eje Neovolcánico	Rango= 1.5 a 4.7, Media= 4.9, Mediana= 2.5	F= 1.35, gl=1,7, P= 0.28, R ² = 0.16, a= -1.32, b= 1.47
Costa Pacífica	Rango= 3.7 a 11.3, Media= 7.0, Mediana= 6.7	F= 0.067, gl=1,11, P= 0.80, R ² = 0.006, a= 5.95, b= 0.42
Depresión del Balsas	Rango= 3.7 a 10.5, Media= 7.0, Mediana= 5.7	F= 8.61, gl= 1,25, P= 0.007 **, R ² = 0.26, a= 21.31, b= -4.81
Sierra Madre del Sur	Rango= 1.4 a 4.8, Media= 3.9, Mediana= 3.9	F= 2.08, gl=1,12, P= 0.17, R ² = 0.15, a= 0.47, b= 1.104
Oaxaca	Rango= 0.7 a 3.0, Media= 1.9, Mediana= 1.7	F= 2.673, gl=1,9, P= 0.14, R ² = 0.23, a= 3.68, b= -0.44

3. Resultados

Mapas de favorabilidad basado en DCN

Los resultados indican que el cálculo de la distancia al centroide de nicho, y por ende los mapas de la favorabilidad ambiental para la especie, cambian notablemente dependiendo si se calcula considerando M a todo el país o bien tantas M como provincias donde se distribuye potencialmente el venado cola blanca. En el caso del análisis a nivel de todo el país, el mapa de favorabilidad no coincide con las estimaciones de campo presentado en las secciones anteriores (Figura 27a). En general, se predice mayor favorabilidad en el centro del país, intermedias en el norte y menores en el sureste. Esto podría deberse a que las estimaciones se hicieron para estudios particulares. En contraste, al definir M como cada una de las provincias da como resultado una distribución distinta de la favorabilidad (Figura 27b). Esto es un efecto de cambio de escala. Es claro que las DCN no van a coincidir si considera todo México o si se consideran Provincias. Las provincias son subregiones con climas definidos y por lo tanto el centroide ambiental de cada provincia va a ser muy diferentes con respecto al país, donde se está considerando toda la variabilidad ambiental.

Mapas de predicción de la densidad poblacional potencial por provincia

Con base a los análisis de correlación entre la distancia al centroide de nicho y la densidad poblacional local estimada, solo en las Provincias biogeográficas de la Depresión del Balsas y Oaxaca se estimó la densidad potencial a partir de los datos de favorabilidad (Figura 28). Es decir, en estos mapas el valor de favorabilidad es convertido a densidad de venados/km². Esta densidad se debe interpretar como hipotética o potencial, y no significa necesariamente que esa sea la densidad actual en campo. Esta distinción es crucial a para interpretar adecuadamente estos mapas, de lo contrario se podría asumir falsamente que esas sean las densidad de venado que actualmente existen. En otro contexto, esta densidad predicha o potencial podría también expresarse posiblemente como capacidad de carga (K) ya que implica que las zonas de mayor favorabilidad potencialmente podrían sostener tamaños de población mayores.

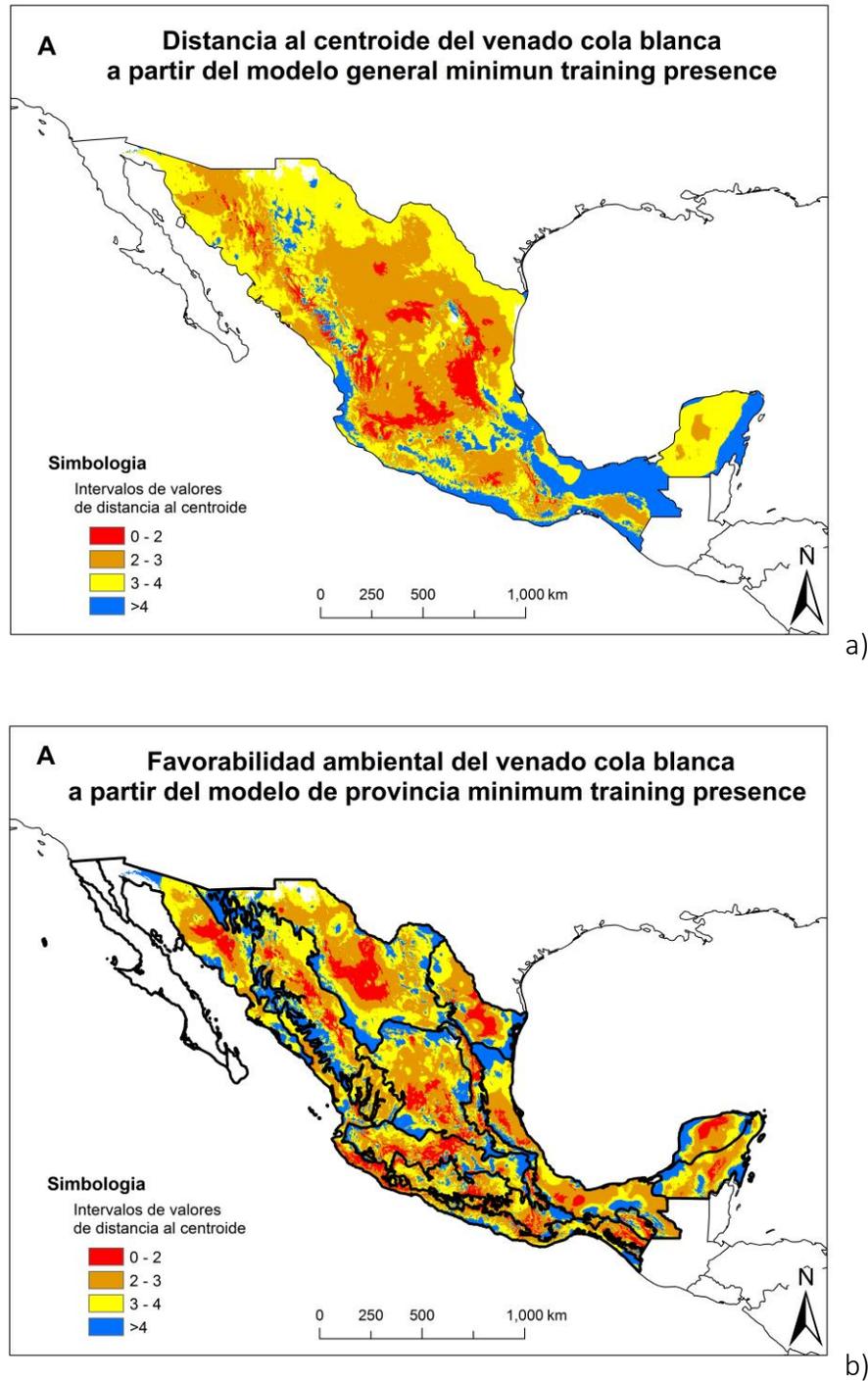


Figura 27. Mapas de la estimación de la favorabilidad basado en la DCN tanto a nivel país (a) como provincias biogeográficas (b).

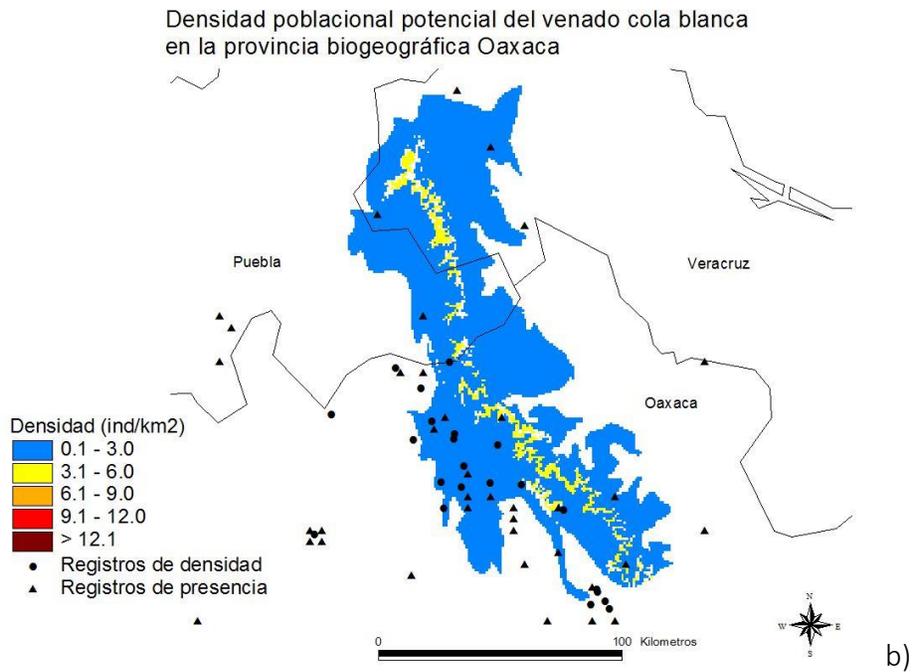
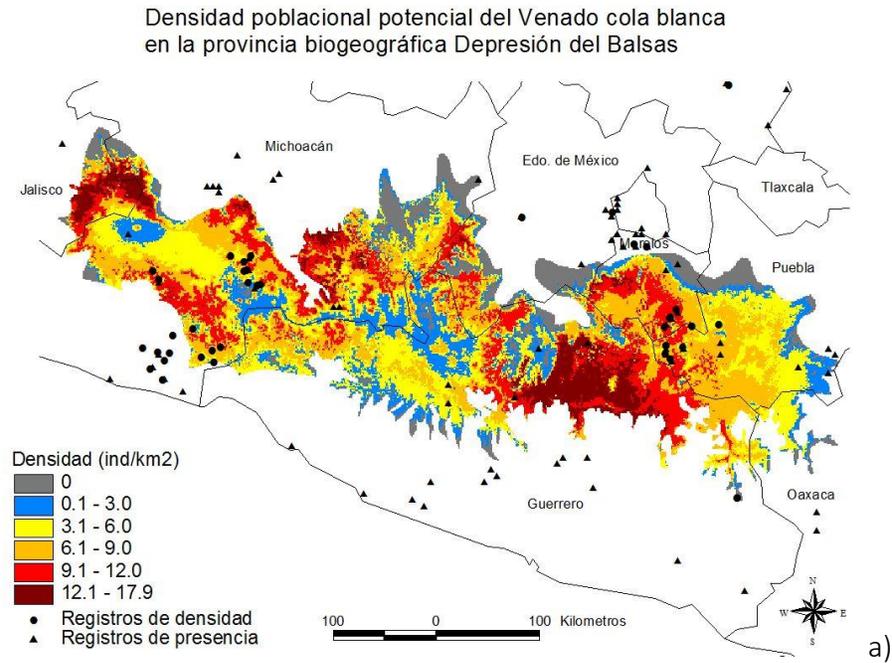


Figura 28. Predicciones de la densidad potencial del venado cola blanca en las Provincias biogeográficas de la Depresión del Balsas (a) y Oaxaca (b).

Evaluación de los modelos

Para probar si los valores de densidades predicha por el modelo DCN brinda resultados a los observados en campo, se realizaron pruebas de correlación lineal simple con los datos de densidad local observada obtenida de la base de datos depurada (Figura 29). Solo para la provincia de la Depresión del Balsas la correlación fue significativa, pero el coeficiente de determinación fue muy bajo. Este resultado sugiere al menos dos factores no mutuamente excluyentes: 1) los errores observacionales en el proceso de muestreo y análisis de la densidad no proveen valores fiables de la densidad local, y 2) existen otros factores inherente no cuantificados los cuales explican la variación en las estimaciones de la densidad tanto observada como la predicha de acuerdo al DCN. En consecuencia, los mapas de densidad predicha deben tomarse con mucha cautela.

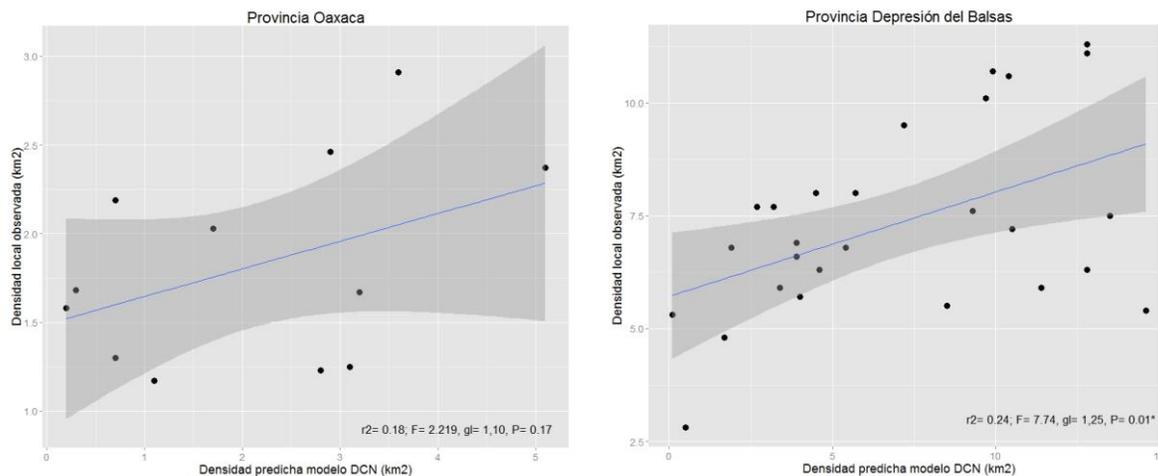


Figura 29. Relación entre la densidad predicha con el modelo DCN y la densidad local obtenida en estudios de campo para las provincias biogeográficas Oaxaca y Depresión del Balsas.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

La pregunta inicial que guio este Subproyecto fue: ¿Podemos obtener predicciones fiables de la abundancia relativa y/o la densidad poblacional del venado cola blanca a escala regional y de país utilizando la información proveniente de los datos de distribución conocidos? En este sentido propusimos como hipótesis: *“Si la abundancia poblacional local es afectada y limitada por factores ambientales (abióticos), entonces la identificación de algunos de estos factores en modelos que utilizan las observaciones de presencia conocidas podría ser útil para predecir la abundancia y generar mapas a escala regional y posiblemente de país, al identificar las variables más importantes del nicho ambiental de esta especie en las diferentes regiones biogeográficas donde habita la especie”*. Para este fin se definieron dos objetivos: 1) Evaluar bajo diferentes escenarios de muestreo la capacidad predictiva de la aproximación DCN para analizar la abundancia de la especie; y 2) Emplear la aproximación de distancia al centroide del nicho (DCN) para proporcionar mapas de distribución que delimiten la favorabilidad potencial de la especie y estudiar la relación entre esta medida continua de favorabilidad y la abundancia o densidad poblacional en diferentes regiones y a escala nacional.

Con base en los resultados obtenidos en las diferentes etapas y procesos de este subproyecto podemos concluir que se debe tomar con mucha cautela los mapas de modelación de la favorabilidad a nivel país y de densidad potencial en las dos provincias biogeográficas analizadas. Esta sugerencia es particularmente importante si esos mapas van a ser empleados para tomar decisiones de manejo de la especie, como fue el propósito inicial de los mismos en este trabajo. Esta conclusión se sustenta en los siguientes argumentos:

1. Respecto a la base de estimaciones de densidad local:
 - No existe una base homogénea derivada de la aplicación de métodos estándares de estimación de la densidad poblacional a nivel nacional.
 - Las estimaciones actuales se basan en la aplicación de cuatro métodos principales: conteos directos en transectos de franja y de línea, conteos de indirectos de huellas y excretas, y recientemente foto-trampeo. De los cuatro, el más extensivamente empleado es el conteo de excretas. Este último con limitaciones importantes.
 - Los cálculos de la densidad no siguen un solo protocolo sino varía dependiendo de decisiones personales, como por ejemplo el empleo de determinada tasa de defecación en el método de conteo de grupos fecales.

- En la mayoría de los casos, las estimaciones solo son puntuales, es decir por un año o menos en una sola localidad, lo cual no permite conocer la tendencia de la población y la variación en la densidad.
 - Los muestreos están sesgados hacia áreas de interés particular como por ejemplo ANPs, UMAs u otras con algún interés particular de manejo.
 - En consecuencia, la base actual de estimaciones de la densidad es heterogénea y no resulta confiable para realizar análisis del DCN para derivar mapas de la densidad potencial del venado cola blanca a nivel de país.
2. Respecto a la aproximación de distancia al centroide del nicho (DCN):
- Conceptualmente, es complicado asumir que variables ambientales como las consideradas en BIOCLIM y a la resolución a la que se encuentran, puedan correlacionarse primero y luego explicar la densidad poblacional local del venado cola blanca.
 - Está ampliamente documentada la relación de la densidad con variables de hábitat a nivel local como por ejemplo el porcentaje de cobertura vegetal, presencia de ciertas especies de plantas, cuerpos de agua, entre algunos; además, la influencia humana afecta a las poblaciones la mayoría de las veces de manera negativa. Por lo tanto, la densidad local puede estar determinada por factores ecológicos que operan a una escala más local o Eltoniana. Esto tiene además como posible consecuencia que, aun en ausencia de sesgos o errores debido al muestreo y método aplicado, las densidades locales pudieran estar por debajo de la capacidad de carga del hábitat. En consecuencia, urge investigar de qué manera variables de hábitat a nivel local pudieran incorporarse a SIGs para realizar los análisis a este nivel. Una alternativa podría ser la modelación de las principales especies que consume el venado en una unidad ambiental/geográfica dada. Lo interesante sería incluir estas variables como lo hacen los procedimientos de evaluación del hábitat mejor conocidos como HSI (*"Habitat Suitability Index"*) donde se incorporan variables con mayor asociación con la densidad de venados.
 - Por otro lado, conceptualmente no resulta claro qué sería el centroide del nicho ecológico si M varía desde una escala de distribución geográfica de la especie, a escala con otros criterios como el empleado en este trabajo y en otros estudios. Siguiendo la propuesta de Maguire de que el nicho ecológico es una propiedad también de los organismos y las poblaciones (no sólo de la especie), existirían óptimos regionales a los cuales podría responder mejor la densidad local-
 - Sugerimos entonces que en lugar de emplear el término "centroide de nicho" debería tratarse como un "centroide de condiciones ambientales" para cada unidad

de análisis. Por ejemplo, si se emplea cada provincia por separado como M, entonces no se estaría modelando el centroide de nicho de la especie, sino el centroide de las condiciones ambientales de esa provincia. En consecuencia, habría tantos centroides como provincias (o cualquier otra unidad ambiental que se emplee). No fue objetivo de este proyecto ahondar sobre este aspecto conceptual, pero sugerimos su revisión.

- En este trabajo, de las 9 provincias consideradas para la estimación de la favorabilidad, solo en dos se obtuvieron las relaciones hipotéticas esperadas entre la DCN y la densidad local, y de éstas solo en una la correlación fue estadísticamente significativa. Es decir, a menor DCN mayor densidad y viceversa. En las otras siete esta relación incluso fue opuesta a lo esperado. Sugerimos al menos dos factores interrelacionados pudieran estar afectando esto: 1) Las estimaciones de la densidad local están sesgadas de origen debido a factores que determinan tanto que la densidad actual esté por debajo de la capacidad de carga (o densidad “óptima”) y a los errores de sesgo de muestreo que, como se mencionó, pudieran ser fuertes; y/o 2) Las variables ambientales empleadas para calcular el “centroide de nicho” pudieran no ser las adecuadas para explicar la densidad local.

En conclusión, nuestros resultados no invalidan la propuesta de la distancia al centroide de nicho (DCN) basada en la hipótesis de Maguire Jr (1973) de acuerdo a Martínez-Meyer *et al.* (2012) y Yañez-Arenas *et al.* (2012). Lo que sí enfatizamos de acuerdo a los puntos anteriores expuestos, es tener cautela en la aplicación de la aproximación del DCN cuando se tiene una base muy heterogénea de información inicial.

REFERENCIAS

- Aanes, R., B. E.Sæther, y N. Øritsland. 2000. Fluctuations of an introduced population of Svalbard reindeer: the effects of density dependence and climatic variation. *Ecography* 23: 437-443.
- Bolívar-Cimé, B. y S. Gallina 2012. An optimal habitat model for the white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) in central Veracruz, Mexico. *Animal Production Science* 52: 707-713
- Brinkman, T. J., C. S. Deperno, J. A. Jenks, B. S. Haroldson y R. G. Osborn. 2005. Movement of female white-tailed deer: effects of climate and intensive row-cropagriculture. *Journal of Wildlife Management* 69: 1099-1111.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. Chicago University Press, Chicago.
- Clarke, A. 2003. Costs and consequences of evolutionary temperature adaption. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 573-581.
- CONABIO. 1997. *Provincias biogeográficas de México*. Escala 1:4000000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Clutton-Brock, T.H. y S.D. Albon.1982. Winter mortality in Red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Zoology (Lond.)* 198: 515-519.
- Coronel-Arellano, H., C. A. López González y C. N. Moreno-Arzate. 2009. ¿Pueden las variables de paisaje predecir la abundancia de venado cola blanca? El caso del noroeste de México. *Tropical Conservation Science* 2:229-236.
- De La Rosa-Reyna, X. F., R. D. Calderón-Lobato, G. M. Parra-Bracamonte, A. M. Sifuentes-Rincón, R. W. Deyoung, F. J. García-de León y W. Arellano-Vera. 2012. Genetic diversity and structure among subspecies of white-tailed deer in Mexico. *Journal of Mammalogy* 93: 1158–1168.
- Delfín-Alfonso, C., S. Gallina y C.A. López-González. 2009. Evaluación del hábitat del venado cola blanca utilizando modelos espaciales y sus implicaciones para el manejo en el centro de Veracruz, México. *Tropical Conservation Science* 2: 215–228.
- DelGiudice, G. D. 2000. Assessing the relationship of conifer thermal cover to winter distribution, movements, and survival of white-tailed deer in north central Minnesota. Pp. 35–51 in: M. W. DonCarlos, M. A.Hanson, R. O. Kimmel y M. S. Lenarz (eds.), *Summaries of wildlife research findings*. Minnesota Department of Natural Resources, St. Paul, MN.
- Demarais, S., J. W. Fuquay y H. A. Jacobson. 1986. Seasonal rectal temperatures of white-tailed deer in Mississippi. *Journal of Wildlife Management* 50: 702-705.
- Drolet, C. A. 1976. Distribution and movements of white-tailed deer in southern New Brunswick in relation to environmental factors. *Canadian Field Naturalist* 90: 123-136.
- Escalante, T. y E. Martínez-Meyer. 2013. Ecological niche modelling and wildlife management units (UMAs): an application to deer in Campeche, Mexico. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 16: 183-191.

- Felix, A. B., D. P. Walsh, B. D. Hughey, H. Campa, III y S. R. Winterstein. 2007. Applying landscape-scale habitat-potential models to understand deer spatial structure and movement patterns. *Journal of Wildlife Management* 71: 804-810.
- Forchhammer, M. C., T. H. Clutton-Brock, J. Lindström y S. D. Albon. 2001. Climate and population density induce long term cohort variation in a northern ungulate. *Journal of Animal Ecology* 70: 721-729.
- Frankham, R., J. D. Balou y D. A. Briscoe. 2002. *Introduction to conservation genetics*. Cambridge University Press, UK.
- Franklin, J. 2009. *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Fulbright, T. E. y J. A. Ortega-Santos. 2006. *White-tailed deer habitat: ecology and management on rangelands*. Texas A & M University Press. College Station, TX.
- Galindo-Leal, C. 1992. Overestimation of deer densities in Michilia Biosphere Reserve. *Southwestern Naturalist* 37: 209-212.
- Galindo-Leal, C. y M. Weber. 1994. Translocation of deer subspecies: reproductive implications. *Wildlife Society Bulletin* 22: 117-120.
- Galindo-Leal, C. 1993. Densidades poblacionales de los venados cola blanca, cola negra y bura en Norte América. Pp. 371-391, in: R. A. Medellín y G. Ceballos (eds.), *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México*. Asociación Mexicana de Mastozoología A.C. Volumen 1. México, D.F.
- Gallina, S. y Lopez Arévalo, H. 2008. *Odocoileus virginianus*. Lista Roja de especies amenazadas de la UICN.
- Gallina, S. 1994. Uso del hábitat por el venado cola blanca en la Reserva de la Biosfera La Michilía, México. Pp. 299–314 in: C. H. Vaughan y M. Rodríguez (eds.), *Ecología y Manejo del venado cola blanca en México y Costa Rica*. Universidad Nacional, Costa Rica.
- Gallina S., Mandujano S., Bello J., López-Arévalo H. F. y Weber M. 2010a. White-tailed deer *Odocoileus virginianus* (Zimmermann 1780). Pp. 211–216 in: J. M. B. Duarte y S. González (eds.), *Neotropical Cervidology*. IUCN/FUNEP, Jaboticabal, Brazil.
- Gallina, S., J. Bello, C. C. Verteramo y C. Delfin. 2010b. Daytime bedsite selection by the texan white-tailed deer in xerophyllous brushland, north-eastern Mexico. *Journal of Arid Environments* 74: 373-377.
- Garroway C. J. y H. G. Broders. 2005. The quantitative effects of population density and winter weather on the body condition of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) in Nova Scotia, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 83: 1246–1256
- Graham, C. H., Ron, S. R., Santos, J. C., Schneider, C. J. y Moritz, C. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs. *Evolution* 58: 1781-1793.
- Hall, E. R. 1981. *The Mammals of North America*. John Wiley and Sons, New York, New York.
- Heffelfinger, J. 2006. *Deer of the Southwest: a complete guide to the natural history, biology, and management of southwestern mule deer and white-tailed deer*. Texas A&M University Press. 282 pp.

- Heffelfinger, J. R. 2011. Taxonomy, evolutionary history and distribution. Pp 3-39 in: D. G. Hewitt (ed.), *Biology and management of white-tailed deer*. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Springs Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427.
- Kellogg, R. 1956. What and where are the whitetails? Pp. 31-55 in: W. P Taylor (ed.), *The Deer of North America*. The Stackpole Company, Harrisburg, Pennsylvania.
- Kéry, M. y M. Schaub. 2012. *Bayesian population analysis using Win Bugs: a hierarchical perspective*. Elsevier Academic Press, Waltham, MA.
- Logan-López, K. E. Cienfuegos-Rivas, A. M. Sifuentes, M. González, F. Clemente-Sánchez, G. Mendoza y L. A. Taranfo. 2007. Patrones de variación genética en cuatro subespecies de venado cola blanca del noreste de México. *Agrociencia* 41: 13-21.
- Logan-López, K., E. Cienfuegos-Rivas, F. Clemente Sánchez, G. Mendoza Martínez, A. M Sifuentes-Rincón y L. A. Tarango Arámbula. 2006. Caracterización morfológica de cuatro subespecies de venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en la zona noreste de México. *Revista Científica* 16: 14-22
- López-Téllez, M. C., S. Mandujano y G. Yáñez. 2007. Evaluación poblacional del venado cola blanca en un bosque tropical seco de la mixteca poblana. *Acta Zoológica Mexicana* 23: 1-16.
- Maguire Jr, B. 1973. Niche response structure and the analytical potentials of its relationship to the habitat. *American Naturalist* 107: 213-246.
- Mandujano, S. 2005. Calibration of tracks count to estimate population density of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) in a Mexican tropical forest. *Southwestern Naturalist* 50: 223-229.
- Mandujano, S. 2014. PELLET: An Excel®-based procedure for estimating deer population density using the pellet-group counting method. *Tropical Conservation Science* 7: 308-320.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1993. Densidad del venado cola blanca basada en conteos en transectos en un bosque tropical de Jalisco. *Acta Zoológica Mexicana (N.S.)* 56: 1-37.
- Mandujano, S y S. Gallina. 1995. Comparison of deer censusing methods in tropical dry forest. *Wildlife Society Bulletin* 23: 180-186.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 2005. Dinámica poblacional del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical seco. Pp. 335-348 in: V. Sánchez-Cordero y R. Medellin (eds.), *Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa*. Instituto de Biología, UNAM, CONABIO. México, D. F.
- Mandujano, S. y A. González-Zamora. 2009. Evaluation of natural conservation areas and wildlife management units to support minimum viable populations of white-tailed deer in Mexico. *Tropical Conservation Science* 2: 237-250.
- Mandujano, S. y E. Naranjo. 2010. Ungulate biomass across a rainfall gradient: a comparison of data from Neotropical and Palaeotropical forests and local analysis in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 26: 13-23.
- Mandujano, S., C. A. Delfín-Alfonso y S. Gallina. 2009. Ecoregions of white-tailed deer subspecies in Mexico. *IUCN Deer Specialist Group Newsletter* 23: 21-27.

- Mandujano, S., C. A. Delfín-Alfonso y S. Gallina. 2010. Comparison of geographic distribution models of white-tailed deer *Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780) subspecies in Mexico: biological and management implications. *Therya* 1: 41-68.
- Mandujano, S., S. Gallina, G. Arceo y R. A. Pérez-Jiménez. 2004. Variación estacional del uso y preferencia de los tipos vegetacionales por el venado cola blanca en un bosque tropical de Jalisco. *Acta Zoológica Mexicana* 20: 45-67.
- Mandujano, S., A. Cuarón, M. Weber, E. Cruz, C. Alcérreca, R. Hernández y J. L. Cruz. 2006. Venados y pecaríes en el trópico. Pp. 247-258, In: DGVS (ed.), talleres sobre conservación y uso sustentable de aves y mamíferos silvestres, en relación a las unidades de conservación y manejo de vida silvestre (UMA) en México. INE-SEMARNAT-UPC, México, D.F. Publicación electrónica: www.ine.gob.mx/dgioece/con_eco/descargas/tam2006.pdf
- Marshal, J. P., P. R. Krausman y V. C. Bleich. 2008. Body condition of mule deer in the Sonoran desert is related to rainfall. *The Southwestern Naturalist* 53: 311-318.
- Martínez-Meyer, E., D. F. Díaz-Porras, A. T. Peterson y C. A. Yañez-Arenas. 2013. Ecological niche structure and rangewide abundance patterns of species. *Biology Letters*, doi: 10.1098/rsbl.2012.0637.
- McDonald, P., R. A. Edwards y J. F. D. Greenhalgh. 1973. *Animal nutrition*. Second Ed. Hafner Press, New York.
- Moen, A. N. 1973. *Wildlife ecology*. Freeman and Company. San Francisco, CA.
- Morrison, M. L. 2001. A proposed research emphasis to overcome the limits of wildlife-habitat relationship studies. *Journal of Wildlife Management* 65: 613-623.
- Mysterud, A. y E. Østbye. 1999. Cover as a habitat element for temperate ungulates: effects on habitat selection and demography. *Wildlife Society Bulletin* 27: 385-394.
- O'Brien, T. G. 2011. Abundance, density and relative abundance: a conceptual framework. Pp. 71-96 in: A. F. O'Connell, J. D. Nichols y K. U. Karanth (eds.), *Camera traps in animal ecology: methods and analyses*. Springer, New York, NY.
- Patterson, B. y V. Power. 2002. Contributions of forage competition, harvest, and climate fluctuation to changes in population growth of northern white-tailed deer. *Oecologia* 130: 62-71.
- Pérez-Mejía, S., S. Mandujano y L. E. Martínez-Romero. 2004. Tasa de defecación del venado cola blanca, *Odocoileus virginianus mexicanus*, en cautividad en Puebla. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 20: 167-170.
- Post, E. y N. C. Stenseth. 1998. Large-scale climate fluctuation and population dynamics of moose and white-tailed deer. *Journal of Animal Ecology* 67: 537-543.
- R Development Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing, reference index version 2.15.2. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rzedowski, J. y Reyna-Trujillo, T. 1990. Divisiones florísticas. Escala 1:8'000,000. En: Tópicos fitogeográficos (provincias, matorral xerófilo y cactáceas. IV.8.3. Atlas Nacional de México. Vol. II. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- Rissler, L. J., Hijmans, R. J., Graham, C. H., Moritz, C. y Wake, D. B. 2006. Phylogeographic lineages and species comparisons in conservation analysis: a case study of California herpetofauna. *American Naturalist* 167: 655-666.

- Rogers, L. L., N. M. Aaron y M. L. Shedd. 1987. Rectal temperatures of 2 free-ranging white-tailed deer fawns. *Journal of Wildlife Management* 51: 59–62.
- Rojo-Curiel, A., J. L. Cruz, G. Solano y R. Hernández. 2007. Plan de manejo tipo de venado cola blanca en zonas templadas y tropicales en México. DGVS, SEMARNAT, México. D.F.
- Royle, J. A., R. B. Chandler, R. Sollmann y B. Gardner. 2014. *Spatial Capture-Recapture*. Elsevier, MA.
- Sabine, D. L., S. F. Morrison, H. A. Whitlaw, W. B. Ballard, G. J. Forbes y J. Bowman. 2002. Migration behavior of white-tailed deer under varying winter climate regimes in New Brunswick. *Journal of Wildlife Management* 66: 718-728.
- Sánchez-Rojas, G., S. Gallina y S. Mandujano. 1997. Área de actividad y uso del hábitat de dos venados cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical de la costa de Jalisco, México. *Acta Zoologica Mexicana* 72: 39-54.
- Shi, H., E.J. Laurent, J. Lebouton, L. Racevskis, K. R. Hall, M. Donovan, R. V. Doepker, M. B. Walters, F. Lupi y J. Liu. 2006. Local spatial modelling of white-tailed deer distribution. *Ecological Modelling* 190: 171-189.
- Smith W. P. 1991. *Odocoileus virginianus*. *Mammalian Species* 388: 1-13.
- Steuter, A. A. y H. A. Wright. 1980. White-tailed deer densities and brush cover on the Rio Grande plain. *Journal of Range Management* 33: 328-331.
- Tôrres, N. M., P. De Marco Júnior, T. Santos, L. Silveira, A. T. de Almeida Jácomo y J. A. F. Diniz-Filho. 2012. Can species distribution modelling provide estimates of population densities? A case study with jaguars in the Neotropics. *Diversity and Distributions* 18: 615–627.
- VanDerWal, J., L. P. Shoo, C. N. Johnson y S. E. Williams. 2009. Abundance and the environmental niche: environmental suitability estimated from niche models predicts the upper limit of local abundance. *American Naturalist* 174: 282-291.
- Villarreal, J. 1999. Venado Cola Blanca: Manejo y Aprovechamiento Cinegético. Unión Ganadera Regional de Nuevo León. Monterrey, Nuevo León, México.
- Villarreal-Espino, O. 2002. El *grand slam* del venado cola blanca mexicano, una alternativa sostenible. *Archivos de Zootecnia* 51: 187-193.
- Warren, D. L., Glor, R. E. y Turelli, M. 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62: 2868-2883.
- Warren, D. L., Glor, R. E. y Turelli, M. 2010. ENMtools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography* 33: 607–611.
- Yañez-Arenas, C., E. Martínez-Meyer, S. Mandujano y O. Rojas-Soto. 2012. Modelling geographic patterns of population density of the white-tailed deer in central Mexico by implementing ecological niche theory. *Oikos* 121:2081–2089.
- Yañez-Arenas, C., R. Guevara, E. Martínez-Meyer, S. Mandujano y J. M. Lobo. 2014. Predicting species' abundances from occurrence data: Effects of sample size and bias. *Ecological Modelling* 294: 36-41.