



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

SEGREGACIÓN TEMPORAL Y COEXISTENCIA DE CUATRO FELINOS
SIMPÁTRICOS EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA TEHUACÁN - CUICATLÁN

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

PRESENTA:

CRISTINA NICTÉ VEGA FLORES

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. VERÓNICA FARÍAS GONZÁLEZ



LOS REYES IZTACALA, ESTADO DE MÉXICO, 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

1. Datos de la alumna

Vega Flores Cristina Nicté

Carrera de Biología

Laboratorio de Recursos Naturales, UBIPRO. Facultad de Estudios Superiores

Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. de los Barrios No. 1,

Colonia Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla de Baz, Estado de México, C.P. 54090.

nictevef4@gmail.com

2. Datos del tutor

Dra. Verónica Farías González

Laboratorio de Recursos Naturales, UBIPRO. Facultad de Estudios Superiores

Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. de los Barrios No. 1,

Colonia Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla de Baz, Estado de México, C.P. 54090.

v.farias@unam.mx

3. Datos del sinodal 1: presidente

Dr. Héctor Octavio Godínez Álvarez

4. Datos del sinodal 2: vocal

Dra. Leticia Ríos Casanova

5. Datos del sinodal 3: suplente

Mtro. Tizoc Adrián Altamirano Álvarez

6. Datos del sinodal 4: suplente

Dr. Rodolfo García Collazo

7. Datos del trabajo escrito: Segregación temporal y coexistencia de cuatro felinos

simpátricos en la reserva de la biosfera Tehuacán – Cuicatlán. 110p.

México, 2019.

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

A los pobladores y autoridades ejidales de San José Axuxco, del municipio de San José Miahuatlán, Puebla, por la ayuda en esta investigación y el interés por proteger la biodiversidad de sus tierras.

A mi tutora Dra. Verónica Farías González por su confianza, su apoyo, sus consejos y su interés en mi persona. Por compartir sus conocimientos y su experiencia y por darme la oportunidad de trabajar en su proyecto con unos animales tan fascinantes en un lugar tan bonito, Sabe que gran parte de este trabajo es suyo.

A mis asesores la doctora Leticia Ríos Casanova, el doctor Héctor Octavio Godínez Álvarez, el maestro Tizoc Adrián Altamirano Álvarez y el maestro Rodolfo García Collazo, gracias por sus observaciones y sugerencias para conseguir un mejor trabajo de tesis.

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, por la preparación profesional y personal brindada que me harán tener un mejor futuro, y porque ahí conocí a las mejores personas y tuve experiencias inolvidables.

A todos los profesores, que contribuyeron con mi formación y amor por lo que hago, con sus conocimientos, consejos y experiencias.

¡Gracias!

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

El agradecimiento más especial es para mis padres, pues este sueño no solo es mío, sino también de ellos. Mamá y papá: gracias por todas las oportunidades que nos dieron, la educación, la dedicación, el inmenso apoyo, la enorme paciencia y todo lo material que nos brindaron aun cuando no era necesario. Por anhelar siempre lo mejor para nosotros y querer vernos crecer, por darnos la valiosa oportunidad de lograr nuestros sueños. Por preocuparse cada día (y cada noche también) sobre mi avance escolar y personal. Por confiar y creer en mí. Por estar. A mamá por ser mi ejemplo de esfuerzo, paciencia, tenacidad y valor, por soportarme y aguantarme más que nadie, por acompañarme cada larga y agotadora noche de estudio y por esperarme despierta cuando no eran noches de estudio (perdón jaja te amo), por cada palabra que me ha guiado hasta este momento. Me tarde más de la cuenta, pero ya por fin mami ¡lo logramos!

Gracias por la oportunidad de estar y de disfrutar a lado de las personas que más amo en esta vida.

A mis hermanos Nazul y Ehecatl por ser también mis amigos, maestros, cómplices y compañeros de aventuras. Por ayudarme y apoyarme cuando lo necesité, explicarme cuando no lo entendí (aunque no me tenían mucha paciencia), regañarme cuando lo merecí y hasta solucionar mis problemas. Los quiero mucho...a veces.

A mis abuelitos, mis tíos, tías y primos, por el amor y apoyo que he recibido de ustedes; sé que no es necesario nombrarlos porque cada uno sabe cuánto los quiero y cuanto me han apoyado.

A mis amigos de vida. Mi más mejor amiga en el mundo Essicka por estar conmigo en TODO momento, por empujarme en los momentos difíciles, por todas las cosas que

hemos vivido y aprendido juntas, por las travesuras, desveladas y confidencias, por los detalles y por todos esos ratos de simpleza llenos de risas. Por ser mí compañera de viaje favorita y por enseñarme que no importa el camino que tomes ni cuánto tardes en llegar, sino llegar a la meta y aprender de todo ese camino. A Jetza y Cristi por reinventar una amistad en cada etapa de nuestras vidas, por esas profundas pláticas sobre cualquier cosa, por aconsejarme y escucharme incondicionalmente las veces que lo necesite, por apoyarme y empujarme siempre, de verdad ¡muchísimas gracias! A mis homs de laboratorio Marisol y Jonhy porque a pesar de esas listas de reproducción sad de tres horas mientras sufríamos viendo fotos, siempre me hacían reír y relajarme. A mi solecito por todo el cariño, por enseñarme que todo pasa, por apoyarme, empujarme y regañarme cuando ya no podía ni quería. A Melo porque me hacía falta una muchachita así de loca, intensa y especial como tú en mi corazón, aunque te falten como tres tornillos y a veces me desesperes, te adoro muchísimo. Julio, por ser tan buen amigo y sonsacarme cada viernes, es muy divertido; Misa, no olvidare ninguna práctica de campo por ti, te quiero muchísimo. Titín, en donde quiera que estés, sé que estas orgulloso de lo que he logrado. A mis amigos no menos importantes: Aline, Itzel, Susan, Luz, Erik, Charlie, Beto, Brayan, David, Bruno (gracias por los memes) y los que me faltaron pero que también estuvieron en todo este camino, ¡gracias! Gracias por su tiempo, sus risas, sus regaños, su cariño, su comprensión y su apoyo. Por las cosas que he vivido con cada uno, por verme reír, llorar, gritar, disfrutar y sin importar la situación, estar ahí. Por la felicidad inmensa que me hicieron sentir y por todos esos momentos que jamás olvidare. Los amo mucho amikos, ahí les encargo que no me dejen de querer jamás porfi.

DEDICATORIAS

A la UNAM por ser mi segunda casa.

*A mi asesora por infundirme valor
para lograr mis metas.*

*A mis sinodales por el apoyo
brindado en todo el trabajo.*

*Con cariño a mis padres y hermanos por su apoyo, su
enorme paciencia y su amor incondicional.*

*A mamá por motivarme a seguir
adelante, por creer en mí.*

*A mis amigos: los de antes, los de ahora y
los de siempre, que han sido parte de algo y de todo.*

Y mí misma como recordatorio de que puedo si me lo propongo y me esfuerzo.

“Después de todo, ¿qué es un científico entonces? Es un hombre curioso que mira a través del ojo de una cerradura, la cerradura de la naturaleza, tratando de saber qué es lo que sucede.

Jacques Yves Cousteau

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT	3
1. INTRODUCCIÓN.....	5
1.1. Los felinos en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán	5
1.2. Amenazas y conservación de los felinos	7
1.3. Coexistencia de felinos.....	9
1.4. Patrones de actividad	11
1.5. Abundancia y densidad	12
2. ANTECEDENTES.....	13
3. JUSTIFICACIÓN.....	14
4. OBJETIVOS	15
5. HIPÓTESIS	16
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	17
6.1. Área de estudio	17
6.1.1. Clima, temperatura y precipitación.....	18
6.1.2. Hidrología	18
6.1.3. Edafología	18
6.1.4. Vegetación	18
6.1.5. Fauna	19
6.2. Descripción de especies.....	20
6.2.1. <i>Puma concolor</i> (Linnaeus, 1771)	20
6.2.2. <i>Lynx rufus</i> (Schreber, 1777)	22
6.2.3. <i>Puma yagouaroundi</i> (Severtzow, 1858).....	23
6.2.4. <i>Leopardus wiedii</i> (Schinz, 1821).....	24
6.3. Métodos.....	25
6.3.1. Colecta de registros fotográficos.....	25
6.3.2. Patrones de actividad	28
6.3.3. Abundancia relativa de registros.....	29
6.3.4. Densidad absoluta.....	30
7. RESULTADOS	34
7.1. Registros fotográficos	34
7.2. Patrones de actividad	34
7.3. Abundancia relativa	38

7.4.	Densidad absoluta.....	42
a)	Identificación de individuos.....	42
b)	Historias de captura-recaptura.....	42
c)	Abundancia absoluta.....	44
d)	Distancia de desplazamiento.....	44
e)	Área efectiva de muestreo.....	48
a)	Densidad de la población.....	48
8.	DISCUSIÓN.....	51
11.1	Registros fotográficos.....	51
11.2	Patrones de actividad.....	52
11.3	Abundancia relativa.....	54
11.4	Densidad.....	56
12	CONCLUSIONES.....	59
13	LITERATURA CITADA.....	61
14	ANEXOS.....	72
14.1	Anexo 1. Análisis estadísticos de patrones de actividad.....	72
14.2	Anexo 2. Códigos para el Software R.....	78
14.3	Anexo 3. Identificación de individuos.....	84

ÍNDICE DE FIGURAS.

Figura 1. Localización del área de estudio, Ejido San José Axuxco (estrella negra) y de la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC, sombreado gris), Puebla..... 17

Figura 2. Localización de 15 estaciones de muestreo en el Cerro Tepetroja dentro del Ejido San José Axuxco, Puebla, en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC).
..... 26

Figura 3. Patrones de actividad de cuatro felinos silvestres en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo (1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2017). 36

Figura 4. Superposición de los patrones de actividad del puma (pcon), gato montés (lruf), yaguarundí (pyag) y margay (lwie) en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo (1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2017). 37

Figura 5. Promedio del índice de abundancia relativa (IAR) por temporada de cuatro felinos silvestres fotocapturados en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo (1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2017). 39

Figura 6. Índice de abundancia relativa (IAR) por mes de cuatro felinos silvestres fotocapturados en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo (1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2017). 41

Figura 7. Matrices de presencia y ausencia de cuatro periodos de dos meses de registros de Puma concolor en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla. La primera columna representa el individuo identificado en donde Pc se refiere a Puma concolor; H representa hembra, M macho y el valor numérico es el número de identificación del individuo. 43

Figura 8. Matrices de presencia y ausencia de cuatro periodos de dos meses de registros de Lynx rufus en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla. La primera columna representa el individuo identificado en donde LR se

refiere a *Lynx rufus*; d representa pata derecha y el valor numérico es el número de identificación del individuo. 43

Figura 9. Área efectiva de muestreo (AEM) de los individuos identificados de Puma concolor fotocapturados en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo. AEM con MMDM = 70.1 km², AEM con ½ MMDM = 30.4 km² 49

Figura 10. Área efectiva de muestreo (AEM) de los individuos identificados de *Lynx rufus* fotocapturados en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo. AEM con MMDM = 37.45 km², AEM con ½ MMDM = 16.24 km²..... 49

ÍNDICE DE CUADROS.

Cuadro 1. Registros independientes de cuatro felinos silvestres fotocapturados en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo (1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2017).34

Cuadro 2. Porcentaje (%) de registros de acuerdo al patrón de actividad de cuatro felinos silvestres fotocapturados en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo (1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2017). 35

Cuadro 3. Valores estadísticos circulares de los patrones de actividad de cuatro felinos silvestres fotocapturados en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo (1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2017). 35

Cuadro 4. Coeficiente (Δ_4) e intervalo de confianza de la superposición en los patrones de actividad de cuatro felinos silvestres fotocapturados en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo (1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2017). Valores cercanos a 1 se refiere a mayor superposición en los patrones y valores cercanos a 0 significa menor o que no hay superposición. 38

Cuadro 5. Prueba Kruskal-Wallis para identificar diferencias significativas en la abundancia entre cuatro especies de felinos silvestres fotocapturados en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo (1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2017) 38

Cuadro 6. Índice de abundancia relativa (IAR) por temporada de cuatro felinos silvestres fotocapturados en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo (1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2017)..... 40

Cuadro 7. Valores de los criterios de selección de los modelos de captura-recaptura, con el modelo más apropiado (1), estimación de la probabilidad de captura, abundancia absoluta, error estándar e intervalo de confianza de Puma concolor y Lynx rufus

fotocapturados en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo (1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2017)..... 44

Cuadro 8. Distancia máxima de desplazamiento de Puma concolor durante cuatro periodos de 2 meses en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla. 45

Cuadro 9. Distancia máxima de desplazamiento de Lynx rufus en el periodo de mayo a junio de 2015 del individuo Lrd09 fotocapturado en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla. 46

Cuadro 10. Distancia máxima de desplazamiento de individuos de Lynx rufus fotocapturados en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla. 47

Cuadro 11. Densidad de la población de Puma concolor en el Cerro Tepetroja en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla. 50

Cuadro 12. Densidad de la población de Lynx rufus en el Cerro Tepetroja en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla. 50

Cuadro 13. Comparación de estimaciones de la densidad de poblaciones de Puma concolor utilizando el método de fototrampeo, con los dos diferentes estimadores y el área efectiva de muestreo (AEM)..... 57

Cuadro 14. Comparación de estimaciones de la densidad de poblaciones de Lynx lynx, utilizando el método de fototrampeo, con los dos diferentes estimadores y el área efectiva de muestreo (AEM)..... 58

RESUMEN

Cuando dos o más especies de felinos de tamaños corporales y hábitos alimenticios similares coexisten, es común que compartan recursos en dieta, espacio y/o tiempo. Como consecuencia, la segregación actuará en una o más dimensiones de su nicho ecológico para reducir o atenuar la competencia intragremial. La presencia de felinos de talla mayor puede afectar los patrones de actividad y abundancia de los felinos de menor talla corporal. En la selva baja caducifolia dentro de la reserva de la biosfera Tehuacán – Cuicatlán, México, habitan el puma (*Puma concolor*), el gato montés (*Lynx rufus*), el yaguarundí (*P. yagouaroundi*) y el margay (*Leopardus wiedii*). Estas cuatro especies coexisten en el área de estudio y para poder sobrevivir se presume que se reparten los recursos en el tiempo para evitar encuentros. El objetivo se enfocó en estudiar la segregación temporal de las cuatro especies de felinos silvestres, para inferir sus interacciones intragremiales. Se coloraron de 9 a 15 estaciones de fototrampeo entre los años 2013 y 2017. Para determinar la segregación temporal se determinaron y analizaron los patrones de actividad con estadística circular y se estimó la superposición; se estimó el índice de abundancia relativa y se estimó la densidad del puma y del gato montés con el modelo de captura-recaptura. La mayor superposición en los patrones de actividad fue entre puma y gato montés (0.75) y la menor entre el yaguarundí y el margay (0.048). El puma y el gato montés fueron catemerales, pero sus picos de actividad no coincidieron. Las especies con tallas corporales similares tuvieron los patrones de actividad más contrastantes: el yaguarundí fue diurno y el margay nocturno. El puma fue dominante en el gremio al no modificar sus patrones de actividad por la presencia de felinos de menor tamaño corporal. El gato montés presentó la abundancia relativa mayor (0.74) seguida de puma (0.69) debido a que el puma necesita mayor área en su ámbito hogareño y la proporción de individuos de puma es menor a la de gatos monteses. El yaguarundí y el

margay presentaron abundancias relativas bajas (0.07 y 0.16); debido a que el yaguarundí habita en el ecotono y las estaciones estuvieron localizadas dentro de la selva baja caducifolia y a que el margay fue la especie más restringida en sus patrones de actividad para evitar encuentros con el gato montés. La densidad del puma fue de 6.8 y 15.6 ind/100km² (MMDM y ½MMDM, respectivamente) y la del gato montés de 15.4 y 35.4 ind/100km² (MMDM y ½MMDM, respectivamente), pues el gato montés al tener un tamaño corporal menor, requirió menor área y su densidad fue mayor. Se encontró segregación temporal debido probablemente a que la competencia intragremial modifica los patrones de actividad y abundancia. La segregación temporal fue una estrategia para evitar las interacciones agonísticas en el gremio facilitando la coexistencia.

Palabras clave: *abundancia, competencia intragremial, densidad, patrones de actividad, partición de nicho, superposición.*

ABSTRACT

When two or more felid species of similar body sizes and food habits coexist, it's common for them to share resources in diet, space and/or time. Consequently, segregation will act on one or more dimensions of the niche partitioning to decrease or attenuate intraguild competition. The presence of cats of greater body size, can affect the activity patterns and abundance of cats of smaller body size. In tropical dry forest within Tehuacan - Cuicatlan biosphere reserve, Mexico, there are puma (*Puma concolor*) bobcat (*Lynx rufus*) jaguarundi (*P. yagouaroundi*) and margay (*Leopardus wiedii*). These four species coexist in the study area and in order to survive it's presumed that resources are distributed in time to avoid encounters. The objective of the study was to analyze temporal segregation of four species of wild cats to infer their intraguild interactions. Nine to 15 camera-trapping stations were located between 2013 and 2017. To determine temporal segregation, activity patterns were determined and analyzed with circular statistics and the superposition was estimated; relative abundance was estimated and puma and bobcat density were estimated with the capture-recapture model. The highest overlap in activity patterns was between puma and bobcat (0.75) and the lowest between jaguarundi and margay (0.048). Puma and bobcat were cathemeral but their peak of activity didn't coincide. Species with similar body sizes had the most contrasting activity patterns: jaguarundi was diurnal and margay was nocturnal. Puma was dominant in guild for not changing its activity pattern due to the presence of cats with small body sizes. Bobcat had the highest relative abundance (0.74), followed by puma (0.69) because puma needs more home range area and proportion of puma is lower than bobcats. Jaguarundi and margay showed low relative abundances (0.07 and 0.16) because jaguarundi lives in ecotone, stations were located inside of tropical dry forest, and margay was the most restricted specie to activity

patterns to avoid encounters with bobcat. Puma density was 6.8 and 15.6 ind/100km² (MMDM and ½MMDM, respectively) and of bobcat density was 15.4 and 35.4 ind/100km² (MMDM and ½MMDM), since bobcat has a smaller body size, it required a smaller area and its density was higher. It was found temporal segregation probably because intraguild competition can effect on activity patterns and relative abundance in four cats. Temporal segregation of four cats was a strategy to avoid agonistic interactions in the guild facilitating coexistence.

Key words: *abundance, intraguild competition, density, activity patterns, niche partitioning, overlap.*

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Los felinos en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán

La reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC) es una zona de gran importancia para la conservación de la biodiversidad ya que se caracteriza por presentar una gran diversidad fisiográfica, climática, tiene un alto grado de endemismos y especies en peligro de extinción (Arriaga *et al.*, 2000; Briones-Salas, 2000; Dávila *et al.*, 2002; Ramírez-Pulido *et al.*, 2005; Briones-Salas, 2012). De acuerdo a la NOM-059-SEMARNAT, 2010 y al programa de manejo de la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán (SEMARNAT, 2013) algunas especies de flora como algunas biznagas (*Ferocactus robustus*, *Mammillaria huitzilopochtli*, *M. hernandezzi* y *M. oteroi*), la jarrilla (*Fouquieria purpusii*) y la siempre viva (*Echeveria laui*) son endémicas y se encuentran en peligro. Anfibios como la rana de árbol (*Charadrahyla chinanteca*), ranita de Puebla (*Exerodonta xera*) y la salamandra diminuta de papalo (*Thorius papaloeae*). Reptiles endémicos como el huico pigmeo (*Aspidoscelis parvisocia*) que se encuentra en peligro; otras lagartijas como (*Lepidophyma cuicateca* y *Xenosaurus rectocollaris*) y la serpiente coralillo (*Micrurus pachecogili*). Aves endémicas como el colibrí oscuro (*Cynanthus sordidus*) y colibrí hermoso (*Calothorax pulcher*), pájaro carpintero gris (*Melanerpes hypopolius*), matraca alacranera (*Campylorhynchus jocosus*), cuitlacoche manchado (*Toxostoma acellatum*), vireo (*Vireo brevipennis* y *V. nelsoni*), rascador oaxaqueño (*Pipilo albicollis*), gorrión bogotudo árido (*Aimophila mystacallis*) y el zacatonero (*A. notostica*). Y mamíferos en peligro como el margay (*Leopardus wiedii*), la musaraña orejillas de Goldman (*Cryptotis goldmani*), musaraña orejillas mayor (*C. magna*), rata canguro (*Dipodomys phillipsii*), y meteoro de Jalapa (*Microtus quasiater*).

La RBTC es considerada una de las zonas semiáridas con mayor índice de riqueza específica relativa de mamíferos en Norteamérica (Briones-Salas, 2000; Dávila, *et al.*,

2002) y es una de las áreas naturales protegidas más extensas y diversas de México con casi 500,000 ha conformadas en su mayor superficie por tierras ejidales y comunales. Fue decretada como reserva de la biosfera en 1998 (DOF, 1998) y como patrimonio mixto de la humanidad por la UNESCO en el 2018 (UNESCO, 2018).

En la RBTC se han realizado diversos estudios encaminados a extender el conocimiento de las comunidades de mamíferos, desde listados y nuevos registros (Briones-Salas, 2000; Ramírez-Pulido *et al.*, 2005; Ramírez-Pulido y Martínez-Vázquez, 2007; Botello *et al.*, 2003, 2006; Espinosa-Lucas *et al.*, 2015) hasta estimaciones de riqueza de especies, abundancia relativa, densidad y caracterizaciones de hábitat (Mandujano *et al.*, 2012, 2013; Cruz-Jácome *et al.*, 2015).

Uno de los tipos de vegetación presentes en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC) es la selva baja caducifolia que abarca aproximadamente el 29 % de la vegetación en la reserva (Arriaga *et al.*, 2000). Este tipo de vegetación manifiesta cambios muy marcados en cuanto a la disponibilidad de humedad en dos temporadas o estacionales del año: seca y de lluvia (Rzedowski, 2006). Se caracteriza por elementos tropicales, como los árboles de copas extendidas y la abundancia de arbustos, suculentas y cactáceas columnares (Trejo, 1999).

Las 6 especies de felinos que existen en México (*Leopardus pardalis*, *L. wiedii*, *Lynx rufus*, *Puma concolor*, *P. yagouaroundi* y *Panthera onca*) pueden habitar este tipo de vegetación, pero solo 4 de ellas han sido reportadas en la zona (*L. wiedii*, *L. rufus*, *P. yagouaroundi* y *P. concolor*; Ramírez-Pulido y Martínez-Vázquez, 2005; Ramírez Pulido *et al.*, 2005; Botello *et al.*, 2006; Botello *et al.*, 2013; Cruz-Jácome *et al.*, 2015; Farías *et al.*, 2015).

1.2. Amenazas y conservación de los felinos

Los grandes carnívoros son fundamentales en todos los ecosistemas terrestres y son uno de los grupos más amenazados a nivel mundial (Karanth, 1995; Ceballos *et al.*, 2005; Hernández Saintimartin *et al.*, 2013). En la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES, 2017) se encuentran 23 de las 42 especies de felinos que existen en el mundo y las seis especies que habitan en México. En la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, 2017) se encuentran 38 especies de felinos en la lista roja, cinco de los cuales habitan en México (*L. pardalis*, *L. wiedii*, *P. yagouaroundi*, *P. concolor*, *P. onca*). De acuerdo a la NOM-059-SEMARNAT-2010 cuatro de las seis especies de felinos que habitan en México se encuentran en alguna categoría de riesgo (*L. pardalis*, *L. wiedii*, *P. yagouaroundi*, y *P. onca*; SEMARNAT, 2010). La mayoría de las poblaciones de felinos desafían problemas de conservación por ser un grupo extremadamente sensible a la transformación del ambiente, ser vulnerables a la extinción y tener muchos factores que afectan su conservación por dos principales amenazas: la pérdida y fragmentación del hábitat y la persecución por parte del humano (Romero-Manzanares *et al.*, 2015) Además, los carnívoros con frecuencia son cazados por ser depredadores de ganado doméstico o animales de interés cinegético (Hernández Saintimartin *et al.*, 2013).

Los felinos juegan un papel fundamental para el buen funcionamiento y equilibrio del ecosistema al desempeñar un papel ecológico controlando las densidades poblacionales de sus presas conocido como control “top-down”. Con el control “top-down” la abundancia de cada nivel trófico está controlado por los organismos del nivel trófico superior (Mengue, 1992; 2000; De la Torre Lara, 2009; Ávila- Nájera *et al.*, 2015; Briones-Salas *et al.*, 2016). De esta manera los depredadores limitan poblaciones de los herbívoros y previenen una sobreexplotación de la vegetación. En contraste, mediante el control conocido como

“bottom-up” la abundancia de cada nivel trófico está controlado por los organismos del nivel trófico inferior (Mengue, 1992; 2000; De la Torre Lara, 2009; Ávila- Nájera *et al.*, 2015; Briones-Salas *et al.*, 2016).

Los felinos son utilizados como “especie sombrilla” para planeación del tamaño y configuración de reservas ya que para mantener poblaciones viables de los grandes felinos como el jaguar y el puma se requieren grandes extensiones de terreno (Noss *et al.*, 1996; Carroll *et al.*, 2001; Ceballos *et al.*, 2002; Sergio *et al.*, 2008). De esta manera también se protegerá a las demás especies incluidas en tales áreas. Los felinos también se utilizan como “especie bandera” para promover esfuerzos de conservación empleados como símbolos o iconos emblemáticos (Noss *et al.*, 1996; Sergio *et al.*, 2008) y como “especie indicadora” al ser muy sensibles a perturbaciones en el hábitat, su presencia, densidad y abundancia, brindan información del estatus de conservación del área monitoreada (Miller y Rabinowitz, 2002; Sergio *et al.*, 2008).

Para llevar a cabo acciones de conservación de los felinos silvestres se deben evaluar las poblaciones con estimaciones de sus parámetros poblacionales tales como abundancia y densidad para conocer su dinámica poblacional (Naranjo, 2000; Lira-Torres y Briones-Salas 2012 y Ávila- Nájera *et al.*, 2015).

El estudio de los felinos silvestres en su hábitat natural es complicado y costoso; la presencia humana puede afectar el comportamiento, evasión de sitios donde concurren y patrones de actividad de los animales objeto del estudio. Además, pueden estar limitados por el tamaño de la muestra y pueden extraerse conclusiones escasas resultado de observaciones en un pequeño número de individuos (O’Connell *et al.*, 2011).

1.3. Coexistencia de felinos

Cuando diferentes especies de felinos coexisten es común que compartan recursos en dieta, espacio y/o tiempo (Romero Muñoz *et al.*, 2010; O'Connell *et al.*, 2011; Ávila Nájera *et al.*, 2016). Si dos o más especies simpátricas de felinos presentan superposición espacial, existe la posibilidad de que la segregación ocurra en la dieta y/o en el tiempo; dicho de otra forma, debe existir segregación a lo largo de una o más dimensiones de sus nichos ecológicos para que puedan coexistir (Romero Muñoz *et al.*, 2010; O'Connell *et al.*, 2011; Méndez-Solís, 2012; Ávila Nájera *et al.*, 2016). El concepto de nicho ecológico fue explicado por Hutchinson (1959) como la suma de todas las variables o factores ambientales que actúan sobre un organismo. El nicho hutchinsoniano es una región en un espacio n dimensional donde las dimensiones son los factores abióticos como temperatura y humedad, y bióticos como presas y depredadores, que actúan sobre una especie. La competencia ocurre cuando las interacciones de dos o más individuos afectan su condición corporal, adecuación biológica y/o sobrevivencia y puede ocurrir entre miembros de una población de la misma especie (intraespecífica) o entre miembros de distintas especies (interespecífica; Hurchinson, 1957; Polis *et al.*, 1989; Jaksic y Marone, 2007). La competencia intragremial limita el número de especies que pueden estar en un conjunto o gremio con nichos ecológicos similares (Polis *et al.*, 1989; Di Bittetti *et al.*, 2010; De Oliveira y Pereira, 2014). La competencia intragremial puede tener efectos ecológicos y/o evolutivos sobre las poblaciones, tales como afectar su distribución, abundancia y densidad o en la mortalidad en genotipos vulnerables y/o al inducir un cambio de nicho en las presas que resulta en la adaptación al nicho alterado (Polis *et al.*, 1989; Bárcenas Rodríguez, 2010; Méndez-Solís, 2012). Polis *et al.* (1989) fueron de los primeros autores en darle una explicación a la competencia intragremial explicando las interacciones que se dan en diferentes situaciones en las poblaciones y comunidades de

insectos, arácnidos y vertebrados, así como la importancia de la influencia del tamaño corporal en la coexistencia de las especies. Ellos concluyeron que el tamaño corporal similar en los competidores los llevaba a buscar presas similares, lo que aumentaba la probabilidad de encuentros, incluidos los letales (Polis *et al.*, 1989). Resaltaron que, a grandes diferencias en el tamaño corporal de dos o más especies era menor la probabilidad de que ocurrieran ataques, mientras que a menores diferencias de tamaño las interacciones letales eran más frecuentes y estaban relacionadas con la similitud de dietas (Polis *et al.*, 1989). El competidor subordinado puede verse afectado principalmente de tres formas: (1) el competidor dominante puede matarlo, (2) el competidor dominante puede apropiarse del alimento que comparten y producir un aumento en la energía y tiempo para obtener más alimento, o (3) el competidor subordinado puede evitar al competidor dominante para reducir el riesgo en los encuentros (Polis *et al.*, 1989; Estrada, 2008; Bárcenas Rodríguez, 2010; O'Connell *et al.*, 2011; De Oliveira y Pereira, 2014).

En sitios en donde conviven especies de tamaños corporales similares, de hábitos alimentarios similares y que además son del mismo gremio, la segregación actuará para disminuir o atenuar la competencia intragremial (Polis *et al.*, 1989; Jaksic y Marone, 2007; De Oliveira y Pereira, 2014; Montalvo *et al.*, 2015). Esta segregación se puede dar en tres dimensiones: (1) segregación en dieta, que se da cuando el competidor dominante posee la misma dieta que el competidor subordinado y este opta por otras opciones de alimento; (2) segregación espacial, que se refiere cuando el competidor subordinado evita las áreas en donde puede encontrar al competidor dominante; o (3) segregación temporal, que se da cuando el competidor subordinado opta por salir a diferentes horarios para evitar la presencia del competidor dominante (Jaksic y Marone, 2007).

1.4. Patrones de actividad

El presentar actividades tales como cazar a diferentes horarios se ha sugerido como una estrategia para evitar o reducir las confrontaciones y para aumentar la probabilidad de encuentro con la presa preferida impulsando el reparto temporal entre las especies competidoras y contribuyendo a la coexistencia de especies (Asschoff, 1984; Polis *et al.*, 1989; Simberloff y Dayan, 1991; Karanth y Sunquist, 2000; Estrada, 2008; Bárcenas Rodríguez, 2010; Romero Muñoz *et al.*, 2010; O'Connell *et al.*, 2011; Hernández Saintimartin *et al.*, 2013; Ávila Nájera *et al.*, 2016). Factores como la densidad y disponibilidad de presas, los depredadores y otros competidores; pueden modificar la interacción entre depredadores y su tolerancia en la superposición de los patrones de actividad (Polis *et al.*, 1989; Fedriani *et al.*, 1999; Ávila- Nájera *et al.*, 2015).

En el caso de los mamíferos depredadores, la partición temporal del nicho actúa para reducir la competencia y facilitar la coexistencia entre los miembros del gremio (Polis *et al.*, 1989; Simberloff y Dayan, 1991; Fedriani *et al.*, 1999, 2000; Ávila-Nájera *et al.*, 2016). En el caso de los felinos, se ven afectados por la presencia de especies del mismo tamaño o más grandes del mismo gremio; por ejemplo, el puma (*Puma concolor*) y el jaguar (*Panthera onca*) son competidores potenciales por ser depredadores con tamaño, morfología y dieta similar, que pueden evitarse entre sí para reducir la probabilidad de competencia al usar el mismo hábitat en diferentes momentos del día (Romero Muñoz *et al.*, 2010).

Los relojes circadianos son ciclos biológicos que se repiten en intervalos regulares guiados por las diferencias en la disponibilidad de luz solar a lo largo del periodo de 24 h, del día y la noche, las estaciones del año, los ciclos lunares o las mareas (Aschoff, 1984). Para muchas especies estos ciclos se determinan de acuerdo a si su actividad es diurna (durante el día), nocturna (durante la noche), crepuscular (al amanecer y atardecer) o

catemeral (durante las 24 h) y pueden considerarse como la dimensión temporal del nicho ecológico en donde la interacción puede segregarse para prevenir y/o reducir encuentros agonísticos (Aschoff, 1984; Halle, 2000; Bartness y Elliott, 2000; Méndez-Solís, 2012; Monterroso *et al.*, 2013).

1.5. Abundancia y densidad

El tener un número estimado de los individuos de una población también nos puede proporcionar información sobre la coexistencia de las especies y la dinámica de poblaciones de fauna silvestre (Lozano, 2010). La abundancia relativa representa el número o proporción de individuos en una población (Naranjo, 2000) y la densidad nos ayuda a conocer el número de individuos de una población por unidad de superficie. Las poblaciones se constituyen por individuos de la misma especie que coexisten en un espacio y tiempo determinado y su densidad depende de las condiciones ambientales y las relaciones como competencia y depredación con otras especies con las que interactúan (Naranjo, 2000; Ríos *et al.*, 2005).

Entre los felinos, las especies subordinadas pueden presentar menor abundancia relativa cuando existe la presencia de uno o varios competidores dominantes, en comparación a cuando no existen los competidores abundantes (Polis *et al.*, 1989; Estrada, 2008; Bárcenas Rodríguez, 2010; O'Connell *et al.*, 2011).

2. ANTECEDENTES

Los primeros registros de felinos silvestres dentro de la RBTC colectados mediante el método de fototrampeo fueron reportados por Botello *et al.* (2006; 2013). La primer fotocaptura de gato montés se obtuvo en la localidad de Santa María Tecomavaca, Oaxaca y de margay en el municipio de Concepción Pápalo, Oaxaca (Botello *et al.*, 2006). Farías *et al.* (2015) obtuvieron los primeros registros de fototrampeo de puma y yaguarundí en la localidad de San José Axuxco, al sur de Puebla y en colindancia con Oaxaca.

Uno de los primeros investigadores en hacer estimaciones poblacionales de felinos con el método de fototrampeo fue Karanth en 1995, quien estudio la población de tigre (*Panthera tigris*) en un bosque tropical caducifolio al sur de la India. En la actualidad existen una gran cantidad de estudios basados en este mismo método estimando abundancia, densidad y patrones de actividad de las poblaciones de mamíferos silvestres.

Di Bitteti *et al.* (2010) compararon la superposición en los patrones de actividad de seis especies de felinos neotropicales simpátricos en un bosque subtropical semicaducifolio en Argentina y Brasil. Estimaron la abundancia, la densidad y los patrones de actividad de jaguar, puma, ocelote, yaguarundí, margay y oncilla (*Leopardus tigrinus*). Reportaron a yaguarundí como una especie estrictamente diurna; al margay como una especie estrictamente nocturna; cuatro especies catemeriales, dos de las cuales (jaguar y ocelote) presentaron principalmente actividad nocturna, y dos (puma y oncilla) estuvieron activos en cualquier momento del día, pero con un pico de actividad en la mañana. Sus resultados también indicaron que los ocelotes evitaron senderos utilizados recientemente por pumas. Ellos concluyeron que los patrones de actividad parecen estar distribuidos ordenadamente de acuerdo al peso corporal de los felinos. La competencia, la depredación intragremial y la interacción con factores antrópicos afectaron la abundancia relativa, la densidad y patrones de actividad en esta comunidad de felinos.

Bárcenas-Rodríguez (2010) realizó un estudio de la abundancia y dieta de *L. rufus* en seis localidades de México, con la presencia de otros carnívoros simpátricos. Reportó que el gato montés es un depredador subordinado del puma.

Ávila-Nájera *et al.* (2015) estimaron la densidad y abundancia de cinco felinos silvestres en la selva mediana subcaducifolia en la reserva ecológica El Edén, Quintana Roo. Observaron que cuando la abundancia del ocelote aumentó, la del margay se mantuvo por debajo y cuando la abundancia del jaguar decreció, la del puma aumentó.

3. JUSTIFICACIÓN

Este proyecto toma como objeto de estudio a cuatro especies de la Familia Felidae que habitan en una selva baja caducifolia en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Se enfocó en comparar los patrones de actividad y la abundancia relativa del puma, el gato montés, el yaguarundí y el margay para inferir sus interacciones intragremiales. La presencia de felinos de talla mayor como el puma, puede afectar los patrones de actividad y la abundancia de los felinos de menor talla corporal como el gato montés, el yaguarundí y el margay. Las cuatro especies de felinos coexisten en el área de estudio y para poder sobrevivir se presume que se reparten los recursos en espacio y tiempo. Este estudio es el primero sobre la segregación temporal de las cuatro especies de felinos silvestres en presentes en la zona de estudio.

4. OBJETIVOS

Objetivo general

El objetivo general de este trabajo fue determinar la segregación temporal y la abundancia de *Puma concolor*, *Lynx rufus*, *P. yagouaroundi*, y *Leopardus wiedii*, para inferir las interacciones intragremiales que permiten la coexistencia entre los felinos en una selva baja caducifolia de la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán.

Objetivos particulares

- Determinar los patrones de actividad de los cuatro felinos para inferir si existe segregación temporal.
- Estimar la abundancia relativa de los cuatro felinos para inferir cuales son las especies dominantes y cuales las especies subordinadas.
- Estimar la densidad absoluta de los felinos a partir de características morfológicas de los individuos.

5. HIPÓTESIS

Segregación temporal

Existe segregación temporal entre las cuatro especies de felinos para evitar encuentros. Los felinos que son afectados negativamente por la competencia intragremial evitarán a las otras especies de felinos a través del tiempo.

Abundancia relativa

Existen diferencias entre la abundancia relativa y la densidad de las cuatro especies de felinos. Entre los felinos de tamaño corporal similar, las especies con menor abundancia relativa serán subordinadas a la especie dominante.

Densidad absoluta

Debido a que el gato montés tiene menor tamaño corporal que el puma y por lo tanto menor requerimiento de área, su densidad absoluta será mayor que la del puma.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Área de estudio

El área de estudio fue el Ejido de San José Axuxco que se encuentra al sur de Puebla en el municipio de San José Miahuatlán, y posee territorios dentro del polígono de la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Colinda con los municipios de Caltepec al Oeste, San Gabriel Chilac, Altepexi y Zinacatepec al norte, con Coxcatlán al este y con el estado de Oaxaca al sur.

Dentro del Ejido de San José Axuxco se localiza el Cerro Tepetroja en las coordenadas geográficas 18° 11' 52.517" latitud Norte y 97° 13' 22.902" latitud Oeste; con una altitud que varía de los 1,000 a los 1,300 msnm.

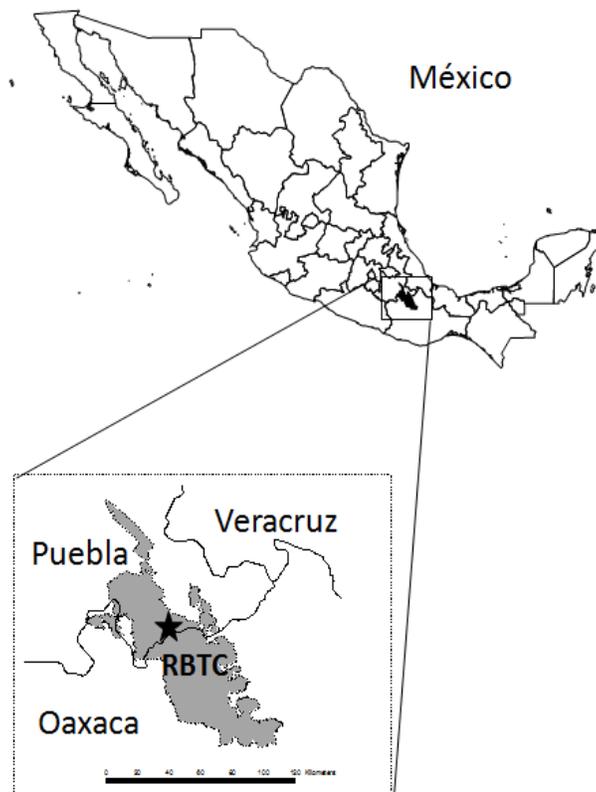


Figura 1. Localización del área de estudio, Ejido San José Axuxco (estrella negra) y de la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC, sombreado gris), Puebla.

6.1.1. Clima, temperatura y precipitación.

El promedio de la precipitación anual en la RBTC es de 358.8 mm y la temperatura varía de los 14 a los 24°C con un promedio de 23.40 °C. Los climas presentes en la RBTC varían de templado subhúmedo, seco cálido semiseco, seco templado y semifrío semiseco y seco cálido seco. (Valiente, 1991; Dávila *et al.*, 2002; INEGI 2018) El clima presente en el cerro Tepetroja es cálido seco, también llamado semiárido; con lluvias en verano. La altura va de los 1000 a los 1300 msnm (INEGI 2018)

6.1.2. Hidrología

La zona pertenece a la cuenca del Papaloapan y desemboca en el río Salado, el cual es uno de los ríos principales que forman el río Papaloapan. Los ríos cercanos al área de estudio son el Río Comulco al Noreste y el río Salado al Suroeste; presenta también 3 escurrideros provenientes del cerro Tepetroja (INEGI, 2018).

6.1.3. Edafología

Dentro de la reserva se pueden encontrar suelos como Leptosol y Cambisol, Regosol, Fluvisol, Phaeozem y Umbrisol, mientras que en el cerro Tepetroja se encuentran el Leptosol y Cambisol. El primero se caracteriza por ser un suelo superficial que se forma sobre áreas pedregosas y con laderas de fuertes pendientes, mientras que el segundo es un suelo muy mineral con poco tiempo de formación y que permite usos agrarios (Arriaga *et al.*, 2000; INEGI, 2018).

6.1.4. Vegetación

En la RBTC se presenta una gran diversidad de matorrales xerófilos y zonas de transición con bosques de coníferas y encinos, además de la selva baja caducifolia que es la

vegetación correspondiente en el Cerro Tepetroja (Dávila *et al.*, 1993; Arriaga *et al.*, 2000).

En la RBTC existen cerca de 2700 especies de plantas vasculares, considerándose la zona seca con mayor diversidad florística en México (Dávila *et al.*, 1993; Dávila *et al.*, 2002). Se encuentran las familias *Asteraceae*, *Cactaceae*, *Fabaceae*, *Orchidaceae*, *Lamiaceae* y *Poaceae* con muchas especies endémicas. Respecto a cactáceas columnares se encuentran 45 de las 70 especies de cactáceas columnares en México (Dávila *et al.*, 1993; Dávila *et al.*, 2002).

6.1.5. Fauna

Respecto a la diversidad de fauna, se pueden encontrar 29 especies de anfibios y 73 especies de reptiles (Gutiérrez, 2001); 90 especies de aves en los bosques de cactáceas columnares, de las cuales 10 son endémicas (Arizmendi y Espinosa, 1996; SEMARNAT, 2013).

En cuanto a mamíferos, se han registrado aproximadamente 98 especies pertenecientes a 8 ordenes: Artiodactyla, Carnivora, Chiroptera, Cingulata, Didelphiomorpha, Lagomorpha, Rodentia y Soricomorpha (Rojas-Martínez y Valiente-Banuet, 1996, Briones-Salas, 2000, Téllez *et al.*, 2010; Farías *et al.*, 2015). En esta zona también hay un alto índice de endemismos con 20 especies de mamíferos endémicas de México (Ramírez-Pulido y Martínez-Vázquez 2005).

En el Orden Carnívora se han registrado 5 familias: Canidae, Felidae, Mephitidae, Mustelidae, Procyonidae (Briones-Salas, 2000; Téllez *et al.*, 2010).

6.2. Descripción de especies

Los felinos son carnívoros cazadores y debido a sus hábitos presentan un cráneo con una fuerte musculatura que les permite mover con mucha fuerza la mandíbula y poseen dientes adaptados para una potente mordida (Ceballos y Oliva, 2005; Ceballos *et al.*, 2010; Ballesteros, 2013). Tienen un cuerpo alargado, musculoso y flexible para cazar, orejas redondeadas y cola larga con la excepción del género *Lynx* (Ceballos y Oliva, 2005; Ceballos *et al.*, 2010; Ballesteros, 2013). Sus ojos son grandes y tienen un amplio campo de visión binocular, un gran sentido de la audición y largos bigotes con función sensorial (Ceballos y Oliva, 2005; Ceballos *et al.*, 2010; Ballesteros, 2013). Las uñas son tipo garra, largas, afiladas y retráctiles (Ceballos y Oliva, 2005; Ceballos *et al.*, 2010). Un aspecto distintivo de la mayoría de los felinos es su piel, debido a que posee función táctil, sensorial, aislante, de protección, camuflaje y comunicación (Ceballos y Oliva, 2005; Ceballos *et al.*, 2010; Ballesteros, 2013). Existen tres patrones de coloración de piel: (a) piel lisa sin manchas, (b) colores distribuidos en rayas y (c) piel moteada (Ceballos y Oliva, 2005; Ceballos *et al.*, 2010; Ballesteros, 2013). Las 40 especies conocidas de la Familia Felidae se reúnen taxonómicamente en 14 géneros y dos subfamilias (Ceballos y Arroyo, 2012; Ballesteros, 2013).

6.2.1. *Puma concolor* (Linnaeus, 1771)

El puma es un felino de talla grande, los machos pesan entre 55 y 65 kg y las hembras entre 35 y 45 kg y su tamaño varía entre 220 y 230 cm en machos y entre 200 y 210 cm en hembras (Currier, 1983). Tienen cabeza pequeña, piernas cortas, garras retráctiles, pero no completamente escondidas y orejas pequeñas y redondas; en la parte dorsal tienen un patrón de pelo liso color grisáceo, amarillento o rojizo; en el área ventral, muslo y barbilla es color blanco cremoso y la punta de las orejas es oscura (Currier, 1983).

El puma es un cazador crepuscular, se alimenta principalmente de mamíferos pequeños y medianos como venados (*Odocoileus virginianus*), pecaríes (*Pecari tajacu*), liebres (*Lepus spp.*), coatíes (*Nasua narica*), armadillos (*Dasypus novemcinctus*) y conejos (*Sylvilagus spp.*; Currier, 1983). Las relaciones interespecíficas determinan el máximo desplazamiento tolerable en pumas y su densidad se ha reportado de 25 a 50 ind/km², pero existe superposición entre sus ámbitos hogareños. El área que ocupa cada puma varía de 30 km² a 826 km² (Currier, 1983; Machado *et al.*, 2017).

El periodo de gestación varía de 82 a 96 días, nacen de una a seis crías y pesan aproximadamente 400 g al nacer (Currier, 1983). Los dientes comienzan a aparecer a la primera o segunda semana de nacidos (Currier, 1983). A los dos meses pesan 4 kg aproximadamente (Currier, 1983). Los ojos son de color azul en jóvenes y a los 4 meses el iris es color café (Currier, 1983). Las manchas de su lomo y patas comienzan a desaparecer al tercer o cuarto mes, cuando el puma comienza a acompañar a su mamá en las cacerías (Currier, 1983). Se mantienen con su madre hasta el año y medio o dos (Currier, 1983). La madurez sexual es a los 2 o 3 años y en hembras termina a los 12 años, mientras que en machos termina a los 20 años (Currier, 1983).

Se encuentra en todos los tipos de vegetación; se distribuye desde el norte de Canadá, al sur de Chile y Argentina y de costa a costa en Norteamérica, sin embargo, por la presión de caza y los cambios en la tierra se ha restringido a montañas (Currier, 1983). Han sido reportados de 0 a 4 000 msnm, pero está mejor representado entre 1500 y 2500 msnm (Currier, 1983; Ceballos y Oliva, 2005; Aranda, 2012; Ballesteros, 2013).

Se clasifica como una especie de preocupación menor en la lista roja de la UICN y en el apéndice I de CITES en donde se incluyen las especies con mayor grado de peligro y se prohíbe el comercio internacional (CITES, 2017; UICN, 2017).

6.2.2. *Lynx rufus* (Schreber, 1777)

El gato montés es un felino de talla mediana, tiene un cuerpo robusto, patas largas, orejas puntiagudas y una cola muy corta (Larivière y Walton, 1997). Los machos miden aproximadamente 87 cm y las hembras 78 cm; y su peso es de 9.6 kg para machos y 6.8 kg para hembras (Larivière y Walton, 1997). El pelaje es muy denso, pequeño y suave, su colocación varía de amarillo a marrón rojizo, con numerosas manchas; la zona ventral es blanca con manchas negras y las patas delanteras presentan manchas horizontales negras (Larivière y Walton, 1997). La superficie dorsal en las orejas es negra con una línea blanca y poseen dos mechones (Larivière y Walton, 1997). Se reproducen prácticamente todo el año y el periodo de gestación dura aproximadamente 63 días con 3 crías en promedio, éstas pesan de 289 g. a 340 g (Larivière y Walton, 1997).

Es un felino solitario normalmente de hábitos crepusculares y nocturnos (Larivière y Walton, 1997). Su dieta consiste principalmente de aves, y algunos mamíferos pequeños como liebres, conejos, ratas (Rodentia), ratones (Rodentia), crías de venado y castores (*Castor spp.*; Larivière y Walton, 1997). Su movimiento diario va de 4.9 km² para machos y 1.1 km² para hembras (Larivière y Walton, 1997).

Está presente en Canadá, Estados Unidos y México; es abundante en matorrales xerófilos, bosques de pino, pino-encino, oyamel, pantanos, zonas áridas y se le ha observado desde 0 hasta 3 600 msnm; prefiere laderas, tierra rocosa y áreas abiertas (Larivière y Walton, 1997; Ceballos y Oliva, 2005; Aranda, 2012; Ballesteros, 2013).

Está incluida como una especie de preocupación menor en la lista roja de UICN (2017) y en el apéndice II de CITES en donde se incluyen las especies no necesariamente amenazadas pero que podrían llegar a estarlo si no se controla estrictamente su comercio (CITES, 2017).

6.2.3. *Puma yagouaroundi* (Severtzow, 1858)

El yaguarundí es un felino alargado y esbelto de talla pequeña, con una cabeza pequeña y plana, ojos color miel o marrón, piernas cortas, cola larga, pequeñas y redondas orejas y ausencia de manchas; su tonalidad varía de café rojizo, grisáceo y amarillo rojizo, es pálido ventralmente (Aranda, 2012; Ballesteros, 2013). Los machos miden 68 cm de largo y las hembras 59 cm, la altura es de 50 cm para machos y 44 cm para hembras y pesan entre 3 y 9 kg (Aranda, 2012; Ballesteros, 2013)

Su periodo de gestación dura de 72 a 75 días, la camada es de 1 a 3 crías y las hembras comienzan su madurez sexual al año 6 meses de edad (De Oliveira, 1998a).

Habita en las zonas de ecotono o espacios abiertos, pero puede refugiarse en pequeñas cuevas o troncos nuevos y árboles (De Oliveira, 1998a). Es un cazador solitario, y con actividades diurnas, mostrando una segregación temporal con ocelotes y margays (De Oliveira, 1998a). Se alimenta de invertebrados, reptiles, aves y pequeños mamíferos (De Oliveira, 1998a). El promedio del área de movimiento por hora es de 253 m (De Oliveira, 1998a).

Se distribuye desde el sur de Texas, México, Perú, sur de Brasil, Paraguay y Buenos Aires (De Oliveira, 1998a). Habita principalmente en el bosque tropical perennifolio, subcaducifolio y caducifolio; también se le encuentra en el manglar, bosque mesófilo de montaña, matorral xerófilo y bosque de coníferas y encinos, desde 0 hasta 2000 msnm; con la mayoría de los registros por debajo de 1 000 msnm. (De Oliveira, 1998a; Ceballos y Oliva, 2005; Aranda, 2012; Ballesteros, 2013).

Está contemplado en la lista roja de UICN (2017) como especie de menor preocupación; el apéndice I de CITES (2017), y en México, en la categoría de Amenazada de la NOM-059-SEMARNAT-10 (SEMARNAT, 2010).

6.2.4. *Leopardus wiedii* (Schinz, 1821)

El tigrillo o margay es un felino de talla pequeña que pesa entre 3 y 7 kilogramos; los machos miden aproximadamente 56 cm y las hembras 55 cm, su altura es de 39.6 cm para machos y 40.6 cm para hembras (De Oliveira, 1998b). Presentan una cola y patas largas, además de tener una cabeza pequeña y ojos grandes (De Oliveira, 1998b). Su patrón de pelo es café grisáceo palideciendo hacia la parte ventral a color beige. Sus manchas son irregulares en forma de rosetas negras o café oscuro (De Oliveira, 1998b; Aranda, 2012).

El periodo de gestación dura de 81 a 84 días, los cachorros pesan de 85 a 115 g. y han sido reportadas de octubre a enero (De Oliveira, 1998b). La madurez sexual comienza a los 2 años de edad y llegan a vivir hasta 20 años (De Oliveira, 1998b).

Es un animal solitario y nocturno (De Oliveira, 1998b). Su dieta consiste en pequeños mamíferos, aves, anfibios y reptiles; cuando captura una presa en tierra comúnmente trepa a los árboles para comerla (De Oliveira, 1998b). El área que ocupa un macho adulto se ha reportado en 5.9 km² y la distancia lineal media de movimiento de 1 a 5 días puede variar de 1.3 a 1.8 km² (De Oliveira, 1998b).

Se distribuye en Centroamérica, Perú, Ecuador, Bolivia, Colombia, Venezuela, Paraguay, Brasil, Argentina y Uruguay, y en México se distribuye en Sinaloa, Tamaulipas, Oaxaca y Puebla (De Oliveira, 1998b). Habita en los bosques tropicales perennifolio, subcaducifolio y caducifolio en manglares y en bosque mesófilo (De Oliveira, 1998b). Se encuentra de 0 msnm hasta 3 000 msnm (De Oliveira, 1998b). La mayor parte de sus poblaciones se han localizado a menos de 1 000 msnm (De Oliveira, 1998b; Ceballos y Oliva, 2005; Aranda, 2012; Ballesteros, 2013).

Está incluido CITES en el apéndice I (CITES, 2017). En la lista roja de UICN (2017) se encuentra en la categoría de casi amenazado y en México se incluye en la categoría de peligro de extinción según la NOM-059-SEMARNAT-10 (SEMARNAT, 2010).

6.3. Métodos

Uno de los métodos no invasivos utilizados para el monitoreo poblacional es el fototrampeo, esta técnica sirve para documentar fauna difícil de detectar por su baja probabilidad de captura, por su comportamiento evasivo, densidad, ambientes difíciles o actividades humanas (Karanth, 1995; Núñez-Pérez, 2011; Lira-Torres y Briones-Salas 2012; Briones-Salas *et al.*, 2016). Permite que los animales con marcas naturales en la piel puedan ser distinguidos con el fin de recopilar información sobre patrones de comportamiento y actividad, crear historias de captura, realizar análisis, monitorear la dinámica poblacional, identificar la riqueza de mamíferos, densidad, uso de hábitat, abundancia, patrones de actividad, construir modelos para la evaluación de particiones de nicho, superposición y competencia entre especies simpátricas (Karanth, 1995; Kelly *et al.*, 2008; Núñez-Pérez, 2011; O'Connell *et al.*, 2011).

6.3.1. Colecta de registros fotográficos

De 8 a 15 estaciones de fototrampeo estuvieron operando distribuidas en 6 km² en el Cerro Tepetroja; estas estaciones consistieron en una cámara trampa digital (LTL Acorn modelo 6210MC). Las cámaras trampa fueron colocadas en sitios donde había avistamientos de los organismos o en donde se localizaron rastros como huellas o excrementos. Las estaciones se colocaron cada 500 m sin abrir senderos, se sujetaron a cactáceas columnares a una altura aproximada de 20 a 40 cm del suelo y con una

orientación Norte-Sur para evitar la interferencia de rayos de luz solar (Figura 2). Se referenció su ubicación geográfica con un GPS (Garmin, modelo eTrex 10; Farías *et al.*, 2015). Las cámaras contaban con un sensor infrarrojo que activó la cámara al detectar la presencia de un animal, operando las 24 h. Se programaron para registrar una fotografía de 12 megapíxeles, seguida de un video de 20 s de 1080 megapíxeles. Cada fotografía y video contenían impresa el número de la estación, temperatura, ciclo lunar, día, mes, año y hora a la que fue tomada.

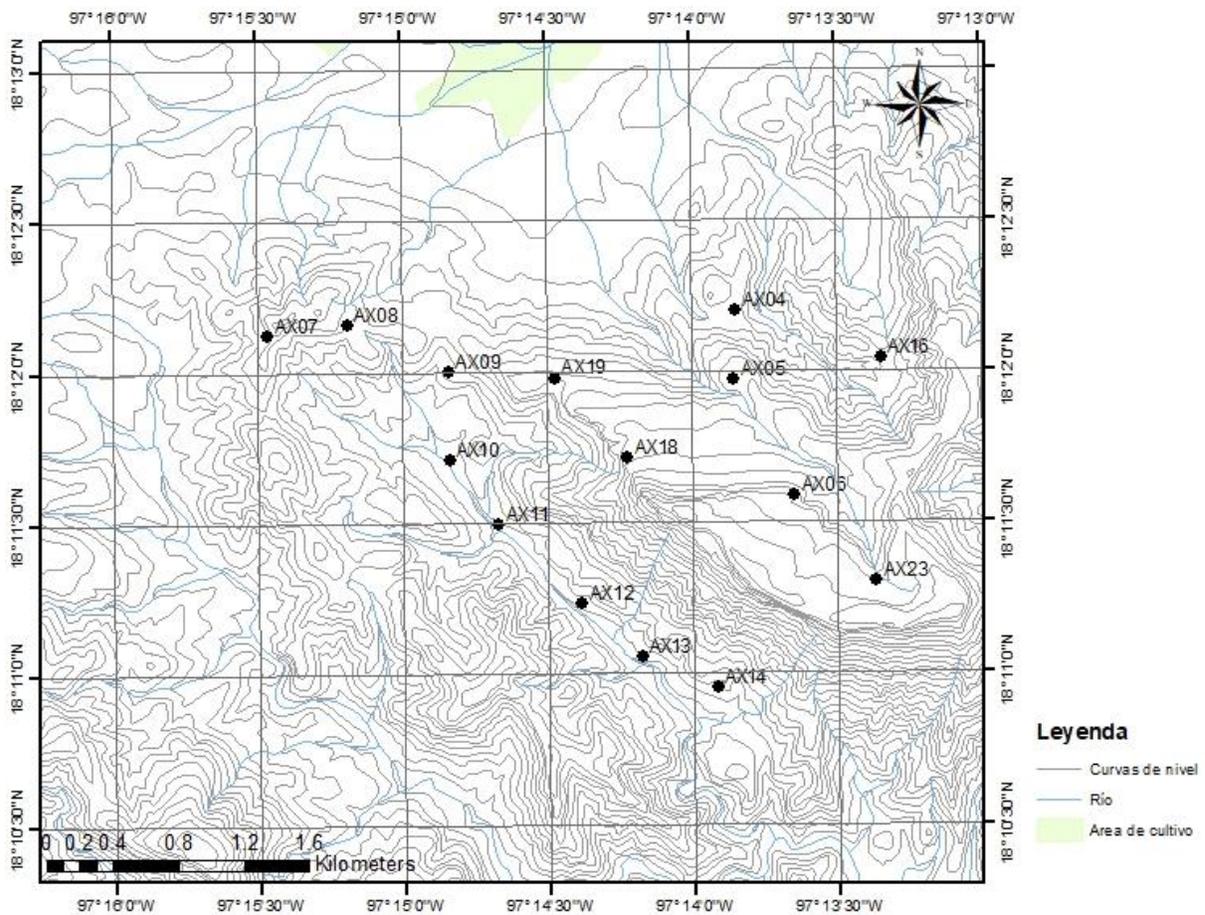


Figura 2. Localización de 15 estaciones de muestreo en el Cerro Tepetroja dentro del Ejido San José Axuxco, Puebla, en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC).

Las cámaras trampa fueron revisadas cada seis a ocho semanas; se examinó que las cámaras estuvieran en buenas condiciones, se cambió la batería y se colectaron los datos. Se tomaron registros del 1 de mayo del 2013 al 30 de abril del 2017. Se dividieron los registros de los cuatro años en temporada seca (1 de noviembre a 30 de abril) y temporada de lluvia (1 de mayo a 31 de octubre) por año. De esta manera se obtuvieron ocho temporadas.

Las fotografías y videos obtenidos fueron separados por especie y se tomaron como registros o eventos independientes (Maffei *et al.*, 2002; Monroy-Vilchis *et al.*, 2011; Jenks, *et al.*, 2011; Chávez *et al.*, 2013; Albanesi *et al.*, 2016) cuando:

- a) Hubo una o más fotografías y/o videos consecutivos de un solo individuo identificable en un periodo de 24 h.
- b) Hubo fotos y/o videos del mismo individuo identificable el mismo día en un periodo de 1 h en diferentes cámaras contiguas.

Cuando hubo más de un individuo en una misma foto o video, se tomó como registro el número total de individuos identificados (Maffei *et al.*, 2002; Monroy-Vilchis *et al.*, 2011; Jenks *et al.*, 2011; Chávez *et al.*, 2013; Albanesi *et al.*, 2016).

En el caso del puma, se tomaron 9 de las 15 estaciones que estuvieran separadas por 1 km lineal para evitar la duplicación de información debido a que este felino al ser más grande posee un ámbito hogareño de mayor tamaño, por lo que tener estaciones a 500 m podría duplicar la información (Gallina y López 2011; Ballesteros 2013 y Chávez *et al.*, 2013). Se analizó la información de las estaciones AX04, AX06, AX07, AX09, AX11, AX13, AX16, AX18, AX23. (Figura 2).

6.3.2. Patrones de actividad

Se creó una base de datos por especie en el programa Excel de Microsoft® con el nombre de la especie, año, mes, día, hora y estación, de cada registro obtenido durante los cuatro años. Se determinó la frecuencia de registros a lo largo de 24 periodos de 1 h.

Se clasificó el patrón de actividad de cada especie de acuerdo con las categorías: diurno, nocturno, crepuscular y catemeral. Se consideró como diurnas a aquellas especies con el 70% o más de sus registros entre las 08:00 h y las 15:59 h; de actividad nocturna a las especies con el 70% o más de sus registros entre las 20:00 h y las 3:59 h; de actividad crepuscular a aquellas con el 70% o más de sus registros entre las 04:00 h y 07:58 h y las 16:00 h y 19:59 h y como catemerales a aquellas especies que no mostraron un patrón de actividad claro y estuvieron activos durante el día, noche y crepúsculo. También se realizaron dos categorías conjuntas: diurna/crepuscular y nocturna/crepuscular a especies con 90% o más de sus registros en alguna de las dos categorías (Albanesi *et al.*, 2016).

Los patrones de actividad diaria fueron analizados mediante estadística circular con ayuda del programa Oriana versión 4.02 (versión demo, Kovach Computing Services, 1994-2013). Para cada especie se estimó el ángulo promedio μ que se refiere a la dirección del vector promedio o la hora pico de actividad; la longitud r que es la dispersión de las observaciones del vector promedio; y el parámetro de concentración k para una distribución von Mises que mide el apartamiento de la distribución estudiada respecto de una distribución uniforme en un círculo (Reyes *et al.*, 2009; Di Bittetti *et al.*, 2010; Albanesi *et al.*, 2016). Posteriormente se evaluó la diferencia de los patrones de actividad entre las cuatro especies de felinos y entre temporadas de cada felino con la prueba de Mardia-Watson-Wheeler (W ; Zar, 1999; Reyes *et al.*, 2009) con un nivel de significancia de $p = 0.05$ (Fisher, 1995; Reyes *et al.*, 2009; Leyenda, 2011; O'Connell *et al.*, 2011; Albanesi *et al.*, 2016) con el mismo programa.

Para evaluar la superposición en los patrones de actividad se estimó el coeficiente de superposición (Δ) con ayuda de la biblioteca Overlap (Meredith y Ridout, 2017) del paquete estadístico del programa R versión 3.3.3 (R CoreTeam 2014). La unidad de tiempo fue el día por lo que los valores fueron ajustados a kernels de 24 h (Meredith y Ridout, 2017). El coeficiente de superposición (Δ) es el área de los kernel en donde se superpone la densidad de curvas respecto a los patrones de actividad. Este coeficiente varía de 0 a 1, en donde $\Delta = 0$ representa que no existe superposición y $\Delta = 1$ representa superposición completa. Por ejemplo, si una especie es estrictamente diurna y la otra estrictamente nocturna, entonces $\Delta = 0$. Si dos especies tienen el mismo patrón de actividad entonces $\Delta = 1$ y representa superposición completa en la actividad diaria. Se estimó Δ_4 , por ser el estimador más confiable (Ridout y Linkie, 2008; Ávila-Najera *et al.*, 2016; Meredith y Ridout, 2017). Se obtuvo el intervalo de confianza al 95% con el mismo paquete estadístico (Ridout y Linkie, 2008; Meredith y Ridout, 2017).

6.3.3. Abundancia relativa de registros

Se utilizó el número de registros independientes de cada una de las especies para estimar la abundancia relativa asumiendo que todas las especies tienen la misma probabilidad de ser registradas (Aranda, 2012).

Para obtener el índice de abundancia relativa (IAR) de los registros de cada especie se utilizó el índice propuesto por Maffei *et al.* (2002) usada por otros autores como O'Connell *et al.* (2011), Monroy-Vilchis *et al.* (2011), Lira-Torres y Briones-Salas (2012) y Briones-Salas *et al.* (2016).

$$\text{IAR} = C/EM * 100$$

En donde C representa el número de capturas o eventos fotográficos y EM representa el esfuerzo de muestreo (por temporada y total). Se multiplicó por 100 días/trampa para obtener una unidad estándar.

El esfuerzo de muestreo se calculó sumando todos los días que cada cámara permaneció activa. Las unidades del esfuerzo de muestreo fueron los días-trampa.

Se compararon los valores del IAR de las especies con la ayuda del programa SigmaPlot versión 1.0.4. (versión demo, Systat Software, Inc., San Jose California, EE. UU) para determinar diferencias significativas utilizando la prueba de Kruskal-Wallis con un nivel de significancia de $p = 0.05$ (Wayne, 1995; Di Bitetti *et al.*, 2010; Briones-Salas *et al.*, 2016) y se comparó el promedio de las temporadas de cada felino con la prueba U de Mann-Whitney con un nivel de significancia de $p = 0.05$ (Wayne, 1995; Cortés-Marcial y Briones-Salas, 2014; Gentili *et al.*, 2014) con el mismo programa.

6.3.4. Densidad absoluta

Para obtener la estimación de la densidad absoluta de los pumas y de los gatos monteses se siguieron los siguientes pasos: (a) identificación de individuos, (b) historias de captura-recaptura, (c) estimación de la abundancia absoluta, (d) distancia de desplazamiento, (e) área efectiva de muestreo y (f) estimación de la densidad de la población (Wilson y Anderson, 1985; Karanth y Nichols, 1998; Kelly *et al.*, 2008; Díaz-Pulido y Payan, 2011; Ávila-Nájera *et al.*, 2015).

a) Identificación de los individuos

Solo los individuos de puma y de gato montés se pudieron identificar. Los individuos de margay no pudieron ser identificados porque las fotos fueron borrosas y nocturnas. Las fotografías en donde aparecía el yaguarundí fueron escasas por lo que fue imposible su identificación.

Los individuos fueron identificados con un análisis cruzado de opiniones, donde 4 observadores categorizaron las fotografías e identificaron los individuos (Kelly *et al.*, 2008; Gallina y López, 2011)

Para la identificación se comparó el tamaño corporal de cada individuo, la coloración, las marcas en orejas, patas y cola, el patrón de manchas en las patas, algunas manchas distintivas del resto del cuerpo o marcas distintivas como colas rotas, cicatrices y mellas en las orejas y por el sexo que se determinó por la presencia o ausencia de testículos (Karanth, 1995).

b) Historias de captura-recaptura

Después de ser identificados los individuos se realizaron sus historias de captura-recaptura con presencia (1) y ausencia (0) en periodos de dos meses para simular el comportamiento de una población cerrada, ya que autores como Karanth (1995); Karanth y Nichols (1998); Maffei *et al.* (2002) asumen que en este periodo de tiempo la población se mantiene cerrada sin inmigración o emigración de los individuos.

c) Abundancia absoluta

Utilizando los datos de las historias de captura-recaptura y con la ayuda del programa MARK 8.2 (Cooch y White, 2017), la herramienta CAPTURE y el tipo de datos "Full

likelihood p and c " (en donde p es la probabilidad de la primera captura y c la probabilidad de recaptura) se obtuvo el modelo más apropiado sugerido por el programa de acuerdo con los datos. Una vez seleccionados los dos modelos más adecuados, el programa realizó una estimación de la probabilidad de captura y de la abundancia absoluta con su error estándar (Otis *et al.*, 1978; Gallina y López, 2011; López-González *et al.*, 2015).

Los diferentes modelos utilizados para obtener la variación en la probabilidad de captura fueron: heterogeneidad individual $M(h)$ en donde la probabilidad de captura varía entre individuos; por respuesta de conducta $M(b)$ donde el individuo cambia su probabilidad de captura después de ser capturado por primera vez; por tiempo $M(t)$ en donde la probabilidad de captura difiere de una sesión de muestreo a otra; y modelo nulo $M(o)$ en donde no hay variación en la probabilidad de captura ni por individuos ni por el tiempo. El software señaló el modelo más apropiado que fue el que más se acercó a (1) de acuerdo con el estimador de Jackknife. Karanth y Nichols (1998) recomiendan el modelo de heterogeneidad $M(h)$ ya que es el que mejor se ajusta al comportamiento de los grandes gatos solitarios, por el hecho de que la mayoría muestra algún grado de territorialidad asociado al tamaño de su área de actividad (Chávez *et al.*, 2013).

d) Distancia de desplazamiento

Para cada individuo identificado y recapturado se midió la distancia lineal máxima, es decir, la distancia máxima recorrida de cada individuo. El promedio de estas medidas por especie fue el MMDM (Mean Maximum Distance Moved). La MMDM permite una aproximación a lo que sería el diámetro del ámbito hogareño de la especie estudiada. También se obtuvo la mitad del promedio de la distancia máxima del desplazamiento ($1/2$ MMDM) que sería el radio del ámbito hogareño. Se obtuvieron las dos estimaciones para comparar con otros estudios, así con dos enfoques o promedios se puede lograr una

mejor aproximación de su ámbito hogareño (Wilson y Anderson, 1985; Karanth y Nichols, 1998; Díaz-Pulido y Payan, 2011).

e) Área efectiva de muestreo

El área efectiva de muestreo (AEM) se definió como el área ocupada por todas las cámaras trampa rodeadas por un buffer (Noss *et al.*, 2013).

El AEM fue obtenida a partir de los valores de MMDM y $\frac{1}{2}$ MMDM para cada especie. Con ayuda del sistema de información geográfica ArcMapGIS versión 10.3 de Esri® (Environmental Systems Research Institute, Redlands, California, USA). Los valores de MMDM y $\frac{1}{2}$ MMDM fueron proyectados en el software en un mapa como el diámetro y radio de un círculo cuyo centro fue cada estación de muestreo, cada círculo fue el buffer. Se disolvieron las circunferencias para evitar un doble conteo a la hora de realizar el cálculo del área. El software calculó el área del polígono resultante que representó el AEM. Para cada especie de felino se calcularon y compararon los dos valores de AEM (MMDM y $\frac{1}{2}$ MMDM) que se reportó en km². (Wilson y Anderson, 1985; Karanth y Nichols, 1998; Díaz-Pulido y Payan, 2011).

f) Densidad de población

La estimación de la densidad absoluta de la población se utilizó para estimar el número de individuos que habitan en el área de estudio. La estimación de la densidad se obtuvo al dividir la abundancia absoluta entre el AEM utilizando los dos estimadores (MMDM y $\frac{1}{2}$ MMDM), dando como resultado la densidad en Individuos/km² (Kelly *et al.*, 2008; Díaz-Pulido y Payan, 2011; Ávila-Nájera *et al.*, 2015).

7. RESULTADOS

7.1. Registros fotográficos

En el muestreo total de las ocho temporadas se obtuvieron 415 fotografías, de las cuales 218 fueron registros independientes (Cuadro 1) y fueron los que se utilizaron para determinar los patrones de actividad, abundancia y densidad. Para gato montés, yaguarundí y margay se obtuvo un esfuerzo de muestreo de 15,980 días-trampa y para el puma se obtuvo un esfuerzo de muestreo de 9,046 días-trampa.

Cuadro 1. Registros independientes de cuatro felinos silvestres fotocapturados en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo (1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2017).

Especie	Registros independientes
Puma	62
Gato montés	119
Yaguarundí	11
Margay	26

7.2. Patrones de actividad

El puma y el gato montés presentaron patrones de actividad catemerales, mientras que el yaguarundí fue diurno-crepuscular y el margay nocturno-crepuscular (Cuadro 2). El puma presentó valores similares en la categoría de diurno-crepuscular (75.1%) y nocturno-crepuscular (79.6%). En contraste, el gato montés presentó el 84.3% de sus registros en la categoría de nocturno-crepuscular. El yaguarundí presentó el 100% de sus registros en la categoría de diurno-crepuscular y el margay el 100% de sus registros estuvieron en la categoría de nocturno-crepuscular.

Cuadro 2. Porcentaje (%) de registros de acuerdo al patrón de actividad de cuatro felinos silvestres fotocapturados en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo (1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2017). Los números en negritas son el porcentaje más alto de todas las categorías

	Nocturno	Crepuscular	Diurno	Diurno-crepuscular	Nocturno-crepuscular
Puma	24.9	54.7	20.4	75.1	79.6
Gato montés	45.6	38.7	15.7	54.4	84.3
Yaguarundí	0.0	66.7	33.3	100.0	66.7
Margay	69.2	30.8	0.0	30.8	100.0

En los análisis de estadística circular de Miardia-Watson-Wheeler (Anexo 1), hubo diferencias significativas en los patrones de actividad al comparar a las cuatro especies de felinos ($W = 43.927$, $p = 7.64E-8$; Cuadro 3, Figura 3). Ninguna de las especies coincidió en la hora pico de actividad (μ) y el puma mostró menores restricciones en sus patrones de actividad, mientras que el margay presentó las mayores restricciones (Cuadro 3, Figura 3). Al comparar por especie, no hubo diferencias significativas entre temporadas para el puma ($W = 1.622$, $p = 0.444$), el gato montés ($W = 2.116$, $p = 0.347$) y el margay ($W = 4.251$, $p = 0.11$), y no fue posible hacer la comparación para el yaguarundí por el tamaño de muestra reducido en la temporada de lluvia ($n = 2$).

Cuadro 3. Valores estadísticos circulares de los patrones de actividad de cuatro felinos silvestres fotocapturados en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo (1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2017).

	μ (vector promedio)	r (longitud de μ)	k (concentración de μ)	ES (error estándar de μ)	Intervalo de confianza 95% de μ
Puma	06:30 h	0.0109	0.219	08:02 h	00:20 h - 12:40 h
Gato montés	01:26 h	0.32	0.677	05:45 h	23:58 h - 02:55 h
Yaguarundí	10:48 h	0.528	1.09	04:19 h	07:49 h - 13:46 h
Margay	23:21 h	0.725	2.17	03:03 h	22:11 h - 00:31 h

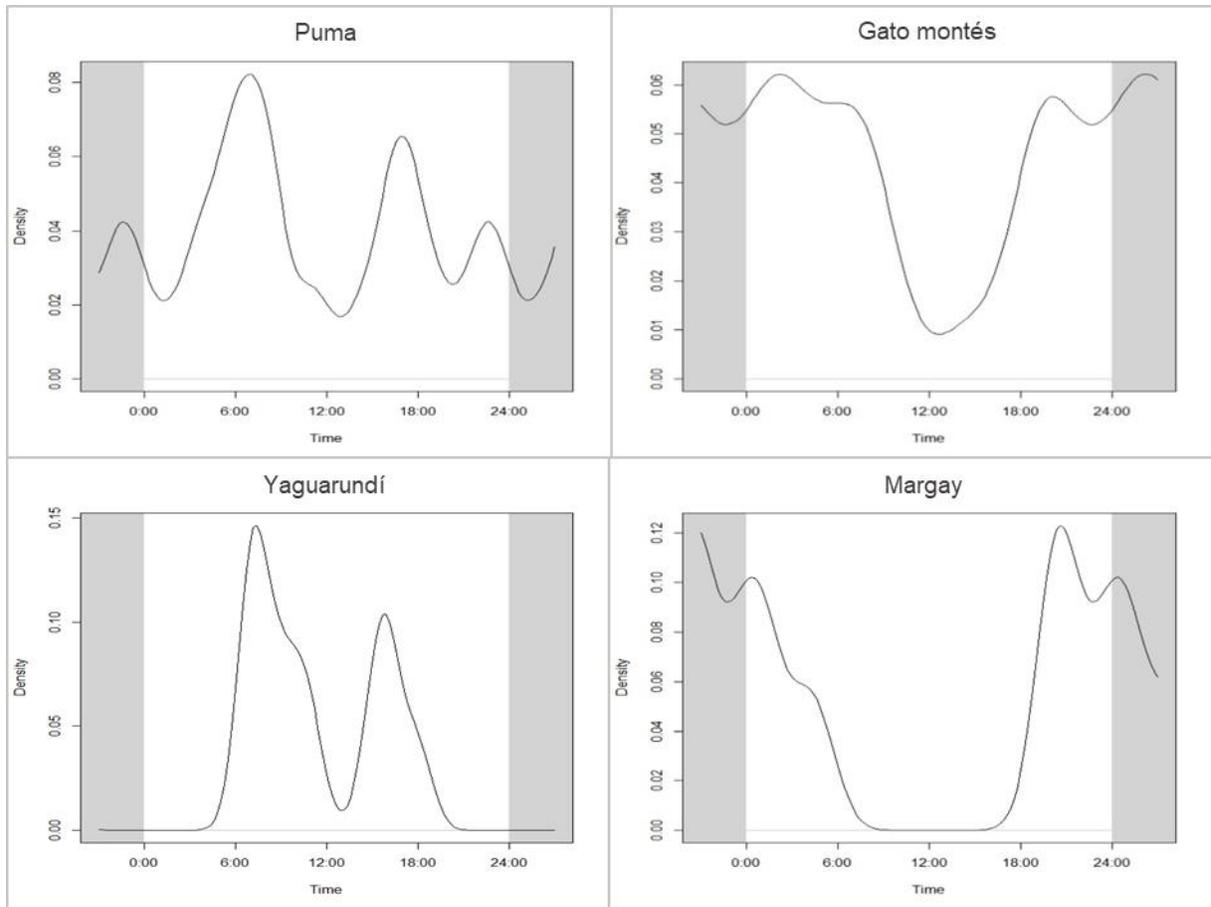


Figura 3. Patrones de actividad de cuatro felinos silvestres en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo (1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2017). Las áreas sombreadas representan una extensión de las horas de los patrones de actividad.

Para comparar la superposición de los patrones de actividad de los felinos, el coeficiente de superposición (Δ_4) indicó la superposición de la densidad de curvas por parejas (Figura 4, Cuadro 4). La mayor superposición en patrones de actividad fue entre el puma y el gato montés ($\Delta_4 = 0.745$) y la menor superposición ocurrió entre el yaguarundí y el margay y ocurrió en las horas crepusculares ($\Delta_4 = 0.048$; Figura 4, Cuadro 4). La superposición entre gato montés y margay ($\Delta_4 = 0.67$) y entre puma y yaguarundí ($\Delta_4 = 0.61$) fueron altas.

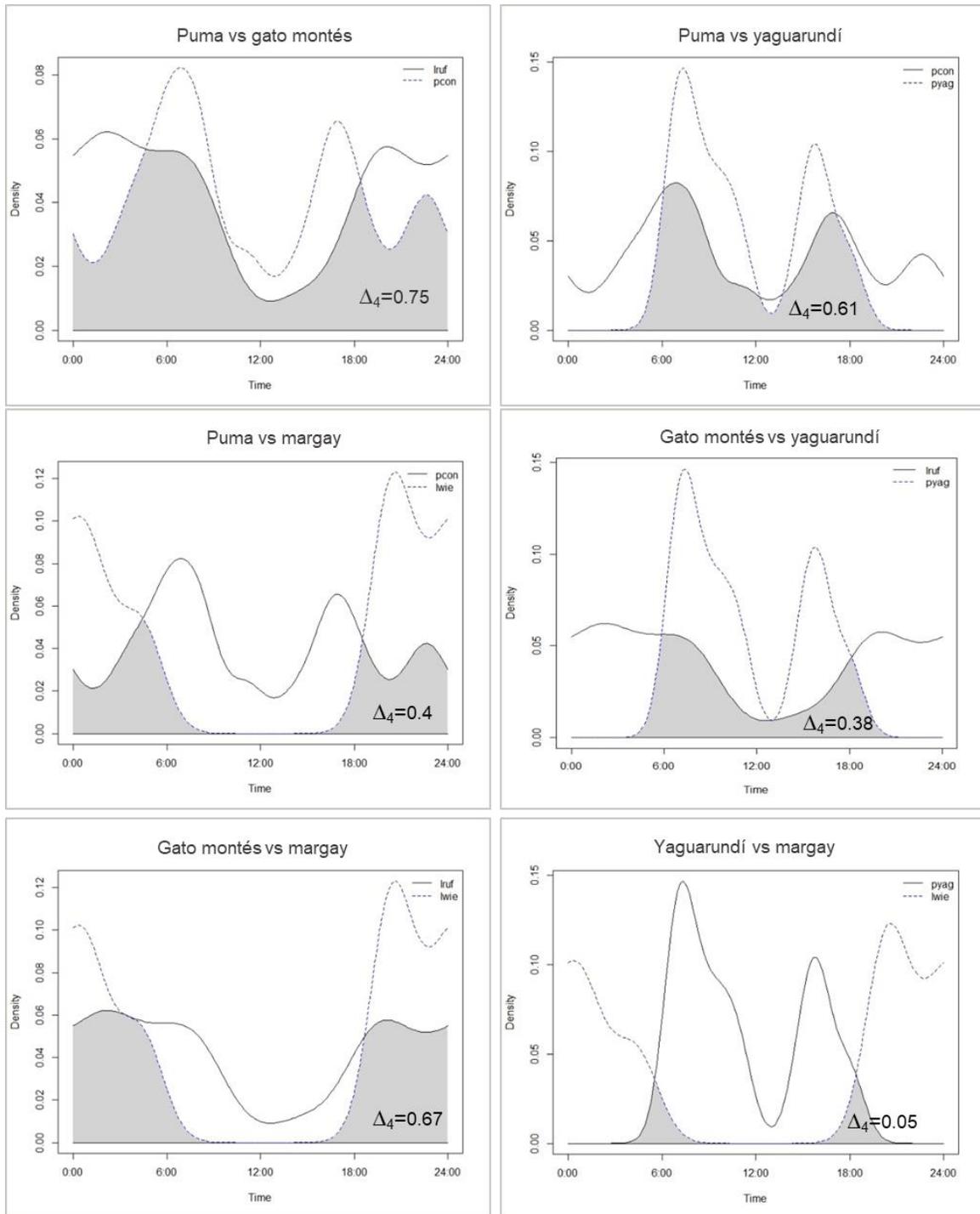


Figura 4. Superposición de los patrones de actividad del puma (pcon), gato montés (lruf), yaguarundí (pyag) y margay (lwie) en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo (1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2017).

Cuadro 4. Coeficiente (Δ_4) e intervalo de confianza de la superposición en los patrones de actividad de cuatro felinos silvestres fotocapturados en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo (1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2017). Valores cercanos a 1 se refiere a mayor superposición en los patrones y valores cercanos a 0 significa menor o que no hay superposición.

	Δ_4	Intervalo de confianza 95%	
		Inferior	Superior
Puma vs gato montés	0.745	0.61	0.86
Puma vs yaguarundí	0.61	0.41	0.78
Puma vs margay	0.4	0.26	0.55
Gato montés vs yaguarundí	0.38	0.23	0.56
Gato montés vs margay	0.67	0.53	0.79
Yaguarundí vs margay	0.048	0.005	0.15

7.3. Abundancia relativa

El gato montés presentó el mayor IAR (0.74) seguido por el puma (0.69). El margay (0.16) y el yaguarundí (0.07) presentaron IAR bajos. De acuerdo con la prueba de análisis de Kruskal-Wallis, (Cuadro 5) hubo diferencias significativas entre el IAR de registros de puma y yaguarundí, puma y margay, gato montés y yaguarundí, gato montés y margay, tomando en cuenta las ocho temporadas.

Cuadro 5. Pruebas estadísticas para identificar diferencias significativas en la abundancia entre cuatro especies de felinos silvestres fotocapturados en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo (1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2017). Prueba de Kruskal-Wallis para identificar diferencias significativas. Prueba de U de Mann-Whitney para identificar cuáles son los pares que prestan diferencias significativas.

Kruskal-Wallis test for equal medians	
$H(ch^2)$:	19.95
H_c (tie corrected):	20.01
p (same):	0.000169
There is a significant difference between sample medians.	

Significant comparisons are pink.

	Puma	Gato montés	Yaguarundí	Margay
Puma		0.1889	0.00812	0.01804
Gato montés	0.1889		0.000891	0.0009229
Yaguarundí	0.00812	0.000891		0.1253
Margay	0.01804	0.0009229	0.1253	

Al comparar entre temporadas, el puma y el yaguarundí presentaron IAR promedio más altos en temporada seca y el gato montés en temporada de lluvia, en contraste el margay que tuvo IAR similares en las dos temporadas (Figura 5).

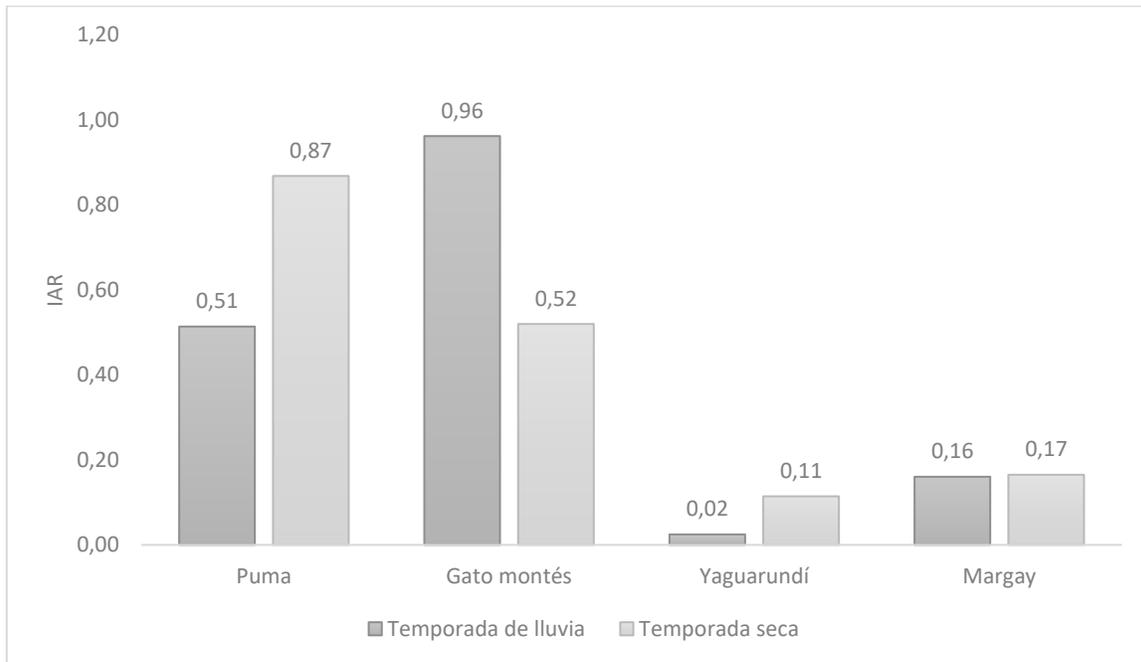


Figura 5. Promedio del índice de abundancia relativa (IAR) por temporada de cuatro felinos silvestres fotocapturados en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo (1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2017)

Al comparar el IAR de las cuatro especies a través de las ocho temporadas, el puma presentó la mayor abundancia relativa (IAR= 2.25) en la temporada seca 2014-2015, y el gato montés durante la temporada de lluvia 2015 (IAR=1.19). El yaguarundí presentó su mayor abundancia en la temporada seca 2013-2014 (IAR= 0.20) y el margay en la temporada seca 2014-2015 (IAR=0.34); coincidiendo con el valor de IAR más alto para el puma. Es notable que los valores más bajos de abundancia relativa para el puma (IAR= 0.00), el gato montés (IAR= 0.42) y el margay (IAR= 0.05) coincidieran en la temporada seca 2016-2017.

Cuadro 6. Índice de abundancia relativa (IAR) por temporada de cuatro felinos silvestres fotocapturados en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatro años de muestreo (1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2017)

Temporada de lluvia	2013		2014		2015		2016	
Especie	# registros	IAR						
Puma	7	0.73	6	0.50	8	0.61	3	0.25
Gato montés	19	1.12	17	0.88	26	1.19	16	0.69
Yaguarundí	0	0.00	1	0.05	1	0.05	0	0.00
Margay	2	0.12	4	0.21	3	0.14	4	0.17
Temporada seca	2013-2014		2014-2015		2015-2016		2016-2017	
Especie	# registros	IAR						
Puma	3	0.35	28	2.25	7	0.53	0	0.00
Gato montés	12	0.81	11	0.54	10	0.42	8	0.42
Yaguarundí	3	0.20	3	0.15	0	0.00	3	0.16
Margay	2	0.13	7	0.34	3	0.12	1	0.05

En los análisis de diferencias de medias de U de Mann-Whitney, hubo diferencias significativas al comparar la temporada de lluvia y temporada seca de puma ($U = 7$ $n = 4$ $p = 0.886$) gato montés ($U = 1$ $n = 4$ $p = 0.057$), yaguarundí ($U = 3$ $n = 4$ $p = 0.200$) y margay ($U = 5.5$ $n = 4$ $p = 0.486$).

Al graficar los valores de IAR mensuales de las cuatro especies de felinos a través de los cuatro años de muestreo (Figura 6) se pudo apreciar que el puma presentó un pico que comenzó en otoño de 2014 y terminó en la primavera de 2015. El gato montés tuvo valores constantes con excepción del pico de abundancia en mayo de 2015. El margay

presentó los valores de IAR mensuales más constantes. En contraste, los registros de presencia del yaguarundí se obtuvieron en los meses de diciembre 2013, 2014; enero 2014, 2017; febrero 2015, 2016; marzo 2015 y mayo 2015.

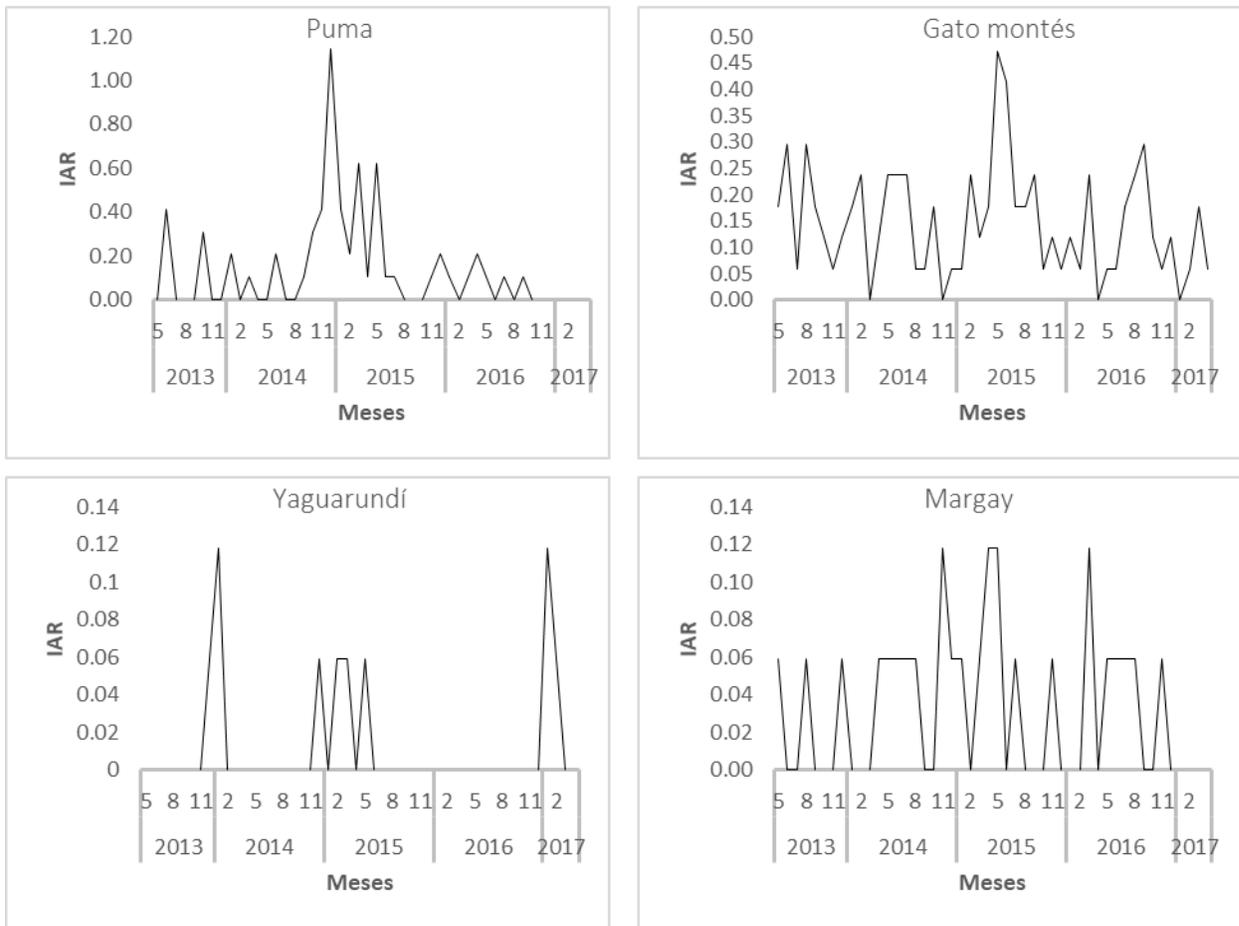


Figura 6. Índice de abundancia relativa (IAR) por mes de cuatro felinos silvestres fotocapturados en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatro años de muestreo (1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2017).

7.4. Densidad absoluta

a) Identificación de individuos

Se logró identificar un total de siete individuos de puma de los cuales cuatro fueron hembras y tres machos (Anexo 3).

En cuanto al gato montés se identificaron un total de 47 individuos, de los cuales 14 fueron hembras y cuatro machos. Fueron identificados 26 individuos de acuerdo a las manchas interiores de su lado derecho y pata interior izquierda (Anexo 3) y los 21 restantes fueron identificados de acuerdo a las manchas interiores de su lado izquierdo y pata interior derecha. Para los análisis posteriores se utilizó solamente el lado derecho porque obtuvimos la mayor cantidad de individuos de gato montés identificados.

b) Historias de captura-recaptura

Se elaboraron las historias de captura-recaptura en base a la presencia (1) o ausencia (0) por día, en periodos de dos meses (Figuras 7 y 8). Las historias de captura-recaptura tuvieron que tener al menos una recaptura para que el programa MARK arrojará resultados confiables; por lo tanto, de todos los periodos de dos meses de los cuatro años de muestreo, para puma y gato montés, sólo cuatro periodos cumplieron con esto (Figura 7 y 8).

c) Abundancia absoluta

Las historias de captura-recaptura fueron incorporadas en el programa MARK que seleccionó el modelo adecuado, que para la mayoría de los periodos fue el modelo de heterogeneidad de captura M(h) y en algunos el modelo nulo M(o). Con el modelo también se obtuvo la probabilidad de captura de cada individuo y la abundancia absoluta para cada periodo. Para ambas especies, el periodo con mayor abundancia fue de mayo a junio correspondiente a la temporada de lluvia (Cuadro 7).

Cuadro 7. Valores de los criterios de selección de los modelos de captura-recaptura, con el modelo más apropiado (**1**), estimación de la probabilidad de captura, abundancia absoluta, error estándar e intervalo de confianza de *Puma concolor* y *Lynx rufus* fotocapturados en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatro años de muestreo (1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2017).

Periodo	Modelos				Probabilidad de captura	Abundancia absoluta	Error estándar	Inter. De Con. (95%)
	M(o)	M(h)	M(b)	M(t)				
Puma (<i>Puma concolor</i>)								
Ene-Feb 2014	0.91	1	0.47	0	0.02	3	1.74	3 a 12
Nov-Dic 2014	1	0.85	.40	0	0.02	3	1.21	3 a 11
Ene-Feb 2015	0.92	1	0.70	0	0.02	4	3.62	4 a 22
May-Jun 2015	0.72	1	.82	0.08	0.01	9	11.86	5 a 78
Gato montés (<i>Lynx rufus</i>)								
May-Jun 2013	1	0.9	0.47	0	0.01	8	6.1	5 a 37
Jul-Ago 2014	0.7	1	0.9	0.2	0.02	3	1.5	3 a 10
Ene-Feb 2015	0.7	1	0.9	0.2	0.02	4	2.6	4 a 22
May-Jun 2015	1	1	0.6	0	0.02	8	3.6	7 a 27

d) Distancia de desplazamiento

Para cada individuo identificado y recapturado de puma y gato montés se midió la distancia lineal máxima, es decir, la distancia máxima que recorrió un individuo entre dos estaciones. El promedio de estas medidas por especie fue el MMDM y la mitad de este

promedio fue $\frac{1}{2}$ MMDM. Del mismo modo que para las historias de captura, solo los periodos con recapturas en diferentes estaciones fueron utilizados.

Para el puma sólo cuatro periodos de los 24 posibles (periodos de 2 meses) fueron utilizadas. El individuo PcH01 recorrió mayor distancia (3,352 m) y también fue el que apareció en más cámaras. Se obtuvo MMDM de 2,460 m y un $\frac{1}{2}$ MMDM de 1,230 m (Cuadro 8).

Cuadro 8. Distancia máxima de desplazamiento (MMDM) en m de *Puma concolor* durante cuatro periodos de 2 meses en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla.

Individuo	Estación	Máximo recorrido	Distancia máxima
Enero-febrero 2014			
PcH01	AX06, AX07	AX06-AX07	3352
PcH02	AX07	No recapturado	-
Noviembre-diciembre 2014			
PcH01	AX06	No recapturado	-
PcH02	AX06	No recapturado	-
PcH03	AX09, AX18	AX09-AX18	1206
Enero-febrero 2015			
PcH01	AX18	No recapturado	-
PcH02	AX09, AX16	AX09-AX16	2640
PcH03	AX09	No recapturado	-
PcM04	AX18	No recapturado	-
Mayo-junio 2015			
PcH01	AX06, AX09, AX16	AX09-AX16	2640
PcH02	AX06	No recapturado	-
PcH03	AX18	No recapturado	-
PcM05	AX06	No recapturado	-
Σ			9838
MMDM			2460
$\frac{1}{2}$ MMDM			1230

Para el gato montés sólo un periodo de los 24 posibles (periodos de dos meses) fue utilizado debido a que solo un organismo fue fotografiado por más de una estación de fototrampeo. El Individuo Lrd09 fue fotografiado en las estaciones AX23 y AX18 en el

periodo de mayo a junio del 2015 en donde la distancia máxima fue de 1,726 m (Cuadro 9).

Cuadro 9. Distancia máxima de desplazamiento (MMDM) en m de *Lynx rufus* en el periodo de mayo a junio de 2015 del individuo Lrd09 fotocapturado en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla.

Individuo	Estación	Máximo recorrido	Distancia máxima
Mayo-junio 2013			
LRd02	AX08	No recapturado	-
LRd03	AX08	No recapturado	-
LRd04	AX08	No recapturado	-
LRd05	AX12	No recapturado	-
Julio-agosto 2014			
LRd09	AX18	No recapturado	-
LRd10	AX15	No recapturado	-
Enero-febrero 2015			
LRd11	AX06	No recapturado	-
LRd12	AX20	No recapturado	-
LRd13	AX18	No recapturado	-
LRd14	AX12	No recapturado	-
Mayo-junio 20 15			
LRd09	AX23, AX20, AX18	AX23-AX20	1726
LRd16	AX08	No recapturado	-
LRd17	AX09	No recapturado	-
LRd18	AX18	No recapturado	-
LRd19	AX07	No recapturado	-
LRd20	AX18	No recapturado	-
Σ			1726
MMDM			-
$\frac{1}{2}$ MMDM			-

Para obtener un promedio para MMDM y $\frac{1}{2}$ MMDM de gato montés (debido a que sólo contamos con la información del individuo LRd09), decidimos realizar el análisis tomando la distancia lineal máxima de todos los individuos identificados de lado derecho en los cuatro años de muestreo sin restricción del periodo de dos meses (Cuadro 10), y compararlo con el valor de 1,726 m de LRd09.

De los 26 individuos identificados cinco fueron recapturados en más de una cámara. El individuo LRd06 fue el individuo que recorrió una mayor distancia (2,862 m) y el individuo LRd09 apareció en más cámaras, pero la distancia máxima fue de la estación AX04-AX23 (1,854 m). Se obtuvo MMDM de 1,760.6 m y un ½ MMDM de 880.3 m (Cuadro 10).

Cuadro 10. Distancia máxima de desplazamiento (MMDM) en m de individuos de *Lynx rufus* fotocapturados en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla.

Individuo	Estación	Máximo recorrido	Distancia máxima (m)
LRd01	AX09	No recapturado	-
LRd02	AX08, AX10		1033
LRd03	AX08	No recapturado	-
LRd04	AX08	No recapturado	-
LRd05	AX12	No recapturado	-
LRd06	AX04, AX07		2862
LRd07	AX14	No recapturado	-
LRd08	AX04	No recapturado	-
LRd09	AX18, AX04, AX23, AX06	AX04 AX23	1854
LRd10	AX15	No recapturado	-
LRd11	AX06	No recapturado	-
LRd12	AX18	No recapturado	-
LRd13	AX18	No recapturado	-
LRd14	AX12, AX16		2371
LRd15	AX16	No recapturado	-
LRd16	AX08	No recapturado	-
LRd17	AX08, AX09		683
LRd18	AX18	No recapturado	-
LRd19	AX07	No recapturado	-
LRd20	AX18	No recapturado	-
LRd21	AX08	No recapturado	-
LRd22	AX23	No recapturado	-
LRd23	AX08	No recapturado	-
LRd24	AX18	No recapturado	-
LRd25	AX06	No recapturado	-
LRd26	AX11	No recapturado	-
Σ			8803
MMDM			1760.6
½ MMDM			880.3

e) Área efectiva de muestreo

Los valores de MMDM y $\frac{1}{2}$ MMDM para puma (Cuadro 8) y gato montés (Cuadro 10) se utilizaron para calcular los buffers en el software ArcMapGIS (ESRI). A cada estación de muestreo se le agregaron dos buffer (MMDM y $\frac{1}{2}$ MMDM) y se disolvieron para posteriormente calcular el área efectiva de muestreo (AEM, Figuras 9 y 10). Para el puma se obtuvo un AEM de 70.1 km² para MMDM y de 30.4 km² para $\frac{1}{2}$ MMDM (Figura 9); mientras que para el gato montés se obtuvo un AEM de 37.45km² para MMDM y 16.24 km² para $\frac{1}{2}$ MMDM (Figura 10).

a) Densidad de la población

Con los datos obtenidos del AEM de MMDM y $\frac{1}{2}$ MMDM y la estimación de la abundancia absoluta obtenida con MARK, se calcularon las densidades de la población para puma y para gato montés. Se dividió la abundancia absoluta entre las áreas efectivas de muestreo (Cuadros 11 y 12).

La densidad absoluta más alta del puma fue en temporada de lluvia mayo-junio 2015 (0.128 ind/km² con MMDM y 0.296 ind/km² con $\frac{1}{2}$ MMDM; Cuadro 11) y las menores se dieron en temporada seca de enero-febrero del 2014 y noviembre-diciembre del mismo año. En contraste, la densidad absoluta más alta del gato montés fue en la temporada de lluvia mayo-junio 2013 y 2015 (0.214 ind/km² con MMDM y 0.493 ind/km² con $\frac{1}{2}$ MMDM; Cuadro 12) y la menor fue en la temporada de lluvia de julio a agosto del 2014.

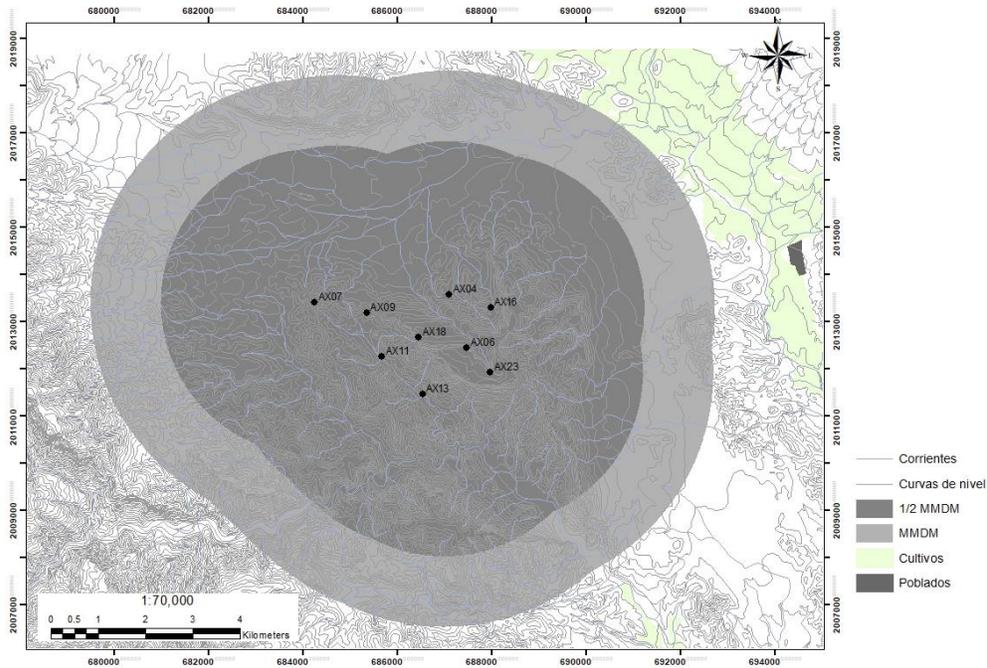


Figura 9. Área efectiva de muestreo (AEM) de los individuos identificados de *Puma concolor* fotocapturados en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo. AEM con MMDM = 70.1 km², AEM con ½ MMDM = 30.4 km².

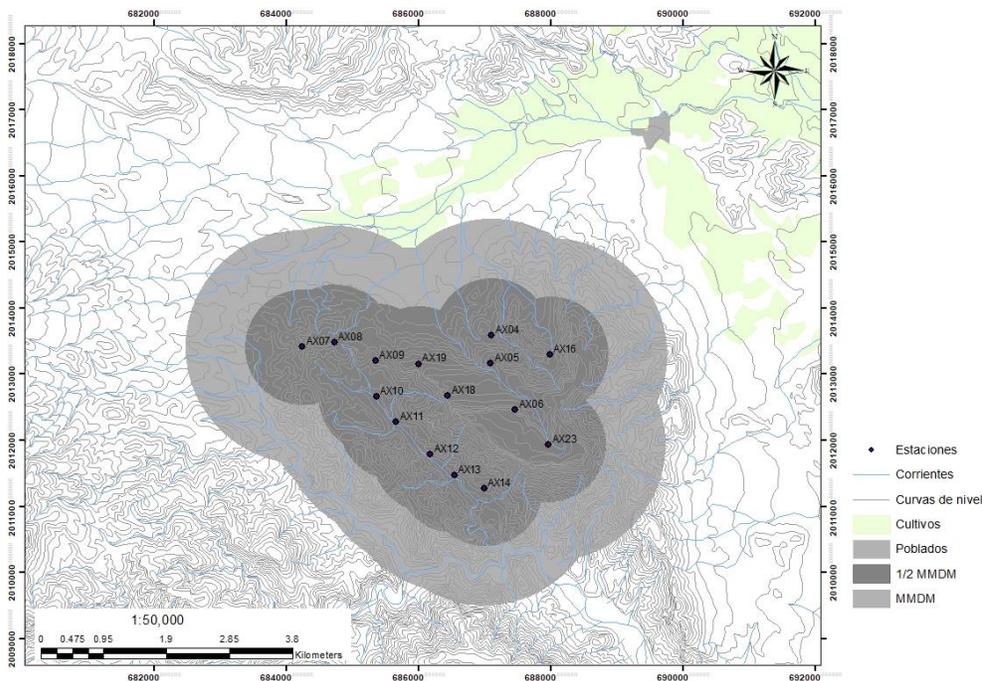


Figura 10. Área efectiva de muestreo (AEM) de los individuos identificados de *Lynx rufus* fotocapturados en la localidad de San José Axuxco, Puebla, en un periodo de cuatros años de muestreo. AEM con MMDM = 37.45 km², AEM con ½ MMDM = 16.24 km².

Cuadro 11. Densidad de la población de *Puma concolor* en el Cerro Tepetroja en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla.

	Abundancia absoluta (ind)	MMDM		½ MMDM	
		AEM (km ²)	Densidad absoluta (ind/km ²)	AEM (km ²)	Densidad absoluta (ind/km ²)
Temporada de lluvia					
May-Jun 2015	9	70.1	0.128	30.4	0.296
Temporada seca					
Ene-Feb 2014	3	70.1	0.043	30.4	0.099
Nov-Dic 2014	3	70.1	0.043	30.4	0.099
Ene-Feb 2015	4	70.1	0.057	30.4	0.132
Promedio	4.75	70.1	0.068	30.4	0.156

Cuadro 12. Densidad de la población de *Lynx rufus* en el Cerro Tepetroja en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán en la localidad de San José Axuxco, Puebla.

	Abundancia absoluta (ind)	MMDM		½ MMDM	
		AEM (km ²)	Densidad absoluta (ind/km ²)	AEM (km ²)	Densidad absoluta (ind/km ²)
Temporada de lluvia					
May-Jun 2013	8	37.45	0.214	16.24	0.493
Jul-Ago 2014	3	37.45	0.080	16.24	0.185
May-Jun 2015	8	37.45	0.214	16.24	0.493
Temporada seca					
Ene-Feb 2015	4	37.45	0.107	16.24	0.246
Promedio	5.75	37.45	0.154	16.24	0.354

8. DISCUSIÓN

Nuestros resultados mostraron que se presentó segregación temporal entre los patrones de actividad y hubo diferencias en la abundancia entre las cuatro especies de felinos en nuestra área de estudio, como se esperaba.

11.1 Registros fotográficos

El puma fue determinado como la especie dominante en el área de estudio ya que aunque el gato montés presentó casi el doble de registros ($n = 119$) que el puma (62), los individuos de puma necesitan mayor área en su ámbito hogareño comparados con los individuos de gato montés por las diferencias en el tamaño corporal entre los dos felinos (Aranda, 2012; Ballesteros, 2013; Montalvo *et al.*, 2015).

El gato montés fue determinado como especie dominante sobre yaguarundí y margay debido a que el número de registros de los felinos de menor talla corporal fue significativamente bajo y nuestros resultados sugieren que la presencia de yaguarundí y margay se vió limitada en nuestra área de estudio por la presencia del gato montés. De Oliveira (1998a; 1998b) señala que el margay prefiere las cañadas dentro de la selva baja caducifolia y que el yaguarundí no puede vivir exclusivamente en la selva y necesita ecotonos y zonas de transición entre la selva y hábitat más abierto, como el área agrícola o la sabana, para encontrar a sus presas. De las cuatro especies de felinos en nuestro estudio, el margay es la especie más sigilosa y la que pasa mayor tiempo arriba de los árboles (De Oliveira, 1998a; 1998b; O'Connell *et al.*, 2011). Los árboles en nuestra área de estudio son de poca altura (< 5 m) y las cámaras trampa estuvieron colocadas a una altura de 20 a 40 cm del suelo de manera que sí podían ser activadas por un individuo que estuviera subiendo o bajando de algún árbol frente al sensor infrarrojo de la cámara a

una distancia de hasta 12 m. Por este motivo, el bajo número de registros de margay fue debido a la presencia del gato montés y del yaguarundí y no por sus hábitos arborícolas. Asimismo, nuestras cámaras trampa estuvieron colocadas dentro de la selva baja caducifolia exclusivamente ya que se eligió una zona donde la vegetación estuviera en buen estado de conservación lejos (5 km²) de cualquier ecotono o zona de transición con áreas agrícolas, lo que también podría contribuir al menor número de registros de yaguarundí en comparación con los demás felinos.

11.2 Patrones de actividad

El puma presentó un patrón de actividad catemeral pues en todas las categorías tuvo un porcentaje similar (Cuadro 3), lo que dió sustento a afirmar que fue la especie dominante en nuestra área de estudio ya que su horario de actividad preferente no estuvo limitado. El puma es una especie generalista por lo que puede desarrollarse en diferentes condiciones ambientales además de ser depredador tope (Currier, 1983; Chimento y De Lucca, 2014). Su patrón de actividad no es modificado por la presencia de los felinos de menor talla corporal (Polis *et al.*, 1989; Fedriani *et al.*, 1999; Di Bitteti *et al.*, 2010; Aranda, 2012). Ha sido documentado por Albanesi *et al.* (2016) como catemeral en la selva Pedemontana (selva alta subcaducifolia y cultivo de caña de azúcar) en Argentina y con la presencia de jaguar, gato montés, ocelote, oncilla (*L. tigrinus*), margay y yaguarundí; por Ávila-Nájera (2015) como una especie nocturna-crepuscular en selva media subperenifolia en la reserva ecológica el Eden en Quintana Roo y con la presencia de jaguar, ocelote, margay y yaguarundí; por Di Bitetti *et al.* (2010) como una especie catemeral en selva seca caducifolia en Argentina y con la presencia de jaguar, ocelote, yaguarundí, margay y oncilla; y por Hernández-Saintmartin *et al.* (2013) como una especie diurna-catemeral en

selva seca caducifolia en San Luis Potosí, con presencia de jaguar, ocelote, margay, yaguarundí.

Nuestros resultados sugieren que el gato montés fue subordinado al puma ya que la mayoría de sus registros se determinaron en la categoría nocturna-crepuscular, a diferencia del puma que presentó actividad similar en todas las categorías. Los dos felinos presentaron la menor segregación en el tiempo probablemente debido a que su tamaño corporal es distinto (50 kg y 8 kg, respectivamente) y persiguen presas de diferente tamaño corporal. Se sabe que el gato montés y el puma son especies generalistas, pero el tamaño de sus presas es diferente (Larivière y Walton, 1997; Aranda, 2012; Ballesteros, 2013). Las presas del puma como los pecaríes y venados son de talla mayor a las presas del gato montés, como conejos y ratones. Hass (2009) en bosque de roble, bosque de pino, bosque ribereño y pastizal en Arizona, Estados Unidos, evaluó la superposición entre gato montés y puma y encontró que los gatos monteses no evitaron a los pumas, los gatos monteses comieron más roedores mientras que los pumas comieron ungulados y carnívoros y los pumas mataron y consumieron gatos monteses, por lo que él sugiere que la competencia pudo manifestarse a través de la depredación intragremial. Fedriani *et al.* (1999) reportaron al lince ibérico (*Lynx pardinus*) como una especie con hábitos crepusculares con la presencia de zorro (*Vulpes vulpes*) que fue nocturno y crepuscular y tejón (*Meles meles*) que fue nocturno; el zorro y el tejón son mesocarnívoros con las que el lince ibérico comparte sus recursos en Doñana, España, pero no quedó claro cuál de las tres fue la especie dominante.

El gato montés fue catemeral y dominante sobre el yaguarundí y el margay debido a que limitó los patrones de actividad de los felinos de menor talla. La superposición de los patrones de actividad entre el gato montés y yaguarundí fue baja (0.38) debido a que el yaguarundí fue diurno-crepuscular, en contraste con el margay que fue alta (0.67) debido

a que el gato montés presentó el 67% de sus registros en la categoría nocturno-crepuscular. El yaguarundí y el margay al ser la mitad de pequeños que el gato montés deben evitar los encuentros con gato montés y ser las especies subordinadas.

En nuestro estudio, la superposición de los patrones de actividad entre el yaguarundí y el margay fue el más bajo (Cuadro 4) ya que el yaguarundí fue diurno-crepuscular y en contraste, el margay fue nocturno-crepuscular, lo que hizo evidente que estos dos felinos evitaron los encuentros temporales. De esta manera es difícil que existan encuentros entre estas dos especies de felinos reduciendo la competencia ya que su tamaño corporal es muy similar (de 3 a 9 kg y de 3 a 7 kg, respectivamente) y el tamaño de sus presas es similar (Ceballos y Chávez, 2007; Di Bitteti *et al.*, 2010). Otros autores también reportaron al yaguarundí como diurno y al margay como nocturno en un bosque tropical en Oaxaca, México, con la presencia de ocelote y tigrillo (Lira-Torres y Briones-Salas, 2012), en un bosque seco en Sudamérica (Di Bitetti *et al.*, 2010). Albanesi *et al.* (2016) reportaron como diurno-crepuscular al yaguarundí y nocturno-catemeral al margay en una selva alta en Argentina. Nagy-Reis *et al.* (2019) estudiaron en un bosque mesófilo de Brasil al yaguarundí y margay, ellos sugieren que las diferencias de dieta y los patrones de actividad de las presas del yaguarundí (presas diurnas) y del margay (presas nocturnas) determinaron el patrón de actividad de los felinos contribuyendo a la coexistencia con otros felinos simpátricos, conclusiones que también fueron mencionadas por Vanderhoff *et al.* (2011), Briones-Salas *et al.* (2016) y Nagy-Reis *et al.* (2019).

11.3 Abundancia relativa

Nuestros resultados indicaron que la presencia del puma y del gato montés pudo mantener alejados a individuos de felinos de menor tamaño y por ello hubo una menor abundancia de yaguarundí y margay (Di Bitteti *et al.*, 2010; Chimento y De Lucca, 2014;

Montalvo *et al.*, 2015; Pérez-Irineo y Santos-Moreno, 2016). La presencia de felinos de talla mayor puede limitar la abundancia relativa de felinos de tallas menores (Di Bitteti *et al.*, 2010; Monroy-Vilchis y Briones-Salas, 2012; Montalvo *et al.*, 2015; Pérez-Irineo y Santos-Moreno, 2016). En nuestra área de estudio la abundancia relativa del gato montés fue mayor que la del puma, y las abundancias relativas de yaguarundí y margay fueron muy bajas. El gato montés tiene un ámbito hogareño más pequeño (11 km²) que el puma (30 km² a 826 km²; Machado *et al.*, 2017), lo que puede explicar que hubo una mayor abundancia de gato montés que de puma en nuestra área de estudio.

En cuanto a las abundancias relativas mensuales a lo largo de los cuatro años de muestreo, se observó que el puma presentó un pico de abundancia que comenzó en verano del 2014 y terminó en primavera del 2015. La mayor abundancia de registros de puma en este periodo se puede explicar debido a que el 20 de junio del 2013 se registró con las cámaras trampa dos cachorros de puma (Farías *et al.*, 2015); éstos dos individuos en verano de 2014 eran subadultos y además de seguir al lado de la madre, comenzaban a explorar el área y a aparecer con mayor frecuencia en los registros fotográficos. Los pumas jóvenes pueden permanecer con la madre hasta la edad de aproximadamente 2 años, antes de separarse para establecer un ámbito hogareño propio (Currier, 1983; Aranda, 2012; Ballesteros, 2013). Asimismo, al menos uno de los pumas jóvenes era hembra y también pudimos registrar la presencia de uno o dos machos adultos que probablemente cortejaron a la(s) hembra(s) jóvenes y a la madre (Farías *et al.*, en preparación).

Es notable mencionar que no hay evidencia en nuestros resultados de que el margay haya sido desplazado por la competencia intragremial, ya que en las abundancias mensuales el gato montés y el margay presentaron los valores más constantes (Figura 6). Probablemente, éste hecho fue debido al buen estado de conservación del hábitat y a la

abundancia de presas para los felinos en nuestra área de estudio; son resultados importantes porque el margay se encuentra en la categoría de especie en peligro de extinción en México (SEMARNAT, 2013) y en el Cerro Tepetroja habita integrado a un gremio.

También es sobresaliente que los registros que se obtuvieron de yaguarundí durante diciembre, enero y febrero correspondieron a la época de apareamiento de este felino (De Oliveira, 1998a). Nuestros resultados sugieren que fue en la época de cortejo cuando los individuos de yaguarundí se adentraron en la selva baja caducifolia y el 27 de enero del 2017 se obtuvo un registro de dos individuos de yaguarundí caminando uno detrás de otro.

11.4 Densidad

Nuestros resultados de la estimación de densidad para el puma son comparables con los reportados en estudios similares (Cuadro 13). El área efectiva de muestreo (AEM) con ambos estimadores (MMDM y $\frac{1}{2}$ MMDM) fue la más pequeña comparada con los otros dos estudios, sin embargo, la densidad de $\frac{1}{2}$ MMDM es similar a la de *Kelly et al.* (2008) en el bosque seco que corresponde a el AEM más pequeña. *Ávila-Nájera et al.* (2015) tiene una densidad similar a la nuestra (6.5 ind/100km² con el estimador MMDM) pero su AEM es cinco veces más grande a la nuestra. Esto podría ser debido a la presencia del ocelote, pues presenta un tamaño corporal similar a la del gato montés (11 kg) por lo que sus presas son muy similares (Di Bitteti *et al.*, 2010). Se puede apreciar también que entre mayor fue el AEM, la estimación de la densidad fue menor en ambos estimadores (MDDM y $\frac{1}{2}$ MMDM).

Por otro lado, cinco individuos de los siete individuos identificados fueron registrados en solo tres estaciones de fototrampeo lo que puede ocasionar que se haya subestimado el

valor de MMDM (Soisalo y Calvalcanti, 2006; Dillon y Kelly, 2007; Maffei y Noss, 2008; Kolowski y Alonso, 2010; Noss *et al.*, 2013; Zimmermann *et al.*, 2013; Zimmermann y Pensenti, 2013).

Cuadro 13. Comparación de estimaciones de la densidad de poblaciones de *Puma concolor* utilizando el método de fototrampeo, con los dos diferentes estimadores y el área efectiva de muestreo (AEM).

Densidad (ind/100km ²)	Estimador	AEM (km ²)	Vegetación	Otras especies presentes	Estado y/o País	Autor
12.38 17.38 19.35	½MMDM	105 93 91	Bosque seco	No se menciona	Bolivia	Kelly <i>et al.</i> (2008)
0.69 0.50 0.81		1 154 1 204 1 240	Bosque Atlántico		Argentina	
2.35 3.01 4.91		426 431 285	Bosque húmedo subtropical		Belice	
4.8 7.8 6.5 7.0	MMDM	277 453 374 467	Selva mediana subcaducifolia	jaguar, ocelote, margay y yaguarundí	Quintana Roo, México	Ávila-Nájera <i>et al.</i> (2015)
2.41 3.90 2.18 3.51	½MMDM	140 200 118 222				
6.8 15.6	MMDM ½MMDM	70.1 30.4	Selva baja caducifolia	Gato montés, margay y yaguarundí	Puebla, México	Nuestros resultados

Para el gato montés, nuestros resultados de la estimación de densidad también son comparables con los reportados en estudios similares con lince europeo (Cuadro 14). De igual manera que para el puma, el AEM en la zona de estudio fue la menor en comparación de los otros estudios; sin embargo, las estimaciones de la densidad fueron las más altas. Zimmermann y Pensenti (2013) obtuvieron densidades similares con los

dos estimadores, mientras que la estimación de la densidad con $\frac{1}{2}$ MMDM fue casi lo doble que con el estimador MMDM.

De los 26 individuos identificados en el área no hubo recapturas dentro de los periodos de dos meses y se utilizaron las recapturas a lo largo de los cuatro años de muestreo (cinco en total; Cuadro 10), por lo que no se cumplió con el supuesto de trabajar con una población cerrada (Karanth, 1995; Karanth y Nichols, 1998; Maffei *et al.*, 2002)

Cuadro 14. Comparación de estimaciones de la densidad de poblaciones de *Lynx lynx*, utilizando el método de fototrampeo, con los dos diferentes estimadores y el área efectiva de muestreo (AEM).

Densidad (ind/100km ²)	Estimador	AEM (km ²)	Vegetación	Estado y/o País	Autor
4.28 0.4	$\frac{1}{2}$ MMDM _{Cam.} $\frac{1}{2}$ MMDM _{GPS}	664 1381	Bosque mixto	Alemania	Weingarth <i>et al.</i> (2012)
2.61 y 3.6 1.9 y 2.3 1.42 y 1.8 1.26 y 1.53 1.20 y 1.26	$\frac{1}{2}$ MMDM	306 524 840 1 110 1 587	Bosque mixto caducifolio	Alpes Suizos	Zimmermann <i>et al.</i> (2013)
00.86 0.97 1.37 1.51	MMDM $\frac{1}{2}$ MMDM	2 286	Bosque mixto	Alemania	Zimmermann y Pentsenti (2013)
15.4 35.4	MMDM $\frac{1}{2}$ MMDM	37.45 16.24	Selva baja caducifolia	México, Puebla	Nuestros resultados

En ocasiones el estimador MMDM puede sobreestimar la población si el espacio entre estaciones es muy grande o puede subestimarla si el área de muestreo es pequeña o si las recapturas de los individuos se dan en una sola o pocas estaciones. En contraste, $\frac{1}{2}$ MMDM es más confiable para casos en donde el área de estudio es pequeña y/o

cuando existen pocos datos (Soisalo y Calvalcanti, 2006; Dillon y Kelly, 2007; Maffei y Noss, 2008; Kolowski y Alonso, 2010; Noss *et al.*, 2013; Tobler y Powell 2013; Zimmermann *et al.*, 2013; Zimmermann y Pensenti, 2013)

La RBTC es una de las áreas más extensas y diversas de México y además de constituir un refugio para numerosas especies de las cuales varias se encuentran en alguna categoría de riesgo, es un área que permite que habiten poblaciones de distintas especies que necesitan territorios extensos, como los felinos, por lo que es necesario evaluar los factores que permiten su coexistencia.

12 CONCLUSIONES

El análisis de los patrones de actividad nos permitió inferir que se presentó segregación temporal entre cuatro especies de felinos en una selva baja caducifolia al sur de Puebla, México.

La segregación temporal de cuatro felinos simpátricos, puma, gato montés, yaguarundí y margay, en la selva baja caducifolia dentro de la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán, Puebla, México, puede ser una estrategia conductual para evitar las interacciones agonísticas en el gremio.

El puma presentó el patrón de actividad con menores restricciones en comparación con los felinos de menor talla corporal, gato montés, yaguarundí y margay, para quienes sus patrones de actividad estuvieron más restringidos probablemente para evitar los encuentros agonísticos.

El puma fue determinado como la especie dominante sobre el gato montés ya que nuestros resultados mostraron que ambos felinos fueron catemerales y tuvieron la mayor

superposición en los patrones de actividad; sin embargo, el gato montés presentó un patrón de actividad subordinado al del puma.

El gato montés fue la especie dominante sobre el yaguarundí y el margay debido a que presentó mayor abundancia relativa en comparación con los otros felinos aun cuando el gato montés tiene mayor tamaño corporal que el yaguarundí y margay.

El yaguarundí y el margay presentaron la segregación temporal más pronunciada debido a que el yaguarundí fue diurno y el margay nocturno, y ambos tienen un tamaño corporal similar.

El margay presentó el patrón de actividad más restringido; sin embargo, la presencia de registros a lo largo del año nos permite inferir que no hay indicios de que la especie pueda ser erradicada de la zona por la competencia intragremial.

El yaguarundí presentó la abundancia relativa más baja y el 90% de los registros en la temporada seca; sin embargo, la presencia de registros a lo largo de los cuatro años de estudio nos permite inferir que no hay indicios de que la especie pueda ser erradicada de la zona por la competencia intragremial.

Nuestros resultados de la estimación de densidad para el puma y el gato montés son comparables con los reportados en estudios similares.

13 LITERATURA CITADA

- Albanesi, S. A., Jayat, J. P., & Brown, A. D. (2016). Patrones de actividad de mamíferos de medio y gran porte en el pedemonte de Yungas del Noroeste Argentino. *Mastozoología Neotropical*, 23(2), 335-358.
- Aranda Sánchez, J. M. (2012). *Manual para el rastreo de mamíferos silvestres de México*. México, Cuernavaca, Morelos: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Arizmendi, M. D., & Espinosa de los Monteros, A. (1996). Avifauna de los bosques de cactáceas columnares del valle de Tehuacán, Puebla. *Acta Zoológica Mexicana*(67), 25-46.
- Arriaga, L., J.M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez & E. Loa. (coordinadores). (2000). *Regiones terrestres prioritarias en México*. Valle de Tehuacán-Cuicatlán RTP-121. Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México. P 472-475.
- Aschoff, J. (1984). Circadian Timing. *Annals New York Academy of Sciences*, 442-468.
- Ávila-Nájera, D. M. (2015). *Selección de recursos y coexistencia del jaguar (Panthera onca) y puma (Puma concolor) en la reserva Ecológica el Edén, Quintana Roo, México (Tesis de doctorado)*. Montecillo, Texcoco.
- Ávila-Nájera, D. M., Chávez, C., Lazcano-Barrero, M. A., Mendoza, G. D., & Pérez-Elizalde, S. (2016). Overlap in activity patterns between big cats and their main prey in northern Quintana Roo, Mexico. *Therya*, 7(3), 439-448.
- Ávila-Nájera, D. M., Chávez, C., Lazcano-Barrero, M. A., Pérez Elizalde, S., & Alcántara-Carbajal, J. L. (2015). Estimación poblacional y conservación de felinos (Carnívora: *Felidae*) en el norte de Quintana Roo, México. *Revista Biología Tropical*, 63(3), 799-813.
- Ballesteros Alba, E. (2013). *Revisión de la familia Felidae del Estado de Veracruz (Tesis licenciatura)*. Xalapa, Veracruz.
- Bárceñas Rodríguez, H. V. (2010). *Abundancia y dieta de lince (Lynx rufus) en seis localidades de México (Tesis de maestría)*. México, D.F.

- Bartness, T. J., & Elliott, A. (2000). Activity Patterns and the Biological Clock in Mammals. En S. N. Halle S., *Activity Patterns in Small Mammals. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)* (Vol. 141, págs. 23-47). Berlin, Heidelberg: Springer.
- Bianchi, R. de C., A. F. Rosa, A. Gatti & S. L. Mendes. (2011). Dieta f margay, *Leopardus wiedii*, and jaguarundi, *Puma yagouarondi* (Carnivora: Felidae) in Atlantic Rainforest, Brazil. *Zoología* 28 (1) 127-132
- Botello, F., Illoldi , P., Linaje, M., & Sánchez Cordero, V. (2006). Primer registro de tigrillo (*Leopardus wiedii*, Schinz 1821) y del gato montés (*Lynx rufus*, Kerr 1972) en la reserva de la biosfera de Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 22(1), 135-139.
- Botello, F., Villaseñor, E., Guevara, L., Méndez, Á., Cortés, A., Iglesias , J., Izúcar, M., Luna, M., Martínez, A. & Salazar, J. M. (2013). Registros notables del zorrillo manchado (*Spilogale angustifrons*) y del jaguarundi (*Puma yagouarondi*) en la reserva de la biosfera de Tehuacán Cuicatlán, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*(84), 713-717.
- Briones Salas, M., Lira Torres, I., Carrera Treviño , R., & Sánchez Rojas, G. (2016). Relative abundance and activity patterns of wild felids in Chimalapas rainforest, Oaxaca, México. *Therya*, 7(1), 123-134.
- Briones-Salas, M. (2000). Lista anotada de los mamíferos de la región de la Cañada en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca. México. *Acta Zoológica Mexicana*, 61, 83-103.
- Briones-Salas, M. (2012). Mamíferos de Oaxaca. *Therya*, 3(3), 273-275.
- Carroll, C., R. F. Noss & P. Paquet, C. (2001). Focal species for conservation planning in Rocky Mountains regions. *Ecological Applications*(11), 961-980.
- Ceballos, G., & Arroyo Cabrales, J. (2012). Lista actualizada de los mamíferos de México 2012. *Revista Mexicana de Mastozoología Nueva Epoca*, 2(1), 27-80.
- Ceballos, G., & Chávez, C. (2007). *Coservación y manejo de Jaguar en Mèxico. Estudios de caso y perspectivas*. (R. List, & H. Zarza, Edits.) México: Conabio-alianza WWF/telcel universidad Nacional autónoma de México.

- Ceballos, G., & Oliva, G. (2005). *Los mamíferos silvestres de México*. México: Fondo de Cultura Económica.
- Ceballos, G., C. Chavez, A. Rivera, C. Manterola & B. Wall. (2002). Tamaño poblacional y conservación de jaguar en la reserva de la biosfera Calakmul, Campeche, México. 403-418 en Medellín R. A., C. Equihua, C. Chetkiewicz, P. Crawshaw, A. Rabionowitz, K. Redford, J. Robinson, E. Sanderson y A. Taber (editores). *El jaguar en el Nuevo Milenio*. Fondo de Cultura Económica. Universidad Nacional Autónoma de México. Wildlife Conservation Society. México. 647 pp.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Soberón, J., Salazar, I., & Fay, J. P. (2005). Global mammal conservation: What must we manage? *Science*, 309, 306-307.
- Ceballos, G., List, R., Medellín, R., Bonacic, C., & Pacheco, J. (2010). *Los felinos de América. Cazadores sorprendentes*. México, D.F.: Grupo Cars.
- Chávez, C., De la Torre, A., Bárcenas, H., Medellín, R. A., Zarza, H., & Ceballos, G. (2013). *Manual de fototrampeo para estudio de fauna silvestre. El jaguar en México como estudio de caso*. Alianza WWF-Telcel, Universidad Nacional Autónoma de México: México.
- Chimento, N. R., & De Lucca, E. R. (2014). El puma (*Puma concolor*) recoloniza el centro y el este del ecosistema de las Pampas. *Historia natural*, 4(2), 13-51.
- Convención sobre el comercio internacional de especies amenazadas de fauna y flora silvestres, (CITES). (2017). *Apéndices I, II y III (4 10 2017)*.
- Cooch, E. G., & White, G. C. (2017). *Program MARK. A Gentle Introduction* (17 ed.). Ithaca, New York.
- Cortés-Marcial M. & M. Briones-Salas. (2014). Diversidad, abundancia relativa y patrones de actividad de mamíferos medianos y grandes en una selva seca del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*. 62 (4) 1433-1448
- Cruz Jácome, O., López Tello, E., Delfín Alfonso, C. A., & Mandujano, S. (2015). Riqueza y abundancia relativa de mamíferos medianos y grandes en una localidad en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca, México. *Therya*, 6(2), 435-448.

- Currier P, M. J. (1983). Mammalian Species. *Felis concolor*. *The American Society of Mammalogists* (200), 1-7.
- Dávila Aranda, P., Villaseñor Rios, J. L., Medina Lemos, R., Ramírez Roa, A., Salinas Tovar, A., Sánchez-Ken, J., & Tenorio Lezama, P. (1993). *Listados florísticos de México X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Obtenido del Instituto de Biología. UNAM.: (05 de 06 de 2018). <http://www.ibiologia.unam.mx/BIBLIO68/fulltext/lfl10.html>
- Dávila, P., Arizmendi, M. D., Valiente Banuet, A., Villaseñor, J. L., Casas, A., & Lira, R. (2002). Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. *Biodiversity and Conservation*(11), 421-442.
- Diario Oficial de la Federación. (1998). 18-09-1998 DECRETO por el que se declara área natural protegida, con el carácter de reserva de la biosfera, la región denominada Tehuacan-Cuicatlán ubicada en los estados de Oaxaca y Puebla.
- De la Torre de Lara, J. A. (2009). *Estimación poblacional del jaguar (Panthera onca) y abundancia relativa de sus presas en la reserva de la biosfera Montes Azules, Chiapas, México (Tesis maestría)*. México, D.F.: UNAM.
- De Oliveira, T. G. (1998a). Mammalian Species. *Herpailurus yagouaroundi*. *American Society of Mammalogists*(578), 1-6.
- De Oliveira, T. G. (1998b). Mammalian Species. *Leopardus wiedii*. *American Society of Mammalogists*(579), 1-6.
- De Oliveira, T. G. & Pereira, J.A. (2014). Intraguild Predation and Interspecific Killing as Structuring Forces of Carnivoran Communities in South America. *Journal of Mammalian Evolution*. 21 (4) 427-436
- Di Bitetti, M. S., De Angelo, C. D., Di Blanco, Y. E., & Paviolo, A. (2010). Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica*(36), 403-412.
- Díaz Pulido, A., & Payán Garrido, E. (2011). Densidad de ocelotes (*Leopardus pardalis*) en los llanos colombianos. *Mastozoología Neotropical*, 18(1), 63-71.
- Dillon, A. & Kelly, M. (2007). Ocelot *Leopardus pardalis* in Belize: the impact of trap spacing and distance moved on density estimates. *Oryx* 41, 1–9.

- Donadio, E., & Buskirk, S. W. (2006). Diet, morphology, and interspecific killing in carnivora. *The American Naturalist*, 167(4), 524-536.
- Espinosa Lucas, A., Méndez, Á., Hernández, O., Flores Cortés, A., Botello, F., & Mariscal, I. (2015). Tres nuevos registros en la zona de influencia de la reserva de la biosfera Tehuacán Cuicatlán, Oaxaca. *Therya*, 6(3), 661-666.
- Estrada, H. C. (2008). Dieta, uso de hábitat y patrones de actividad del Puma (Puma concolor) y el Jaguar (Panthera onca) en la Selva Maya Centroamerica. *Revista mexicana de Maztozoología* 12. 113-130
- Farías, V., Téllez, O., Botello, F., Hernández, O., Berruecos, J., Olivaris, S. J., & Hernández, J. C. (2015). Primeros registros de 4 especies de felinos en el sur de Puebla, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86, 1065-1071.
- Fedriani, J. M., Fuller, T. K., Sauvajot, R. M., & York, E. C. (2000). Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. *Oecologia*(125), 258-270.
- Fedriani, J. M., Palomares, F., & Delibes, M. (1999). Niche relations among three sympatric Mediterranean carnivores. *Oecologia*(121), 138-148.
- Fisher, I. N. (1995). *Statistical analysis of circular data*. Reino Unido: Cambridge University Press.
- Gallardo Cruz, J. A., Meave, J. A., & Pérez García, E. A. (2005). Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*(76), 19-35.
- Gallina Tessaro, S. & López, González, C. (2011). *Manual de Técnicas para el estudio de la Fauna* (Vol. 1). (C. López González, Ed.) Querétaro, México: Universidad Autónoma de Querétaro-Instituto de Ecología.
- Gentili, E., M. Sigura & L. Bonesi. (2014). Decreased small mammals species diversity and increased population abundance along a gradient of agricultural intensification. *Hyztrix, the italian Journal of Mammalogy*. 25 (1) 39-44
- Guerrero, S., M. H. Badii, S. S. Zalapa. & Flores, A. E. (2002). Dieta y nicho de alimentación de coyote, zorra gris, mapache y jaguarundi en un bosque tropical caducifolio de la costa sur del estado de Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 119. 137

- Gutiérrez Mayén, M. G. (2001). *R067 Inventario herpetofaunístico del valle semiárido de Tehuacán-Cuicatlán*. Puebla: Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- Halle, S. (2000). Ecological Relevance of Daily Activity Patterns. En S. N. Halle S., *Activity Patterns in Small Mammals. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)* (Vol. 141, págs. 67-90). Berlin, Heidelberg: Springer.
- Hass. C. C. (2009). Competition and coexistence in sympatric bobcats and pumas. *Journal of Zoology*. 278(3)
- Hernández Saintmartín, A. D., Rosas Rosas, O., Palacio Núñez, J., Tarango Arámbula, L. A., Clemente Sánchez, F., & Hoogesteijn, A. L. (2013). Activity patterns of jaguar, puma and their potential prey in San Luis Potosi, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana*, 29(3), 520-533.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(2), 415-427.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, (INEGI). (2018). *Centro distribuidor de Metadatos* (19 de 02 de 2018). Obtenido de <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/geografia/default.aspx>
- Jaksic, F., & Marone, L. (2007). *Ecología de comunidades*. Santiago, Chile: Universidad Católica de Chile.
- Jaramillo Luque, V., & González Medrano, F. (1983). Análisis de la vegetación arbórea en la provincia florística de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 45, 49-64.
- Jenks, K. E., Chanteap, P., Damrongchainarong, K., Cutter, P., Cutter, P., Redford, T., Lynam, J., Howard, J. & Leimgruber, P. (2011). Using relative abundance indices from camera-trapping to test wildlife conservation hypotheses – an example from Khao Yai National Park, Thailand. *Tropical Conservation Science*, 4(2), 113-131.
- Karanth, K. U. (1995). Estimating tiger (*Panthera tigris*) populations from camera-trap data using capture-recapture models. *Biological conservation*, 71, 33-338.
- Karanth, K. U., & Nichols, J. D. (1998). Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology*, 79(8), 2852-2862.

- Karanth, K. U., & Sunquist, M. E. (2000). Behavioural correlates of predation by tiger (*Panthera tigris*), leopard (*Panthera pardus*) and dhole (*Cuon alpinus*) in Nagarahole, Indian. *Journal of Zoology*, 250(2), 255– 265.
- Kelly, M. J., Noss, A. J., Di Bitetti, M. S., Maffei, L., Arispe, R. L., Paviolo, A., De Angelo, C. & Di Blanco, Y. E. (2008). Estimating puma densities from camera trapping across three study sites: Bolivia, Argentina, and Belize. *Journal of Mammalogy*, 89(2), 408-418.
- Kolowski, J. M. & A. Alonso. (2013). Density and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in northern Peru and the impact of oil exploration activities. *Biological Conservation*. 143.
- Larivière, S., & Walton, L. R. (1997). Mammalian Species. *Lynx rufus*. *American Society of Mammalogists*(563), 1-8.
- Leyenda Rodríguez, M. (2011). *Análisis Estadístico de Datos Direccionales. Aplicaciones Mediomambientales (Tesis de maestría)*. Santiago de Compostela: Universidad da Coruña.
- Lira Torres, I., & Briones Salas, M. (2012). Abundancia relativa y patrones de actividad de los mamíferos de los Chimalapas, Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 28(3), 566-585.
- López González, C. A., Ávila Aguilar , D., & Cruz Torres, M. F. (2015). Abundancia del gato montés (*Lynx rufus escuinapae* J. A. Allen, 1903) en el Parque Nacional el Cimatarío, Querétaro, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 31(1), 138-140.
- Lozano Rodríguez, L. A. (2010). *Abundancia relativa y distribución de mamíferos medianos y grandes en dos coberturas vegetales en el santuario de fauna y flora Otún Quimbaya mediante el uso de cámaras trampa (Tesis de licenciatura)*. Bogota: Pontificia Universidad Javeriana.
- Maffei, L., Cuéllar, E., & Noss, A. J. (2002.). Uso de trampas-cámara para la evaluación de mamíferos en el ecotono Chaco-Chiquitanía. *Revista mexicana de ecología y conservación ambiental*, 11, 55-65.
- Maffei, L.A. & Noss, A.J. (2008). How small is too small? Camera trap survey areas and density estimates for ocelots in the Bolivian Chaco. *Biotropica* 40, 71–75.

- Machado, R. F., N. C. Cáceres, F. O. Cerezer & C. D. Hendges. (2017). *Ecología Austral* 27. 232-241.
- Mandujano, S., Ortíz García, A. I., Ramos Robles, M. I., & Pérez Solano, L. A. (2012). Distribución potencial de los ungulados silvestres en la reserva de la Biosfera de Tehuacán-Cuicatlán, México. *Therya*, 3(3), 333-348.
- Mandujano, S., Ramos Robles, M., & Gallina, S. (2013). Habitat and human factors associated with white-tailed deer density in the tropical dry forest of Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, México. *Tropical Conservation Science*, 6(1), 70-86.
- Méndez Solís, A. (2012). *Distribución del nicho ecológico de seis especies de felinos mexicanos (Tesis de licenciatura)*. México, D.F.: UNAM.
- Mengue, B. A. (1992). Community regulation: under what conditions are bottom up factors important on rocky shores? *Ecology* 73(2), 755-765
- Mengue, B. A. (2000). Top-down and bottom-up community regulation in marine rocky intertidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*(250), 257-289
- Meredith, M., & Ridout, M. (2017). *Estimates of Coefficient of Overlapping for Animal Activity Patterns. Overview of the overlap package*.
- Miller, B. & A. Rabinowitz. (2002). ¿Por qué conservar al jaguar?. Pp 303-315 en: Medellín R. A., C. Equihua, C. Chetkiewicz, P. Crawshaw, A. Rabionowitz, K. Redford, J. Robinson, E. Sanderson y A. Taber (editores). El jaguar en el Nuevo Milenio. Fondo de Cultura Económica. Universidad Nacional Autónoma de México. Wildlife Conservation Society. México. 647 pp.
- Monroy-Vilchis, O., Rodríguez Soto, C., Zarco González, M., & Urios, V. (2007). Distribución, uso de hábitat y patrón de actividad de puma y jaguar en el Estado de México.
- Monroy-Vilchis, O., Zarco-González, M. M., Rodríguez-Soto, C., Soria-Díaz, L., & Urios, V. (2011). Fototrampeo de mamíferos en la Sierra Nanchititla, México: abundancia relativa y patrón de actividad. *Revista de Biología Tropical*, 59(1), 373-383.

- Monroy, G. & M. Briones-Salas. (2012). Primeros datos sobre área de actividad de gato montés (*Lynx Rufus*) en Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 28(2) 471-474.
- Montalvo Guadamuz, V., Sáenz Bolaños, C., Ramírez Carvajal, S., & Carillo Jiménez, E. (2015). Abundancia del jaguar (*Panthera onca*), otros felinos y sus presas potenciales en el Parque Nacional Santa Rosa, Costa Rica. *Cuadernos de investigación*, 7(2), 305-311.
- Monterroso, P., Célio Alves, P., & Ferreas, P. (2013). Catch me if you can: diel activity patterns of mammalian prey and predators. *Ethology*, 119(12), 1044-1056.
- Moreira, J., McNab, R., García, R., Ponce, G., Mérida, M., Méndez, V., Córdova, M., Ruano, G., Tut, K., Tut, H., Córdova, F., Muñoz, E., González, E., Cholom, J. & Xol, A. (2009). *Abundancia y densidad de Jaguares en El Parque Nacional Laguna del Tigre- Corredor Biológico Central, reserva de la biosfera Maya*. Guatemala: Wildlife Conservation Society.
- Nagy-Reis M. B., V. H. S. Iwakami, C. A. Estevo, & E. Z. F. Setz. (2019). Temporal and dietary segregation in a neotropical small-felid assemblage and its relation to prey activity. *Mammalian Biology*. 95. 1-18
- Naranjo, E. J. (2000). *Estimaciones de abundancia y densidad en poblaciones de fauna silvestre tropical*.
- Noss, R. F., H. B. Quigley, M. G. Hornocker, T. Merrill & P. C. Paquet. (1996). Conservation biology and carnivore conservation in the Rocky Mountains. *Conservation Biology*(10), 949-963
- Noss, A., Polisar, J., Maffei, L., García, R., & Silver, S. (2013). *Estimando la abundancia de jaguares con trampas cámara*. Bronx, New York: Wildlife Conservation Society.
- Núñez Pérez, R. (2011). Estimating jaguar population density using camera-traps: a comparison with radio-telemetry estimates. *Journal of Zoology*(285), 39-45.
- O'Connell, A. F. Nichols, J. D. & Karanth, K. U. (2011). *Camera Traps in Animal Ecology. Methods and Analyses*. (J. D. Nichols, & K. U. Karanth, Edits.) London, New York: Springer.

- Ofoli, C.F.; Rohe, F. & Setz, E.Z.F. (2009). Hábitos alimentares do jaguarundi (*Puma yagouaroundi*) (Carnivora, Felidae) em mosaico de Floresta Atlântica e reflorestamento de eucalipto no sudeste do Brasil. *Brazilian Journal of Biology*, 69 (3). 871-877.
- Organización de las naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (UNESCO). (2018). *Tehuacán-Cuicatlán Valley originary hábitat of Mesoamerica* (13 de02 de 2019). Obtenido de <https://whc.unesco.org/en/list/1534/>
- Otis, D. L., Burnham, K. P., White, G. C., & Anderson, D. R. (1978). Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs*, 62, 1-135.
- Polis, G. A., Myers, C. A., & Holt, R. D. (1989). The ecology and evolution of intraguild predation: Potencial competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 20, 297-330.
- Perez- Irineo, G. & Santos-Moreno A. (2016). Abundance and activity patterns of medium-sized felids (Felidae, Carnivora) in Southeastern Mexico. *The Southwestern Naturalist* 61(1) 33-39.
- Ramírez Pulido, J., & Martínez Vázquez, J. (2007). *Diversidad de los Mamíferos de la reserva de la biosfera Tehuacán Cuicatlán, Puebla-Oaxaca, México*. México D. F.: Institución. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. BK022.
- Ramírez Pulido, J., González Ruiz, N., & Genoways, H. H. (2005). Carnivores from the mexican State of Puebla: distribution, taxonomy and conservation. *Mastozoología Neotropical*, 12(1), 37-52.
- Reyes Sánchez, E., Rivera García, P., & Marques Dos Santos, M. (2009). *Estadística circular: herramienta para analizar datos angulares en biología*. México, D.F.: UNAM.
- Ridout, M. S., & Linkie, M. (2008). Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultura, Biological and Environmental Statistics*, 14(3), 322-337.
- Ríos, M. M., Londoño, G. A., & Muñoz, M. C. (2005). Densidad poblacional e historia natural de la pava negra (*Aburria aburri*) en los Andes Centrales de Colombia. *Ornitología Neotropical*(16), 205-217.

- Rojas Martínez, A. E., & Valiente Banuet, A. (1996). Análisis comparativo de la quiropterofauna del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. *Acta Zoológica Mexicana*, 67, 1-23.
- Romero Manzanares, A., Hernández Nicolás, N., Córdoba Téllez, L., Jiménez Ramírez, J., Lobato Ortiz, R., & Cuevas Sánchez, J. (2015). Diagnóstico ecológico para la conservación de *Jatropha spp.* (Euphorbiaceae) y sus hábitats, en la reserva Tehuacán-Cuicatlán, México. *Revista de Biología Tropical*, 63(1), 23-33.
- Romero Muñoz, A., Maffei, L., Cuéllar, E., & Noss, A. J. (2010). Temporal separation between jaguar and puma in the dry forests of southern Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, 26, 303-311.
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México* (1ra Edición digital ed.). México: CONABIO.
- SEMARNAT. (2010). *Norma oficial mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo*. México: SEMARNAT.
- SEMARNAT. (2013). *Programa de Manejo reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas*. Ciudad de México, México: SEMARNAT.
- Sergio, F., Caro, T., Brown, D., Clucas, B., Hunter, J., Ketchum, J., McHugh, K. & Hiraldo, F. (2008). Top predators as conservation tools: Ecological rationale, assumptions, and efficacy. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 1-19.
- Simberloff, D., & Dayan, T. (1991). The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 22, 115-143.
- Soisalo, M.K. & Cavalcanti, S.M. (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. *Biol. Conserv.* 129, 487–496.
- Téllez Valdés, O., Farías, V., Dávila Aranda, P., Louis Stein, J., Lira Saade, R., & Botello, F. J. (2010). Mammalian diversity in climatic domains for Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, 863-874.

- Trejo Vázquez, I. (1999). El clima de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones Geográficas*, 38, 40-52.
- Tobler, M.W., & Powell, G.V.N. (2013). Estimating jaguar densities with camera traps: problems with current designs and recommendations for future studies. *Biological Conservation* 159:109-118
- UICN. (2018). *The UICN Red List of Threatened Species. Version 2017-3*. (05 de 02 de 2018). Obtenido de <www.uicnredlist.org>
- Valiente Banuet, L. (1991). *Patrones de precipitación en el valle semiárido de Tehuacán, Puebla, México*. México, D.F.: UNAM.
- Vanderhoff, E. N., Hodge, A. M., Arbogast, B. S., Nilsson, J., & Knowles, T. W. (2011). Abundance and activity patterns of the margay (*Leopardus wiedii*) at a mid-elevation site in the Eastern Andes of Ecuador. *Mastozoología Neotropical*, 18(2), 271-279.
- Wayne, W. D. (1995). *Biostatistics. A Foundation for Analysis in the Health Sciences*. United States of America: John Wiley & Sons, Inc.
- Weingarth, K; C. Heibl, F. Knauer, F. Zimmermann, L. Bufka, & M. Heurich. (2012). First estimation of Eurasian lynx (*Lynx lynx*) abundance and density using digital cameras and capture–recapture techniques in a German national park. *Animal Biodiversity and Conservation*. 35(2)
- Wilson, K. R., & Anderson, D. R. (1985). Evaluation of Two Density Estimators of Small Mammal Population Size. *Journal of Mammalogy*, 66(1), 13-21.
- Zar, J. H. (1999). *Biostatistical Analysis*. Pearson Education.
- Zimmermann, F., Breitenmoser-Wuersten, C., Molinari-Jobin, A., & Breitenmoser, U. (2013). Optimizing the size of the area surveyed for monitoring a Eurasian lynx (*Lynx lynx*) population in the Swiss Alps by means of photographic capture–recapture. *Integrative Zoology* 8: 232-243.
- Zimmermann, F. & E. Psenenti. (2013). Density estimations of the Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in the Swiss Alps. *Journal of Mammalogy*. 94(1)

14 ANEXOS

14.1 Anexo 1. Análisis estadísticos de los patrones de actividad de las cuatro especies de felinos.

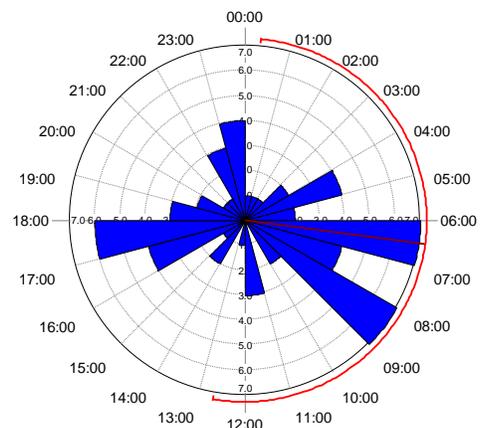
MARDIA-WATSON-WHEELER TESTS

Variables (& observations)	W	p
Gato montés (Total) (119)		
Puma (Total) (62)		
Yaguarundí (Total) (11)		
Margay (Total) (26)	43.927	7.64E-8

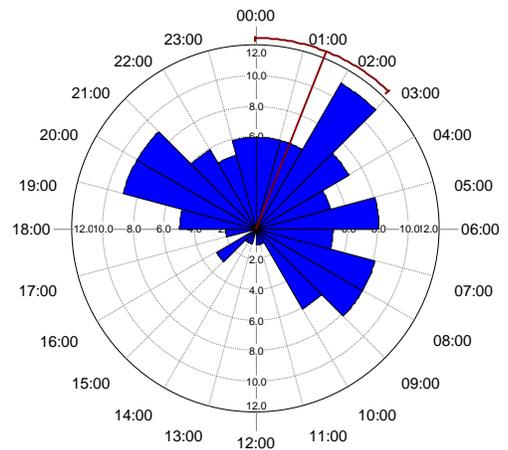
MARDIA-WATSON-WHEELER TESTS BETWEEN SPECIES

Variables (& observations)	W	p
Gato montés (Total) & Puma (Total) (119 & 62)	10.071	0.007
Gato montés (Total) & Yaguarundí (Total) (119 & 11)	14.795	6.13E-4
Gato montés (Total) & Margay (Total) (119 & 26)	16.633	2.44E-4
Puma (Total) & Yaguarundí (Total) (62 & 11)	6.772	0.034
Puma (Total) & Margay (Total) (62 & 26)	25.617	2.74E-6
Yaguarundí (Total) & Margay (Total) (11 & 26)	23.255	8.92E-6

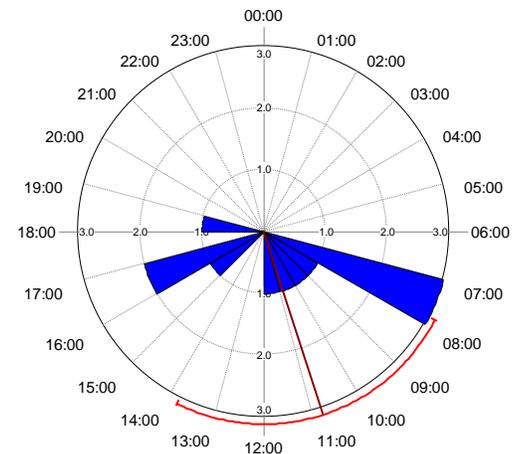
Puma	
Number of Observations	62
Mean Vector (μ)	06:30 (97.582°)
Length of Mean Vector (r)	0.109
Median	08:00 (120°)
Concentration	0.219
Circular Variance	0.891
Circular Standard Deviation	08:02 (120.715°)
Standard Error of Mean	03:08 (47.208°)
95% Confidence Interval (-/+ for μ)	00:20 (5.035°) 12:40 (190.13°)
99% Confidence Interval (-/+ for μ)	22:23 (335.964°) 14:36 (219.2°)



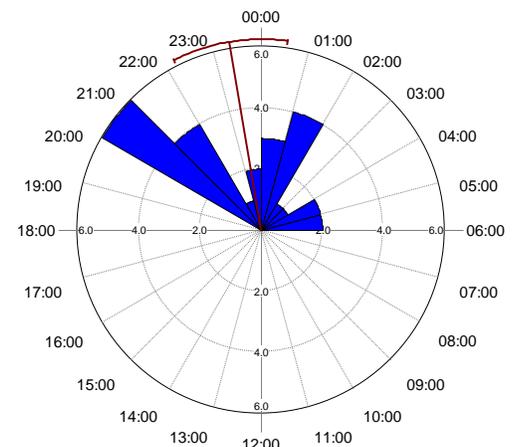
Gato montés	
Number of Observations	119
Mean Vector (μ)	01:26 (21.735°)
Length of Mean Vector (r)	0.32
Median	02:00 (30°)
Concentration	0.677
Circular Variance	0.68
Circular Standard Deviation	05:45 (86.438°)
Standard Error of Mean	00:45 (11.279°)
95% Confidence Interval (-/+)	for μ 23:58 (359.624°)
	02:55 (43.847°)
99% Confidence Interval (-/+)	for μ 23:30 (352.678°)
	03:23 (50.793°)



Yaguarundi	
Number of Observations	11
Mean Vector (μ)	10:48 (162.036°)
Length of Mean Vector (r)	0.528
Median	10:00 (150°)
Concentration	1.09
Circular Variance	0.472
Circular Standard Deviation	04:19 (64.775°)
Standard Error of Mean	01:31 (22.779°)
95% Confidence Interval (-/+)	for μ 07:49 (117.379°)
	13:46 (206.693°)
99% Confidence Interval (-/+)	for μ 06:53 (103.352°)
	14:42 (220.72°)



Margay	
Number of Observations	26
Mean Vector (μ)	23:21 (350.42°)
Length of Mean Vector (r)	0.725
Median	23:00 (345°)
Concentration	2.17
Circular Variance	0.275
Circular Standard Deviation	03:03 (45.974°)
Standard Error of Mean	00:35 (8.961°)
95% Confidence Interval (-/+)	for μ 22:11 (332.853°)
	00:31 (7.987°)
99% Confidence Interval (-/+)	for μ 21:49 (327.335°)
	00:54 (13.505°)



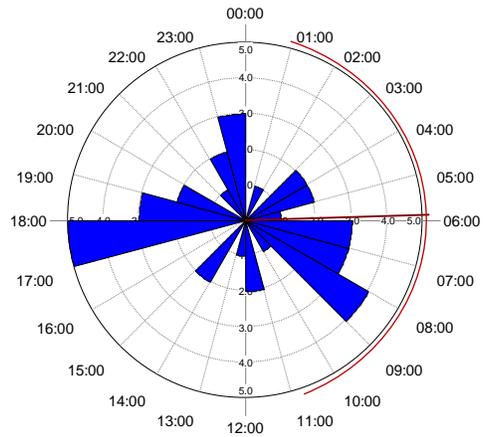
MARDIA-WATSON-WHEELER TESTS BETWEEN SEASONS

Variables (& observations)

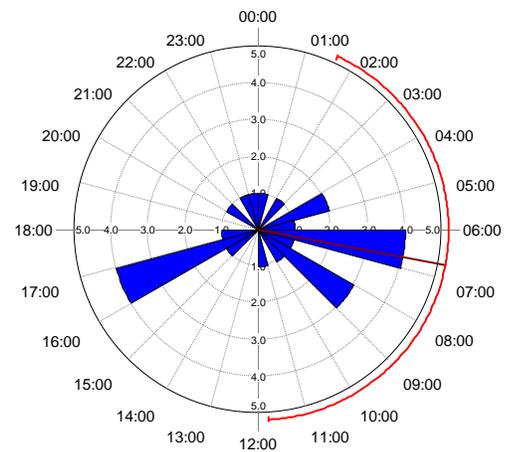
Puma (Temp.seca) & Puma (Temp. de lluvia) (38 & 24)

W p
1.622 0.444

Puma (Temporada seca)	
Number of Observations	38
Mean Vector (μ)	05:53 (88.262°)
Length of Mean Vector (r)	0.045
Median	08:00 (120°)
Concentration	0.09
Circular Variance	0.955
Circular Standard Deviation	09:30 (142.645°)
Standard Error of Mean	09:42 (145.689°)
95% Confidence Interval (-/+)	for μ 10:50 (162.654°) 00:55 (13.87°)
99% Confidence Interval (-/+)	for μ 04:51 (72.939°) 06:54 (103.585°)



Puma (Temporada de lluvia)	
Number of Observations	24
Mean Vector (μ)	06:42 (100.73°)
Length of Mean Vector (r)	0.211
Median	06:30 (97.5°)
Concentration	0.431
Circular Variance	0.789
Circular Standard Deviation	06:44 (101.134°)
Standard Error of Mean	02:35 (38.825°)
95% Confidence Interval (-/+)	for μ 01:38 (24.616°) 11:47 (176.843°)
99% Confidence Interval (-/+)	for μ 00:02 (0.708°) 13:23 (200.752°)



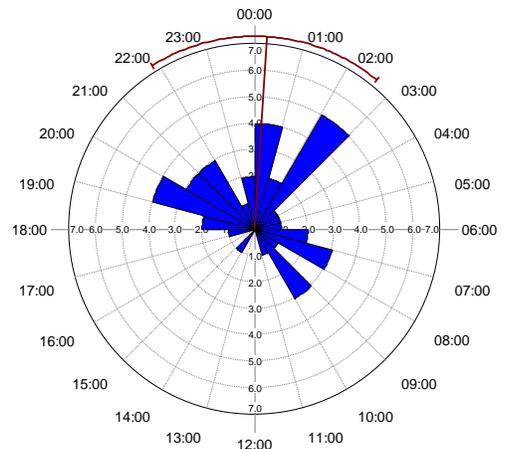
MARDIA-WATSON-WHEELER TESTS BETWEEN SEASONS

Variables (& observations)

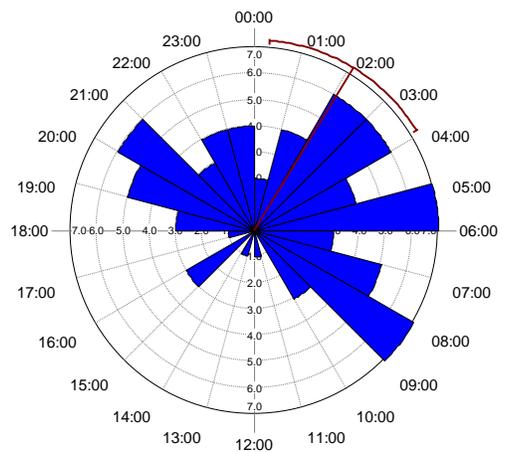
W p

Gato montés (Temp. seca) & Gato montés (Temp. de lluvia) (41 & 78) 2.116 0.347

Gato montés (Temporada seca)	
Number of Observations	41
Mean Vector (μ)	00:14 (3.63°)
Length of Mean Vector (r)	0.337
Median	00:00 (0°)
Concentration	0.716
Circular Variance	0.663
Circular Standard Deviation	05:37 (84.493°)
Standard Error of Mean	01:12 (18.211°)
95% Confidence Interval (-/+)	μ 21:51 (327.929°) 02:37 (39.332°)
99% Confidence Interval (-/+)	μ 21:06 (316.714°) 03:22 (50.546°)



Gato montés (Temporada de lluvia)	
Number of Observations	78
Mean Vector (μ)	02:05 (31.485°)
Length of Mean Vector (r)	0.325
Median	02:00 (30°)
Concentration	0.688
Circular Variance	0.675
Circular Standard Deviation	05:43 (85.881°)
Standard Error of Mean	00:54 (13.718°)
95% Confidence Interval (-/+)	μ 00:18 (4.592°) 03:53 (58.377°)
99% Confidence Interval (-/+)	μ 23:44 (356.145°) 04:27 (66.825°)



MARDIA-WATSON-WHEELER TESTS BETWEEN SEASONS

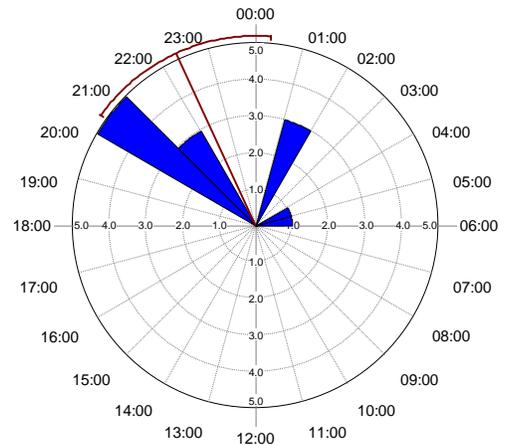
Variables (& observations)

W p

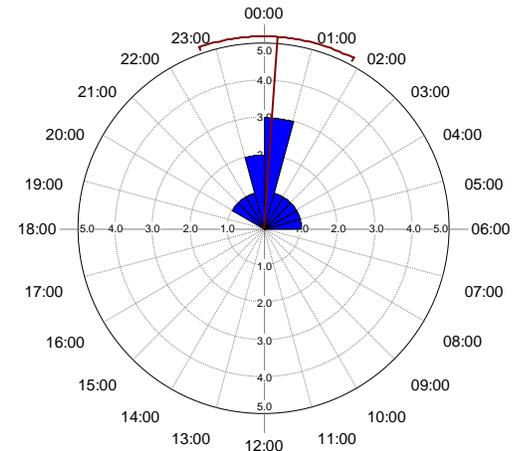
Margay (Temp. seca) & Margay (Temp. de lluvia) (13 & 13)

4.251 0.119

Margay (Temporada seca)	
Number of Observations	13
Mean Vector (μ)	22:20 (335.097°)
Length of Mean Vector (r)	0.702
Median	21:00 (315°)
Concentration	1.579
Circular Variance	0.298
Circular Standard Deviation	03:12 (48.194°)
Standard Error of Mean	01:00 (15.095°)
95% Confidence Interval (-/+)	for μ 20:22 (305.505°) 00:18 (4.689°)
99% Confidence Interval (-/+)	for μ 19:44 (296.209°) 00:55 (13.984°)



Margay (Temporada de lluvia)	
Number of Observations	13
Mean Vector (μ)	00:15 (3.926°)
Length of Mean Vector (r)	0.794
Median	00:00 (0°)
Concentration	2.186
Circular Variance	0.206
Circular Standard Deviation	02:35 (38.875°)
Standard Error of Mean	00:48 (12.059°)
95% Confidence Interval (-/+)	for μ 22:41 (340.285°) 01:50 (27.567°)
99% Confidence Interval (-/+)	for μ 22:11 (332.859°) 02:19 (34.993°)



MARDIA-WATSON-WHEELER TESTS BETWEEN SEASONS

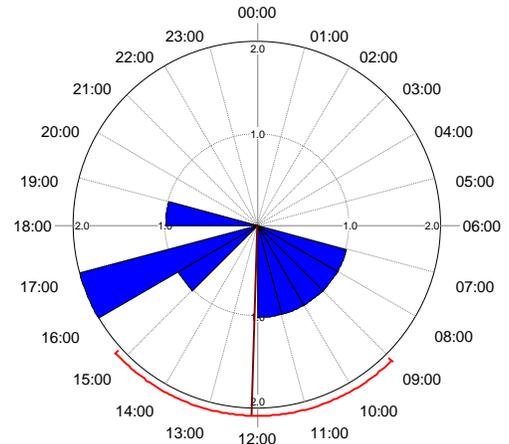
Variables (& observations)

W p

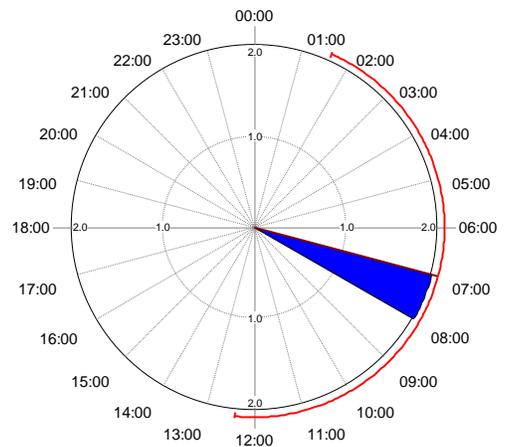
Yaguarundí (Temp. seca) & Yaguarundí (Temp. de lluvia) (9 & 2)

Can't calculate; one or more samples have fewer than 10 observations

Yaguarundí (Temporada seca)	
Number of Observations	9
Mean Vector (μ)	12:06 (181.617°)
Length of Mean Vector (r)	0.556
Median	11:00 (165°)
Concentration	1.177
Circular Variance	0.444
Circular Standard Deviation	04:08 (62.049°)
Standard Error of Mean	01:34 (23.602°)
95% Confidence Interval (-/+ for μ	09:01 (135.347°) 15:11 (227.887°)
99% Confidence Interval (-/+ for μ	08:03 (120.813°) 16:09 (242.421°)



Yaguarundí (Temporada de lluvia)	
Number of Observations	2
Mean Vector (μ)	07:00 (105°)
Length of Mean Vector (r)	1
Median	07:00 (105°)



Base de datos:

https://drive.google.com/file/d/1HM74Cjt9KdE3sUgl28AZEb_A4YF94dBw/view?usp=sharing

14.2 Anexo 2. Códigos para el Software R para la obtención de patrones de actividad y coeficiente de superposición. Las letras en color rojo son los resultados de este estudio y en las letras color negro con ">" son los códigos necesarios.

- Crear un documento en Excel con las columnas: Temporada (1, 2) Sps (lruf, pcon, pyag, lwie) y Time (0-1).

Los valores de Time serán las frecuencias de las horas. Ejemplo: 24:00 horas = 1, 12:00 horas = 0.5, 00:45 horas = 0.18.

Temp.	sps	time
1	lruf	1.0000
1	lruf	0,0417
2	lruf	0,125
2	lruf	0,1667
1	pcon	0.0417
1	pcon	0.1250
2	pcon	1.0000
2	pcon	0.0833
1	pyag	0.2917
1	pyag	0.3333
2	pyag	0.2917
2	pyag	0.2917
1	lwie	0.0417
1	lwie	0.0417
2	lwie	0,1667
2	lwie	0,9583

- Guardar el documento en formato .csv: [nicdata.csv](#)

<https://drive.google.com/file/d/1TAmdPkCXo5jdCzdiqBiyA4Fu6gzwmn3V/view?usp=sharing>

- Cargar el paquete de superposición y el archivo:

```
> library(overlap)
> ("C:\\Users\\Nicté\\Desktop\\nicdata.csv")
> nicdata<-read.csv("/Users/Nicté/Desktop/nicdata.csv", header=T)
> nicdata
```

- Cargar los estadísticos generales:

```
> table (nicdata$sps)
      lruf lwie pcon pyag
      119  26  62  11

> table (nicdata$time)
0.0417 0.0833 0.125 0.1667 0.2083 0.25 0.2917 0.3333 0.375 0.4167 0.4583
      11  13  10  11  12  12  15  16  9  2  5
```

```

0.5 0.5417 0.5833 0.625 0.6667 0.7083 0.75 0.7917 0.8333 0.875 0.9167 0.9583 1
1 1 3 5 6 8 9 11 16 11 9 12 10
> summary(nicdata$sps)
      lruf lwie pcon pyag
      119  26  62  11
> range (nicdata$time)
[1] 0.0417 1.0000
> summary(nicdata)
      temporada          sps          time
Min.   :1.000          lruf:119      Min.   :0.0417
1st Qu.:1.000          lwie: 26      1st Qu.:0.2083
Median :2.000          pcon: 62      Median :0.3958
Mean   :1.537          pyag: 11      Mean   :0.5050
3rd Qu.:2.000          3rd Qu.:0.8333
Max.   :2.000          Max.   :1.0000
> timeRad <- nicdata$time * 2 * pi

```

- Graficas

```

> lruf<- timeRad[nicdata$temporada & nicdata$sps == "lruf"]
> densityPlot(lruf, rug=T)
> pcon<- timeRad[nicdata$temporada & nicdata$sps == "pcon"]
> densityPlot(pcon, rug=T)
> pyag<- timeRad[nicdata$temporada & nicdata$sps == "pyag"]
> densityPlot(pyag, rug=T)
> lwie<- timeRad[nicdata$temporada & nicdata$sps == "lwie"]
> densityPlot(lwie, rug=T)

```

- Superposición

```

> lrufpconest <- overlapEst(lruf, pcon, type="Dhat4")
> lrufpconest
      Dhat4
0.7452899
> overlapPlot(lruf, pcon, main="lruf vs pcon")
> legend("topright", c("lruf", "pcon"), lty=c(1,2), col=c(1,4), bty="n")
> lrufpyagest <- overlapEst(lruf, pyag, type="Dhat4")
> lrufpyagest
      Dhat4
0.3779553
> overlapPlot(lruf, pyag, main="lruf vs pyag")
> legend("topright", c("lruf", "pyag"), lty=c(1,2), col=c(1,4), bty="n")
> lruflwieest <- overlapEst(lruf, lwie, type="Dhat4")
> lrufplwieest
      Dhat4
0.667232

```

```

> overlapPlot(lruf, lwie, main="lruf vs lwie")
> legend("topright", c("lruf", "lwie"), lty=c(1,2), col=c(1,4), bty="n")
> pconpyagest <- overlapEst(pcon, pyag, type="Dhat4")
> pconpyagest
      Dhat4
0.6048116

> overlapPlot(pcon, pyag, main="pcon vs pyag")
> legend("topright", c("pcon", "pyag"), lty=c(1,2), col=c(1,4), bty="n")
> pconlwieest <- overlapEst(pcon, lwie, type="Dhat4")
> pconlwieest
      Dhat4
0.4036331

> overlapPlot(pcon, lwie, main="pcon vs lwie")
> legend("topright", c("pcon", "lwie"), lty=c(1,2), col=c(1,4), bty="n")
> pyaglwieest <- overlapEst(pyag, lwie, type="Dhat4")
> pyaglwieest
      Dhat4
0.04844357

> overlapPlot(pyag, lwie, main="pyag vs lwie")
> legend("topright", c("pyag", "lwie"), lty=c(1,2), col=c(1,4), bty="n")

```

- Bootstrap

Meredith y Ridout (2017) explican que estos análisis tratan a la muestra como representativa de la población y que, además generan una gran cantidad de muestras nuevas mediante el muestreo aleatorio de observaciones con reemplazo de la muestra original, sin embargo, como ejemplifican, si la muestra original tiene observaciones en un solo rango de horas, el remuestreo no arrojará observaciones en ese rango, mientras que en la naturaleza podría hacerlo. Para tener en cuenta eso, se corrige con un bootstrap suavizado, esta nueva muestra será del mismo tamaño que la original, pero con algunos datos fuera del rango. Se utiliza entonces `bootEst` para generar estimaciones de superposición de cada par de muestras. Teniendo en cuenta que los valores de Δ_4 diferirán, por el sesgo bootstrap. Los autores no recomiendan usar Δ_4 nuevo, pero es necesario obtenerlo para el Intervalo de confianza.

```

> lrufboot <- resample(lruf, 1000)
> dim(lrufboot)
      [1] 119 1000
> pconboot <- resample(pcon, 1000)
> dim(pconboot)
      [1] 62 1000

```

```

> pyagboot <- resample(pyag, 1000)
> dim(pyagboot)
[1] 11 1000
> lwieboot <- resample(lwie, 1000)
> dim(lwieboot)
[1] 26 1000
> lrufpcon <- bootEst(lrufboot, pconboot, type="Dhat4")
> ( BSmean <- mean(lrufpcon) )
[1] 0.7569685
> lrufpyag <- bootEst(lrufboot, pyagboot, type="Dhat4")
> ( BSmean <- mean(lrufpyag) )
[1] 0.3979751
> lruflwie <- bootEst(lrufboot, lwieboot, type="Dhat4")
> ( BSmean <- mean(lruflwie) )
[1] 0.6641909
> pconpyag <- bootEst(pconboot, pyagboot, type="Dhat4")
> ( BSmean <- mean(pconpyag) )
[1] 0.5536842
> pconlwie <- bootEst(pconboot, lwieboot, type="Dhat4")
> ( BSmean <- mean(pconlwie) )
[1] 0.4643013
> pyaglwie <- bootEst(pyagboot, lwieboot, type="Dhat4")
> ( BSmean <- mean(pyaglwie) )
[1] 0.1295892

```

- Intervalo de confianza 95%

```

> bootCI(lrufpconest, lrufpcon)

```

	lower	upper
norm	0.6119417	0.8519202
norm0	0.6253007	0.8652792
basic	0.6196288	0.8559627
basic0	0.6212582	0.8575921
perc	0.6346172	0.8709511

```

> bootCI(lrufpyagest, lrufpyag)

```

	lower	upper
norm	0.1983768	0.5174944
norm0	0.2183966	0.5375141
basic	0.1790216	0.5139583
basic0	0.2219326	0.5568693
perc	0.2419524	0.5768891

```

> bootCI(lruflwieest, lruflwie)

```

	lower	upper
norm	0.5365255	0.8040205
norm0	0.5334845	0.8009795
basic	0.5452575	0.8052918
basic0	0.5322132	0.7922475
perc	0.5291722	0.7892065

```

> bootCI(pconpyagest, pconpyag)

```

	lower	upper
norm	0.4664250	0.8454531

```

norm0 0.4152976      0.7943257
basic  0.4701797      0.8499635
basic0 0.4107872      0.7905709
perc   0.3596598      0.7394435
> bootCI(pconlwieest, pconlwie)
      Lower      upper
norm  0.1953130    0.4906168
norm0 0.2559812    0.5512850
basic  0.1967038    0.4948605
basic0 0.2517374    0.5498942
perc   0.3124056    0.6105624
> bootCI(pyaglwieest, pyaglwie)
      lower      upper
norm  -0.17446914  0.10906511
norm0 -0.09332355  0.19021070
basic  -0.19530220  0.08561993
basic0 -0.06987837  0.21104376
perc   0.01126722  0.29218935

```

- Corrección del intervalo

Como el coeficiente de superposición toma valores de 0 a 1; todos los intervalos de confianza implican correcciones aditivas para valores fuera del rango. Se corrige en una escala logística mediante `bootCIlogit`. Meredith y Ridout, (2017) mencionan que el estimador `basic-0` con bootstraps suavizados son el mejor estimador del intervalo de confianza.

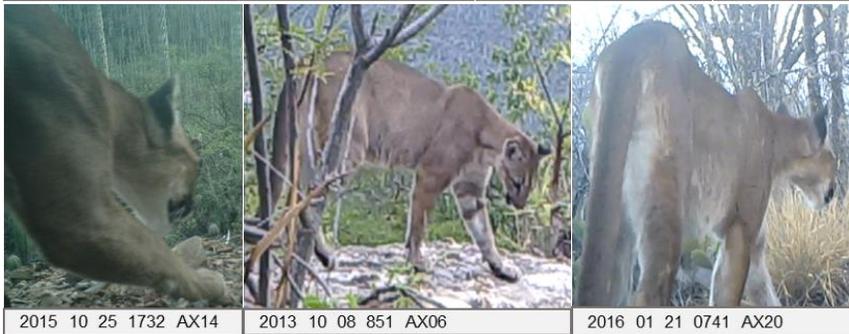
```

> bootCIlogit(lrufpconest, lrufpcon)
      lower      upper
norm  0.5716128    0.8393925
norm0 0.5965251    0.8527441
basic  0.5591961    0.8313491
basic0 0.6105212    0.8589773
perc   0.6346172    0.8709511
> bootCIlogit(lrufpyagest, lrufpyag)
      lower      upper
norm  0.2216824    0.5287433
norm0 0.2343821    0.5466784
basic  0.2130752    0.5363195
basic0 0.2289650    0.5591855
perc   0.2419522    0.5768891
> bootCIlogit(lruflwieest, lruflwie)
      lower      upper
norm  0.5185979    0.7877774
norm0 0.5192693    0.7882266
basic  0.5178012    0.7815229
basic0 0.5285020    0.7887588
perc   0.5291722    0.7892066
> bootCIlogit(pconpyagest, pconpyag)
      lower      upper
norm  0.4577624    0.8060770

```

```
norm0 0.4081831    0.7725191
basic  0.4521545    0.8065817
basic0 0.4074025    0.7764689
perc   0.3596598    0.7394435
> bootClogit(pconlwieest, pconlwie)
      lower      upper
norm   0.2239838  0.4937072
norm0  0.2691256  0.5543750
basic   0.2261155  0.5020493
basic0  0.2626127  0.5513535
perc    0.3124056  0.6105624
> bootClogit(pyaglwieest, pyaglwie)
      lower      upper
norm   0.00388052  0.1072403
norm0  0.009084844 0.2203931
basic   0.006239328 0.1852975
basic0  0.004818769 0.1492313
perc    0.011267092 0.2921893
```


PcH02



PcH03



PcM04



PcM05



PcM06



PcC07





LRd03



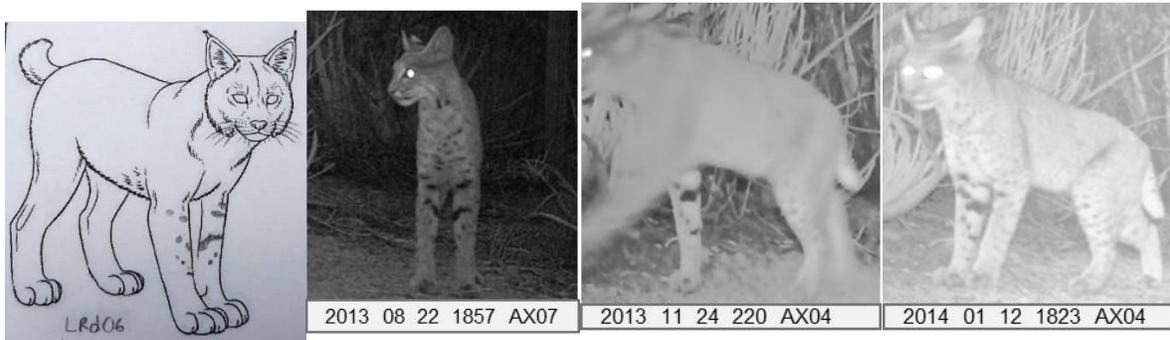
LRd04



LRd05



LRd06



LRd07

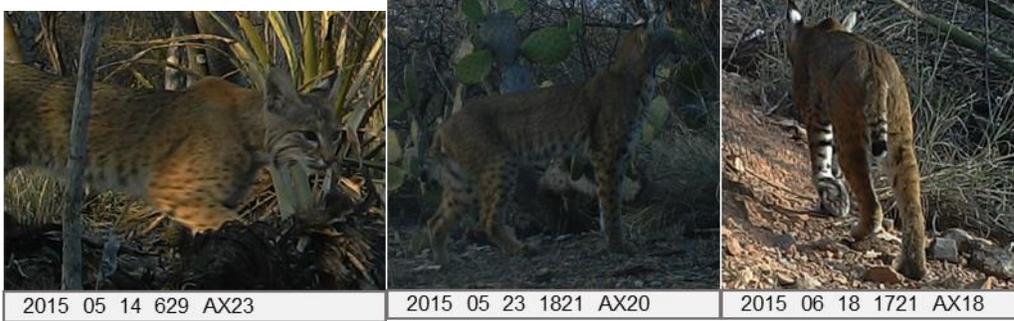


LRd08



LRd09





LRd10

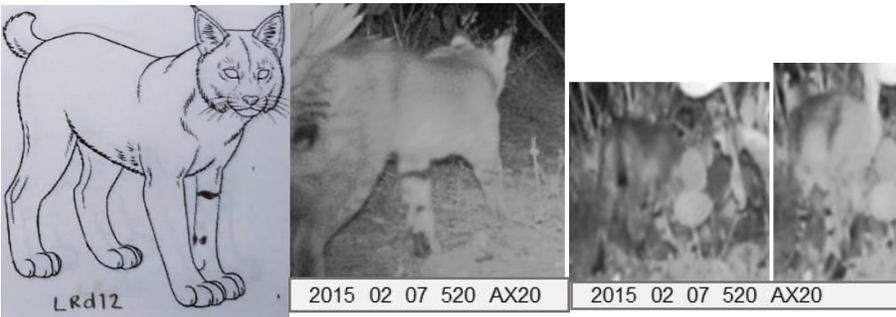




LRd11



LRd12



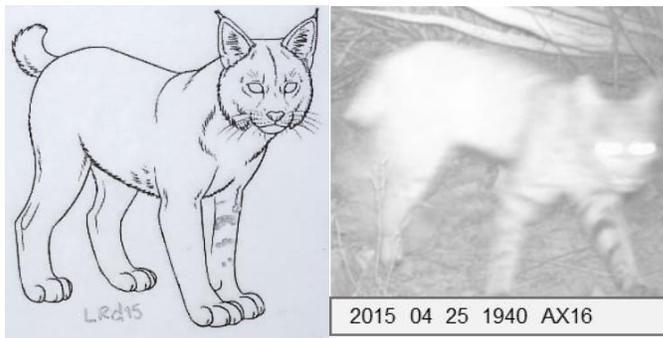
LRd13



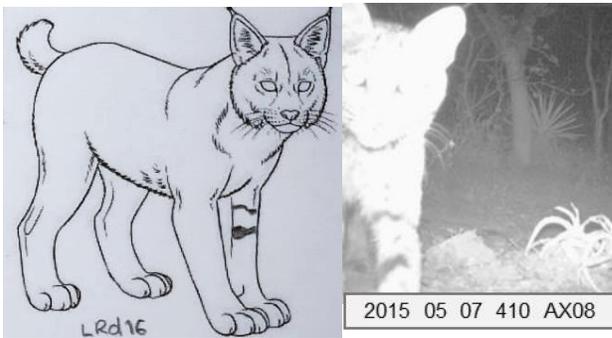
LRd14



LRd15



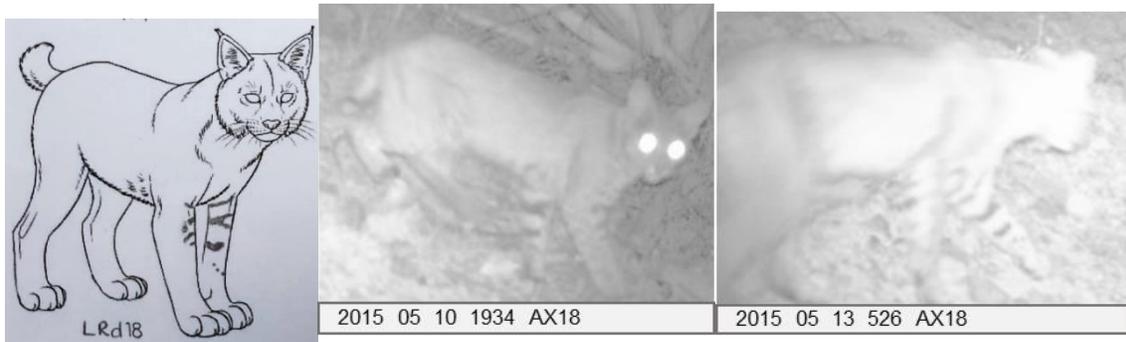
LRd16



LRd17



LRd18



LRd19



LRd20



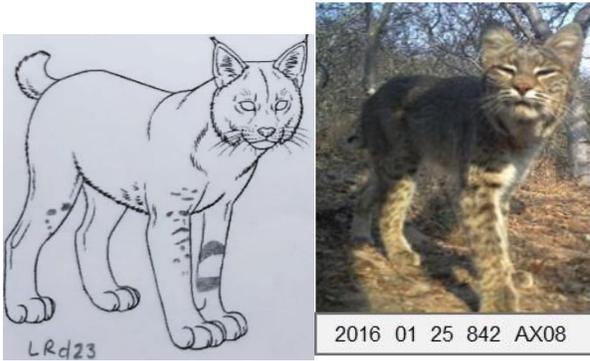
LRd21



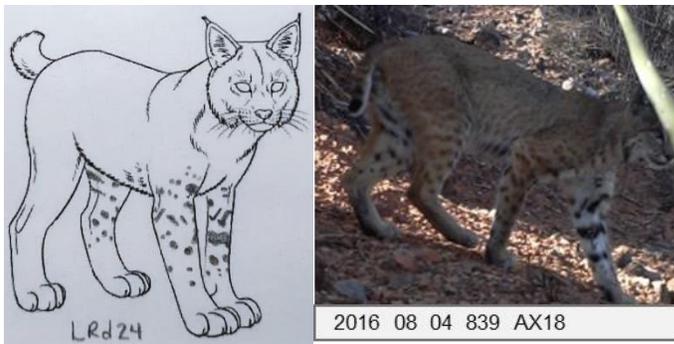
LRd22



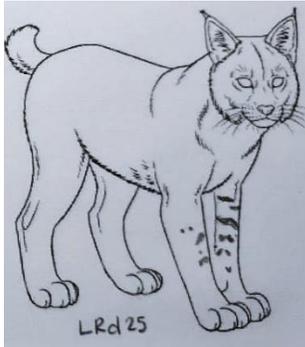
LRd23



LRd24



LRd25



2016 08 25 1707 AX00



2016 11 12 1331 AX00



2017 02 15 841 AX00



2017 02 01 852 AX00



2017 01 13 1136 AX00



2016 12 28 1614 AX00

LRd26



2016 09 01 1355 AX00