



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

LICENCIATURA EN ECOLOGIA

Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad
Morelia

Interacciones espaciales y temporales entre
jaguares y pumas en la Reserva de la Biosfera Sierra
Gorda, Querétaro, México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADO EN ECOLOGÍA

P R E S E N T A

Diana Andrea Nieves Rocha

DIRECTOR DE TESIS: Dr. Carlos Alberto López González

MORELIA, MICHOACÁN

OCTUBRE, 2022



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.



ESCUELA
NACIONAL
DE ESTUDIOS
SUPERIORES
UNIDAD MORELIA

10
años
(2011-2021)

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES UNIDAD MORELIA
SECRETARÍA GENERAL
SERVICIOS ESCOLARES

MTRA. IVONNE RAMÍREZ WENCE
DIRECTORA
DIRECCIÓN GENERAL DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
PRESENTE

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la **sesión ordinaria 02** del **Comité Académico** de la **Licenciatura en Ecología** de la Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES) Unidad Morelia celebrada el día **18 de mayo de 2022**, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para la presentación del Trabajo Profesional de la alumna **Diana Andrea Nieves Rocha** de la Licenciatura en **Ecología**, con número de cuenta **417071149**, con el trabajo titulado: **"Interacciones espaciales y temporales entre jaguares y pumas en la Reserva de la Biosfera Sierra Gorda, Querétaro, México"**, bajo la dirección como tutor del **Dr. Carlos Alberto López González**.

El jurado queda integrado de la siguiente manera:

Presidente:	Dr. Rodrigo Macip Ríos
Vocal:	Dr. Jorge Alberto Contreras Garduño
Secretario:	Dr. Carlos Alberto López González
Suplente:	Dr. Francisco Mora Ardilla
Suplente:	M. en C. Luis Fernando Alvarado Ramos

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Morelia, Michoacán a 25 de noviembre de 2022.


DRA. YUNUEN TAPIA TORRES
SECRETARIA GENERAL

CAMPUS MORELIA

Antigua Carretera a Pátzcuaro N° 8701, Col. Ex Hacienda de San José de la Huerta
58190, Morelia, Michoacán, México. Tel: (443)689.3500 y (55)5623.7300, Extensión Red UNAM: 80614
www.enesmorelia.unam.mx

Agradecimientos profesionales

Quisiera agradecer a la ENES Morelia, especialmente a la licenciatura en Ecología por todos los recursos, conocimientos y herramientas brindadas a lo largo de mi carrera. Agradezco también al laboratorio de zoología de la universidad autónoma de Querétaro, particularmente al Dr. Carlos Alberto López Gonzales por darme la oportunidad de realizar mi tesis de licenciatura bajo su dirección y por todo el apoyo que me brindó durante todo este proceso a pesar de la modalidad virtual y todas sus desventajas.

A mis sinodales, el Dr. Rodrigo Macip Ríos, Dr. Jorge Contreras Garduño, Dr. Francisco Mora Ardila y al Mtro. Luis Fernando Alvarado Ramos por el tiempo invertido en revisar mi tesis, así como sus importantes correcciones y consejos para mejorar este trabajo.

Finalmente quiero agradecer a mis profesores de la licenciatura, por brindarme todos los conocimientos necesarios para formarme como ecóloga, porque en cada clase, cada salida a campo, veía la pasión y la calidad con la que enseñaban, inspirándome así a llegar hasta este momento, esperando seguir desarrollándome profesionalmente.

Agradecimientos personales

Quisiera agradecer principalmente a mis padres, por todo su amor, apoyo y sustento incondicional a lo largo de mi carrera y del proceso de titulación. Gracias por impulsarme a ser mejor cada día y recordarme mis capacidades para lograr lo que me proponía. Y sobre todo gracias por no perder la confianza en mí. A mis hermanos por su apoyo moral durante todo este proceso, por echarme porras y regañarme cuando me desanimaba.

A mi familia en general, abuelitos, tíos, primas, etc., por mandarme siempre buenos deseos y alentarme a terminar y avanzar en lo que sea que quisiera.

A todas mis amigas y amigos que han estado incondicionalmente en este proceso, escuchando mis exposiciones, haciendo observaciones y brindando contención en los momentos de crisis.

A mis compañeros ecólogos por su apoyo a lo largo de toda la carrera, por todos los proyectos y horas de trabajo juntos. Porque pude aprender de cada uno de ellos, de sus talentos y habilidades para superar esta carrera.

Finalmente quiero dedicar esta tesis y agradecer a mi abuelita María, gracias por siempre mirar con tanto amor y entusiasmo esta carrera, gracias por preguntar e interesarte siempre sobre lo que hacía, confió en que te hubiera hecho muy feliz saber que me titule finalmente.

Índice

Resumen	7
Abstract	8
1. Introducción	9
2. Antecedentes.....	12
2.1 Marco teórico.....	12
2.2 Descripción de las especies	15
2.2.1 <i>Puma concolor</i>	15
2.2.2 <i>Panthera onca</i>	18
2.3 Estudios previos.....	22
3. Objetivos e hipótesis.....	25
3.1 Objetivo general	25
3.2 Hipótesis.....	25
4. Materiales y métodos.....	26
4.1 Área de estudio	26
4.2 Diseño de muestreo.....	27
4.3 Análisis de datos.....	29
4.4 Análisis de segregación espacial.....	29

4.4.1 Covariables para los modelos de ocupación.....	29
4.4.2 Modelos de ocupación.....	30
4.5 Análisis de patrones de actividad	32
5. Resultados.....	34
5.1 Resultados de cámara trampa.....	34
5.2 Modelos de ocupación	34
5.3 Patrones de actividad temporal.....	40
6. Discusión.....	43
6.1 Modelos de ocupación	43
6.2 Patrones de actividad temporal.....	46
7. Conclusiones.....	48
8. Referencias.....	49

Resumen

El jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) son especies simpátricas a lo largo del Neotrópico. La coexistencia de estos felinos ha sido objeto de diversos estudios para entender los mecanismos detrás de esta. Por lo tanto, el objetivo de este estudio fue analizar si existe segregación espacial y temporal entre pumas y jaguares dentro de la Reserva de la Biosfera de Sierra Gorda que pudiera estar explicando la coexistencia entre estos felinos. Para lograr esto, se utilizaron modelos de ocupación (*single season-single species*) y análisis de patrones de actividad con los registros fotográficos independientes de 145 cámaras trampa durante 4 años (2013-2016). Para los modelos de ocupación se utilizó la cobertura forestal, distancia a los pueblos, elevación, pendiente, densidad de humanos, ocupación del venado cola blanca, densidad del ganado y la presencia de pumas (esto último para los modelos de ocupación del jaguar). Se encontraron 38 registros de jaguares y 39 de pumas. La detección del jaguar (p) fue 0.117 (0.022) y el uso de hábitat (ψ) fue 0.255 (0.056) mientras que en el puma la p fue de 0.089 (0.013) y ψ de 0.619 (0.085). Se encontró que la ocupación de jaguares tenía una relación negativa con la elevación y una relación positiva con la distancia a las localidades humanas más cercanas y la presencia de pumas. La ocupación del puma también mostró una correlación negativa con la elevación y la ocupación del venado cola blanca. Ambos felinos mostraron actividad durante todo el día, con picos de actividad crepuscular nocturna y un coeficiente de superposición del 72%. Los pumas tuvieron una superposición temporal del 70% con el venado cola blanca. Los resultados sugieren que la coexistencia entre estos felinos se debe a una segregación temporal dada por los picos de actividad y una partición espacial donde las presas, en este caso el venado cola blanca, están influyendo en los hábitos de los pumas.

Abstract

Jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) are sympatric species that coexist throughout their distribution in the Neotropics. The coexistence of these cats has been the subject of many studies in order to understand the mechanisms behind it. Therefore, the objective was to analyze whether there is spatial and temporal segregation between pumas and jaguars within the Sierra Gorda Biosphere Reserve that could explain the coexistence between both felids. To achieve this, we used occupancy models (single season - single species) and activity pattern analysis with the independent photographic records of 145 camera-traps over four years (2013-2016). We used forest cover, distance to towns, elevation, slope, density of humans, white-tailed deer occupancy, livestock density and the presence of pumas for jaguar occupancy models. We found 38 records of jaguars and 39 of pumas. We determined that jaguar detection (p) was 0.117 (0.022) and occupancy (ψ) was 0.255 (0.056) while puma p was 0.089 (0.013) and ψ was 0.619 (0.085). We found that jaguar occupancy had a negative relation to elevation and a positive relation with distance to the nearest human localities and puma presence. Puma occupancy showed a negative correlation, but with a less pronounced slope with elevation and white-tailed deer occupancy. Activity patterns of both felids were active throughout the day, with night-crepuscular activity peaks and an overlap coefficient of 72%. Pumas had a 70% temporal overlap with white-tailed deer. The results suggest that the coexistence between these felids is due to a temporal segregation given by the peaks of activity and a spatial partition where the prey, in this case the white-tailed deer, are significantly influencing the habits of the pumas.

1. INTRODUCCIÓN

La competencia interespecífica es una de las interacciones más estudiadas pues es uno de los mecanismos de organización más importantes de las comunidades (Linnell & Strand, 2000; Schoener, 1974; Ripple *et al.*, 2014; Di Bitetti *et al.*, 2010). Uno de los grupos modelos para evaluar la competencia interespecífica es el orden de los Carnívora, debido a que son depredadores tope en las redes tróficas (Linnell & Strand, 2000; Elbroch & Kusler, 2018). De acuerdo al principio de exclusión competitiva, si dos o más especies compiten localmente por el mismo recurso una de estas terminará desplazando a la otra. Sin embargo, se sabe que las especies competidoras pueden coexistir si existe algún mecanismo de segregación ecológica en alguno de los ejes o componentes que conforman su nicho (Schoener, 1974; Ramesh *et al.*, 2012; Scognamillo *et al.*, 2003). El que esto suceda dependerá de la accesibilidad, abundancia, densidad, distribución de recursos y las limitaciones que suponga obtenerlos (Hutchinson, 1967; MacArthur & Levins, 1967; Palomares & Caro, 1999; Scognamillo *et al.*, 2003).

Durante décadas se han estudiado cuales son los mecanismos que están detrás de la coexistencia entre dos o más especies simpátricas dentro del mismo gremio (Gordon, 2000; MacArthur & Levins, 1967; Schoener, 1974). Cuando las especies tienen similitudes en dieta y morfología como en el caso de algunas especies de felinos (Donadio & Buskirk, 2006; Davies *et al.*, 2007), la coexistencia puede lograrse mediante mecanismos de comportamiento como lo son la segregación espacial o temporal (Ramesh *et al.*, 2012, Kronfeld-Schor & Dayan, 2003). Además, se han propuesto otros factores extrínsecos como la especificidad del hábitat, especialización en presas de diferentes tamaños y la segregación temporal tanto de

las presas como de los depredadores los cuales también podrían estar determinando la coexistencia (Ramesh *et al.*, 2012; Di Bitetti *et al.*, 2009).

Los jaguares (*Panthera onca*) y los pumas (*Puma concolor*) son especies simpátricas que se han estudiado previamente y se sabe que coexisten en diversas áreas a lo largo de su distribución en el neotrópico (Scognamillo *et al.*, 2003). Estas son las dos especies de felinos más grandes existentes en el nuevo mundo (Sunquist & Sunquist, 2002), con pesos que oscilan entre los 29-120 kg en el caso de los pumas y los 31-158 kg en el caso de los jaguares (Ceballos *et al.*, 2010). La coexistencia de estos dos felinos ha sido objeto de muchas investigaciones con la finalidad de entender cuáles son los mecanismos que permiten la coexistencia entre estos dos carnívoros (Ramesh *et al.*, 2012; Schoener, 1974).

La segregación alimenticia es uno de los principales mecanismos estudiados. Estudios previos confirman que dentro de algunas áreas a lo largo de su distribución existe solapamiento en sus dietas, por lo que se ha encontrado que puede haber selectividad en cuanto a las presas y tamaño de las mismas (Novack *et al.*, 2005; de Oliveira & Medellín, 2002; Iriarte *et al.*, 1990). Esta diferencia se hace mayor o menor con respecto a diferentes factores tales como: el tamaño de los depredadores, densidad y abundancia de las presas o el tamaño de las mismas (Scognamillo *et al.*, 2003). Por otra parte, en diversos trabajos se ha encontrado que la densidad y abundancia de animales domésticos, particularmente el ganado puede ser también una variable importante para la segregación alimenticia entre ambos carnívoros, puesto que esta forma parte importante de la biomasa consumida de los felinos (Crawshaw & Quigley, 2002; de Azevedo, 2008).

Como se menciona anteriormente, los factores espaciales y temporales tienen implicaciones importantes para explicar la coexistencia cuando la dieta o morfología es similar entre

carnívoros (Ramesh *et al.*, 2012). Para el factor espacial se ha encontrado que se puede dar una segregación basados en la especificidad del uso de hábitat. En el caso de los pumas y jaguares, se ha encontrado que las diferencias tanto biológicas como de comportamiento permiten que se de esta segregación, como la cercanía a cuerpos de agua (Sollmann *et al.*, 2012), refugios, condiciones del terreno (Astete *et al.*, 2017a, 2017b), tolerancia a la perturbación, competencia con otros depredadores (Sollmann *et al.*, 2012; Elbroch & Kusler, 2018), densidad y abundancia de presas (Taber *et al.*, 1997; Durant, 1998).

En cuanto a la segregación temporal, se ha propuesto que ambos carnívoros se evitan temporalmente para reducir la competencia (Romero-Muñoz *et al.*, 2010). Sin embargo, también se han encontrado casos en donde la sobreposición temporal es bastante alta, siendo la estrecha relación entre picos de actividad de los depredadores y sus presas potenciales lo que evita dicha competencia entre felinos (Gutiérrez-González & López-González, 2017; Hernández-SaintMartín *et al.*, 2013; Núñez, 2000). Los picos de actividad de estos depredadores no son estáticos, por lo que pueden ir cambiando de acuerdo a distintos factores como las horas del día y/o perturbaciones tanto antropogénicas como naturales (Ávila-Nájera *et al.*, 2016, 2020).

Existen pocos trabajos acerca de la coexistencia de estos felinos en la zona central de México, La mayoría de los estudios son al norte de su distribución y en las poblaciones del sur (Ávila-Nájera *et al.*, 2016, 2020; Gutiérrez-González & López-González, 2017). De esta falta de conocimiento sobre la coexistencia de pumas y jaguares en la zona, surgieron las siguientes interrogantes: ¿Existe una segregación espacial y/o temporal entre pumas (*Puma concolor*) y jaguares (*Panthera onca*) en la Reserva de la biosfera Sierra Gorda, Querétaro, que pueda estar explicando su coexistencia? ¿La presencia de alguna de sus presas potenciales (O.

virginianus y ganado bovino) tiene algún efecto sobre la posible segregación espacial y/o temporal entre depredadores?

En este trabajo se pretende evaluar únicamente si existe una segregación espacial y temporal que este contribuyendo a la coexistencia de pumas y jaguares en la Reserva de la Biosfera de Sierra Gorda (RBSG). Además, se hacen algunas aproximaciones de cómo afecta la presencia de las presas sobre estos mecanismos. Conocer los efectos espaciales y temporales sobre la coexistencia de estos felinos permitiría desarrollar proyectos de conservación de vida silvestre en la reserva.

2. ANTECEDENTES

2.1 Marco teórico

Conceptos relevantes sobre la competencia interespecífica y coexistencia

La idea central del concepto de la **competencia interespecífica** es que los individuos de una especie sufren reducciones en la fecundidad, crecimiento y supervivencia como resultado de la explotación o interferencia de individuos de otra especie (Begon *et al.*, 2006). Esto tendrá consecuencias sobre la dinámica de población de las especies competidoras. La cual a su vez puede influir sobre la distribución y evolución de las especies. La competencia interespecífica se produce cuando dos o más especies comparten una misma fuente de recursos y esta fuente se vuelve insuficiente para las especies involucradas (Begon *et al.*, 2006). Esta competencia es una interacción de carácter negativo, debido a que al menos una de las especies resulta perjudicada. De acuerdo a como sean las características entre las especies interactuantes y del hábitat, se puede dar la coexistencia o la exclusión competitiva. La teoría detrás del

principio de **exclusión competitiva** es que los nichos ecológicos son exclusivos para cada especie y para que dos o más especies puedan coexistir en un mismo hábitat, es necesario que existan diferencias suficientes en los nichos. Por lo tanto, si dos o más especies explotan el mismo nicho, suele haber competencia. La competencia por un mismo nicho puede provocar la extinción, exclusión o desplazamiento de la especie o especies subordinadas (Begon *et al.*, 2006).

Otro de los conceptos clave para entender el cómo se da la competencia interespecífica es el nicho ecológico, este concepto es comúnmente confundido con el concepto de **hábitat**, el cual en sentido estricto es el lugar en donde los organismos viven. Cada hábitat puede proveer múltiples nichos diferentes (Begon *et al.*, 2006). Por lo tanto, el concepto de **nicho** propuesto por Hutchinson en 1957, es básicamente el conjunto de las tolerancias y requerimientos, que determinan las condiciones y recursos que un organismo necesita para vivir. El nicho es visto como un hipervolumen que contiene n dimensiones, por lo tanto, es complejo visualizarlo. Básicamente los límites del nicho son aquellos lugares donde un individuo pueda vivir, crecer y reproducirse (Begon *et al.*, 2006).

Hutchinson propuso una distinción entre el nicho: el nicho fundamental y el nicho realizado. El primero, también conocido como nicho potencial, es un intervalo de condiciones ambientales que permiten que una especie pueda sobrevivir, mientras que el nicho realizado es una fracción del nicho fundamental en donde hay un acceso limitado a las condiciones y recursos que les permiten sobrevivir (Begon *et al.*, 2006).

Modelos de ocupación

La probabilidad de ocupación es aquella probabilidad de que una especie ocupe una unidad de muestreo durante un periodo de tiempo determinado (MacKenzie *et al.*, 2002, 2006). Sin embargo, el número real de sitios ocupados por la especie no se conoce siempre de manera exacta, por lo que se pueden obtener tener falsos negativos. De esta manera podemos tener tres escenarios dentro del sitio de estudio: 1) que esté presente la especie y se detecte, 2) que esté presente la especie, pero no se está detectando y 3) que la especie este ausente dentro del sitio. Debido a estos escenarios planteados se dice que se tiene una “detección imperfecta” (Mackenzie *et al.*, 2002, 2006). Para resolver este problema se estima la probabilidad de detección (p), que es la probabilidad de detectar a la especie en el sitio y de esta manera obtener inferencias más precisas de lo que realmente está sucediendo en el sitio de estudio (MacKenzie *et al.*, 2002).

Los modelos de ocupación fueron inicialmente desarrollados por MacKenzie *et al.*, (2002) y han sido un elemento básico para los estudios de vida silvestre desde su publicación. Estos modelos estiman la proporción del área ocupada por una especie en un sitio determinado y parten de la premisa de que existe una detección imperfecta. Los modelos estiman de manera simultánea la probabilidad de ocupación (ψ) y la probabilidad de detección (p), todo esto a partir de múltiples repeticiones a lo largo del sitio de muestreo establecido. Donde la detección se representa con “1” y la no detección como “0” (MacKenzie *et al.*, 2002). Además, los modelos de ocupación permiten realizar inferencias acerca de los efectos que tienen tanto las variables continuas como las categóricas sobre la ocupación de hábitat de la especie o especies de estudio. A estos modelos se les puede agregar otros factores como la

variación temporal (modelos de múltiples temporadas) y de esta manera se podrían estimar tasas de colonización y extinción (MacKenzie *et al.*, 2006).

El modelo básico de una temporada (*single season - single species*) es un modelo jerárquico en el que se presentan dos procesos estocásticos: 1) Un sitio puede estar ocupado (ψ) o no ($1-\psi$) por una especie. 2) Dado el estado de ocupación, se puede detectar a la especie. Por lo que, si el sitio no está ocupado, la especie no será detectada; pero si el sitio está ocupado, entonces cada muestreo es una probabilidad para detectar la especie (MacKenzie *et al.*, 2002, 2006).

Los supuestos generales básicos de estos modelos de ocupación son: 1) el estado de ocupación en los sitios no cambia durante la temporada de muestreo, por lo que se asume que son poblaciones cerradas; 2) la probabilidad de ocupación es constante en todos los sitios o varía mediante la modelación de covariables; 3) la probabilidad de detección es constante en todos los sitios o varía mediante la modelación de covariables; 4) la detección de una especie es independiente en cada repetición, no debe existir correlación espacial o temporal; y 5) las especies observadas en cada punto son independientes, sin falsas identificaciones (Mackenzie *et al.*, 2006).

2.2 Descripción de las especies

2.2.1 *Puma concolor*

El puma (*Puma concolor*), pertenece a la familia Felidae, es el quinto felino más grande del mundo (Nowak, 2005). El peso promedio de los individuos adultos puede variar desde los 67 kg hasta los 103 kg para los machos y de 36 a 60 kg para las hembras (Sunquist & Sunquist, 2002). Por otra parte, el tamaño promedio de los pumas de la cabeza hasta la punta

de la cola oscila entre los 1,050 mm y 1,959 mm para los machos y de 966 mm a 1,517 mm para las hembras, estos registros van a variar con respecto a la geografía (Nowak, 2005). Presentan un pelaje corto y denso con una coloración que varía desde colores pardos amarillentos a colores grisáceos o rojizos, mientras que en el vientre y garganta prevalece un pelaje con una coloración blanca (Ceballos *et al.*, 2010; Nowak, 2005). Además, presentan una mancha blanca alrededor del hocico y un parche negro en el área de los bigotes (Ceballos *et al.*, 2010; Nowak, 2005).

El puma es el carnívoro con mayor rango de distribución en el continente americano. Se les puede encontrar desde el suroeste de Canadá, pasando por el centro de Estados Unidos, todo México, hasta llegar al sur de Chile y Argentina (Sunquist & Sunquist, 2002) (Figura 1). Dada su amplia distribución, suelen tener una gran plasticidad ecológica por lo que se les puede encontrar en una gran variedad de hábitats naturales, que van desde bosques templados, selvas secas y lluviosas, pantanos, humedales, matorrales e incluso desiertos (Ceballos *et al.*, 2010; Nowak, 2005). Una de las características importantes de los hábitats que frecuentan los pumas es el relieve, prefieren paisajes accidentados con pendientes pronunciadas y terrenos escabrosos, los cuales les proveen sitios de refugio (Dickson & Beier, 2002). El rango altitudinal donde pueden ser encontrados se extiende desde alturas a nivel de mar hasta los 3,500 msnm, pero es mucho más abundante en elevaciones menores a los 2,500 msnm (Ceballos *et al.*, 2010; Nowak, 2005).

Los pumas son especies tolerantes a las perturbaciones humanas. Se ha documentado que con frecuencia se les encuentra en áreas cercanas a localidades rurales, sitios con vegetación secundaria y abierta, ya que, de esta manera pueden acechar a las presas que suelen estar en vegetaciones abiertas (especies de borde) desde los sitios con coberturas cerradas (Knopff *et*

al., 2014; Elbroch & Wittmer, 2012). La densidad poblacional de los pumas es baja debido a su conducta territorial, por lo que la especie suele tener ámbitos hogareños extensos, en donde los machos adultos pueden recorrer territorios aproximados superiores a los 100 km²(Logan & Sweanor, 2001), aunque esta medida varía en cada región a lo largo de su distribución (Dickson & Beier, 2002; Logan & Sweanor, 2001; de la Torre *et al.*, 2017).

Los pumas son especies generalistas y oportunistas por lo que tienen una amplitud de dieta grande, ya que, pueden llegar a cazar desde animales pequeños como roedores, hasta animales más grandes como algunos ungulados (Iriarte *et al.*, 1990; Zúñiga *et al.*, 2005). Sin embargo, se ha encontrado en diversos estudios que los pumas presentan selectividad por ciertas presas, por lo que la base de su dieta son mamíferos de talla mediana, especialmente los ciervos, como el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) (Nowak, 2005; de Oliveira & Medellín, 2002).

En cuanto a los hábitos de conducta y estrategias temporales, se sabe que el puma tiene picos de actividad crepusculares y nocturnos para desplazarse y alimentarse (Foster *et al.*, 2013). Sin embargo, se ha encontrado que uno de los factores determinantes en los picos de actividad del puma está fuertemente relacionado con la actividad temporal de sus presas, por lo que los patrones de actividad de estos felinos podrían modificarse dependiendo de las horas en las que sea más probable encontrar a sus presas (Ávila-Nájera *et al.*, 2016, 2020; Foster *et al.*, 2013; Gutiérrez-González & López-González, 2017; Karanth & Sunquist, 2000). Otro de los factores que podría modificar el comportamiento temporal del puma son las interacciones con otros depredadores (Romero-Muñoz *et al.*, 2010). Los factores antropogénicos y desastres naturales también pueden modificar el comportamiento temporal de los pumas. Se ha encontrado que estos evitan áreas perturbadas o antropizadas durante el día, pero las

utilizan durante la noche. Del mismo modo, se ha encontrado que cuando suceden desastres naturales como tormentas o incendios el comportamiento temporal puede ir cambiando a lo largo de los años (Ávila-Nájera *et al.*, 2016, 2020)

Respecto al estado de conservación, el puma se encuentra dentro de la categoría de menor preocupación con tendencia a disminuir por parte de la IUCN, no se encuentra enlistado dentro de la norma oficial mexicana NOM-059-ECOL-2010 (SEMARNAT, 2010). Se encuentra dentro del Apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES, 2012).

2.2.2 *Panthera onca*

El jaguar (*Panthera onca*) es el miembro más grande de la familia Felidae en América y el tercero más grande del mundo (Nowak, 2005). El peso promedio de los individuos adultos oscila entre los 36 kg a 158 kg, el promedio para los machos es de 56 kg y para las hembras es de 41kg, mientras que el tamaño promedio de la cabeza a la punta de la cola oscila entre los 1,120mm a 1,850 mm (Ceballos *et al.*, 2010; Sunquist & Sunquist, 2002). Los jaguares presentan un pelaje que va de amarillo pálido a café rojizo en la parte interna de las extremidades y en el pecho adquieren un tono más blancuzco, presentan manchas y rosetas negras en todo el cuerpo (Nowak, 2005).

Su distribución geográfica original abarca del suroeste de Estados Unidos hasta el centro de Argentina (Sanderson *et al.*, 2002) (Figura 1). Sin embargo, actualmente las poblaciones de jaguar han sido drásticamente reducidas principalmente en los extremos norte y sur del área de distribución histórica, esto a causa del avance de la mancha urbana que ha causado la fragmentación de su hábitat y el conflicto con los humanos por la depredación del ganado

que tiene como consecuencia la cacería y disminución de los individuos de la especie. El jaguar ha sido declarado extinto en El Salvador, Chile y Estados Unidos, por lo que se estima que actualmente sólo ocupa el 46% de su área de distribución histórica (Sanderson *et al.*, 2002). El jaguar habita en una gran variedad de hábitats principalmente bosques tropicales, ya sean perennifolio, subcaducifolio y caducifolio, como en manglares y pantanos (Ceballos *et al.*, 2010). Tienden a seleccionar con mayor frecuencia sitios con características específicas, tales como una densa cobertura vegetal, disponibilidad de agua y presas suficientes (Nowak, 2005).

El rango altitudinal en el que se puede encontrar al jaguar abarca desde elevaciones a nivel del mar hasta los 2,000 msnm, sin embargo, la mayor parte de los registros se han encontrado en sitios que están a menos de los 1,200 msnm (Ceballos *et al.*, 2010; Sunquist & Sunquist, 2002). Estos felinos son poco tolerantes a las perturbaciones humanas (Knopff *et al.*, 2014).

El jaguar es una especie oportunista, por lo que su dieta está dada en función a la densidad poblacional y disponibilidad de sus presas, sin embargo, el 70 % de su dieta se conforma de mamíferos medianos y grandes (Núñez *et al.*, 2000; de Azevedo & Murray, 2007, Rosas-Rosas *et al.*, 2008; Gutiérrez-González & López-González, 2017). En algunas áreas de su distribución, el ganado forma parte importante de la biomasa en su dieta (Crawshaw & Quigley, 2002). Se ha encontrado que esta especie puede tener preferencias en la selección de sus presas, algunas de las más frecuentes son: pecaríes, coatíes y armadillos. (Nowak, 2005; de Oliveira & Medellín, 2002). La densidad poblacional de los jaguares es baja debido a su territorialidad (Crawshaw y Quigley, 1991). Se estima que en México la densidad puede variar de un individuo por cada 13 a 58 km² (Ceballos *et al.*, 2010). El ámbito hogareño promedio es variable debido al estado fisiológico, edad, sexo, productividad del área,

densidad y distribución de las presas (Scognamillo *et al.*, 2002; de Azevedo & Murray, 2007). De allí que para las hembras se tiene registrado un ámbito hogareño que va desde los 10 a 78 km², mientras que los machos recorren aproximadamente de 31 a 130 km² (Scognamillo *et al.*, 2002; de Azevedo & Murray, 2007; Nowak, 2005).

Los jaguares son una especie de hábitos principalmente nocturnos y crepusculares, pero también se les puede encontrar, aunque en menor frecuencia, a lo largo de todo el día es por eso que son consideradas especies catemerales (Monroy-Vilchis *et al.*, 2009).

El estado de conservación del jaguar de acuerdo con la UICN es de especie casi amenazada con tendencia estar en peligro (NT) y para la norma oficial mexicana NOM-059-ECOL-2010 (SEMARNAT, 2010) se encuentra dentro de la categoría de especie en peligro de extinción (P). Además, se le puede encontrar en el Apéndice I de la Convención Internacional sobre el Comercio de Especies Amenazadas de Fauna y Flora (CITES, 2012).

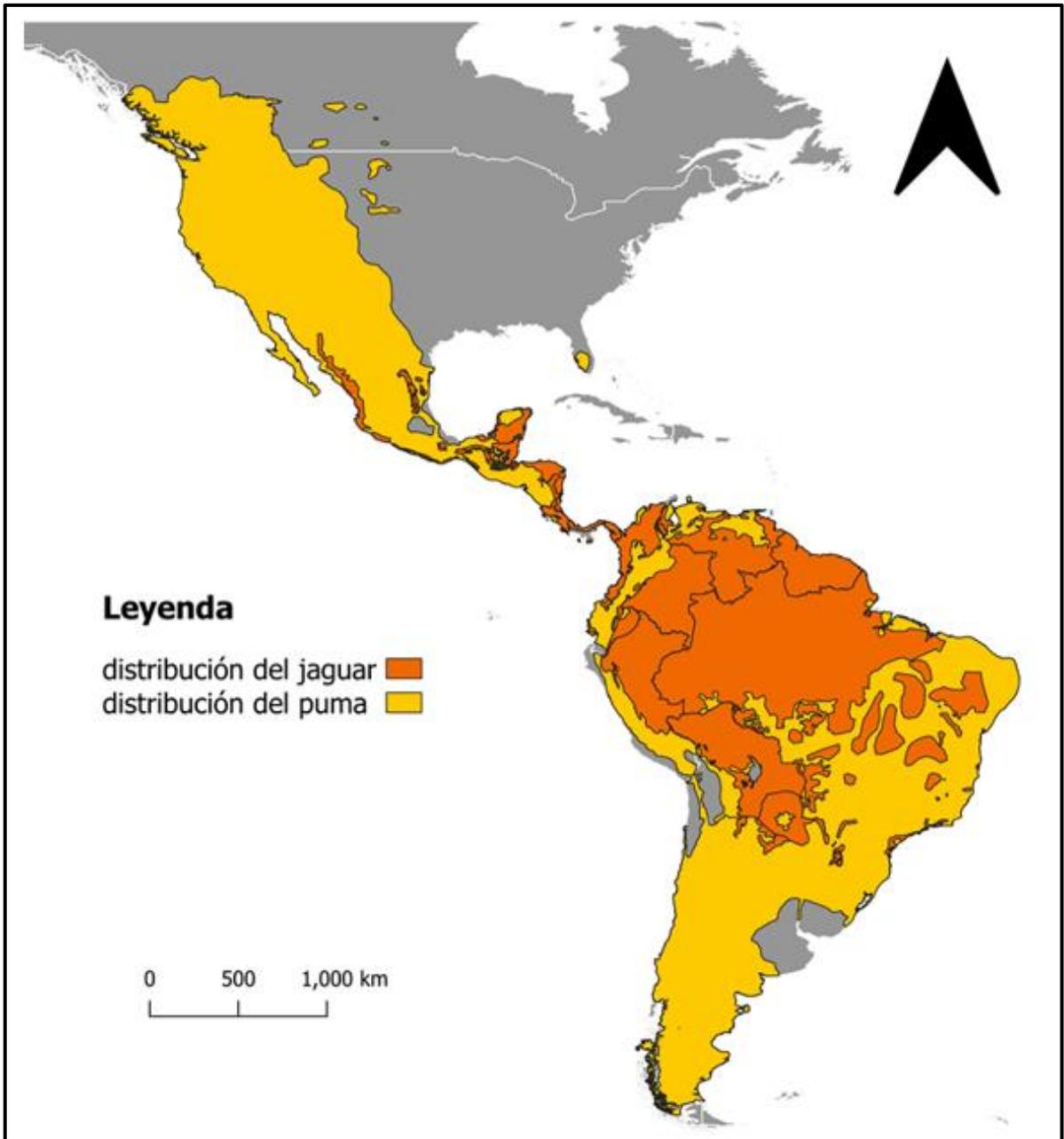


Figura 1. Distribución geográfica de pumas (*Puma concolor*) y jaguares (*Panthera onca*);
modificado de IUCN (2021).

2.3 Estudios previos

Los estudios sobre coexistencia de jaguares y pumas relacionados con una diferenciación espacial y temporal nos permiten entender cómo se da la coexistencia entre carnívoros simpátricos cuando la dieta y la morfología de estos son similares (Ramesh *et al.*, 2012). En este sentido, se ha encontrado que la segregación en el uso de hábitat puede estar causada por la evasión espacial de uno de los co-depredadores para minimizar la competencia. Esta diferenciación en el uso de hábitat puede estar sujeta a la biología y comportamiento de los depredadores y serán factores determinantes para establecer este límite en el uso del hábitat. Tal es el caso del estudio realizado por Sollman *et al.*, (2012) en el Parque Nacional Emas en Brasil, donde se encontró que los pumas al ser la especie subordinada, tienden a ser más generalistas en el uso de hábitats en comparación con el jaguar, que se encontró más en sitios dentro del parque. De esta manera, los pumas ocuparon sitios diferentes a donde se encontraban los jaguares, mientras que los jaguares ocuparon las zonas núcleo dentro de la reserva, donde las variables como cercanía a los cuerpos de agua y una cobertura vegetal densa eran determinantes. Así que las diferencias en la segregación en cuanto al uso de hábitat fueron cruciales para que estos carnívoros coexistieran en este espacio (Sollman *et al.*, 2012).

La segregación temporal al igual que la segregación espacial es considerada una estrategia para evitar la competencia entre depredadores del mismo gremio. En un estudio realizado en el sur de Bolivia se confirmó que el factor principal que conducía a la coexistencia entre pumas y jaguares estaba dado por una segregación temporal. En este estudio se encontró que la separación temporal entre pumas y jaguares era estadísticamente significativa en tres de los cuatro sitios del muestreo (Romero-Muñoz *et al.*, 2010).

Pueden darse casos en donde el traslape temporal entre pumas y jaguares sea alto y la segregación temporal este dada por las diferencias en los picos máximos de actividad, indicando esa evasión temporal. En 2009 Harmsen y colaboradores estudiaron las interacciones temporales y espaciales entre pumas y jaguares en la cuenca Cockscomb de Belice. Sus resultados señalan un traslape tanto espacial como temporal, sin embargo, se encontró evidencia de una segregación temporal activa, es decir que, aunque espacial y temporalmente tenían hábitos similares estos evitaban estar en los sitios en el mismo momento del día.

Además de las diferencias en picos máximos de actividades se ha encontrado que otro de los factores que podrían permitir la coexistencia es que los hábitos de los depredadores están estrechamente relacionados a los hábitos de sus presas potenciales. Un ejemplo de esto fue el estudio realizado por Hernández-Saintmartín y colaboradores (2013), donde analizaron los patrones de actividad de pumas jaguares y sus presas potenciales. Se encontró que la actividad de ambos felinos no era significativamente diferente para considerarla como evasión temporal directa, sin embargo, la diferencia se dio en que se mostraron picos máximos de actividad en momentos diferentes, de este modo la actividad de los jaguares tenía su punto máximo cuando la actividad del puma disminuía de manera importante. Aunado a este resultado encontraron que los jaguares tenían un traslape significativo con las actividades de sus presas principales, marcando aún más esta diferenciación de nicho.

Este patrón fue similar al encontrado por Ávila-Nájera y colaboradores en los estudios realizados en 2016 y 2020 en la Reserva Ecológica del Edén en donde se evaluaron los patrones temporales y el uso de hábitat de pumas, jaguares y sus presas potenciales. Los resultados encontrados señalan que la actividad de jaguares y pumas tenía un traslape

importante, concluyendo que el factor que evitaba la competencia era la segregación temporal dada por la diferencia de horarios en sus picos máximos de actividad, aunque estos patrones cambiaban a lo largo de los años como consecuencia de algunas perturbaciones dentro de la reserva siempre mostraban el mismo patrón en los picos de actividad, indicando así una segregación temporal. También encontraron una asociación temporal importante para ambos felinos con sus presas potenciales. Estos estudios previos proveen la evidencia necesaria para evaluar la segregación espacial y/o temporal como una posible explicación de la coexistencia de pumas y jaguares en la RBSG.

3. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

3.1 Objetivo general:

El objetivo general de este trabajo es analizar si existe segregación espacial y temporal entre pumas y jaguares dentro de la Reserva de la Biosfera de Sierra Gorda (RBSG) que pudiera estar explicando la coexistencia entre estos felinos. Para lograrlo se desarrollaron los siguientes objetivos específicos:

- 1) Determinar, mediante modelos de ocupación, si existe segregación en el uso de hábitat de pumas y jaguares dentro de la RBSG
- 2) Evaluar los patrones de actividad diarios de pumas, jaguares para determinar si existe segregación temporal entre depredadores.
- 3) Determinar si la presencia de algunas de sus presas potenciales (venado cola blanca y ganado bovino) tiene alguna influencia en la segregación espacial y temporal entre depredadores.

3.2 Hipótesis

Pumas y jaguares son especies simpátricas dentro de la Reserva de la biosfera de Sierra Gorda, en donde ambos presentan similitudes dietéticas y morfológicas, por lo se espera que eviten la competencia mediante la segregación de al menos uno de los ejes del nicho. Para este trabajo, se evaluaron únicamente dos de esos ejes (tiempo y espacio). Por lo tanto, se proponen 2 hipótesis: 1) Que exista una segregación espacial en el uso de hábitat de pumas y jaguares y/o 2) que se presente una segregación temporal en los patrones de actividad diarios de ambos depredadores. Además, se espera que la presencia de alguna de sus presas (venado cola blanca/ganado bovino) contribuya a que se pueda dar esta segregación espacial o temporal.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo dentro de la Reserva de la Biosfera de Sierra Gorda (RBSG), Querétaro, México, la cual cuenta con un territorio aproximado de 3,836 km². La RBGS está localizada en el noreste del estado de Querétaro, cubriendo aproximadamente la tercera parte del estado, con coordenadas entre 21°45' N y 21°45'N, -98°50' O y -100°10'O (Carabias-Lillo *et al.*, 1999) (Figura 2). Debido a su ubicación geográfica como parte de la Sierra Madre Oriental y a la complejidad del terreno, esta reserva es una de las más importantes de México por la gran diversidad en tipos de vegetación. Los tipos de vegetación dentro de la reserva son: bosque tropical subcaducifolio y caducifolio, bosque de encinos, bosque de coníferas, bosque mesófilo de montaña, matorral xerófilo, pastizal y vegetación secundaria (Carabias-Lillo *et al.*, 1999; Rzedowski, 2006). De la misma forma, debido a la complejidad fisiográfica, se presenta una gran variedad de climas.

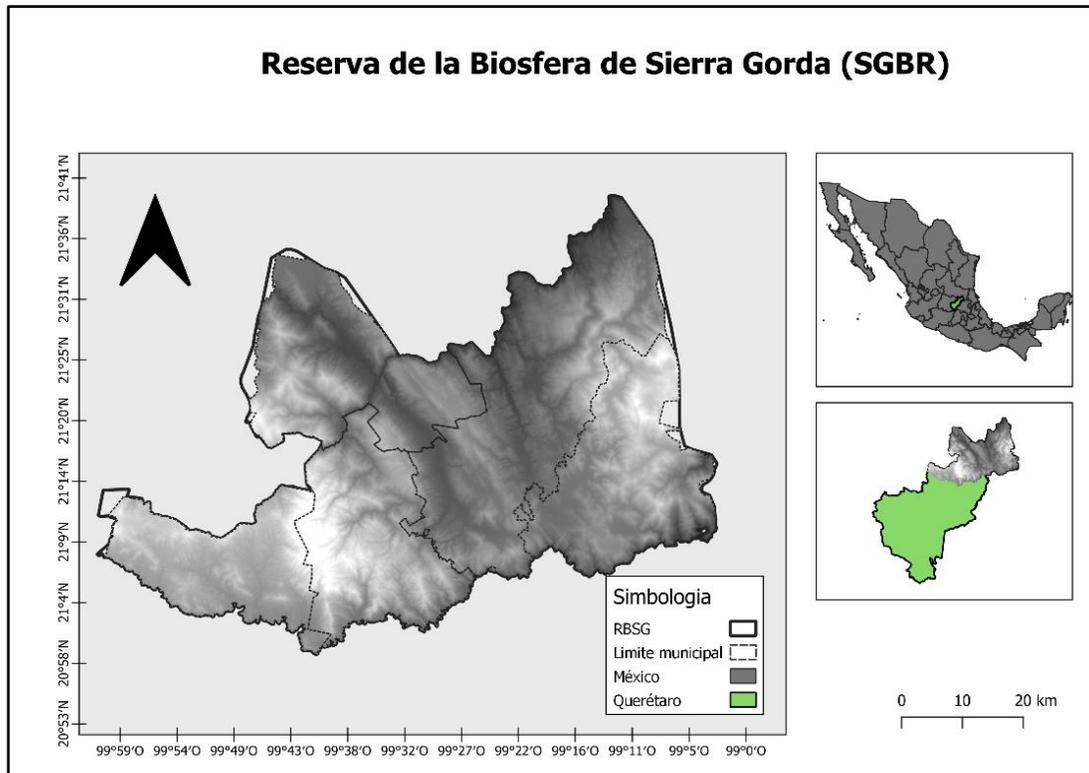


Figura 2. Mapa del área de estudio.

En la parte central de la reserva se presenta un clima semicálido sub húmedo, con temperaturas promedio de 18°C; al suroeste se puede encontrar un clima semiseco y semicálido con lluvias en verano; finalmente al noroeste y oeste se presentan climas templados subhúmedos con lluvias en verano. El paisaje dentro de la reserva se caracteriza por tener una orografía compleja, con elevaciones que van desde los 300 a los 3,100 msnm. Además, presenta un terreno accidentado con un relieve caracterizado por sierras altas y cañones amplios (Carabias-Lillo *et al.*,1999).

4.2. Diseño del muestreo

Para este estudio se utilizaron los datos de 30-43 cámaras trampa por año durante un periodo de cuatro años, entre los años 2013 y 2016 (Figura 3). Una de las ventajas en el uso de las

cámaras trampa es que permite la obtención efectiva de múltiples datos de una manera no invasiva, tales como fecha, hora, en algunos casos temperatura y el registro de una o múltiples especies (Chávez *et al.*, 2013; O'Connell *et al.*, 2011). En el caso de este trabajo, la información de las cámaras-trampa permitió determinar los comportamientos espaciales y temporales de los jaguares, pumas y una de las presas potenciales de estos dentro de la reserva. Las cámaras trampa de todos los años estuvieron en promedio 39 días activas por año.

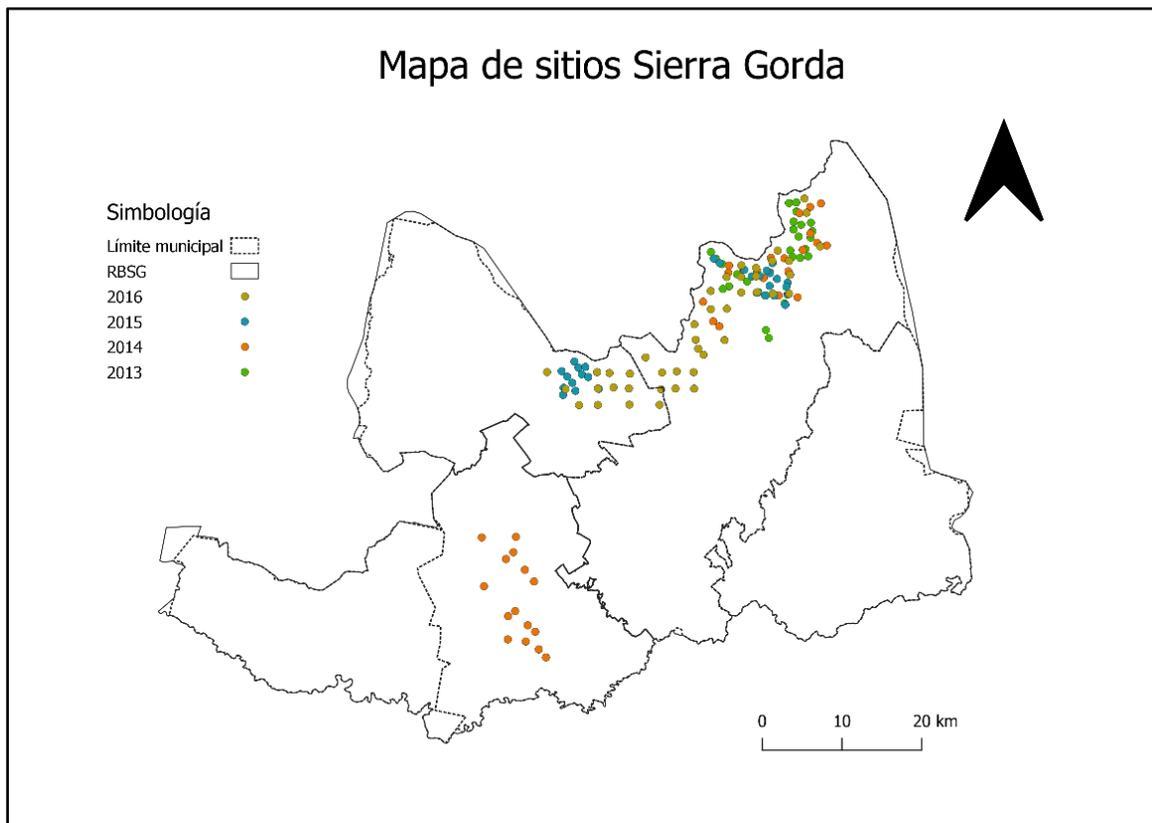


Figura 3. Estaciones de cámaras-trampa a lo largo de cuatro años (2013-2016) en la Reserva de la Biosfera de Sierra Gorda (RBSG).

4.3 Análisis de datos

Se generó en una hoja de cálculo Excel, una tabla de datos con eventos independientes de pumas y jaguares registrados a lo largo del periodo del estudio. Los registros fotográficos fueron considerados como eventos independientes cuando: a) había fotografías de individuos de la misma especie con una separación de 60 minutos y b) fotografías consecutivas de diferentes especies (Henández-Saintmartín *et al.*, 2013, O'Brien, 2011; Rovero *et al.*, 2014). Los datos de los eventos independientes se utilizaron inicialmente generar los historiales de detección para los modelos de ocupación y para generar la tabla de datos para el análisis de patrones de actividad.

4.4 Análisis de segregación espacial

4.4.1 Covariables para los modelos de ocupación

Para cada trampa se registró una serie covariables relevantes para explicar el uso de hábitat de pumas y jaguares. Estas covariables fueron elegidas de acuerdo a la biología, hábitos espaciales y conductuales de ambos depredadores, de manera que se pudiera encontrar si existe una segregación entre ellos. Se utilizaron covariables relacionadas con el hábitat, (elevación, pendiente, cobertura forestal, distancia al poblado más cercano y densidad de habitantes) debido a que ambos depredadores muestran diferencias en cuanto a la tolerancia de estas variables (Sollmann *et al.*, 2012; Astete *et al.*, 2017b; Taber *et al.*, 1997; Durant, 1998). También se seleccionaron covariables relacionadas con sus hábitos alimenticios para ver si la presencia de alguna de sus presas favorece a la segregación espacial (uso de hábitat del venado cola blanca, densidad de ganado por km²). Finalmente, se utilizó la presencia de

pumas para los modelos de ocupación del jaguar (Sollmann *et al.*, 2012; Elbroch & Kusler, 2018; Crawshaw & Quigley, 2002; de Azevedo, 2008).

La elevación y la pendiente se obtuvieron mediante modelos de elevación digital (DEM), disponibles en la base de datos de INEGI (2013). Para obtener la distancia a los poblados más cercanos y la densidad de habitantes se utilizaron capas de las localidades dentro de la reserva (CONABIO, 2014). La cobertura forestal se obtuvo a partir de una capa de estimada por Sexton *et al.* (2013) con imágenes satelitales; con una resolución de 30m. La densidad de ganado por km² se estimó mediante la capa disponible en la FAO; con una resolución de 5 arc-minutos (Gilbert *et al.*, 2018). Estas covariables fueron procesadas y estimadas con un sistema de información geográfica, utilizando las herramientas de geoprocso de QGIS (QGIS Development Team,2020). El uso de hábitat del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) se obtuvo mediante modelos de ocupación realizados con la información de los eventos independientes de este muestreo. Finalmente, para el modelo de los jaguares agregamos la presencia del puma como una variable binaria, 0 para la no presencia y 1 para la presencia del puma en los sitios. Todas las variables fueron normalizadas.

4.4.2 Modelos de ocupación

Se realizaron modelos de ocupación por cada una de las especies (pumas y jaguares), para determinar el uso de hábitat teniendo en cuenta la detección (MacKenzie *et al.*, 2002) y de esta manera determinar si existe segregación entre pumas y jaguares en cuanto a su uso de habitat. Estos modelos se realizaron para cada especie por separado con un enfoque de una sola temporada (*single season - single species*), ya que, los datos eran escasos para ajustarse a los modelos de múltiples temporadas.

Para evitar violaciones al supuesto de cierre demográfico (población cerrada) se seleccionó un mes de cada año (2013-2016) para realizar los historiales de detección de cada especie, tomando los días como ocasiones de muestreo (Karanth *et al.*, 2004, Carter *et al.*, 2015), por lo tanto, se juntaron los datos de eventos independientes diarios para este análisis. Con la finalidad de aumentar el tamaño de muestra, consideramos cada pixel de 2 km² de la reserva como una unidad de muestreo. Sin embargo, dado que este enfoque no abarca el área del sitio, sino que sólo representa un punto específico del espacio geográfico del sitio, la ocupación fue interpretada como “uso del hábitat” (Mackenzie *et al.*, 2006).

Para la construcción de modelos se utilizaron tanto variables individuales como combinadas, con base en la historia natural de cada una de las especies. Solo se usó la presencia del puma en los modelos de los jaguares y no la presencia de los jaguares en los modelos del puma, debido a que los registros de los jaguares son menos abundantes, por lo tanto, se determinó que no tendrían efecto sobre los modelos del puma. Además, se agregó un modelo nulo para cada especie en donde se considera que tanto la probabilidad del uso de hábitat como la probabilidad de detección son constantes.

Para ajustar los modelos se utilizó un enfoque de etapas múltiples, para esto se construyeron modelos que nos permitieran encontrar las covariables que estaban influyendo en la probabilidad de detección (distancia al poblado más cercano y cobertura forestal). Para este caso se mantuvo la probabilidad del uso de hábitat constante y se permitió que p variara por una sola covariable o una combinación de covariables. Una vez que se obtuviera la p , se ajustaron los modelos para la probabilidad de uso de hábitat (ψ) (MacKenzie, 2006). Para la siguiente etapa, se realizó un segundo conjunto de modelos para determinar cuáles eran las variables que estaban influyendo en el uso de hábitat, se fijaron las variables de detección

seleccionadas de la etapa anterior y se permitió que ψ variara por una covariable o una combinación de dos o más variables (MacKenzie, 2006).

Para obtener las probabilidades de uso de hábitat y detección para cada especie, se ajustaron los modelos de ocupación en el software R Studio (RStudio Team, 2018), empleando el paquete “*unmarked*” (Fiske y Chandler 2011). Para evaluar los modelos se utilizó el Criterio de Información de Akaike (AIC), el cual permite seleccionar el o los modelos que mejor describan el conjunto de datos (Burnham y Anderson, 2002; Anderson, 2008). Para obtener las estimaciones de uso de hábitat y detección, se promediaron los modelos utilizando el paquete R *AICcmodavg* (Mazerolle, 2017). Además, se ejecutó una prueba de bondad de ajuste (chi cuadrada de Pearson) para verificar que los mejores modelos tenían una buena capacidad predictiva. Una vez promediados los modelos de ocupación para jaguares y pumas, se elaboró un espaciograma del uso de hábitat en la Reserva de la Biosfera de Sierra Gorda, con estimaciones de como sería el uso de hábitat predicho de acuerdo a las covariables que resultaron importantes para explicar el uso de hábitat de los depredadores, las cuales fueron calculadas en una cuadrilla de 2 km².

4.5 Análisis de los patrones de actividad

Para determinar si existía una segregación temporal entre pumas y jaguares los patrones de actividad se clasificaron por categorías: diurnos, nocturnos y crepusculares. Para hacer esto se utilizó como herramienta una calculadora solar (NOAA) disponible en internet (<https://gml.noaa.gov/grad/solcalc/>), con la cual se calculó (usando las coordenadas y las fechas del estudio) las horas del amanecer y el anochecer. Con esto se determinó que las

observaciones registradas dentro del rango de una hora después del amanecer y una hora antes del atardecer serían eventos diurnos, aquellos registros capturados una hora después del atardecer y una hora antes del amanecer eran eventos nocturnos. Finalmente, aquellos registros capturados una hora antes y una hora después del amanecer, así como una hora antes y después del anochecer, fueron considerados como eventos crepusculares (Hernández-Saintmartín *et al.*, 2013).

Para determinar si las especies eran diurnas, nocturnas, crepusculares o catemerales se clasificaron de acuerdo a sus patrones de actividad siguiendo los criterios de Gómez *et al.* (2005): diurnas (<10% de observaciones en la noche), nocturnas (>90% de observaciones en la noche), principalmente diurnas (10 - 35 % de las observaciones en la noche), principalmente nocturnas (65 - 85 % de las observaciones fueron en la noche), crepusculares (50% de las observaciones fueron durante la fase crepuscular) y catemerales (35-65% de las observaciones en el día o la noche).

Para evaluar los patrones de actividad temporal y el solapamiento entre pumas y jaguares y una sus presas potenciales (*Odocoileus virginianus*) se utilizó el software R Studio (RStudio Team, 2018), con el paquete “*overlap*” (Meredith & Ridout, 2014). Para determinar el traslape entre las especies, utilizamos el coeficiente de superposición (Δ), el cual varía de 0 (sin superposición) a 1 (superposición total). Para este estudio se utilizó el coeficiente de superposición (Δ_1), para tamaños de muestra <75 individuos, los intervalos de confianza se obtuvieron a partir de 10,000 repeticiones bootstrap para generar intervalos de confianza del 95% (Meredith & Ridout, 2014).

5. RESULTADOS

5.1 Resultados de cámara trampa

Durante los cuatro años de muestreo (2013-2016), se colocaron un total de 145 estaciones de cámaras trampa, de las cuales se obtuvieron un total de 477 eventos fotográficos independientes de pumas, jaguares y una de sus presas potenciales (*Odocoileus virginianus*). De estos registros 69 pertenecen al puma (*Puma concolor*) y 38 al jaguar (*Panthera onca*) y 360 del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*).

5.2 Modelos de ocupación

De acuerdo con el promedio de los modelos usados para evaluar la probabilidad de detección(p) de pumas y jaguares, se encontró que no había covariables específicas que influyeran de manera significativa en la detección de los jaguares, por lo que el modelo nulo fue el más importante para determinar la probabilidad de detección(p). Mientras que para los pumas se encontró que la covariable de distancia a los poblados más cercanos era la variable que mejor explicaba la detección de los pumas de acuerdo al promedio de los modelos. Conforme a las estimaciones de los modelos de detección, los jaguares tuvieron una mayor probabilidad de detección ($p=0.118 \pm 0.022$) en comparación con los pumas ($p=0.089 \pm 0.013$) (Tabla1).

Tabla 1. Coeficientes estimados del promedio de los modelos de detección de *P.concolor* y *P. onca* con intervalos de confianza de 95% para cada variable; p , probabilidad de detección.

	Parámetros	Estimado	SE	2.50%	97.50%	
Jaguares	p (distancia)	-0.18383	0.21683	-0.60881	0.24116	
	p (cobertura)	-0.02218	0.28550	-0.58175	0.53739	
Pumas	p (distancia)	-0.3158	0.1558	-0.62116	-0.01048	*
	p (cobertura)	0.2808	0.1839	-0.07959	0.64116	

En cuanto a la probabilidad de uso de hábitat la tabla resultante de los primeros modelos nos da una visión preliminar de los modelos que explican de manera más parsimoniosa el uso de hábitat de pumas y jaguares en la reserva (Tabla 2). De acuerdo al promedio de los modelos, se encontró que las variables que mejor explicaron la probabilidad del uso de hábitat de los jaguares fueron: la elevación y la presencia de pumas (Tabla 3). La elevación tuvo una relación negativa y la presencia de pumas tuvo una relación positiva con respecto a la probabilidad del uso de hábitat (Figura 4). Por otra parte, las variables que mejor explicaron el uso de hábitat de los pumas, con base en el promedio de los modelos y que además tuvieron un efecto significativo fueron: la elevación y la ocupación del venado cola blanca (Tabla 3) La elevación presento una relación negativa pero con una pendiente menos pronunciada en comparación con la de los jaguares, mientras que la ocupación del venado cola blanca presento una asociación constante para los rangos de ocupación de pumas menores a 0.4 y después de este rango la pendiente decae al incrementarse la ocupación del venado (Figura 4).

Tabla 2. Mejores modelos de ocupación del jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) en la Reserva de la biosfera de Sierra Gorda (RBSG); Ψ , probabilidad del uso de hábitat; p, probabilidad de detección.

	Modelos	AIC	ΔAIC	AICwt
Jaguares	$\rho(.)\psi(\text{elev+puma})$	277.1	0	0.51
	$\rho(.)\psi(\text{distancia+puma+elev})$	278.17	1.07	0.3
	$\rho(.)\psi(\text{distancia+puma})$	279.37	2.27	0.16
	$\rho(.)\psi(\text{cobertura +elev})$	285.06	7.96	0.0095
	$\rho(.)\psi(\text{puma +pob})$	287.64	10.54	0.0026
	$\rho(.)\psi(\text{elev})$	287.83	10.73	0.0024
	$\rho(.)\psi(\text{puma})$	288.65	11.55	0.0016
	$\rho(.)\psi(\text{elev+pob})$	289.01	11.91	0.0013
	$\rho(.)\psi(\text{distancia+elev})$	289.12	12.02	0.0013
	$\rho(.)\psi(\text{ganado + puma})$	289.31	12.21	0.0011
	$\rho(.)\psi(\text{elev+ ganado})$	289.34	12.24	0.0011
	$\rho(.)\psi(\text{distancia+pob})$	289.49	12.39	0.001
	$\rho(.)\psi(\text{elev+venado})$	289.54	12.44	0.001
	$\rho(.)\psi(\text{distancia})$	289.78	12.68	0.0009
$\rho(.)\psi(\text{cobertura +distancia})$	289.83	12.73	0.00088	
Pumas	$\rho(\text{distancia})\psi(\text{elev+venado+cobertura})$	505.49	0	0.34819
	$\rho(\text{distancia})\psi(\text{elev+venado+ganado + cobertura})$	506.35	0.86	0.22672
	$\rho(\text{distancia})\psi(\text{elev+venado+ganado})$	506.58	1.09	0.20207
	$\rho(\text{distancia})\psi(\text{elev+venado})$	507.35	1.86	0.13739
	$\rho(\text{distancia})\psi(\text{pendiente+elev})$	511.9	6.41	0.0141
	$\rho(\text{distancia})\psi(\text{elev + ganado})$	512.74	7.25	0.00929
	$\rho(\text{distancia})\psi(\text{cobertura +elev})$	513.19	7.71	0.00739
	$\rho(\text{distancia})\psi(\text{elev})$	513.38	7.89	0.00674
	$\rho(\text{distancia})\psi(\text{cobertura+venado})$	513.38	7.89	0.00673
	$\rho(\text{distancia})\psi(\text{distancia + venado})$	513.75	8.26	0.00559
	$\rho(\text{distancia})\psi(\text{elev + pob})$	513.97	8.48	0.00502
	$\rho(\text{distancia})\psi(\text{cobertura})$	514.02	8.53	0.0049
	$\rho(\text{distancia})\psi(\text{venado + población})$	514.73	9.24	0.00343
	$\rho(\text{distancia})\psi(\text{cobertura +distancia})$	515.2	9.71	0.00271
$\rho(\text{distancia})\psi(\text{pendiente + venado})$	518.45	12.96	0.00053	

Tabla 3. Coeficientes estimados del promedio de los modelos de ocupación de *P. concolor* y *P. onca* con intervalos de confianza de 95% para cada variable ; Ψ , probabilidad del uso de hábitat; p , probabilidad de detección.

	Parámetros	Estimado	SE	2.50%	97.50%	
Jaguares	psi(elevación)	-1.69933	0.75982	-3.18855	-0.21010	*
	psi(puma)	1.35081	0.45936	0.45047	2.25114	**
	psi(distancia)	0.75574	0.57842	-0.37793	1.88941	
	psi(venado)	-0.07640	0.35593	0.77400	0.62120	
	psi(cobertura)	0.71529	0.42853	-0.12462	1.55519	
	psi(ganado)	0.07216	0.47355	-0.85597	1.00030	
	psi(población)	-0.72035	0.62794	-1.95109	0.51039	
	psi(pendiente)	-0.10914	0.38054	-0.85498	0.63670	
Pumas	psi(elevación)	-1.6910	0.8339	-3.32546	-0.05646	*
	psi(venado)	-1.2504	0.5980	-2.42240	-0.07838	*
	psi(cobertura)	1.0971	0.5559	0.00759	2.18659	
	psi(ganado)	-0.7857	0.7348	-2.22594	0.65456	
	psi(distancia)	-0.4581	0.1529	-0.56120	1.75961	
	psi(población)	-0.1833	0.3073	-0.78558	0.41907	
	psi(pendiente)	-0.1253	0.3558	-0.82266	0.57207	

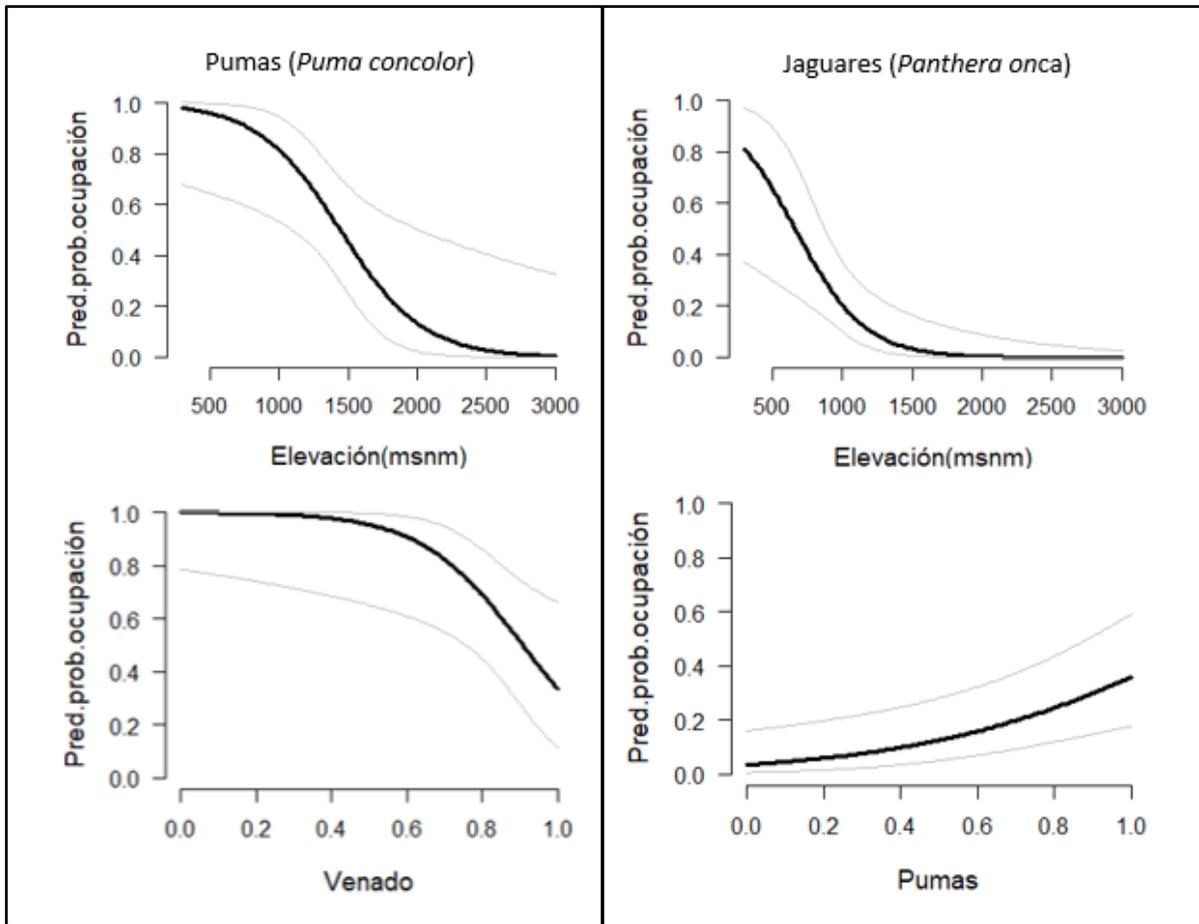


Figura 4. Predicción de las covariables significativas en el uso de hábitat para jaguares (*Panthera onca*) y pumas (*Puma concolor*), de acuerdo a los modelos promediados.

El uso de hábitat para jaguares y pumas dentro del sitio de estudio fue de $\psi=0.255$ (0.056) y 0.62 (0.0857) respectivamente. Finalmente se estimó el resultado de forma espacialmente explícita del promedio de los modelos, haciendo predicciones de como seria la probabilidad del uso de hábitat en toda la reserva. (Figura 5).

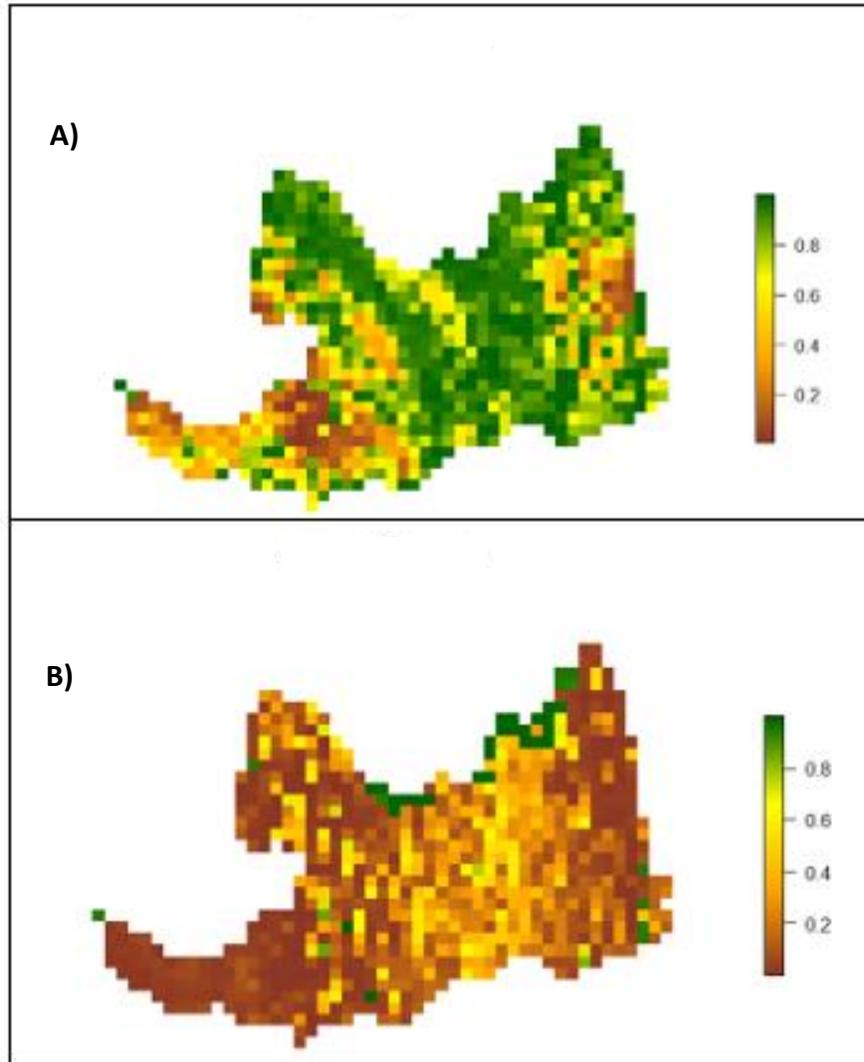


Figura 5. Mapa con las probabilidades de uso de hábitat de la Reserva de la biosfera de Sierra Gorda (RBSG) de acuerdo al promedio de los mejores modelos. A) Uso de hábitat jaguares (*Panthera onca*); b) uso de hábitat pumas (*Puma concolor*).

5.3 Patrones de actividad temporal

Los pumas mostraron actividad a lo largo del día (registros diurnos y nocturnos, por lo que se consideran de hábitos catemerales). El 39% de los registros fueron en el día y el 42% en la noche. Los pumas presentaron dos picos máximos de actividad, el primero alcanzó su máximo alrededor de las 17:00 horas y el segundo alcanzó su máxima frecuencia alrededor de las 24:00 horas. Por otra parte, los jaguares presentaron una predominante actividad nocturna-crepuscular, con un total del 65% de los registros. Estos presentaron un pico de actividad, en donde la máxima frecuencia fue alrededor de las 3:00 horas, posteriormente su actividad disminuyó durante el día (Figura 6).

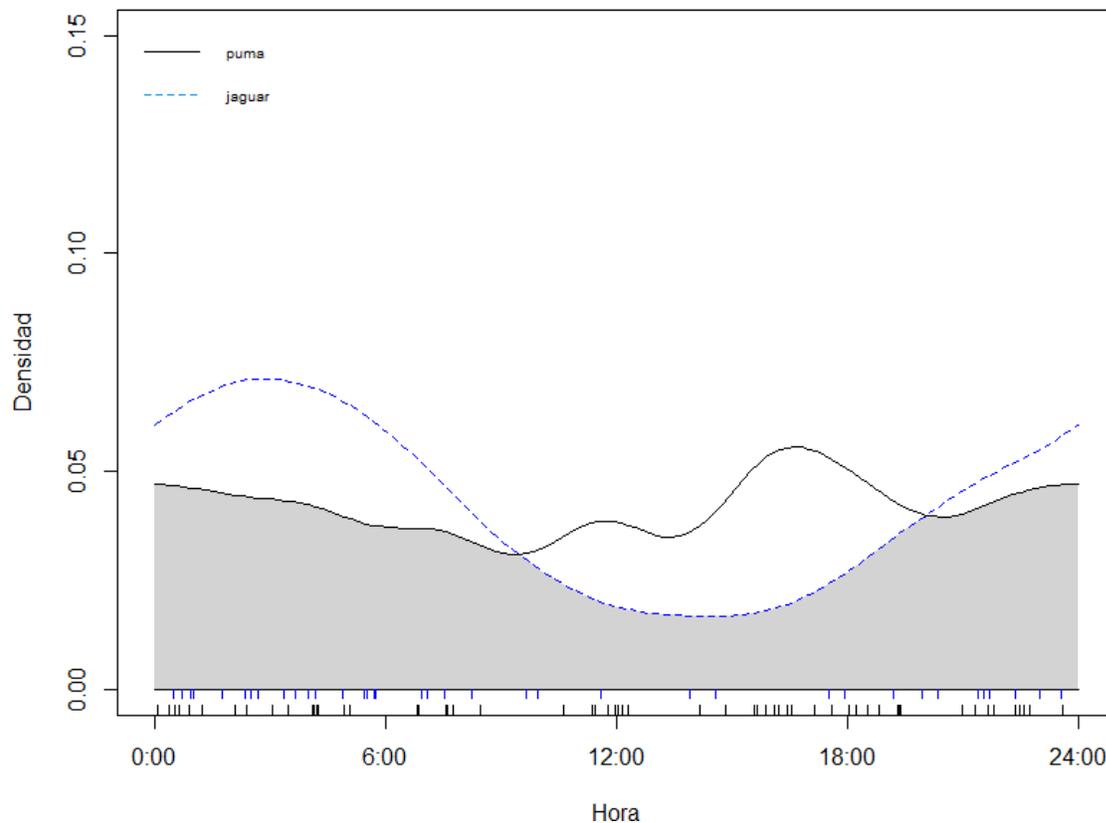


Figura 6. Patrones de actividad de jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) con coeficiente de traslape ($\Delta 1$).

El coeficiente de traslape temporal entre pumas y jaguares fue de $\Delta 1 = 0.72$ considerando los registros de los cuatro años de muestreo. Por otra parte, el coeficiente de traslape temporal entre felinos y presas, en este caso del venado cola blanca, fue de $\Delta 1 = 0.71$ para pumas-venados y de $\Delta 1 = 0.530$ para jaguares-venados (Figura 7).

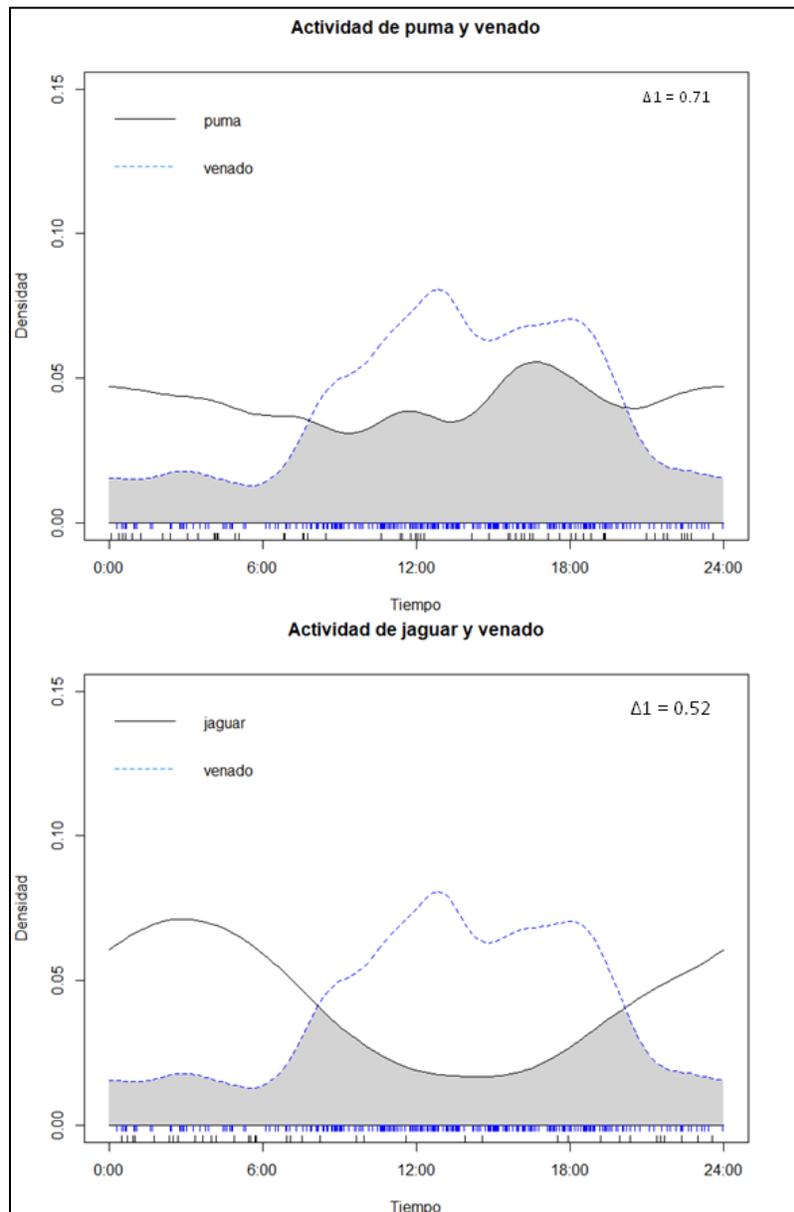


Figura 7. a) Traslape en los patrones de actividad de puma (*Puma concolor*) con venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), b) Traslape en los patrones de actividad de jaguar (*Panthera onca*) con venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*); $\Delta 1$, coeficiente de traslape.

6. DISCUSIÓN

6.1 Modelos de ocupación

Uno de los objetivos principales de este estudio fue determinar si existía segregación espacial y/o temporal detrás de la coexistencia de pumas y jaguares en la RBSG. De acuerdo a la primera hipótesis, se esperaba que existiera segregación espacial en cuanto al uso de hábitat de ambos felinos para evitar la competencia interespecífica, sin embargo, los resultados que arrojaron los modelos de ocupación mostraron que no hubo una segregación espacial en cuanto al uso de hábitat dentro de la reserva entre ambos felinos. Los patrones resultantes en este trabajo son congruentes con estudios previos realizados en regiones semiáridas de Brasil, el norte de México (Astete *et al.*, 2017a; Gutiérrez-González & López-González, 2017) y bosques neotropicales de América central y del Sur (Santos *et al.*, 2019; Ávila-Nájera *et al.*, 2020).

De acuerdo a la historia natural de estos depredadores se esperaba que las covariables elegidas pudieran reflejar esta segregación en cuanto al uso de hábitat, ya que se ha reportado que los pumas suelen tener hábitos generalistas, mientras que los jaguares tienden a ser especialistas, favoreciendo de esta manera a que se dé una segregación espacial (Nowak, 2005; Sunquist & Sunquist, 2002). Contrario a lo esperado, los resultados del presente trabajo mostraron un sobrelape en el uso de hábitat entre ambos depredadores. Una de las variables que muestra este sobrelape es la variable de elevación (variables de hábitat). De este modo, pumas y jaguares tuvieron un área de ocurrencia mayor en sitios con elevaciones menores a los 1500 msnm. Esto puede deberse a que estos rangos altitudinales proveen un conjunto de condiciones bióticas y abióticas que brindan cobertura y refugio para las presas potenciales (Borrego, 2015), anteriormente se ha probado que la

abundancia de presas disminuye a medida que la elevación aumenta (Scognamillo, 2003) por lo tanto, se sugiere que estas áreas son una fuente de recursos segura que podría estar favoreciendo a que ambos depredadores tengan una mayor ocurrencia en elevaciones bajas y medias en comparación con las elevaciones más altas. Sin embargo, habría que evaluar directamente como es la disponibilidad de presas dentro de la reserva.

Por otra parte, previamente se ha reportado que la mayor cantidad de registros de jaguares se da en elevaciones menores a los 1200 msnm, a diferencia de los pumas suelen tener un rango más amplio en cuanto a la elevación siendo elevaciones menores a los 2500 msnm las que presentan la mayor cantidad de registros (Nowak, 2005; Sunkist & Sunkist, 2002). Esta amplitud en el rango de elevación concuerda con lo que se encontró en este trabajo. Esto podría sugerir que, a una escala más fina, pese a que la tendencia de ocupación es mayor en sitios con elevaciones bajas y medias, podría existir segregación espacial dada por esta amplitud en la elevación donde los pumas al tener una amplitud de sitios podrían estar favoreciendo la coexistencia.

Otro de los puntos a discutir y que refuerzan el resultado de que no se encontró una segregación espacial entre depredadores, fue la significancia que tuvo la estimación de la presencia de los pumas en los modelos de los jaguares, la cual presentó una relación positiva, aunque débil sobre el uso de hábitat del jaguar, es decir, que a medida que aumentaba la presencia del jaguar también lo hacía la del puma. De existir una segregación espacial esperaríamos una relación negativa como se encontró en el centro de Brasil (Sollmann *et al.*, 2012). Una de las razones que podrían estar explicando este resultado son las características del sitio; ya que, el conjunto de factores topográficos, geográficos y ambientales dan lugar a un área compleja y heterogénea (Carabias-Lillo *et al.*, 1999), la

cual podría estar favoreciendo a disminuir la competencia interespecífica espacial (Karanth & Sunquist, 2000; Scognamillo, 2003). Otra de las razones por las que no se encontró una segregación espacial puede deberse a que existe algún otro factor que pudiera estar explicando la coexistencia de ambos depredadores, como lo es la actividad temporal o la dieta, sin embargo, dentro de este estudio no se evalúa de manera directa la segregación en la dieta, por lo que sería conveniente considerar para futuros trabajos el evaluar específicamente el papel de la dieta en la coexistencia de ambos depredadores.

Como parte de la hipótesis, se sugiere que la presencia de las presas podría estar jugando un papel clave en la segregación espacial y por lo tanto en la coexistencia entre ambas especies. Por lo tanto, se esperaba encontrar que la presencia del venado cola blanca o del ganado bovino tuviera alguna influencia sobre la segregación espacial entre pumas y jaguares. En el caso particular de este análisis, los pumas presentaron una asociación negativa con la ocupación del venado cola blanca, contrario a lo que se esperaría normalmente (de Oliveira & Medellín, 2002; Scognamillo, 2003), sin embargo, a pesar de este resultado, la pendiente se mantuvo constante (Figura 4), lo que sugiere que la presencia del venado está influyendo en el uso de hábitat de los pumas. Una de las razones por las que la ocupación del venado baja cuando la ocupación del venado es 1, podría deberse a la presencia de gente. A pesar de que se ha probado que los pumas son más tolerantes a las perturbaciones antrópicas en comparación con los jaguares, no implica que los pumas no se vean afectados por estas (Noss *et al.*, 2004; Núñez *et al.*, 2000). En los últimos años ha habido un aumento en la regulación de la cacería del venado en algunas poblaciones de la sierra, esto permite que las poblaciones de venado se mantengan estables, mientras que la presencia de la gente evita que los pumas estén presentes. Por otra parte, el hecho de que

los pumas estuvieran asociados con la ocupación del venado cola blanca y los jaguares no, sugiere que hay una segregación en el uso de los recursos. Esto podría ser un factor clave para la coexistencia de ambas especies, pese a que estos utilizan espacios o hábitats similares. Este patrón ha sido observado previamente, en donde las presas de talla mediana favorecen a la coexistencia entre carnívoros (Scognamillo, 2003). Un punto importante a discutir es que, pese a que en este estudio no se encontró que el ganado tuviera una influencia significativa en el uso de hábitat de ambos felinos, se ha demostrado que este forma parte esencial en la dieta de ambas especies y podría estar aportando recursos para permitir la coexistencia, tal como se ha documentado en otros estudios (Gutiérrez-González & López-González, 2017; de Oliveira & Medellín, 2002; Crawshaw & Quigley, 2002; de Azevedo, 2008). Se sugiere que una de las razones por las que no se encontró una influencia significativa en el estudio podría deberse a la escala de la capa del ganado (5 arc-minutos), la cual comparada con la escala del estudio es mucho más grande y eso podría estar subestimando la importancia del ganado en este trabajo.

Otro de los resultados obtenidos de este análisis espacial fue la predicción del uso de hábitat de los depredadores en la RBSG (Figura 5), donde se puede observar la dominancia espacial que presentaron los pumas en cuanto al uso de hábitat dentro de la reserva en comparación con los jaguares. Anteriormente se ha encontrado el mismo patrón, donde los pumas parecen ser espacialmente más dominantes en el área de estudio, mientras que los jaguares ocurren en un área menor (Noss et al., 2004; Romero-Muñoz et al., 2010). Uno de los factores que podría estar influyendo de manera importante en la dominancia espacial del puma dentro de la reserva es la antes estudiada capacidad de utilizar ambientes modificados, donde los pumas son más tolerantes a la modificación del hábitat en comparación con los jaguares (Noss *et*

al., 2004; Núñez *et al.*, 2000). Sin embargo, dentro de los resultados las variables indicadoras de modificación del ambiente, como la distancia a poblados o la cobertura forestal, no resultaron relevantes para explicar la ocupación, lo que podría indicar que utilizar solo dos variables para evaluar la modificación del ambiente podrían ser muy pocas variables para determinar esta diferencia de uso de ambientes modificados. El hecho de que exista una aparentemente baja densidad de jaguares dentro del reserva podría deberse de la misma manera, a que los jaguares se ven más afectados por los efectos antropogénicos en comparación con los pumas. Esto podría estar influyendo de manera indirecta a esta coexistencia dentro de la RBSG, tal como propone Astete *et al.* (2017^a).

6.2 Patrones de actividad temporal

Parte del objetivo principal era determinar si existía una segregación temporal entre pumas y jaguares dentro de la RBSG. De acuerdo a la hipótesis inicial se esperaba encontrar una segregación entre ambos depredadores. Sin embargo, en este estudio se encontró que existe un solapamiento alto en los patrones de actividad de pumas y jaguares (72%), contrario a lo esperado en las predicciones. Sin embargo, a pesar del alto solapamiento en los patrones de actividad se encontraron diferencias en los picos de actividad de ambos felinos. Esta diferencia en los picos de actividad produce una segregación temporal a escala fina que podría estar explicando la coexistencia de ambos carnívoros dentro de la reserva (Ávila-Nájera *et al.*, 2016). Otros estudios han encontrado patrones similares donde el solapamiento temporal es alto, pero los picos máximos de actividad se dan en momentos diferentes del día permitiendo así su convivencia (Romero-Muñoz *et al.*, 2010, Ávila-Nájera *et al.*, 2016; Harmsen *et al.*, 2009; Henández-Saintmartín *et al.*, 2013).

Los pumas presentaron actividad catemeral, es decir estuvieron activos a lo largo del día, con una actividad mayor en la noche dentro de la RBSG. Este patrón se ha encontrado en el noroeste de México (Henández-Saintmartín *et al.*, 2013) y en pantanal occidental de Brasil (Porfirio *et al.*, 2017). Por otra parte, los jaguares presentaron una actividad principalmente nocturna con el 65% de los registros totales, al igual que en el centro de México (Monroy-Vilchis *et al.*, 2009). Esto se puede deber a un aumento en la probabilidad de encuentro con sus presas potenciales, ya que durante la noche es cuando las presas están más vulnerables (Henández-Saintmartín *et al.*, 2013). Sin embargo, estos patrones de actividad pueden cambiar de acuerdo a su distribución, perturbaciones antropogénicas o desastres naturales (Ávila-Nájera *et al.*, 2016, 2020).

El alto traslape en los patrones de actividad de especies simpátricas también puede ser explicado por una asociación con los hábitos temporales de sus presas potenciales como se propone en la hipótesis. Diversos estudios han encontrado el mismo patrón en donde pumas y jaguares ajustan sus actividades con las de sus presas (Harmsen *et al.*, 2011; Foster *et al.*, 2013, Scognamillo *et al.*, 2003; Porfirio, 2017; Ávila-Nájera *et al.*, 2020; Santos *et al.*, 2019). Esto concuerda con los resultados encontrados en este estudio para el puma en donde el índice de traslape entre pumas y venados cola blanca es alto (70%). Este resultado confirma la hipótesis de que la presencia temporal de las presas potenciales podría estar jugando un factor clave en la segregación temporal de ambos depredadores y por lo tanto en su coexistencia. Anteriormente se ha reportado que los pumas a pesar de tener una dieta amplia presentan selectividad por ciertas especies, una de estas especies son los venados cola blanca (de Oliveira & Medellín, 2002). Por otra parte, los jaguares no presentaron una asociación particular con el venado cola blanca, a pesar de que también forman parte importante en su

alimentación (de Oliveira & Medellín, 2002). Esto podría deberse a que previamente se ha observado que los jaguares presentan selectividad por presas como el pecarí de collar (*Pecari tajacu*) y el pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*) (de Oliveira & Medellín, 2002). Para futuras investigaciones, sería conveniente realizar este mismo estudio con un mayor número de presas, dentro de las cuales se incluyan algunas de las especies en las que se ha reportado una preferencia por parte de los jaguares, como lo son: pecaríes y diferentes tipos de ganado (Crawshaw, & Quigley, 2002; de Azevedo, 2008), con el fin de determinar de manera más clara esta segregación temporal dada por las presas.

7. CONCLUSIONES

- Los resultados sugieren que hay un solapamiento espacial entre los depredadores en donde tanto pumas como jaguares utilizaron elevaciones por debajo de los 1500 msnm. Además, el uso de hábitat de pumas y jaguares no se ven afectados por la presencia del otro. La presencia de venados en el sitio de estudio tiene influencia sobre el uso de hábitat de los pumas.
- La segregación temporal dada por la diferencia en los picos de actividad de ambos felinos, pese al solapamiento que existe entre ellos, podría estar permitiendo la coexistencia dentro de la RBSG evitando la competencia interespecífica.
- Los resultados sugieren que los hábitos temporales de las presas, en este caso el venado cola blanca, podrían estar influyendo sobre la coexistencia de *Puma concolor* y *Panthera onca* dentro de la RBSG.

8. REFERENCIAS

- Anderson, D. R. (2008). *Model based inference in the life sciences: a primer on evidence* (Vol. 31). New York: Springer.
- Astete, S., Marinho-Filho, J., Kajin, M., Penido, G., Zimbres, B., Sollmann, R., ... & Silveira, L. (2017a). Forced neighbours: Coexistence between jaguars and pumas in a harsh environment. *Journal of Arid Environments*, 146, 27-34.
- Astete, S., Marinho-Filho, J., Machado, R. B., Zimbres, B., Jácomo, A. T., Sollmann, R., ... & Silveira, L. (2017b). Living in extreme environments: modeling habitat suitability for jaguars, pumas, and their prey in a semiarid habitat. *Journal of Mammalogy*, 98, 464-474.
- Ávila-Nájera, D. M., Chávez, C., Lazcano-Barreto, 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, 439-448.
- Ávila-Nájera, D. M., Chávez, C., Pérez-Elizalde, S., Palacios-Pérez, J., & Tigar, B. (2020). Coexistence of jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) in a tropical forest in south-eastern Mexico. *Animal Biodiversity and Conservation*, 43, 55-66.
- de Azevedo, F. C. C., & Murray, D. L. (2007). Spatial organization and food habits of jaguars (*Panthera onca*) in a floodplain forest. *Biological conservation*, 137, 391-402.
- Bailey, L. L., MacKenzie, D. I., & Nichols, J. D. (2014). Advances and applications of occupancy models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 1269-1279.
- Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*. Maiden, USA, Blackwell Publishing.

Borrego, C. S. (2015). *Differential effects of habitat on the occupancy of jaguars, pumas and sympatric carnivores in Sonora, Mexico* (Doctoral dissertation, Washington State University).

Burnham, K. P. (1998). Model selection and multimodel inference. *A practical information-theoretic approach*. Springer-Verlag, New York, NY, USA.

Carabias Lillo, J., Provencio, E., De la Maza Elvira, J., & Ruiz Corzo, M. (1999). Programa de manejo reserva de la biosfera Sierra Gorda. *México, Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAT (Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales)*.

Carter, N., Jasny, M., Gurung, B., & Liu, J. (2015). Impacts of people and tigers on leopard spatiotemporal activity patterns in a global biodiversity hotspot. *Global Ecology and Conservation*, 3, 149-162.

Ceballos, G., List, R., Medellín, R., Bonacic, C., Pacheco, J., & Ehrlich, P. R. (2010). *Los felinos de América. Cazadores sorprendentes* (México 2010).

Chávez, C. A. de la Torre, H. Bárcenas, R.A. Medellín, H. Zarza y G. Ceballos. (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*.

Chesson, P., & Kuang, J. J. (2008). The interaction between predation and competition. *Nature*, 456, 235-238.

CITES Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre (2012) Apéndices I, II y III. Documento web URL <http://www.cites.org/esp/app/2012/S-2012-09-25.pdf>

Crawshaw Jr, P. G., & Quigley, H. B. (2002). Hábitos alimentarios del jaguar y el puma en el Pantanal, Brasil, con implicaciones para su manejo y conservación. *El jaguar en el nuevo milenio*, pp. 223-236.

Davies, T.J., Meiri, S., Barraclough, T.G. & Gittleman, J.L. (2007) Species co-existence and character divergence across carnivores. *Ecology Letters*, 10, 146–152.

De Azevedo, F. C. C. (2008). Food habits and livestock depredation of sympatric jaguars and pumas in the Iguacu National Park area, south Brazil. *Biotropica*, *40*, 494-500.

de la Torre, J. A., Núñez, J. M., & Medellín, R. A. (2017). Spatial requirements of jaguars and pumas in Southern Mexico. *Mammalian Biology*, *84*, 52-60.

de Oliveira, T. G., & Medellín, R. A. (2002). Comparative feeding ecology of jaguar and puma in the Neotropics. *El jaguar en el nuevo milenio*, 265-288.

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.

Di Bitetti, M.S., Di Blanco, Y.E., Pereira, J.A., Paviolo, A. & Pérez, I.J. (2009). Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) and pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *J. Mammal.* *90*, 479–490.

Dickson, B. G., & Beier, P. (2002). Home-range and habitat selection by adult cougars in Southern California. *The Journal of Wildlife Management*, *66*, 1235–1245.

Donadio, E., & Buskirk, S. W. (2006). Diet, morphology, and interspecific killing in Carnivora. *The American Naturalist*, *167*, 524-536.

Durant, S. M. (1998). Competition refuges and coexistence: an example from Serengeti carnivores. *Journal of Animal ecology*, *67*, 370-386.

Elbroch, L. M., & Kusler, A. (2018). Are pumas subordinate carnivores, and does it matter? *PeerJ*, *6*, e4293.

Elbroch, L. M., & Wittmer, H. U. (2012). Puma spatial ecology in open habitats with aggregate prey. *Mammalian Biology*, *77*, 377–384.

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.

Fiske, I., & Chandler, R. (2011). unmarked: An R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *Journal of Statistical Software*, *43*, 1– 23

Gilbert, Marius; Nicolas, Gaëlle; Cinardi, Giusepina; Van Boeckel, Thomas P.; Vanwambeke, Sophie; Wint, William G. R.; Robinson, Timothy P., 2018, "Global cattle distribution in 2010 (5 minutes of arc)", <https://doi.org/10.7910/DVN/GIVQ75>, Harvard Dataverse, V3

Gordon, C. E. (2000). The coexistence of species. *Revista chilena de historia natural*, 73, 175–198.

Gutiérrez-González, C. E., & López-González, C. A. (2017). Jaguar interactions with pumas and prey at the northern edge of jaguars' range. *PeerJ*, 5, e2886.

Harmsen, B., Foster, R., Silver, S., Ostro, L. y Doncaster, C. 2011. Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. *Mammalian Biology*, 76, 320-324.

Harmsen, B. J., Foster, R. J., Silver, S. C., Ostro, L. E., & Doncaster, C. P. (2009). Spatial and temporal interactions of sympatric jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) in a neotropical forest. *Journal of mammalogy*, 90, 612-620.

Hernández, C. G. E. (2008). Dieta, uso de hábitat y patrones de actividad del puma (*Puma concolor*) y el jaguar (*Panthera onca*) en la selva maya. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 12, 113-130.

Hernández-SaintMartín, A. D., Rosas-Rosas, O. C., 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, 520-533.

Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93, 145-159.

Iriarte, J. A., Franklin, W. L., Johnson, W. E., & Redford, K. H. (1990). Biogeographic variation of food habits and body size of the America puma. *Oecologia*, 85, 185-190.

Karanth, K. U., Chundawat, R. S., Nichols, J. D., & Kumar, N. S. (2004). Estimation of tiger densities in the tropical dry forests of Panna, Central India, using photographic capture–recapture sampling. *Animal Conservation*, 7, 285-290.

- Karanth, K. U., & Sunquist, M. E. (2000). Behavioural correlates of predation by tiger (*Panthera tigris*), leopard (*Panthera pardus*) and dhole (*Cuon alpinus*) in Nagarahole, India. *Journal of Zoology*, 250, 255-265.
- Knopff, A. A., Knopff, K. H., Boyce, M. S., & St. Clair, C. C. (2014). Flexible habitat selection by cougars in response to anthropogenic development. *Biological Conservation*, 178, 136–145.
- Kronfeld-Schor, N., & Dayan, T. (2003). Partitioning of time as an ecological resource. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 153-181.
- Linnell, J. D., & Strand, O. (2000). Interference interactions, co-existence and conservation of mammalian carnivores. *Diversity and Distributions*, 6, 169-176.
- Logan, K. A. y Sweanor, L. L. 2001. *Desert puma: evolutionary ecology and conservation of an enduring carnivore*. Island Press, Washington D. C., USA.
- MacArthur, R., & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The american naturalist*, 101, 377-385.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Andrew Royle, J., & Langtimm, C. A. (2002). Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83, 2248-2255.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Royle, J. A., Pollock, K. H., Bailey, L. L., & Hines, J. E. (2006). Occupancy estimation and modeling Elsevier Academic Press. *Amsterdam, The Netherlands*.
- Mazerolle, M. J. (2017) AICcmodavg: model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c), No. R package.
- Meredith, M., & Ridout, M. (2014). Overview of the overlap package. *R. Proj*, 1-9.
- Monroy-Vilchis, O., Urios, V., Zarco-González, M., & Rodríguez-Soto, C. (2009). Cougar and jaguar habitat use and activity patterns in central Mexico. *Animal Biology*, 59, 145-157.

Noss, A. J., Kelly, M. J., Camblos, H. B., & Rumiz, D. I. (2006). Pumas y jaguares simpátricos: datos de trampas-cámara en Bolivia y Belize. *MEMORIAS: Manejo de Fauna silvestre en Amazonia y Latinoamérica*, 229-237.

Novack, A. J., Main, M. B., Sunkuist, M. E., & Labisky, R. F. (2005). Foraging ecology of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in hunted and non-hunted sites within the Maya Biosphere Reserve, Guatemala. *Journal of Zoology*, 267, 167-178.

Nowak, R. M. (2005). *Walker's Carnivores of the World*. JHU Press.

Núñez, R., Miller, B., & Lindzey, F. (2000). Food habits of jaguars and pumas in Jalisco, Mexico. *Journal of Zoology*, 252, 373-379.

O'Brien, T. G. (2011). Abundance, density and relative abundance: a conceptual framework. In *Camera traps in animal ecology* (pp. 71-96). Springer, Tokyo.

O'Connell AF, Nichols JD, Karanth KU (2011) *Camera traps in animal ecology: methods and analysis*. Springer, New York.

Palomares, F. & Caro, T.M. (1999) Interspecific killing among mammalian carnivores. *The American Naturalist*, 153, 492-508.

Porfirio, G., Sarmiento, P., Foster, V., & Fonseca, C. (2017). Activity patterns of jaguars and pumas and their relationship to those of their potential prey in the Brazilian Pantanal. *Mammalia*, 81, 401-404.

QGIS Development Team, (2020). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Retrieved from <http://qgis.osgeo.org>

Ramesh, T., Kalle, R., Sankar, K., & Qureshi, Q. (2012). Spatio-temporal partitioning among large carnivores in relation to major prey species in Western Ghats. *Journal of Zoology*, 287, 269-275.

Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., ... & Wirsing, A. J. (2014). Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science*, 343, 1241484.

Romero-Munoz, 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.

Rosas-Rosas, O. C., Bender, L. C., & Valdez, R. (2008). Jaguar and puma predation on cattle calves in northeastern Sonora, Mexico. *Rangeland Ecology & Management*, 61, 554-560.

Rovero, F., Martin, E., Rosa, M., Ahumada, J. A., & Spitale, D. (2014). Estimating species richness and modelling habitat preferences of tropical forest mammals from camera trap data. *PloS one*, 9, e103300.

Rzedowski, J. (2006). Vegetación de México. 1ra. *Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México*, 504.

Sanderson, E. W., Redford, K. H., Chetkiewicz, C. L. B., Medellín, R. A., Rabinowitz, A. R., Robinson, J. G., & Taber, A. B. (2002). Planning to save a species: the jaguar as a model. *Conservation Biology*, 16, 58-72.

Schoener, T. W. (1974). Resource Partitioning in Ecological Communities: Research on how similar species divide resources helps reveal the natural regulation of species diversity. *Science*, 185, 27-39.

Scognamillo, D., Maxit, I., Sunquist, M.E. & Farrell, L. (2002) Ecología del jaguar y el problema de la depredación de ganado en un hato de Los Llanos Venezolanos. *El jaguar en el nuevo milenio* (eds Medellín, R.A., Equihua, C., Chetkiewicz, C.L.B., Crawshaw, P.G., Rabinowitz, A., Redford, K.H. et al.), pp. 139–151. Fondo de Cultura Económica/Universidad Nacional Autónoma de México/Wildlife Conservation Society, Mexico City, Mexico

Scognamillo, D., Maxit, I. E., Sunquist, M., & Polisar, J. (2003). Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. *Journal of Zoology*, 259, 269-279.

SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario oficial de la Federación*.

Sexton, J. O., Song, X. P., Feng, M., Noojipady, P., Anand, A., Huang, C. & Townshend, J. R. (2013). Global, 30-m resolution continuous fields of tree cover: Landsat-based rescaling of MODIS vegetation continuous fields with lidar-based estimates of error. *International Journal of Digital Earth*, 6, 427-448.

Sollmann, R., Furtado, M. M., Hofer, H., Jácomo, A. T., Tôrres, N. M., & Silveira, L. (2012). Using occupancy models to investigate space partitioning between two sympatric large predators, the jaguar and puma in central Brazil. *Mammalian Biology*, 77, 41-46.

Sunquist, M., & Sunquist, F. (2002). *Wild cats of the world*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.

Taber, A. B., Novaro, A. J., Neris, N., & Colman, F. H. (1997). The food habits of sympatric jaguar and puma in the Paraguayan Chaco. *Biotropica*, 29, 204-213.

RStudio Team (2018). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.

Zúñiga, A., Quintana, V. & Fierro, A. (2005) Relaciones tróficas entre depredadores en un ambiente fragmentado del sur de Chile. *Gestión Ambiental (Chile)*, 11, 31-42.