

00377

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

PATRONES DE ALIMENTACIÓN Y DISPONIBILIDAD DE PRESAS
DEL JAGUAR (*Panthera onca*) Y DEL PUMA (*Puma concolor*) EN LA
RESERVA DE LA BIOSFERA CALAKMUL, CAMPECHE,
MÉXICO.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P R E S E N T A

Miguel Ángel Amín Ordóñez

DIRECTOR DE TESIS: Dr. Gerardo Jorge Ceballos González

México, D. F.

Diciembre 2004



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.

**ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA**



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

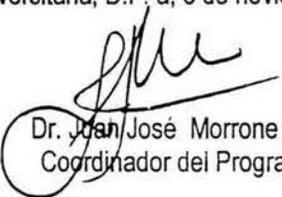
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 11 de noviembre del 2002, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental) del(a) alumno(a) **Amín Ordóñez Miguel Ángel**, con número de cuenta **83346330** y número de expediente **3991104** con la tesis titulada: " **Patrones de alimentación y disponibilidad de presas del jaguar (*Panthera onca*) y del puma (*Puma concolor*) en la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México**", bajo la dirección del(a) **Dr. Gerardo Jorge Ceballos González**.

Presidente:	Dr. Gerardo Jorge Ceballos González
Vocal:	Dr. Joaquín Arroyo Cabrales
Secretario:	Dr. Fernando Alfredo Cervantes Reza
Suplente:	Dra. Martha Catalina Romano Pardo
Suplente:	Dr. Alfredo D. Cuarón Orozco

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a, 3 de noviembre del 2004


Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Miguel A. Amín Ordóñez

FECHA: 6-Dic-2004

FIRMA: [Firma]

RESUMEN

El desarrollo de estrategias de conservación exitosas para especies en peligro extinción depende en gran parte de la evaluación de sus requerimientos ecológicos y del análisis de las causas de amenaza. Para los carnívoros un punto fundamental en este proceso es entender los factores causales de la variación de su densidad, tales como la fragmentación del hábitat, la disponibilidad de presas, la coexistencia con otros carnívoros y la cacería. En México se han desarrollado pocas estrategias de conservación de carnívoros, que incluyan a la dieta, siendo que es información necesaria para sustentar una estrategia adecuada, ya que la viabilidad de sus poblaciones depende, en muchos casos, de la viabilidad de las poblaciones de sus presas.

Por lo tanto, los objetivos de este estudio fueron determinar los patrones de alimentación, la variación espacial y temporal de estos patrones y la disponibilidad de presas del jaguar (*Panthera onca*) y del puma (*Puma concolor*) en la Reserva de la biosfera Calakmul, Campeche, México.

Para estimar los hábitos alimentarios se colectaron un total de 117 excretas. Mediante el análisis de ácidos biliares fecales se precisó que 84 excretas eran de jaguar, 30 de puma y 3 no pudieron identificarse. La disponibilidad de presas se estimó con trayectos caminados a pié. Mediante el análisis de pelo, hueso y otros restos en las excretas se identificaron 21 especies de mamíferos pertenecientes a siete órdenes, cuatro especies de reptiles correspondientes a cuatro órdenes y una especie de ave. La importancia relativa de cada presa se estimó por su valor de frecuencia de ocurrencia corregido por su biomasa estimada. Las hipótesis fueron apoyadas parcialmente, puesto que no se detectó variación en el número promedio de especies de mamíferos encontradas en las excretas de diferentes sitios. Sin embargo, se encontró una variación temporal en el consumo de las presas del jaguar, ya que en la época de lluvia consumieron presas de diferente tamaño.

Se encontró un 93% de sobreposición en las presas entre ambas especies y la amplitud del nicho fue mayor para el puma ($B = 3.79$) que para el jaguar ($B = 3.54$). Un análisis de intervalos de confianza de Bonferroni aplicados a la biomasa consumida mostró que el jaguar y el puma se comportaron de manera similar, y consumieron a *Dasyopus novemcinctus* y *Pecari tajacu*, conforme a su disponibilidad. A *Nasua narica* lo consumieron en una mayor proporción a su disponibilidad, mientras que a *Dasyprocta punctata* lo consumieron menos de lo esperado. La diferencia entre ambas especies se da con *Cuniculus paca*. El puma lo consumió en proporción a lo disponible, mientras que el jaguar lo consumió en mayor proporción a su disponibilidad. Estos resultados demuestran que en la Reserva de la biosfera Calakmul tanto el jaguar como el puma son selectivos.

Palabras clave: Alimentación, presas, jaguar, puma, Calakmul, Campeche.

CONTENIDO

RESUMEN	1
AGRADECIMIENTOS	3
INTRODUCCIÓN	4
OBJETIVOS E HIPÓTESIS	7
MÉTODOS Y ÁREA DE ESTUDIO	8
RESULTADOS	25
DISCUSIÓN	47
CONCLUSIONES	52
LITERATURA CITADA	54

AGRADECIMIENTOS

Este estudio se realizó en el Laboratorio de Ecología y Conservación de fauna silvestre del Instituto de Ecología, UNAM, y bajo dirección del Dr. Gerardo Ceballos a quién agradezco por su confianza, paciencia dedicación a este trabajo.

Quiero también dar las gracias a CONACYT-DGEP por la beca otorgada. A Unidos para la Conservación y a Safari club Internacional que también donaron fondos para la realización de este trabajo.

Durante el desarrollo del proyecto fueron de vital importancia los comentarios del Dr. Alfredo Cuarón del Instituto de Ecología, campus Morelia; del Dr. Fernando Cervantes de la Colección de Mamíferos del Instituto de Biología, UNAM, así como del Dr. Rodrigo Medellín quien me apoyó con valiosa información desde el principio del estudio y me dio los primeros comentarios que recibí al trabajo.

Quiero agradecer a la Dra. Martha Romano y a todo su equipo de trabajo, especialmente a la Maestra Beatriz Gallo del Laboratorio de Fisiología II del Centro de Investigaciones Avanzadas (CINVESTAV) del Instituto Politécnico Nacional (IPN) por su ayuda en el análisis bioquímico de muestras de campo.

En el análisis macro y microscópico de las muestras fui asesorado por el Dr. Joaquín Arroyo Cabrales, y apoyado por Aurelio Ocaña y Javier Navarro del laboratorio de Arqueozoología del Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH). La colección de pelos de referencia se elaboró gracias a la ayuda del Dr. Ticul Álvarez y Jorge Villalpando del Laboratorio de Cordados Terrestres de la Escuela de Ciencias Biológicas del IPN.

En la toma de datos de campo fue muy valiosa la ayuda de Miguel Antonio Rivera y Francisco Zavala además del apoyo de los hermanos Javier y Valentín Díaz. En el campamento Costa Maya fue muy importante la presencia de las cocineras Graciela y Doña Martha Hernández, y sus hijas Angela y Lorena, así como de nuestros ayudantes Lolo y Chepe.

Desde el principio de todo el estudio y hasta el final fui apoyado por mi compañero Cuauhtemoc Chávez y su ayuda fue determinante en el análisis de los datos. Gerardo Ríos por su muy valiosa ayuda en la preparación de los mapas de la zona de estudio y quiero agradecer a mis colegas Ricardo Frías, David Valenzuela, Héctor Gómez de Silva por las revisiones que hicieron al manuscrito, así como otros compañeros como Pablo Ortega, Jorge Vargas, Carmen Donovarros, Sergio López Mendoza, Rurik List y Edmundo Huerta por su creatividad en el proceso de muestras, análisis de datos y en la presentación de este trabajo y a muchos otros que apoyaron en un momento u otro como Yolanda Domínguez, Giselle Oliva, Javier Ojeda, Jesús Pacheco, Alejandra de Villa, Federico Chinchilla y Gerardo Carreón.

Finalmente quiero agradecer a mis padres Alberto Hamin y Ma. de Lourdes Ordóñez y a mis hermanos Huberto y Omar Amín por preocuparse por mi desarrollo profesional y por sus valiosos consejos y también a mi familia: Maru, Karina, y Mariana por su paciencia. A Norma por estar siempre y a todos aquellos que me han ayudado, mi agradecimiento profundo y entrañable.

INTRODUCCIÓN

La acelerada destrucción de los ambientes tropicales es uno de los problemas ambientales más severos, causando la pérdida de numerosas poblaciones y especies de plantas y animales, y modificando la estructura y función de los ecosistemas a diferentes escalas, tanto locales como globales (Meffe y Carroll, 1997; Myers, 1997; Ceballos y Ehrlich, 2002). Los grandes carnívoros se encuentran entre los grupos de especies más afectados, ya que requieren de grandes extensiones de ambientes naturales y densidades adecuadas de presas para mantener poblaciones viables (Wikramanayake et al., 1998; Eizirik et al., 2002). No es sorprendente, por lo tanto, que cerca de una cuarta parte de los mamíferos carnívoros grandes se encuentren en riesgo de extinción (Saberwal et al., 1994; Ramakrishnan et al., 1999; Hilton-Taylor, 2000).

En México, los grandes carnívoros no escapan a esta situación; por ejemplo, el oso gris (*Ursus arctos horribilis*) y el lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*), sufrieron el efecto combinado de la pérdida de hábitat, la sobreexplotación y el control de sus poblaciones, causando su erradicación del territorio nacional (Brown, 1982; 1996). En otros casos, como el del jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*), que están entre los mayores carnívoros del trópico americano, sus poblaciones en México se han visto mermadas por las mismas causas (Ceballos y Navarro, 1991; Cuarón, 2000b; Valdez et al., 2002).

La conservación a largo plazo de los grandes carnívoros depende, en gran medida, de información ecológica sólida, que sea la base para diseñar estrategias de manejo adecuadas. Un punto fundamental en este proceso es entender cuáles son los factores causales de la variación de la densidad de los carnívoros, tales como la fragmentación del hábitat, la disponibilidad de presas, la coexistencia con otros carnívoros y la cacería. Con relación a las presas existen numerosos estudios que indican una relación positiva entre la densidad de los grandes felinos y la disponibilidad de sus presas (Schaller, 1972; Orsdol, 1984; Rabinowitz y Nottingham, 1986; Smith et al., 1998; ; Karanth et al., 2004), por lo que es importante determinar el grado de influencia de este factor para proponer medidas de conservación.

La dieta de los grandes felinos varía espacial y temporalmente, y en muchos casos esa variación es el resultado de interacciones de factores complejos (Kat y Harvey, 2000). La disponibilidad de las presas varía espacialmente dependiendo de sus requerimientos de hábitat y la distribución espacial de su alimento y agua (De Silva y

Jayarathne, 1994; Kat y Harvey, 2000), y temporalmente por su dinámica poblacional (Schaller, 1972; Polisar, 2002). El nicho trófico de los leones de África, por ejemplo, muestra una gran variación en el espectro de sus presas a escalas locales, regionales y continentales. Se han reportado más de 50 presas en general, pero a un nivel regional, las manadas usan un menor número de presas, como en el delta del Okavango, en donde se alimentan de alrededor de 19 especies (Schaller, 1972; Kat y Harvey, 2000). Los leopardos en el Parque Nacional de Tai, Costa de Marfil, se alimentan de más de 30 especies de mamíferos (Hoppe-Dominik, 1984), mientras que en Wolong, China, su espectro de presas fue de 15 especies (Hart et al., 1996).

Los patrones de alimentación de los jaguares y los pumas presentan una alta variación a lo largo de su rango de distribución (Oliveira, 2002). Para el jaguar se han reportado más de 85 especies, con dominancia de mamíferos (Emmons, 1987; Seymour, 1989; Aranda y Sánchez-Cordero, 1996; Chinchilla, 1997; Taber et al., 1997; Dalponte, 2002; Kuroiwa y Ascorra, 2002; Núñez et al., 2002; Oliveira, 2002; Perovic, 2002; Quigley y Crawshaw, 2002; Polisar et al., 2003; Karanth et al., 2004). Los patrones para el puma son muy similares, ya que se han reportado 50 especies en toda su área de distribución, con los mamíferos como componentes dominantes (MacBride, 1976; Currier, 1983; Emmons 1987; Crawshaw y Quigley 1991; Aranda y Sánchez-Cordero 1996; Taber et al., 1997; Núñez et al., 2000).

Existe una sobreposición entre la dieta del jaguar y el puma (Taber et al., 1997; Núñez et al., 2000; Oliveira, 2002). Esto tiene implicaciones directas tanto para la ecología como la conservación de estas especies. Se ha observado que cuando existe una sobreposición extensiva en la explotación de presas comunes y abundantes entre depredadores se da una segregación a través de la selección de las presas más raras y menos comunes (Pimm, 1991). Este parece ser el caso en las selvas estacionales de Chamela (Jalisco) y el Chaco (Paraguay) donde ambas especies utilizan una base de presas muy parecida, pero difieren en la categoría de tamaño que utilizan (Oliveira, 2002). Por otro lado, el impacto de la cacería de las presas de estas especies es seguramente más severo si hay un alto grado de sobreposición de la alimentación y de las especies más cazadas.

La región de Calakmul en Campeche y Quintana Roo presenta la mayor población de jaguares en México y Centroamérica (Ceballos et al., 2002; Sanderson et al., 2002). En la región se han establecido una serie de áreas naturales protegidas de estatales y federales, que abarcan más de 1.5 millones de hectáreas, con el objetivo

fundamental de conservar al jaguar y otras especies tropicales. Un problema importante de estas reservas y áreas aledañas es la cacería de subsistencia, que afecta la composición y abundancia en las comunidades de mamíferos y aves (Escamilla et al., 2000). Algunas de esas especies son parte del espectro de las presas del jaguar y un porcentaje de estas especies es compartido por el puma (Aranda y Sánchez Cordero, 1996). No existen, sin embargo, bases sólidas para determinar el espectro de presas del jaguar y el puma, la sobreposición entre las presas del jaguar y puma, y la sobreposición de las presas más importantes para los felinos y con aquellas que forman parte de la cacería de subsistencia en esta región. Esta información es fundamental para determinar medidas de conservación y manejo que ayuden a maximizar las probabilidades de sobrevivencia del jaguar a largo plazo. Por lo tanto el objetivo de este trabajo fue responder las siguientes preguntas: ¿Cuál es el espectro de presas del jaguar y el puma?; ¿Cuál es la variación temporal y espacial del espectro de presas de ambas especies?; ¿Son carnívoros selectivos?; ¿Cuál es el grado de sobreposición de las presas que consumen?; ¿Cómo se sobreponen las presas de ambas especies con las especies con mayor presión de cacería en la región?; ¿Cuáles son las implicaciones de estos resultados para la conservación y manejo de estas especies y de las reservas de la región de Calakmul?.

OBJETIVO

Determinar los patrones de alimentación (qué presas consume y cuáles son las más importantes), la variación espacial y temporal de estos patrones, la disponibilidad de presas del jaguar (*Panthera onca*) y del puma (*Puma concolor*) y el impacto de la cacería de subsistencia sobre las principales presas de ambas especies en la Reserva de la biosfera Calakmul, Campeche, México.

HIPÓTESIS

H1: Existe una variación temporal y espacial en los patrones de alimentación del jaguar y del puma.

H2: La sobreposición del nicho trófico entre ambas especies será baja y el nicho trófico del jaguar será más amplio que el del puma.

H3: Los jaguares y pumas son depredadores que seleccionan a sus presas.

H4: La comunidad de presas en el sitio con mayor densidad poblacional humana estará compuesta de especies de presas pequeñas, dado que la abundancia relativa de las presas grandes es afectada por el efecto de la cacería de subsistencia.

MÉTODOS Y ÁREA DE ESTUDIO

La Reserva de la biosfera Calakmul

El estudio se llevó a cabo en la parte sur de la Reserva de la biosfera Calakmul (RBC), municipio de Calakmul, Campeche, en el sureste de México (17° 09' a 19° 12' N y 89° 09' a 90° 08' W). Calakmul es la reserva de bosque tropical más extensa en México, con 723,185 ha. Tiene dos zonas núcleo, una al norte (147,915 ha) y otra al sur (100,345 ha), ambas, reodeadas por una zona de amortiguamiento de 474,924 ha (Vales et al., 2000). La región es relativamente plana, con un intervalo altitudinal entre 100 a 365 msnm.

La región se caracteriza por un clima subtipo cálido subhúmedo con lluvias en verano (junio a noviembre), (Flores y Espejel-Carbajal, 1994; Gunn y Folan, 1999). La precipitación de Calakmul es variable y forma un gradiente de norte a sur, que va de 552 a 1,634 mm de precipitación media anual (Vales et al., 2000). La temperatura promedio anual fluctúa de 22.8° (Zoh- Laguna) a 26.9 ° C en Cristóbal Colón (Gunn y Folan, 1999). Una característica de Calakmul es la casi total ausencia de ríos o arroyos permanentes. En las partes altas el agua se infiltra rápidamente entre las grietas de las rocas. En ciertas partes de las áreas bajas el agua se acumula en depósitos naturales, localmente conocidos como “aguadas”, cuya permanencia es variable.

La región históricamente ha sido sometida a una fuerte explotación forestal. Esta se intensificó entre las décadas de 1940 y 1960 con la explotación de chicle, pero esta actividad en la actualidad ha sido desplazada por la extracción de madera. En la Reserva de la Biosfera Calakmul se encuentra una mezcla de selvas altas y medianas, con selvas bajas temporalmente inundables y vegetación acuática. Existen seis tipos de vegetación predominante: selva alta perennifolia o subperennifolia, la selva mediana subperennifolia, la selva baja subperennifolia y caducifolia, la sabana y la vegetación hidrófila que incluye tular, carrizal y popal; (Flores y Espejel, 1994).

La selva mediana subcaducifolia se localiza en una porción muy pequeña en el centro norte del estado de Campeche. Los árboles miden entre 10 y 20 m de altura y entre el 50 y 75 % tienen hojas en la época seca. En este tipo de vegetación las especies dominantes son *Acacia pennatula*, *Caesalpinia gaumeri*, *C. platyloba*, *Lysiloma latisiliquum*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Mimosa bahamensis* y *Spondias mombin*, entre otras (Flores y Espejel-Carvajal, 1994).

La selva baja subperennifolia ocupa el 45% de la reserva, alterna con selvas altas y selvas medianas. Los árboles no rebasan los 15 m de altura. Hay asociaciones de

Haematoxylon campechianum - *Bucida buceras* - *Cameraria latifolia* y *H. campechianum* - *B. buceras* - *Metopium brownei*. El estrato arbóreo está dominado por *B. buceras*, *B. espinosa*, *H. campechianum*, *M. zapota*, *M. brownei*, *Diospyros anisandra*, *C. latifolia* y *Byrsonia bucidaefolia*. En el estrato arbustivo los componentes dominantes son *Bravasia tubiflora*, *Randia aculeata*, *Ouratea luscens*, *Drypetes lateriflora* y *Myrciaria floribunda*. En el estrato herbáceo las especies que sobresalen son *Petiveria allicea*, *Rhoeo discolor*, *Lasiacis divaricata* y *Scleria lithosperma*. Se estima que las vegetaciones acuática y secundaria ocupan el 5 y 10 % respectivamente, de la superficie total de la reserva. (Flores y Espejel-Carbajal, 1994).

Existen cerca de 90 especies de mamíferos. El orden mejor representado son los muciélagos (47 spp, 50%), seguido de los carnívoros (16), roedores (15), marsupiales (6), artiodactylos (4), primates (2), edentados (2), perissodactylos (1) e insectívoros (1) (Aranda, 1991).

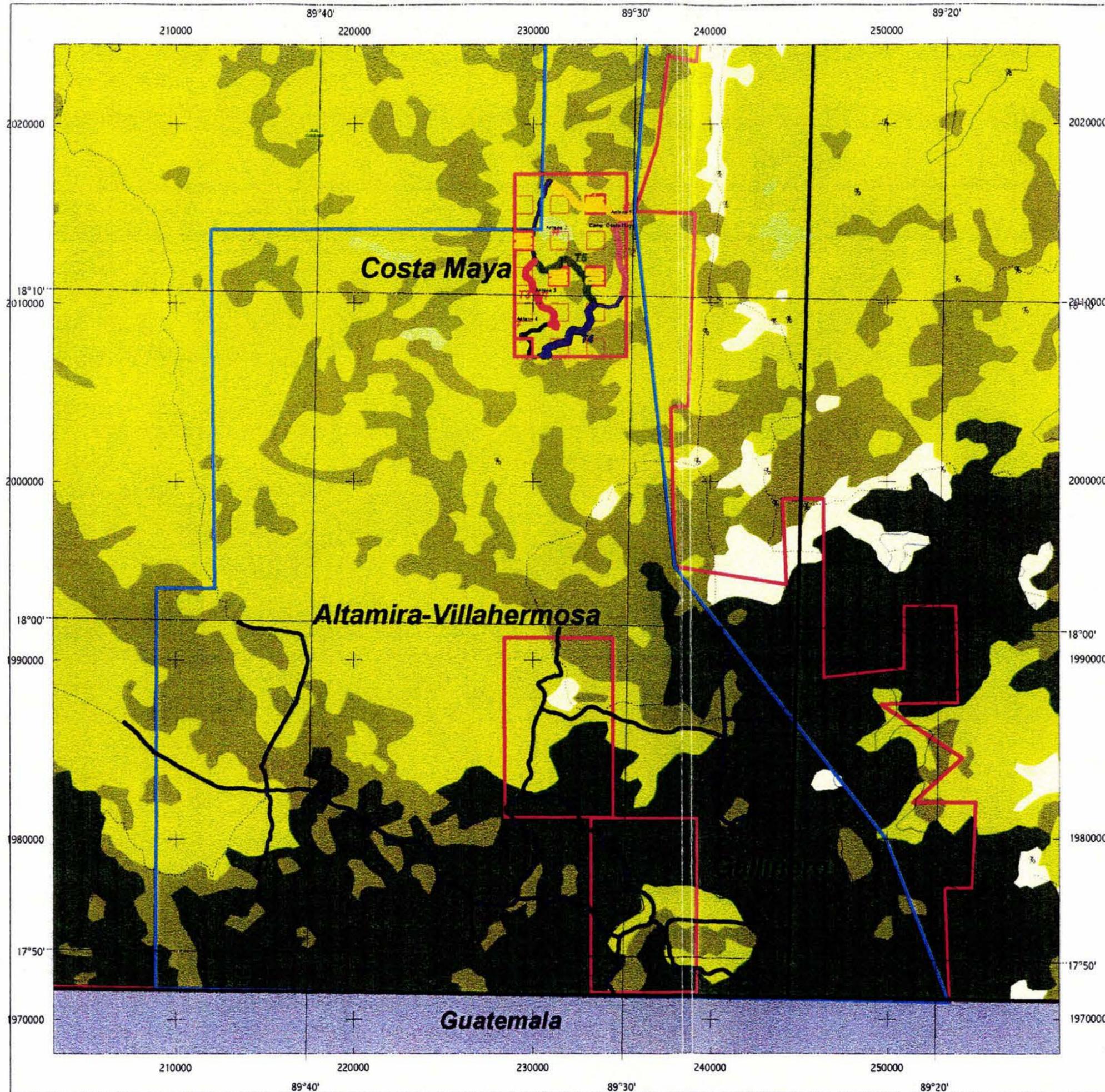
Sitios de estudio

El trabajo de campo se llevó a cabo en tres sitios de 60 km² dentro de la zona núcleo del sur de la Reserva de la Biosfera Calakmul (Fig. 1). Los sitios fueron seleccionados para representar el gradiente en las condiciones ambientales presentes en esa parte de la Reserva de la biosfera Calakmul. Fueron además sitios con diferente grado de impacto de actividades antropogénicas como cacería, ya que se encontraron a distancias diferentes de poblados.

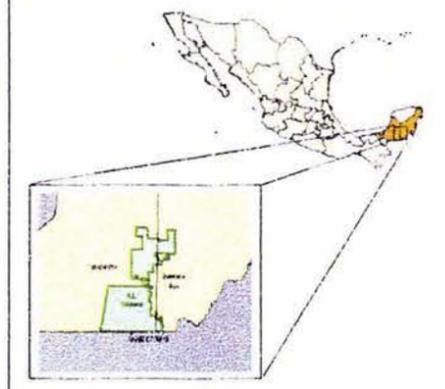
El primer sitio fue el campamento Costa Maya (CM), que sirvió como base logística del proyecto. Se localiza en el área más perturbada de Calakmul, donde convergen los límites de tres ejidos, Narciso Mendoza, Cristóbal Colón y Niños Héroes, que tienen alrededor de 1,500 habitantes (Figura 1). Se encuentra a 33 km al sur del poblado de Xpujil y a siete kilómetros al este de la carretera Justo Sierra Méndez y del poblado de Narciso Mendoza.

El segundo sitio fue Altamira (ALT), en una zona de menor perturbación que se localiza a 54 km al sur del poblado de Xpujil, a 10 kilómetros al este de la carretera Justo Sierra Méndez y a 5 km del poblado de once de mayo, que tiene una población de 276 personas (Ericson et al., 1998).

El tercer sitio, El Gallinero (GAL), colinda al norte con la zona de Altamira y al sur con la Republica de Guatemala. Se localiza a 64 km al sur del poblado de Xpujil, a



Reserva de la Biosfera
Figura 1 Calakmul

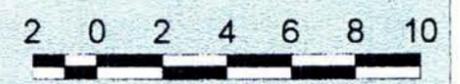


Simbología

- Zona de Amortiguamiento
- Zona Núcleo
- Cuadrantes
- Camino
- Vías de Comunicación
 - Carretera
 - Terracería
 - Brecha o vereda
 - Ferrocarril
- Vegetación
 - Áreas sin vegetación aparente
 - Ciudades importantes
 - Cuerpos de agua
 - Manejo agrícola, pecuario y forestal (plantaciones)
 - Manglar
 - Palmar
 - Pastizal natural
 - Popal y tular
 - Sabana
 - Selva alta perennifolia y subperennifolia
 - Selva baja caducifolia y subcaducifolia
 - Selva baja perennifolia, subperennifolia y espinosa
 - Selva mediana perennifolia y subperennifolia
 - Selva mediana subcaducifolia y caducifolia
 - Vegetación halófila y gipsófila

Escala 1: 300,000

Escala Gráfica (kilómetros):



12 kilómetros al este de la carretera Justo Sierra Méndez y a 4 km de la rancharía El Gallinero, que cuenta con una población de menos de 20 personas.

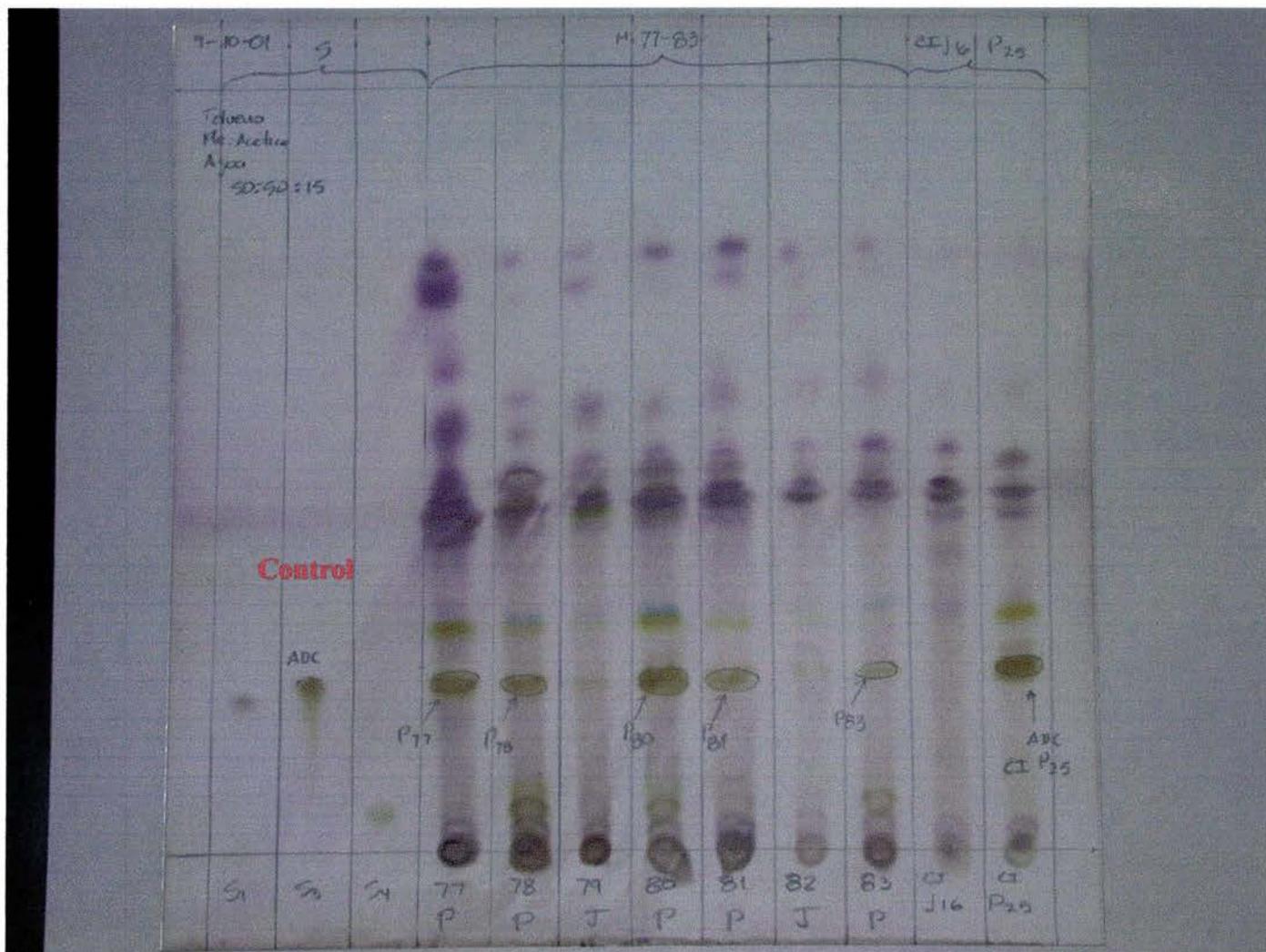
Colecta e identificación de excretas

Se colectaron excretas en caminos en las tres áreas durante la época seca del 2000. Dada su accesibilidad se colectaron excretas en Costa Maya para evaluar la variabilidad temporal en las épocas seca y lluviosa de los años de 1998 a 2000. Cada muestra fue secada y guardada en bolsas de papel estraza, y se etiquetó indicando: localidad, fecha, estación del año y medidas (largo y ancho).

Un problema fundamental en los estudios sobre alimentación en jaguar y puma es la identificación, pues al ser especies simpátricas cuyos excrementos son similares en aspecto existe incertidumbre sobre la especie que lo depositó. Tradicionalmente se usan métodos cualitativos poco sólidos como la presencia de huellas (Aranda y Sánchez Cordero, 1996; Núñez et al., 2000) limitando severamente la interpretación de los resultados. Para evitar este tipo de sesgos las excretas en este estudio fueron identificadas a través de los patrones de ácidos biliares fecales (Major et al., 1980; Johnson et al., 1984; Taber et al., 1997). Las excretas de felinos son propicias para ser identificadas bioquímicamente con un análisis de cromatografía de capa fina porque contienen concentraciones bajas de pigmentos vegetales que puedan interferir en la detección de los ácidos (Cazon y Suhring, 1998).

El método para diferenciar entre excretas de jaguar y puma consistió en seleccionar un control interno, que sirvió para determinar el patrón de corrimiento de las muestras de cada especie y detectar si había diferencias entre ellas. En el control interno se compararon los patrones de corrimiento de muestras de ácidos biliares puros con muestras de jaguares y pumas en cautiverio, corridos en una placa de silica-gel de cromatografía fina (Thin Layer Chromatography, TLC) (Cazon y Suhring, 1998). Se utilizaron dos ácidos biliares puros, cólico y deoxycólico (Sigma-Aldrich Química, San Louis Missouri, USA). Las muestras de excretas de ejemplares de ambas especies en cautiverio se obtuvieron en los zoológicos de La Venta (Villahermosa), Chetumal y Xcaret. Las pruebas del control interno revelaron que las muestras de puma presentan una mancha de ácido deoxycólico mucho más evidente que en las muestras de jaguar (Figura 2). En todos los casos fue posible identificar con 100% de efectividad las muestras en las que se contó con material fecal adecuado; sólo en tres excretas no se contó con suficiente material fecal, por lo que no se usaron en los análisis.

Figura 2. Placa de cromatografía de corrimientos de ácidos biliares de muestras de jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) de la Reserva de la biosfera Calakmul, Campeche. En la placa es clara la mancha del ácido deoxycólico en las muestras de puma. Esto sirvió para diferenciar a las excretas de las dos especies con certidumbre. En el extremo izquierdo (denominadas S1, S3, y S4) se muestran los corrimientos de ácidos puros usados como control. En este caso, las muestras 77, 78, 80, 81 y 83 correspondieron a pumas; las muestras 79 y 82 correspondieron a jaguar.



Representatividad de la muestra

Para determinar si el número de las excretas fue representativo del espectro de presas de jaguar y puma se utilizó el programa Estimate-S 5.0. (Colwell, 1997). Este programa calcula varios tipos de modelos de acumulación de especie. Se escogió la ecuación de Michaelis-Menten ya que fue la que presentó menor variación en la curva de acumulación de especies. Esta ecuación se utilizó originalmente para describir el efecto de la concentración del sustrato sobre la velocidad de una reacción catalizada por enzimas. Sin embargo, es común su uso en estudios ecológicos. La acumulación de especies se usó para medir la representatividad de especies entre sitios (Soberón y Llorente, 1993; Gómez de Silva y Medellín, 2001).

Análisis de excretas

Las excretas se remojaron, tamizaron y se separaron los contenidos en pelo y restos óseos como huesos, dientes, córneos y uñas. Se realizó la identificación de los restos al nivel de especie. Para identificar los restos de mamífero se hicieron colecciones de referencia de pelos y huesos con base en ejemplares de museo de la colección de mamíferos de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional y la colección de esqueletos de mamíferos del Laboratorio de Arqueozoología del Instituto Nacional de Antropología e Historia (Figura 3). Para la elaboración de la colección de pelos de referencia se obtuvieron los pelos de guardia del área dorsal al nivel de la escápula y de la parte ventral a la altura de los pectorales, de material de museo. Se puso cuidado de jalar los pelos para que incluyera la base del pelo (Homan y Genoways, 1978). Los restos de otros grupos de vertebrados, como reptiles y aves, fueron separados hasta nivel de especie cuando fue posible.

Para identificar los pelos se fotografiaron (Figura 4) y se compararon con las muestras de la colección de referencia bajo aumentos estandarizados (Brunner y Coman, 1974). Se utilizó un microscopio con un micrómetro ocular, un condensador de Abbe, una lámpara de luz de día y una platina mecánica para la propia manipulación del pelo (Mathiak, 1938). El grosor de la médula y grosor de la corteza se dividió con base en el aspecto general del pelo de guardia, a su vez son subdivididos con base en la apariencia medular, presencia de constricciones, presencia de médula dividida y otros caracteres (Brunner y Coman, 1974). La identificación de los huesos se hizo por medio de la comparación con la colección de referencia.

Figura 3. Ejemplos de huesos y otros restos óseos de presas en las excretas de jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) de la Reserva de la biosfera Calakmul, Campeche.



Tarsal de serete. Ejemplar de colección (arriba) y muestra en excreta de jaguar (abajo).



Fémur (izquierda) y tibia y peroné (derecha) de armadillo. Ejemplares de colección (extremos) y muestras en excreta de jaguar (centro).



Garras de martucha. Ejemplares de colección (izquierda) y muestras de excreta de jaguar (derecha).



Garra de oso hormiguero. Ejemplar de colección (izquierda) y muestra de excreta de puma (derecha).



Metapodial de venado cola blanca. Ejemplar de colección (izquierda) y muestra de excreta de jaguar (derecha).



Astrágalo de mono araña. Ejemplar de colección (izquierda) y muestra de excreta de jaguar (derecha).



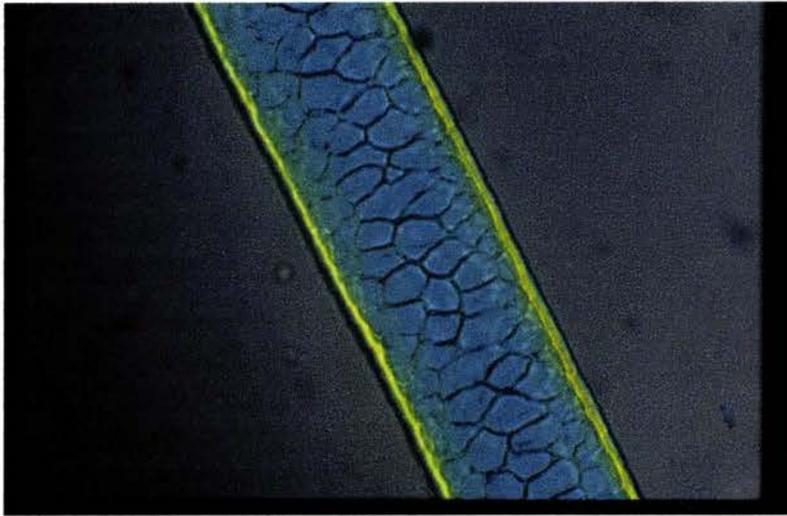
Pezuñas de pecarí de collar. Ejemplar de colección (izquierda) y muestra de excreta de jaguar (derecha).



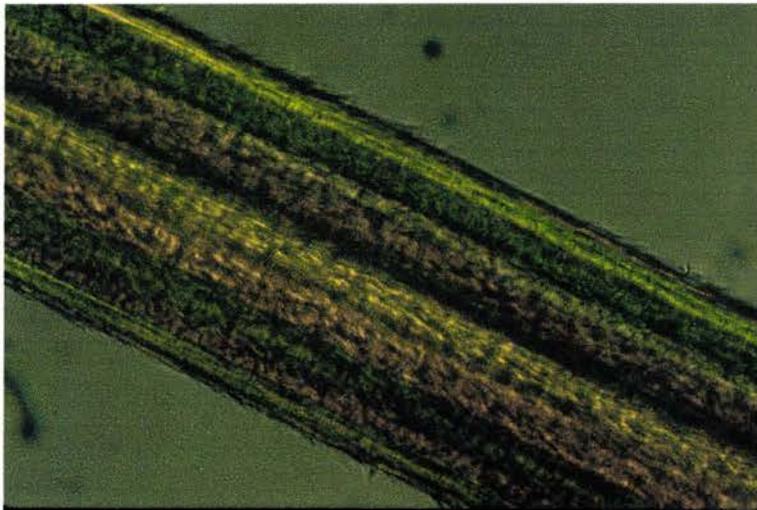
Osteodermos de cocodrilo de pantano. Ejemplares de colección (izquierda) y muestras de excreta de jaguar (extremo inferior derecho).



Húmero de cocodrilo de pantano. Ejemplares de colección (izquierda) y muestras de excreta de jaguar (derecha).



Venado cola blanca (25 X)



Pecarí de collar (25 X)

Figura 4. Ejemplos de pelos de guardia de presas en las excretas de jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) de la Reserva de la biosfera Calakmul,

Se consideró que las presas identificadas en diferentes excretas fueron eventos independientes, ya que no hubo evidencia de que un mismo individuo estuviera representado en varias excretas y porque no se encontraron excretas cercanas en el mismo trayecto ni en la misma fecha (Garla et al., 2001). Por tanto se consideró la presencia de restos de una especie en la excreta como un individuo.

Los resultados se expresaron en porcentajes de ocurrencia (% Oc), es decir, el número de veces que una especie particular de presa fue encontrada en el total de muestras:

$$\% \text{ Oc} = N \times 100/n$$

donde N = número de veces que aparece una presa en particular y n = número de excretas por cada especie de felino (Garla et al., 2001).

Con el análisis de pelo y hueso se obtuvo el número de especies detectadas en las excretas. Se determinaron las frecuencias de ocurrencia de la biomasa estimada en el total de muestras (Ackerman et al., 1984) y se clasificaron a las especies de presas en categorías de frecuencia de aparición en las excretas dependiendo de su abundancia: Muy abundante (>25), abundante (11-24 individuos), común (6-10) y rara (<5).

Las presas se clasificaron en cinco intervalos de tamaño, definidos a partir del mamífero de mayor talla (longitud total), en base al número de mamíferos que pudieran ser presas potenciales de los jaguares y/o puma ($n = 34$) con la fórmula de Sturges para determinar el número intervalos de clase:

$$k = 1 + 3.33 (\log n)$$

en donde k es el número de clases y n el tamaño de la muestra (Myers, 1999).

Los intervalos obtenidos fueron los siguientes: 1, muy pequeño (<235 mm), 2 pequeño (236-470 mm), 3 mediano (471-705 mm), 4 grande (706-940 mm) y 5 muy grande (941-1200 mm). Se recomienda usar no más de 15 intervalos de clase y no menos de cinco. Si hay pocos no se pueden observar las características importantes de la distribución. Aunque la mayoría de los estudios han dividido al espectro de presas en tres tamaños debido a que tienen un tamaño de muestra pequeño, se hizo un análisis por cinco tamaños porque esto permite una visión mas amplia de la repartición de recursos por tamaños. Además, teniendo un tamaño de muestra grande a partir de las especies consumidas, mas que del número de excretas, el espectro de presas puede dividirse en un mayor número de categorías y analizarse de manera mas fina.

Para cada especie de presa consumida por jaguar y puma se calculó la biomasa relativa (Ackerman et al., 1984) a partir del peso promedio reportado en la literatura para cada una de las especies (Reid, 1997). También se calculó un factor de corrección para evitar subestimar o sobrestimar el valor de algunas presas. El hueso y pelo de animales más pequeños tienen una mayor probabilidad de ser detectados en excretas (Ackerman et al., 1984). Si el porcentaje de ocurrencia de las presas encontradas en excretas no es corregido con relación a la biomasa consumida, puede haber una sobre estimación relativa de las presas pequeñas en la dieta (Ackerman et al., 1984).

La biomasa consumida constituye una representación más acertada de la dieta que el porcentaje o la frecuencia de ocurrencia (Ackerman et al., 1984; Karanth y Sunquist, 1995). El cálculo de la biomasa para cada especie de presa consumida tanto por jaguares como por pumas se estimó con el factor de corrección que fue determinado para pumas por Ackerman et al., (1984), cuya talla es comparable con la del jaguar, bajo el supuesto de tener un tracto digestivo similar:

$$Y = 1.98 + 0.035X$$

Donde: Y = biomasa consumida de la presa por excreta y X = peso de la presa.

Similitud entre la dieta del jaguar y el puma

Para explorar el grado de similitud, el sistema más fácil para medir cuán similares son una serie de comunidades en términos de abundancia, es el uso de coeficientes de similitud, por lo que se calculó el índice de Morisita (Magurran, 1989).

También se calcularon los valores de diversidad de Shannon con todas las muestras de jaguar y puma y se exploraron diferencias mediante una prueba de t modificada por Hutchenson (Zar, 1984).

Variación espacial y temporal en la dieta

Espacial

Para determinar si hubo variación espacial, entre sitios, en la dieta del jaguar durante la época seca del 2000, se compararon los valores del índice de diversidad de Shannon ($H' = \sum P_i \ln P_i$, donde P_i es la proporción de individuos) de cada sitio mediante una prueba de ANOVA entre los valores. Además se hizo un análisis de diversidad taxonómica, agrupando a todas las especies de una misma familia. Los valores de H' de los tres sitios se compararon mediante un análisis de varianza (ANOVA).

Temporal

Para determinar si hubo diferencias temporales en los patrones de alimentación del jaguar en Costa Maya, se utilizó el promedio de especies de mamíferos presa de cada una de las categorías de tamaño obtenidas (por su biomasa corregida) en cada una de las épocas secas y lluviosas de 1998 y 2000, mediante un análisis de varianza (ANOVA).

El reducido tamaño de muestra de excretas de puma no permitió evaluar la variación espacial o temporal.

Sobreposición en la dieta

El grado de sobreposición de la dieta del jaguar, espacial y temporalmente, y entre el jaguar y el puma en los tres sitios, se determinó mediante un análisis basado en el índice de Pianka (1973), considerando todas las presas por categorías de tamaño contenidos en todas las excretas. El índice se calcula mediante (O_{jk}):

$$O_{jk} = \frac{\sum_i^n P_{ij}P_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n P_{ij}^2 \sum_i^n P_{ik}^2}}$$

Donde P_{ij} y P_{ik} son las proporciones del recurso $i^{\text{ésimo}}$ usado por las especies $j^{\text{ésima}}$ y $k^{\text{ésima}}$, respectivamente. La ecuación da un solo valor de sobreposición para cada par de nichos sobre puestos y va de cero (sin sobreposición) a 1, que indica un 100 % de sobreposición.

Para los análisis en los que se comparó el espectro de presas de jaguares y pumas se utilizaron 24 excretas obtenidas en la misma época y sitio, debido a la menor disponibilidad de muestras de puma. Las muestras de jaguares fueron seleccionadas al azar.

Amplitud del nicho alimenticio

La amplitud del nicho es una medida de los parámetros de una población y sirve para conocer como los organismos utilizan su ambiente y por medio de esto analizar la dinámica de la comunidad comparando el nicho de una población con el de otra. Ya que

el alimento es una de las dimensiones más importantes del nicho, el análisis de la dieta esta íntimamente relacionado a las especificaciones del nicho. Algunas plantas y animales son más especializados por lo que la medición de la amplitud del nicho es útil para medir esta especialización cuantitativamente (Krebs, 1989).

Para cuantificar si hubo variación espacial en la amplitud del nicho alimenticio en la época seca del 2000 entre los tres sitios y entre el jaguar y el puma por categorías de tamaño de las presas, se calculó el índice de Colwell y Futuyma, (1971):

$$B = -\sum P_{ij} \log P_{ij}$$

Donde P_{ij} = proporción de individuos de la especie i que está asociado con el recurso j . Cuando el valor índice (B) es similar entre las especies analizadas se considera que están utilizando los mismos recursos, en la misma proporción. Si el índice es bajo se considera que es una especie especializada, que utiliza un número reducido de recursos (Colwell y Futuyma, 1971).

Disponibilidad de presas

Se determinó la abundancia de presas por medio del método de avistamientos o detección de fauna en trayectos en un área de 60 km², en dos distintas formas de muestreo. La primera de ellas fue usar cuatro trayectos en un cuadrante de 1 km² dentro de la selva y la segunda, trayectos de 5 km de longitud en los caminos dentro de esta área. En el muestreo de trayectos en cuadrantes, se dividió al rectángulo de 60 km² en cuadrantes de 1 km² referenciados sobre la malla geográfica. Dentro de esta área se ubicaron 15 cuadros separados por 1 km de los cuales se seleccionaron cinco al azar (Fig. 1). Dentro de cada cuadrante se trazaron cuatro trayectos de 800 m separados por 200 m. Los trayectos fueron trazados considerando un margen de 100 m del borde del cuadrante. Se recorrieron cerca de 128 km a pié en cinco cuadrantes, cada cuadrante fue muestreado ocho veces caminando a una velocidad menor a 3 km por hora. Los trayectos en caminos fueron ubicados en un camino para auto de 32 km de longitud, donde se seleccionaron cinco tramos de 5 km lineales, que estuvieran separados entre si por lo menos un kilómetro, de esta manera se recorrieron 200 km de caminos a pié (Figura 1).

Los muestreos en el camino y los cuadrantes se realizaron al amanecer, entre las 05:00 y las 7:00 h y al atardecer entre las 17:00 y las 19:00 h durante las fases de luna

nueva y cuarto menguante que son las horas de mayor actividad de los mamíferos (Wilson et al., 1996). Se hicieron 4 muestreos, dos para cada época (seca, lluviosa).

En cada avistamiento o detección se anotó la especie, la hora de observación, la ubicación del individuo en el trayecto, así como el número de individuos presentes cuando eran grupos y la distancia animal - observador. Para calcular las abundancias relativas se usó el método unidireccional en línea usando las distancias animal - observador y apliqué una prueba preliminar de Mann - Whitney para detectar diferencias significativas entre las distancias registradas en trayectos y cuadrantes. Los valores de abundancias de presas para ambos métodos en Costa Maya (trayectos y cuadrantes) se expresan en abundancias relativas (valores de individuos/10 km recorridos (Cuadro 5) para comparación.

Variación temporal de la disponibilidad de presas potenciales

La abundancia relativa de las especies de mamíferos disponibles entre las épocas seca y lluviosa, por las dos formas de muestreo (cuadrantes y trayectos en caminos) en Costa Maya, fueron comparadas mediante un análisis de varianza (ANOVA).

Para explorar si había variación temporal en las abundancias relativas de los mamíferos detectados durante los dos periodos de muestreo (amanecer y atardecer) se utilizó también un análisis de varianza no paramétrico (ANOVA de Kruskal Wallis) para los trayectos en caminos y cuadrantes.

Disponibilidad y consumo

Para analizar la relación entre la disponibilidad de mamíferos mediante sus abundancias relativas (avistamientos) y los patrones de alimentación de jaguar y puma (consumo) en el sitio de Costa Maya, se usaron las abundancias relativas (individuos por 10 km recorridos) obtenidas mediante el método unidireccional y el número de individuos por especie de presa obtenidos en las excretas (de jaguar o puma), que fue convertido a biomasa por especie utilizando el factor de corrección de Ackerman et al., (1984).

Para determinar si existe una diferencia significativa entre el uso de las especies disponibles por parte de los jaguares y pumas, se utilizaron los intervalos de confianza de Bonferroni (Miller 1966; Neu et al., 1974; Byers y Steinhorst 1984) en el cual se puede determinar que presas son preferidas por el depredador. El estadístico empleado es:

$$P_i - Z_{\alpha/2k} \sqrt{P_i(1 - P_i)/n}$$

Donde: $Z_{\alpha/2k}$ es el valor promedio normal de tablas que corresponde con la probabilidad del área de la cola de $\alpha/2k$; k es el número de categoría muestreada.

RESULTADOS

¿Cuál es el espectro de presas del jaguar y puma?

De los dos felinos el jaguar fue más abundante en el área ya que de las 117 excretas colectadas, 84 fueron de esa especie y sólo 30 de puma; 3 excretas no se utilizaron en los análisis ya que no se pudo identificar a que especie pertenecieron.

El espectro de presas de las dos especies mostró resultados muy interesantes en cuanto a la composición y abundancia. Las presas de ambas especies representaron a tres clases de vertebrados (mamíferos, aves y reptiles), 12 órdenes, 19 familias, 26 géneros y 26 especies (Cuadro 1A). Hubo restos de algunas especies que no pudieron ser determinadas hasta nivel específico, que incluyeron un mustélido, un roedor, un ave y un reptil; en el caso de la especie del género *Canis* se determinó que era probablemente perro, ya que los coyotes son prácticamente desconocidos en el área de estudio. En el resto del texto se mencionan a las especies presa indistintamente por su nombre común o científico (Cuadro 2A).

El jaguar consumió 19 especies de vertebrados, de las cuales la mayoría (16) fueron mamíferos (Figura 6, Cuadro 2A). En promedio se registraron 1.9 especies por excreta. Sin embargo, la mayoría de las excretas presentó solo una (42%) o dos (36%) presas por excreta; 17 y 5% de las excretas presentaron tres y cuatro presas respectivamente. En casi la mitad de las excretas (38, 45%) se encontraron restos de coatí. En el 28% hubo tepezcuintle y en el 24% hubo armadillo. Las otras especies de mamíferos, aves y reptiles fueron encontradas en menos del 20 % de las excretas. Es importante mencionar que se registraron como presas ocasionales cocodrilos (*Crocodylus moreletti*), tortugas (*Rhynoclemmys aerolata*) y el pavo ocelado (*Agrocharis ocellata*).

De acuerdo a la clasificación de abundancia adoptada en este estudio, en la dieta del jaguar sólo una especie, el coatí, fue muy abundante. Hubo, sin embargo, cuatro especies abundantes que fueron, en orden decreciente, el tepezcuintle, armadillo, pecarí de collar y serete. Las especies comunes fueron el venado cola blanca y pecarí de labios blancos, y las raras dos tlacuaches, mono araña, perro, zorrillo, tayra, martucha, temazate, conejo, tortuga y pavo ocelado (Fig. 6A y C, Cuadro 2A).

El puma consumió 18 especies, de las cuales la mayoría (16) fueron mamíferos, (Cuadro 2A). Hubo en promedio 1.83 presas por excreta. En dos muestras se encontraron restos de roedores y uno de ave que no pudieron ser identificadas a nivel específico.

La mayoría de las excretas de puma presentó solo una (57 %) o dos (13 %) presas. El 23 y 7 % de las excretas presentaron tres o cuatro presas, respectivamente. Las otras especies de mamíferos, aves y reptiles, como armadillo, pecarí de collar y serete, fueron encontradas en menos del 20 % de las excretas. Es importante mencionar que se registraron presas como lagartijas (*Cnemidophorus* sp.), culebras (*Masticophis mentovarius*) y una especie de ave.

En el caso del puma no hubo ninguna especie muy abundante, pero esto pudo ser una consecuencia del tamaño menor de la muestra. El tepezcuintle fue la única especie abundante y el coati la única común. Las presas raras fueron el serete, pecarí de collar, armadillo, tlacuache cuatro ojos, martucha, temazate, oso hormiguero, tayra, cacomixtle, pecarí de labios blancos, ratones (*Heteromys desmarentianus*, *Otorylomys phyllotis*, *Peromyscus yucatanicus*), conejo, y dos reptiles (Figura 6B y D, Cuadro 2A).

La comparación del espectro de presas del jaguar y puma mostró contrastes interesantes. Aunque ambas especies se alimentaron de un rango similar de especies, hubo diferencias notables. Primero, cada especie consumió un número exclusivo de especies de presa. En el caso del jaguar tales presas fueron un tlacuache, mono araña, perro, zorrillo, venado cola blanca, cocodrilo, lo que indicó que las presas más abundantes fueron diferentes. Por ejemplo, el jaguar tuvo un consumo muy alto de coati (*Nasua narica*), mientras que en el puma éste fue menor. Ambos mostraron un consumo alto de tepezcuintle (*Cuniculus paca*), aunque en el puma fue más marcada la preferencia por esta especie y no mostró primates ni cánidos en su consumo.

Por otro lado la muestra no produjo evidencia de que el jaguar consumiera ratones, mientras que el puma si lo hizo y además consumió mamíferos de tamaño mediano como el oso hormiguero (*Tamandua mexicana*). En contraste, el jaguar consumió reptiles grandes como el cocodrilo de pantano (*Crocodylus moreletti*) y medianos como la tortuga (*Rhinoclemmys areolata*), mientras que el puma se alimentó de reptiles pequeños como lagartijas y culebras (*Cnemidophorus* sp, y *Masticophis mentovarius*) (Figura 6C, Cuadro 2A).

No hubo diferencia significativa (con todas las excretas) entre la diversidad de presas del jaguar ($H' = 1.03$) y el puma ($H' = 1.08$) (t de Hutchenson $P > 0.05$). Sin embargo, cuando se comparó la diversidad a nivel de familia (número de individuos por familia) se encontró un valor mayor para el jaguar que para el puma ($H'j = 1.33$ Vs. $H'p = 0.71$ $P < 0.001$) (Cuadro 1B).

Espacialmente, la diversidad del jaguar en los tres sitios fue muy similar en la época seca ($H'_{GAL} = 0.89$, $CM = 0.84$, $ALT = 0.81$). La diversidad para el puma en dos de los tres sitios fue el mismo en la época seca (CM y $GAL H' = 2.19$) mientras que para ALT fue menor ($H' = 1.42$).

En el análisis del grado de similitud entre las dietas de ambos depredadores, indicó una alta similitud, que significa que un número considerable de las presas son compartidas (Índice de Morisita = 0.819; Magurran, 1989).

Cuadro 1. Diversidad y riqueza taxonómica de las presas del jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) en la Reserva de la biosfera Calakmul, Campeche. Se indica el número de taxa de las diferentes jerarquías taxonómicas (a) y los valores de diversidad de Shannon (H'), amplitud del nicho alimenticio (B) y sobreposición de dieta (Ojk) de Pianka en dos tipos de categorías de tamaño (B). Se muestran los resultados en las categorías de tamaño (tres tamaños, 3tam; cinco tamaños, 5tam) en toda la muestra y en 24 excretas.

(A)

	Clases	Ordenes	Familias	Géneros	Especies
Jaguar	3	10	14	19	19
Puma	2	8	14	18	18
Total	3	12	19	26	26

(B)

	H'		B		todas	Ojk	
	3 tam	5 tam	3 tam	5 tam		3 tam	5 tam
Jaguar Todas		similar	5.1	3.54	0.95	0.82	0.93
Puma Todas			4.6	3.79			
Jaguar 24 excretas	0.48	1.20	4.6	4.6		0.69	0.052
Puma 24 excretas	0.89	1.24	4.2	3.35			

Cuadro 2. Frecuencia de ocurrencia de las presas del jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche.

CLASE Orden Familia Especie	Nombre común (abreviación en figuras)	Jaguar	Frecuencia	
			Puma	TOTAL
MAMMALIA				
Didelphimorphia				
Didelphidae				
<i>Didelphis sp</i>	Tlacuache (Did)	3	0	3
<i>Philander opossum</i>	Cuatro ojos (Phi)	1	2	3
Xenarthra				
Dasypodidae				
Myrmecophagidae				
<i>Dasypus novemcinctus</i>	Armadillo (Das)	22	5	27
<i>Tamandua mexicana</i>	Oso hormiguero (Tam)	0	1	1
Primates				
Cebidae				
<i>Ateles geoffroyi</i>	Mono araña (Ate)	2	0	2
Carnívora				
Canidae				
<i>Canis familiaris</i>	Perro (Can)	1	0	1
Mustelidae				
<i>Conepatus semistriatus</i>	Zorrillo (Con)	1	0	1
<i>Eira barbara</i>	Tayra (Eir)	1	1	2
Procyonidae				
<i>Potos flavus</i>	Martucha (Pot)	2	2	4
<i>Bassariscus sumichastri</i>	Cacomixtle (Bas)	0	1	1
<i>Nasua narica</i>	Coatí (Nas)	39	7	46
Artiodactyla				
Cervidae				
<i>Odocoileus virginianus</i>	Venado cola bca. (Odo)	10	0	10
<i>Mazama spp</i>	Venado temazate (Maz)	1	2	3
Tayassuidae				
<i>Pecari tajacu</i>	Pecari de collar (Pec)	20	5	25
<i>Tayassu pecari</i>	Senso (Tay)	6	1	7
Rodentia				
Heteromyidae				
<i>Heteromys desmarestianus</i>	Ratón (Het)	0	1	1
Muridae				
<i>Ototylomys phyllotis</i>	Ratón (Oto)	0	1	1
<i>Peromyscus yucatanicus</i>	Ratón (Per)	0	1	1
Cuniculidae				
<i>Cuniculus paca</i>	Tepezcuintle (Cun)	24	16	40
Dasyproctidae				
<i>Dasyprocta punctata</i>	Serete (Day)	16	4	20
Lagomorpha				
Leporidae				
<i>Sylvilagus floridanus</i>	Conejo (Syl)	3	1	4
AVES				
Phasianidae				
<i>Agriocharis ocellata</i>	Pavo ocelado (Agr)	2	0	2

Cuadro 2. Continuación.

REPTILES

Testudines				
Bataguridae				
<i>Rhinoclemmys areolata</i>	Tortuga (Rhy)	3	0	3
Squamata (Sauria)				
Teiidae				
<i>Cnemidophorus</i> sp	Lagartija (Cne)	0	1	1
Squamata (Serpientes)				
Colubridae				
<i>Masticophis mentovarius</i>	Culebra (Mas)	0	1	1
Crocodylia				
Crocodylidae				
<i>Crocodylus moreletti</i>	Cocodrilo pantano (Cro)	1	0	1

Cuadro 2B. Lista de especies de presas de mamíferos identificadas en las excretas de jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) en la Reserva de la biosfera Calakmul. % Oc corr = porcentaje de ocurrencia corregido por su biomasa estimada.

	Especie	JAGUAR	PUMA
		% Oc corr	% Oc corr
Tlacuaches	<i>Didelphis sp.</i>	0.017	0
	<i>Philander oposum</i>	0.005	0.034
Armadillo	<i>Dasybus novemcinctus</i>	0.133	0.093
Edentados	<i>Tamandua mexicana</i>	0	0.019
Mono	<i>Ateles geoffroyi</i>	0.012	0
Carnívoros	<i>Canis sp.</i>	0.006	0
	<i>Conepatus semistriatus</i>	0.005	0
	<i>Eira barbara</i>	0.006	0.018
	<i>Potos flavus</i>	0.011	0.036
	<i>Bassariscus sumichastri</i>	0	0.017
	<i>Nasua narica</i>	0.236	0.130
Venados	<i>Odocoileus virginianus</i>	0.089	0
	<i>Mazama americana</i>	0.007	0.047
Pecaríes	<i>Tayassu tajacu</i>	0.148	0.114
	<i>Tayassu pecari</i>	0.053	0.027
Roedores		1	
	<i>Heteromys desmarestianus</i>	0	0.017
	<i>Ototylomys phyllotis</i>	0	0.017
	<i>Peromyscus yucatanicus</i>	0	0.017
	<i>Agouti paca</i>	0.153	0.316
	<i>Dasyprocta punctata</i>	0.094	0.073
Conejo	<i>Sylvilagus brasiliensis</i>	0.016	0.017

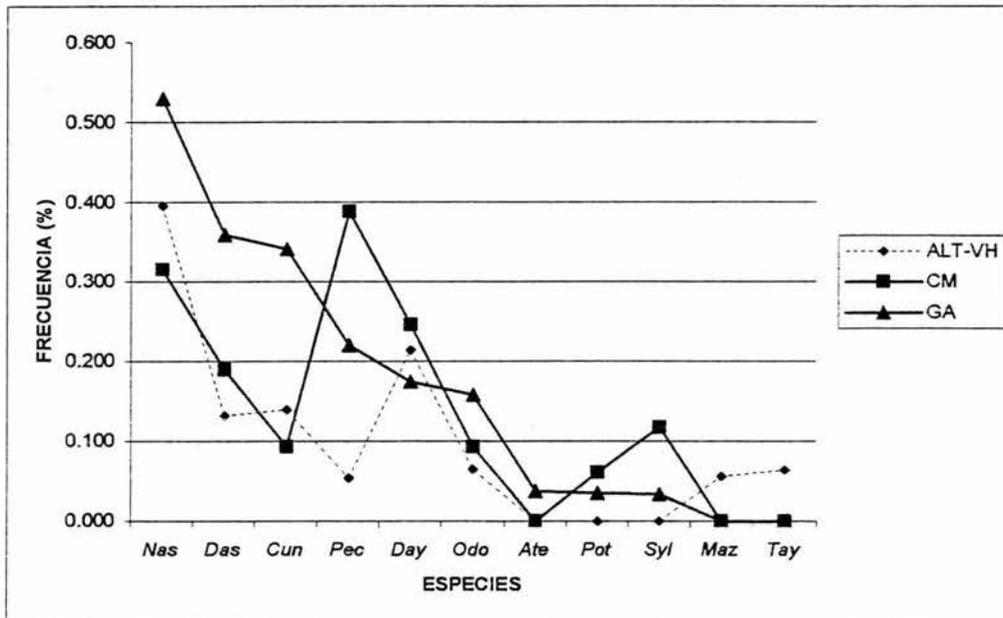
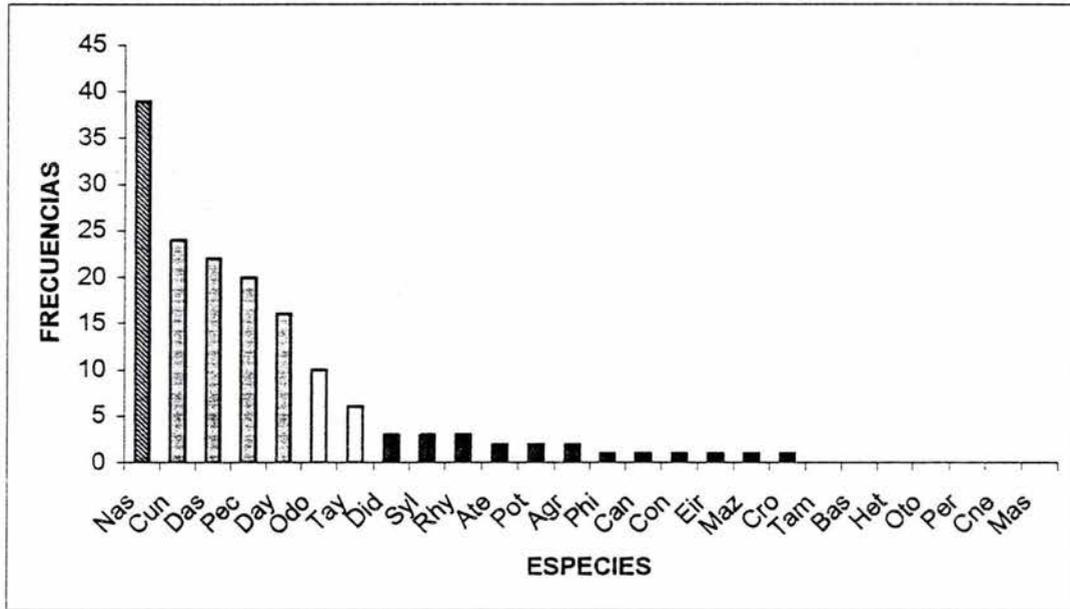


Figura 5. Principales mamíferos presa del jaguar (*Panthera onca*) en los tres sitios de estudio en la Reserva de la biosfera Calakmul, Campeche. Es interesante notar la variación espacial en algunas de las presas más importantes. GAL= Gallinero, CM= Costa Maya, ALT= Altamira Villahermosa. Nas, *Nasua narica*; Das, *Dasytus novemcinctus*; Cun, *Cuniculus paca*; Pec, *Pecari tajacu*; Day, *Dasyprocta punctata*; Odo, *Odocoileus virginianus*; Ate, *Ateles geoffroyi*; Pot, *Potos flavus*; Syl, *Sylvilagus floridanus*; Maz, *Mazama sp.* Tay, *Tayassu pecari*.

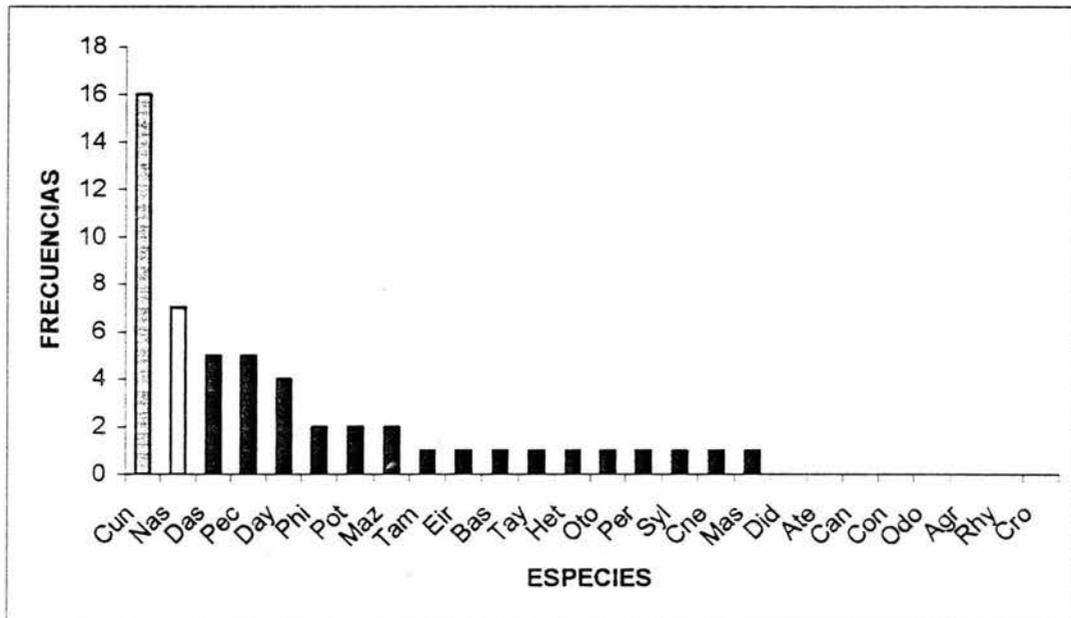
Figura 6. Frecuencias de ocurrencia de todas las especies de presas de jaguar (*Panthera onca*, A) y puma (*Puma concolor*, B). Frecuencias de ocurrencia de todas las especies de presas corregida por su biomasa estimada de jaguar (*Panthera onca*), C) y puma (*Puma concolor*,) D), en la Reserva de la biosfera Calakmul.

▨ = Especie muy abundante, ▤ = abundante, □ = común, ■ = rara.

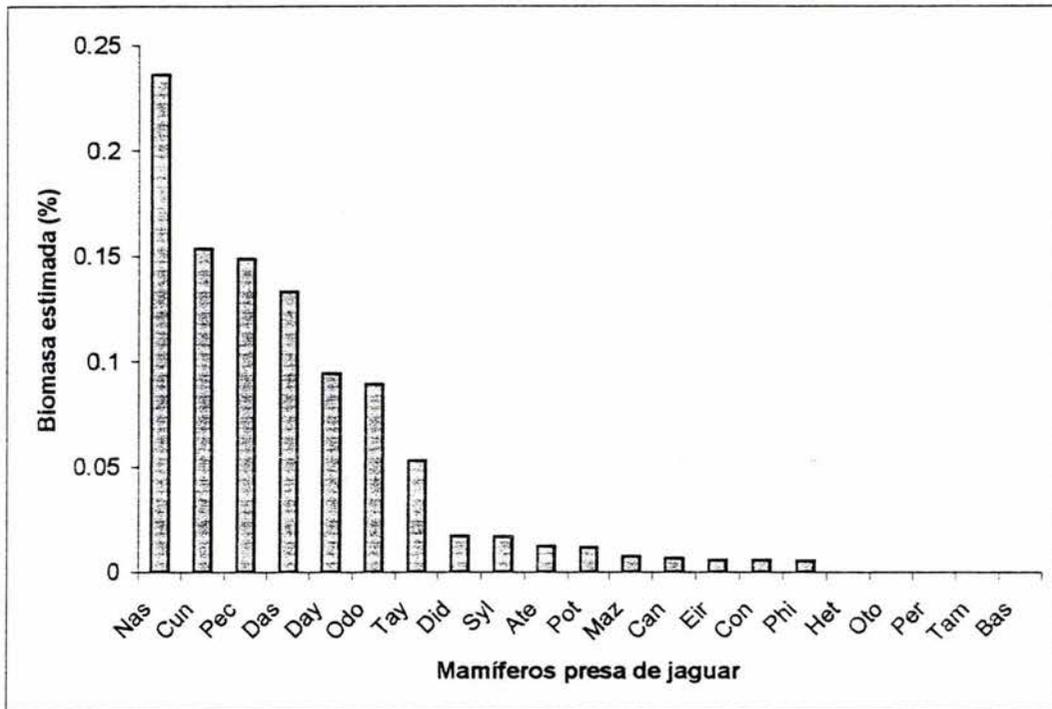
(A)



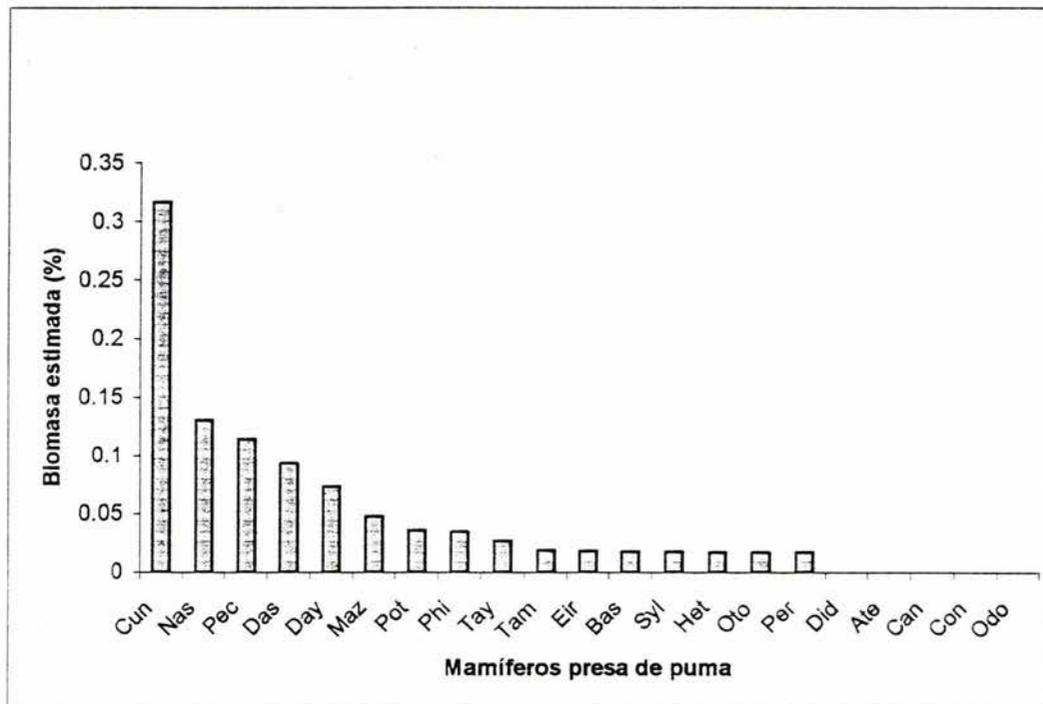
(B)



(C)



(D)



**¿Cuántas muestras son necesarias para determinar los patrones
de alimentación del jaguar y puma?**

Después de evaluar varios modelos, se encontró que el de Michaelis-Menten fue el mejor estimador de la riqueza de especies esperada en las excretas de jaguar. Se estimó que con el examen de 25 excretas de jaguar se acumula el 90% de las especies, momento en que el modelo deja de oscilar y se alcanza una asíntota. En el caso de los pumas el modelo que fue más consistente y se ajustó mejor fue el estimador CHAO2, sin embargo, el reducido tamaño de muestra por sitio no permitió determinar el número de muestras que se requieren para tener representadas al 90% de las presas (Figura 7, Cuadro 3).

Cuadro 3. Intervalo de muestras calculadas por los modelos que fueron consistentes y menos sesgados usando el programa Estimate-S para el jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*). MM= estimador de Michaelis Menten, Chao 2 = estimador de Chao2. Se indican los valores totales y por sitio para las dos especies.

Intensidad de muestreo	No. De muestras	No de especies	Estimador	Intervalo de muestras estimadas	Intervalo de esp. estimadas
Jaguar total	84	25	MM	15 a 25	14 a 22
Mamíferos	82	12	MM	5 a 15	14.3 a 14
Costa Maya	30	18	MM	5 a 15	15 a 56
Gallinero	27	13	MM	5 a 15	15 a 16
Altamira	15	11	MM	5 a 15	14 a 19
Puma total	30	22	MM	5 a 15	20.5 a 24
Mamíferos	30	18	Chao2	5 a 15	17 a 26
Costa Maya	15	13	Chao2	5 a 15	16 a 34
Gallinero	9	14	Chao2	5 a 15	29 a 39
Altamira	6	5	MM	1 a 6	17 a 31

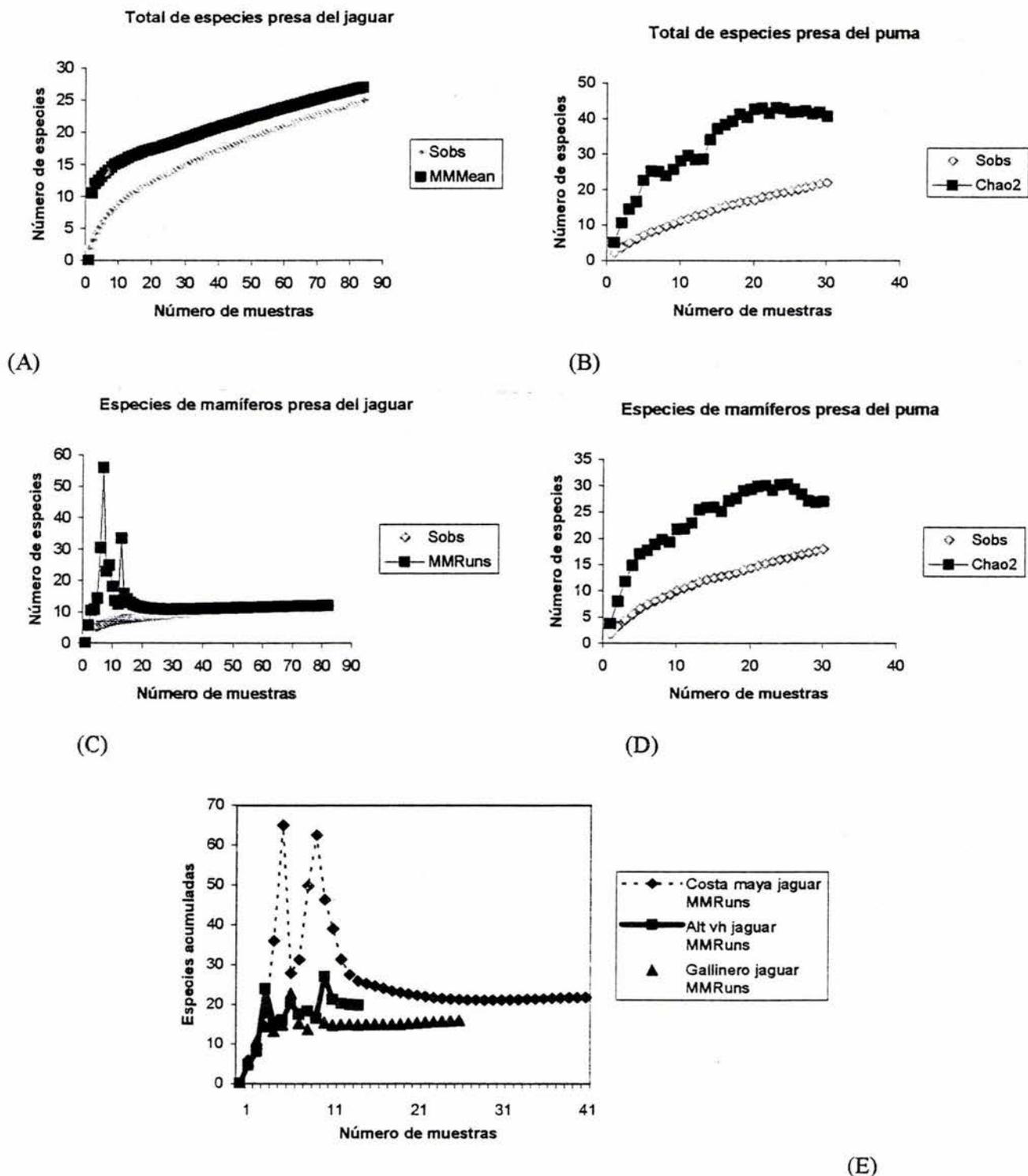


Figura 7. Curvas acumulativas de especies en excretas de jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*. Total (los tres sitios juntos) de especies en las excretas de A) jaguar y B) puma. Total (los tres sitios juntos) de especies de mamíferos en las excretas C) jaguar y D) puma. curva comparativa entre los tres sitios para presas de jaguar E). Sobs = distribución observada de los datos, MMRuns = Modelo de Michaelis Menten, Chao 2 = Modelo de Chao2 aplicados al análisis.

Similitud entre la dieta del jaguar y el puma

En el análisis del grado de similitud entre las dietas de ambos depredadores, resultó una alta similitud (Índice de Morisita = 0.819; Magurran, 1989).

No hubo diferencia significativa (con todas las excretas) entre la diversidad de presas del jaguar ($H' = 1.03$) y el puma ($H' = 1.08$) (t de Hutchenson $P > 0.05$). Sin embargo, cuando se comparó la diversidad taxonómica (número de individuos por familia) se encontró un valor mayor para el jaguar que para el puma ($H'_{j} = 1.33$ Vs. $H'_{p} = 0.71$ $P < 0.001$), es decir, que las familias de mamíferos de las que se alimenta el jaguar son más diversas que la del puma (Cuadro 1B).

Variación espacial y temporal en las presas del jaguar y puma

Espacialmente la diversidad del jaguar en los tres sitios fue muy similar ($H'_{GAL} = 0.89$, $CM = 0.84$, $ALT = 0.81$). A pesar de que hubo algunas diferencias en la composición de especies presentes en las muestra de jaguar obtenidas en los tres sitios de muestreo durante la época de secas, las diferencias no fueron significativas (ANOVA $F_{2,55} = 1.024$, $P = 0.366$). El sitio con el valor más alto de mamíferos fue GAL con 9 especies, bastante similar al de los otros dos sitios, ALT y CM, que presentaron 8 especies. Un análisis fino sobre el tamaño de las presas consumidas en la época de lluvias y de secas en el sitio Costa Maya reveló que hubo diferencias en el tamaño de las presas consumidas entre épocas (Figura 8); en la de secas se consumieron con mayor frecuencia las presas de tamaño tres, mientras que en la de lluvias hubo un ligero consumo mayor de las presas de otros tamaños. Tales diferencias no fueron, sin embargo, significativas ($F_{3,38} = 0.509$, $P = 0.678$).

La diversidad para el puma en dos de los tres sitios fue el mismo valor en la época seca (CM y GAL $H' = 2.19$) mientras que para ALT fue menor ($H' = 1.42$), pero debido a que los datos para el puma fueron reducidos y de que la mayoría fueron de una sola época, no se pudo hacer un análisis estadístico.

Amplitud del nicho alimenticio

La amplitud de nicho, comparando un tamaño de muestra igual (24 excretas), fue mayor para el jaguar (Índice de Colwell y Futuyma, $B = 4.6$) que para el puma ($B = 3.35$), y el grado de sobreposición, medido por con el índice de sobreposición de dieta de Pianka, fue bajo ($O_{jk} = 0.052$). Esto a pesar de que la diversidad de presas del jaguar ($H' = 1.20$)

fue parecida a la del puma ($H' = 1.24$) al comparar las cinco categorías de tamaño ($t = -0.36, P = 0.71$). (Cuadro 1B).

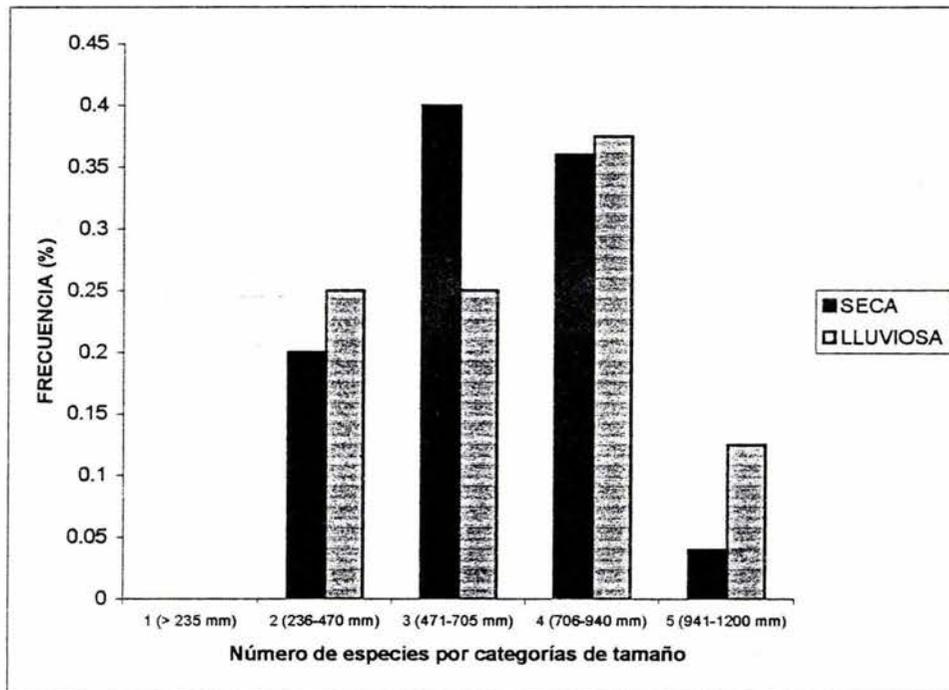


Figura 8. Variación temporal en los mamíferos presa del jaguar (*Panthera onca*) en Costa Maya en la Reserva de la biosfera Calakmul, Campeche. Nótese las diferencias en el tamaño de las presas consumidas en cada temporada.

Disponibilidad de presas

La abundancia relativa de las especies de mamíferos disponibles entre las épocas de seca y lluvias, de acuerdo a las dos formas de muestreo (cuadrantes y trayectos en caminos) en Costa Maya, no presentó diferencias significativas ($P > 0.05$). Sin embargo, al comparar a las cinco especies más abundantes en cuadrantes y trayectos, se encontraron diferencias interesantes. La especie más abundante en los cuadrantes fue el coatí (*Nasua narica*), mientras que en los trayectos fue el serete (*Dasyprocta punctata*). Hubo, además, especies que no fueron detectadas en trayectos o con una mayor frecuencia de detección en los cuadrantes. Sin embargo, no hubo diferencias estadísticas en los resultados de la prueba de Mann – Whitney, lo cual indica que las presas fueron detectadas prácticamente a las mismas distancias en ambos métodos y por lo tanto es posible usar el índice de abundancia de trayectos y cuadrantes en conjunto para estimar la abundancia de presas (Cuadro 5).

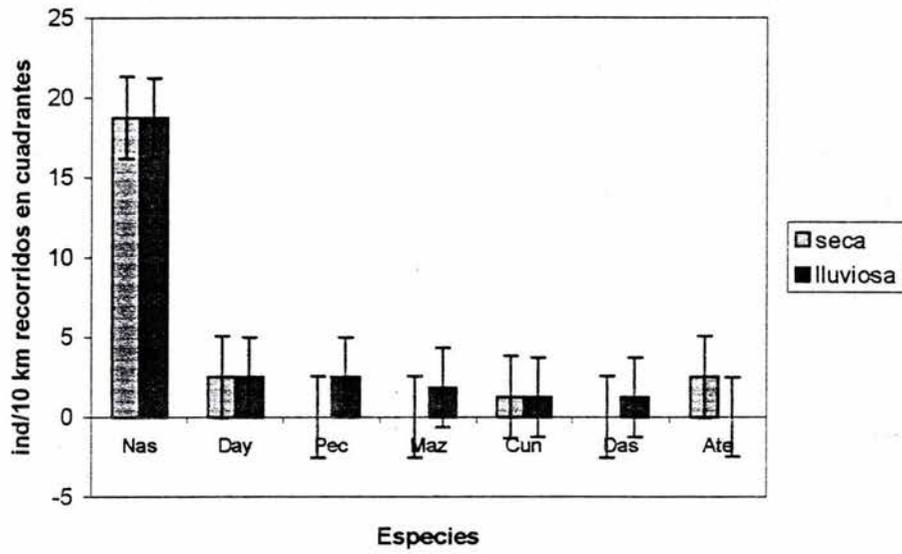
El coatí, serete y tepezcuintle (*Nasua narica*, *Dasyprocta punctata*, y *Cuniculus paca*) no mostraron cambios temporales en su abundancia. Otras especies como el pecarí de collar (*Pecari tajacu*), temazate (*Mazama* sp.) y armadillo (*Dasyprocta novemcinctus*) solo fueron detectadas en época de lluvias, mientras que el mono araña (*Ateles geoffroyi*) solo fue avistado en época seca con ambos métodos (Figura 9).

Se observó que para los cuadrantes, todas las especies excepto el pecarí de collar (*Pecari tajacu*) fueron detectadas mas frecuentemente en los muestreos vespertinos que los matutinos (Figura10). No hubo variación temporal en la detectabilidad del serete (*Dasyprocta punctata*) durante los dos periodos de muestreo (amanecer y atardecer). ($F = 0.23$, $P = 0.715$; ANOVA de Kruskal-Wallis). Tampoco hubo variación para la especie *Nasua narica* ($F = 1.8$ $P = 0.4$). En los trayectos, la mayor parte de las detecciones de la especie más abundante, el coatí (*Nasua narica*) fue por la tarde, mientras que la especie que le sigue, el serete (*Dasyprocta punctata*) no mostró un cambio importante en su detectabilidad, en trayectos ni en cuadrantes. Otras especies como el mono araña (*Ateles geoffroyi*) solo fueron detectadas al atardecer (Figura 10).

Cuadro 5. Abundancias relativas de presas disponibles de jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) de acuerdo a dos metodologías de muestreo (trayectos y cuadrantes) por 10 km recorridos en Costa Maya durante las épocas seca y lluviosa.

Especies	Abundancia relativa ind/ 10 km recorridos
<i>Ateles geoffroyi</i>	0.6
<i>Cuniculus paca</i>	0.2
<i>Dasyprocta punctata</i>	2.3
<i>Dasypus novemcinctus</i>	0.26
<i>Mazama spp</i>	0.86
<i>Nasua narica</i>	4.3
<i>Pecari tajacu</i>	0.6

(A)



(B)

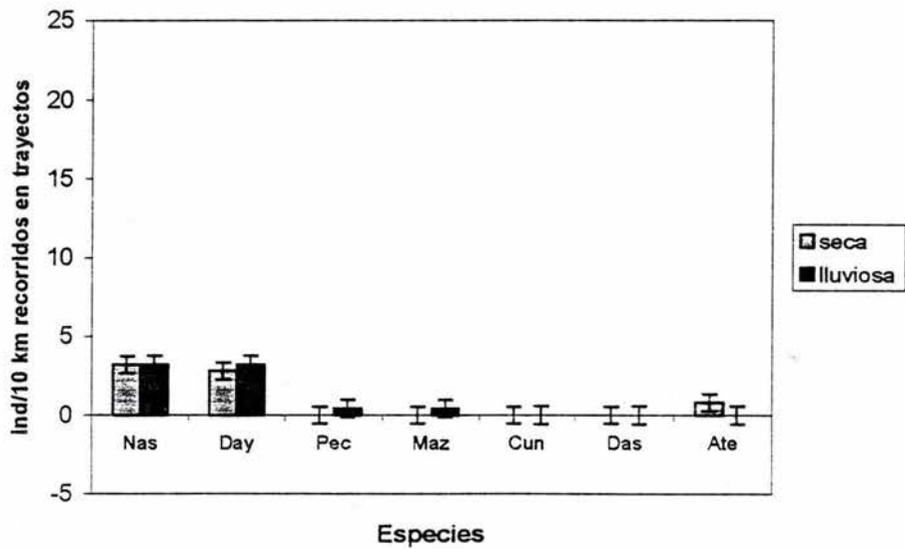
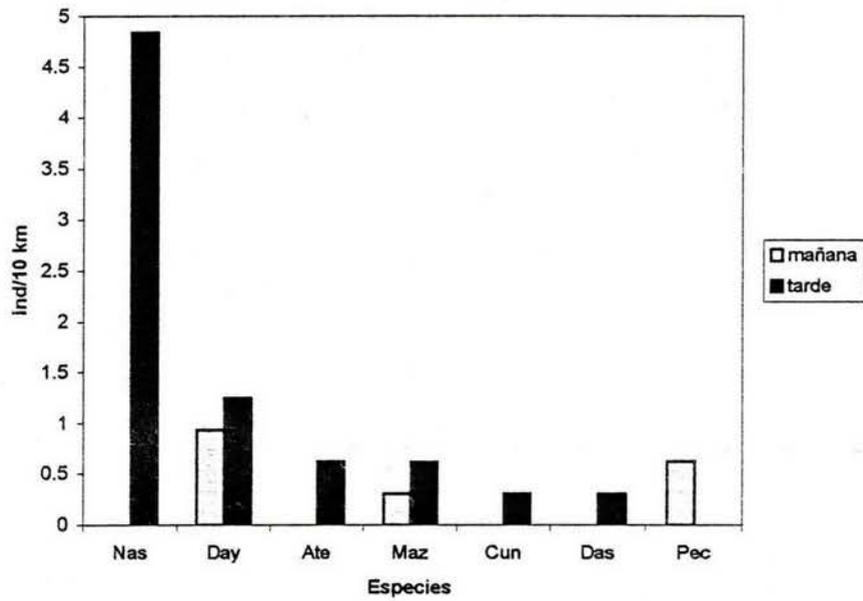


Figura 9. Abundancia relativa de mamíferos presa del jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) por temporadas (seca - lluviosa) en cuadrantes (A) y trayectos (B) en Costa Maya.

(A)



(B)

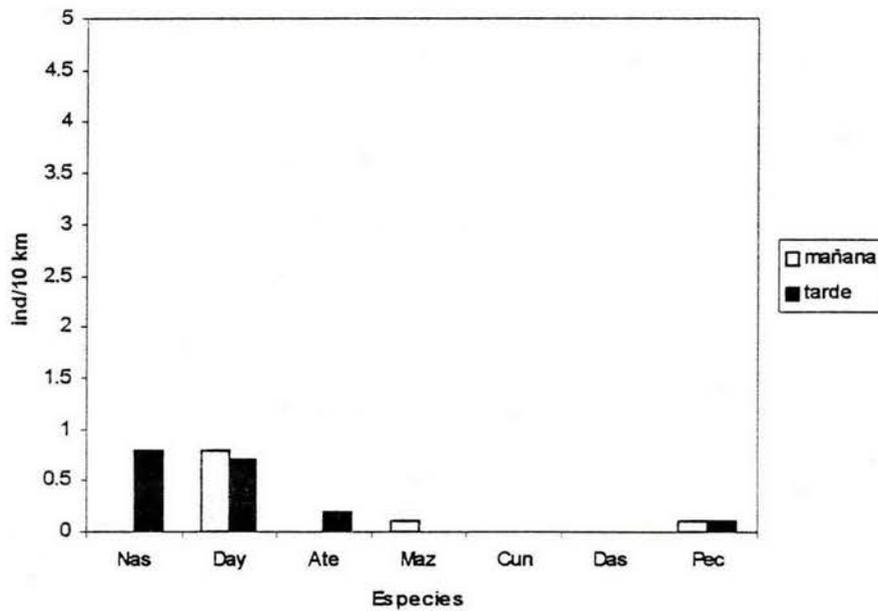


Figura 10. Abundancia relativa de mamíferos presa del jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) al amanecer y atardecer en cuadrantes (A) y trayectos (B) en Costa Maya.

Disponibilidad y consumo

El jaguar fue selectivo en el consumo del total de las presas más importantes y el puma fue selectivo aunque solo una de las cuatro especies de presa se consumió más de lo disponible.

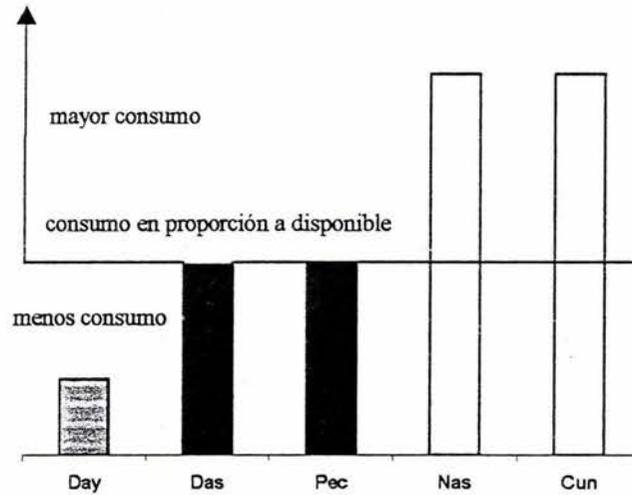
El patrón de alimentación de ambas especies fue muy similar, donde cuatro de las cinco especies presa principales se comportan de la misma forma para ambas especies de depredadores. El armadillo y pecarí de collar (*Dasypus novemcinctus* y *Pecari tajacu*) fueron consumidos en proporciones similares a lo disponible por ambas especies (Figura 11). El serete (*Dasyprocta punctata*) fue consumido en menor proporción a lo esperado. El coatí (*Nasua narica*) se consumió en mayor proporción a su disponibilidad. Finalmente el tepezcuintle fue consumido por el jaguar en mayor proporción a lo esperado y consumido por el puma en proporción similar a lo disponible (Cuadro 5).

Cuadro 5. Principales presas de jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) en la Reserva de la biosfera Calakmul. Los intervalos de confianza de Bonferroni (IB) fueron usados para detectar selección en particular. Los signos indican un uso (excretas) mayor (+), menor que (-) o no diferente (0) de lo esperado (disponibilidad). El nivel de significancia usado es 0.005.

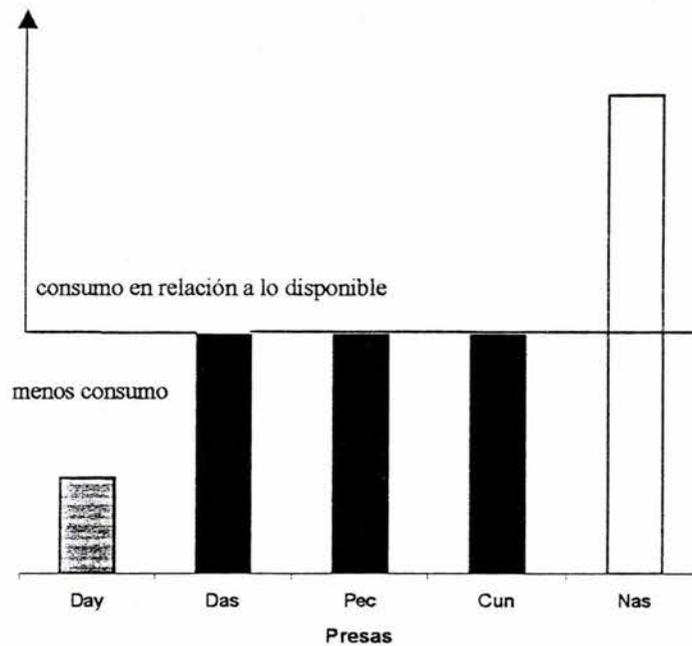
Especie	proporción avistamientos	proporción actual usada	
jaguar			
<i>Dasypus novemcinctus</i>	0.02	0.17	0
<i>Dasyprocta punctata</i>	0.75	0.17	-
<i>Nasua narica</i>	0.11	0.21	+
<i>Cuniculus paca</i>	0.02	0.25	+
<i>Pecari tajacu</i>	0.07	0.17	0
total	1	1	
puma			
<i>Dasypus novemcinctus</i>	0.02	0.08	0
<i>Dasyprocta punctata</i>	0.75	0.08	-
<i>Nasua narica</i>	0.11	0.5	+
<i>Cuniculus paca</i>	0.02	0.25	0
<i>Pecari tajacu</i>	0.07	0.08	0
total	1	1	

Figura 11. Selección de las 5 presas principales de jaguar (*Panthera onca*) (A) y puma (*Puma concolor*) (B) en la Reserva de la biosfera Calakmul (basada en intervalos de confianza de Bonferroni). Las presas fueron usadas en mayor, igual o menor proporción que su disponibilidad. Esto es una indicación de que estas especies son selectivas.

(A)



(B)



Disponibilidad de presas vs. uso por cacería de subsistencia

Existen varios estudios que han supuesto que la diferencia en la disponibilidad de presas es causada por efecto de la cacería (Johns, 1988; Peres, 1990; Bodmer, 1995).

En Calakmul, 10 especies de vertebrados contribuyeron al 97% del total de la cacería en la región, (Escamilla et al., 2000), las restantes fueron registradas en raras ocasiones. Otras especies que son cazadas ocasionalmente no fueron registradas en cacerías, como el tapir y el mono.

En los ejidos Narciso Mendoza Echeverría Castellot e Xpujil cinco especies conforman el 78% del número total de animales cazados, si se considera la biomasa, el orden es: venado cola blanca > temazate > pecarí de collar > tepezcuintle > ave. Considerando frecuencia de ocurrencia la contribución y orden es: tepezcuintle (30%), temazate (13%), ave (13%), pecarí de collar (12%), y venado cola blanca (10%). Los niveles de cacería difieren bastante entre poblados de la región, así tenemos que en Narciso Mendoza el promedio mensual de animales cazados es de 12, mientras que en Xpujil es de 19, y 15 en Echeverría Castellot. El promedio mensual de biomasa cazada fue mayor en Xpujil, ($x = 248.6$ kg, $SE = 52.39$, $n = 17$), seguido por N. Mendoza ($x = 149$ kg, $SE = 50.1$, $n = 14$) y la menor biomasa mensual se obtuvo en Echeverría Castellot ($x = 41.1$ kg, $SE = 10.4$, $n = 17$). La diferencia fue altamente significativa por ANOVA de un paso ($F = 6.6$, $gl = 2.45$, $p < 0.05$). En los tres ejidos el venado cola blanca contribuyó para el mayor aporte de biomasa (30-40 %) seguido por el pecarí de collar (10-20 % de la biomasa), temazate (15-20 %) en Echeverría Castellot e Xpujil pero casi ausente en N. Mendoza.

DISCUSIÓN

Los resultados más relevantes de este trabajo están relacionados aspectos metodológicos, como la identificación correcta de las excretas y la determinación del número adecuado de muestras para determinar el espectro de presas, y la ecología y conservación de la especie. En los siguientes incisos se discuten esos aspectos por separado.

Identificación de las excretas y las presas

Un problema fundamental en los estudios sobre los patrones de alimentación del jaguar y puma en el Neotrópico ha sido la identificación de la especie a la que pertenecen las muestras, con base en métodos indirectos como huellas (Rabinowitz y Nottingham, 1986; Emmons, 1987; Núñez et al., 2000; Aranda y Sánchez-Cordero, 1996; Chinchilla, 1997; Dalponte, 2002; Kuroiwa y Ascorra, 2002; Crawshaw y Quigley, 2002). Esto es especialmente incorrecto ahora que se dispone de métodos químicos como el de ácidos biliares o genéticos, que dan identificaciones precisas (Major et al., 1980; Johnson et al., 1984; Taber et al., 1997; Cazon y Suhring, 1998; Farell, 1999; Farell et al., 2000; Scognamillo et al., 2002; Polisar et al., 2003). Dada la enorme incertidumbre en la identificación de las muestras de tales estudios sus resultados deben considerarse como preliminares y usarse con cuidado extremo. Este estudio es un avance importante a ese respecto, ya que sólo se utilizaron las muestras identificadas plenamente al nivel de especie. Este debe volverse el estándar en este tipo de estudios.

Curvas acumulativas de especies de presas en excretas

Aunque tradicionalmente las curvas de acumulación se han usado para determinar listas completas de especies de un lugar (Soberon y Llorente, 1993; Medellín y Soberón, 1997; Gómez de Silva y Medellín, 2001), éstas pueden ser herramientas muy útiles para determinar el número mínimo de muestras necesarias para determinar el espectro de presas de un depredador.

Se ha reportado que para los trópicos pueden ser necesario un número importante de excretas para determinar la riqueza de especies de la dieta de felinos mayores (Sunquist, 2002), por ejemplo, para estimar la dieta de los leopardos en la India serían necesarias 80 excretas (Mukherjee et al., 1994). Sin embargo en este estudio se encontró que el número de muestras de jaguar analizadas fue suficiente para determinar con certidumbre a las especies de presas identificables en cada uno de los distintos

sitios, y globalmente en la región de Calakmul ya que solamente requieren entre 15 y 25 muestras para determinar el 90% de las presas. Esto contrasta con el Pacífico mexicano (Chamela, Jalisco), donde es necesario obtener entre 35 y 40 excretas para tener una muestra completa de la riqueza específica de presas de jaguar y puma (Núñez, 1999; Núñez et al., 2000).

En el caso del puma, la curva de acumulación de especies mostró que el número de excretas analizadas indicó que el tamaño de muestra debió ser aún mayor para documentar la riqueza de la dieta de la especie en Calakmul, que se estimó en 40 excretas (Figura 7 B). Este resultado es relevante, pues muestra que la utilización de curvas de acumulación en la determinación de categorías de alimentos consumidos por carnívoros utilizando excretas es una herramienta útil para determinar cuando se ha identificado el total de categorías de alimento, lo que representa información esencial en los esfuerzos de manejo y conservación de especies amenazadas como el jaguar. El tamaño de muestra necesario para estimar la riqueza de la dieta del jaguar y puma depende de la disponibilidad y vulnerabilidad de las especies presa (e.g., Mukherjee et al., 1994; Núñez 1999; Núñez et al., 2000), del tamaño del área de muestreo, del tipo de vegetación, de la determinación por medios confiables (e.g., ácidos biliares o análisis genéticos) de la especie que produjo la muestra y de los métodos empleados en la separación e identificación de muestras, que deben ser precisos y confiables. Adicionalmente, el modelo para estimar el número de especies de presas puede estar sujeto a la temporalidad y al orden en que se encontraron las muestras por lo que es importante utilizar modelos que ajusten adecuadamente y que eviten tener un orden (Colwell, 1997). El programa Estimate-S no tiene este problema.

Espectros alimenticios del jaguar y puma

El jaguar y el puma pueden explotar diferentes tipos de presas, así sus espectros alimenticios son en general muy diversos y altamente variables al comparar escalas locales en su área de distribución (Oliveira, 2002). Los resultados de Calakmul indican que tienen una amplitud de la dieta relativamente generalista. Esto concuerda con lo obtenido al sur de Calakmul y en Centroamérica (Rabinowitz y Nottingham 1986; Aranda y Sánchez-Cordero 1996; Chinchilla 1997). Sin embargo, en Sudamérica su dieta es mucho más variable y esta aparentemente relacionada con el tipo de vegetación dominante, y es menor en los lugares mas abiertos, como los llanos venezolanos y en el Pantanal brasileño (Schaller, 1983; Hoogesteijn y Mondolfi, 1993; Crawshaw y

Quigley, 2002; Dalponte, 2002), y mayor en los lugares más cerrados como en Manú, Perú, y el bosque Atlántico de Brasil (Emmons, 1987; Garla, 1998).

La amplitud de la dieta del puma en Calakmul fue menor que en Costa Rica (Chinchilla, 1997). Al igual que el jaguar, el puma tiene una gran variación de los patrones de alimentación, la cual depende en gran medida de la cobertura vegetal. Sin embargo, esta amplitud es mayor en un tipo de vegetación como el Chaco paraguayo (Taber et al., 1997), y más bajo en el centro de Chile (Branch et al., 1996). Los valores de amplitud del nicho en Norteamérica y Canadá son en general bajos (Iriarte et al., 1990).

Los valores de amplitud de nicho en Calakmul variaron entre sitios probablemente debido a que los tipos de vegetación son distintos, a que existe una influencia de los asentamientos humanos y a la presencia de distintas especies de presas. Las características del hábitat, junto con los diferentes grados de perturbación, afectan la presencia, densidades, dinámica poblacional y la distribución espacial de las presas, lo que se refleja en los patrones de alimentación de los felinos (Schaller, 1972; Corbett, 1979; De Silva y Jayaratne, 1994; Cuarón, 2000; Kat y Harvey, 2000; Polisar, 2002). En sitios bien conservados el jaguar y el puma se alimentan de las presas naturales y en los sitios modificados se llegan a alimentar de ganado doméstico (Sáenz y Carrillo, 2002).

En Calakmul ambas especies se alimentaron de una diversidad de especies similar. Sin embargo, como era de esperarse, presentaron diferencias en el tamaño de las presas consumidas, con un consumo de presas de mayor tamaño del jaguar. Las presas principales de ambas especies fueron mamíferos, lo cual es consistente con lo reportado en otras partes de su área de distribución. Sin embargo, en Calakmul hubo una mayor proporción de mamíferos en relación a otros sitios (Emmons, 1987; Aranda y Sánchez-Cordero, 1996; Chinchilla, 1997; Taber et al., 1997; Dalponte, 2002; Kuroiwa y Ascorra, 2002; Oliveira, 2002; Perovic, 2002; Quigley y Crawshaw, 2002; Polisar et al., 2003). Estas diferencias pueden ser debidas en parte a una mayor riqueza y abundancia de mamíferos en Calakmul o a la utilización de una metodología menos confiable para el análisis de las excretas en otros estudios.

Sobreposición de dieta

Por las cinco categorías de tamaño considerando todas las especies contenidos en todas las excretas, se encontró una alta sobreposición ($Ojk = 93\%$) entre el jaguar y el puma, indicando que se alimentan del mismo número de especies, y por lo tanto, la

vulnerabilidad de las especies que aprovecharon los dos felinos fue similar (Crawshaw y Quigley, 2002; Sunkist, 2002).

Al utilizar todas las especies de todas las excretas por tres categorías de tamaño, se encontró también una sobreposición alta entre el jaguar y el puma (0.82), lo cual se ha documentado en varias especies de carnívoros (Waser 1980; Major y Sherburne 1987; Ray 1996). Se ha dicho que puede haber una sobreposición extensiva entre depredadores en la explotación de presas comunes y abundantes, y en este caso la segregación ocurre a través de la selección de presas diferentes, más raras y menos comunes (Pimm 1991). Esta sobreposición se observa en Calakmul, ya que los pumas están utilizando una base y categorías de tamaño de presas más amplia que el jaguar (por ejemplo, mamíferos de tamaño uno).

Sobreposición: Biomasa

Los patrones de alimentación de jaguares y pumas están en función de la disponibilidad y abundancia de presas (e. g. Rabinowitz y Nottingham, 1986; Emmons, 1987; Núñez et al., 2000). Lo cual es consistente con la dieta del jaguar en nuestra área de estudio que la constituyen las especies más abundantes. Cuando usamos la biomasa relativa (Ackerman et al., 1984) este patrón se mantiene, sin embargo, los pecaríes pasan a ser la tercera especie en importancia, similar a lo reportado en la mayoría de los estudios (Núñez et al., 2000; Scognamillo et al., 2003).

En el caso del puma, la especie que tiene mayor ocurrencia y aporte en biomasa es el tepezcuintle, seguido por el coatí y el pecarí de collar. También contrasta con la mayoría de los estudios sobre pumas en ambientes tropicales, en los que el mayor aporte en biomasa es dado por los venados (Iriarte et al., 1990; Oliveira, 2002), incluyendo en otro estudio realizado en Calakmul (Aranda y Sánchez-Cordero, 1996). Esto puede deberse en parte a la escasez de venados en el área de estudio.

Cuando comparamos la disponibilidad y el consumo, encontramos que los patrones de alimentación del puma y jaguar son similares y, están en función de la disponibilidad; así por ejemplo, el jaguar está usando en mayor proporción a su disponibilidad a dos especies que son el coatí y tepezcuintle, mientras el puma también utilizó al coatí en mayor proporción a su disponibilidad, pero consumió el tepezcuintle conforme a su disponibilidad. Ambas especies consumieron al armadillo y pecarí de collar en proporción a su disponibilidad, y en el caso del serete tanto el jaguar como el puma consumieron esta especie en menor proporción a su disponibilidad.

Aunque existe una importante sobreposición en la alimentación del jaguar y el puma en Calakmul, el principal aporte de biomasa lo constituyen especies diferentes, los jaguares tendiendo a presas más grandes que los pumas, por lo que sí se observa una segregación alimentaria que puede contribuir a la coexistencia de ambas especies en el área.

Disponibilidad de presas vs. uso por cacería de subsistencia

Hubo una diferencia significativa en la composición de la caza entre Narciso Mendoza y los otros dos ejidos. Las presas pequeñas contribuyeron de 55-75% del número total de animales muertos en los 3 ejidos y N. Mendoza es el que tiene mayor proporción de especies pequeñas, donde el tepezcuintle (considerada pequeña en ese estudio) contribuye a la mitad, mientras que Echeverría Castellot e Xpujil mantienen porcentajes similares entre ellos. La abundancia relativa de las presas pequeñas cazadas difiere significativamente de su disponibilidad en los tres sitios, donde el tepezcuintle fue la única presa “pequeña” seleccionada por los cazadores, otras especies pequeñas fueron cazadas menos de lo esperado como coatíes y armadillos que fueron más cazados en N. Mendoza y menos cazadas en Xpujil y Once de Mayo. La abundancia relativa de las presas grandes cazadas difirió significativamente de su disponibilidad en Xpujil pero no en N. Mendoza.

La comunidad de presas en los dos sitios perturbados (N. Mendoza y Echeverría Castellot) estuvieron compuestas de especies de presas pequeñas. La gran abundancia de presas en Echeverría Castellot se debió a la abundancia de coatíes en este sitio. De acuerdo a los resultados de la cacería, la competencia entre los cazadores y el jaguar es parcial, ya que los habitantes locales no están utilizando al coatí, la especie más frecuente en la dieta del jaguar, y el jaguar no está utilizando de manera importante al venado y temazates, que son las especies más perseguidas por los cazadores. En el caso del puma, la sobreposición entre las especies preferidas por los cazadores y las más consumidas por el puma es mayor, por lo que los pumas pueden resultar más afectados en su acceso a las presas por la cacería que el jaguar. Sin embargo, no se puede descartar la posibilidad de que el limitado uso del venado y temazates por parte de ambos felinos se deba a una reducida abundancia ocasionada por la cacería.

CONCLUSIONES

Uno de los mayores retos para la conservación de los depredadores en general es la reducción de poblaciones de presas silvestres y la destrucción y fragmentación del hábitat (Polisar et al., 1998; Escamilla et al., 2000; McNab y Polisar, 2002). Estos cambios afectan de manera determinante al jaguar, ya que si la base de presas disminuye, la interacción con la población local se incrementa aumentando los riesgos de ser cazados (Escamilla et al., 2000; Sáenz y Carrillo 2002).

Los cambios en la disponibilidad de presas, pueden deberse a diversas causas, tanto biológicas como sociales, o una combinación de ambos, como la transformación del hábitat. En estudios diversos sobre cacería se ha encontrado que cuando se transforma en un alto grado el hábitat, especies de presas grandes como el pecarí de collar son escasas (Escamilla et al., 2000). En este mismo sentido, los sitios con mayor proporción de hábitats perturbados estarán compuestos de especies de presa pequeñas, lo cual puede provocar que el ganado doméstico sea susceptible a la depredación (Escamilla et al., 2000; Polisar, 2002; Sáenz y Carrillo, 2002; Hoogesteijn et al., 2002). Este conflicto existente entre carnívoros y el desarrollo de las comunidades, constituye un problema social ya que la reducción de la cobertura vegetal, manejo inadecuado del ganado, cacería de las especies de presas, y en general de la fauna silvestre, requerirán esfuerzos de políticas adecuadas para la conservación, en las cuales se tomen en cuenta, aspectos sociales, culturales y biológicos, que protejan al hábitat del jaguar y todos sus componentes (Karanth y Stith, 1999; Cuarón, 2000a; Lynam, 2002; Miller y Rabinowitz, 2002).

Este estudio indica en cierta forma que si nosotros tenemos una base de presas estable, los jaguares pueden vivir con una matriz seminatural, en la cual exista un equilibrio entre los parches de hábitat natural y los ambientes modificados por el hombre, donde actividades como la ganadería deberán excluirse o minimizarse y que se realicen con planes de manejo de ganado adecuados, sobre todo en aquellos lugares como Calakmul, donde el tipo de suelo no es apropiado para ese tipo de actividades. Por lo tanto, para poder desarrollar esas políticas, son importantes los estudios que analizan los patrones alimentarios del jaguar, y en donde se contemple cual es el estatus de las presas, tomando en cuenta su interacción con las poblaciones humanas (McNab y

Polisar, 2002), tanto en áreas naturales protegidas, como en aquellas áreas que pueden o estarían siendo utilizadas por los jaguares.

Un menor nivel de perturbación del bosque, tendrá un efecto significativo en la disponibilidad de vida silvestre (Cuarón, 2000a), por lo que es necesario tomar medidas de manejo urgentes para controlar la perturbación antropogénica y conservar la diversidad biológica de la región.

Literatura citada

- Ackerman, B. B., F. Lindzey y T. Hemker. 1984. Cougar food habits in Southern Utah
Jour. Wildl. Manage. 48:147-155.
- Aranda, M. y V. Sánchez-Cordero. 1996. Prey spectra of jaguar (*Panthera onca*) and
puma (*Puma concolor*) in tropical forests of Mexico. Stud. Neotrop Fauna y
Environm 31:65-67.
- Aranda, M. 1991. Mamíferos de Calakmul, Reporte para PRONATURA, Península de
Yucatán, A.C. Proyecto Ecología y Comportamiento animal. Instituto de Ecología,
A. C. Xalapa, Veracruz México.
- Bodmer, R. E. 1995. Priorities for the conservation of mammals in the Peruvian
Amazon. Oryx 29: 23-28.
- Branch, L. C., M. Pessino y D. Villarreal. 1996. Response of Pumas to a Population
Decline of the Plains Vizcacha. Journal of Mammalogy, 77:1132-1140.
- Brown, D. E. 1982. The wolf in the Southwest. The making of an endangered species
Johnson Books. 208 pp.
- Brown, D. E. 1996. Grizzly in the Southwest. Documentary of an Extinction. University
of Oklahoma Press. 304 pp.
- Brunner, H., y H. Coman. 1974. The identification of mammal hair. Ikata Press,
Melbourne, Australia.
- Byers, C. R. y R. K. Steinhorst .1984. Clarification of a Technique for Analysis of
utilization-availability data. J. Wildl. Manage 48 (3): 1050-1053.
- Cazon, V. y S. Suhring. 1998. A technique for extraction and Thin layer
Chromatography visualization of fecal bile acids applied to neotropical felid scats.
Rev Biol. Trop. Fasc. 47: 1/2.
- Ceballos, G. C. Chávez, A. Rivera, y C. Manterola 2002. Tamaño poblacional y
conservación del jaguar en la Reserva de la biosfera Calakmul, Campeche,
México. Pp. 403-418 En: El jaguar en el nuevo milenio. Medellín, R. A., Equihua,
C., Chetkiewics, C., Rabinowitz, A., Crawshaw, P., Rabinowitz, A., Redford, K.,
Robinson, J. G., Sanderson, E. y Taber, A. (Eds.). México D. F.: Fondo de cultura
económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation
Society. 647 pp.
- Ceballos, G. y P. Erlich. 2002. Mammal population losses and the extinction crisis.
Science 296: 904-907.

- Ceballos, G y D. Navarro. 1991. Diversity and Conservation of Mexican Mammals, en Latin American Mammalogy: History, Biodiversity and Conservation (M. A. Mares y D. J. Schmidly, eds.), pp. 167-198, University of Oklahoma Press, Norman.
- Chávez, T. C. Y G. Ceballos, en preparación. Jaguar and puma habitat selection and home range in Calakmul, México.
- Chinchilla, F. A. 1997. La dieta del jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Felis concolor*) y el manigordo (*F. pardalis*) (Carnivora: Felidae) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 45 (3): 1223-1229.
- Colwell, R. K. 1997. EstimateS: statistical estimation of species richness and complementarity from samples. <http://vioceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>
- Colwell, R. K., y D. Futuyma. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52: 567-576
- Corbett, L. K. 1979. Feeding ecology and social organization of wildcats (*Felis silvestris*) and domestic cats (*Felis catus*) in Scotland. Unpublished Ph.D. thesis, University of Aberdeen.
- Crawshaw, P y H. Quigley 1991. Activity, and Habitat Use of Jaguar in a Seasonally Flooded Environment. *Journal of zoology*, 223:357-370.
- Crawshaw, P y H. Quigley 2002. Hábitos alimentarios del jaguar y puma en el Pantanal, Brasil. Pp. 223-236 En: El jaguar en el nuevo milenio. Medellín, R. A., Equihua, C., Chetkiewics, C., Rabinowitz, A., Crawshaw, P., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J. G., Sanderson, E. y Taber, A. (Eds.). México D. F.: Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society 647 pp. México D. F.: Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. 647 pp.
- Cuarón, A. D. 2000a. A global perspective on habitat disturbance and tropical rainforest mammals. *Conservation Biology* (14) 6: 1574-1579.
- Cuarón, A. D. 2000b. Effects on Land-Cover Changes on Mammals in a Neotropical Region: a Modeling Approach *Conservation Biology* (14) 6: 1676-1692.
- Currier, M. J. P. 1983. *Felis concolor*. *Mammalian Species* 200:1-7.
- Dalponete, J. 2002. Dieta del jaguar y depredación de ganado en el norte del Pantanal, Brasil. Pp. 209-222 En El jaguar En: el nuevo milenio. Medellín, R. A., Equihua, C., Chetkiewics, C., Rabinowitz, A., Crawshaw, P., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J. G., Sanderson, E. y Taber, A. (Eds.). México D. F. Fondo de cultura

- económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. 647 pp.
- De Silva, M. y B. Jayaratne. 1994. Aspects of population ecology of the leopard (*Panthera pardus*) in Rhuna National Park, Sri Lanka. *J. Asian Nat. hist.* 1:3-13.
- Eizirik, E. C. B. Indrusiak y W. E Johnson. 2002. Análisis de la viabilidad de las poblaciones de jaguar: evaluación de parámetros y estudios de caso en tres poblaciones remanentes del sur de Sudamérica Pp. 501-518 En: *El jaguar en el nuevo milenio*. Medellín, R. A., Equihua, C., Chetkiewics, C., Rabinowitz, A., Crawshaw, P., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J. G., Sanderson, E. y Taber, A. (Eds.). México D. F. Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. 647 pp.
- Ericson, J., E. Boege, y M. S. Freudenberger. 1998. Population dynamics, migration, and the future of the Calakmul Biosphere Reserve. *Latin American Regional Meeting on population and the Environment*. U. S. National Academy of Sciences, Washington, D. C.
- Emmons, L. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20: 271-283.
- Escamilla, A., M. Sanvicente, M. Sosa, y C. Galindo-Leal. 2000. Habitat mosaic, Wildlife availability, and hunting in the tropical forest of Calakmul, Mexico. *Conservation Biology* 14: 1592-1601.
- Farell, L. E. 1999. The ecology of the puma and the jaguar in the Venezuelan llanos. MS thesis . University of Florida, Gainesville.
- Farrell, L. E., J. Roman y M. S. Sunquist. 2000. Dietary separation of sympatric carnivores identified by molecular analysis of scats. *Molecular Ecology* 9: 1583-1590.
- Flores, J. S. e I. Espejel-Carvajal. 1994. Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. *Etnoflora Yucatanense*. Universidad Autónoma de Yucatán, Sostenibilidad Maya. Fascículo 3:1-135.
- Garla, R. 1998. Ecología alimertar e rastreamento de onca pintada (*Panthera onca*) na Mata atlântica de Linhares, E S (Carnívora, Felidae). Tesis de maestria, Universidad Estadual Paulista, Rio Claro.
- Garla, R., E. Z. F. Setz y N. Gobbi. 2001. Jaguar (*Panthera onca*) food habits in Atlantic rain forest in southern Brazil. *Biotropica* 33: (4): 691-696.

- Gómez de Silva, H y R. A. Medellín. 2001. Evaluating Completeness of Species Lists for Conservation and Macroecology: a Case Study of Mexican Land Birds. *Conservation Biology* 15: (5) 1384-1395.
- Gunn, J. D. y W. J. Folan 1999. Clima actual. Pp. 19-30. En: Folan J., M. C. Sánchez y J. M. García (Coors.). *Naturaleza y cultura en Calakmul, Campeche*. CIHS. Universidad Autónoma de Campeche. 176 pp.
- Hart, J. A., M. Katembo y K. Punga 1996. Diet, prey selection and ecological relations of leopard and golden cat in the Ituri Forest, Zaire. *African Journal of Ecology*. 34: 364-379.
- Hilton-Taylor, C. 2000. The IUCN Red list of Threatened animals, part I - mammals. IUCN, Gland, Suiza.
- Hibben, F. C. 1973. A preliminary study of the mountain lion (*Felis oregonensis* sp.). *University of New Mexico Agric Stn Bull* 318: 1-59.
- Homan, J. A., y H. Genoways. 1978. An analysis of hair structure and its phylogenetic implications among heteromyid rodents. *J. Mamm.* 59 (4): 740-760.
- Hoogesteijn, R., y E. Mondolfi. 1993. *El jaguar, el tigre americano*. Armitano Editores, Caracas.
- Hoogesteijn, R., E. O. Boede y E. Mondolfi. 2002. Observaciones de la depredación de bovinos por jaguares en Venezuela y los programas gubernamentales de control. Pp.183-197 En: *El jaguar en el nuevo milenio*. Medellín, R. A., Equihua, C., Chetkiewics, C., Rabinowitz, A., Crawshaw, P., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J. G., Sanderson, E. y Taber, A. (Eds.). México D. F.: Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. 647 pp
- Hoppe-Dominik, B. 1984. Etude du spectre des proies de la panthere, *Panthera pardus*, dans le parc National de Tai en Cote d'ivoire. *Mammalia* 48: 477-478.
- Iriarte, J. A., W.L. Franklin, W. E. Johnson, y K.H. Redford. 1990. Biogeographic variation of food habits and body size of the American puma (*Felis concolor*) *Oecologia* 85: 185-190.
- Johnson, M. K. R. C. Belden y D. R. Aldred. 1984. Differentiating Mountain Lion and bobcat scats. *J. Wildl. Manage.* 48: 239-244.
- Johnson, W. E., T. K. Fuller. y W. L. Francklin. 1996. Sympatry in canids: a review and assessment. In *Carnivore behavior, ecology and evolution* 2: 189-218. Gittleman, J. L. (Ed.). Ithaca, NY: Cornell University Press.

- Jorgenson, J. P. y K. H. Redford. 1993. Humans and big cats as predators in the Neotropics. *Symposium of the Zoological Society of London* 65: 357-390.
- Karanth, K. U. y M. E. Sunquist 1995. Prey selection by tigers, leopard and dhole in tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 64: 439-450
- Karanth, K. U y B. M Stith. 1999. Prey Depletion as a Critical Determinant of Tiger Population Viability, en *Riding the Tiger: Tiger Conservation in Human-dominated Landscapes* (J. Seidensticker, S.Christie y P. Jackson, eds.), pp. 100-113, Cambridge University Press, Cambridge.
- Karanth, K. U., J. D. Nichols, N. Samba Kumar, W. A. Link, and J. E. Hines. 2004. Tigers and their prey: Predicting carnivore densities from prey abundance. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101-14: 4848-4858.
- Kat, P & C. Harvey. 2000. *Prides. The lions of Moremi*. Smithsonian Institution Press. 144 pp. U. S. A.
- Kiltie, R. A y J. Terborgh 1983. Observations on the behavior of rainforest peccaries in Peru: why do white-lipped peccaries form herds? *Z Tierpsychol* 62: 241-255.
- Krebs, J. C. 1989. *Ecología. Estudio de la distribución y la abundancia*. Harla Editores. 753 pp. México.
- Kuroiwa, A y C. Ascorra. 2002. Dieta y densidad de posibles presas de jaguar en las inmediaciones de la zona de reserva Tambopata-Candamo, Perú. Pp.199-208 En: *El jaguar en el nuevo milenio*. Medellín, R. A., Equihua, C., Chetkiewics, C., Rabinowitz, A., Crawshaw, P., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J. G., Sanderson, E. y Taber, A. (Eds.). México D. F.: Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. 647 pp.
- Lynam, A. J. 2002. Métodos de trabajo de campo para definir y proteger poblaciones de gatos grandes: los tigres indochinos como un estudio de caso. Pp 55-71 En: *El jaguar en el nuevo milenio*. Medellín, R. A., Equihua, C., Chetkiewics, C., Rabinowitz, A., Crawshaw, P., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J. G., Sanderson, E. y Taber, A. (Eds.). México D. F.: Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. 647 pp.
- Maehr, D. S., R. C. Belden, E. D. Land y L. Wilkins. 1990. Food habits of panthers in Southwest Florida. *J. Wildl Manage* 54(3):420-423.

- MacBride, R. T. 1976. The Status and Ecology of the Mountain Lion (*Felis concolor stanleyana*) of the Texas-Mexico border. Tesis de maestría, Sul Ross State University, Alpine, Texas.
- Magurran, A. E. 1989. Diversidad ecológica y su medición. Barcelona: Vedral, , 200 páginas.
- Major, M., M. K. Johnson, W. S. Davis y T. F. Kellog. 1980. Identifying scats by recovery bile acids. J. Wildl. Manage. 44:290:293.
- Major, J. T, y J. A. Sherburne. 1987. Interspecific Relationship of Coyotes, Bobcats, and Red Foxes in Western Maine. Journal of Wildlife Management, 51: 606-616.
- Mathiak, H. A. 1938. A key to hairs of the mammals of southern Michigan. J. Wildl. Manage. 2: 251-268.
- Mac Arthur, R. H. y E. R. Pianka. 1966. On the optimal Use of Patchy Enviroment. The American Naturalist, 100:603-609.
- McNab, R.B y J. Polisar 2002. Una metodología participative para una estimación rápida de la distribución de jaguar en Guatemala. Pp. 73-90 En: El jaguar en el nuevo milenio. Medellín, R. A., Equihua, C., Chetkiewics, C., Rabinowitz, A., Crawshaw, P., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J. G., Sanderson, E. y Taber, A. (Eds.). México D. F.: Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. 647 pp.
- MacBride, R. T. 1976. The Status and Ecology of the Mountain Lion (*Felis concolor stanleyana*) of the Texas-Mexico Border. Tesis de Maestría, Sul Ross State University, Alpine, Texas
- Medellín, R. A. Y J. Soberón. 1997. Predictions of Mammal Diversity on Four Land Masses. Conservation Biology 13: (1) 143-149.
- Meffe, G. K. y C. R. Carroll 1997. The species in Conservation Pp. 57-86 in: Principles of Conservation Biology. G. K. Meffe y C. R. Carroll (Eds.) Sunderland, Massachusetts, EUA: Sinauer Associates, INC. Publishers.
- Myers, N. 1997. Global Biodiversity II: Losses and Threats in Principles of Conservation Biology Pp. 123-149 in: Principles of Conservation Biology G. K. Meffe, G. K. y C. R. Carroll (Eds.) Sunderland, Massachusetts, EUA: Sinauer Associates, INC. Publishers.
- Myers, S. 1999. Probabilidad y Estadística para Ingenieros. Sexta Edición. Editorial Prentice-Hall, Hispanoamericana, S.A.

- Miller, R. G. 1966. Simultaneous statistical inferences McGraw-Hill Book Co., New York, N. Y. 272 pp.
- Miller, B. y A. Rabinowitz. 2002. ¿Por que conservar al jaguar Pp. 303-315 En: El jaguar en el nuevo milenio. Medellín, R. A., Equihua, C., Chetkiewics, C., Rabinowitz, A., Crawshaw, P., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J. G., Sanderson, E. y Taber, A. (Eds.). México D. F.: Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. 647 pp.
- Mukherjee, S. P. G. y R. Chellam 1994. Standarisation of scat analysis techniques for leopard (*Panthera pardus*) in Gir National Park, Western India. *Mammalia* 58: 139-143.
- Neu, C. W., R. Byers y J. M. Peek. 1974. A Technique for analysis of utilization-availability data. *J. Wildl Manage* 38:541-545.
- Núñez, R. 1999. Hábitos alimentarios del jaguar (*Panthera onca*, Linnaeus 1758) y del puma (*Puma concolor*, Linnaeus 1771) en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, Mexico. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Michoacán.
- Núñez, R., B. Miller y F. Lindzey. 2002. Ecología del jaguar en la reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. Pp. 107-126 En: El jaguar en el nuevo milenio. Medellín, R. A., Equihua, C., Chetkiewics, C., Rabinowitz, A., Crawshaw, P., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J. G., Sanderson, E. y Taber, A. (Eds.). México D. F.: Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. 647 pp.
- Oliveira, T. G. 2002. Ecología comparativa de la alimetación del jaguar y del puma en el neotrópico. Pp. 265-288 En: El jaguar en el nuevo milenio. Medellín, R. A., Equihua, C., Chetkiewics, C., Rabinowitz, A., Crawshaw, P., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J. G., Sanderson, E. y Taber, A. (Eds.). México D. F.: Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. 647 pp.
- Orsdol, V. K. G. 1984. Foraging behavior of hunting success of lions in queen Elizabeth National Park, Uganda. *Afr. J. Ecol.* 22:79-99.
- Park, T. 1962. Beetles, competition, and populations. *Science* 138: 1369-1375.
- Perovic, G. P. 2002. Conservación de jaguar en el noroeste de Argentina. Pp. 465-476 En: El jaguar en el nuevo milenio. Medellín, R. A., Equihua, C., Chetkiewics, C.,

- Rabinowitz, A., Crawshaw, P., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J. G., Sanderson, E. y Taber, A. (Eds.). México D. F.: Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. 647 pp.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 53-74.
- Pimm, S. L. 1991. *The Balance of Nature: Ecological issues in the Conservation of Species and Communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- Polisar, J., R. B. MacNab, H. Quigley, M. J. González y M. Cabrera 1998. A preliminary Assessment of the Effects of Susubstince Hunting in the Maya Biosphere Reserve. part one Progress Report Game Populations in Tikal national Park and Uaxactun, Guatemala.
- Polisar, J. 2002. Componentes de la base de presas de jaguar y puma en Piñero, Venezuela. Pp. 151-182 En: *El jaguar en el nuevo milenio*. Medellín, R. A., Equihua, C., Chetkiewics, C., Rabinowitz, A., Crawshaw, P., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J. G., Sanderson, E. y Taber, A. (Eds.). México D. F.: Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. 647 pp.
- Polisar, J., I. Maxit; D. Scognamillo; L. Farell; M. Sunquist y J. Eisenberg. 2003. Jaguars, pumas, their prey base, and cattle ranching: ecological interpretations of a management problem. *Biological Conservation* 109: 297-310.
- Quigley, H. y P. Crawshaw 2002. Reproducción, crecimiento y dispersión del jaguar en la región del Pantanal, Brasil. Pp. 289-302 En: *El jaguar en el nuevo milenio*. Medellín, R. A., Equihua, C., Chetkiewics, C., Rabinowitz, A., Crawshaw, P., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J. G., Sanderson, E. y Taber, A. (Eds.). México D. F.: Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. 647 pp.
- Rabinowitz, A.R. y B. G. Nottingham. 1986. Ecology and behavior of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *J. Zool. Lond.(A)* 210:149-159.
- Ramakrishnan, U. R. G. Coss; y N. W. Pelkey. 1999. Tiger declined caused by the reduction of large ungulate prey: evidence from a study of leopard diets in southern India *Biol. Conserv.* 89: 113-120.

- Ray, J. C. 1996. Resource Use Patterns Among Mongooses and Other Carnivores in a Central African Rainforest. Tesis de doctorado, Universidad de Florida, Gainesville.
- Reid, F. A. 1997. A field guide to the mammals of Central America y Southeast Mexico. Oxford University Press 334 pp.
- Robinette, W. L., J. S. Gashwiler y O. W. Morris. 1959. Food habits of the cougar in Utah and Nevada. *J. Wildl. Manage* 23:261-273.
- Saberwal, V. K., J. P. Gibbs., R. Chellam y A. J. T. Johnsingh. 1994. Lion-human conflict in the Gir forest, India. *Conserv. Biol.* 8:501-507.
- Saenz, J C. y E. Carrillo 2002. Jaguares Depredadores de ganado en Costa Rica: ¿un problema sin solución?. Pp. 127-138 En: El jaguar en el nuevo milenio. Medellín, R. A., Equihua, C., Chetkiewics, C., Rabinowitz, A., Crawshaw, P., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J. G., Sanderson, E. y Taber, A. (Eds.). México D. F.: Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. 647 pp.
- Sanderson, E. W., K. H. Redford, C. L. B. Chietwicz, R. A. Medellín, A. Rabinowitz, J. G., Robinson y A. Taber. 2000. Planing to save a Species: the jaguar as a model. *Conservation Biology* 16: 58-72.
- Seymour, K. 1989 *Panthera onca* *Mammalian Species* 340:1-9.
- Schaller, G.B. 1972. *The Serengeti lion*. Chicago: University of Chicago Press.
- Schaller, G.B. 1983. Mammals and Their Biomass on a Brazilian Ranch. *Arquivos de zoologia (Sao Paulo)*, 31:161-168.
- Scognamillo, D., I. Maxit, M. Sunquist y L. Farrell 2002. Ecología del jaguar y el problema de la depredación de ganado en un hato de Los Llanos venezolanos. Pp 139-150 En: El jaguar en el nuevo milenio. Medellín, R. A., Equihua, C., Chetkiewics, C., Rabinowitz, A., Crawshaw, P., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J. G., Sanderson, E. y Taber, A. (Eds.). México D. F.: Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. 647 pp.
- Scognamillo D., I. Maxit, M. Sunquist y J. Polisar 2003. Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. *Journal of Zoology London*. 259: 269-279.
- Soberon, M. J. Y B. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology*, 7: 480-488.

- Smith, J. L. D., S. C. Ahearn y C. McDougal. 1998. Landscape Analysis of Tiger Distribution and Habitat Quality in Nepal. *Conserv. Biol.* 12:1338-1346.
- Sunquist, M E. y F. C. Sunquist. 1989. Ecological Constraints on Predation by Large Felids, in *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution* (J. L. Gittleman, ed.), pp. 283-301, Cornell University Press, Ithaca.
- Sunquist, M. 2002. Historia de la investigación sobre el jaguar en el continente americano. Pp. 535-550. En *El jaguar en el nuevo milenio*. Medellín, R. A., Equihua, C., Chetkiewics, C., Rabinowitz, A., Crawshaw, P., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J. G., Sanderson, E. y Taber, A. (Eds.). México D. F.: Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. 647 pp.
- Taber, A.B., A.J. Novaro, N. Neris, and F.H. Colman. 1997. The food habits of sympatric jaguar and puma in the Paraguayan Chaco. *Biotropica* 29: 204-213.
- Valdez, R. A. Martínez-Mendoza y Octavio C. Rosas-Rosas 2002. Componentes históricos y actuales del hábitat del jaguar en el noreste de Sonora, México. Pp. 367-378 En: *El jaguar en el nuevo milenio*. Medellín, R. A., Equihua, C., Chetkiewics, C., Rabinowitz, A., Crawshaw, P., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J. G., Sanderson, E. y Taber, A. (Eds.). México D. F.: Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. 647 pp.
- Vales, G. R. Fuensanta; R. De la Maza; M. G. Cruz y C. Bertón. 2000. Áreas Naturales Protegidas de México. Instituto Nacional de Ecología- SEMARNAP. México 64 pp.
- Waser, P. M. 1980. Small nocturnal Carnivores: Ecological Studies in the Serengeti. *African Journal of Ecology*, 18:167-185.
- Wikramanayake, E. D., E. Dinerstein; J. Robinson; U. Karanth; A. Rabinowitz; D. Olson; T. Mathew; P. Hedao; M. Conner; G. Hemley y D. Bolze. 1998. An ecology-Based method for defining priorities for large mammal conservation: The tiger as a case study. *Cons. Biol.* 12:865-878.
- Wilson, D. E., F. R. Cole, J. D. Nichols, R. Rudran y M. S. Foster. 1996. *Measuring and monitoring biological diversity; standard methods for mammals*. Washington D. C. USA, Smithsonian Institution Press.
- Zar, J. H. 1984. *Bioestatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey.