



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

**Área de actividad, patrones de actividad y
movimiento del Jaguar (*Panthera onca*) y del
Puma (*Puma concolor*), en la Reserva de la
Biosfera “Chamela – Cuixmala”, Jalisco.**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(ORIENTACIÓN: BIOLOGÍA AMBIENTAL)

P R E S E N T A

RODRIGO NUÑEZ PEREZ

DIRECTOR DE TESIS: DRA. KATHRYN STONER

MÉXICO, D.F.

Octubre, 2006.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Zoológico de Denver por el apoyo económico otorgado para la realización de los estudios de maestría. La realización del presente trabajo no hubiera sido posible sin el invaluable apoyo logístico y financiero recibido por la Fundación Ecológica de Cuixmala A. C. A la Sra. Alix y al Sr. Goffredo Marcaccini, al Ing. Efrén Campos y Álvaro Miranda quienes han confiado y apoyado por varios años el proyecto en la Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala, a ellos mi más sincero agradecimiento. Agradezco al Denver Zoological Foundation por el apoyo financiero y a la Estación de Biología Chamela (IBUNAM) por haber permitido el acceso a sus instalaciones y el apoyo logístico recibido. La Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales, la Subsecretaria de Gestión para la Protección Ambiental, amablemente otorgaron los permisos para llevar a cabo las capturas de los felinos monitoreados.

Quiero agradecer especialmente al Dr. Brian Miller por su amistad, su apoyo, confianza y por haberme dado la oportunidad de trabajar en el proyecto “Ecología del jaguar y del puma en el occidente de México” en la Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala, Jalisco”, mil gracias. A la Dra. Kathryn E. Stoner mi mas grande agradecimiento por dirigir y asesorar la presente tesis y por apoyarme y aguantar hasta el ultimo momento para llegar a feliz termino.

A los miembros del comité tutorial y del jurado: Dr. Víctor Sánchez Cordero Dávila, Dr. Rodrigo Medellín Legorreta, Dr. Enrique Martínez Meyer y Dr. Carlos López G. por sus comentarios, consejos y críticas en las revisiones que ayudaron a mejorar el presente trabajo.

A Ivonne Juárez, agradezco su comprensión y su tiempo prestado para terminar este documento, y por sus revisiones y ayuda con la “compu”.

El trabajo en el campo es duro y demandante pero con el apoyo de cámaras y amigos se convierte en una tarea divertida y mas fácil de realizar, por este motivo agradezco la ayuda, desmañanadas y desveladas a Katherine Renton, Alejandro Salinas y Saúl Vázquez para la toma de datos de telemetría.

Mi estancia en Cuixmala me ha permitido conocer personas con las que he establecido estrechas relaciones profesionales y amistosas y con quienes he compartido inolvidables, muchas gracias a Kathy, Aletz, Marciano, Lorena, David, Andrés, Saúl, Karla, el zapato, Alejandro Peña y fam, al "Soru", al Chibebo.com, Gil, Fer, Enrique, Mircea, Lizet, Carlos, Richi, Duggins, y un montón mas que llegaron después pero siempre agradables.

A Saúl Vázquez, muchísimas gracias, su amistad y compañía por más de 4 años trabajando en el proyecto, hizo que las actividades de campo fueran más fáciles, divertidas e instructivas.

DEDICATORIA

A Ivonne y Pao

*Por soportar mis ausencias
Por las desveladas*

A mis padres y hermanos

Por apoyarme ampliamente y hacer mi vida divertida

Al Dr. Brian Miller

*Por apoyarme y asesorarme en mi formación
Por enseñarme lo que es el verdadero compromiso con la conservación
Por su invaluable amistad*

A la Fundación Ecológica de Cuixmala

*Por proteger el mini paraíso que es Chamela-Cuixmala
Por su interés en la protección de los felinos silvestres*

INDICE

RESUMEN	i
ABSTARCT	iii
AGRADECIMIENTOS	v
DEDICATORIA	vii
INDICE	viii
INDICE DE TABLAS	xii
INDICE DE FIGURAS	xiv
INDICE DE ANEXOS	xvi

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Los grandes carnívoros, interacciones y su importancia ecológica	1
1.2 Competencia interespecífica	2
1.3 Separación ecológica y coexistencia	3
1.4 Mecanismos de separación ecológica y coexistencia en la comunidad de carnívoros	4
1.4.1 Selección de presas	5
1.4.2 Selección de hábitat	5
1.4.3 Uso del espacio, evitamiento mutuo	6
1.4.4 Uso de diferentes horarios de actividad	6
1.4.5 Planteamiento del estudio actual	7

2. HIPÓTESIS

2.1 Los grandes felinos requieren de hábitat y grandes presas disponibles para poder subsistir	8
2.2 La heterogeneidad del relieve y la marcada estacionalidad favorecen la existencia de hábitats que influyen en la distribución y abundancia de las especies presas, así en consecuencia en la distribución, tamaño de ámbito hogareño, densidad y organización espacial de los felino	8

3. OBJETIVOS

3.1 Objetivo general	10
3.2 Objetivos particulares	10

4. MÉTODOS

4.1 Área de estudio	11
4.1.1 Ubicación	11
4.1.2 Vegetación y fauna (vertebrados)	12
4.1.3 Actividad humana	13
4.2 Especies de estudio	13
4.3. Trabajo de campo y análisis estadístico	15
4.3.1 Captura y manejo	15
4.3.2 Ámbito Hogareño y Organización espacial	16
4.3.2.1 Ámbito hogareño y núcleo de actividad	17
4.3.2.2 Segregación espacial	18
4.3.2.3 Separación ecológica por distancia (evitamiento mutuo)	19
4.3.2.4 Patrones de actividad	20
4.3.2.5 Patrones de Movimiento	21
4.3.2.6 Densidad poblacional	22
4.3.2.7 Selección de hábitat	22
4.3.3 Hábitos Alimentarios	23
4.3.3.1 Colecta de excretas	23
4.3.3.2 Cuantificación de los componentes de la dieta y análisis estadístico	24
4.3.3.3 Selectividad de presas	26
4.3.4. Abundancia y densidad poblacional de especies presa.	27
4.3.4.2 Densidad poblacional	28
4.3.4.3 Disponibilidad de presas en la RBCC y biomasa disponible	29

5. RESULTADOS

5.1 Captura y manejo	30
5.2 Ámbito hogareño y organización espacial	30
5.2.1 Ámbito hogareño	32
5.2.2 Variación temporal del ámbito hogareño	33
5.2.3 Tamaño del núcleo de actividad	35
5.2.4 Traslape espacial	38
5.2.5 Organización espacial (Separación por distancia)	41
5.2.6 Fidelidad del ámbito hogareño	43
5.2.7 Distancia entre ubicaciones simultaneas	44
5.3 Densidad poblacional	45
5.4 Selección de hábitat	55
5.5 Patrones de actividad y movimiento	56
5.5.1 Actividad	56
5.5.2 Distancia recorrida diaria	58
5.5.3 Movimientos en un ciclo dial	59
a) Movimientos cortos	59
b) Movimientos largos	60
5.5.4 Exploración	61
5.6 Hábitos alimentarios del jaguar y del puma	61
5.6.1 Puma	62
Selección de presas	64
5.6.2 Jaguar	64
Selección de presas	67
5.6.3 Traslape de hábitos alimentarios	68
5.7 Abundancia relativa y densidad poblacional del venado colablanca y del pecarí de collar	69
5.7.1 Abundancia relativa	69
5.7.2 Densidad poblacional	71
5.7.3 Densidad de biomasa de las presas	71

6. DISCUSION

6.1	Ámbito hogareño y organización espacial	73
6.1.1	Variación estacional y fidelidad del ámbito hogareño	75
6.1.2	Núcleo de actividad	77
6.2	Traslape del ámbito hogareño y organización espacial	77
6.3	Patrones de movimiento y actividad	80
6.3.1	Patrón de actividad	82
6.4	Selección de Hábitat	83
6.5	Hábitos alimentarios	85
6.5.1	Traslape de nicho alimenticio	88
6.6.	Abundancia y disponibilidad de presas	91
6.7	La coexistencia del jaguar y del puma en la RBCC	92

7. IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN

7.1	Implicaciones para la conservación	95
7.2	La Reserva de la Biosfera Cuixmala-Cuixmala	95
7.3	La relación depredador-presa	96
7.4	La depredación de ganado por jaguares y pumas	97
7.5	Coexistencia y conservación	97

8. CONCLUSIONES

9. BIBLIOGRAFIA

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Jaguares y pumas capturados y monitoreados en los años 2000, 2002 y 2003.	30
Tabla 2. Periodo de monitoreo de los individuos de jaguar y de puma.	31
Tabla 3. Numero de ubicaciones independientes por individuo anualmente.	32
Tabla 4. Ámbito hogareño (km ²) de los individuos de jaguar y de puma por temporadas de secas y lluvias, en el año 2000, 2002 y 2003.	33
Tabla 5. Diferencia en el tamaño del ámbito hogareño en la temporada de secas y lluvias, representado en porcentaje y área.	35
Tabla 6. Tamaño del área de núcleo de los individuos en temporadas de lluvias y secas. Los resultados se presentan en porcentajes que ocupan dentro del ámbito hogareño (Ah) y en km ² .	36
Tabla 7. Área de traslape entre ámbitos hogareños de jaguares, pumas y entre hembras y machos.	39
Tabla 8. Área de traslape promedio entre jaguares, entre pumas, y entre jaguares y pumas en la temporada de secas y lluvias.	40
Tabla 9. Distancias promedio del vecino más cercano y entre todos los individuos de los centros aritméticos del ámbito hogareño de los jaguares y pumas.	42
Tabla 10. Distancia entre el centro aritmético en la temporada de lluvias, respecto a la temporada de secas en el mismo año para los individuos de jaguar y de puma.	43
Tabla 11. Distancia del centro aritmético del ámbito hogareño de la temporada de lluvias y secas, de un año a otro.	44
Tabla 12. Distancias entre dos ubicaciones simultáneas de individuos de jaguar, de puma y de jaguar -puma.	45
Tabla 13. Distancias entre dos ubicaciones simultáneas de individuos de jaguar, de puma y de jaguar -puma, incluyendo sexo.	45
Tabla 14. Densidad poblacional de grandes felinos, de jaguares y pumas en la temporada de secas.	46
Tabla 15. Distancia entre dos ubicaciones consecutivas en un periodo de 24 horas de un individuo en la temporada de secas y de lluvias.	59

Tabla 16. Distancia recorrida por jaguares y pumas en una noche y la distancia final lineal entre la ubicación inicial y final.	60
Tabla 17. Distancia recorrida en una noche y distancia lineal entre la ubicación final e inicial en los movimientos largos	61
Tabla 18. Biomasa relativa, número de individuos consumidos por el puma calculado mediante el factor de corrección de Ackerman (1984). Fo =Frecuencia de ocurrencia, Po = Porcentaje de ocurrencia, Fc = Factor de corrección de Ackerman (1984), % Bio= % de biomasa relativa consumida. Factor de corrección de Ackerman (1984) $C = 1.980 + 0.035 B$. * Peso de las presas Anexo 2.	63
Tabla 19. Intervalos de confianza de Bonferroni calculados para 4 especies de presa de la dieta del puma.	64
Tabla 20. Biomasa relativa y número de individuos consumidos por el jaguar calculado mediante el factor de corrección de Ackerman (1984). F = Frecuencia, Fo =Frecuencia de ocurrencia, Po = Porcentaje de ocurrencia, Fc = Factor de corrección de Ackerman (1984), % Bio= % de biomasa relativa consumida., % Ac= % de animales relativos consumidos. Factor de corrección de Ackerman (1984) $C = 1.980 + 0.035 B$. * Peso de las presas Anexo 2.	66
Tabla 21. Intervalos de confianza de Bonferroni calculados para 4 especies de presa de la dieta del jaguar.	67
Tabla 22. Comparación entre la amplitud de nicho de los hábitos alimentarios de las dos especies de felinos en la región de Chamela-Cuixmala.	68
Tabla 23. Comparación de índice de encuentro (IA) (animal detectado / km recorrido) en los dos estratos.	70
Tabla 24. Densidad poblacional del pecarí y del venado a partir de los conteos en los distintos estratos.	71
Tabla 25. Numero de individuos de cada especie de presa que requiere anualmente un jaguar y un puma para satisfacer sus necesidades.	90

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de la Reserva de la biosfera de Chamela-Cuixmala.	12
Figura 2. Área de actividad (PCM 95%) de jaguares y pumas durante la temporada de secas el año 2000.	48
Figura 3. Área de actividad (PCM 95%) de jaguares y pumas durante la temporada de lluvias el año 2000.	48
Figura 4. Núcleos de actividad (PCM 50%) de jaguares y pumas durante las secas del año 2000.	49
Figura 5. Núcleos de actividad (PCM 50%) de jaguares y pumas durante las lluvias del año 2000.	49
Figura 6. Área de actividad (PCM 95%) jaguares y pumas durante las secas del año 2002.	50
Figura 7. Área de actividad (PCM 95%) jaguares y pumas durante las lluvias del año 2002.	50
Figura 8. Núcleos de actividad (PCM 50%) de jaguares y pumas durante las secas del año 2002	51
Figura 9. Núcleos de actividad (PCM 50%) de jaguares y pumas durante las lluvias del año 2002.	51
Figura 10. Ámbitos hogareños (PCM 95%) del jaguar y puma durante las secas del año 2003	52
Figura 11. Ámbitos hogareños (PCM 95%) del jaguar y puma durante las lluvias del año 2003.	52
Figura 12. Núcleos de actividad (PCM 50%) de jaguares y pumas durante las secas del año 2003.	53
Figura 13. Núcleos de actividad (PCM 50%) de jaguares y pumas durante las lluvias del año 2003.	53
Figura 14. Núcleos de actividad de los jaguares y pumas durante la temporada de secas en los tres años de estudio calculado mediante el Kernel Adaptativo al 50%.	54
Figura 15. Número de individuos monitoreados anualmente mediante radiotelemetría y número total registrados de jaguares y pumas combinando foto-trampeo y radiotelemetría	55

Figura 16. Patrón de actividad del jaguar y del puma durante la temporada de secas.	57
Figura 17. Patrón de actividad del jaguar y del puma durante la temporada de lluvias.	57
Figura 18. Biomasa relativa de las especies consumida por el jaguar y el puma	68
Figura 19. Tasa de encuentro (IA) (Animal / km recorrido) de pecaríes y venados en el estrato de vegetación de arroyo y selva baja caducifolia.	70
Figura 20. Biomasa disponible por especie de presa por km ² en la RBCC. (Colores en blanco y negro) y el % de participación.	72

APÉNDICES

Apéndice I. Factor de corrección de Ackerman et al. 1984.	117
Apéndice II. Masa en Kg de las presas.	118
Apéndice III. Distribución de cuerpos de agua, durante la temporada de secas y ubicación de transectos.	119
Apéndice IV. Cuadro comparativo del traslape de nicho alimenticio entre jaguar y puma mediante el índice de Pianka y Horn.	120
Apéndice V. Fragmentación de la selva baja caducifolia en un periodo de 10 años (Miranda 1998).	121

RESUMEN

En las comunidades de carnívoros, la coexistencia se sugiere esta relacionada con el uso de diferentes nichos ecológicos: tiempo, espacio y alimento. En los trópicos el jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*), son los depredadores tope y coexisten a lo largo de su rango de distribución. Los factores que promueven la coexistencia y/o la separación ecológica entre estas especies son aun poco claros y pocos estudios se han realizado.

Este trabajo que se llevo acabo durante los años 2000, 2002 y 2003; y es uno de los primeros realizados para determinar como dos especies de carnívoros neotropicales coexisten y se separan ecológicamente en un ambiente estacional. Para responder estas interrogantes, se emplearon técnicas de radiotelemetría para determinar los requerimientos espaciales y movimientos de 6 jaguares y 3 pumas en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, en la costa de Jalisco. Mediante el análisis de excretas se determinaron los hábitos alimentarios de los felinos y las abundancia del venado colablanca (*Odocoilus virginianus*) y el pecari de collar (*Pecari tajacu*) fue calculada mediante el método de conteo directo en transectos. También, se determino el efecto de la estacionalidad climática en el comportamiento del jaguar y del puma y en la disponibilidad de las presas principales.

El ámbito hogareño de los felinos se determino mediante el polígono convexo mínimo al 95% y el núcleo del área al 50%. Los movimientos se definieron como la distancia recorrida diariamente mediante ciclos diales. El horario de actividad se definió mediante la proporción de señales emitidas por los collares que indican actividad o inactividad en un periodo de 24 h. La importancia de las presas fue determinada mediante el cálculo de la biomasa relativa consumida y la abundancia relativa de presas por el número de avistamientos por km recorrido. En promedio los jaguares macho, mantuvieron un ámbito hogareño anual de $100.3 \pm 15.0 \text{ km}^2$, los pumas macho de $83 \pm 10.3 \text{ km}^2$, y las hembras de jaguar de $42.5 \pm 16 \text{ km}^2$. Se observaron dos fases en el ámbito hogareño, una en la temporada de secas y otra en la temporada de lluvias. En la temporada de lluvias el ámbito hogareño de los felinos se incremento un $44 \pm 15 \%$ en los pumas macho, $31 \pm 25 \%$ en los jaguares hembra y $34.9 \pm 5.9 \%$ en los machos. Hubo un amplio traslape en el ámbito hogareño entre jaguares, entre pumas y entre jaguares y pumas. El

porcentaje del ámbito hogareño compartido de un individuo con otro fue de $32.6 \pm 24.4 \%$ en secas y $33.0 \pm 24.6 \%$ en la temporada de lluvias. Los jaguares y pumas pueden estar activos a cualquier hora del día, pero mostraron una mayor actividad entre 0400-0800 h y 1800-2200 h. La distancia promedio mantenida entre individuos de jaguar, de puma y de jaguar y de puma fue similar. En la temporada de secas fue 4509 ± 2423 m entre jaguares, 4799 ± 2575 m entre pumas y 4960 ± 2623 m entre jaguares y pumas. Los jaguares y pumas mostraron preferencia por los arroyos para desarrollar sus actividades. El venado colablanca fue la presa más importante para el jaguar y el puma, con el 30% de la biomasa relativa consumida en ambas especies y fue consumido de manera proporcional a su abundancia. La dieta del jaguar y del puma tuvo un traslape del 95% (Índice de Morisita). Los datos de la abundancia relativa (IA) indican que el venado colablanca en la temporada de secas es más común en la vegetación de arroyo (IA = 1.33) que en la selva baja (IA = 0.42) y en la temporada de lluvias es similar. Se estimó la densidad poblacional de 12.5 venados y 2.39 pecaríes por km^2 para la RBCC.

De acuerdo a los resultados obtenidos, los jaguares y pumas en la RBCC coexisten gracias a la disponibilidad de presas y al evitamiento mutuo. La estacionalidad climática tiene un efecto en la disponibilidad de las presas y en el tamaño del ámbito hogareño de los felinos.

Los resultados resalta la importancia del estudio de los requerimientos espaciales y la relación depredador-presa en la coexistencia de especies; así como el diseño de áreas naturales protegidas. Como especies clave e indicadoras, es medular identificar cuanto espacio requieren, y que tipo de hábitat y presas prefieren los grandes carnívoros para su conservación.

ABSTRACT

The coexistence of carnivore community is explained by use of different ecological niches such as time, space and food. In the tropics, the jaguar (*Panthera onca*) and the puma (*Puma concolor*) are the top predators and they are sympatric a long of jaguar distribution range. The factor that facilitate the coexistence and/or ecological separation between these cat species are not clear.

The present study was done during 2000, 2002 and 2003 years and is one of the first studies on determining how two species of neotropical carnivores coexist and separate ecologically in a seasonally environment. To respond this questions I used radiotelemetry technique to determinate the spatial requirements and movements of 6 jaguars and 3 pumas in the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve (CCBR). By scat analysis the food habits were determined. Direct count method in transects were used for calculating density and relative abundance of the deer (*Odocoileus virginianus*) and pecari (Pecari tajacu). Also, I determined the effect of the season in the mentioned parameters.

The home range of the felines was determined by minimum convex polygon (PCM) to 95% and the core area to 50%. The movements were defined as the distance traveled daily. The schedule of activity was defined by the proportion of signs emitted by the transmitters indicating activity or inactivity. The most important prey were determined by the consumed relative biomass; and the relative abundance of preys by number of sightings for km traveled.

On the average the male jaguars maintained an annual home range of $100.3 \pm 15.0 \text{ km}^2$, the male pumas of $83 \pm 10.3 \text{ km}^2$, and the female jaguars of $42.5 \pm 16 \text{ km}^2$. Two phases were observed in the annual home range size, one in the dry season and another in the rain season. In the rainy season the home range of the cats incremented $44 \pm 15\%$ in the male puma, $31 \pm 25\%$ in the female jaguars and $34.9 \pm 5.9\%$ in the male jaguars. There was a wide overlap among home range of jaguars, and jaguars and pumas. The percentage of shared home range of an individual with another was of $32.6 \pm 24.4\%$ in dry season and $33.0 \pm 24.6\%$ in the rainy season. The jaguars and pumas can be active at any hour of the day, but they showed a bigger activity between 0400-0800 h and 1800-2200 h. The average distance among individuals of jaguar, of puma and of jaguar and

puma it was similar. In the dry season was 4509 ± 2423 m among jaguars, 4799 ± 2575 m between pumas and 4960 ± 2623 m between jaguars and pumas. The jaguars and pumas showed preference for the streams to develop their activities. The white tailed deer was the most important prey for the jaguar and puma, representing more than 30% of the relative biomass consumed in both species and was consumed proportionally to its abundance. The diet of the jaguar and puma overlap in 95% (Morisita overlap index). The data of the relative abundance (IA) indicate that the white tailed deer in the dry season is more common in the tropical subdeciduous forest (IA = 1.33) than in the tropical dry forest (IA = 0.42) but during the rainy season is similar. The calculated population density was 12.5 deer and 2.39 peccaries for km^2 for the RBCC.

According to the results jaguars and pumas in the RBCC coexist thanks to the abundance of a large prey (deer) and in a lower level to mutual avoidance. The climatic seasonality has an effect in the availability of preys and in consequence on the size of the home range.

The results stand out the importance of studying the spatial requirements and the predator-prey relationship in the coexistence of carnivores as well as the design of protected natural areas. As a key and indicator species, it is essential to identify how much space the cats require and what habitat type and prey species prefer for their successful conservation.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Los grandes carnívoros, interacciones y su importancia ecológica

Los carnívoros terrestres se encuentran en todos los tipos de hábitats, y su diversidad en tallas, morfología y fisiología, les ha permitido ocupar una amplia variedad de nichos (Gittleman 1995, Ewer 1996). Pueden encontrarse dos o más especies coexistiendo e interactuando en casi todos los hábitats del mundo. Este grupo de animales juega un papel importante como depredadores y/o competidores, y su función en los ecosistemas tiene efectos en varios niveles. Estudios como el de Paine (1966) en ecosistemas marinos, demostraron que las acciones de los depredadores en numerosos sistemas, favorecen la diversidad en los ecosistemas y son reguladores de las densidades poblaciones animales en diferentes niveles tróficos (Terborgh et al. 1999, Schmitz et al. 2000, Estes et al. 2001).

Muchos de los grandes carnívoros o carnívoros “tope” (aquellos que se encuentran en la parte más alta de la pirámide trófica), son especies claves. Debido a sus efectos desproporcionados respecto a su abundancia numérica (Terborgh 1988, Power et al. 1996, Miller y Rabinowitz 2002), los carnívoros tope enriquecen la función de los ecosistemas de una forma única y significativa a través de sus actividades. La remoción de los depredadores tope genera una serie de cambios en la estructura del ecosistema y conduce a la disminución de la biodiversidad (Clark et al. 1996). Generalmente los depredadores tope, debido a sus requerimientos biológicos son vulnerables a los cambios ambientales y a la explotación por parte del ser humano (Woodroffe y Ginsberg 1998).

A pesar de su importancia, los carnívoros han sido pobremente estudiados y de acuerdo a Schaller (1996), solo el 15 % de los carnívoros terrestres han sido objeto de algún tipo de investigación de campo. La falta de conocimiento de los carnívoros se debe principalmente a que las poblaciones han sido reducidas y restringidas a diminutas fracciones de sus rangos (Weber y Rabinowitz 1996, Woodroffe y Ginsberg 1998, Terborgh et al. 1999). Además, los depredadores tope viven naturalmente en bajas densidades de población, son esquivos y generalmente de actividad nocturna. Estas características los hace difíciles de observar e investigar.

La mayoría de los estudios realizados sobre los grandes carnívoros son enfocados en describir un aspecto de la historia natural de una sola especie (Sunquist

2002), y no consideran las interacciones con otras especies simpátricas que pueden influir en el comportamiento, abundancia o distribución de las especies. Es evidente que las especies coexisten y comparten el hábitat, y que unas son más abundantes que otras según las características del hábitat (Caughley y Sinclair 1994), pero aun es poco claro cuales son los mecanismos que facilitan la coexistencia de las especies. En particular, existe poca información sobre los mecanismos que permiten a las especies que son potencialmente competitivas como los carnívoros la función de coexistir (Paquet 1992, Palomares y Caro 1999). La depredación entre carnívoros es una de las formas más intensas de competencia interespecífica y ha sido documentado que generalmente ocurre en situaciones de escasez de recursos (Creel y Creel 1996).

Para explicar cómo coexisten las especies en una comunidad, se ha sugerido ampliamente la repartición de recursos en especial los recursos tiempo, espacio y alimento (Rosenzweig 1966, Pianka 1973, Schoener 1974). Es crucial conocer y entender cómo coexisten y reparten los recursos los depredadores tope en los ecosistemas, porque tienen implicaciones para la conservación y un efecto directo en la diversidad de los bosques tropicales (Terborgh et al. 1999, Miller et al. 2001). En los trópicos el jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) son depredadores tope (Terborgh 1988, Miller y Rabinowitz 2002).

El jaguar y el puma son las dos especies de felinos de mayor tamaño en el continente Americano, presentan una talla y morfología similar, son depredadores tope y ambas especies son simpátricas en gran parte de su rango de distribución. El jaguar es traslapado en su totalidad por el área de distribución del puma y según Iriarte et al. (1990), el jaguar es un factor determinante en la ecología del puma. Ambas especies coexisten y usan recursos semejantes cuando son simpátricos, sin embargo poco se conoce sobre su ecología e interacciones.

1.2 Competencia interespecífica

La competencia interespecífica ha sido considerada como el proceso más importante para la estructuración de las comunidades (Diamond y Case 1986) y la evolución de las especies (Brown y Wilson 1956, Schoener 1982, Dayan y Simberloff 1998), propiciando adaptaciones y cambios en las especies, la separación del nicho y la diversidad biológica (Brown y Wilson 1956, Connell 1978, Diamond 1978, Abrams 1990). Sin embargo, la función de la competencia en la estructuración de la

comunidad aun es controversial. El centro de la controversia recae principalmente en entender mediante cuáles mecanismos se organizan y estructuran las comunidades basados en las interacciones de las especies que coexisten. Existe un amplio apoyo a la teoría de que las comunidades son estructuradas en gran parte por la competencia, pero la evidencia de los efectos de la competencia como un importante mecanismo estructural en las comunidades naturales es poco clara en algunas comunidades de vertebrados (Strong et al. 1984, Diamond y Case 1986, Weins 1989). Diamond (1978) sugirió que la competencia, la separación y los ajustes de los nichos, deriva en la organización estructural de las comunidades. En contraste, Connor y Simberloff (1979), consideran que otros factores como el medio ambiente y la diversidad de presas son más importantes, y cuestionan cómo funcionarían los patrones de coexistencia sin la competencia.

No hay duda que la competencia interespecífica ocurre en las comunidades naturales (Connell 1980, Schoener 1974). Sin embargo aún hay incertidumbre bajo cuales circunstancias biológicas, la competencia entre las especies tiene un mayor o menor influencia en las características de las especies, poblaciones, densidad y de toda la estructura de la comunidad (Chesson y Huntley 1997).

1.3 Separación ecológica y coexistencia

Los factores que promueven la coexistencia y/o la separación ecológica entre las especies simpátricas son aun poco claros, pero es importante identificar las diferencias entre las especies de una comunidad y demostrar cuáles son las diferencias que permiten la coexistencia (Putnam 1994). La segregación a lo largo de uno o más de estos nichos facilita la repartición de recursos y por consiguiente la separación ecológica de las especies (Pianka 1973, 1976, Schoener 1974).

El principio de exclusión competitiva enfatiza qué diferencias deben existir para que ocurra la coexistencia en comunidades competitivas en ambientes saturados (Gause 1934, Diamond 1978, Connell 1980). Dos especies con necesidades similares no pueden ocupar un mismo nicho, por lo tanto algún mecanismo de separación ecológica debe de actuar, si lo intenta, la segunda especie será desplazada. De acuerdo a este planteamiento, el traslape de nichos al 100% podría ocurrir solamente si las especies usaran un solo recurso, pero entre más ejes son adicionados al nicho de cada especie, menos probabilidad hay de que esto ocurra (Caughley y Sinclair 1994).

El nicho contiene tantas dimensiones como es necesario para asegurar que dos especies no sean idénticas o similares (Diamond 1978, Simberloff y Boeclen 1981). Teóricamente la coexistencia es posible con la repartición de recursos en sus diversas formas. Estudios han demostrado que el rango de habitats ocupados por aves tropicales esta usualmente limitado por la presencia de competidores (Terborgh 1971, Terborgh y Weske 1975). La competencia, se define como la interacción entre dos o más organismos o especies, en la cual, para cada uno las tasas de nacimientos y/o crecimiento es disminuida y/o la tasa de mortalidad se incrementa por causa de la otra especie (Begon, Harper y Townsend 1996). La competencia es un factor limitante de la población de una o más especies (Mac Nally 1983, Petren y Case 1996) y puede resultar en la extinción local (Pimm 1991). La competencia puede estar presente entre especies cercanas taxonómicamente como el tigre y el leopardo (Seidensticker 1976) así como entre especies taxonómicamente distantes como hormigas y roedores (Brown y Davidson 1976).

Las especies simpátricas coexisten gracias al uso diferencial de uno o más recursos, y la variabilidad y disponibilidad de estos es un factor determinante para facilitar la coexistencia. A mayor disponibilidad de recursos (hábitat, presas, agua, refugios, etc.), en cantidad y variedad, menor será la competencia y mayor la coexistencia (Rosenzweig 1966, Chesson 1985). El recurso alimenticio ha sido el factor al que se le ha dado más peso en la estabilidad de las comunidades (Pianka 1976, Rosenzweig 1966) y coexistencia de las especies. El uso diferencial del hábitat, tiempo y espacio han sido sugeridos como complementos (Caughley y Sinclair 1994).

1.4 Mecanismos de separación ecológica y coexistencia en la comunidad de carnívoros

En las comunidades de carnívoros, la coexistencia se sugiere esta correlacionada con la talla de las presas, y a la explotación de diferentes nichos ecológicos (Rosenzweig 1966, Gittleman 1985). Las diferencias en la talla, dentición, capacidad de mordida y otros rasgos de los carnívoros generados como un posible resultado de la competencia (Kiltie 1988, Dayan y Simberloff 1998, Van Valkenberg y Wayne 1994, Jones 1997) han permitido que la repartición de los recursos alimenticios facilite la coexistencia. Asimismo, diferencias conductuales como la selección del hábitat y la separación temporal (Seidensticker 1976, Abramsky 1981, Johnsingh 1983) facilitan la coexistencia y evitan la competencia (Weins 1977).

1.4.1 Selección de presas

La disponibilidad de presas de distintas especies y tamaños ha sido sugerida para explicar la coexistencia en la comunidad de carnívoros (Rosenzweig 1966, Delibes 1983, Bothma et al. 1984, Sunquist et al. 1989, Dayan y Simberloff 1998, Fedriani et al. 2001). Teóricamente, dos o más especies potencialmente competidoras, pueden coexistir si el más “débil” o subordinado depreda sobre las presas más pequeñas, y los más “fuertes” o dominantes sobre las presas más grandes y productivas (Rosenzweig 1966, Gomes 1994). Además, la diversidad en la talla de los depredadores y de las presas, es considerada medular para la coexistencia y la estructura de la comunidad de los depredadores (Hutchinson 1959, Kohn 1959, Case 1983, Jaksic y Bracker 1983, Dayan y Simberloff 1998, Fedriani et al. 2001). Estudios de traslape alimenticio entre depredadores han documentado la coexistencia mediante el uso diferencial de presas (Seidensticker 1976, Karanth y Sunquist 1995, 2000). Por ejemplo, Karanth y Sunquist (1995, 2000), reportaron que los tigres (*Panthera tigris*) depredaron principalmente sobre los herbívoros más grandes, y los leopardos (*Panthera pardus*) y perros salvajes (*Cuon alpinus*) sobre las especies de menor talla. Además, cuando los tigres y leopardos depredaron sobre una misma especie, seleccionaron tallas diferentes, adultos los tigres y juveniles los leopardos. También Gittleman (1995) sugiere que la diferencia en tallas de las presas facilita la coexistencia aun consumiendo las mismas especies. Hausseman et al. (2003), documentaron que los pumas y lobos (*Canis lupus*) cuando depredaron sobre las mismas presas, el puma prefirió los adultos, mientras que los lobos los juveniles.

Algunos estudios han demostrado que un nivel alto de traslape en el nicho trófico de dos o más especies de carnívoros ocurre cuando hay una alta abundancia de presas (Taber et al. 1997, Ray y Sunquist 2001). Otros factores que están interviniendo en el proceso de la coexistencia incluyen la selección de hábitat, horas de actividad, evasión espacial y evasión mutua ecológica (Pianka 1973, Brown y Davidson 1976, Abramsky 1981, Jaksic 1982, Ray y Sunquist 2001).

1.4.2 Selección de hábitat

En la naturaleza, cuando pares de especies tienen un alto grado de traslape en una dimensión de un nicho, tiene poco traslape en otros, disminuyendo así la competencia (Chesson 1985). El ambiente físico también juega un rol muy importante en la coexistencia. La estructura del hábitat, distribuye y contiene una amplia variedad de

recursos importantes, que proveen de nichos a las especies depredadoras así como a las presas (Terborgh 1971, Terborgh y Weske 1975, Seidensticker 1976, Weins 1977, Powell y Zielinski 1983, Delibes 1983, Chessen 1985, Kotler et al. 1993).

En los hábitats tropicales la coexistencia de los grandes felinos como el león y el leopardo (Schaller 1972), y el tigre y el leopardo parece estar ligada también al uso de diferentes hábitats (Seidensticker 1976, Karanth y Sunquist 1995). La presencia de un competidor superior puede influir o presionar a otras especies a usar otros hábitats o nichos disponibles donde la competencia se reduzca (Seidensticker 1976, Gomes 1994, Fedriani et al. 2001). Iriarte et al. (1990), sugieren que el jaguar como competidor dominante juega un papel importante en la selección del hábitat, patrones de actividad y hábitos alimentarios del puma, y ha influido en la evolución de la talla de los pumas. En Sudamérica y Centroamérica se han reportado diferencias en la selección del hábitat entre los jaguares y pumas. De acuerdo a estudios realizados en las selvas de Centro y Sudamérica, los jaguares prefieren las partes bajas y llanas, mientras que los pumas las partes altas y secas (Schaller y Crawshaw 1980, Rabinowitz 1986, Emmons 1987, Scognamillo et al. 2003); sin embargo, en otras localidades como en el Chaco, Paraguay (Taber et al. 1997) ambas especies comparten el mismo tipo de hábitat, lo que sugiere un mecanismo alternativo o complementario de separación ecológica.

1.4.3 Uso del espacio, evitamiento mutuo

El evitamiento mutuo de los depredadores dentro del mismo territorio ha sido reportado entre carnívoros (Seidensticker 1976, Fedriani et al. 2001, Creel y Creel 1996). En un bosque tropical de la India, los leopardos evitaban ciertas áreas de su territorio cuando había tigres en esa zona, y regresaban a usarlos cuando no había señales de la presencia del tigre (Seidensticker 1976). Hausseman et al. (2003), encontraron que los lobos compartían el territorio con los pumas, pero el lobo cazaba en las partes llanas mientras que el puma en las pendientes.

1.4.4 Uso de diferentes horarios de actividad

Para evitar la competencia, algunas especies de depredadores seleccionan distintos horarios para desarrollar sus actividades, algunos depredadores son diurnos, nocturnos o crepusculares (Jaksic y Blacker 1983, Karanth y Sunquist 2000). Los felinos en un bosque tropical de la India cazaron principalmente en la noche, mientras que los perros salvajes en el día (Karanth y Sunquist 2000).

1.4.5 Planteamiento del estudio actual

Está bien documentado que las comunidades de carnívoros coexisten mediante uno o más mecanismos de separación ecológica (Karanth y Sunquist 1995, Fedriani et al. 2001, Scognamillo et al. 2003), pero también se ha demostrado que la abundancia de presas es tal vez el factor que facilite o intensifique la competencia interespecífica (Paquet 1992, Palomares y Caro 1999, Koehler y Hornocker 1991). Es importante identificar los mecanismos ecológicos mediante los cuales las especies coexisten, ya que ayudaría a entender entre otros procesos, la distribución y abundancia de las especies así como las implicaciones para su conservación. Pocos estudios se han realizado con la finalidad de conocer los mecanismos de coexistencia y separación ecológica entre el jaguar y el puma.

En la actualidad la presión humana ha provocado que los carnívoros se estén refugiando en áreas remotas así como menos accesibles, frecuentemente en lugares donde los recursos son limitados y la competencia podría intensificarse y con ello el riesgo de que una especie sea desplazada o extirpada por otra. El estudio de los felinos es complicado debido a su comportamiento elusivo y nocturno, por lo que la radiotelemetría nos permite determinar y descubrir parte del comportamiento de estos felinos así como sus diferencias ecológicas que facilitan su coexistencia y respuesta a la estacionalidad. Para determinar cuáles mecanismos ecológicos ocurren en la coexistencia de los jaguares y pumas en la selva baja caducifolia de Jalisco se plantean dos hipótesis.

2. HIPÓTESIS

2.1 Los grandes felinos requieren de hábitat y grandes presas disponibles para poder subsistir. La coexistencia entre dos o más especies implica algún nivel de competencia e interacción, lo que supone una distribución o uso selectivo de los recursos (Linell y Strand 2000). La especie dominante tiende a desplazar a la especie más débil. Este proceso se acentúa cuando los recursos se limitan. El ámbito hogareño, que es el área donde los individuos desarrollan sus actividades diarias (Powell 2000), se ve afectado en el tamaño y la calidad por los recursos disponibles, en particular el alimento. Los jaguares y pumas, mantienen una organización social basada en el establecimiento de ámbitos hogareños, donde varias hembras se traslapan y comparten el territorio con uno o más machos (Kitchener 1991). La territorialidad entre los machos es mayor que el de las hembras, lo que se ve reflejado en la organización espacial. Además, en simpatria con otras especies, la especie dominante puede obligar a las subordinadas a ocupar áreas completamente diferentes, hábitats diferentes, uso de presas menos productivas, y/o evitamiento mutuo: diferentes horas del día o evitamiento directo. Basado en esta información se plantean las siguientes hipótesis.

2.1.2 Ho 1: Si los ámbitos hogareños del jaguar y del puma se traslapan, se espera que, por lo menos, una de las siguientes situaciones, ocurre:

1. Los jaguares y los pumas usen diferentes especies de presas.
2. Los jaguares y los pumas seleccionen diferente hábitat.
3. La actividad de los jaguares y pumas ocurra en diferentes horas del día.
4. Los jaguares y pumas se eviten mutuamente manteniendo una distancia determinada entre los individuos.

2.2 La heterogeneidad del relieve y la marcada estacionalidad favorecen la existencia de hábitats que influyen en la distribución y abundancia de las especies presas, así en consecuencia en la distribución, tamaño de ámbito hogareño, densidad y organización espacial de los felinos. Se ha observado que las especies presa como el venado colablanca (*Odocoileus virginianus*), cambian su comportamiento según cambia la disponibilidad de los recursos (Sánchez 1995, Mandujano y Gallina 1995). La temporada de secas limita la disponibilidad de agua y de alimento, por lo tanto se limita el movimiento de las presas a la fuente de recursos. Por ello en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala se espera encontrar lo siguiente:

2.2.1 Ho 2: El ámbito hogareño de los jaguares y pumas sea mayor en la estación de lluvias que la de secas en respuesta al movimiento de las presas. A causa de las características ambientales de la RBCC, en la temporada de secas, el agua esta disponible solamente en algunas pozas por lo que las especies presa se concentran cerca de las fuentes de agua y facilita la captura por parte de los depredadores. Se ha observado en otros carnívoros que su ámbito hogareño fluctúa de acuerdo a la disponibilidad de presas. Tigres (*Panthera tigris*) y leones (*Panthera leo*) durante la temporada de secas, concentran sus actividades cerca de los cuerpos de agua donde las presas son más abundantes (Schaller 1972) y el mismo patrón se observo también con leopardos (Bailey 1993). Por esto esperamos lo siguiente:

1. El ámbito hogareño de los felinos será menor en la temporada de secas.
2. En la temporada de secas el porcentaje de actividad será menor.
3. En la temporada de secas, los movimientos de los felinos será menor.
4. La disponibilidad del venado colablanca será menor durante la temporada de lluvias.

3.1 Objetivo general

El objetivo central de este estudio es determinar el mecanismo ecológico mediante el cual dos especies de carnívoros de características similares logran coexistir. Además se pretende evaluar los efectos de la estacionalidad climática en los patrones de movimiento y de actividad así como en el tamaño del ámbito hogareño en estos felinos.

3.2 Objetivos particulares

1. Determinar el tamaño del ámbito hogareño del jaguar y del puma así como el traslape de los ámbitos hogareños durante la temporada de secas y la de lluvias.
2. Determinar los patrones de movimiento del jaguar y del puma durante la temporada de secas y la de lluvias, y determinar la distancia que mantienen entre sí los individuos.
3. Determinar si el jaguar y el puma seleccionan diferentes tipos de hábitat para desarrollar sus actividades.
4. Determinar los hábitos alimentarios del jaguar y del puma, y si están determinados por la abundancia de las presas.
5. Determinar los efectos de la estacionalidad en la distribución de las presas.

4. MÉTODOS

En la selva baja caducifolia del occidente de México, el jaguar y el puma coexisten, pero poco se conoce de su historia natural e interacciones ecológicas. La Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (RBCC), en la costa de Jalisco, México, es el sitio de estudio de este trabajo. La RBCC protege uno de los últimos remanentes de selva baja caducifolia, y ejemplifica un gran fragmento de hábitat aislado, rodeado de áreas con perturbación humana donde aun existen, venado colablanca (*Odocoileus virginianus*), pecari de collar (*Pecari tajacu*), jaguar (*Panthera onca*), puma (*Puma concolor*), entre otras especies (Ceballos y Miranda 2000). Las características ambientales y de logística de la RBCC, facilitaron la realización de este trabajo sobre la coexistencia del jaguar y del puma.

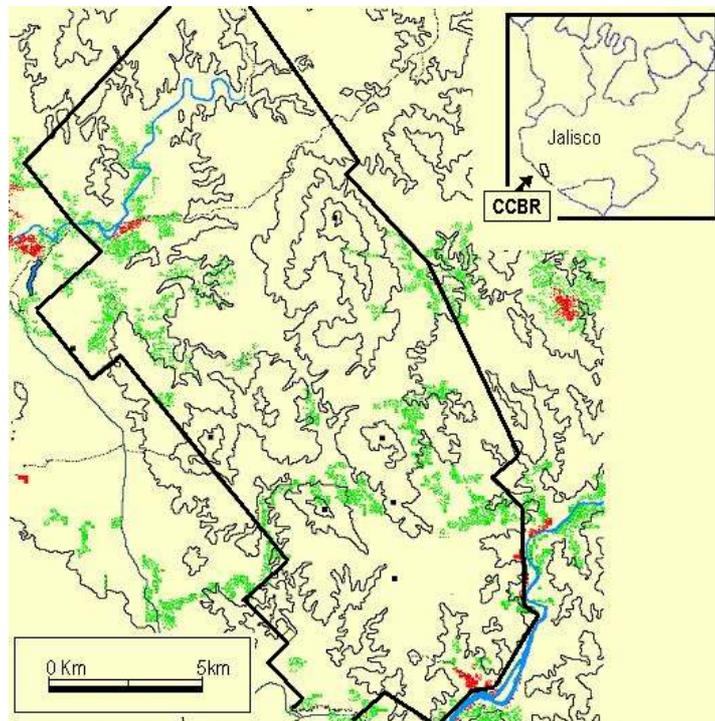
4.1 Área de estudio

4.1.1 Ubicación

El área de estudio se localiza en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala y las zonas adyacentes, en el municipio de La Huerta, en la costa del estado de Jalisco (Figura 1). La región está limitada al norte por el Río San Nicolás (19 40" N y 105 13" W) y al sur por el Río Cuixmala (19 25" N y 104 57" W). La reserva tiene una extensión aproximada de 13,000 hectáreas. La altitud varía desde el nivel del mar hasta los 500 msnm en las lomas más altas (Gómez-Pompa 1989).

El relieve presenta lomeríos de 200-400 msnm en la mayoría del área y algunas planicies aluviales en las desembocaduras de los ríos con caudales permanentes (Bullock 1986, Gómez Pompa 1989). El clima en la región es tropical, de los denominados Cálido-Húmedos, que presenta una temperatura media anual de 24.9 °C, el mes más frío es marzo (22.3 °C) y el más caliente julio (27.3 °C) (Bullock 1986). Existen dos estaciones bien definidas a lo largo del año; la estación de lluvias que abarca del mes de junio al mes de octubre y la estación de secas de noviembre a junio, presentándose una precipitación promedio anual de 700, pero con fluctuaciones de 400 a 1000 mm entre años secos y años húmedos (Bullock 1988). En general las corrientes superficiales son escasas, existiendo un considerable número de arroyos que sólo llevan agua durante la temporada de lluvias, sobre todo con la presencia de los temporales en esa época. Los ríos con mayor caudal aunque de recorrido corto son el Río Cuixmala y el Río San Nicolás, los cuales se originan en las serranías cercanas (Bullock 1986).

Figura 1. Ubicación de la Reserva de la biosfera de Chamela-Cuixmala



4.1.2 Vegetación y fauna (vertebrados)

La región se encuentra cubierta por un mosaico heterogéneo de ambientes entre los que predomina por su amplia cobertura la selva baja caducifolia. Otros tipos de vegetación más localizados son la selva mediana subcaducifolia, el manglar, la manzanillera, la vegetación riparia, el pastizal, el matorral xerófilo, la vegetación de las dunas costeras, el carrizal y la vegetación acuática (Gómez-Pompa 1989). La selva baja caducifolia se distribuye principalmente en los lomeríos y se caracteriza por presentar árboles que miden en promedio de 15 m de altura, el dosel es uniforme con algunos árboles que sobresalen y la mayoría (95 %), de las plantas pierden todas sus hojas en la época seca. La selva mediana subcaducifolia, es la vegetación más exuberante de la zona y se encuentra en las partes planas y bajas con pendientes ligeras. Se caracteriza por presentar árboles con una talla promedio de 15 a 25 m de altura y la mayoría presenta hojas todo el año (Lott 1985, Rzedowski 1994).

En la región se han registrado 70 especies de mamíferos; entre los más comunes el venado colablanca (*Odocoileus virginianus*), el ocelote (*Leopardus pardalis*), coati (*Nasua nasua*), mapache (*Procyon lotor*) y un número considerable de roedores y

murciélagos (Ceballos y Miranda 2000). Doscientos setenta especies de aves han sido registradas, de las cuales el 40% son migratorias y el resto de las especies son residentes, entre los cuales encontramos a los loros (*Amazona* spp.) y Chachalacas (*Ortalis poliocephala*), (Arizmendi et al. 1990). También se han registrado alrededor de 85 especies de reptiles y anfibios, por ejemplo la iguana negra (*Ctenosaura pectinata*), boa (*Boa constrictor*), heloderma (*Heloderma suspectum*), entre otros (García y Ceballos 1994).

4.1.3 Actividad humana

Las principales actividades humanas de la zona son la agricultura, la ganadería y la pesca. Debido a los desarrollos turísticos existentes en la costa, los pobladores de las comunidades costeras, desempeñan principalmente actividades directa o indirectamente relacionadas con estos desarrollos. La cacería del venado y del pecari es una actividad común, principalmente para consumo en aquellas comunidades más pequeñas donde los servicios básicos son limitados (Núñez 1999).

4.2 Especies de estudio

El Jaguar (*Panthera onca*)

El jaguar se distribuye desde el norte de Argentina hasta el sur de los Estados Unidos. En México, esta especie la encontramos en las planicies costeras del golfo y del pacífico, y principalmente en el sureste del país (Leopold 1977). El jaguar es el felino más grande de América y el tercero entre todas las especies de felinos (Seymour 1989). Su peso y talla varía considerablemente a través de su rango de distribución, pueden pesar desde 45 kg hasta 120 kg (Seymour 1989, Nowell y Jackson 1996). Aunque el jaguar es relacionado con los bosques tropicales húmedos y con abundante agua, también puede ser encontrado en zonas semiáridas, bosque de encino, bosque seco, manglares y pantanos (Seymour 1989, Nowell y Jackson 1996). El jaguar es un poderoso cazador que se alimenta básicamente de presas grandes y medianas, especialmente mamíferos como los venados (*Odocoileus* spp. y *Mazama* spp.), pecaríes (*Pecari tajacu*), armadillos (*Dasypus novemcinctus*), coatíes (*Nasua* spp.), hasta tortugas marinas (*Lepidochelys olivacea*) y cocodrilos (*Crocodylus* spp) (Gomes 1994). Los jaguares están activos principalmente de noche, sin embargo donde no son molestados pueden estar activos a cualquier hora del día, pero los periodos más

importante de caza son en los crepúsculos (Schaller y Crawshaw 1980, Rabinowitz y Nottingham 1986, Quigley 1987, Seymour 1989, Gomes 1994, Crawshaw 1995).

Poco se ha estudiado de la historia natural del jaguar, siendo los estudios de hábitos alimentarios lo más comunes (Sunquist 2002). Los estudios para conocer los patrones y ámbito hogareño son escasos. Se estimó para el año de 1987, que su área de distribución se había reducido al 67%, y que la mayoría de sus poblaciones presentan algún grado de fragmentación (Swank y Teer 1989, Sanderson et al. 2002). Esta reducción es debida básicamente a causas de la actividad humana.

El puma (*Puma concolor*)

El puma se le encuentra prácticamente en toda América, y en todos los habitats disponibles, excepto en ambos círculos polares y nieves perpetuas (Dixon 1982, Currier 1983). En México se le encuentra en todos los tipos de habitats a lo largo del país (Leopold 1977). Es un felino esbelto de extremidades fuertes y relativamente largas en comparación con el jaguar, puede pesar desde 25 kg hasta 90 kg o más (Dixon 1982, Currier 1983, Gomes 1994). Se alimenta principalmente de venados, pero también depreda sobre pecaríes, armadillos, coatíes, iguanas y roedores (Currier 1983, Iriarte et al. 1990, Chinchilla 1994, Aranda y Sánchez 1996, Taber et al. 1997, Núñez et al. 2000). Al igual que el jaguar son principalmente nocturnos, pero pueden estar activos a cualquier hora del día (Dixon 1982, Currier 1983, Emmons 1987, Crawshaw 1995).

Las poblaciones del puma aunque fragmentadas, están en mejor situación que las del jaguar debido a su adaptabilidad, ya que puede habitar cerca de centros humanos si no es molestado (Beier 1993). El puma coexiste en gran parte de su rango de distribución con el jaguar, presenta una talla similar al jaguar y es el segundo felino en tamaño en América (Iriarte et al. 1990). Esta especie ha sido extensamente estudiada en Norteamérica, en todos los aspectos de su biología y en todos los habitats, sin embargo prácticamente no se han realizado estudios en el Neotrópico (Dixon 1982, Iriarte et al. 1990).

Los estudios del jaguar y del puma en simpatría son recientes (Núñez et al. 2000, Scognamiglio et al. 2003). El estudio aislado de las especies ayuda a explicar una parte de su ecología, pero para poder explicar de una manera más precisa la ecología de una especie es necesario abarcar a otras especies con las que estén

estrechamente relacionados, como sus presas y sus competidores potenciales. Los estudios de especies estrechamente relacionadas muestran, que frecuentemente difieren en el uso de los recursos disponibles (Pianka et al. 1979, Jaksic y Yañez 1980, Karanth y Sunquist 1995). Por este motivo, es recomendable realizar estudios de dos o más especies estrechamente relacionadas para entender el papel de la especie en el hábitat y el efecto de la presión humana en ambas especies, ya que los cambios en el hábitat podría favorecer una especie a expensas de otra (Miller et al. 2001).

4.3 Trabajo de campo y análisis estadístico

Los datos principales del estudio fueron los que se obtuvieron en el año 2002, sin embargo, debido a que el número de individuos de jaguar y de puma monitoreados fue reducido, se adicionaron los datos de radiotelemetría de un año previo (2000) y uno posterior (2003) para generar resultados más sólidos.

4.3.1 Captura y manejo

La captura de los felinos se realizó mediante trampas tipo “lazo” activadas con un resorte (Aldrich’s snares, Oregon). Al inicio de este trabajo ya habían sido previamente capturados y equipados con radiocollares (Telonics, Arizona) dos jaguares y un puma. Los sitios de captura se ubicaron en los arroyos frecuentados por los felinos. Las características físicas y la densa vegetación en la RBCC, convierte a los arroyos en vías para desplazarse con mayor facilidad. El esfuerzo de captura se realizó del 5 de marzo al 15 de mayo del año 2000, del 10 de abril al 25 de mayo del año 2002 y del 24 de febrero al 2 de junio del año 2003. Se realizó un esfuerzo de captura total de 1120 noches trampa, 550 noches trampa en el año 2000, 340 en el año 2001 y 230 noches trampa en el año 2003. Las trampas fueron colocadas principalmente en dos localidades: a) Los arroyos centrales de los terrenos administrados por la Fundación Cuixmala A.C. y b) Los arroyos más accesibles dentro de los terrenos administrados por la EB-IBUNAM. Las trampas se ubicaron a una distancia entre 1.5 y 2 km entre si. Las trampas se revisaron diariamente por la mañana entre las 0730 y 0900 h, y los individuos capturados fueron inmovilizados con una combinación de Hidrocloruro de Ketamina con Hidrocloruro de Xilacina (Capture all/5) en una proporción de 1:2.5 en una dosis de 4:10 mg/kg (Logan et al. 1986 y Logan et al. 1996). La droga fue introducida mediante una jeringa de extensión T-Flex (Brandon, Dakota del Sur), de 1 m de longitud. Se empleo Sulfato de Atropina (Divasa, México), para normalizar la respiración y favorecer la recuperación. A los

animales capturados se les monitoreó la temperatura además de ser mojados con agua fría para mantenerlos frescos.

A los individuos capturados, se les tomaron medidas morfométricas, el peso y se les colocó un radiocollar con sensor de movimiento (Telonics Inc, Mesa, Arizona). A los individuos inmovilizados se les dejó recostados en la arena sobre una sombra hasta su recuperación. No se emplearon antagónicos. De acuerdo al desgaste de los colmillos así como las características del pelaje (Ashman et al. 1993) dos categorías de edad fueron reconocidas, adultos maduros y adultos jóvenes.

4.3.2 Ámbito Hogareño y Organización espacial

Para determinar el ámbito hogareño de los felinos, patrones de actividad y movimiento, se usó la técnica de radiotelemetría. Los datos del ámbito hogareño, patrones de actividad y movimiento se colectaron desde el 10 de febrero hasta el 1 de junio, correspondiente a la temporada de secas, y del 10 de julio hasta el 22 diciembre del año 2002 que corresponde a la temporada de lluvias. Como temporada de lluvias se refiere no al periodo con precipitaciones sino al periodo en que aun hay agua corriente en los arroyos y la vegetación aun esta verde. Los datos de los años 2000 y 2003 se obtuvieron a partir del mes de febrero al mes de diciembre de cada año.

Para determinar las ubicaciones de los felinos, fueron monitoreados mediante tres estaciones fijas de telemetría y antenas manuales. Cada estación consiste de dos antenas yagi en "H" con once elementos (Wildlife materials, Carbondale Illinois) y con un sistema peak/null (pico/nulo), así como con antenas yagi de mano con tres elementos (Wildlife materials, Carbondale Illinois). Las estaciones fijas se localizan en la punta de los cerros más altos de la reserva (400 msnm; Figura 1). Con el fin de obtener ubicaciones lo más precisas posibles se localizaron los felinos desde por lo menos dos antenas y de manera simultánea el uso de radios de mano. Los felinos que no fueron ubicados en un periodo mayor a 10 días, fueron localizados mediante antenas manuales en áreas donde las antenas fijas no reciben la señal y mediante inspecciones aéreas en una avioneta tipo Cessna modelo Hawk para 4 plazas. Para el rastreo aéreo se montó en cada ala una antena manual en forma de "H" (Telonics, Mesa Arizona.), y un divisor de señales permitió seleccionar señales independientes de cada ala, para así determinar la dirección del origen de la señal. Cuando la señal fue localizada se voló en círculos para determinar su ubicación mediante un Geoposicionador Global, Garmin e-Trex (Washington, EUA).

La ubicación de los jaguares y pumas se calculó por triangulación de los azimut (direcciones angulares), obtenidos a partir de las antenas, que fueron triangulados con el programa TRITEL (Biggins et al. 1992), el cual genera las ubicaciones en coordenadas UTM. Las antenas fijas fueron probadas para estimar el error de triangulación, y se calculó un error de 1.6 grados, lo que indica un error de 16 m a 1 km de distancia.

4.3.2.1 Ámbito hogareño y núcleo de actividad

El ámbito hogareño es el área que usa un individuo en sus actividades de búsqueda de alimento, reproducción y crianza de cachorros (Burt 1943). Dentro del ámbito hogareño hay áreas que son usadas con mayor intensidad y son denominadas núcleos de actividad (Burt 1943). El área de los ámbitos hogareños de dos o más individuos pueden sobreponerse y el área de sobreposición también se conoce como área de traslape. Para calcular el ámbito hogareño y el núcleo de actividad, se emplearon ubicaciones independientes obtenidas mediante la radiotelemetría. Se consideró que una ubicación es independiente cuando se toma con una diferencia de 12 h o más, esto debido a que en ese periodo, los felinos pueden cruzar totalmente su ámbito hogareño (Logan et al. 1996).

El tamaño del ámbito hogareño fue calculado mediante el Polígono Convexo Mínimo (MCP), al 95 % con el programa Tracker 1.1 (Camponotus A.B 1994). El núcleo de actividad fue calculado al 50 % (MCP). También se empleó el modelo del Kernel Adaptativo (Worton 1989), al 50% para ilustrar las áreas de mayor intensidad de uso del área del núcleo de actividad.

El PCM es el método más antiguo y común para estimar el ámbito hogareño. Se basa en formar el polígono más pequeño posible que incluya todos las ubicaciones externas posibles (Hayne 1949). El PCM es conceptualmente simple, puede aplicarse con un número relativamente “bajo” de ubicaciones, es fácil de ilustrar y además no existen supuestos que se deban ajustar a una distribución estadística determinada. Además, el PCM es considerado como el más comparable entre diferentes estudios y lo calculan la mayoría de los programas para análisis de ámbito hogareño. Aun así, debido a la simpleza este método presenta un inconveniente, no refleja la importancia de las áreas seleccionadas dentro del ámbito hogareño, parecería que los animales usan el área con la misma intensidad y preferencia, lo cual es difícil que ocurra en la realidad.

El modelo del Kernel Adaptativo (KA), es un método que estima el ámbito hogareño de los individuos calculando la intensidad de uso dentro del ámbito hogareño (Worton 1989, Powell 2000). Este método ofrece algunas ventajas sobre el PCM, por ejemplo: a) estadísticamente produce una mejor estimación del tamaño y forma del ámbito hogareño; y b) el resultado refleja de una manera más precisa el uso del terreno por los animales estudiados (Powell 2000). A diferencia del PCM para el cálculo del KA requiere de proporcionarle información adicional para calcular el “ancho de banda”. El ancho de banda es la varianza del error en las localizaciones de la distancia existente entre cada punto, y con base en este valor el programa define la forma y tamaño del polígono (Powell 2000). Este ancho de banda calculado para este estudio fue el mínimo permitido por el programa Tracker 1.1 (Camponotus A.B 1994). Para determinar el tamaño del área de traslape entre dos ámbitos hogareños, se empleó el programa Tracker 1.1 (Camponotus A.B 1994).

El ámbito hogareño y el núcleo de actividad se calculo para todo un periodo anual, la temporada de secas y la temporada de lluvias. El tamaño del área del ámbito hogareño, núcleos de actividad y el traslape fue comparado entre sexos y especies, así como entre la temporada de secas y de lluvias.

Para determinar si hubo diferencias estadísticas en el tamaño del ámbito hogareño y núcleo de actividad entre especies y entre temporadas del año, se emplearon Análisis de Varianza (ANOVA) de 1 y 2 vías, cuando hubo diferencias significativas se emplearon comparaciones múltiples de Tukey (Zar 1994).

Si los jaguares y pumas requieren recursos espaciales similares, esperamos que el tamaño del ámbito hogareño sea semejante entre el mismo sexo.

4.3.2.2 Segregación espacial

Para determinar si existe segregación espacial entre las especies se calculó el traslape del ámbito hogareño entre los individuos vecinos. Los resultados se presentan en área de traslape de los polígonos del ámbito hogareño de dos individuos y en el porcentaje del área del polígono del ámbito hogareño compartido de un individuo con otro. También, para calcular el índice de sobreposición del nicho espacial del puma y jaguar se empleó el índice de traslape espacial, (T) de Minta (1992). Este índice tiene un valor que va de 0 a 100, 100 es traslape total. El índice de traslape de

Minta (1992), se aplica para el traslape entre los ámbitos hogareños de dos individuos y se obtiene con la expresión:

$$T = AT * 100 / \sqrt{AHA * AHB}$$

Donde **T** = Índice de traslape espacial, **AT** = Área de traslape, **AHA** = Ámbito hogareño de individuo A, **AHB** = Ámbito hogareño de individuo B.

Para determinar si existe segregación espacial o no, se compararon los porcentajes del área traslapada y los índices de traslape entre jaguares - jaguares, pumas - pumas y jaguares - pumas. Se aplicaron análisis de comparaciones múltiples y pruebas T de student (Zar 1994).

La distribución de los núcleos de actividad y el traslape proporcionan información más fina sobre la organización y segregación de los felinos. No se cuantifico el área de traslape de los núcleos de actividad, solamente se reporto si hubo o no traslape.

Si existe segregación espacial entre los individuos esperamos que no exista traslape o sea limitado entre los ámbitos hogareños de las dos especies, por lo menos entre el mismo sexo.

El efecto de la estacionalidad en la distribución y organización de los ámbitos hogareños puede ser evaluado mediante el desplazamiento espacial de los centros aritméticos y el índice del vecino más cercano (Krebs 1989). Si la variación de las distancias entre felinos y temporadas no varia, es indicativo de que la estacionalidad no tiene un efecto en la organización espacial.

4.3.2.3 Separación ecológica por distancia (evitamiento mutuo)

La separación ecológica por evitamiento mutuo ha sido sugerida como una estrategia para facilitar la coexistencia entre dos especies. Se emplearon dos métodos distintos para determinar si existe evitamiento mutuo por distancia:

a) Por la distancia mantenida entre individuos en un mismo periodo de tiempo y calculada mediante la distancia entre dos o más ubicaciones independientes de jaguares y pumas. Para este caso, se determinó la distancia mediante el programa

Tracker 1.1 (Camponotus A.B. 1994). Si hay evitamiento mutuo se espera que la distancia promedio entre los individuos de jaguar-jaguar, puma-puma y jaguar-puma sean similares y no existan diferencias significativas. Las distancias fueron comparadas entre especies y sexos mediante análisis de varianza de una vía (Zar 1994).

b) Otra manera para determinar si los felinos mantienen evitamiento mutuo es conociendo la distancia entre los centros aritméticos (la ubicación promedio de todas las localizaciones de un individuo) de los ámbitos hogareños de los jaguares y los pumas. En este caso los datos se analizaron de dos maneras distintas, 1) comparando las distancias entre el vecino más cercano y las distancias entre todos los centros aritméticos y 2) mediante el índice de agregación (**R**) del vecino más cercano (Clarke y Evans 1954, Krebs 1989), y se calcula con la siguiente expresión:

$$R = r \text{ obs} / r \text{ esp}$$

Donde **r obs** = Promedio de las distancias del vecino más cercano, y **r esp** = La distancia esperada.

$$R \text{ esp} = 1 / (2 * \text{raíz de } p), \text{ y } p = \text{densidad poblacional}$$

El valor $R = 0$ indica que es agregada, $R = 1$ que es una distribución al azar y $R = 2.15$ cuando regular. Si la **R** resultante es mayor a 1 significa que la población tiende a la distribución uniforme, y si es menor a 0 tiende a la distribución agregada.

4.3.2.4 Patrones de actividad

Para determinar los periodos de actividad y patrones de movimiento, se realizaron ciclos de 24 horas, en 2 bloques asimétricos, uno de 1900 a 1000 h y otro al día siguiente de 1000 a 1900 h, cada dos semanas para todos los individuos marcados. El bloque de horas de monitoreo nocturno fue mayor al diurno ya que en la mayoría de los casos, es en este periodo nocturno cuando se localiza a la mayor parte de los individuos mientras que durante las horas del día es difícil encontrarlos. Por este motivo, se decidió que el horario nocturno abarcara un mayor periodo de tiempo para poder seguir a los felinos desde que aparecen las primeras señales hasta que se pierden. Los collares cuentan con un sensor de movimiento que emiten dos tipos de señales que permiten distinguir los movimientos según sea el caso: un tipo de señal

con 2 pulsos por segundo cuando está activo, y otro tipo con 1 pulso por segundo cuando está inactivo. Las ubicaciones fueron monitoreadas para todos los felinos cada 30 minutos.

Los felinos fueron registrados como activos con movimiento, cuando la frecuencia de los pulsos y el volumen fueron irregulares así como variaciones en las ubicaciones; activos sin movimiento cuando la frecuencia de los pulsos y el volumen fueron irregulares, pero sin variación en las ubicaciones; e inactivos cuando no hubo variación en los pulsos ni el volumen.

Se ha sugerido que el uso de diferentes horas del día para desarrollar las actividades básicas favorece la coexistencia de las especies. Para determinar si existieron diferencias en el uso de las horas del día por el jaguar y del puma, se comparó el porcentaje de señales obtenidas que indicaron actividad en un periodo de 24 horas en intervalos de una hora para la temporada de secas y de dos horas para la temporada de lluvias. Los datos se compararon mediante una prueba no paramétrica de U Mann-Whitney (Zar 1994). Si los jaguares y pumas están activos las mismas horas del día esperamos no encontrar diferencias en el patrón de actividad.

4.3.2.5 Patrones de Movimiento

Los patrones de movimiento nos permiten conocer la manera en que los felinos se mueven en el hábitat y el esfuerzo de búsqueda de alimento, así como el cambio a una zona de caza nueva. Se describió el patrón de movimiento de dos maneras:

a) Se midió la distancia entre dos ubicaciones independientes en dos o más días consecutivos de un individuo. Este tipo de datos nos proporcionó información sobre la distancia lineal recorrida diariamente.

b) Con base a los datos obtenidos en los ciclos diales se calculó la distancia recorrida en una noche en intervalos de 30 minutos y se midió la distancia lineal entre el punto inicial y final del recorrido. Este tipo de información nos permitió observar dos tipos de comportamiento básico, búsqueda de alimento y cambio de área.

Para determinar si hubo diferencias en los patrones de movimiento de los jaguares y pumas, se comparan las distancias lineales finales recorridas de las dos especies y sexos mediante un ANOVA de una vía (Zar 1994).

Si los jaguares y pumas, y los machos y las hembras recorren las mismas distancias esperamos que no haya diferencias significativas.

4.3.2.6 Densidad poblacional

Se estimó la densidad poblacional de jaguares y pumas dividiendo el número de individuos entre el área total (anual), calculada para la especie mediante el PCM al 95%. La densidad poblacional fue empleada para estimar la distancia esperada del índice de agregación (**R**) del vecino más cercano (Krebs 1989). Con la finalidad de identificar otros individuos dentro del área de estudio que no fueron monitoreados mediante radiotelemetría, se establecieron 4 estaciones fotográficas sumando un total de 310 noches trampa. Una de las estaciones contó con 2 cámaras una enfrente de la otra y tres con una cámara solamente. Los sistemas fotográficos (Trailtimer) fueron colocadas en la parte central de la RBCC, en los arroyos, durante la temporada de secas y a una distancia mínima de 2 km entre si. Los patrones de manchas fueron empleados para identificar a los individuos (Silver et al. 2004).

4.3.2.7 Selección de hábitat

El uso de diferentes tipos de hábitat también se ha sugerido para explicar la coexistencia de grandes carnívoros. En la RBCC existen dos tipos de hábitat bien definidos, a) la selva baja caducifolia que es la vegetación dominante y la b) vegetación de arroyo. La selva baja caducifolia cubre las laderas de los cerros, la mayor parte de las planicies y comprende más del 90% de la cobertura vegetal. La vegetación de arroyo presenta elementos arbóreos de selva mediana subperennifolia, asociada a los grandes arroyos y a las cañadas húmedas. Se diferenciaron dos tipos de arroyos, los principales que son los de mayor caudal y que presentan elementos arbóreos característicos de la selva mediana subcaducifolia y los pequeños afluentes que se originan en las laderas de los cerros y la vegetación asociada es la selva baja caducifolia.

Los arroyos principales aparte de la vegetación característica, son en promedio 4°C más frescos (Valenzuela 1999), que en las áreas de selva baja y hay mayor disponibilidad de agua en pozos durante la mayor parte de la temporada de secas. También, a diferencia de los pequeños afluentes, están abiertos y libres de vegetación todo el año, por lo que se facilita el movimiento por estos arroyos.

Para determinar si hubo preferencia de hábitat, se comparó la distancia de 100 puntos al azar al arroyo más cercano con la distancia de las ubicaciones de los jaguares y pumas al arroyo más cercano. Los puntos al azar se generaron mediante la extensión *Animal Movements*, extensión del programa *ArcView* (Hooge y Eichenlaub 1997). Las distancias se midieron con el programa *Tracker 1.1* (Camponotus A.B. 1994) y se compararon entre los puntos al azar, los jaguares y los pumas mediante un ANOVA de 1 vía. Para saber si hubo diferencias significativas entre jaguares y pumas se aplicó una prueba de T de student (Zar 1994).

Si existe preferencia por el hábitat de arroyos, se espera encontrar diferencias significativas. Esta prueba se realizó con datos obtenidos en el área central de la reserva, donde las ubicaciones presentan el menor polígono de error. Se empleó la herramienta *distancia* del mismo programa para medir las distancias.

4.3.3 Hábitos Alimentarios

Los hábitos alimentarios fueron determinados mediante colecta de excretas y el análisis macro y microscópico de las excretas.

4.3.3.1 Colecta de excretas

Se recorrieron de dos a tres veces por semana los cauces de los arroyos, veredas y las brechas de la zona en busca excretas. Se determinó la identidad de las excretas mediante las huellas asociadas. Los rastros del jaguar y del puma, tienen características distintivas que permiten distinguirlos fácilmente. Este método para identificar el origen de las excretas ha sido empleado por otros autores en estudios de la misma naturaleza (Schaller y Crawshaw 1980, Rabinowitz y Nottingham 1986, Aranda 1994, Aranda y Sánchez 1996, Taber et al. 1997). La identificación de excretas con base en rastros asociados puede ser errónea, por lo tanto para reducir la probabilidad de error de identificación, las excretas que no pudieron ser identificadas satisfactoriamente fueron reportadas como felino grande no identificado. Las excretas que se colectaron fueron rotuladas con un número de colecta, fecha, especie y ubicación, así como colector.

El análisis de las excretas se realizó en el laboratorio. Las excretas fueron lavadas y desmenuzadas con agua jabonosa. Se separaron los componentes como pelos, huesos, pezuñas, escamas, dientes y materia no alimenticia como tierra, y materia

vegetal. Los restos se identificaron tanto a nivel macroscópico y microscópico con base en una colección de cráneos y pelos de referencia. Para la identificación de escamas, huesos, pezuñas, dientes y otros componentes mayores, se usó un microscopio estereoscópico y/o a simple vista. Las presas de talla mediana y grande fueron identificadas a nivel de especie, y los roedores se reportaron a nivel de orden.

4.3.3.2 Cuantificación de los componentes de la dieta y análisis estadístico

Los datos fueron analizados de forma semejante a Ackerman et al. (1984), Taber et al. (1997) y Núñez et al. (2000). La presencia o ausencia de los distintos componentes de presas en cada excreta se usó como criterio para calcular el porcentaje y frecuencia de ocurrencia de los restos encontrados en las excretas.

El porcentaje de ocurrencia (**Po**) y la Frecuencia de ocurrencia (**Fo**) se determinó según Emmons (1987) usando la siguiente ecuación:

$$\mathbf{Po = Xi (100)/N1 \text{ y } Fo=Xi (100)/ N2}$$

Donde, **Xi** = Frecuencia absoluta del componente *i*, **N1** = Total de los componentes identificados en todas las excretas y **N2** = Total de excretas analizadas.

La frecuencia de ocurrencia fue corregida en biomasa relativa consumida (porcentaje de K consumidos), y refleja el aporte energético o biomasa real de las presas. Con la biomasa relativa consumida y el factor de corrección de Ackerman et al. (1984), se estimó el número de individuos relativo consumido. Con el factor de corrección de Ackerman et al. (1984) (Apéndice I), se determinó con mayor precisión y realismo el aporte de las presas a la dieta de los felinos. El factor de corrección de Ackerman se obtuvo con la fórmula:

$$\mathbf{Y = 1.980 + 0.035 X}$$

Donde, **Y** = Peso de alimento consumido para generar una excreta de dicho depredador y **X** = Peso promedio de la especie presa. Los datos de los pesos fueron tomados de Ceballos y Miranda (2001), Valenzuela (1999), Miranda y Ambriz, (datos no publicados) (Apéndice II).

Para determinar la separación ecológica por uso de distintas presas se calculó el grado de sobreposición del nicho alimenticio y se empleó el índice de Morisita “**CY**” modificado por Horn (Krebs 1989, Litvaitis et al. 1994). El índice de Morisita puede ser empleado con valores en porcentajes y se calculó con la siguiente fórmula:

$$CY = 2 X_i Y_i / (X_i^2 + Y_i^2)$$

Donde, **CY** = Nivel de nicho alimenticio traslapado. **Xi** y **Yi** = Son las respectivas muestras de la especie **X** y la especie **Y** que están compuestos por los taxa presa **i**.

El índice de Morisita permite interpretar el grado de sobreposición (porcentaje de sobreposición), que tiene un rango que va de **0** a **1**. Cero significa no traslape de nicho, y 1 significa traslape total. Esta es una de las medidas más simples para interpretar la sobreposición de nichos, que no es sensible a como son seleccionados los recursos por el investigador (Krebs 1989).

También se calculó el traslape de nicho con los índices de Pianka (1976) y de Hulbert (Krebs 1989). El índice de **Pianka** se basa en frecuencias y puede ser comparativo con otros estudios. El índice de Pianka tiene la siguiente expresión:

$$A = S p_i q_i / (S p_i^2 S q_i^2)^{1/2}$$

Donde, **A** = Nicho alimenticio traslapado, y **pi** y **qi** = Son las ocurrencias relativas de la categoría **i** de los hábitos alimentarios de las especies **p** y **q**.

Esta expresión tiene un rango que va de **0** (no existe traslapamiento o no usan las mismas presas) hasta **1** (Traslapamiento total o uso idéntico de las mismas presas). Un traslape de **0.6** podría considerarse moderado mientras que uno igual o superior a **0.8** es un nivel alto (Krebs 1989).

El índice de Hurlbert de traslape de nicho es el único índice que considera la variación de la disponibilidad de las presas en el medio ambiente, y tiene la siguiente expresión:

$$L = SUMA (P_{ij}P_{ik} / a_i)$$

Donde, P_{ij} y P_{ik} = La proporción del recurso i o k del total usado por las dos especies y a_i = Cantidad proporcional del recurso

Los valores resultados de este índice varían de 0 hasta n . Cero indica que no se comparten las presas, 1 indica que el traslape ocurre entre las dos especies y en proporción a su disponibilidad, y valores mayores a 1 indican que usan las mismas presas, pero en diferentes proporciones a la disponibilidad.

Se calculó la diversidad de la dieta mediante el índice de diversidad de Shannon (Zar 1994) mediante la siguiente expresión:

$$H' = (n \log n - \sum f_i \log f_i)/n$$

Donde, f_i = Frecuencia de la categoría i y n = Total de todas las ocurrencias de los componentes. Valores de H' que van de 0, se refiere a comunidades con un solo taxón con un alto valor, este valor aumenta en la medida en que es mayor la diversidad. En la naturaleza los valores de H' , suelen oscilar entre 1.5 y 3.5, rara vez excede los 4.5.

4.3.3.3. Selectividad de presas

Para determinar si las presas fueron consumidas en proporción a su abundancia, se aplicó una prueba de bondad de ajuste (χ^2) para determinar diferencias en la proporción de presas consumidas según la disponibilidad en el medio ambiente (Lynk y Karanth 1994). Con base en la densidad estimada de las 4 especies presa más importantes para el jaguar y el puma, y asumiendo que el jaguar y el puma depredan a sus presas proporcionalmente a su abundancia, se calculó el número proporcional de excretas disponibles en el medio ambiente con la especie "i" (Lynk y Karanth 1994). Para obtener el número de excretas esperadas en el medio ambiente, se empleó el índice de selectividad (Lynk y Karanth 1994, Karanth y Sunquist 1995) y se calculó con la siguiente expresión:

$$L = Y_{Pi} / \sum Y_{Pi}$$

Donde, L = número de excretas con la especie "i" disponible en el ambiente, Y_{Pi} = factor de corrección de Ackerman de la especie i depredada

Para determinar la preferencia de las presas, se calcularon los intervalos de Confianza de Bonferroni (Byers y Steinhorst 1984), para determinar si las especies depredadas fueron consumidas en menor (no preferencia), mayor (preferencia) o igual proporción a su disponibilidad. Los intervalos de “Bonferroni” se calculan con las siguientes fórmulas:

Intervalo inferior: $p_{obs_i} - Z_{(\alpha/2k)} (\text{raiz cuadrado } (p_{obs_i} (1 - p_{obs_i}) / n))$

Intervalo superior: $p_{obs_i} + Z_{(\alpha/2k)} (\text{raiz cuadrado } (p_{obs_i} (1 - p_{obs_i}) / n))$

Calculo de $Z_{(\alpha/2k)}$:

$\alpha = 0.005$

$k = \text{grados de libertad}$

4.3.4 Abundancia y densidad poblacional de especies presa.

Debido a que frecuentemente es difícil obtener la abundancia de una población en un lugar y tiempo determinado, las comparaciones entre la abundancia relativa de las poblaciones en tiempo y localidades diferentes son útiles y necesarias (Caughley 1977, Karanth y Nichols 2000). La estimación de la abundancia relativa o índices de abundancia relativa estiman cuantos animales hay por unidad de esfuerzo y generalmente es un reflejo de la densidad poblacional. Los índices son fáciles de calcular, pero sólo deben ser empleados para comparaciones dentro de un mismo estudio (Galindo y Weber 1998).

Para determinar el efecto de la estacionalidad y del tipo de hábitat en la disponibilidad de presas de los jaguares y pumas, se estimó la abundancia relativa como tasa de encuentro mediante conteos directos en transectos en línea (Buckland et al. 1993), la tasa de encuentro se expresa como número de individuos detectados por unidad de área recorrida (Karanth y Nichols 2000). Los muestreos se realizaron durante la temporada de lluvias y la temporada de secas del año 2002.

El muestreo para estimar la abundancia relativa fue estratificado. Se consideraron 2 tipos diferentes de vegetación o de hábitat: a) la selva baja caducifolia; y b) la vegetación de arroyo. Con esto obtenemos una estimación combinada mucho más precisa que si toda el área se considerara como homogénea (Caughley y Sinclair 1994). Se establecieron seis transectos en total, tres a lo largo de las veredas existentes en los lomeríos y cubiertas con selva baja caducifolia y tres a lo largo de los

arroyos más grandes y anchos (5-10 m de ancho), donde la vegetación de arroyo está presente (Apéndice III). Se recorrió cada transecto una vez por semana como mínimo entre las 0700 -1200 y 1600-2000 h a una velocidad promedio de 2 km por hora. Los transectos mantuvieron una distancia mínima de 2 km entre ellos para ser independientes y evitar que los individuos de un transecto puedan ser contados en otro. Los recorridos se hicieron a pie por una o dos personas. Los transectos tienen una longitud promedio de 2.4 km. Un total de 271 km de transectos fueron recorridos. El 77% de los recorridos fueron entre 0700 -1200 h y el 33% restante fue a las 1600-2000 h. Para determinar si hubo diferencias en la disponibilidad de venados y pecaríes, se comparó la tasa de encuentro por semana para cada estrato y entre la temporada de lluvias y la temporada de secas. Se empleó una U-de Mann Whitney (Zar 1994).

4.3.4.1 Densidad poblacional

Para estimar la densidad de presas se empleó el método sugerido por Mandujano (1992), el cual consiste en el conteo de individuos en transectos y midiendo la distancia perpendicular del animal al transecto (Burham et al. 1980). Debido a lo accidentado del terreno y a la densa cobertura vegetal de algunas áreas, la posibilidad de tomar la distancia perpendicular con precisión es difícil, por lo que las medidas fueron agrupadas en rangos 0-10, 11-20, 21-30, 31-40 m como sugirió Mandujano (1992). Marcas en determinados árboles cuya distancia perpendicular al transecto fue previamente medida en intervalos de 10 m sirvieron de guía para estimar la distancia de los venados y pecaríes. Si un individuo se localizó entre una marca de 0 y 10 se le dio la distancia del valor más alto, 10 m. Se seleccionó el valor más alto ya que por la falta de precisión de las distancias es preferible subestimar el número de individuos por km² que sobreestimarlos (subestimación constante y estandarizada).

1. El supuesto primordial de que individuos en el m 0 son siempre visibles y detectados se cumplió en ambos estratos.
2. El segundo supuesto, es que los animales estén fijos a la hora de ser observados.
3. El tercer supuesto, ningún animal es contado dos veces
4. Las distancias se deben medir con precisión.
5. Las observaciones son eventos independientes.

Los animales detectados fueron contados individualmente. Si se encontró un grupo de animales, se les cuantificó de manera individual y se les asignó una misma distancia. El supuesto número cuatro, fue cumplido parcialmente debido a la dificultad del terreno y para compensar, las distancias fueron agrupadas en rangos de 10 en 10.

Desde el punto de vista de la detectabilidad de los venados y pecaríes, se considero que el grado de detectabilidad (d) es igual en ambos estratos debido a que en los transectos, la vegetación de arroyo se reduce a una hilera de árboles y la selva baja caducifolia se encuentra a algunos metros.

4.3.4.2 Disponibilidad de presas en la RBCC y biomasa disponible

Para calcular el número de individuos de las especies presa dentro de la RBCC se usaron los valores calculados para venado y pecarí en la temporada de secas para la selva baja caducifolia ya que cubre más del 90% de la RBCC y durante la temporada de lluvias pocos animales fueron avistados. Los datos de la densidad poblacional del coatí (*Nasua narica*), fue obtenida de Valenzuela (1999) y del armadillo (*Dasyus novemcinctus*) de Glanz (1990). Para estimar la biomasa disponible se calculó de la siguiente manera:

$$D = \text{No. de animales por km}^2 * \text{peso promedio del animal}$$

La biomasa de presas que puede contener un hábitat determinado, puede ser útil como índice para conocer la capacidad de carga de ese hábitat determinado (Karanth y Sunquist 1992), y proporciona información sobre el aporte de biomasa relativa por las especies de una comunidad (Johnsingh 1983). Pesos ver Apéndice II.

5. RESULTADOS

5.1 Captura y manejo

Se monitorearon nueve felinos, de los cuales seis fueron capturados en el periodo comprendido entre el año 2000 y 2003 y tres fueron capturados en el año 1999 por lo que ya contaban con radicollar. Seis individuos son de la especie jaguar y tres son puma (Tabla 1). Todos los ejemplares son adultos y fueron capturados dentro de los límites de la RBCC. No se observaron lesiones ni heridas a causa del trampeo.

Tabla 1. Jaguares y pumas capturados y monitoreados en los años 2000, 2002 y 2003.

Fecha	Especie	Sexo	Edad Relativa	Collar	Peso (kg)
Dic - 99	Puma	Macho	Adulto maduro	350	52
Mar - 99	Puma	Macho	Adulto maduro	319	48
Feb - 00	Puma	macho	Adulto maduro	890	45
Mar - 99	Jaguar	Hembra	Adulto joven	50	30
Feb - 00	Jaguar	Hembra	Adulto maduro	610	45
Mar - 02	Jaguar	Hembra	Adulto joven	355	30
May - 03	Jaguar	Hembra	Adulto joven	300	37
Mar - 02	Jaguar	Macho	Adulto maduro	590	58
Mar - 03	Jaguar	Macho	Adulto maduro	30	61

5.2 Ámbito hogareño y organización espacial

Durante el año 2000 se monitoreó a tres pumas macho y dos jaguares hembra, en el año 2002 dos pumas macho, un jaguar macho y dos jaguares hembra y durante el año 2003 dos jaguares macho, dos jaguares hembra y un puma macho (Tabla 2). No se obtuvieron datos de hembras de puma.

Se obtuvieron 764 ubicaciones útiles para estimar el ámbito hogareño de 6 individuos de jaguar y 3 de puma durante los años 2000, 2002 y 2003 (Tabla 3). En el año 2001 no se tomaron datos. Los pumas macho fueron los individuos que mayor numero de ubicaciones generaron, $n = 322$, los jaguares hembra (JH) $n = 299$ y los

jaguar macho (JM) los que menor número, $n = 143$ ubicaciones. En este periodo de estudio no se obtuvieron datos de puma hembra, ya que capturo ninguna y no hubo hembras con radiocollar funcionando.

De acuerdo al error calculado para las antenas fijas se estimó que las ubicaciones presentaron un error de $0.27 \pm 0.24 \text{ km}^2$ (DE), o dentro de un romboide de aproximadamente $520 \times 520 \text{ m}$. Se descartaron aquellas lecturas que por cuestiones de terreno o precisión pudieran ser rebotes o erróneas. De acuerdo al programa *Tritel* (Biggins et al. 1992), las ubicaciones cuyo error resultante de 99,999 m o mayor, deberían ser eliminados del análisis; sin embargo, algunas ubicaciones fueron incluidas, particularmente las colectadas durante la temporada de lluvias y con antenas manuales.

Debido a que el error de las antenas fue calculado comparando las lecturas obtenidas por las antenas con las de un teodolito y colocando un transmisor en lo alto de un cerro, se realizó una breve prueba de precisión de las antenas fijas mediante la ubicación de 6 collares de radiotelemedría. Los collares fueron colocados en sitios donde el transito de felinos fue frecuente y a una distancia de entre 2 y 5 km de las antenas fijas. Las ubicaciones de los collares fueron referenciadas con un GPS y comparada con la ubicación obtenida de las antenas. Los resultados indican que la señal proveniente de las cañadas puede sobre estimar la ubicación de un animal que esta a 5 km de la antena en más de 500 m, no obstante las ubicaciones pueden ser empleadas para estimar el ámbito hogareño de los felinos.

Tabla 2. Periodo de monitoreo de los individuos de jaguar y de puma.

Individuo	2000		2002		2003		2005
	secas	lluvias	secas	lluvias	secas	lluvias	Estatus
JH - 050	x	x					Viva
PM - 319	x	x	x	x			Muerto
PM - 350	x	x	x	x	x	x	Muerto
PM - 890	x	x					Muerto
JH - 610	x	x	x	x			Viva
JH - 355			x	x	x	x	Viva
JM - 590			x	x	x	x	Muerto
JM - 030					x	x	Vivo
JH - 300					x	x	Viva

Tabla 3. Numero de ubicaciones independientes por individuo anualmente.

Individuo	2000	2002	2003
PM-350	61	59	48
PM-319	53	52	-
PM-890	49	-	-
JH-050	45	-	-
JH-610	51	54	-
JH-355	-	49	54
JH-300	-	-	46
JM-590	-	55	51
JM-030	-	-	37

5.2.1 Ámbito hogareño

En un periodo de tres años, se calculó el ámbito hogareño de dos jaguares macho, cuatro jaguares hembra y tres pumas macho. Anualmente se monitorearon cinco felinos de manera simultánea, sin embargo no fueron los mismos individuos durante los tres años de estudio. El puma macho identificado con el collar # 350 fue el único monitoreado durante los tres años, y cuatro individuos, tres jaguares (# 590, 355 y 619) y un puma (# 319), fueron monitoreados durante dos años. Un jaguar macho (# 030), dos jaguares hembra (# 300 y 050) y un puma macho (# 890) fueron monitoreados por un periodo de un año (Tabla 2).

Considerando los tres años analizados, los jaguares macho mantuvieron un ámbito hogareño promedio de $100.3 \pm 15.0 \text{ km}^2$ (DE), los pumas macho de $83 \pm 10.3 \text{ km}^2$ (DE), y las hembras de jaguar de $42.5 \pm 16 \text{ km}^2$ (DE). En el tamaño del ámbito hogareño anual de los jaguares y pumas hubo diferencias significativas ($F = 22.1$, g.l. = 2, $P < 0.001$). Entre los machos de jaguar y de puma no hubo diferencias significativas ($Q = 2.4$, $P = 0.243$). El ámbito hogareño de los machos de jaguar fue significativamente mayor (68 %) al de las hembras de jaguar ($Q = 8.394$, $P < 0.001$), también el de los pumas macho fue mayor (49%) al de las hembras de jaguar ($Q = 7.32$, $P < 0.001$). El puma macho # 350 fue el que mayor ámbito hogareño anual tuvo.

5.2.2 Variación temporal del ámbito hogareño

El ámbito hogareño del jaguar y del puma presento dos fases bien diferenciadas. Una en la temporada de secas y una en la temporada de lluvias. El ámbito hogareño promedio de las hembras de jaguar en la temporada de secas fue de $23.8 \pm 7.3 \text{ km}^2$ (DE), durante la temporada de secas y de $38 \pm 14.9 \text{ km}^2$ (DE), durante la temporada de lluvias. El ámbito hogareño de los jaguares macho fue de $55.8 \pm 3.6 \text{ km}^2$ (DE) en la temporada seca y $92.7 \pm 18.8 \text{ km}^2$ (DE) en la temporada de lluvias. Para los pumas macho se calculó un ámbito hogareño de $41.8 \pm 11.8 \text{ km}^2$ (DE) en secas y $75.9 \pm 10.5 \text{ km}^2$ (DE) en lluvias (Tabla 4, Figuras 2 – 14).

Tabla 4. Ámbito hogareño (km^2) de los individuos de jaguar y de puma por temporadas de secas y lluvias, en el año 2000, 2002 y 2003. (TS, Temporada de secas, TLI, Temporada de lluvias y A, Anual)

2000			2002				2003				
Ind.	TS	TLI	A	Ind.	TS	TLI	A	Ind.	TS	TLI	A
PM-350	45.5	79.5	85.3	PM-350	49.5	89.2	97.3	PM-350	60	71.9	81.8
PM-319	29.2	58.9	67.1	PM-319	35.1	72.8	79.7	JM-030	53.3	71.8	83
JH-610	19.6	24.8	28	JH-610	16.8	55.8	57	JH-300	17.9	33.5	34.1
PM-890	31.8	83.4	91	JM-590	58.4	108.5	108	JM-590	65.24	97.8	110
JH-050	34.9	57.4	66	JH-355	23.2	24	26.8	JH-355	30.47	32.7	43.1

El tamaño del ámbito hogareño de los jaguares hembra y macho, y pumas macho varió entre temporadas, fue mayor en la temporada de lluvias que en la temporada de secas, se encontraron diferencias significativas ($F_{(1, 24)} = 35.2, P < 0.001$). El tamaño del ámbito hogareño entre los jaguares macho y hembra y los pumas macho variaron en ambas temporadas, hubo diferencias significativas ($F_{(2, 24)} = 32.4, P < 0.001$). No se encontró efecto de la temporada en la variación en el tamaño del ámbito hogareño entre jaguares hembra, machos de jaguar y de puma y la temporada del año, no hubo diferencias significativas ($F_{(2, 24)} = 2.4, P = 0.107$). El jaguar macho # 590 fue el felino que el mayor ámbito hogareño mantuvo anualmente (154.8 km^2) y la jaguar # 355, la que menor territorio uso (26 km^2).

Durante la temporada de secas, el ámbito hogareño promedio de los machos de jaguar y de puma fue mayor al de las hembras, hubo diferencias significativas ($Q = 7.5, P < 0.001$ y $Q = 4.7, P = 0.01$), entre los machos de jaguar y de puma no hubo

diferencias significativas ($Q = 3.6$, $P = 0.057$) (Figuras 2, 3 y 4; Tabla 4). No hubo datos de pumas hembras que permitieran comparar a esta especie entre sexos en la temporada de secas.

Durante la temporada de lluvias se observó el mismo resultado, los machos de jaguar y de puma tuvieron un mayor ámbito hogareño que las hembras de jaguar ($Q = 7.75$, $P < 0.001$ y $Q = 6.58$, $P = 0.002$). Los machos de ambas especies tuvieron un ámbito hogareño de tamaño similar, no hubo diferencias significativas ($Q = 2.37$, $P = 0.252$). El año 2002 fue el año en que los felinos incrementaron en mayor proporción sus ámbitos hogareños, y el 2003 fue en el que menor cambio se observó entre temporada de lluvias y secas.

Los felinos mantuvieron su ámbito hogareño estable en la temporada de secas, sin embargo en la temporada de lluvias los pumas macho # 319 y 350, y la jaguar hembra # 050 se movieron temporalmente a otras áreas fuera de los límites de la RBCC.

En la temporada de lluvias, los pumas macho tuvieron un área mayor que en la temporada de secas, hubo diferencias significativas ($t = -5.244$, g.l. = 10 $P < 0.001$). Los machos de jaguar también usaron mayor área en la temporada de lluvias ($t = 2.949$, g.l. = 4, $P = 0.042$). Las hembras de jaguar incrementaron el tamaño de ámbito hogareño en la temporada de lluvias, pero no fue significativo ($t = -2.096$, g.l. = 10, $P = 0.063$).

Los pumas macho incrementaron su ámbito hogareño en un $44 \pm 15\%$ (DE), las hembras de jaguar $31 \pm 25\%$ (DE), y los jaguares macho $34.9 \pm 5.9\%$ (DE). No hubo diferencias significativas en el porcentaje de incremento del tamaño del ámbito hogareño entre temporada de secas y lluvias ($F = 0.82$. g.l. = 2, $P = 0.460$).

Tabla 5. Diferencia en el tamaño del ámbito hogareño en la temporada de secas y lluvias, representado en porcentaje y área.

2000			2002			2003		
Individuo	% inc.	km ²	Individuo	% inc.	km ²	Individuo	% inc.	km ²
PM - 350	43	34	PM - 350	45	40	PM - 350	16.5	12
PM - 319	50	30	PM - 319	52	38	JM - 030	25.7	18.5
JH - 610	21	5	JH - 610	70	39	JH - 300	47	16
PM - 890	62	52	JM - 590	46	50	JM - 590	33	32.6
JH - 050	39	23	JH - 355	3	1	JH - 355	7	2.2

A nivel individual, el puma macho # 490 fue el individuo que mayor cambio sufrió en su ámbito hogareño (62%) en el año 2000. El jaguar macho # 590 incrementó su ámbito hogareño en un 46% en el año 2002. La hembra # 610 fue la que mayor cambio presentó (70%), (Año 2002), mientras que la jaguar # 355 solamente incrementó un 3 y 7% en dos años consecutivos (2002-03). Todos los felinos aumentaron el tamaño del ámbito hogareño entre temporadas (Tabla 5, Figuras 2 – 14).

5.2.3 Tamaño del núcleo de actividad

El núcleo de actividad fue calculado con el PCM al 50% y de manera ilustrativa también se calculó mediante el Kernel Adaptativo (KA) (Worton1989), al 50%. El KA calcula el uso del hábitat con una base a la probabilidad calculada de la distribución de los puntos, la forma y tamaño del polígono del KA esta influenciado por la densidad de puntos.

El tamaño del núcleo de actividad promedio del los pumas macho en secas fue de $x = 13.4 \pm 5.9 \text{ km}^2$ (DE) y $21.4 \pm 7.7 \text{ km}^2$ (DE) en lluvias. Las hembras de jaguar tuvieron un núcleo de actividad de $6.6 \pm 3.1 \text{ km}^2$ (DE) en secas y $8 \pm 4.1 \text{ km}^2$ (DE) en lluvias. Los machos de jaguar tuvieron un tamaño promedio de núcleo de actividad de $16.2 \pm 5.6 \text{ km}^2$ (DE) en secas y $20.9 \pm 3.5 \text{ km}^2$ (DE) en la temporada de lluvias (Tabla 6, Figuras 2 – 14).

El tamaño del núcleo de actividad de los jaguares y pumas vario entre la temporada de secas y la de lluvias, hubo cambios significativos ($F_{(1, 24)} = 5.2, P = 0.031$). En la temporada de secas y en la de lluvias, hubo diferencias significativas en

el tamaño del núcleo de actividad entre los individuos de jaguar y puma ($F_{(2, 24)} = 13.9$, $P < 0.001$). Las diferencias en el tamaño del núcleo de actividad entre los jaguares y pumas no está relacionado a la temporalidad climática ($F_{(2, 24)} = 1.10$, $P = 0.34$).

En la temporada de secas se encontraron diferencias significativas en el tamaño del núcleo de actividad de los jaguares y pumas ($F = 4.87$, g.l. = 2, $P = 0.028$). Las diferencias significativas fueron entre los machos y las hembras de jaguar ($Q = 3.943$, $P = 0.041$). No hubo diferencias entre machos de ambas especies ($Q = 1.14$, $P = 0.704$) ni entre hembras de jaguar y pumas macho ($Q = 3.42$, $P = 0.077$).

En la temporada de lluvias se encontraron diferencias significativas en el tamaño del núcleo de actividad de los jaguares y pumas ($F = 9.458$, g.l. = 2, $P = 0.003$). Entre los jaguares hembras y los pumas macho hubo diferencias significativas ($Q = 5.679$, $P = 0.005$) y entre jaguares macho y hembras ($Q = 4.475$, $P = 0.021$). Entre los machos de ambas especies no hubo diferencias ($Q = 0.16$, $P = 0.993$).

El núcleo de actividad de los pumas macho correspondió al 31.3 ± 7.5 % (DE) de su ámbito hogareño en secas, y 29.6 ± 13.7 % (DE) en lluvias. En el caso de los jaguares hembra, el núcleo de actividad abarcó 27.1 ± 7.7 % (DE) en secas, y 21.6 ± 7.3 % (DE) en la temporada de lluvias. En el caso de los jaguares macho, el área del núcleo fue el 27.3 ± 6.6 % (DE) del ámbito hogareño en secas, y en lluvias fue el 22.5 ± 1.3 % (DE).

El porcentaje del ámbito hogareño usado como núcleo de actividad fue similar entre especies y en ambas temporadas ($F = 1.5$, $P = 0.232$ y $F = 1.3$, $P = 0.270$).

Tabla 6. Tamaño del área de núcleo de los individuos en temporadas de lluvias y secas. Los resultados se presentan en porcentajes que ocupan dentro del ámbito hogareño (Ah) y en km².

		2000		2002		2003			
Individuo		Secas	Lluvias	Individuo	Secas	Lluvias	Individuo	Secas	Lluvias
PM - 350	Área	15.6	25.4	PM - 350	17.7	16.2	PM - 350	21.6	24.2
	% Ah	34	32		36	18		36	34
PM - 319	Área	7.3	29	PM - 319	6.6	25.37	JM - 030	12.79	16.9
	% Ah	25	49		19	35		24	23
JH - 610	Área	4.09	3.3	JH - 610	3.4	7.02	JH - 300	5.6	7.06
	% Ah	21	13		20	13		31	21
PM - 890	Área	12	8.6	JM - 590	13.25	23.09	JM - 590	22.8	23
	% Ah	38	10		23	21		35	23.5
JH - 050	Área	11.9	15.8	JH - 355	8.51	7.2	JH - 355	6.1	8.2
	% Ah	34	28		37	30		20	25

5.2.4 Traslape espacial

Durante los tres años de estudio, el ámbito hogareño de todos los felinos se traslaparon entre sexos y entre especies. Las hembras de jaguar traslaparon su ámbito hogareño con 2.6 ± 0.8 (DE) felinos diferentes en la temporada de secas y con 3.8 ± 0.4 (DE) felinos en la temporada de lluvias. Los machos traslaparon su ámbito hogareño con 3.6 ± 0.7 (DE) felinos diferentes en la temporada de secas y 3.9 ± 0.3 (DE) en la temporada de lluvias. El área promedio del traslape entre dos individuos en la temporada de secas fue 13.0 ± 10.6 km² (DE) y en lluvias 21.1 ± 17.4 km² (DE) y no hubo diferencias significativas en el tamaño del área de traslape entra las dos temporadas ($T = 374.0$, $P = 0.157$). El porcentaje del ámbito hogareño compartido de un individuo con otro fue de 32.6 ± 24.4 % (DE) en secas y 33.0 ± 24.6 % (DE) en lluvias, no hubo diferencias significativas ($T = 1589$, $P = 0.919$)

En la temporada de secas, el tamaño del área de traslape entre los jaguares fue de 12.1 ± 12.6 (DE) km², entre pumas fue de 10.2 ± 11.1 (DE) km², y entre jaguares y pumas de 15.1 ± 9.9 (DE) km². No hubo diferencias significativas ($F = 0.283$, g.l. = 2, $P = 0.758$). En la temporada de lluvias, el área de traslape fue de 13.7 ± 15.3 (DE) km² entre jaguares, 23.9 ± 20.1 (DE) km² entre pumas y de 22.9 ± 18.4 (DE) km² entre jaguares y pumas. No hubo diferencias significativas ($F = 0.924$, g.l. = 2, $P = 0.410$).

El porcentaje del ámbito hogareño de un individuo con otro en la temporada de secas fue de 33.2 ± 33.9 % (DE) entre jaguares, 26.6 ± 27.7 % (DE) entre pumas, y 36.5 ± 19.3 % (DE) entre jaguares y pumas. No hubo diferencias significativas ($F = 0.675$, g.l. = 2, $P = 0.516$). En la temporada de lluvias, el porcentaje del ámbito hogareño compartido en la temporada de lluvias fue de 31.1 ± 20 % (DE) entre jaguares, 32.4 ± 25.9 % (DE) entre pumas y 35.3 ± 27.7 (DE) entre jaguares y pumas. No hubo diferencias significativas ($F = 0.129$, g.l. = 2, $P = 0.879$) (Arco seno).

En la temporada de secas, el área de traslape del ámbito hogareño entre dos pumas macho fue de 12.9 ± 12.4 km² (DE), y en lluvias 23.9 ± 18.5 km² (DE) (Tabla 7).

No hubo diferencias significativas entre secas y lluvias ($t = -1.507$, g.l. = 16, $P = 0.151$).

Considerando todos los individuos, el área promedio de mayor traslape en la temporada de secas ocurrió entre jaguares y pumas $15.1 \pm 10 \text{ km}^2$ (DE) y en la temporada de lluvias entre los pumas $25 \pm 20.4 \text{ km}^2$ (DE) en lluvias.

Tabla 7. Área de traslape entre ámbitos hogareños de jaguares, pumas y entre hembras y machos.

	Secas	Lluvias	Incremento	
	Media (\pm DE)	Media (\pm DE)	Área	%
JHJH	5.1 ± 6.4	5.4 ± 2.6	0.3	5.3
PMPM	7.7 ± 10.8	23.9 ± 20.1	16.2	67.6
JMJM	8.3	32	23.7	74.1
PMJM	16.2 ± 13.2	33.9 ± 18.9	17.8	52.3
PMJH	11.2 ± 6.3	20.2 ± 17.6	8.9	44.3
JMJH	16.1 ± 13.9	25.5 ± 19.4	9.4	36.9

Con base al sexo, los pumas macho fueron los que tuvieron mayor traslape entre sus ámbitos hogareños en ambas temporadas, secas $16 \pm 13 \text{ km}^2$ (DE) y lluvias $33.9 \pm 18.9 \text{ km}^2$ (DE).

Las hembras de jaguar fueron las que menor traslape presentaron, en secas fue de $5.1 \pm 6.4 \text{ km}^2$ (DE) y en lluvias $5.4 \pm 2.6 \text{ km}^2$ (DE). El traslape entre los jaguares machos fue el que mayor incremento sufrió durante las lluvias (34%).

A nivel individual, en la temporada de secas el mayor traslape ocurrió entre la jaguar # 050 y el puma macho # 890 con 19.6 km^2 , lo que representa el 41.7% y 54.4% de su territorio respectivamente. En la temporada de lluvias, el traslape entre dos pumas macho (# 319 y 890) fue el mayor, y representó el 92% para el # 890 y el total al otro (Tabla 8).

Tabla 8. Área de traslape promedio entre jaguares, entre pumas, y entre jaguares y pumas en la temporada de secas y lluvias.

Área de traslape y porcentaje compartido promedio				
	Secas		Lluvias	
	Área de traslape en km² (± DE)	% del Ámbito hogareño (± DE)	Área de traslape en km² (± DE)	% del Ámbito hogareño (± DE)
JJ	12.2 ± 12.6	33.2 ± 33.9	13.7 ± 15	31.1 ± 20
PP	10.2 ± 11.1	26.6 ± 27.7	23.9 ± 20.4	32.4 ± 25.9
JP	15.1 ± 10	36.5 ± 19.3	22.9 ± 18.4	35.3 ± 12.9

En el traslape entre jaguares-jaguares, puma-puma y jaguar-puma en la temporada de secas y la de lluvias, no se encontraron diferencias significativas ($H = 1.333$, g.l. = 2, $P = 0.513$). El traslape es similar en todas las variantes. El puma macho # 350 fue el único individuo que su ámbito hogareño se sobrepone con todos los felinos en los tres años analizados (Figuras 2 – 14). Al comparar el traslape de los núcleos de actividad, se observó que el traslape se reduce considerablemente y en algunos casos no ocurre.

Considerando a todos los individuos monitoreados, el índice de traslape de Minta (T) (1992) en la temporada de secas fue de 29 ± 20.7 (DE) y de 30.9 ± 22 (DE) para la temporada de lluvias. No se encontraron diferencias significativas entre temporadas del año ($t = -0.295$, g.l. = 46, $P = 0.76$). El mayor índice de traslape en la temporada de secas ocurrió entre jaguares y pumas y fue de 36.2 ± 20.5 (DE), y el menor entre pumas macho con 14.2 ± 19 (DE). Las hembras de jaguar tuvieron un índice de traslape de 30.4 ± 25.4 . No hubo diferencias significativas entre los tres grupos ($F = 1.127$, g.l. = 2, $P = 0.347$).

En la temporada de lluvias, el mayor índice de traslape ocurrió entre pumas, 35 ± 26.9 (DE) y el menor entre jaguares y pumas, 29.6 ± 22.9 . (DE). Entre jaguares fue de 26.9 ± 16.6 (DE). No se encontraron diferencias significativas entre los grupos ($F = 0.094$, g.l. = 2, $P = 0.911$).

5.2.5 Organización espacial (Separación por distancia)

La distribución de los centros aritméticos fue analizada mediante el índice del vecino más cercano (Krebs 1989). Debido al reducido número de individuos monitoreados se evaluó la distribución de los centros aritméticos de todos los felinos en su conjunto y por años. Durante los tres años, durante la temporada de secas, todos los felinos mantuvieron una distancia promedio entre los centros de sus ámbitos hogareños de 5224 ± 2406 m (DE) y en la temporada de lluvias fue de 5344 ± 2570 m (DE). No hubo diferencias significativas ($t = -0.325$, g.l. = 57, $P = 0.747$). La distancia promedio al vecino más cercano en secas fue de 3612 ± 1634 m (DE) y en lluvias de 2712 ± 1872 m (DE) (Tabla 9), no hubo diferencias significativas ($t = -1.171$ g.l. = 28, $P = 0.252$).

De acuerdo al Índice de agregación mediante la distancia del vecino más cercano, durante las temporadas de secas del año 2000, los felinos tendieron a la distribución agregada ($r = 0.59$), y en el año 2002 y 2003 mantuvo una tendencia a la distribución uniforme ($r = 1.3$ y $r = 1.5$). En la temporada de lluvias de los tres años, los distribución de los felinos presenta una ligera agregación ($r = 0.29$, 0.68 y 0.78 respectivamente). Tampoco se encontraron diferencias significativas de las distancias de los vecinos más cercanos entre la temporada de secas y la temporada de lluvias ($t = -1.401$, g.l. = 28, $P = 0.172$).

Tabla 9. Distancias promedio del vecino más cercano y entre todos los individuos de los centros aritméticos del ámbito hogareño de los jaguares y pumas

TEMPORADAS DE SECAS	J-J	P-P	J-P	Todos
Distancia al vecino más cercano (\pm DE)	4461 \pm 1120	3665 \pm 1740	---	3612 \pm 1634
Distancia entre todos los individuos (\pm DE)	5431 \pm 1780	5684 \pm 3098	5540 \pm 2715	5224 \pm 2406

TEMPORADAS DE LLUVIAS	J-J	P-P	J-P	
Distancia al vecino más cercano (\pm DE)	5186 \pm 614	5073 \pm 2171	---	2712 \pm 1872
Distancia entre todos los individuos (\pm DE)	6047 \pm 2077	5578 \pm 1710	4398 \pm 2776	5344 \pm 2570

5.2.6 Fidelidad del ámbito hogareño

La fidelidad es el nivel de uso de una misma área de un intervalo de tiempo a otro. Durante la temporada de lluvias, el centro aritmético de las ubicaciones (coordenadas UTM), del ámbito hogareño varió con respecto a la temporada de secas. En promedio, los centros aritméticos se movieron 2103 ± 1024 m entre la temporada de secas y la de lluvias. No hubo diferencias significativas entre los tres años ($H = 1.007$, g.l. = 2, $P = 0.604$). Los pumas macho movieron su centro aritmético 2762 ± 1152 m (DE), los machos de jaguar 2154 ± 798 m (DE) y las hembras de jaguar 1418 ± 521 m (DE). No hubo diferencias significativas ($H = 5.59$, g.l. = 2, $P = 0.061$).

El individuo que desplazó su centro aritmético fue el puma macho # 350 el cual movió su centro 4230 m entre la temporada de secas y lluvias del 2002. La hembra de jaguar # 610 fue la que presentó mayor fidelidad a su territorio, desplazó el centro aritmético 758 m de la temporada de secas a la de lluvia del año 2000 (Tabla 10).

Tabla 10. Distancia entre el centro aritmético en la temporada de lluvias, respecto a la temporada de secas en el mismo año para los individuos de jaguar y de puma.

Individuo	2000	2002	2003
PM - 350	1880	4230	1944
PM - 319	3808	3100	-
PM - 890	1456	-	-
JH - 050	2050	-	-
JH - 610	758	1425	-
JH - 355	-	1940	1886
JM - 590	-	1490	1211
JH - 300	-	-	1052
JM - 030	-	-	1553

El centro aritmético de los jaguares y pumas vario su ubicación entre años. Considerando solamente la temporada de secas, los jaguares y pumas macho movieron un promedio de 2389 ± 1160 m (DE) y las hembras de 1570 ± 362 m (DE) su centro aritmético entre los distintos años (Tabla 11).

Tabla 11. Distancia del centro aritmético del ámbito hogareño de la temporada de lluvias y secas, de un año a otro.

Individuo	Secas		Lluvias	
	2000 - 02	2002 - 03	2000 - 02	2002 - 03
JH - 050	1919	-	1500	-
JH - 610	1886	3087	5910	1871
JH - 355	-	987	-	1300
JM - 590	-	3018	-	200
JH - 300	495	-	480	-

5.2.7 Distancia entre ubicaciones simultáneas

De las 764 ubicaciones independientes obtenidas durante todo el estudio, resultaron 311 distancias entre dos o más individuos vecinos. Durante la temporada de lluvias se incluyeron únicamente los felinos que traslaparon su ámbito hogareño y que no mostraron signos de cambio de área.

Las distancias entre ubicaciones simultáneas de dos o más felinos vecinos tuvieron un rango que vario de 350 a 12250 m en la temporada de secas y de 750 a 13200 m en la temporada de lluvias.

En la temporada de secas las distancias entre las ubicaciones simultáneas entre jaguares fue de 4509 ± 2423 m (DE), entre pumas fue de 4799 ± 2575 m (DE) y entre jaguar-puma fue de 4960 ± 2623 m (DE). Fueron similares entre si, no hubo diferencias significativas ($F = 0.435$, g.l. = 2, $P = 0.648$). En la temporada de lluvias, las distancias simultáneas entre jaguares fue de 6527 ± 1967 m (DE), entre pumas fue de 7234 ± 3460 m (DE) y entre jaguares y pumas fue de 7721 ± 1788 m (DE). Tampoco durante la temporada de lluvias se encontraron diferencias significativas entre las distancias medidas ($H = 2.235$, g.l. = 2, $P = 0.327$). Las distancias medidas en la temporada de lluvias fueron significativamente mayores que en la temporada de secas ($t = -6.565$, g.l. = 271, $P < 0.001$), tabla 12 y 13.

Las mayores distancias entre los felinos ocurrieron en el mes de agosto y septiembre y las más cercanas ocurrieron en los meses junio y julio.

Tabla 12. Distancias entre dos ubicaciones simultáneas de individuos de jaguar, de puma y de jaguar -puma.

	Secas	Lluvias
	Media (\pm DE)	Media (\pm DE)
J-J	5240 \pm 2241	8264 \pm 4207
P-P	4817 \pm 2514	7413 \pm 3579

Tabla 13. Distancias entre dos ubicaciones simultáneas de individuos de jaguar, de puma y de jaguar – puma, incluyendo sexo.

	Secas	Lluvias
	Media (\pm DE)	Media (\pm DE)
JHJH	5066 \pm 1904	6992 \pm 1882
JHJM	5589 \pm 2252	9363 \pm 5697
PMPM	4817 \pm 2514	8004 \pm 2062
PMJM	5421 \pm 2594	7150 \pm 3217
PMJH	5747 \pm 2613	7923 \pm 4261
JMJM	4714 \pm 3048	7875 \pm 1931

5.3 Densidad poblacional

La densidad poblacional de grandes felinos estimada mediante radiotelemetría durante las temporadas de secas fue de 3.9 por cada 100 \pm 0.9 km² (DE), anual de 2.9 \pm 0.37 km² (DE). En la temporada de secas la densidad del jaguar fue de 2.75 \pm 0.8 individuos/ 100 km² (DE) y la del puma, 3.6 \pm 0.18 individuos/100 km² (DE) (Tabla 14). Durante la temporada de lluvias la densidad fue igual al total anual.

Tabla 14. Densidad poblacional de grandes felinos, de jaguares y pumas en la temporada de secas.

DENSIDAD FELINOS				
	Felinos Secas	Anual	Jaguar secas	Pumas secas
2000				
Área en km ²	102	155	103	60
No. de individuos	5	5	2	3
individuos/100 km ²	4.9	3.23	1.94	5
2002				
Área en km ²	134	199	82	85
No. de individuos	5	5	3	2
individuos/100 km ²	3.73	2.51	3.66	2.35
2003				
Área en km ²	163	196	150	-
No. de individuos	5	6	4	1
individuos/100 km ²	3.07	3.06	2.67	-

Con la finalidad de identificar a otros individuos de jaguar y puma presentes en el área de estudio se montaron dos estaciones fotográficas en el año 2000 y 3 en los años 2002 y 2003. Las estaciones fotográficas constaron de 1 y 2 cámaras por estación. En el caso de las cámaras dobles, estas se ubicaron una enfrente de la otra para registrar ambos lados de los felinos. Las estaciones sencillas solamente registran un lado del felino, sin embargo con la información obtenida de los felinos con radicollar fotografiados al momento de su captura y con las estaciones con cámaras dobles, nos ha facilitado identificar a los felinos.

Las estaciones fotográficas fueron colocadas en los arroyos durante la temporada de secas. Las cámaras no fueron distribuidas en un diseño en particular, se seleccionaron sitios que los felinos frecuentan. Se realizó un esfuerzo de 730 noches trampa y un total de 14 felinos distintos fueron identificados dentro de la RBCC durante los 3 años del estudio: 4 jaguares macho (2 con collar), 5 jaguares hembra (4 con collar y 1 juvenil), 3 pumas macho (1 con collar) y 2 pumas hembra. Incluyendo los individuos con radicollar, el número total de jaguares identificados en el año 2000

fueron 4 jaguares y 3 pumas; en el año 2002, 6 jaguares y 3 pumas y en el 2003, 7 jaguares y 4 pumas, por lo que podemos considerar la densidad de felinos es mayor a la calculada mediante radiotelemedría (Figura 15).



Figura 2. Ámbito hogareño (PCM 95%) de jaguares y pumas durante la temporada de secas el año 2000.

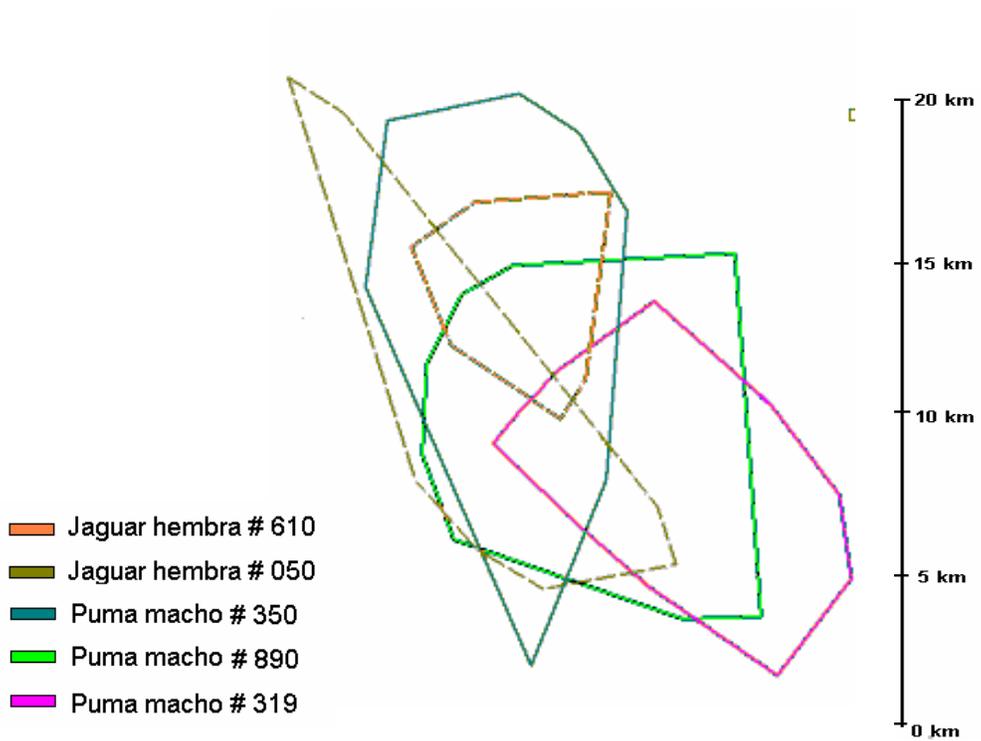


Figura 3. Ámbito hogareño (PCM 95%) de jaguares y pumas durante la temporada de lluvias el año 2000.

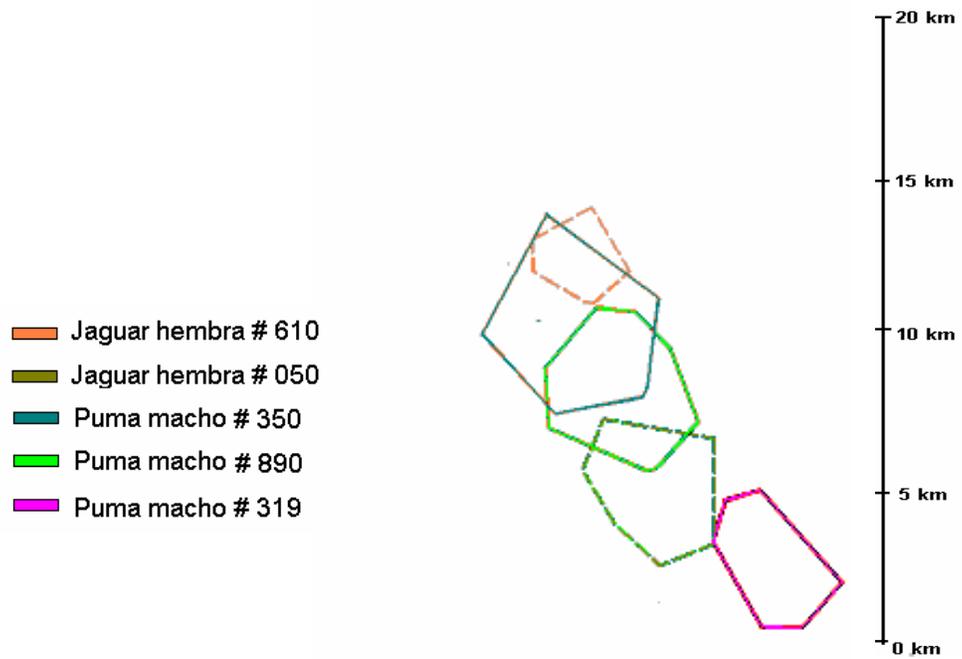


Figura 4. Núcleos de actividad (PCM 50%) de jaguares y pumas durante las secas del año 2000.

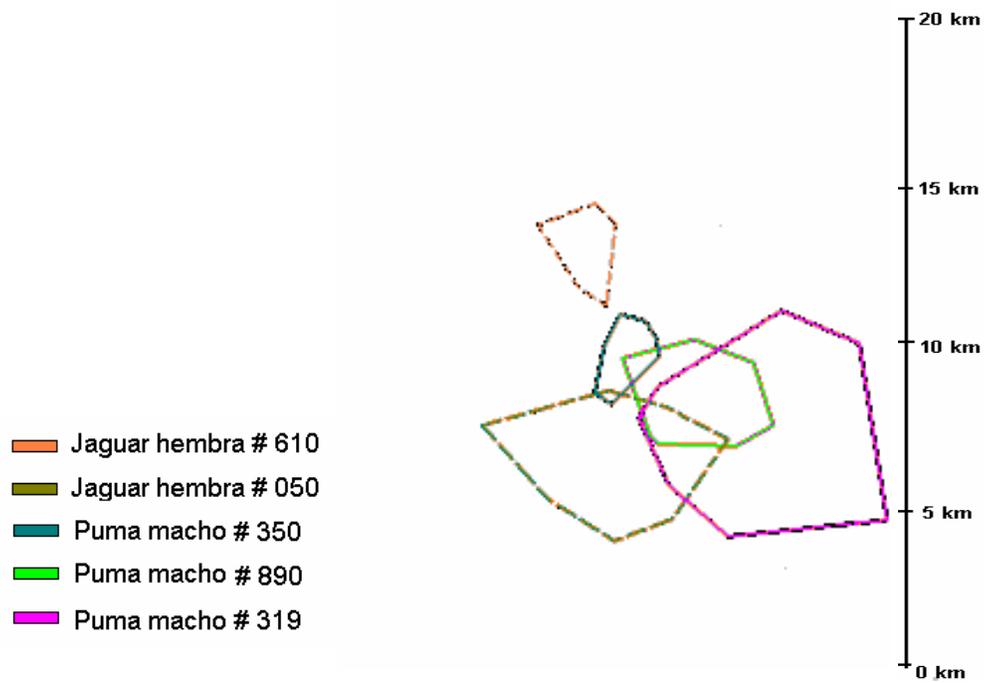


Figura 5. Núcleos de actividad (PCM 50%) de jaguares y pumas durante las lluvias del año 2000.

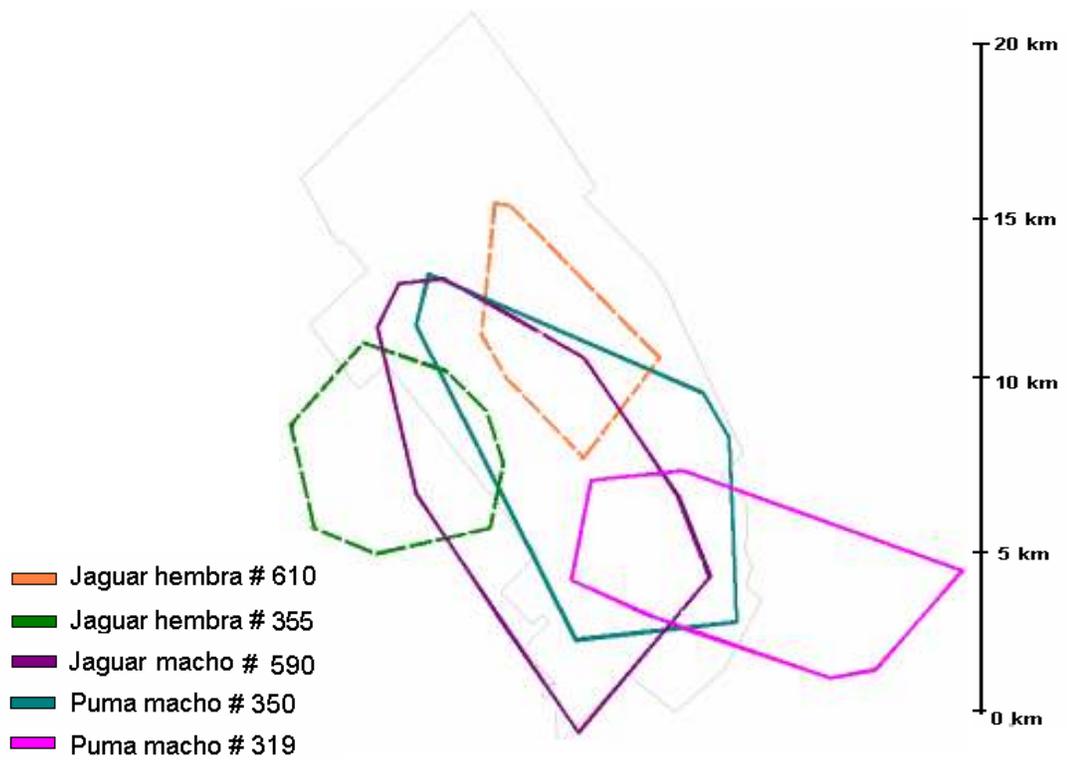


Figura 6. Ámbito hogareño (PCM 95%) de jaguares y pumas durante las secas del año 2002.

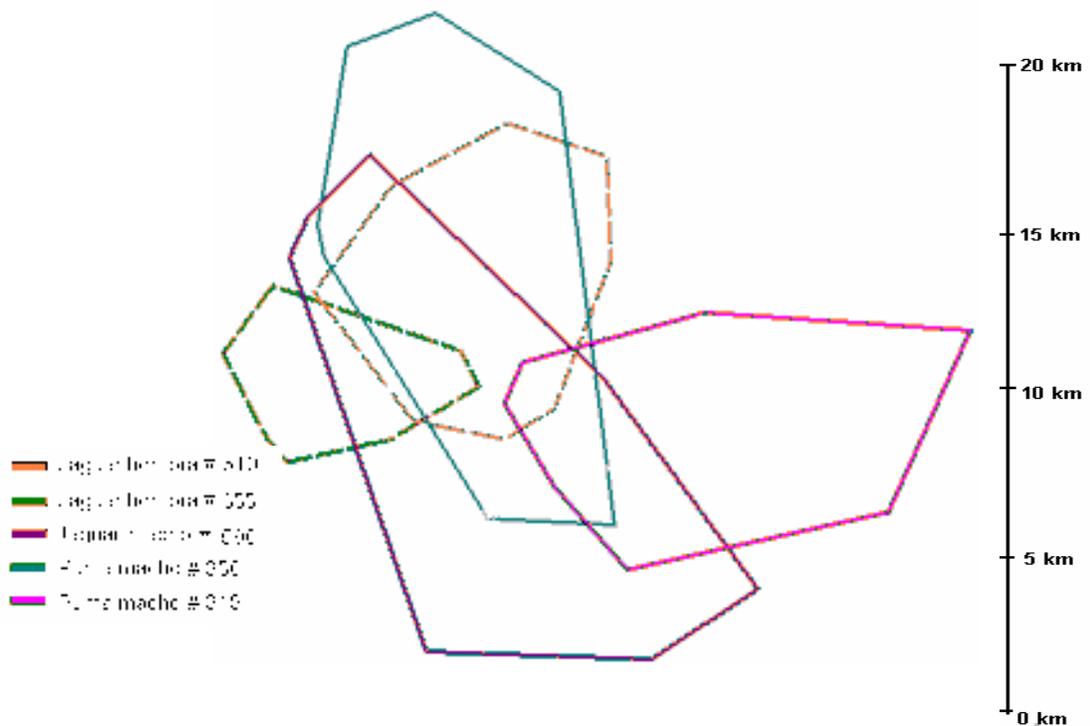


Figura 7. Ámbito hogareño (PCM 95%) de jaguares y pumas durante las lluvias del año 2002.

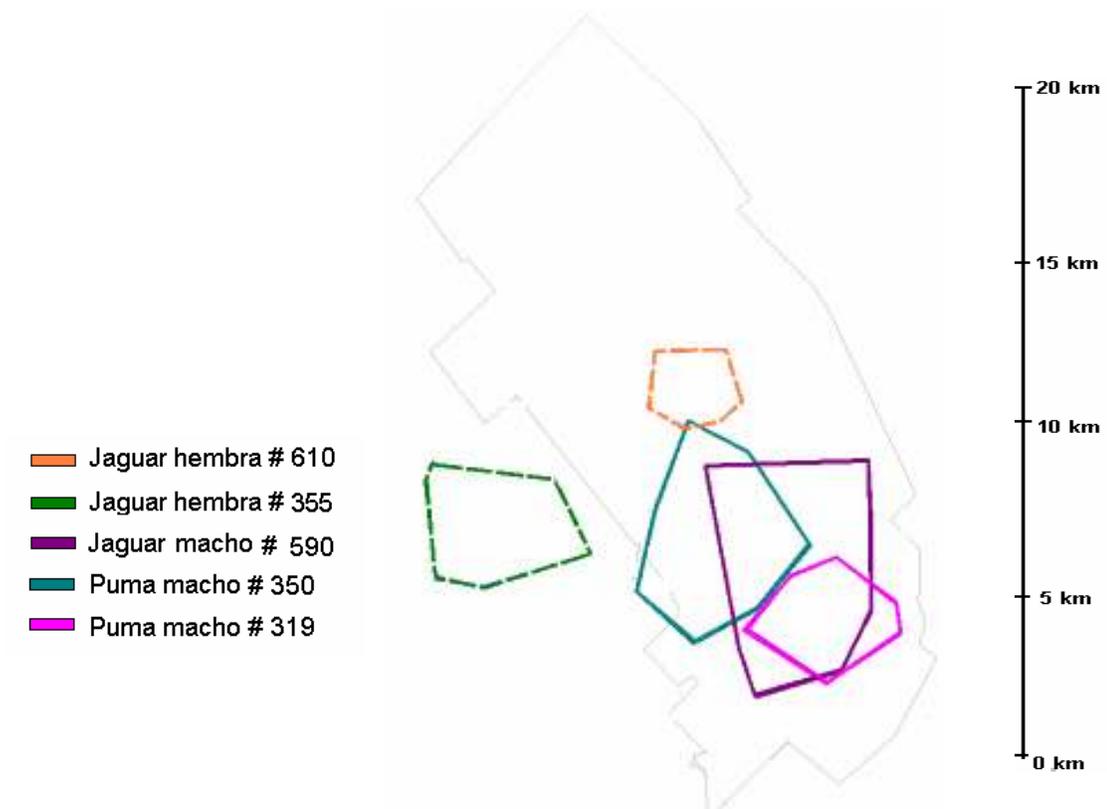


Figura 8. Núcleos de actividad (PCM 50%) de jaguares y pumas durante las secas del año 2002.

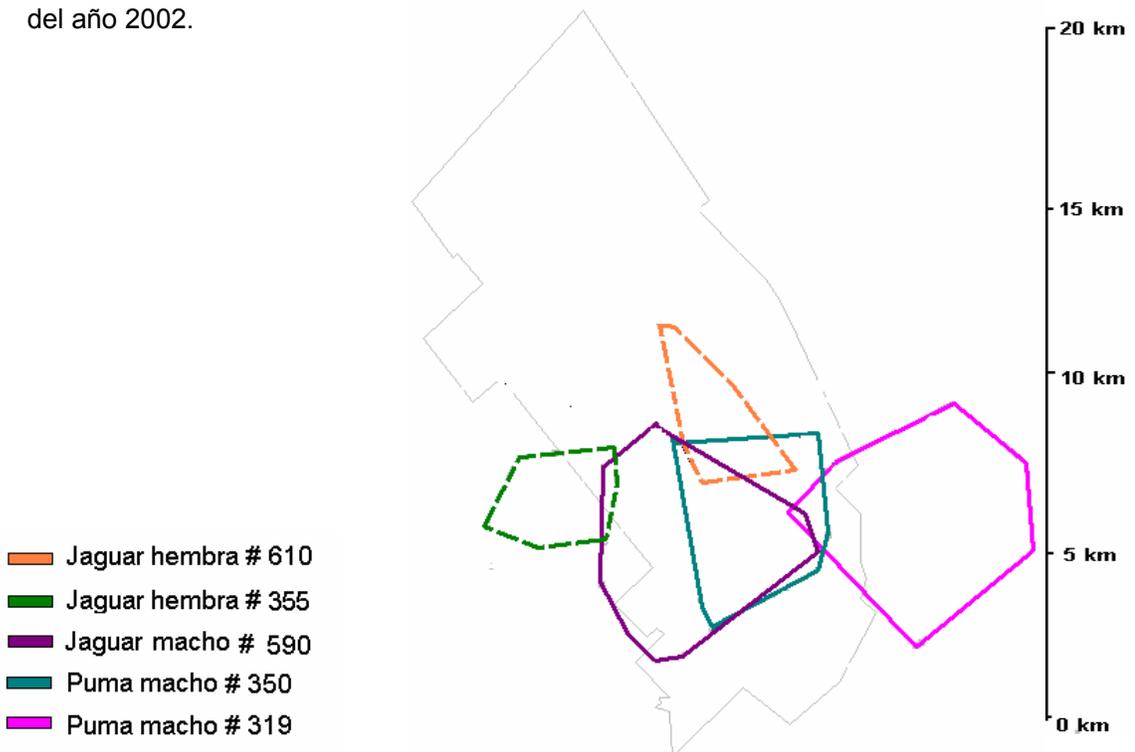


Figura 9. Núcleos de actividad (PCM 50%) de jaguares y pumas durante las lluvias del año 2002.

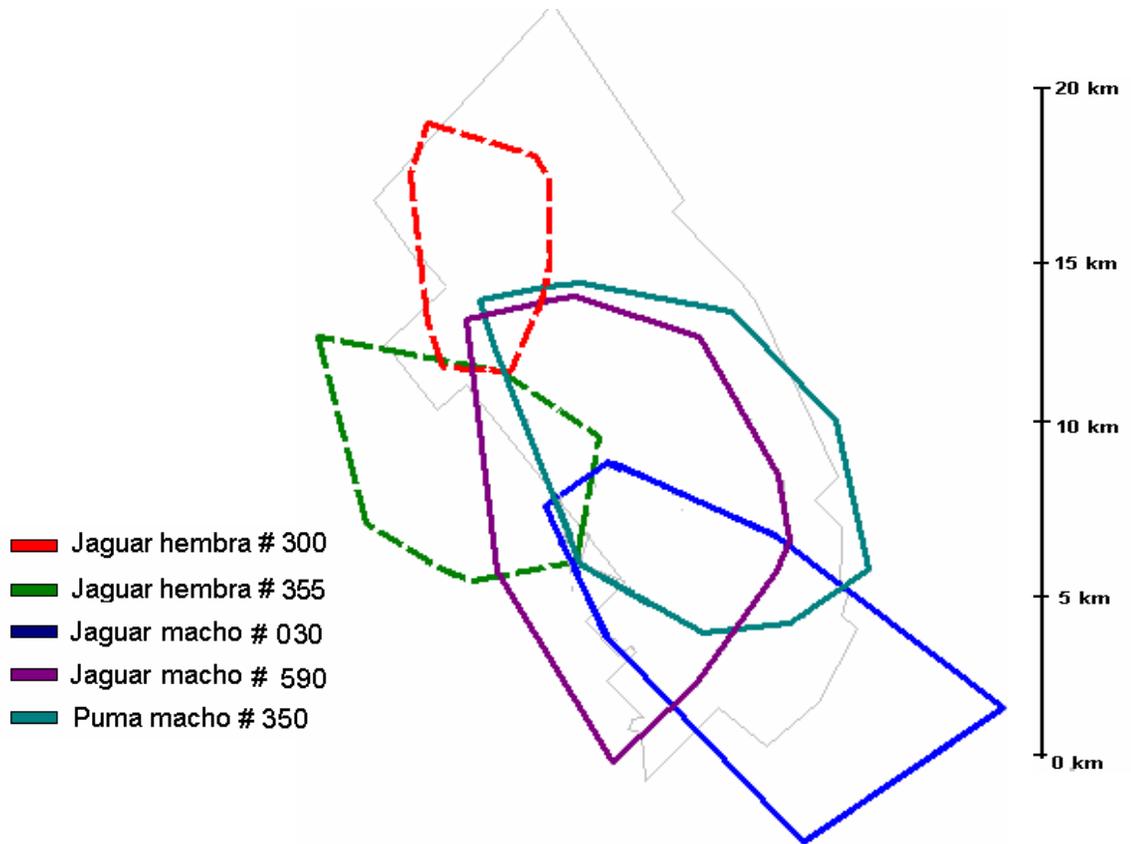


Figura 10. Ámbito hogareño (PCM 95%) de jaguar y puma durante las secas del año 2003.

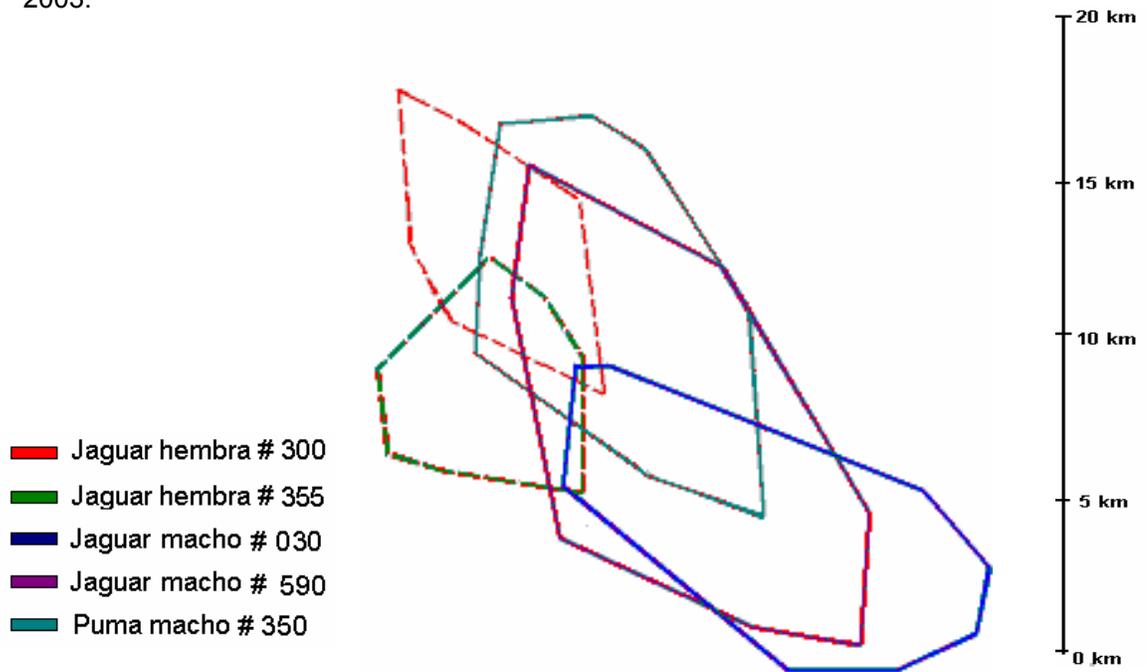


Figura 11. Ámbito hogareño (PCM 95%) de jaguar y puma durante las lluvias del año 2003.



Figura 12. Núcleos de actividad (PCM 50%) de jaguares y pumas durante las secas del año 2003.

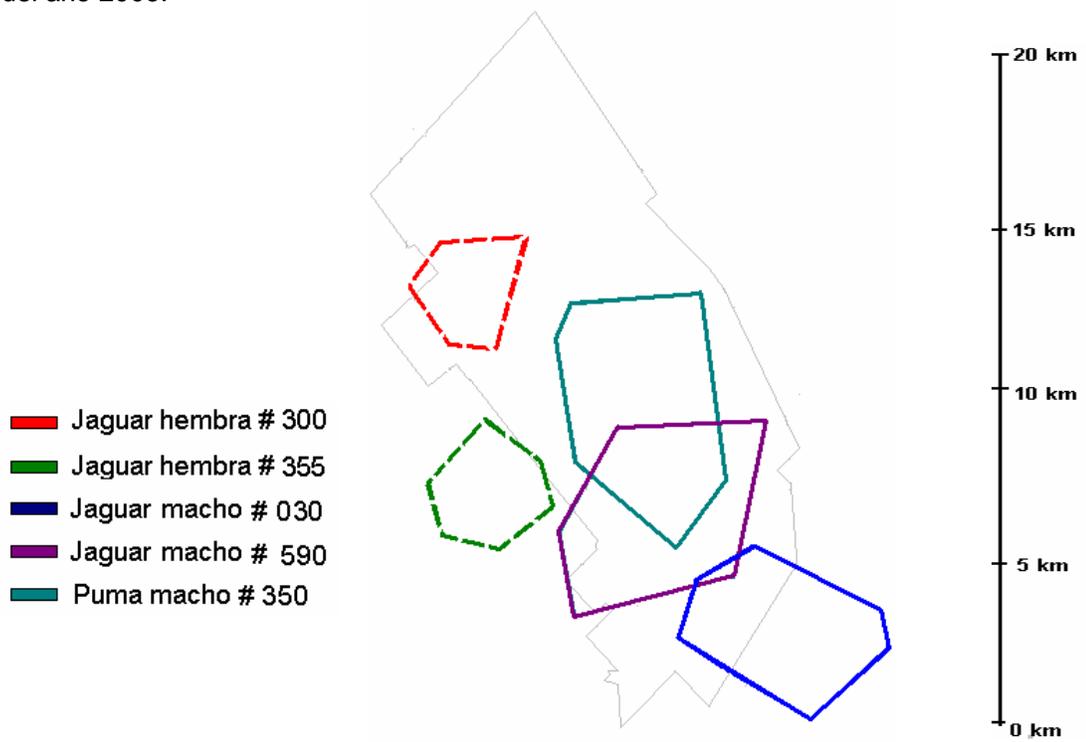


Figura 13. Núcleos de actividad (PCM 50%) de jaguares y pumas durante las lluvias del año 2003.

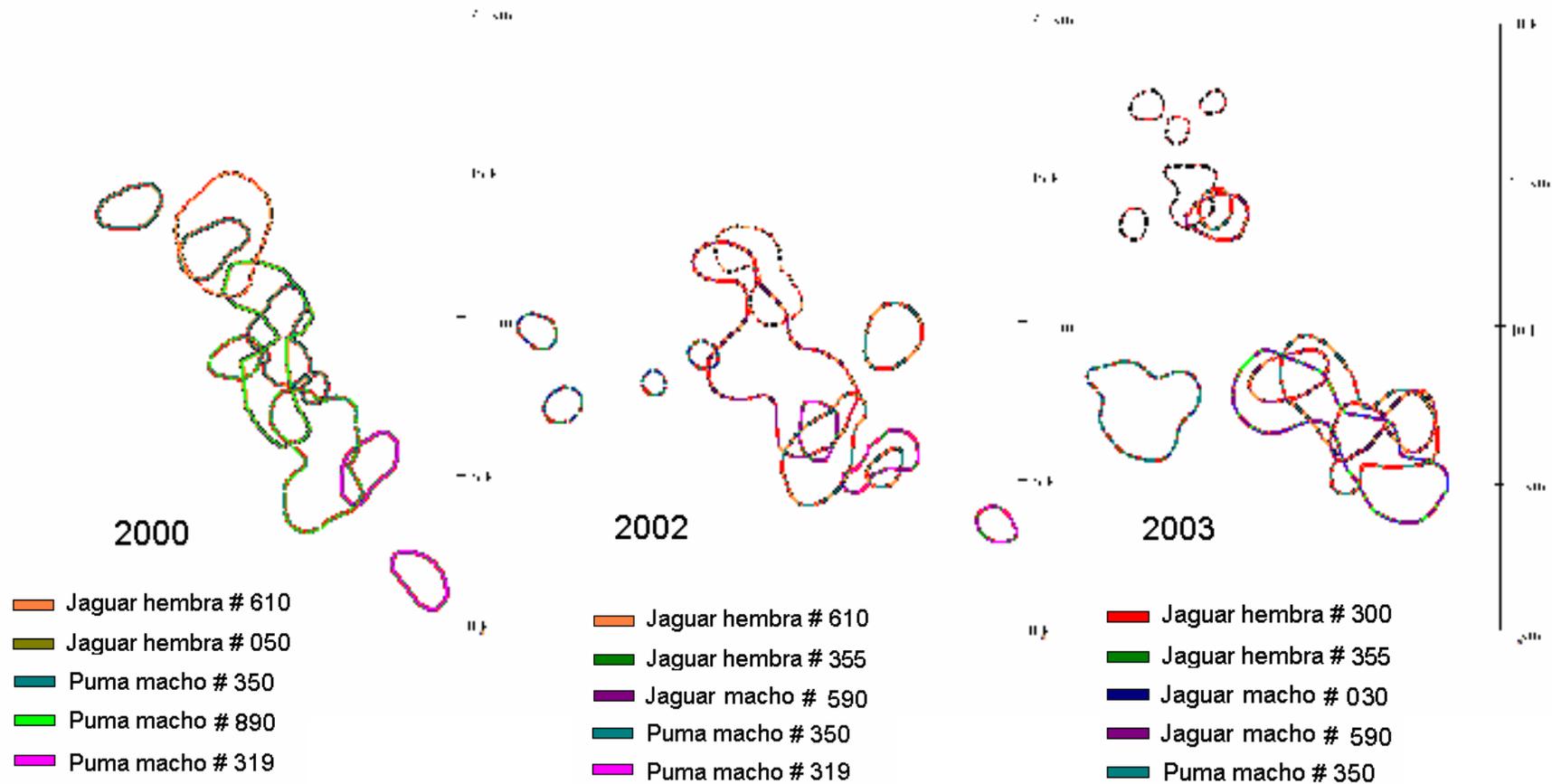
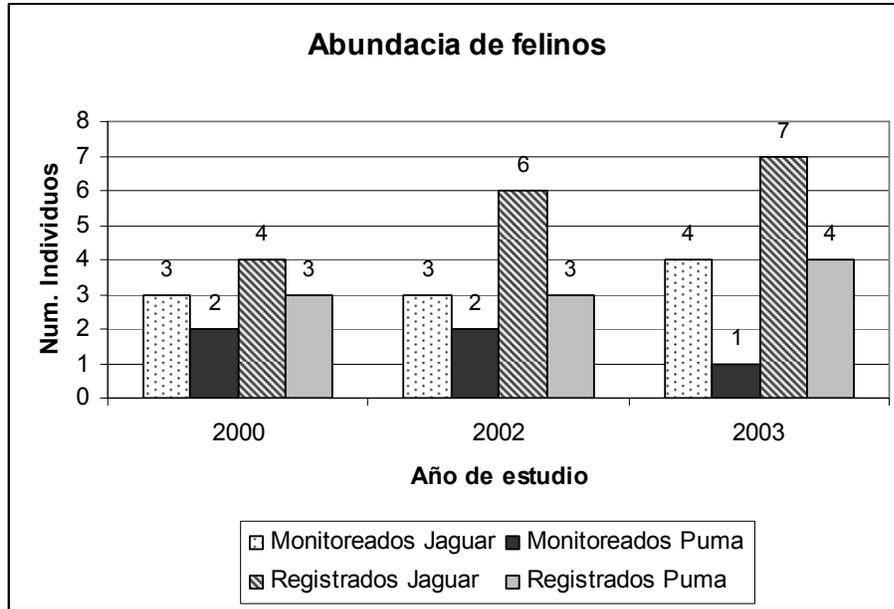


Figura 14. Núcleos de actividad de los jaguares y pumas durante la temporada de secas en los tres años de estudio calculado mediante el Kernel Adaptativo al 50%.

Figura 15. Número de individuos monitoreados anualmente mediante radioteleetría y número total registrados de jaguares y pumas combinando foto-trampeo y radioteleetría.



5.4 Selección de hábitat

Para determinar si existió preferencia de alguna de las especies por los arroyos principales, se compararon las distancias de puntos generados al azar ($n = 100$) por el programa *Animal Movement*, una extensión del programa *Arc View* (Hooge y Eichenlaub 1997) y ubicaciones de felinos ($n = 180$ secas $n = 75$ lluvias), al arroyo más cercano. Al comparar los puntos al azar, las ubicaciones de las dos especies a los arroyos y sus afluentes, se encontraron diferencias significativas ($H = 114.652$, g.l. = 3, $P < 0.001$), las ubicaciones de los felinos resultaron significativamente más cercanas a los arroyos principales. Las distancias a las ubicaciones al azar y de los jaguares y pumas a los afluentes mostraron diferencias significativas ($Q = 6.6$ y $Q = 7.8$, $P < 0.05$) respectivamente. Durante la temporada de lluvias no se encontraron diferencias significativas entre los jaguares y pumas respecto al uso de los arroyos principales y los afluentes.

5.5 Patrones de actividad y movimiento

Para determinar los patrones de actividad y movimiento se completaron 27 sesiones de 24 horas. En el año 2000 se realizaron 10 sesiones en la temporada de secas y 4 en la temporada de lluvias. En el año 2002 se llevaron a cabo 9 sesiones en la temporada de secas y 3 en la temporada de lluvias. De las 27 sesiones realizadas en un periodo de 2 años, se lograron 1328 lecturas de 7 individuos. Setecientos cincuenta y seis ubicaciones sirvieron para determinar el patrón de movimiento de 2 jaguares hembra y 1 un jaguar macho, y 3 pumas macho.

5.5.1 Actividad

Para determinar el patrón de actividad se emplearon todas las señales que fueron detectadas sin importar si se logró triangulación o no. Durante la temporada de secas, los datos fueron catalogados en intervalos de 1 hora, y en lluvias de 2 horas. Los patrones de actividad de ambas especies de felinos fueron similares. Los jaguares y los pumas pueden estar activos a cualquier hora del día durante todo el año, con mayor actividad entre las 1800 y 0800 h (Figura 16). Los picos de actividad fueron durante las primeras horas de la noche 1800-2200 h y las primeras horas del día, 0400-0800 h. Hay muy pocos movimientos entre las 1200 y 1800 h, pero en estas horas del día, los individuos mostraron actividad sin movimiento e igualmente señales de inactividad. En la temporada de lluvias, los jaguares y pumas fueron más activos, especialmente en las horas entre las 1000 y 1600 (Figura 17).

A pesar de que la figura 16 muestra que el puma es más activo durante las horas del día que el jaguar, no se encontraron diferencias significativas entre los horarios de actividad de jaguares y pumas ($T = 550$, $P = 0.470$).

En la temporada de lluvias no hubo diferencias significativas en los patrones de actividad del jaguar y del puma ($t = 0.630$, g.l. = 22, $P = 0.535$). Durante la temporada de lluvias los felinos fueron más activos durante el día comparado con la temporada de secas pero siendo predominantemente crepusculares.

Figura 16. Patrón de actividad del jaguar y del puma durante la temporada de secas.

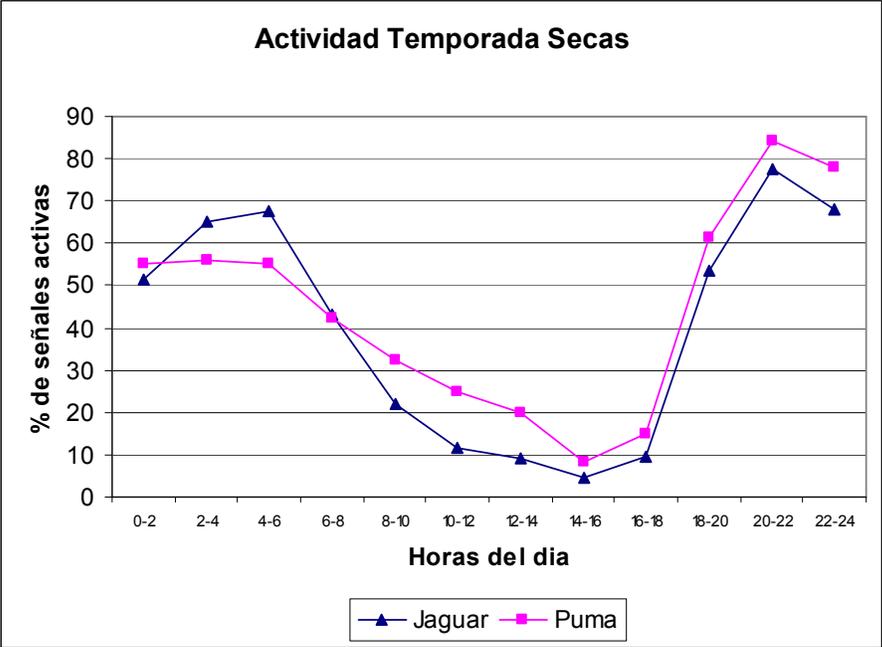
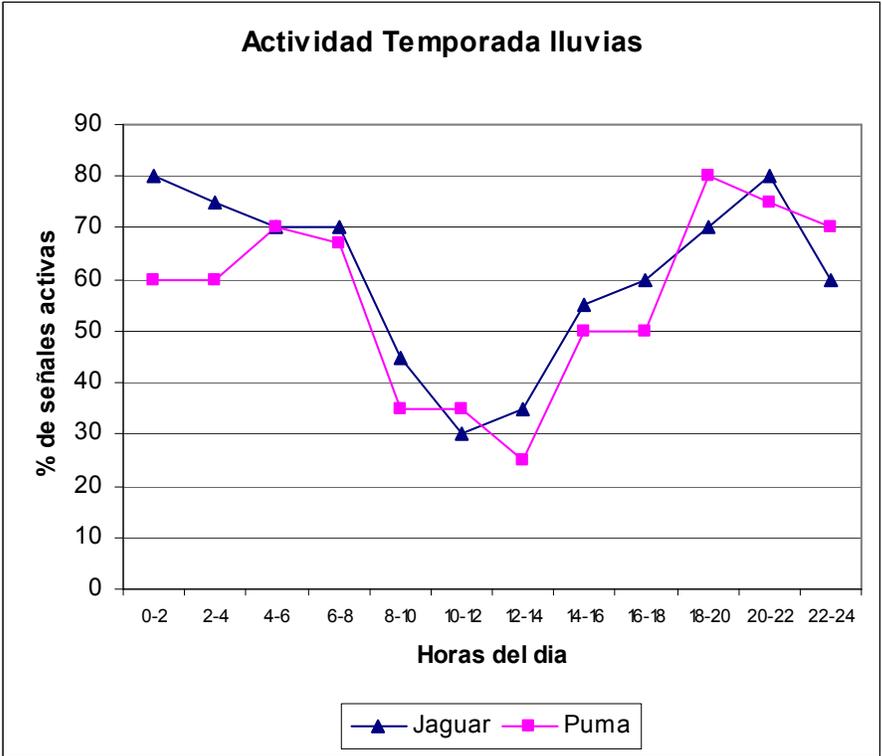


Figura 17. Patrón de actividad del jaguar y del puma durante la temporada de lluvias.



Los patrones de actividad del puma no fueron diferentes entre temporadas ($t = 1.378$, g.l. = 22, $P = 0.182$), los jaguares si, fueron más activos durante la temporada de lluvias ($t = 2.232$, g.l. = 22, $P = 0.036$).

5.5.2 Distancia recorrida diaria

Se emplearon datos tomados de las ubicaciones independientes y de las sesiones para determinar dos tipos de movimiento: a) distancia diaria recorrida, y b) distancia recorrida en un periodo durante una noche. Se obtuvieron 269 ejemplos de ubicaciones consecutivas para determinar los movimientos diarios de 4 jaguares y 3 pumas durante la temporada de secas y 133 durante la temporada de lluvias. Los pumas machos se movieron en el transcurso de una noche un promedio de 2137 ± 1402 m (DE), en la temporada de secas y 2898 ± 1688 m (DE) en la temporada de lluvias. Los Jaguares macho recorrieron diariamente un promedio de 2673 ± 1606 (DE) m en la temporada de secas y 2766 ± 1973 m (DE) en la temporada de lluvias y las hembras de jaguar se movieron en un periodo de 24 h un promedio de 2063 ± 1402 m (DE) en secas y 1959 ± 1895 m (DE) en la temporada de lluvias. En la temporada de secas no hubo diferencias significativas en la distancia recorrida entre por los jaguares macho, pumas macho y jaguares hembra ($H = 3.994$, g.l. = 2, $P = 0.136$). En la temporada de lluvias, hubo diferencias significativas en la distancia recorrida por jaguares y pumas ($H = 11.481$, g.l. = 2, $P = 0.003$) y la diferencia fue entre jaguares hembra y pumas macho ($P < 0.05$). No se encontraron diferencias significativas en la distancia recorrida en la temporada de secas y en la temporada de lluvias ($T = 12764.5$, $P = 0.362$) (Tabla 15).

En la temporada de secas, la hembra jaguar # 355 fue la que menor distancia recorrida registro entre dos ubicaciones consecutivas (344 m), y en la temporada de lluvias. La mayor distancia entre dos puntos consecutivos fue el del macho de jaguar # 590, quien se movió 6470 m., realizado en la temporada de secas. En la temporada de lluvias, el puma macho # 319 realizó el recorrido más largo (7867 m) entre ubicaciones consecutivas, y la menor distancia fue por la hembra de jaguar # 610 (Tabla 15).

Tabla 15. Distancia entre dos ubicaciones consecutivas en un periodo de 24 horas de un individuo en la temporada de secas y de lluvias.

Temporada de secas				
Especie	N	Distancia (\pm DE)	Max	Min
JH	68	2063.4 \pm 1402.3	6170	344
JM	38	2673.9 \pm 1606.9	6470	358
PM	53	2137.6 \pm 1463.8	5508	399

Temporada de lluvias				
Especie	N	Distancia (\pm DE)	Max	Min
JH	33	1826.0 \pm 1494	6830	211
JM	24	2766.1 \pm 1972.7	7436	521
PM	36	2897.8 \pm 1688.0	7867	355

5.5.3 Movimientos en un ciclo dial

Los datos de los ciclos diales fueron calculados con base a la información obtenida en la temporada de secas, ya que en la temporada de lluvias la información fue limitada y fragmentada. Los datos de la temporada de lluvias se presentan pero no se compararon con la temporada de lluvias.

Mediante los seguimientos diales se identificaron dos patrones básicos de movimiento: a) movimientos cortos y b) movimientos largos. Los tipos de movimientos se diferencian básicamente en la distancia recorrida respecto a la distancia lineal final entre el punto inicial y el punto final. En la temporada de lluvias se observó en un puma macho un tercer tipo de movimiento el cual podría reflejar un proceso de dispersión o búsqueda de un nuevo territorio.

a) Movimientos cortos

Los movimientos cortos consisten de movimientos que a pesar de recorrer grandes distancias, la distancia final resultante del punto inicial es corta. En una noche de la temporada de secas la Jaguar # 050 recorrió 2,100 m., pero su ubicación final fue a solo 350 metros de su primera ubicación, hubo una relación de 6 metros recorridos por cada metro de la distancia final. La jaguar hembra # 610 recorrió un total de 1850 m y

termino prácticamente en el mismo punto. En el caso de los pumas y jaguares macho se observaron patrones similares. En una noche, el puma macho # 350 recorrió un total de 4250 m y finalizó a una distancia final de 1100 m, una relación de 4 a 1 metros, y el jaguar macho # 590, recorrió 2700 m y termino a una distancia final de 550m, una relación de 5 a 1 metros. La distancia final promedio en las hembras de jaguar fue 781 ± 654 m, en los machos 1549 ± 540 m y en los machos de puma 1414 ± 603 m. Los machos recorrieron mayores distancias que las hembras, en este tipo de movimientos hubo diferencias significativas entre machos de ambas especies. Hubo diferencias significativas en los movimientos realizados por los jaguares hembra, macho y pumas macho ($F = 3.51$, g.l. = 2, $P = 0.039$), y fueron los machos de puma y las hembras de jaguar los de variación significativamente ($Q = 3,5$, $P < 0.050$). (Tabla 16). Durante la temporada de lluvias, no se encontraron diferencias significativas en la distancia recorrida por las dos especies ($F = 2.941$, $P = 0.078$). Los datos comparados por temporada no fueron significativamente diferentes ($t = -1.865$, g.l. = 65, $P = 0.067$).

Tabla 16. Distancia recorrida por jaguares y pumas en una noche y la distancia final lineal entre la ubicación inicial y final.

Secas				
	N	Distancia recorrida Media (\pm DE)	Distancia final Media (\pm DE)	Tasa
Jaguar H	21	4987 ± 1629	781 ± 654	6.3:1
Jaguar M	9	6112 ± 1409	1549 ± 541	4.1
Puma M	16	6451 ± 2012	1414 ± 603	4.5:1
Lluvias				
	N	Distancia recorrida Media (\pm DE)	Distancia final Media (\pm DE)	Tasa
Jaguar H	9	6256 ± 1112	980 ± 591	6:1
Jaguar M	5	7167 ± 1206	1357 ± 375	5:1
Puma M	7	7782 ± 1474	1634 ± 545	5:1

b) Movimientos largos

Los movimientos largos son unidireccionales, constantes y la distancia final recorrida es considerable. Una noche el puma macho # 319 se movió 5,600 m, y su ubicación final fue 4,230 m del inicio. El jaguar macho # 590, recorrió 5300 y finalizó a 3450 m

de su punto original (Tabla 17). Las hembras también realizaron este tipo de movimientos largos. La jaguar hembra # 050 recorrió 3850 m y termino a 2200 m de su ubicación final. La distancia final en este tipo de movimientos en las hembras de jaguar fue de 2578 ± 773 m, 3901 ± 666 en los machos y 4269 ± 473 m en los machos de puma. Al comparar los grupos se encontraron diferencias significativas ($F = 14.304$, g.l. = 2, $P < 0.001$). La diferencia ocurrió entre las hembras de jaguar que recorrieron significativamente menor distancia con los machos de jaguar y de puma ($Q = 7.1$, $P < 0.001$ y $Q = 5.06$, $P = 0.006$). Comparando la distancia recorrida por los distintos felinos, no se encontraron diferencias significativas ($F = 1.34$, $P = 0.285$).

Tabla 17. Distancia recorrida en una noche y distancia lineal entre la ubicación final e inicial en los movimientos largos.

Secas	N	Distancia recorrida	Distancia final	Tasa
		Media (\pm DE)	Media (\pm DE)	
JH	8	5401 ± 1325	2578 ± 773	2.1:1
JM	6	6309 ± 967	3901 ± 666	1.6:1
PM	11	6530 ± 1833	4269 ± 473	1.5:1

5.5.4 Exploración

El puma macho # 319, en la temporada de lluvias del año 2000, después de permanecer un periodo de tiempo en la RBCC se movió 6 km al norte-noreste del límite de su ámbito hogareño de la temporada de lluvias. La siguiente ubicación se localizo a 13 km al este-sureste de la última ubicación y a 11 km de límite del ámbito hogareño. Un mes después el puma regreso a la RBCC.

La hembra de jaguar # 050, en la temporada de lluvias del año 2000 se movió 15 km al noroeste-norte de su núcleo de actividad, permaneció un periodo de 1 mes y posteriormente regreso y se movió a 17 km al este-sureste y permaneció más de un mes en esa zona. Posteriormente retorno a la RBCC.

5.6 Hábitos alimentarios del jaguar y del puma

Un total de 87 excretas fueron colectadas durante los años 2000 y 2002. Veintidós se colectaron en la temporada de lluvias y 69 durante la temporada de secas. Esta diferencia en el número de excretas colectadas entre la temporada de secas y la de

lluvias, se debió principalmente a que durante la temporada de lluvias, los niveles de agua de los arroyos aumentan y frecuentemente arrastran las excretas. Además algunos escarabajos coprófagos, durante la temporada de lluvias desintegran rápidamente las excretas, en un período de uno a tres días (Obs. Pers.). De las 87 excretas colectadas, 26 fueron identificadas para el jaguar y 36 para el puma, el resto de las excretas ($n = 25$) no se lograron identificar satisfactoriamente y fueron catalogadas como felino grande no identificado. Se identificaron 62 componentes de 8 categorías de presa: 5 especies de mamíferos, 2 de reptiles (culebra e iguana negra), y 1 Tinamú (*Crypturellus cinnamomeus*). Los restos más comunes encontrados en las excretas de puma y jaguar fue el venado cola blanca.

5.6.1 Puma

Ocho tipos presas fueron registradas para el puma. Mediante el análisis de las 34 excretas, se identificaron 36 componentes alimenticios, con un promedio de 1.05 componentes por excreta. Se determinó que los mamíferos fueron la clase mejor representada en los hábitos alimentarios; comprendía el 88% de los componentes identificados así como el 95% de la biomasa consumida (Tabla 18). La dieta del puma se constituyó principalmente de grandes mamíferos. El 64% de la biomasa consumida fue de mamíferos de talla grandes (masa corporal > 15 kg) y el 19.5% de mamíferos de talla mediana (peso corporal 1-10 kg). El componente más importante de los hábitos alimentarios es el venado colablanca con el 68% de la biomasa relativa consumida y el 52.7% de los componentes. El pecarí, el coatí y el armadillo en conjunto constituyeron el 19.5% de la biomasa consumida. La iguana, constituyó el 8.33% de los componentes, sin embargo representó el 3.26% de la biomasa solamente. El resto de los componentes identificados comprenden, 1 Tinamú, 1 culebra y 1 conejo (*Sylvilagus cunicularius*), en conjunto aportaron el 2.5% de la biomasa consumida y el 5.4% de los restos no identificados. Con base a la aportación en biomasa y número de individuos relativos consumidos, cinco taxa conformaron la dieta del puma con el 94.7% de la biomasa consumida y comprendieron el 66% de los componentes alimenticios.

Se calculó el índice de diversidad de Shannon (H) en 0.66, la amplitud de nicho (B) en 2.9, y la Amplitud de nicho estándar (Bstn) calculada de 0.30.

Tabla 18. Biomasa relativa, número de individuos consumidos por el puma calculado mediante el factor de corrección de Ackerman (1984). **Fo** =Frecuencia de ocurrencia, **Po** = Porcentaje de ocurrencia, **Fc** = Factor de corrección de Ackerman (1984), **% Bio**= % de biomasa relativa consumida. Factor de corrección de Ackerman (1984) $C = 1.980 + 0.035 B$. * Peso de las presas Apéndice II

	A		B		C	A x C	D	D/B	
			Biomasa						
	Frecuencia	Frecuencia	% de	de la	Factor de		% en		% Animales
	Ocurrencia	Ocurrencia	Ocurrencia	presa*	Corrección		Kilos		Consumidos
Venado	19	52.78	61.29	30	3.3	174.17	67.27	2.24	17.94
Pecari	4	11.11	12.9	20	2.68	29.78	11.5	0.58	4.6
Armadillo	3	8.33	9.68	6	2.2	18.33	7.08	1.18	9.44
Coatí	4	11.11	12.9	4.2	2.1	23.33	9.01	2.15	17.17
Iguana	3	8.33	9.68	0.8	0.8	6.67	2.57	3.22	25.75
Conejo	1	2.78	3.23	0.8	0.8	2.22	0.86	1.07	8.58
Culebra	1	2.78	3.23	0.8	0.8	2.22	0.86	1.07	8.58
Tinamú	1	2.78	3.23	0.8	0.8	2.22	0.86	1.07	8.58
	36	100	116.13			258.94	100.02	12.58	100.65

Selección de presas

El puma no usó las presas proporcionalmente a su disponibilidad ($X^2 = 56.4$, g.l. = 3, $P < 0.001$). Algunas especies fueron usadas en diferente proporción a su disponibilidad. De acuerdo a los intervalos de confianza de Bonferroni (Byers y Steinhorst 1984), el puma depredó sobre el venado colablanca en mayor proporción de lo esperado (Tabla 19). Los pecaríes fueron usados proporcionalmente a su abundancia, los coatíes y armadillos fueron depredados en menor proporción a su abundancia (Tabla 19). Las otras especies de presa no pudieron ser evaluadas ya que se carece de información sobre la densidad, y no se pudo calcular su disponibilidad además de su baja participación en la dieta. Los datos de densidad de coatíes se obtuvieron de Valenzuela (1999) y de los armadillos de Glanz (1990).

Tabla 19. Intervalos de confianza de Bonferroni calculados para 4 especies de presa de la dieta del puma.

Puma					
Presa	Prop esp	Z alpha	Int.-	Int.+	Uso
Venado	0.264	0.22	0.413	0.853	Mayor
Pecari	0.08	0.155	- 0.022	0.288	Igual
Armadillo	0.364	0.137	- 0.037	0.237	Menor
Coatí	0.293	0.155	- 0.022	0.288	Menor

Siete excretas fueron colectadas durante la temporada de lluvias por lo que no se realizó una comparación con la temporada de secas, pero si se incluyó en el análisis general total de dieta.

5.6.2 Jaguar

Un total de 26 componentes fueron identificados en 25 excretas. Cuatro categorías de presas fueron identificadas, todos mamíferos. El 76% de la biomasa y el 69% de los componentes estuvo constituido por los grandes mamíferos (venados y pecaríes, masa corporal > 15 Kg.). El 38.5% de los componentes y el 33.3% de la biomasa relativa consumida está representado por los mamíferos de talla mediana como los tejones y los armadillos.

La presa más importante fue el venado cola blanca con un porcentaje de ocurrencia de 50% y en términos de biomasa representó el 58%. El pecarí y el armadillo registraron una frecuencia de ocurrencia similar (19%) pero representaron el 18.2% y el 14.9%, respectivamente, de la biomasa relativa consumida (Tabla 20).

Tabla 20. Biomasa relativa y número de individuos consumidos por el jaguar calculado mediante el factor de corrección de Ackerman (1984). **F** = Frecuencia, **Fo** = Frecuencia de ocurrencia, **Po** = Porcentaje de ocurrencia, **Fc** = Factor de corrección de Ackerman (1984), **% Bio** = % de biomasa relativa consumida., **% Ac** = % de animales relativos consumidos. Factor de corrección de Ackerman (1984) $C = 1.980 + 0.035 B$. * Peso de las presas Apéndice II.

	A	B	C	A x C	D	D/B			
	Frecuencia								
	Frecuencia	de	% de	Biomasa	Factor de		% en	% Animales	
		Ocurrencia	ocurrencia	presa	Corrección		Kilos	Consumidos	
Venado	13	50	52	30	3.3	165	58.3	1.94	26.33
Pecari	5	19.23	20	20	2.68	51.54	18.21	0.91	12.34
Armadillo	5	19.23	20	6	2.2	42.31	14.95	2.49	33.76
Coatí	3	11.54	12	4.2	2.1	24.23	8.56	2.04	27.62
	26	100	104.55			283.08	100.03	7.38	100.06

Selección de presas

El jaguar al igual que el puma no usaron de manera azarosa los recursos alimenticios disponibles, algunas presas fueron usadas en menor proporción a lo esperado ($\chi^2 = 58.8$, g.l. = 3, $P < 0.001$). El jaguar consumió al venado, el pecarí y el armadillo proporcionalmente a la disponibilidad en el hábitat, y el coatí fue usado en menor proporción a lo esperado (Tabla 21).

Tabla 21. Intervalos de confianza de Bonferroni calculados para 4 especies de presa de la dieta del jaguar.

Jaguar					
Presa	Prop. Esp.	Z alpha	Int.-	Int.+	Uso
Venado	0.264	0.245	0.255	0.745	Igual
Pecari	0.08	0.193	- 0.001	0.386	Igual
Armadillo	0.364	0.193	- 0.001	0.386	Igual
Coatí	0.293	0.157	- 0.041	0.272	Menos

La amplitud de nicho para los jaguares es $B = 2.9$, y el nicho estandarizado (B_{stn}) fue 2.65, lo que indica que usó algunas presas en mayor proporción que otras. El índice de diversidad de Shannon (H) calculado fue de 0.53 (Tabla 22). El PPVP de las presas del jaguar fue de 12.1 kg. Debido al bajo número de excretas colectadas durante la época de lluvias, no se pudo realizar una prueba estadística para determinar si existen diferencias en los hábitos alimentarios entre la época de lluvias y la época de secas.

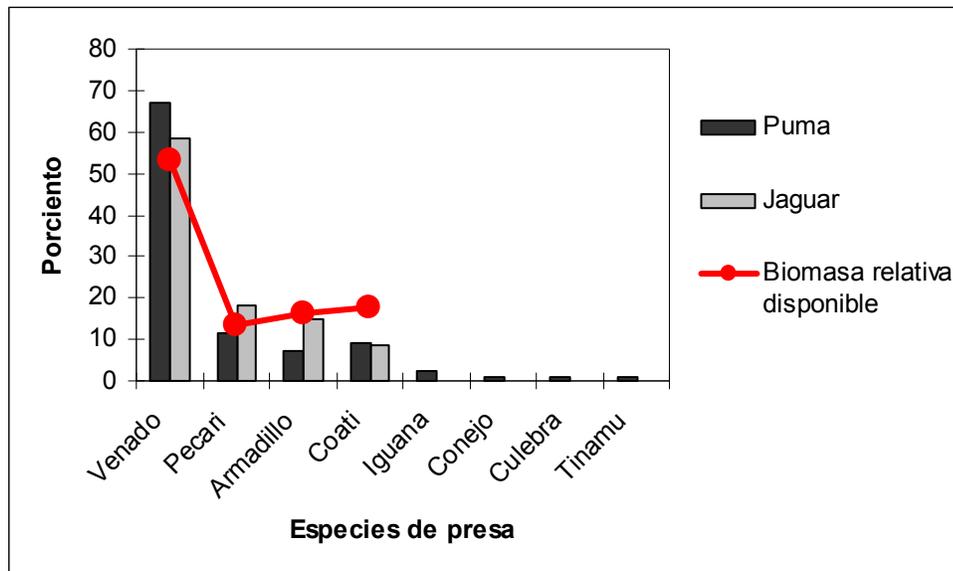
Tabla 22. Comparación entre la amplitud de nicho de los hábitos alimentarios de las dos especies de felinos en la región de Chamela-Cuixmala.

	Amplitud de nicho (B)	Amplitud de nicho estandarizado (B stn)	Índice de diversidad de Shannon (H)	Peso promedio de vertebrados presa
Jaguar	2.96	0.65	0.53	12.11
Puma	3.13	0.38	0.66	10.79

5.6.3 Traslape de hábitos alimentarios

La dieta del jaguar y del puma fue relativamente la misma, basada en mamíferos grandes y medianos, las mismas especies y relativamente las mismas proporciones (Figura 18). No hubo diferencias significativas entre los hábitos alimentarios de ambas especies ($\chi^2 = 3.7$, g.l. = 3, $P = 7.81$), y el traslape del nicho alimenticio entre ambas especies fue alta (Pianka = 0.93, Morisita = 0.95). El Índice de traslape de Hubert $H = 2.31$, indica que las dos especies usan las mismas presas pero algunos componentes más que otros.

Figura 18. Biomasa relativa de las especies consumida por el jaguar y el puma.



5.7 Abundancia relativa y densidad poblacional del venado colablanca y del pecarí de collar

Se recorrieron 6 transectos 13 ± 1.6 veces (DE) en la temporada de secas con un total de 188 km y 8.3 ± 1 veces (DE) en la temporada de lluvias con un total de 118 km recorridos. Se cuantificaron 229 venados, 47 pecaríes en la temporada de secas y 73 venados y 33 pecaríes en la temporada de lluvias.

5.7.1 Abundancia relativa

Para estimar la abundancia relativa por estrato se analizaron los datos de 8 muestreos en la temporada de lluvias sumando un total de 114 km, y 7 muestreos en la temporada de secas veces en la temporada de lluvias sumando un total de 99.7 km de longitud. Para evitar el efecto de la detectabilidad de los venados y pumas, se incluyeron en el análisis los individuos que se ubicaron en una franja de 0 a 10 km del centro del transecto solamente. Para la temporada de secas, se calculó una tasa de encuentro de 1.34 venados por kilómetro recorrido en el estrato de Arroyo y 0.43 en la selva baja. En la temporada de lluvias se calculó una tasa de encuentro de 0.60 en el estrato de Arroyo y de 0.59 en la selva baja caducifolia (Tabla 23). Se encontraron diferencias significativas ($T = 100.000$ $P < 0.001$) en la temporada de secas y no se encontraron diferencias significativas en la temporada de lluvias ($t = 0.0872$, g.l. = 12, $P = 0.932$). Entre temporadas del año se encontraron diferencias significativas en el estrato de Arroyo ($t = -4.711$, g.l. = 13, $P < 0.001$) y no hubo diferencias significativas en el estrato de selva baja ($t = -1.730$, g.l. = 13, $P = 0.107$).

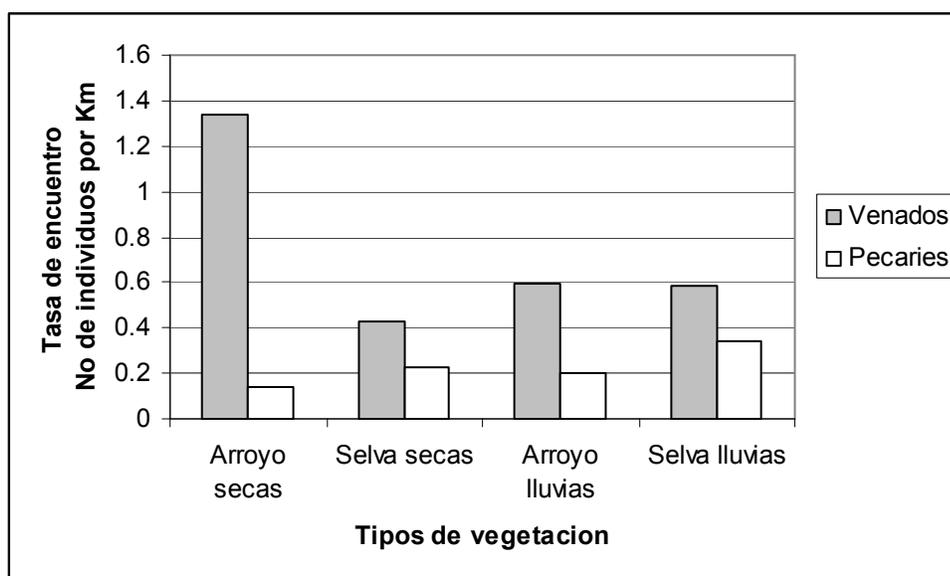
Para los pecaríes, se calculó una tasa de encuentro en la temporada de secas de 0.14 pecaríes km, en el estrato de arroyo y 0.23 en la selva baja. En la temporada de lluvias se calculó la tasa de encuentro en 0.20 pecaríes por km en los Arroyos y 0.43 en la selva baja (Tabla 23). No se encontraron diferencias significativas entre los estratos en la temporada de secas ($t = -1.488$, g.l. = 14, $P = 0.159$), tampoco en la temporada de lluvias ($t = -1.576$, g.l. = 12, $P = 0.141$). La tasa de encuentro entre temporadas no vario para el estrato de arroyo ($t = -0.806$, g.l. = 13, $P = 0.435$) y tampoco para el estrato de selva baja ($t = -1.546$, g.l. = 13, $P = 0.146$).

Tabla 23. Comparación de índice de encuentro (IA) (animal detectado / km recorrido) en los dos estratos.

Temp. Secas	IA (\pm DE)	IA (\pm DE)
	Arroyo	Selva Baja
Venado	1.33 \pm 0.37	0.42 \pm 0.11
Pecari	0.14 \pm 0.15	0.22 \pm 0.07

Temp. Lluvias	IA (\pm DE)	IA (\pm DE)
	Arroyo	Selva Baja
Venado	0.59 \pm 0.19	0.58 \pm 0.23
Pecari	0.2 \pm 0.13	0.34 \pm 0.2

Figura 19. Tasa de encuentro (IA) (Animal / km recorrido) de pecaríes y venados en el estrato de vegetación de arroyo y selva baja caducifolia.



La tasa de encuentro vario entre los distintos transectos, el transecto del arroyo cajones fue donde se detecto el mayor numero de venados (Figura 19).

5.7.2 Densidad poblacional

Para calcular la densidad de las presas se empleó el transecto en línea y se estimaron las distancias perpendiculares de los animales al transecto solamente para la temporada de secas. No se realizó este trabajo con los individuos de la temporada de lluvias debido a que se reduce la visibilidad. Se empleó el programa *Distance* V.5 (Thomas et al. 2005) para calcular la densidad poblacional (número de individuos por km²) de los venados y de los pecaríes. Todos los animales que fueron detectados en grupo se contaron de manera individual. Se dejó que el programa escogiera el mejor modelo para calcular la densidad.

En la temporada de secas 229 venados y 47 pecaríes fueron contados y estimadas sus distancias perpendiculares para estimar la densidad poblacional. En el estrato de arroyo se reportó la mayor densidad de venados, 30 ind./km² mientras que en el estrato de selva se estimó una densidad de 12 ind./km². Para los pecaríes se estimó una densidad de 6 ind./km² en el estrato de Arroyo y 4.8 ind./km² en el estrato de SBC (Tabla 24). Debido a que la selva baja caducifolia cubre más del 90% de la superficie de la reserva, se emplearon los datos calculados para el estrato de selva baja para estimar la población total de la RBCC. La RBCC cuenta con una extensión aproximada de 130 km², por lo tanto, si las condiciones en la reserva son similares en toda su extensión existen aproximadamente 1560 ejemplares de venado colablanca y 624 de pecarí.

Tabla 24. Densidad poblacional del pecarí y del venado a partir de los conteos en los distintos estratos.

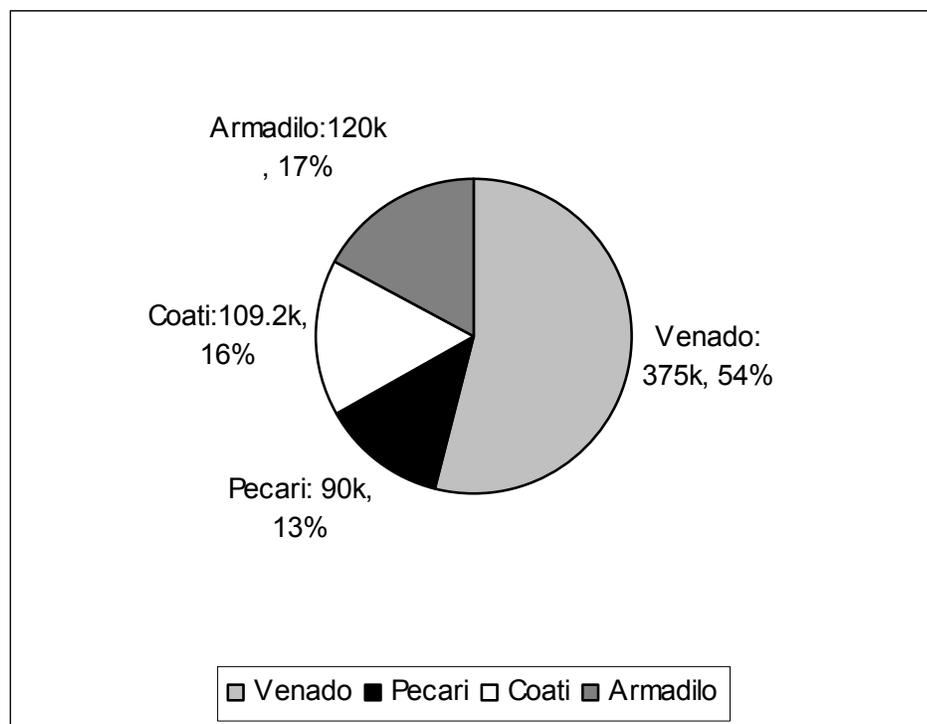
	Vegetación de arroyo			Selva		
	Densidad Ind./km ²	Densidad mínima	Densidad máxima	Densidad Ind./km ²	Densidad mínima	Densidad máxima
Venados	30	19.2	47.71	12.5	7.41	21.1
Pecaries	6	4.19	8.71	4.8	2.39	9.86

5.7.3 Densidad de biomasa de las presas

La biomasa disponible por km² de las cuatro especies presa fue estimada con los datos obtenidos del venado y del pecarí de este estudio. Los datos sobre densidad del coatí

(42.9 por km²) fueron tomados de Valenzuela (1999) y los del armadillo (6 por km²) de Glantz (1992). La densidad de la biomasa de las presas por km² se calculó multiplicando la densidad poblacional de cada especie por el peso promedio. Para la RBCC, la mayor aportación en biomasa por km² fue del venado colablanca con 375k (17%), y la menor del pecarí de collar con 90 k (6%), el coatí y el armadillo aportan 109 y 120 k respectivamente (Figura 20).

Figura 20. Biomasa disponible por especie de presa por km² en la RBCC. (Colores en blanco y negro) y el % de participación.



6. Discusión

6.1 Ámbito hogareño y organización espacial

El ámbito hogareño de los jaguares y pumas fue similar en las dos especies. El ámbito hogareño de los jaguares y pumas macho fue mayor al calculado para las hembras de jaguar y de pumas (Núñez et al. 2002), como ha sido observado en la mayoría de los grandes felinos (Sunquist 1981, Sweanor 1990, Rabinowitz y Nottingham 1986, Bailey 1993). El ámbito hogareño promedio anual de las hembras de jaguar observada en RBCC ($x = 42.5 \pm 16 \text{ km}^2$) es mayor a la reportada para Belice ($10 - 11 \text{ km}^2$) (Rabinowitz y Nottingham 1986), similar a la reportada para Calakmul ($32-59 \text{ km}^2$) (Ceballos et al. 2002), y para el Pantanal, Brasil ($47-83$ y 50 km^2 respectivamente) (Crawshaw y Quigley 1991, Soisalo y Cavalcanti 2006), y menor a los Llanos de Venezuela (80 y 70 km^2) (Scognamillo et al. 2003). Las hembras de puma en la RBCC (Núñez et al. 2002), tuvieron un ámbito hogareño que vario de 25 a 60 km^2 , consistente a lo reportado para Sudamérica (23 a 47 km^2) (Scognamillo et al. 2003) y áreas subtropicales de Florida (39 km^2) (Comiesky et al. 2002). En comparación a la RBCC, las pumas hembra de las áreas templadas y semiáridas fueron considerablemente mayores (60 a 685 km^2) (Seidensticker et al. 1973, Sweanor 1990, Anderson et al. 1992, Franklin et al. 1999, Pittman et al. 1999, Logan y Sweanor 2000).

En la RBCC los jaguares macho usaron en promedio ($x = 100 \text{ km}^2$) un área significativamente mayor a los estimados para Calakmul (58 km^2) (Chávez, en prensa), Belice ($28-40 \text{ km}^2$) (Rabinowitz y Nottingham 1986), y similar a las observadas en Brasil (93 a 130 km^2) (Crawshaw y Quigley 1991); ($20-130 \text{ km}^2$) y Venezuela (100 km^2) (Scognamillo et al. 2003). Los machos de puma tuvieron un ámbito hogareño de 83 km^2 similar al que se ha observado en áreas tropicales y subtropicales como en Calakmul (78 km^2) (Chávez en Prensa), los llanos de Venezuela ($17-100 \text{ km}^2$) (Scognamillo et al. 2003) y los everglades Florida (60 km^2) (Comiesky et al. 2002). Al igual que las hembras los resultados obtenidos en la RBCC fueron menores al promedio estimado para las áreas templadas Sudamérica y Norteamérica (desde 100 a 800 km^2) (Franklin et al. 1999) y Norte América ($110-800 \text{ km}^2$) (Seidensticker et al. 1973, Sweanor 1990, Anderson et al. 1992, Logan y Sweanor 2000).

A pesar de que los machos de jaguar y de puma son mas grandes que las hembras, no explican la variación del tamaño del ámbito hogareño. Hopkins (1989), no encontró correlación entre el tamaño de los individuos y del ámbito hogareño de los pumas. Se ha explicado esta diferencia de los ámbitos hogareños al comportamiento polígamo de los machos (Seindensticker et al. 1973, Kitchener 1991). Los machos mantienen un ámbito hogareño de mayor tamaño para incrementar la posibilidad de sobreponer su ámbito hogareño al de las hembras y por lo tanto aumentar la posibilidad de reproducirse y disminuir la posibilidad de que otro macho mate a sus crías (Sunquist 1981, Kitchener 1991, Logan y Sweanor 2000).

En el caso de las hembras, las necesidades a cubrir dentro del ámbito hogareño son diferentes a los machos. Las hembras deben por lo general buscar áreas con disponibilidad de madrigueras seguras para sus crías y áreas con disponibilidad de presas que facilite la crianza de los crías (Kitchener 1991). Los machos, pueden satisfacer sus necesidades aun con una población de presas dispersa y en bajas densidades que se compensa con el amplio territorio recorrido. Sandell (1989), sugiere que el ámbito hogareño de los carnívoros también puede tener una fuerte influencia por la densidad y distribución de las presas, principalmente si muestran preferencia por una especie en particular. Además de factores intrínsecos como sexo y tamaño, la fisiográfica del paisaje y la disponibilidad y abundancia de las presas también interviene en el tamaño del ámbito hogareño (Gittleman y Harvey 1982, Grigione et al. 2002). El estado reproductivo de las hembras también es un factor que influye en el tamaño del ámbito hogareño.

La jaguar # 610, en el año 2002, comenzó a centrar sus movimientos en un área determinada (búsqueda de madriguera para parir) y mantuvo un ámbito hogareño considerablemente menor al de las otras hembras, pero conforme fue avanzado la temporada de lluvias fue incrementando el tamaño del ámbito hogareño de manera progresiva lo cual puede ser explicado a la necesidad de la madre de recorrer mas territorio para satisfacer los requerimientos alimenticios de ella y su cría en crecimiento. A finales del 2003 la hembra # 610 fue fotografiada con una cría juvenil, confirmando el evento reproductivo. Este tipo de movimientos ha sido también observado en otros felinos (Logan y Sweanor 2002, Grigione et al. 2002).

Todos los felinos monitoreados mantuvieron la mayor parte de su ámbito hogareño dentro de los límites de la RBCC, solamente los machos de ambas especies salieron ocasionalmente de los límites de la RBCC. El jaguar macho # 590 tuvo el 90 % de su ámbito hogareño dentro de los límites de la reserva y cruzo la carretera periódicamente para llegar a algunos sitios determinados, lo que sugiere que este jaguar patrullaba su ámbito hogareño con particularidad. El jaguar macho # 590, el puma macho # 350 y la hembra de jaguar # 050, tuvieron el mayor ámbito hogareño en un periodo de un año.

El ámbito hogareño estimado en base al polígono convexo subestima el tamaño real del ámbito hogareño, ya que no considera la irregularidad del paisaje (Powell 2000). La RBCC es un área con lomeríos y tres grandes cerros en el centro de la reserva conocidos como “cumbres”. Tres de las hembras monitoreadas (# 050, 355, 300) usaron principalmente áreas de lomeríos, mientras que la hembra # 610, la más grande en talla uso principalmente el área de cumbres. En el caso de los machos de las dos especies usaron las dos áreas, tanto lomeríos como el área de cumbres.

El ámbito hogareño de los felinos no es estático, se identificaron dos fases, en el año una en la temporada de secas cuando se registra el menor tamaño del ámbito hogareño y otro durante la temporada de lluvias cuando se incrementa el tamaño del ámbito hogareño respecto a la temporada de secas. El termino de temporada lluvias usado en este contexto, no esta relacionado con el periodo de precipitación sino en el periodo de tiempo que dura la selva y el sotobosque con la mayor parte de su follaje y el agua aun esta disponible en la mayor parte de las posas naturales.

6.1.1 Variación estacional y fidelidad del ámbito hogareño

El polígono del ámbito hogareño de la temporada de secas fue parcial o totalmente cubierto por el polígono del ámbito hogareño durante la temporada de lluvias. El ámbito hogareño de la temporada de secas fue estable mientras que en la temporada de lluvias fue en algunos casos irregular. Durante la temporada de secas, el ámbito hogareño de las hembras de jaguar fue de 23.8 km² y en las lluvias fue de 38 km² hubo un incremento del 31%, el mismo patrón se presento en los machos de jaguar, de 56 km² en las secas a 92 km² en las lluvias, hubo un incremento del 35%. Los pumas macho en promedio incrementaron en un 44% su ámbito hogareño en las lluvias, mayor al calculado para los

jaguares. El cambio estacional del ámbito hogareño de los carnívoros se ha explicado como una respuesta al cambio en la distribución y abundancia de las presas (Sunquist 1981, Sandell 1989, Bailey 1993, Grigione et al. 2002), por factores climáticos como la lluvia (Quigley 1987) o las nevadas (Grigione et al. 2002). Los resultados obtenidos en las abundancias relativas del venado en las dos estaciones apoyan este hecho. Hubo una mayor abundancia relativa en la temporada de secas cuando el ámbito hogareño de los felinos fue menor.

La disminución en la disponibilidad de presas en la temporada de lluvias provoca que los felinos inviertan un mayor esfuerzo de búsqueda y abarque más territorio lo cual se vería reflejado en el incremento en el tamaño del ámbito hogareño. En la temporada de secas la disponibilidad de presas se incrementan debido a que están más localizadas cerca de los arroyos, por la disponibilidad de agua (Mandujano et al. 2002, Valenzuela 2002), facilitando la caza invirtiendo menor tiempo de búsqueda.

La disponibilidad de agua también puede influir en el tamaño del ámbito hogareño. Aunque los carnívoros pueden sobrevivir en condiciones de falta de agua (Schmidt-Nielsen 1997), lo cual podría ser un factor que determina en parte su distribución y comportamiento. Los pumas de Caatinga no mostraron fidelidad a los cuerpos de agua, pero se mantuvieron cerca de ellos durante la temporada de secas (Wolff 2001). Un comportamiento similar podría estar ocurriendo con los jaguares y pumas de la RBCC, durante la temporada de secas se muevan de manera independiente a los pozos de agua, pero sin aventurarse lejos de las áreas donde existe el recurso. Además durante la temporada de secas la cobertura vegetal es mínima, por lo que los jaguares y pumas como otros felinos rara vez exploran nuevas áreas sin la seguridad de la cobertura vegetal (Sunquist 1981, Quigley 1987, Beier 1995), pero durante las lluvias, la vegetación presenta la mayoría de sus hojas ofreciendo protección contra los humanos y favoreciendo mayores movimientos e incursiones en otras áreas.

Las hembras de jaguar fueron más fieles al ámbito hogareño que los machos. La variación entre el centro aritmético del ámbito hogareño de la temporada de secas y la de lluvias fue menor en la hembra que los machos, así como entre el centro aritmético de secas de un año a otro. Las hembras deben asegurar un sitio que cuente con madrigueras y alimento seguro para las crías y mover su ámbito hogareño sería riesgoso,

pero para los machos que pasan gran parte de su tiempo patrullando su territorio, cambiar su ámbito hogareño de sitio no sería problema (Logan y Sweanor 2000).

6.1.2 Núcleo de actividad

Todos los individuos presentaron un núcleo de actividad definido y al igual que en el ámbito hogareño, también presentó dos etapas, una en la temporada de secas y otra en la temporada de lluvias. Los machos de jaguar tuvieron un núcleo de actividad similar al de los machos de puma, y mayor al de las hembras en ambas temporadas (Jaguar machos: secas, $x = 16.2 \pm 5.6 \text{ km}^2$, lluvias, $x = 20.9 \pm 3.5 \text{ km}^2$; pumas: secas fue de $x = 13.4 \pm 5.9 \text{ km}^2$ y $21.4 \pm 7.7 \text{ km}^2$ en lluvias; hembras jaguar: $x = 6.6 \pm 3.1 \text{ km}^2$ en secas y $8 \pm 4.1 \text{ km}^2$ en lluvias). El núcleo de actividad de los jaguares y pumas representó entre el 27 y el 31% de su ámbito hogareño en secas y entre el 22 y el 29% en la temporada de lluvias. El tamaño del núcleo de actividad de los machos de ambas especies fue mayor al de las hembras, y se explica en parte por la talla de los individuos, y la disponibilidad de alimento, además de la disponibilidad de madrigueras en las hembras (Kitchener 1991, Powell 2000, Logan y Sweanor 2002). El área donde se ubicaron los núcleos de actividad de las hembras se caracterizó por ser áreas accidentadas donde potencialmente hay cuevas que podrían servir como madriguera. A diferencia del ámbito hogareño, el nivel de traslape fue reducido entre los núcleos de actividad.

6.2 Traslape del ámbito hogareño y organización espacial

En la RBCC todos los felinos traslaparon su ámbito hogareño en promedio entre el $x = 32$ y el $x = 33\%$ con otro individuo, igual a lo documentado con jaguares y pumas y otros carnívoros neotropicales (Logan y Sweanor 2002, Scognamillo et al. 2003, Silveira 2004, Chávez en prensa). El porcentaje de área compartida entre dos felinos se mantuvo similar entre la temporada de secas y la temporada de lluvias, sin embargo en términos de Km^2 fue mayor en la temporada de lluvias lo que podría estar relacionado con el aumento del ámbito hogareño. Los resultados son consistentes con lo observado en la organización social de los felinos en general (Sandell 1989, Kitchener 1991, Logan y Sweanor 2002), el ámbito hogareño de los machos se traslapa extensivamente a 2 o más hembras, y entre las hembras mantienen un traslape reducido. El traslape extensivo entre machos de dos especies distintas ha sido documentado en otras áreas del

continente, así como entre felinos asiáticos (Crawshaw y Quigley 1991, Anderson et al. 1992, Grassman 1999). En el año 2000, los tres pumas machos traslaparon su ámbito hogareño, entre dos de ellos fue de 40 km², (52 y 75% de su ámbito hogareño respectivamente), mientras que el tercer puma solamente represento el 4 %. (2 km²). Los pumas macho también traslaparon el ámbito hogareño de las hembras de jaguar de manera extensiva. En el año 2001, el ámbito hogareño de dos hembras de jaguar fueron traslapados entre el 70 y el 80% por pumas machos, mientras que entre las dos hembras apenas traslaparon su ámbito hogareño entre 1 y 3%. En el año 2002, un jaguar macho (# 590) compartió el 63% de su ámbito hogareño con dos pumas machos y el 14 y 15.5% con dos hembras de jaguar y se calculo que solo permaneció el 25% libre de traslape. Las dos hembras (# 610 y 355) monitoreadas durante el año 2002 no traslaparon su ámbito hogareño durante la temporada de secas, pero si ocurrió en la temporada de lluvias. A diferencia del año 2000, en este periodo el área de traslape entre el puma # 350 y 319 se incrementó de 1 a 15 km². En el año 2003, el puma macho # 350 compartió el 75% de su ámbito hogareño con 2 jaguares macho (# 590 y # 030) y ligeramente con 2 jaguares hembra. El jaguar macho # 590 y el puma # 350 fueron los que mayor traslape presentaron en este año durante las secas y solamente el 23% estuvo relativamente libre de la presencia de otros felinos. Durante el año 2003 al igual que los años anteriores el traslape entre hembras de jaguar fue mínimo, solamente ocurrió durante la temporada de lluvias. El amplio traslape entre machos que existió inter e intraespecíficamente muestran un alto grado de tolerancia entre los machos y Quigley y Crawshaw (2002) sugieren que es desventajoso invertir energía en la defensa del territorio debido a lo complejo del hábitat. Además, el amplio traslape del ámbito hogareño entre dos carnívoros se compensaría con un ámbito hogareño grande y se reduciría la posibilidad de encuentros antagonistas (Toweill 1986).

No obstante el amplio traslape entre los ámbitos hogareños de los distintos individuos, se observo un traslape del núcleo reducido, lo cual refleja segregación espacial, común en los felinos solitarios (Gittleman y Harvey 1982). El núcleo de actividad es el área de mayor intensidad de uso dentro del ámbito hogareño y generalmente abarcan las áreas donde se concentran los recursos (Burt 1943, Powell 2000), por lo tanto a este nivel se podría detectar un comportamiento territorial (Toweill 1986, Neale y Sacks 2001). Las hembras de jaguar (# 050, 610 y 355) no traslaparon sus núcleos de área en los tres años de monitoreo, y solamente en el año 2003, el núcleo de actividad de las

hembras presento un ligero traslape del núcleo de actividad de los pumas y jaguares macho. Durante las secas del año 2000 el núcleo de actividad de los machos puma (# 350 y 890) traslaparon su núcleo de actividad en menos del 50% para ambos felinos y el puma # 319 mantuvo un ámbito hogareño aislado de los otros machos y de las hembras de jaguar. En el año 2002, el núcleo de actividad de los dos machos de puma (# 350 y 319) no se traslaparon, pero fueron traslapados por el jaguar macho # 590, y durante las secas del año 2003 dos machos de jaguar (# 590 y # 030) traslaparon su núcleo de actividad en menos del 35%, pero ambos jaguares fueron traslapados por el puma macho # 350. En la temporada de lluvias, el traslape del núcleo de actividad se redujo, refuerza la hipótesis de que en la temporada de lluvias la segregación se incrementa ante la posible disminución de la disponibilidad de las presas. Mediante el método kernel (Worton 1989), se observó que los núcleos de actividad no son usados de manera uniforme, existen áreas usadas con mayor intensidad lo cual podría ser un indicador de distribución en parches de los recursos. Logan y Sweanor (2002), encontraron que los pumas usaron su ámbito hogareño por parches, asociado a la disponibilidad de los venados, en particular en la temporada de secas cuando los venados (presa principal), se concentro en las cercanías de los cuerpos de agua.

En base a las distancias entre los centros aritméticos del ámbito hogareño de los felinos indica que ambas especies tienen una organización espacial y social similar. Todos los felinos vecinos mantuvieron una distancia promedio de $x = 5344$ m y con su vecino más cercano mantuvieron una distancia promedio de $x = 3612$ m. La distancia entre los centros de los ámbitos hogareños de los jaguares fue similar al calculado para los pumas e indica que ambas especies de felinos tienen una organización espacial y social similar. Los jaguares y pumas como todos los felinos solitarios tienden a mantener una organización social basada en la territorialidad (Kleiman y Eisenberg 1973, Kitchener 1991), y se espera que en una situación ideal la distancia entre los centros aritméticos sea similar. Con base al índice de agregación (Clark y Evans 1954), se calculó que durante el año 2000 la distribución de los felinos tendió ligeramente a la agregación ($r = 0.59$), y el año 2002 y 2003 la distribución de los felinos tendió al evitamiento ($r = 1.3$ y 1.5). El índice de agregación de los centros aritméticos indica que los felinos tienden hacia el evitamiento mutuo. En el año 2000, cuando el valor de $r < 1$ se registraron 3 pumas y 4 jaguares en la RBCC, y cuando el valor de $r > 1$ se identificaron 6 jaguares y 3 pumas, y 7 jaguares y 4 pumas, en el 2002 y en el 2003 respectivamente. Debido al número de

individuos de jaguares y pumas sin radicollar ($n = 4 \pm 2$) que compartieron el territorio con los individuos monitoreados es difícil determinar la organización espacial con precisión, pero se puede apreciar un incremento en los valores de r con el incremento de la abundancia de felinos, en particular la de los jaguares. Los valores de r no son altos para la población de felinos grandes en la RBCC, pero apoya los resultados obtenidos en el traslape del núcleo de actividad que indican un nivel de segregación espacial a una escala fina. Debido al número de individuos de jaguar registrados, el año 2003 ofrece la mejor representación de la organización espacial, y el valor de $r = 1.5$ indica evitamiento mutuo (Krebs 1989).

La ubicación simultánea entre 2 o más felinos que compartieron parte de su ámbito hogareño vario de 350 m hasta 12,200 m y de 750 m a 13,200 m en la temporada de lluvias. La distancia mantenida entre dos felinos se incremento ligeramente en la temporada de lluvias pero no fue significativo. La distancia promedio mantenida entre jaguar-jaguar, puma-puma y jaguar-puma no vario entre las especies ni entre ellas y sugiere que los jaguares y pumas se organizan de tal manera que mantienen una distancia entre ellos y apoya los resultados obtenidos en la distribución de los centros aritméticos ($r = 1.5$) y el traslape del núcleo de actividad. Aunque los jaguares y pumas mantienen un amplio traslape en los ámbitos hogareños, la separación por distancia física y segregación al nivel de núcleos de área facilitan la coexistencia de los jaguares y pumas.

6.3 Patrones de movimiento y actividad

Los jaguares y pumas fueron muy móviles y cambiaron de sitio entre 2 y 5 días. En un periodo de 24 h la distancia recorrida por los pumas y jaguares fue similar ($x = 2670$ m los machos, $x = 2063$ m las hembras, $x = 2133$ m los pumas macho), y dos tipos de movimientos básicos fueron identificados. El primer tipo de movimiento se caracteriza por mantener una distancia corta entre el punto inicial y punto final, lo cual sugiere un movimiento de búsqueda de alimento, y el segundo tipo de movimiento se caracterizo por tener una distancia final larga entre el punto inicial y el punto final, y se explica como un movimiento de cambio a un nuevo sitio de caza. Se identifico un tercer tipo de movimiento errático y en ocasiones unidireccional que se presento exclusivamente durante la temporada de lluvias y podría ser indicativo de un proceso de dispersión y/o cambio de

ámbito hogareño. Estos movimientos también han sido identificados en otros estudios de felinos (Beier 1995, Logan y Sweanor 2000).

Los movimientos cortos variaron entre hembras y machos de jaguar, las hembras recorren menos distancias que los machos y entre los machos fue similar. La distancia final de las hembras fue de $x = 780$ en promedio y de los machos de jaguar fue de $x = 1549$, y de puma $x = 1414$. Este tipo de movimiento generalmente se realiza en menos del 20% del ámbito hogareño. La diferencia entre la distancia recorrida y la distancia final fue corta, una proporción de 4-6 a 1 m en las secas y de 5-6 a 1 m en las lluvias. Los movimientos de este tipo ocurrieron principalmente en los arroyos y reflejan en parte la distribución de las presas y la disponibilidad de áreas de acecho asociadas a los arroyos, donde hay grandes rocas y árboles con troncos gruesos (Kleiman y Eisenberg 1973). La proporción de la distancia recorrida esta ligada al sexo, las hembras son menores en tallas y tienen un ámbito hogareño menor al de los machos. Logan y Sweanor (2000) y Sunquist (1981), también encontraron que los pumas y tigres hembra realizaron recorridos mas cortos al de los machos y lo atribuyen a la necesidad del macho de patrullar su territorio mientras cazan (Kitchener 1991). Los felinos que habitan los bosques invierten mas tiempo recorriendo y buscando presas, debido a que es poco predecible determinar la ubicación de las presas en la densa vegetación con excepción de los cuerpos de agua (Emmons 1987). El movimiento de los jaguares y pumas por lo general mantuvo una dirección determinada, lo cual podría ser explicado al seguimiento del cauce de los arroyos.

En los movimientos largos no hubo diferencias en la distancia recorrida entre los machos de jaguar y puma, pero si hubo diferencias entre los machos y hembras. Los machos de jaguar y puma invirtieron menos tiempo de búsqueda de alimento (relación de 1.6:1), pero realizaron recorridos mas largos que las hembras a la distancia recorrida que en las hembras (relación de 2.1:1). Los jaguares y pumas machos como todos los felinos patrullan regularmente sus territorios y gastaron gran parte del tiempo en esta actividad a diferencia de las hembras que dirigen sus actividades a la búsqueda de alimento y madrigueras (Kitchener 1991, Sunquist 1981, Logan y Sweanor 2000). La distancia recorrida calculada mediante radiotelemetría, debe ser tomada con precaución debido a lo accidentado del terreno y la limitada precisión de este tipo de herramientas para

determinar patrones de movimientos finos, no obstante es de utilidad para calcular la distancia recorrida en periodo de 24 h.

Se observo un tipo de movimiento errático en algunos individuos como el puma macho # 319 y el jaguar macho # 030 fuera de los límites de la reserva por un periodo largo de tiempo (entre 15 y 30 días). Este tipo de movimientos se han observado con anterioridad en el área de estudio y fueron preludeo de dispersión y/o cambio ámbito hogareño (Núñez y Miller 1996). De manera arbitraria se excluyeron estas ubicaciones en el análisis del ámbito hogareño. Generalmente estas “salidas exploratorias” sucedieron 1 o 2 ocasiones y fueron durante los meses de mayor precipitación pluvial (ago-sept). Durante estas salidas el jaguar # 030 y el puma # 319 se introdujeron en áreas con perturbación moderada y siempre fueron localizados en áreas con cobertura vegetal. Beier (1993, 1995), Logan y Sweanor (2000) y Quigley y Crawshaw (2002), encontraron un patrón similar en la dispersión de los pumas y jaguares. A diferencia de estos autores donde los individuos en dispersión fueron juveniles o subadultos, el jaguar y puma machos de este estudio ya eran adultos con un ámbito hogareño definido.

6.3.1 Patrón de actividad

Los jaguares y pumas pueden estar activos a cualquier hora del día y hubo dos picos de actividad entre las 02:00 y 06:00h y otro entre las 18:00 y 22:00h. Los horarios de actividad de los jaguares y pumas de la RBCC son similares a la de otras especies de felinos (Sunquist 1981, Rabinowitz y Nottingham 1986, Crawshaw y Quigley 1989, Grassman 1999). Los felinos a diferencia de otros carnívoros carecen de depósitos de energía por lo que tienen que estar en constante búsqueda de alimento. Los jaguares y pumas se mantuvieron activos hasta 14 horas del día y no se observaron diferencias en las horas de actividad que pudieran explicar la coexistencia de ambas especies. Usualmente la actividad de los carnívoros y de algunos felinos está ligada a la actividad de las presas (Schaller y Crawshaw 1980, Rabinowitz y Nottingham 1986, Emmons 1987). En la RBCC los venados son mas activos en las primeras horas del día (9:00 -12:00 h) y de la tarde (16:00 -18:00 h) (Mandujano et al. 2002), y no ayuda a explicar el patrón de actividad de los felinos que son crepusculares. Los armadillos y pecaries (Obs. pers), son nocturnos principalmente y si coinciden con los horarios de los jaguares y pumas lo que se ve reflejado en al dieta. Otra explicación para una mayor actividad crepuscular y

nocturna es en respuesta a la estacionalidad climática. Durante la temporada de secas en las horas más calidas los jaguares y pumas estuvieron la mayor parte del tiempo inactivos. La temperatura ambiente puede alcanzar altas temperaturas hasta de 30° C (García-Oliva 2000) en las horas más calidas del día y la actividad física demanda una gran cantidad de agua, por lo que la inactividad es una estrategia en áreas donde el recurso agua es limitado (Schmidt-Nielsen 1997). Durante la temporada de lluvias los jaguares y pumas fueron más activos en las horas del día que en las secas, en particular en los días nublados o después de lluvias recientes. Este patrón en los horarios de actividad ha sido consistente con otros estudios de felinos, y se ha observado que a mayor temperatura menor actividad (Sunquist 1981, Crawshaw y Quigley 1991, Mills y Biggs 1993). Otro factor que se ha reportado como influyente es la actividad humana, en aquellas áreas de intensa actividad humana, los carnívoros son nocturnos principalmente para evitar el encuentro con los humanos. En años recientes, después de más de 10 años de protección de la RBCC, se han registrado jaguares y pumas activos a cualquier hora del día.

6.4 Selección de Hábitat

La selección de hábitat ocurre cuando los componentes del paisaje son usados en mayor proporción de su disponibilidad y afecta en la adecuación de los individuos influyendo en la oportunidad de forrajeo y exposición a depredadores y competidores (Kunkel y Pletscher 2002, Mauritzen et al. 2003).

En la RBCC los jaguares y pumas prefirieron los arroyos sobre la selva baja caducifolia para realizar sus movimientos diarios. Al comparar las ubicaciones de los jaguares y pumas contra puntos al azar, resultó que los jaguares y pumas mostraron mayor asociación a los arroyos que a incursionarse a la selva baja caducifolia, no obstante el puma a diferencia del jaguar uso también pequeños arroyos que son afluentes de los grandes arroyos y que se internan en los cerros. Los arroyos presentan varias ventajas sobre la selva baja que apoyan los resultados obtenidos. Los felinos son carnívoros poco cursoriales, adaptados a cazar al acecho (Kleiman y Eisenberg 1973, Kitchener 1991, Sunquist y Sunquist 1989), y las áreas rocosas de los arroyos ofrecen estos espacios. Los arroyos en la RBCC son de corto recorrido y accidentados con gran cantidad de rocas y recovecos que facilitan el acecho a los depredadores.

Aproximadamente el 90% de los venados encontrados comidos por felinos se localizaron en las orillas de los arroyos (Núñez, datos no publicados). Durante la temporada de secas, el agua existe solamente en algunas posas de agua y presas, por lo que el venado y los coatíes concentran sus actividades cerca de la vegetación de arroyo estos lugares (Mandujano 1995, Valenzuela 1999) y la posibilidad de capturar una presa es mayor que en la selva baja donde hay pocos lugares para acechar con éxito. Los arroyos también ofrecen una vía de comunicación limpia con pocos obstáculos y desplazarse a otros sitios de caza. De acuerdo a varios autores (Schaller 1967, Taber et al. 1997, Silver et al. 2004), los grandes felinos cuando no están cazando gustan de usar brechas y senderos para moverse. Además de los arroyos, los pumas también incursionaron en la selva y esto podría ser una explicación al uso de la iguana negra en la dieta del puma. Durante la temporada de lluvias, los jaguares y pumas continuaron usando los arroyos para realizar sus actividades principalmente.

En áreas donde existen grandes bloques de hábitat, se ha observado separación espacial entre carnívoros simpátricos (Seidensticker 1976, Schaller y Crawshaw 1980, Durant 1998, Fedriani et al. 2001). A diferencia de lo observado en la RBCC, se ha reportado que jaguares y pumas pueden coexistir por selección de hábitat, los jaguares prefirieron áreas más densas, con disponibilidad de agua y los pumas las áreas más secas (Emmons 1987, Rabinowitz y Nottingham 1986, Schaller y Crawshaw 1980, Quigley y Crawshaw 2002, Chávez, en prensa). Similar a lo observado en la RBCC, en los llanos de Venezuela (Scognamillo et al. 2003) y en el Peten (Estrada 2006), Guatemala los jaguares y pumas usaron el mismo tipo de hábitat y explican la coexistencia a la abundancia de presas, lo que apoya también los resultados de este estudio. El uso por parte del puma de los arroyos chicos ofrece dos ventajas principalmente, la primera es reducir la competencia por interferencia y/o antagonismos con el jaguar y la segunda sería el acceso a presas como la iguana negra, que es más común en la vegetación de arroyo (Obs. pers). La talla del jaguar en la RBCC es un poco más grande que la de los pumas por lo tanto se puede esperar que los últimos intenten evitar la presencia de los primeros para evitar posibles agresiones (Palomares y Caro 1999). De acuerdo a Case y Gilpin (1974), la selección diferencial de hábitats permitiría a los individuos de cada especie determinar la distribución de los recursos a un nivel fino.

6.5. Hábitos alimentarios

En la RBCC, las presas medianas y grandes son importantes para el jaguar y el puma, el PPPV calculado fue 12.11 kg para el jaguar y 10.8 kg para el puma, coinciden con los resultados encontrados en otros estudios (Rabinowitz y Nottingham 1986, Aranda y Sánchez 1996, Taber et al. 1997, Farrell et al. 2000, Oliveira 2002, Crawshaw y Quigley 2002, Leite y Galvao 2002) donde las presas grandes y medianas constituyen los componentes más importantes de la dieta. Estos valores reflejan la importancia de los mamíferos grandes como el venado en la dieta de ambas especies (58.3% y 67.2% biomasa relativa respectivamente). La dieta del jaguar y del puma en la RBCC son muy parecidas, se compone básicamente de las mismas especies de mamíferos, pero el índice del nicho estándar alimenticio del jaguar ($B_{sta} = 0.6$), indica que usa las presas de una manera más uniforme que el puma ($B_{sta} = 0.3$) y la explicación podría estar en la preferencia del puma que uso en mayor proporción al venado colablanca.

La diversidad de la dieta de ambos felinos es una de las menores reportadas para el neotrópico, lo cual se puede explicar a la baja diversidad de presas potenciales en la zona de estudio. En las zonas tropicales más húmedas y/o cercanas al ecuador, hay mayor diversidad de mamíferos grandes y medianos que en los bosques templados y la zona de estudio (Eisenberg 1980, Iñiguez y Santana 1993), por lo tanto pueden hacer uso de un número mayor de presas. En la RBCC solamente dos especies de mamíferos (Ceballos y Miranda 2000) superan los 15 kg de peso, mientras que en Centro y Sudamérica entre 5 y 8 o más especies superan los 15 kg de peso (Emmons 1997) y por lo tanto hay mayor disponibilidad de presas y tamaños.

El mayor uso del venado colablanca por parte del jaguar y del puma en la RBCC, nos acerca más a los datos obtenidos en estudios de pumas en zonas templadas y semiáridas de Norteamérica (Logan y Sweanor 2002, Rosas et al. 2003, Soria y López 2006). En el sentido estricto el jaguar y el puma, podrían considerarse oportunistas ya que el venado colablanca es la presa más abundante en la RBCC. No obstante que el jaguar uso al venado en proporción a su abundancia, el puma lo uso en mayor proporción de lo esperado y es consistente con otros autores que reportan que el puma es una especie que prefiere el venado como presa principal (Dixon 1982, Iriarte et al. 1990, Aranda 1994, Novack et al. 2005). De acuerdo a varios autores (Gonyea 1976, Aranda 1994, Aranda

y Sánchez 1996), el puma tiene una morfología que lo hace más ágil y veloz, que lo favorece para perseguir y capturar ungulados, como el venado cola blanca (*Odocoileus* spp.), mientras que al jaguar más fuerte y robusto, es más lento se le asocia comúnmente como un depredador pecaríes (Emmons 1987, Seymour 1989, Aranda 1994, Chinchilla 1994). El venado colablanca es una especie abundante (12 ind. por km²) en la RBCC y esa podría ser una explicación a su mayor uso sobre los pecaríes. Otros estudios también han reportado que el jaguar depreda principalmente sobre otras especies que no son pecaríes como los armadillos (Rabinowitz y Nottingham 1986, Novak et al. 2005, Weckel et al. 2006) y/o los cervidos (*Mazama* spp), debido a que son abundantes. Considerando que el jaguar es un felino robusto el venado podría ser una presa difícil para capturar en una área abierta y llana, sin embargo en la RBCC el paisaje está dominado por lomeríos y cañadas rocosas que ofrecen un sin número de recovecos y escondites que facilitan el acecho y permitir capturar a las presas mediante un rápido ataque.

El pecarí de collar, considerado como la presa primordial del jaguar (Aranda 1994), fue la segunda presa en importancia en este estudio para ambas especies de felinos y fue consumido en proporción a su abundancia. La abundancia del pecarí fue menor a la del venado, con una relación de 2.5 venados por pecarí, mientras que en otras áreas del continente el pecarí fue más abundante como en Belice donde se reportó una relación de 5.2 pecaríes por cada Temazate (*Mazama* spp) (Novack et al. 2005). En áreas donde el pecarí fue presa importante en la dieta del jaguar (Aranda 1993, Chinchilla 1997, Amin 2004, Weckel et al. 2006), también fue una especie abundante y consumida en mayor proporción a su abundancia. Una de las razones por las cuales el pecarí no fuera tan importante como el venado en la dieta del jaguar, podría estar relacionado a que el pecarí pasa mayor parte del tiempo dentro de la selva donde de los jaguares y pumas se internan relativamente poco y donde son más difíciles de capturar. Los pecaríes en la RBCC forman pequeñas manadas de 2 a 4 individuos (Mandujano et al. 2002), que podrían ser disuasivos para un jaguar adulto y ser cazados relativamente fácil, por lo que la idea de que son poco consumidos debido a que habitan principalmente dentro de la selva cobra mayor fuerza. El uso del pecarí por parte del puma es consistente a lo observado en el resto del continente, donde el pecarí generalmente es una presa secundaria. Siendo una de las explicaciones dada en base a la morfología del puma que es esbelta y con una cabeza pequeña en proporción a su cuerpo (Gonyea 1976, Biknevicius y Vankenburgh 1996), por lo que carece de la fuerza del jaguar para matar rápidamente a una presa tan agresiva como los pecaríes, que en ocasiones

pueden matar a su depredador como el jaguar (Perry 1970). El uso de los armadillos y coatíes por el jaguar y el puma también han sido reportados a lo largo de su rango de distribución, y generalmente son presas de importancia media. En casos particulares como en Belice (Rabinowitz y Nottingham 1986, Weckel et al. 2006) y Guatemala (Novack et al. 2005), los armadillos fueron de las presas principales del jaguar y fue atribuido a su abundancia y la falta de grandes presas. En la RBCC el armadillo fue usado en proporción a su abundancia, pero estos resultados deben tomarse con reserva debido a que la densidad empleada para calcular el uso esperado fue obtenido de Glanz (1990) quien trabajo en la Isla de Barro Colorado. El puma también uso al armadillo en proporción a su abundancia. Pocos estudios reportan al armadillo como presa importante del puma (Crawshaw 1995). En la selva seca de Caatinga, Brasil Wolf (2001), encontró que los pumas preferían al armadillo de manera muy marcada y lo atribuye a la facilidad de captura debido a sus hábitos ruidosos de alimentación. En la RBCC, la población de armadillos no han sido evaluada, pero avistamientos y cadáveres encontrados indican que son mas abundantes en las partes bajas de la reserva donde los suelos son mas profundos y suaves (Cotler et al. 2002). Si la distribución del armadillo se da en parches principalmente en las áreas de suelos suaves, podríamos entonces suponer o que algunos felinos usan al armadillo como presa de manera oportunista o prefieren a los armadillos e invierten energía en su búsqueda.

El jaguar y el puma al igual que otros grandes carnívoros se alimentan también de otros carnívoros de menor talla como los coatíes (Palomares y Caro 1999). En la RBCC los coatíes fueron consumidos en proporción a su abundancia por los pumas, y los jaguares lo usaron en menor proporción de lo esperado. El bajo uso de los coatíes por los jaguares es contrario a lo que se ha observado en otros estudios (Aranda y Sánchez 1996, Amin 2004, Novack et al. 2005). Los coatíes que ofrecen mayor biomasa, son los machos solitarios y de acuerdo a Hass y Valenzuela (2002) son los más depredados. El comportamiento ruidoso del coatí mientras busca alimento y se desplaza, podría hacerlo un blanco atractivo y fácil de localizar, pero la sociabilidad le ofrece una mayor vigilancia contra los depredadores (Hass y Valenzuela 2002), pero no así a los solitarios que a pesar de su talla y agresividad tiene menos oportunidad por la falta de la vigilancia grupal mientras se alimenta.

Se puede considerar que el jaguar y puma en la RBCC consumieron todas las especies de mamíferos grandes y medianos disponibles, con excepción de los mapaches cuyas poblaciones se concentran en las partes bajas de la reserva, donde hay mayor

disponibilidad de cuerpos de agua. Tampoco consumió los tlacuaches que son comunes y una explicación podría ser su desagradable sabor a almizcle. El puma también consumió reptiles como la iguana negra que es abundante en la zona, la iguana negra es un reptil relativamente abundante en la selva baja donde este felino incursiona con regularidad por lo que esta disponible para los depredadores como los pumas y ocelotes (Villa et al. 2003).

6. 5.1 Traslape de nicho alimenticio

Los resultados obtenidos muestran que el jaguar y el puma en la RBCC tienen una dieta muy similar y no es en esta dimensión del nicho que se favorece la coexistencia de ambas especies. Las presas consumidas más importantes del jaguar y el puma son básicamente las mismas. Cuatro especies, venados, pecaríes, armadillos y coatíes de siete registradas, fueron compartidas por ambos felinos. Las cuatro especies mencionadas en su conjunto representaron el 100 % y 94.8 % de la biomasa consumida por el jaguar y el puma respectivamente. La diferencia radica en el hecho de que el puma depreda más sobre el venado colablanca y otras pequeñas especies como la iguana negra.

El traslape alimenticio entre jaguar y el puma fue muy alto (Pianka = 0.93, Morisita = 0.95), prácticamente un traslape total. No se obtuvo evidencia de uso diferencial de las presas, ya sea por especie o por clases de tallas como se ha observado con tigres (*Panthera tigris*) y leopardos (*Panthera pardus*), (Seidensticker 1976, Karanth y Sunquist 1995) o con jaguares y pumas en el Peten, Guatemala (Novack et al. 2005). Donde hay especies ligadas a ciertos tipos de hábitat podría facilitarse la coexistencia entre carnívoros por el uso diferencial de las presas. El venado colablanca al igual que otros mamíferos como los coatíes (Valenzuela 1999), se distribuyen a lo largo de paisaje pero aquellos individuos o manadas que tienen acceso a la vegetación de arroyo suelen concentrarse ahí. Por este motivo, la posibilidad de encontrarse con un venado es igual para las dos especies de depredadores.

Pocos estudios reportan un traslape trófico con los valores calculados para la RBCC. (Apéndice IV), Amin (2004) calculó un traslape del 95% (Morisita) para Calakmul, pero un estudio realizado 10 años antes en el mismo sitio reportó un traslape del 45%. En los llanos de Venezuela, Scognamiglio et al. (2003), calculó un traslape del 0.70 (Pianka). Los valores de sobreposición de nicho tan altos como los mencionados, pueden indicar dos

hechos, o existe un abundante suministro de presas para las dos especies o bien que existen diferencias en otro eje de los mecanismos segregatoriales, como el espacio y el tiempo. Por otro lado cuando los valores de traslape alimenticio son bajos, puede significar la ausencia de competencia por que las especies se alimentan de presas diferentes o por que la especie dominante (en este caso el jaguar) no permite a las otras tener acceso al recurso.

Cuando las densidades de las presas son altas y la diversidad baja el traslape de nicho alimenticio es alto y aunque ayuda a la coexistencia, otros factores son complementarios (Seidensticker 1976, Sunquist et al. 1989, Mills y Biggs 1993). En base a lo anterior, el jaguar y el puma se alimentan de la especie más abundante y productiva de la RBCC, el venado cola blanca. Si tomamos en cuenta la estacionalidad y las características topográficas de la zona de estudio, los venados así como otras especies son vulnerables, pero de acuerdo a sus densidades calculadas (12 ind. por km²) (Mandujano et al. 2002 este estudio) es más factible que los felinos encuentren un venado que otra especie de presa en particular durante la temporada de secas por que las presas buscan los cuerpos de agua protección contra radiación solar.

Cuando existe diversidad de especies y tallas de presas, el traslape del nicho es menor y favorece la coexistencia como se observo en Calakmul (Aranda y Sánchez 1996), en Corcovado (Chinchilla 1994) y en el Peten (Novack et al. 2005) (Pianka = 0.45, 0.38 y 0.30 respectivamente), los más bajos calculados para éstas dos especies de felinos. En los tres sitios los felinos prefirieron presas diferentes, el jaguar depredó sobre los pecaríes y el puma sobre los venados (Chinchilla 1994, Aranda y Sánchez 1996) y en el caso del Peten el jaguar prefirió al armadillo y los coatíes mientras que los pumas al Temazate (*Mazama* spp.) (Novack et al. 2005). En otros sitios como en Manu, Perú (Emmos 1987), también se reporto un traslape bajo (Pianka = 0.26), a causa de una mayor diversidad de presas. Los mayores valores de traslape de nicho alimenticio fueron calculados para las áreas en donde el ganado fue la presa principal y abundante como en el Pantanal, Brasil (Quigley y Crawshaw 2002). Un estudio mas reciente en Calakmul (Amin 2004), también reporto un alto traslape (Morisita = 0.95) similar a la RBCC, por la depredación de mamíferos medianos que fueron muy abundantes.

La abundancia de las presas disponibles es uno de los factores que influyen en el tamaño del ámbito hogareño, traslape espacial, abundancia de depredadores y la competencia ínterespecífica (Schaller 1967, Mech 1970, Karanth y Sunquist 1995, Creel et al. 2001, Karanth et al. 2004). Los resultados de la RBCC muestran que el alto traslape alimenticio se debe a la abundancia del venado colablanca que aporta 350 kg por km² (1250 venados / 100km² en una dimensión). Debido a que en el trópico los cadáveres se decomponen rápidamente y son consumidos por los zopilotes (*Cathartes aura*) al 2do o 3er día, los jaguares y pumas se alimentan de una presa como los venados durante uno o dos días máximo, y esto implica matar y consumir aproximadamente una presa grande por semana.

En base a lo anterior y a los datos obtenidos en el uso de las presas, esperaríamos que en el periodo de un año un jaguar adulto sin crías consumiera un mínimo de 34 venados y 15 pecaries, y un puma sin crías 39 venados y 11 pecaries (Tabla 25), para satisfacer sus necesidades energéticas básicas. Las especies como los armadillos y coatíes, que pueden ser consumidos en un solo evento complementarían los requerimientos energéticos.

Tabla 25. Numero de individuos de cada especie de presa que requiere anualmente un jaguar y un puma para satisfacer sus necesidades.

Especie presa	Peso (Kg)	No de individuos de presa por felino	
		Jaguar	Puma
Venado	30	34	39
Pecari	20	15	11
Armadillo	6	43	20
Coatí	4.2	35	36

De acuerdo a Karanth et al. (2004), la abundancia de los depredadores esta en parte relacionada a la abundancia y distribución de las presas, por lo tanto una población de 1250 venados, 450 pecaries y 2700 coatíes, podrían alimentar perfectamente a una población de entre 10 y 15 felinos en 100 km², sin causar merma en las poblaciones de venado a la tasa de reclutamiento calculada por Mandujano et al. (2002).

6.6 Abundancia y disponibilidad de presas

Los venados mantuvieron una mayor tasa de encuentro relativa en la vegetación de arroyo que en la selva baja caducifolia, y fue mayor en la temporada de secas que en la temporada de lluvias. El término temporada de secas y temporada de lluvias usadas en este estudio no corresponde a los meses con precipitación, sino más bien a las características del paisaje. La temporada de secas correspondería al periodo en que la selva ha perdido gran parte de sus hojas y el agua solamente se encuentra en posas de agua, mientras que la temporada de lluvias correspondería a los meses donde la mayor parte de la vegetación aun posee sus hojas y el agua esta disponible en grandes charcas y posas. En el caso de los pecaríes, la tasa de encuentro fue ligeramente mayor en la selva baja y en la temporada de lluvias. La abundancia de los venados y pecaríes vario en dos dimensiones, tiempo y espacio. Durante el estudio se pudo determinar que los venados y pecaríes no se distribuyen de manera uniforme, la tasa de encuentro (No. animales vistos / distancia recorrida) vario entre los 6 transectos. Los resultados de la tasa de encuentro no es un indicador al menos en el área de estudio de la selección del hábitat por parte de los venados y pecaríes.

En la RBCC la vegetación de arroyo o selva mediana subperenifolia esta limitada a las orillas de los arroyos mas grandes y cañadas profundas (Valenzuela 1999) y en el mayor de los casos consta solamente de algunos elementos arbóreos como el mojote (*Brosimum alicastrum*), las higueras (*Ficus spp*), el culebro (*Astronium graveolens*) entre otros, y esto sugiere que este tipo de vegetación tiene un efecto a nivel de individuos y no poblacional. De acuerdo a Madujano (2002, 2004), encontró que en la temporada de lluvias el venado prefirió la SBC lo cual es consistente con este estudio, pero en la temporada de secas se encontró que hubo mayor tasa de encuentro en la SMS que en la SBC, lo cual fue contrario a los resultados de Mandujano (2004). Los resultados encontrados en el presente estudio reportan que en la temporada de secas los transectos asociados a la vegetación de arroyo fueron los que tuvieron mayor tasa de encuentro ($x = 1.34$ ind / km) que los asociados a la selva baja caducifolia ($x = 0.43$ ind / km), por lo contrario los pecaríes fueron mas comunes en la selva baja ($x = 0.23$ ind / km) que en la vegetación de arroyo ($x = 0.14$ ind / km). Una explicación a los resultados encontrados podría ser la mayor disponibilidad de agua en pozo y follaje de la SMS en los meses más críticos del año. Debido a la estacionalidad climática, el agua es un recurso limitado (Valenzuela 1999) en la temporada de secas y se han cuantificado que de los 12 pozos naturales registrados, la

mayoría de ellos se secan a finales de abril - principios de mayo cuando comienza la temporada mas fuerte de calor (García-Oliva et al. 2002) y es en esta temporada que se comienza a observar una mayor presencia de los venados en la SMS. La mayor disponibilidad de sombra durante el día en la SMS es un alivio para los venados y pecaríes durante las horas con mayor radiación solar (Mandujano y Gallina 1995) en la temporada de secas. Valenzuela (1999) también reporto que los coatíes usaban la SMS en mayor proporción de lo esperado y lo cual se atribuye a la mayor abundancia de cobertura foliar (temperatura mas fresca), humedad edáfica (plantas con mayor humedad) y disponibilidad de agua.

Mandujano et al. (2002), considera que los venados prefieren la selva baja caducifolia todo el año por dos razones básicas: mayor calidad de alimento y protección contra depredadores, sin embargo hay que considerar que el estudio de Sánchez et al. (1997) y Mandujano et al. (2002) fueron realizados en un sitio (área aprox. de 2000 has) compuesto de parches de SBC y SMS. Si consideramos un ámbito hogareño de 1.5 a 2.5 km² (Sánchez et al. 1997) para los venados en la temporada de secas, la posibilidad de que estos individuos se alimenten en la SBC y se refugien en la SMS es alta. Fuera de los límites de la Estación de Biología existen cerros de hasta 300 y 400 m de altura que están cubiertos principalmente por SBC y considerando el ámbito hogareño calculado por Sánchez (1995) (1.5 - 2.6 km), los individuos que se encuentran en gran parte de la reserva no usaran la SMS. Una explicación a los resultados obtenidos, es que los venados observados en la SMS solamente usen este tipo de vegetación durante las horas del día y se mantengan en las cercanías durante la noche, mientras que los venados observados en la SBC permanezcan la mayor parte del día en este tipo de vegetación. De acuerdo a Henderson et al. (2000), el movimiento diario de los venados y el tamaño del ámbito hogareño es un indicativo de la densidad poblacional, y en base a los datos de Sánchez (1997) que reporta ámbitos hogareños y movimientos diarios reducidos, sugiere una abundancia alta y que la presencia de los venados que usan la SMS esta limitado a los venados que habitan en las cercanías de la SMS principalmente.

6.7 La coexistencia del jaguar y del puma en la RBCC

Los resultados obtenidos en este estudio muestran un amplio traslape del nicho alimenticio, espacial y temporal. El factor más influyente en la coexistencia de las

especies es la diversidad y abundancia de presas disponibles (Seidensticker 1976, Rosenzweig 1966, Karanth y Sunquist 1995, Palomares y caro 1999, Donadio y Buskirk 2006), y la disponibilidad esta determinada por la productividad de la especie presa y de la intensidad con que la usen los otros depredadores (Hespenheide 1975). Teóricamente cuando la presa “preferida” de uno o más depredadores escasea, los depredadores usarían a las presas disponibles en proporción a su abundancia en el hábitat (Griffiths 1975). Siguiendo lo anterior, si la presa mas abundante es una especie altamente productiva como el venado colablanca, esperaríamos que fuera ampliamente usada por los depredadores como sucede en la RBCC. Cuando la abundancia de presas grandes como el venado colablanca y el pecari son altas y existen presas medianas como el coatí y los armadillos en números adecuados, se facilita la coexistencia de los jaguares y pumas.

La RBCC con 13,000 has no ofrece grandes machones de hábitats bien diferenciados que propicien la concentración de presas o un uso diferencial de los depredadores, no obstante la heterogeneidad del terreno permitió separación ecológica por uso diferencial del hábitat a un nivel fino. Los jaguares y pumas usaron principalmente los arroyos y la SMS, pero a diferencia del jaguar, los pumas también usaron la SBC ocasionalmente. Es factible que los pumas usen ocasionalmente la SBC para evitar encuentros antagónicos con el jaguar y aprovechar recursos alimenticios como las iguanas.

Existe evidencia de interacciones antagonistas entre carnívoros (Palomares y Caro 1999, Donadio y Buskirk 2006), sin embargo solo se conoce un caso documentado de este tipo de interacciones entre pumas y jaguares (Mondolfi y Hoogestijn 1986). Se sugiere que el puma evita los encuentros con el jaguar usando otro tipo de hábitat principalmente (Rabinowitz y Nottigham 1986, Emmons 1987, Scognamillo et al. 2003, Chávez, en prensa). Además del uso de distintos hábitats, los felinos pueden evitarse manteniendo una distancia entre ellos, contribuyendo a la coexistencia de ambos depredadores como ocurre en la RBCC. Este tipo de comportamiento se ha observado entre carnívoros en África (Creel y Creel 1996, Durant 1998), América (Neale y Sacks 2001) y Asia (Seidensticker 1976, Karanth y Sunquist 1995).

El uso de diferentes horarios ha sido sugerido como una estrategia de coexistencia, pero esto aplica mas a carnívoros simpátricos con historias de vida distintos como los tigres y los perros salvajes (*Cuon alpinus*) (Karanth y Sunquist 1995), pero en el caso de carnívoros emparentados taxonómicamente como los tigres y leopardos (Karanth y Sunquist 2000), esperaríamos que los horarios fueran similares, además cuando la temperatura ambiente durante el día es alta, es mas conveniente concentrar las actividades durante las horas mas frescas del día. Así, los jaguares y pumas fueron activos principalmente en las primeras horas de la noche y en la madrugada, no hubo diferencia en este factor.

La coexistencia entre los jaguares y pumas se debe a diferentes factores que influyen con distinta intensidad. Generalmente, un traslape alto en una dimensión del nicho implica el traslape reducido en otra o mas dimensiones del nicho, indicando complementariedad del nicho (Tilman et al. 1997). El primer factor más influyente en la coexistencia del jaguar y puma en la RBCC, es la disponibilidad del alimento en particular la abundancia del venado colablanca, una presa de talla grande que provee suficiente biomasa para satisfacer las necesidades de las dos especies. La disponibilidad de otras especies de talla mediana también contribuye a la separación ecológica, el puma consume más iguanas que el jaguar. El evitamiento mutuo por distancia y uso de la SBC por parte de los pumas contribuye también a la coexistencia y a reducir antagonismos entre las especies. La segregación espacial a una escala de núcleos de actividad también reduce la posibilidad de antagonismos.

7. IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN

7.1 Implicaciones para la conservación

La RBCC es un importante refugio para los felinos silvestres y su hábitat en la costa de Jalisco y podría ser considerado con un sitio fuente. Sin la debida protección de las áreas adyacentes a la RBCC la posibilidad de perder a los jaguares y pumas a mediano plazo es una realidad.

7.2 La Reserva de la Biosfera Cuixmala-Cuixmala

El tamaño del ámbito hogareño de los jaguares y pumas muestran que la RBCC es muy pequeña para albergar una gran población de jaguares y pumas, apenas tiene el tamaño del ámbito hogareño de 1-2 machos o de 3-4 hembras sin traslape. El reducido tamaño de la RBCC expone a los felinos a un mayor encuentro con los humanos, en la mayor parte de los ámbitos hogareños calculados alguna porción permaneció fuera de los límites de la reserva. De acuerdo a Woodrofe y Ginsberg (1998) los carnívoros que habitan en pequeñas reservas tienen mayores posibilidades de perecer por causa del hombre debido al efecto de borde y a la mayor posibilidad de contacto con el hombre, como es el caso de la RBCC. La RBCC ofrece un refugio seguro para un número limitado de felinos, pero es necesario y urgente incrementar el tamaño de la reserva para albergar a una mayor población. Las poblaciones con pocos individuos y/o aislados de otras poblaciones son mas propensas a los efectos negativos del ambiente como enfermedades y entrecruzamiento genético, y se ha sugerido teóricamente que se requiere de una población de 500 individuos para mantener la viabilidad genética (Frankel y Soule 1981). En el "corredor verde" en Brasil, se estimó que se requiere de 650 individuos para mantener una población por mas de 200 años y que una población de 35 no tiene oportunidad (Eizirik et al. 2002). Así, con la densidad estimada para Cuixmala, necesitaríamos tener en la costa de Jalisco un área de 23,500 km² para mantener una población viable de grandes felinos a largo plazo. Los datos de Cuixmala son obtenidos en área cuyo hábitat se considera en buen estado y con una abundante población de presas, sin embargo fuera de los límites de la RBCC el hábitat esta fragmentado y perturbado con una intensa actividad humana.

La fragmentación del hábitat es una de las mayores amenazas a la conservación de los grandes carnívoros (Woodroffe y Ginsberg 1998) y en la costa de Jalisco esta ocurriendo de manera acelerada. En la costa de Jalisco, entre el año 1973 y el año 1989 se transformó el 20% de la selva original y continúa a una tasa anual de 1.9% (Miranda 1998) y se ha perdido ya aproximadamente el 30% de la selva original de la costa de Jalisco (Arriaga et al. 2000). Ante este panorama, establecer una reserva de este tamaño es imposible, pero una red de reservas de menor tamaño conectadas mediante corredores ayudaría a mantener una población de felinos a largo plazo y aumentaría la probabilidad de intercambio genético (Beier 1993, 1995, Eizirik et al. 2002). En Jalisco, aun hay la posibilidad de mantener corredores de hábitat con la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán y el sur de Nayarit con la Reserva Sierra de Vallejo y así garantizar la conservación de una población a largo plazo (Apéndice V). Los arroyos y su vegetación asociada en la RBCC es donde los felinos concentran sus actividades y se desplazan, por lo que este tipo de vegetación es importante protegerla para favorecer la dispersión de los juveniles que buscan donde establecerse.

7.3 La relación depredador - presa

La abundancia de presas es uno de los factores más importantes que favorecen y mantienen las poblaciones de carnívoros. La disponibilidad y distribución de las presas influye en la densidad poblacional, el comportamiento, la reproducción y la salud de los individuos (Sandell 1989, Sunquist y Sunquist 1989). En la RBCC como en gran parte del país, el venado cola blanca es la especie cinegética por excelencia seguida de los pecaríes y así el humano se convierte en otro depredador más que compite contra los jaguares y pumas por el alimento. La reducción de las presas podría resultar en la disminución de las poblaciones de los jaguares y pumas y modificar su comportamiento (Sunquist y Sunquist, 1989) y el de sus presas (Maehr et al. 1989, Janis y Clark 2002). La cacería furtiva en la RBCC parece no tener un efecto todavía en la dieta y selección de presas en los jaguares y pumas, pero se desconoce cuál es el impacto real y existe poca información al respecto. Sin embargo en los alrededores de la RBCC donde la cacería es más común ya es apreciable la disminución o “menor exposición” de algunas especies como los venados.

Mandujano (2004), menciona que la población de venados en la Estación de Biología de Chamela se ha mantenido estable y podría aplicable a toda la reserva según los resultados obtenidos en el presente estudio. El mismo autor advierte que debido al bajo número de crías que llegan al estado adulto, si la cacería ilegal se intensifica podría representar una amenaza a la capacidad de carga de los venados. Si esto sucediera podría tener un profundo impacto en la abundancia de los jaguares y pumas y afectar su coexistencia. Si las presas principales fueran eliminadas, también aplicaría una mayor inversión en tiempo en búsqueda de alimento para satisfacer sus necesidades energéticas. El incremento en tiempo de forrajeo implica un mayor gasto energético, mayores distancias recorridas y en consecuencia un potencial encuentro con los humanos y su ganado dando paso a el conflicto con los ganaderos, una de las mayores fuentes de mortalidad de jaguares y pumas.

7.4 La depredación de ganado por jaguares y pumas

La depredación de ganado por felinos silvestres es un evento común a lo largo de la costa de Jalisco y es hoy en día el mayor obstáculo para su conservación, ya que son poco aceptados en áreas ganaderas y se les mata con frecuencia. La falta de presas naturales y la abundante ganadería extensiva sin manejo son de las mayores causas de la depredación de ganado (Hoogestijn et al. 1996, Leite y Galvao 2002). En la RBCC y sus áreas de influencia existe la ganadería, pero la depredación de ganado se podría considerar inexistente. La abundancia de presas naturales y el grado de conservación del hábitat en la región de Chamela-Cuixmala, aunado a la ganadería reducida y con cierto nivel de manejo mantiene la depredación de ganado por felinos a un bajo nivel. Para reducir la incidencia de la depredación de ganado por felinos silvestres es necesario reducir la cacería de las presas naturales del jaguar y del puma y realizar un manejo adecuado del ganado, vigilarlo y no dejarlo libre en la selva donde es fácil presa de los felinos.

7.5 Coexistencia y conservación

Los jaguares y pumas coexisten y usan prácticamente los mismos recursos pero en diferentes proporciones para coexistir, y un cambio en la disponibilidad de los recursos podría incrementar la competencia entre ellos y tener un profundo cambio en la diversidad

del ecosistema. La conservación de los carnívoros se ha llevado acabo a nivel de una sola especie, sin embargo los carnívoros están influenciados en algún grado por la competencia con otra especie (Palomares y Caro 1999, Linnell y Strand 2000). La coexistencia del jaguar y del puma en la RBCC esta dada principalmente por la abundancia del venado colablanca. Si la disponibilidad de este elemento se reduce, una o ambas especies podría verse desplazadas. La competencia interespecífica puede afectar negativamente a otras especies de carnívoros y desplazarlas (Creel et al. 2001) y se genera un efecto en cascada a toda la comunidad de carnívoros. El puma es una especie adaptable ya que puede vivir en una amplia variedad de habitats y de especies de presa (Currier 1983), mientras que el jaguar es un felino que prefiere las áreas con vegetación intacta y presas grandes (Seymour 1989) y es menos adaptable a la disminución de presas grandes (López y Miller 2000). Bajo este escenario, si se reduce la disponibilidad de presas como el venado y el pecari, es posible que el jaguar desplace a los pumas por competencia ya que el jaguar es mas grande, pero si adicionamos alteración en el hábitat, entonces es posible que el jaguar sea desplazado por el puma ya que es mas adaptable a los cambios en el ambiente como se ha documentado con leopardos y tigres (Ramakrishnan et al. 1999). Es importante reforzar la vigilancia en las áreas de mayor incidencia de cacería.

8. CONCLUSIONES

1. El tamaño del ámbito hogareño del jaguar y el puma es similar; y el ámbito hogareño de los machos fue mayor al de las hembras.
2. El traslape del ámbito hogareño del jaguar y del puma fue extensivo y no hubo segregación espacial a este nivel.
3. El traslape del núcleo de actividad de los jaguares y pumas fue reducido y se observó segregación espacial a este nivel.
4. El ámbito hogareño de los jaguares y pumas fue mayor durante la temporada de lluvias que la temporada de secas.
5. Los jaguares y pumas usan principalmente los arroyos para realizar sus actividades.
6. El puma usó la Selva Baja Caducifolia en mayor proporción que el jaguar.
7. Los jaguares y pumas tienen un patrón de actividad similar, están activos en las mismas horas del día tanto en la temporada de secas como en la temporada de lluvias.
8. En la temporada de lluvias se incrementó la actividad de los jaguares y pumas.
9. Los centros aritméticos de los ámbitos hogareños de los jaguares y pumas mantuvieron una distancia similar; el índice de agregación (r) indica un nivel medio de evitamiento.
10. Los individuos de jaguar y de puma mantuvieron una distancia similar entre ellos, lo que indica evitamiento mutuo.

11. Los hábitos alimentarios del jaguar fueron similares, el venado colablanca fue la especie de presa mas importante del jaguar y el puma por lo tanto el traslape en el nicho trófico fue alto.
12. No hubo variación significativa en la distancia recorrida por los jaguares y pumas macho. La distancia recorrida de los machos fue mayor a la de las hembras. No hubo un cambio significativo en la distancia recorrida durante la temporada de secas y la temporada de lluvias.
13. Durante la temporada de secas la disponibilidad del venado colablanca fue mayor en la vegetación de arroyo que en la Selva Baja Caducifolia.
14. La disponibilidad del venado colablanca fue mayor durante la temporada de lluvias que la temporada de secas.
15. La abundancia del venado colablanca y el evitamiento mutuo son los dos factores más importantes que facilitan la coexistencia del jaguar y del puma en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala.

9. BIBLIOGRAFIA

- Abrams, P. A. 1990. Ecological vs. evolutionary consequences of competition. *Oikos* 57:147-151.
- Abramsky, Z. 1981. Habitat relationships and competition in two Mediterranean *Apodemus* spp. *Oikos* 36:219-225.
- Ackerman, B.B., F.G. Lindzey, y T.P Henker. 1984. Cougar food habits in southern Utha. *Journal of Wildlife Management* 48: 147-155.
- Amin, M. 2004. 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 de maestría, Instituto de Ecología, UNAM, México.
- Anderson, A. E., D. C. Bowden, y D. M. Kattner. 1992. The puma on Uncompahgre Plateau, Colorado. Technical Publication No. 40, Colorado Division of Wildlife, Denver, Colorado. 116 pp.
- Aranda, J. M. 1994. Importancia de los pecaríes (*Tayassu spp*) en la alimentación del jaguar (*Panthera onca*). *Acta Zoológica Mexicana* 62:11 – 22.
- Aranda, J. M. y V. Sánchez Cordero. 1996. Prey spectra of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in tropical forest of México. *Studies in Neotropical Fauna and Environment* 31:64-64.
- Arizmendi, M. C. H. Berlanga, L. Márquez, Navarrijo L., y F. Ornelas. 1990. Avifauna de la región de Chamela, Jalisco. Cuadernos 4. Instituto de Biología de la UNAM. 62 pp.
- Arriaga, L.; J. M. Espinoza; C. Aguilar, E. Martínez; L. Gómez y E. Loa (eds.). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. Blackwell Science, Cambridge, Mass. 470 pp.
- Ashman, D., G.C. Christensen, M.C. Hess, G.K. Tsukamoto, y M.S. Wichersam. 1983. The mountain lion in Nevada. Department of Wildlife, Reno, Nevada, EUA, 75 pp.
- Bailey, T.N. 1993. The African leopard: Ecology and Behaviour of a Solitary Felid. Columbia University Press, New Cork.
- Begon, M., J. L. Harper y C.R. Townsend. 1996 Ecology: Individuals, Populations and Communities (3rd Ed.). Oxford, U.K.: Blackwell Science.
- Beier, P. 1993. Determining minimum habitat areas and habitats corridors for cougars. *Conservation Biology* 7 (1): 94-108.
- Beier, P. 1995. "Dispersal of juvenile COGUAR in fragmented habitat", *Journal of Wildlife Management* 59:228-337.

- Biggins, E.D., Herebury R. L. y J. L. Godbey 1992. Instructions for Radio-tracking and using program Tritel. US Fish and Wildlife Service. Fort Collins, CO.
- Biknevicius, A. R. y Van Valkenburgh. 1996. Design for killing: craniodental adaptations of predators. *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution* 2: 393-428 (Cornell University Press, New York).
- Bothma, J., Du P., Nel J. A. J., y A. McDonald. 1984. Food niche separation between four sympatric Namib Desert carnivores. *Journal of Zoology* 202: 327-340.
- Brown, H. J. y W. D. Davidson. 1976. Competition between seed eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science* 196; 880-882.
- Brown, W. L y Wilson E. O. 1956. Character displacement. *Systematic Zoology*. 5: 49-64.
- Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P. y Laake, J.L. 1993. Distance Sampling: Estimating Abundance of Biological Populations. Chapman and Hall, London. 446pp.
- Bullock, S. H. 1986. The climate of Chamela Jalisco and trended in the south coastal region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geophysics and Bioclimatology*. Series. B. 36: 297-316.
- Bullock, S. H. 1988. Rasgos ambientales del ambiente físico y biológico de Chamela. Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* 77: 5-17
- Burnham, K. P., D.R. Anderson y J. L. Laake. 1980. Estimation of density from line transects sampling of biological populations. *Wild. Monographs*. 72. 202pp.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home ranges concepts as applied to mammals. *J. Mammal*, 24: 236-352
- Byers, C. R., y R. K. Steinhorst. 1984. Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management* 48(3): 1050-1053.
- Camponotus A. B. 1994. Tracker ver. 1.1 Wildlife Tracking and Analysis Software. User Manual. Primera edición. Suiza.
- Case, T. J. 1983. Niche overlap and the assembly of island lizard communities. *Oikos* 41: 427-433.
- Case, T. J. y M. E. Gilpin. 1974. Interference competition and niche theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 71: 3073-3077.
- Caughley, G. 1977. Analysis of vertebrate populations. John Wiley and Sons, New York, NY, 234 pp
- Caughley G. y Sinclair. 1994. Wildlife ecology y management. Blackwell Science Scientific Publications, Cambridge. 330 pp.

- Ceballos, G., Chávez, C., Rivera, A., Manterola, C., Wall, B., 2002. Tamaño poblacional y conservación del jaguar en la reserva de la biosfera Calakmul, Campeche, México. In: El Jaguar en el nuevo milenio. Ediciones Científicas Universitarias, Universidad Nacional Autónoma de México / Wildlife Conservation Society, New York, pp. 403–417.
- Ceballos, G., y A. Miranda. 2000. Guía de los mamíferos de la costa de Jalisco. Instituto de Biología. UNAM.
- Chávez, en prensa. Ecología poblacional y conservación de Jaguar (*Panthera onca*), en la reserva de la biosfera de Calakmul Campeche. Tesis de Maestría. UNAM. 66pp.
- Chessen, P. 1985. Coexistence of competitors in spatially and temporally varying environments: a look a combined effects of different sorts of variability. Theor Popul. Biol. 123: 263-287.
- Chesson, P. y Huntley, N. 1997. The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. Am. Nat., 150, 519–553.
- Chinchilla, R. F. 1994. Los hábitos alimentarios del jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Felis concolor*), el manigordo (*Felis pardalis*) (Carnívora, felidae) y dos métodos para evaluación de su abundancia relativa en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. Tesis de Maestría. Universidad nacional de Heredia, Costa Rica. 49 pp.
- Clarck, P. J. y F.C. Evans 1954. Distance nearest neighbor as a measure of spatial relationship in populations. Ecology. 35. 445-453.
- Clark, T.W. Paquet P. y P. Curlee 1996. Large carnivore conservation in the Rocky Mountains of the United States and Canada. Conservation biology 10 (4): 936-939.
- Comiskey, E. J., O. L. Bass, Jr., L. J. Gross, R. T. McBride, y R. Salinas. 2002. Panthers and forests in South Florida: an ecological perspective. Conservation Ecology 6(1): 18.
- Conell, H. J. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. Science 199:13
- Conell, H. J. 1980. Diversity and coevolution of competitors, or the ghost of competition past. Oikos 35: 131-138.
- Connor, E. F. y D. Simberloff. 1979. The assembly of species communities: Chance or competition? Ecology 60: 1132-1140.
- Cotler, H., Duran E. y Siebe C. 2002. Caracterización morfo-edafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio.
- Crawshaw, P. G. 1995. Ecology of the jaguar and the ocelot in Iguazu National Park, Brazil. Ph. D. Dissertation, University of Florida, Gainesville Florida. 210 pp.

- Crawshaw, P.G. y Quigley, H.B. 1991. Jaguar spacing, activity and habitat use in a seasonally flooded environment in Brazil. *J. Zool., Lond.* 223:357-370.
- Crawshaw, P. G. J. y Quigley, H. B. 2002. Hábitos alimentarios del Jaguar y el Puma en el Pantanal, Brasil, con implicaciones para su manejo y conservación. In Medelín, R. A., Equihua, C., Chetkiewicz, C. L. B., Crawshaw Jr., P. G., Rabinowitz, A., Redford, K. H. Robinson, J. G., Sanderson, E. W. y Taber, A. B. (eds.): *El Jaguar en el nuevo milenio*. Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, City of México, pp. 223-235.
- Creel, S. y Creel N.H. 1996. Limitation of African wild dogs by competition with larger carnivores *Conserv Biol* 10:526–538
- Creel, S., Spong, G. y Creel, N.M. 2001. Interspecific competition and the population biology of extinction-prone carnivores. In: *Conservation of Carnivores*, J. Gittleman, S. Funk, D. Macdonald, & R. Wayne, eds., pp. 35-60, Cambridge: Cambridge University Press
- Currier, P. M. 1983. *Felis concolor*. *Mammalian Species* 200: 1- 7.
- Dayan, T., y D. Simberloff. 1998. Size patterns among competitors: ecological character displacement and character release in mammals, with special reference to island populations. *Mammal Review* 28(3): 99-124.
- DeVilla Meza, A., E. Martínez Meyer, y C. A. López González. 2002. Ocelot (*Leopardus pardalis*) food habits in a tropical deciduous forest of Jalisco, Mexico. *American Midland Naturalist* 148(1) 146-154.
- Delibes, M. 1983. Interspecific competition and the habitat of the Stone Marten *Martes foina* (Erxleben 1777) in Europe. *Acta Zool. Fennica* 174: 229-231.
- Diamond, M. J. 1978. Niche shift and the rediscovery of interspecific competition. *American Scientist* 66: 322-331
- Diamond, J. y Case, T.J. 1986. *Community Ecology*. Harper y Row, New York.
- Dixon, K. R. 1982. Mountain lion *Felis concolor*. In: *Mammals of North America*. (ed. por Chapman J. A. y G. A. Feldhamer). John Hopkins University Press. Pp. 711-728.
- Donadio, E. y Steven W. Buskirk. 2006. Diet, Morphology, and Interspecific Killing in Carnivora. *The American Naturalist*, volume 167 (2006), pp. 524–536.
- Durant, S. M. 1998 Competition refuges and coexistence: An example from Serengeti carnivores. *Journal of Animal Ecology* 67, 370-386.

- Eisenberg, J. F. 1980. The density and biomass of tropical mammals. In: M. Soule and B. A. Wilcox (eds.): Conservation Biology, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts: 35-56.
- Eizirik, E., C.B. Indrusiak, y W.E. Johnson. 2002. Jaguar population viability analyses: Evaluation of parameters and a case study of a remnant population in a South American subtropical rain forest. Jaguars in the new millennium. A status assessment, priority detection, and recommendations for the conservation of jaguars in the Americas. (R.A. Medellin, C. Chetkiewicz, A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E. Sanderson, and A. Taber, eds.), Universidad Nacional Autonoma de Mexico/Wildlife Conservation Society. Mexico D. F. Pp. 505-522
- Emmons, H.L. 1987. Comparative feeding ecology of felide in a neotropical rainforest. Behavior, Ecology and Sobiobiology. 20:217-283.
- Emmons, L.H. 1997. Neotropical Rainforest Mammals: a field guide; Second edition. University of Chicago Press, USA.
- Estes, J. K. Crooks, y R. Holt. 2001. Predation and diversity. In Encyclopedia of Biodiversity. Ed. por S. Levin: Academic Press, San Diego California. Pp. 857-878.
- Estrada, C. 2006. Dieta, uso de hábitat y patrones de actividad del Jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*), en la selva maya. Tesis de Licenciatura. Universidad de San Carlos, Guatemala. 35 pp.
- Ewer, R. F. 1996. The Carnivores The Cornell University Press. Ithaca, New York. 500 pp.
- Fedriani, M. J., T. K., Fuller, S. M. Raymond y E. C. York. 2001. Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. Oecologia 25: 258-270.
- Farrell, L. E, Romant J. y Sunquist M. E. 2000. Dietary separation of sympatric carnivores identified by molecular analysis of scats. Molecular Ecology 9: 1583-1590.
- Fedriani, J. M., F. Palomares, y M. Delibes. 1999. Niche relations among three sympatric Mediterranean carnivores. Oecología, 121:138-148.
- Frankel, O. y Soule. Conservation and evolution. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1981.
- Galindo, C., Weber M. 1998. El Venado de la Sierra Madre Occidental. Ecología, manejo y conservación. EDICUSA-CONABIO. México D.F. 272 p.
- Franklin, W.L., W. E. Johnson, R. J. Sarno, y J. A. Iriarte. 1999. The ecology of the Patagonia puma, *Felis concolor* Patagonia, in southern Chile. Biological Conservation. 90:33-40.

- García, A., y G. Ceballos. 1994. Guía de campo de los reptiles y anfibios de la costa de Jalisco, México. Instituto de Biología de la UNAM y Fundación Ecología Chamela-Cuixmala. México. 184 pp.
- García – Oliva, F. Camou, A. y J. Manuel M. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico Mexicano. Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM. Pp. 525-542.
- Gause, G.F. 1934. The struggle for existence. William and Wilkins, Baltimore. N.Y.
- Gittleman, J. L. 1985. Carnivore body size: ecological and taxonomical correlates. *Oecologia*. 67: 540-554.
- Gittleman, J. L. y Harvey, P. H. 1982. Carnivore home range size, metabolic needs and ecology. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10: 57–63.
- Glanz, E. W. 1990. Neotropical mammal densities: How unusual is the community on Barro Colorado Island, Panama?. In: Four neotropical rainforest. (ed. por Gentry H.A.) Yale University Press. USA. Pp. 287-313.
- Gomes, T. 1994. Neotropical cats: Ecology and conservation. EDUFMA (Univ. Fed. Do Maranhão) San Luis, Brasil. 220 pp.
- Gómez - Pompa, A. (Coord.) 1989. The conservation projects of Cuixmala - Cumbres: a botanical survey with some recommendations. A report submitted to the International Union for the Conservation on Nature and Natural Resources. University of California, Riverside CA. 13 pp (Mimeografiados).
- Gonyea, W.J. 1976. Adaptive differences in the body proportions of large felids. *Acta. Anat.* 96:81-96.
- Grassman, L.I. Jr. 1999. Ecology and Behavior of the Indochinese Leopard in Kaeng Krachan National Park, Thailand. *NAT. HIST. BULL. SIAM SOC.* 47: 77-93.
- Griffiths, D., 1975, Prey availability and the food of predators. *Ecology*, 56: 1209-1214.
- Grigione, M. M., P. Beier, R. A. Hopkins, D. Neal, W. D. Padly, C. M. Schonewald, and M. L. Johnson. 2002. Ecological and allometric determinants of home-range size for mountain lions (*Puma concolor*). *Animal Conservation* 5:317-324.
- Hass, C.C, y Valenzuela D. (2002). Anti-predator benefits of group living in white-nosed coatis (*Nasua narica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 570-578.
- Hausseman, J.S., Murray, D.L., Power, G., Mack, C., Wenger, C.R. and Quigley, H. 2003. Assessing differential prey selection patterns between two sympatric large carnivores. *Oikos* 101: 591-601.
- Hayne, D. W. 1949. Calculation of size of home range. *Journal of Mammalogy* 30:1-18.

- Henderson, D.W., R.J. Warren, D.H. Newman, J.M. Bowker, J.S. Cromwell, and J.J. Jackson. 2000. Human perceptions before and after a 50% reduction in an urban deer herd's density. *Wildlife Society Bulletin* 28: 911-918.
- Hespenheide, H. A. 1975. Prey characteristics and predator niche width. En: *Ecology and evolution of communities*. (L. Cody y J. M. Diamond, eds.), the Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Hooge, P. N. y B. Eichenlaub. 1997. Animal Movements extension for ARC-VIEW. V. 1.1. Alaska Biological Science Center, U.S. Geological Survey, Anchorage, AK, Estados Unidos.
- Hoogesteijn, R., Hoogesteijn, A. y Mondolfi, E. 1996. Jaguar predation and conservation. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 65: 391-407
- Hopkins, R. A. 1989. Ecology of the puma in the Diablo Range, California. Dissertation. University of California at Berkeley, Berkeley, California, USA.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia; or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93:145-59. Ahmadjian, V. and S. Paracer (1986) *Symbiosis: An Introduction to Biological Associations*. Hanover, New Hampshire: University Press of New England. [QH548.A37.1986 O/N].
- Iñiguez, L. I. y E. Santana. 1993. Patrones de Distribución y Riqueza de Especies de los Mamíferos del Occidente de México. En: Medellín, R. A. y G. Ceballos (eds). *Avances en el Estudios de los Mamíferos de México*. Publicaciones Especiales, Vol. 1, Asociación Mastozoológica, A. C., México, D. F. 65-86.
- Iriarte, A.J., W.L. Franklin, W. E. Johnson, y K.H. Redford 1990. Biogeographic variation of food habits and body size of the American puma. *Oecologia* 85: 185-190.
- Jaksic, F. M. 1982. Inadequacy of activity time as niche difference: the case of diurnal and nocturnal raptors. *Oecologia* 52:171-175.
- Jaksic, F. M., y H. E. Braker. 1983. Food niche relationships and guild structure of diurnal birds of prey: competition versus opportunism. *Canadian Journal of Zoology* 61:2230-2241.
- Janis, M. W. y Clark, J. D. 2002. Response of Florida panthers to recreational deer and hog hunting. *J. Wildl. Manage.* 66(3): 839-848
- Johnsingh, A.J.T. 1983. Large mammalian prey-predators in Bandipur. *Jou. Bombay Nat. Hist. Soc.* 80: 1-57
- Jones, M. E. 1997. Character displacement in Australian dasyurid carnivores: size relationship and prey size patterns. *Ecology* 78: 2569-2587.

- Karanth, K. U.; Kumar, N. S.; Nichols, J. D.; Link, W. A.; Hines, J. E. 2004 Tigers and their prey: Predicting carnivore densities from prey abundance Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 101 pp.
- Karanth, U. y J. Nichols. 2000. Monitoring tiger and prey populations. WCS
- Karanth, K. U. y Sunquist M.E. 1992. Population structure, density and biomass of large herbivores in the tropical forests of Nagarahole, India; J. Trop, Ecol. 8 21-35.
- Karanth, U. K., y M. E. Sunquist. 1995. Prey selection by tiger, leopard, and dhole in tropical forest. Journal of Animal Ecology 64:439 - 450.
- Karanth, K. U. y Sunquist M.E. 2000. Behavioural correlates of predation by tiger (*Panthera tigris*), leopard (*Panthera pardus*) and dhole (*Cuon alpinus*) in Nagarahole, India. Journal of Zoology 250: 255-265.
- Kiltie, R. A. 1988. Interspecific size regularities in tropical felid forest assemblages. Oecologia 76: 97-105.
- Kitchener, A. 1991. Natural history of wild cats. Cornell. Uni. Press. 280pp.
- Kleiman, D.G. y Eisenberg, J.F. 1973. Comparisons of canid and felid social systems from an evolutionary perspective. *Animal Behaviour* 21:637-659
- Koehler, G. M., y Hornocker, M. G. 1991. Seasonal resource use among mountain lions, bobcats, and coyotes. J. Mammal. 72: 391-396.
- Kunkel, K.E. y Pletscher, D.H. 2002. Habitat factors affecting vulnerability of moose to predation by wolves in southwestern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 78:150-157.
- Kohn, A.J. 1959. The ecology of *Conus* in Hawaii. Ecol. Monogr. 29: 47-90.
- Kotler, B. P., J. S. Brown, R. S. Slotow, W. L. Goodfriend, and M. Strauss. 1993. The influence of snakes on the foraging behavior of gerbils. *Oikos* 67:309-316.
- Krebs, C. J. 1989. Ecological methodology. Harper Collins. London. 654 pp.
- Leite, M. R. P. y Galvao, F. (2002) El jaguar, el puma y el hombre en tres áreas protegidas del bosque atlántico costero de Paraná, Brasil. In El Jaguar en el nuevo milenio (comps. R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P., G. Crawshaw Jr., A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson, y A. B. Taber), pp. 237-250. Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma y Ediciones Científicas Universitarias, México, D.F.
- Leopold, A. S. 1977. Fauna Silvestre de México. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México, DF. 568 pp.

- Linnell, J.D.C., Strand, O. 2000. Interference interactions, co-existence and conservation of mammalian carnivores. *Diversity and Distributions* 6, 169–176.
- Litvaitis, A. J., Titus K., y E. M. Anderson. 1994. Measuring vertebrate use of terrestrial habitats and food. In: *Research and Management techniques for wildlife and habitats*. (ed. por Bookhout T.A.). The wildlife Society. Maryland, USA. Pp.254-273.
- Logan, K.A., E.T. Thorne, L.L. Irwin y R. Skinner. 1986. Immobilizing wild mountain lions (*Felis concolor*) with ketamine hydrochloride and xylazine hydrochloride. *J. Wildl. Diseases* 22:97-103
- Logan K, Sweanor L. L., Ruth K. T. y M. Hornocker. 1996. Cougars of the San Andres Mountains, New México. A final report, Federal Aid in Wildlife Restoration. Project W-128-R. New Mexico EUA. 280 pp.
- Logan, K. A., y I. L. Sweanor. 2000. "Puma". In *Ecology and management of large mammals in North*, edited by America Demarias and P.R. Krausman, Pages 347–377 Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- López González, C. A. y B. J. Miller. 2002. Do jaguars (*Panthera onca*) depend on large prey? *Western North American Naturalist* 62(2) 218-222
- Lott, E.J. 1985. Listados florísticos de México. III. La estación de Biología Chamela, Jalisco. UNAM, México. 47 pp.
- Lynk W. y K. U. Karanth 1994. Correcting for overdispersion in test of prey selectivity. *Ecology* 75 (8) 2456-2459.
- Mac Nally, R. 1983. On assessing the significance of interspecific competition to guild structure. *Ecology* 64: 1646-1652.
- Maehr, D.S. 1997. *The Florida Panther: Life and Death of a Vanishing Carnivore* (Washington, D.C.: Island Press, 261 pages.
- Maehr, David. S., E. Darrell Land, Jayde C. Roof, y J. Walter McCown. 1989. Early Maternal Behavior in the Florida Panther (*Felis concolor coryi*). *American Midland Naturalist* 122:34-43
- Mandujano, S. 1992. Estimaciones de la densidad poblacional del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical de Jalisco. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Mandujano, S. 2004. Análisis bibliográfico de los estudios de venados en México. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva Serie)*. 20: 211-251.
- Mandujano, S. y S. Gallina 1995. Comparison of deer censusing method in tropical dry forest. *Wildlife society bulletin*, 23(2): 180-186.

- Mandujano, S., S. Gallina, G. Arceo, G. Sánchez-Rojas y G. Silva-Villalobos. 2002. Venado Cola Blanca (*Odocoileus virginianus sinaloae* J. A. Allen). Pp 415-422. En Historia Natural de Chamela. Noguera F., García-Aldrete y M. Quesada-Avendaño (Eds.). Instituto de Biología UNAM.
- Mauritzen, M., Belikov, S.E., Boltunov, A.N., Derocher, A.E., Hansen, E., Ims, R.A., Wiigo, O. y Yoccoz, N. 2003. Functional responses in polar bear habitat selection. *Oikos* 100:112-124.
- Miller, B., B. Dugelby, D. Foreman, C. Martinez del Rio, R. Noss, M. Phillips, R. Reading, M. Soulé, J. Terborgh, y L. Wilcox. 2001. The importance of large carnivores to healthy ecosystems. *Endangered Species UPDATE* 18: 202-210.
- Miller, B. y A. Rabinowitz. 2002. Por que conservar los jaguares? En *Jaguares en el milenio nuevo*. (Ed por R. Medellín, K. Redford, C. López, y A. Rabinowitz). Prensa de la UNAM, México D.F.
- Mills, M.G.L. y Biggs, H.C. 1993 Prey apportionment and related ecological relationships between large carnivores in Kruger National Park. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 65: 253-268.
- Minta, S. C. 1992. Tests of spatial and temporal interaction among animals. *Á/Ecol. Appl.* 2: 178 a 188.
- Miranda A. G. 1998. Deforestación y fragmentación del hábitat: consecuencias ecológicas sobre la fauna de mamíferos de la selva tropical estacional. Reporte Final a la Conabio. 46 paginas.
- Miranda y Ambriz. Datos no publicados. Patrones de actividad y movimiento del pecari en la RBCC.
- Mondolfi, E. y R. Hoogestijn. 1986. Notes on the biology and status of the jaguar in Venezuela. En: *Cats of the world: Biology: Conservation and Management*: 85-123. S. D. Miller y D.D. Everet (Eds.). National Wildlife Federation, Washington D.C.
- Neale, J. C. C. y Sacks, B. N. 2001. Resource utilization and interspecific relations of sympatric bobcats and coyotes. – *Oikos* 94: 236–249.
- Novak, A.J. Main MB, Sunquist M. E. y Labisky RF (2005) Foraging ecology of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in hunted and non-hunted sites within the Maya Biosphere Reserve, Guatemala. *Journal of Zoology* 267: 167-178.
- Nowell, K. y P. Jackson. 1996. *Wild Cats: Status, survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Cat Specialist Group. 382 pp.

- Núñez, R. 1999. Hábitos alimentarios del jaguar y del puma en la Reserva de la biosfera "Chamela-Cuixmala", Jalisco, México. Tesis Licenciatura, UMSNH.
- Núñez, P. R. y B. Millar. 1996. Reporte de actividades para la Fundación Ecológica de Cuixmala. 25 pp.
- Núñez P. R., Miller B. y F. Lindzey. 2000. Food habits of jaguars and pumas in Jalisco, México. *J. Zool. Lond.* 252, 373-379.
- Núñez, R., Miller, B. y Lindzey, F. 2002 Ecología del jaguar en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. In *El Jaguar en el nuevo milenio* (comps. R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P., G. Crawshaw Jr., A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson, y A. B. Taber), pp. 107-126. Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma y Ediciones Científicas Universitarias, México, D. F.
- Oliveira, T. G. 2002. Ecología comparativa de la alimentación Del jaguar y Del puma en el neotrópico, p. 223-235. In: R.A. Medellín; C. Equihua; C. L. B. Chetkiewicz; P. G. Crawshaw Jr.; A. Rabinowitz; K. H. Redford; J. G. Robinson; E. W. Sanderson y A. B. Taber (Eds). *El Jaguar en el nuevo milenio*. México, Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, 647p.
- Paine, R. 1966. Food web complexity and species diversity. *American Naturalist* 100:65-75.
- Palomares, F., y T. M. Caro. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *American Naturalist* 153:492-508.
- Paquet, P. C. 1992. Prey use strategies of sympatric wolves and coyotes in Riding Mountain National Park, Manitoba. *J. Mammal.* 73: 337-343.
- Perry, R. 1970. *The world of the jaguar*. Newton-Abbot, New York.
- Petren, K y T. Case. 1996. An experimental demonstration of exploitation competition in an ongoing invasion. *Ecology* 77:118-132.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 4, 53-74.
- Pianka, E. R. 1976. *Ecology and Natural history of desert lizard*. Princenton University Press. Princenton N.J.
- Pianka, E. R., R. B. Huey, y L. R. Lawlor. 1979. Niche segregation in desert lizard. Chapter 4 (pp. 67--115) in *Analysis of Ecological Systems*, D. J. Horn, R. Mitchell, and G. R. Stairs, ede. Ohio State University Press, Columbus.

- Pimm, S. L. 1991. The Balance of Nature? Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities. University of Chicago Press, Chicago.
- Pittman, M., Guzman, G. y B.P.McKinney. 1999. Ecology of the Mountain Lion on Big Bend Ranch in the Trans-Pecos Texas. Final Report. Texas Parks and Wildlife.
- Powell, R. A. 2000. Animal home ranges and territories and home range estimators. Pp. 65-110. En: Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequence. L. Boitani y T. K. Fuller (ede.). Columbia University Press.
- Powell, R. A. y W. J. Zielinski. 1983. Competition and coexistence in mustelid communities. Acta Zool. Fennica 174: 223-2227.
- Power, M.E., D. Tilman, J.A. Estes, B.A. Menge, W.J. Bond, L.S. Mills, G. Daily, J.C. Castilla, J. Lubenchenco, y R.T. Paine. 1996. Challenges in the quest for keystones. BioScience 46: 609-620.
- Putnam, R. J. 1994. Community ecology. Chapman and Hall. London.
- Quigley, H. B. 1987. Ecology and conservation of the jaguar in the Pantanal region, Mato Grosso do Sul, Brazil. PhD Dissertation, Univ. Idaho, Moscow, ID.
- Quigley, H. B y Crawshaw, P. G. J. 2002. Reproducción, crecimiento y dispersión del jaguar (*Panthera onca*), en la región del Pantanal Brazil. In Medellín, R. A., Equihua, C., Chetkiewicz, C. L. B., Crawshaw Jr., P. G., Rabinowitz, A., Redford, K. H. Robinson, J. G., Sanderson, E. W. and Taber, A. B. (eds.): El Jaguar en el nuevo milenio. Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, City of México, pp. 289-302.
- Rabinowitz, A. 1986. Jaguar. Anchor Press.
- Rabinowitz, A. y B. G. Nottingham. 1986. Ecology and Behaviour of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. J. Zool. Lond. 210: 149-159.
- Ramakrishnan, U. y Pelkey, N. W., Coss, R. G. 1999. Tiger decline caused by the reduction of large ungulate prey: evidence from a study of leopard diets in southern India. Biological Conservation. (89): 113-120
- Ray, J., M. Sunkuist. 2001. Trophic relations in a community of African rainforest carnivores. Oecologica, 127: 395-408.
- Rosas-Rosas, O. C., R. Valdez, L. C. Bender, y D. Daniel. 2003. Food habits of pumas in northwestern Sonora, Mexico. Wildlife Society Bulletin 31:528-535.
- Rosenzweig, M. I. 1966. Community structure in sympatric carnivore. Journal of Mammalogy 47(4) 602-612.

- Rzedowski, J. 1994. Vegetación de México. Limusa, Noriega editores. México D.F. 432 pp.
- Sánchez, R.G. 1995. Ámbito Hogareño y Uso de Hábitat del Venado Cola Blanca en un Bosque Tropical Caducifolio. (Maestría, UNAM).
- Sánchez - Rojas, G., S. Gallina y S. Mandujano. 1997. Áreas de actividad y uso del hábitat de dos venados cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical de la costa de Jalisco, México. Acta Zoológica Mexicana (nueva serie) 72: 39-54.
- Sandell, M. 1989. The mating tactics and spacing behavior of solitary carnivores. In *Carnivore behavior, ecology and evolution*: 164–182. Gittleman, J. L. (Ed.). New York: Cornell University Press.
- Sanderson, E.W., Chetkiewics B., Medellin R., Rabinowitz., Redford., J. Robinson and A.T. Taber. 2002. Un análisis del estado de conservación y distribución de los jaguares a través de su área de distribución. Pp. 555-584. In El jaguar en el nuevo milenio. Una evaluación de su estado, detección de prioridades y recomendaciones para la conservación de los jaguares en América. (Ede.) R.A. Medellín, C. Chetkiewicz, A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E. Sanderson, A. Taber, A. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Schaller, G.B. 1967. The deer and the tiger. University of Chicago Press, USA.
- Schaller, G. B. 1972. The Serengeti lion: a study of predator-prey relations. Univ. Chicago. Press. 480 pp.
- Schaller, G. B. 1996. Introduction: Carnivores and conservation biology. In *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution Volume 2*. (Ed. por J.L. Gittleman). J.L. Comstock Publishing Associates. Ithaca, New York: 2-10.
- Schaller, G. B. y P. G. Crawshaw. 1980. Movement patterns of jaguar. *Biotropica* 12: 161-168.
- Schmidt - Nielsen, K. 1997. Animal physiology, adaptation, and environment. 5 ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Schmitz, O.J., P.A. Hamback, y A.P. Beckerman. 2000. Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removal on plants. *American Naturalist* 155: 141-153.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 187:27-39
- Schoener, T. W. 1982. The controversy over interspecific competition. *Am. Sci.* 70: 586-595.

- Scognamillo, DG, Maxit IE, Sunquist M, Polisar J. 2003. Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. *Journal of the Zoological Society of London* 259: 269-279
- Seidensticker, J. 1976. On the ecological separation between tigers and leopard. *Biotropica* 8 (4):225-234.
- Seidensticker, J., M.G. Hornocker, W.V. Wiles, y J.P. Messick. 1973. Mountain lion social organization in the Idaho Primitive Area. *Wildlife Monographs* 35:1-60.
- Seymour, K. L. 1989. *Panthera onca*. *Mammalian species*. 340: 1-9.
- Silveira, L. 2004. Ecologia comparada e conservação da Onça-pintada (*Panthera onca*) e onça-parda (*Puma concolor*) no Cerrado e Pantanal. 235 p. Tese (Doutorado em Biologia Animal) - Programa de Pós- Graduação em Biologia Animal da Universidade de Brasília, Brasília-DF.
- Silver, S.C., Ostro, L.E., Marsh, L.K., Maffei, L., Noss, A.J., Kelly, M.J., Wallace, R.B., Gómez, H., Ayala, G. 2004. The use of camera traps for estimating jaguar (*Panthera onca*) abundance and density using capture/recapture analysis. *Oryx* 38 (2): 148-154.
- Simberloff, D. y W. Boeclen. 1981. Santa Rosalia reconsidered. Size ratios and competition. *Evolution* 35: 1206-1228.
- Soisalo, M.K. y Cavalcanti, S.M.C. 2006. Estimating the density of a jaguar population in the Brazilian Pantanal using camera-traps and capture–recapture sampling in combination with GPS radio-telemetry. *Biological Conservation*, 129: 487-496.
- Soria, H. L. y López G. Z. Carlos A. 2005. Abundance and food habits of cougars and bobcats in the Sierra San Luis, Sonora, Mexico In: Gottfried, Gerald J.; Gebow, Brooke S.; Eskew, Lane G.; Edminster, Carleton B., comps. *Connecting mountain islands and desert seas: biodiversity and management of the Madrean Archipelago II*. Proc. RMRS-P-36. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station: 416-420.
- Strong, D.R., D. Simberloff, L.G. Abele, y A.B. Thistle. 1984. *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Sunquist, M. 1981. The social organization of tiger (*Panthera tigris*) in Royal Chit wan National Park, Nepal. *Smithsonian Contribution to Zoology* No. 336. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- Sunquist, M.E. 2002. History of jaguar research in the Americas. En: Medellín, R.A., Chetkiewicz, C., Rabinowitz, A., Redford, K.H., Robinson, J.G., Sanderson, E., Taber,

- A. (Ede.), Los Jaguares en el Nuevo Milenio. Un Análisis de su Estado, Detección de Prioridades Instituto de Ecología, UNAM/ Wildlife Conservation Society, México, D.F.
- Sunquist, M., Sunquist F., y D. Daneke 1989. Ecological separation in a Venezuelan Llanos carnivore community. In: Advances in neotropical mammalogy. (ed. por K.H. Redford y J.F. Eisenberg). Sand hill Crane Press, Gainesville Fl. Pp. 197-232.
- Swank, W. G. y J. G. Teer. 1989. Status of the jaguar 1987. *Oryx* 23(1): 14-21.
- Sweanor, L. L. 1990. Mountain lion social organization in a desert environment. M.S. Thesis. Univ. Idaho, Moscow. 172pp.
- Taber, B. A., Novaro A., y N.Neris. 1997. The food habits of sympatric jaguar and puma in the Paraguayan Chaco. *Biotropica* 29 (2) 204-213.
- Terborgh, J. 1971. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the cordillera of Vilcabamba, Peru. *Ecology* 52: 23-40
- Terborgh, J. 1988. The big things that run the world- a sequel to E.O. Wilson. *Conservation Biology* 2: 402-226.
- Terborgh, J., Estes, J., Paquet, P., Ralls, K., Boyd, D., Miller, B., y Noss, R. 1999. Role of top carnivores in regulating terrestrial ecosystems. In *The Science of Continental Scale Reserve Design*. (Ed. por M. Soulé y J. Terborgh). Covelo, California: Island Press: 39-64.
- Terborgh, J. y J. S. Weske. 1975. The role of competition in the distribution of andean birde. *Ecology* 56: 562-576.
- Thomas, L., Laake, J.L., Strindberg, S., Marques, F.F.C., Buckland, S.T., Borchers, D.L., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Hedley, S.L., Pollard, J.H., Bishop, J.R.B. y Marques, T.A. 2005. Distance 5.0. Release "x"1. Research Unit for Wildlife Population Assessment, University of St. Andrews, UK.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. y Siemann, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300-1302.
- Toweill, D. E. 1986. Resource partitioning by bobcats and coyotes in a coniferous forest. M.S. Thesis, Oregon State University, Corvallis.
- Valenzuela, D. 1999. Efectos de las estacionalidad ambiental en la densidad, la conducta de agrupamiento y el tamaño del área de actividad del coatí (*Nasua narica*) en selvas tropicales caducifolias. Tesis doctoral, UNAM. 149 pp.

- Van Valkenberg, B. y Wayne R. K. 1994. Shape divergence associated with size convergence in sympatric East African jackals. *Ecology* 75: 1567-1581.
- Weber, W. y A. Rabinowitz. 1996. A global perspective on large carnivore conservation. *Conservation Biology* 10: 1046-1055.
- Weckel, M., Giuliano, W., Silver, S. 2006. Jaguar (*Panthera onca*) feeding ecology: Distribution of predator and prey through time and space *Journal of Zoology* 270.
- Weins J. A. 1977. On competition in variable environments. *Am. Sci.* 65: 590-597.
- Weins, J.A. 1989. The ecology of bird communities. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wolff, F. 2001. Vertebrate ecology in Caatinga: A. distribution of wildlife relation to water. B. Diet of pumas (*Puma concolor*) and relative abundance of felids. St. Louis. Tese (Mestrado) – University of Missouri. 65 pp.
- Woodroffe, R. y Ginsberg, J.R. 1998. Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science* 280: 2126-2128.
- Worton, B. J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home range studies. *Ecology* 70:164-168.
- Zar, J. H. 1984. Bioestatistical analysis. Prentice Hall. EUA. 619 pp.

Apéndice I. Factor de corrección de Ackerman et al. 1984.

Para estimar biomasa relativa consumida, los autores alimentaron a pumas con sus presas naturales en la zona de estudio, tratando de mantener las condiciones más naturales posibles. El periodo o lapso de tiempo que fueron alimentados fue de acuerdo a lo observado en la naturaleza; a los cadáveres se les retiraron las vísceras ya que en la naturaleza los pumas lo hacen. Se les dieron presas de diversas masas previamente pesadas, desde 2 Kg en adelante. Se les permitió alimentarse el tiempo observado en su ambiente natural y luego se les retiró el cadáver y se pesó para saber que cantidad (grs) de carne consumieron. Más tarde se colectaron todas las excretas producidas. A los felinos se les mantuvo en actividad similar a la observada en su ambiente natural para mantener su metabolismo normal. Se calculó cuantas excretas fueron producidas por kilogramo de carne consumida y por especie de presa. Concluyeron, que hay una correlación positiva y que los animales de menos de 2 Kg son consumidos en su totalidad. Los animales que pesan igual o menos de 2 Kg producen una excreta solamente.

La expresión para obtener el factor de corrección es la expresión geométrica de la recta ($Y= 1.980+0.035X$).

Los requerimientos energéticos en el trópico son distintos a los de los animales de las áreas templadas, pero no existe un factor de corrección similar para la misma especie de felino en la región tropical, sin embargo es aplicable. Este factor de corrección, ha sido también usado en otros felinos tropicales como leopardos y tigres (Karanth y Sunquist 1995).

Apéndice II. Masa en Kg de las presas.

Venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*): 30 Kg aproximadamente, Ceballos y Miranda (2000).

Pecarí. (*Tayassu tajacu*): 20 Kg (A. Miranda, datos no publicados) Proyecto “Área de actividad de los pecaríes en la RBCC”.

Armadillo (*Dasypus novemcinctus*): 6 kg (D. Valenzuela. Com. Pers) Armadillos capturados en la RBCC y Ceballos y Miranda (2000): 3 a 7 kg.

Coatí (*Nasua narica*): 4.2 Kg (D. Valenzuela 1999).

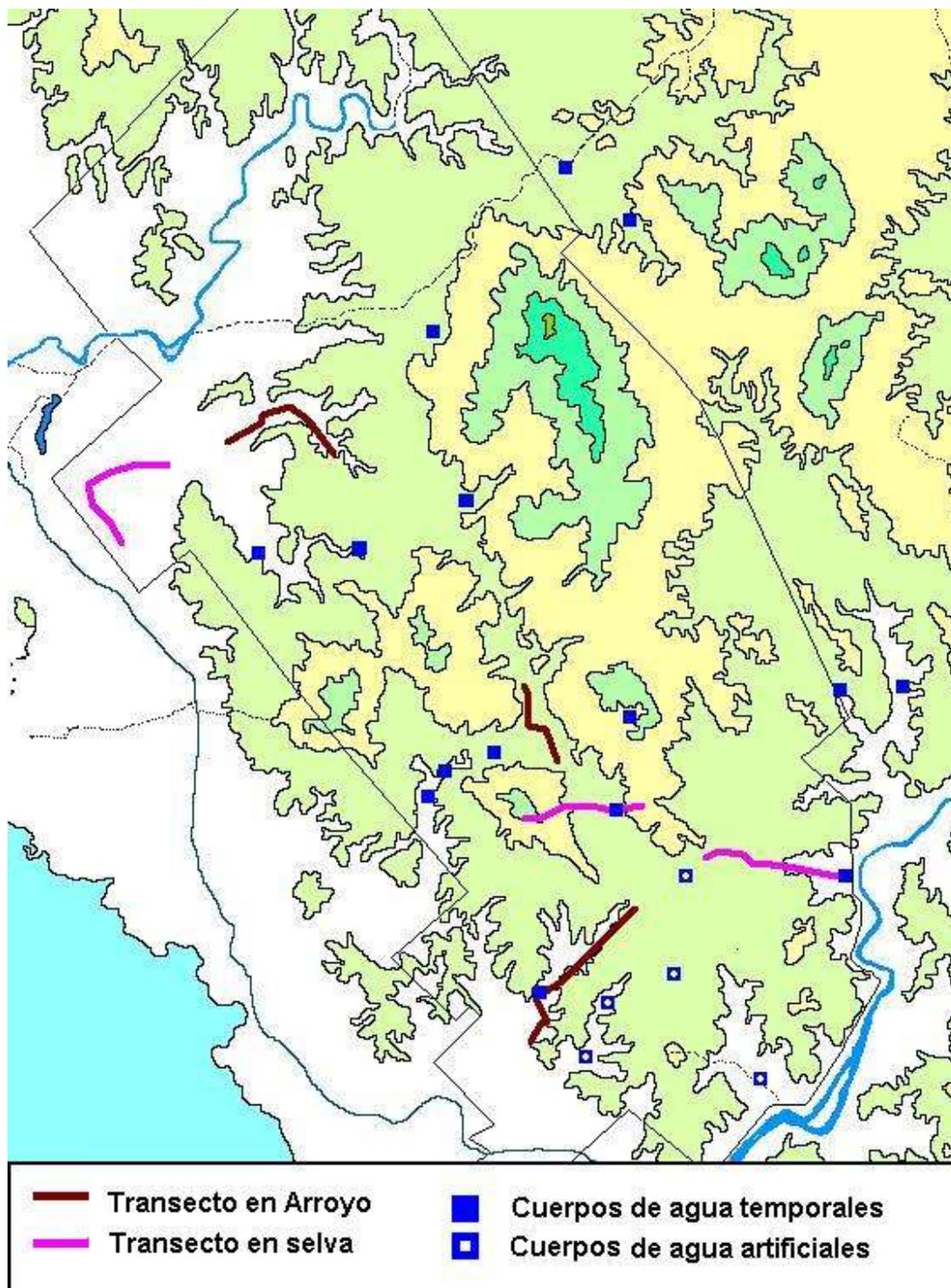
Conejo (*Sylvilagus canicularius*): 800 grs. (Ceballos y Miranda 2002): 1.3-3 kg.

Iguana negra (*Ctenosaura pectinata*): 800 grs. (Obs. Pers.). 4 iguanas pesadas en 1999.

Culebra (*Drymarchon corais*): 800 grs. (Obs. Pers.) 1 ejemplar pesado.

Tinamú. (Obs. Pers.) 300 a 500 grs (A. Leopold, 1977).

Apéndice III. Distribución de cuerpos de agua, durante la temporada de secas y ubicación de transectos para conteo de venados y pecaríes.



Apéndice IV. Cuadro comparativo del traslape de nicho alimenticio entre jaguar y puma mediante el índice de Pianka y Horn.

Lugar	Índice	Grado de traslape	Presas más compartidas	a	b	c
El Chaco, Paraguay ⁽¹⁾	Pianka	0.78 *	Venados	23	16	16
Iguazú, Brasil ⁽²⁾	Horn * *	0.87 *	Pecaríes y venados	17	20	17
Manu, Perú ⁽³⁾	Pianka	0.26 *	Grandes roedores.	19	5	2
Costa Rica ⁽⁴⁾	Pianka	0.38 *	Monos e iguanas	11	9	5
Calakmul, México ⁽⁵⁾	Pianka	0.45	Venados y coatíes	10	7	5
Calakmul, México ⁽⁶⁾	Morisita	0.95	-	-	-	-
Cuixmala, México ⁽⁷⁾	Pianka y Horn	0.95	Venados Armadillos	8	16	7
Peten, Guatemala ⁽⁸⁾	Pianka	0.3	Venados coatíes	9	14	9

1. Taber *et al.* (1997), 2. Crawshaw (1995), 3. Emmons (1987), 4. Chinchilla, (1994), 5. Aranda y Sánchez 1996, 6. Amin 2005, 7. Presente estudio, 8. Novack et al. (2005).

*. Índices calculados por R. Núñez a partir de las publicaciones

* * Debido a la naturaleza de los datos se estimó el traslape del nicho trófico mediante el índice de Horn, también para éste estudio se calculo el traslape de nicho mediante éste índice para poder compararlo.

a Número de especies consumidas por los jaguares.

b Número de especies usadas por los pumas.

c Número de especies compartidas.

Apéndice V. Fragmentación de la selva baja caducifolia en un periodo de 10 años (Miranda 1998).

