



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Ecología

Estimación poblacional del jaguar
(*Panthera onca*) y abundancia relativa de
sus presas en la Reserva de la Biosfera
Montes Azules, Chiapas, México.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A:

JESÚS ANTONIO DE LA TORRE DE LARA

DIRECTOR DE TESIS: DR. RODRIGO A. MEDELLÍN LEGORRETA

MÉXICO, D.F.

MARZO, 2009



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.


Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 19 de enero de 2009, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** del (la) alumno (a) **DE LA TORRE DE LARA JESUS ANTONIO** con número de cuenta **506021350** con la tesis titulada **"ESTIMACIÓN POBLACIONAL DEL JAGUAR (PANTHERA ONCA) Y ABUNDANCIA RELATIVA DE SUS PRESAS EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA MONTES AZULES, CHIAPAS, MÉXICO"**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. RODRIGO A. MEDELLIN LEGORRETA:**

Presidente: DR. DAVID VALENZUELA GALVAN
Vocal: DR. ENRIQUE MARTINEZ MEYER
Secretario: DR. RODRIGO A. MEDELLIN LEGORRETA
Suplente: DR. JAIME ZUÑIGA VEGA
Suplente: DR. GERARDO JORGE CEBALLOS GONZALEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 13 de marzo de 2009.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

El presente trabajo se realizó gracias al apoyo económico recibido como becario por parte del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT; registro de becario 203302) y al apoyo recibido por parte de la Coordinación de Estudios de Posgrado de la Universidad Nacional Autónoma de México mediante el programa fomento a la graduación.

El proceso de investigación fue dirigido y revisado por el siguiente Comité:

Dr. Rodrigo A. Medellín Legorreta (Tutor Principal).

Dr. Gerardo J. Ceballos González (Miembro del Comité Tutoral).

Dr. Enrique Martínez Meyer (Miembro del Comité Tutoral).

Dr. Jaime Zúñiga Vega (Miembro del Jurado).

Dr. David Valenzuela Galván (Miembro del Jurado).

Agradezco de manera especial a las siguientes organizaciones por el apoyo económico brindado al presente proyecto, que sin él este proyecto no hubiera sido posible:

- Rufford Maurice Laing Foundation (Rufford Small Grants - No. 47.08.06).
- Busch Gardens & Sea World Conservation Fund.
- Wildlife Conservation Society (Jaguar Conservation Program).

Agradezco también a la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) por las facilidades prestadas para la realización de este proyecto y a la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) por los mapas e información facilitada para el presente estudio.

Quiero agradecer por todo el apoyo recibido para este proyecto al Laboratorio de Ecología y Conservación de Vertebrados Terrestres del Instituto de Ecología de la UNAM.

Finalmente agradezco el constante apoyo de la Universidad Nacional Autónoma de México.

AGRADECIMIENTOS

A mis papas por todo su cariño y apoyo recibido durante toda mi vida, por hacerme todo más fácil, en especial en este último proceso de mi formación, gracias por motivarme y ayudarme a seguir adelante. A mis hermanos por hacerme la vida más alegre, gracias Oscar, Juan Diego, Arturo y Paco. A Perla por toda la motivación y aguante durante estos últimos 4 años, estoy en deuda contigo. A mi tío Gerardo de la Torre por todo su apoyo desde que llegué al D.F. A mi amigo Luis del Valle por su compañía durante este tiempo que he estado en el D.F.

Al Dr. Rodrigo Medellín por la confianza depositada en mí para la realización de este proyecto, por su amistad, por enseñarme el verdadero compromiso con la conservación y por ayudarme a hacer mis sueños una realidad. A Osiris por su apoyo y amistad desde que llegué al laboratorio.

A los miembros de mi Comité Tutoral y Jurado, Dr. Rodrigo A. Medellín, Dr. Gerardo Ceballos, Dr. Enrique Martínez Meyer, Dr. Jaime Zúñiga y Dr. David Valenzuela por sus observaciones y comentarios a lo largo de este proceso. También agradezco de manera especial al Dr. Johnson (Cuahutemoc Chávez) y Heliot Zarza por sus sugerencias y su desinteresada ayuda para mejorar la calidad de este trabajo.

A todos mis compañeros del Laboratorio de Ecología y Conservación de Vertebrados Terrestres: al buen Horacio, Alejandro, Maria, Lacy, Dr. López (Leonardo), a peKarina, Gerardo, Angélica, Arturo, Karla, Gaby, Tania, Paulina, Bernal, Ragde, la otra Karla, Jorge, Claudia, Edmundo y Ana.

También a “los de al lado”, todos los compañeras y compañeros del laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre.

A la familia Lombera Estrada, por su hospitalidad en Chajul, sin ellos no hubiera aguantado las estancias en la Lacandona. A mi amigo Rafael Lombera por su apoyo en el campo, hospitalidad y por hacer el trabajo de campo aún más divertido. A Don Isidro Díaz (el famoso Don Chilo) por su ayuda en la Lacandona, su amistad y anécdotas. Al incansable Max Cornelio Lopé, por toda la ayuda en el campo y paciencia para aguantar las duras jornadas de trabajo, sin él este proyecto no hubiera sido posible. Al fugitivo de la justicia “Tepo”, a Quique y Hugo por su ayuda en la primera fase de campo de este proyecto.

A toda la gente de los ejidos Boca de Chajul, Playón de la Gloria, Galacia y Loma Bonita por aceptarnos y respetar nuestro trabajo.

ÍNDICE DE CONTENIDO.

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
EL JAGUAR	6
FOTO-TRAMPEO	7
LA SELVA LACANDONA	9
MARCO DE REFERENCIA DEL PRESENTE ESTUDIO	11
OBJETIVOS	17
HIPÓTESIS	18
MÉTODOS	19
ÁREA DE MUESTREO	19
-Condiciones climáticas	20
- Hidrología del área de muestreo	21
- Tipos de vegetación en el área de muestreo	22
- Fauna asociada al área de muestreo.	25
DISEÑO DE MUESTREO	26
1) Diseño para estimar la densidad de los jaguares en el área de muestreo	26
<i>a) Muestreo para la temporada de secas</i>	29
<i>b) Muestreo para la temporada de transición lluvias-secas</i>	31
2) Diseño para las presas potenciales de jaguar	32

ANÁLISIS DE LOS DATOS	37
1) DENSIDAD DE LOS JAGUARES	37
2) TAMAÑO POBLACIONAL DEL JAGUAR DENTRO DE LAS ÁREAS NATURALES PROTEGIDAS DE LA SELVA LACANDONA.	40
3) ESTACIONALIDAD DEL JAGUAR Y SUS PRESAS.	41
a. Estacionalidad en la abundancia de los jaguares en el área de muestreo	41
b. Estacionalidad en la disponibilidad de las presas potenciales del jaguar	43
4) DISPONIBILIDAD DE PRESAS DEL JAGUAR EN LAS DIFERENTES UNIDADES DE PAISAJE Y A DISTINTAS DISTANCIAS AL BORDE DE LA RBMA	45
a. Presas mayores a 10 kilogramos	46
b. Presas menores a 10 kilogramos	48
RESULTADOS	50
1) DENSIDAD DE LOS JAGUARES	50
- Estimación de la abundancia absoluta de los jaguares en el área de muestreo	53
- Estimación del área adicional y área efectiva de muestreo	57
- Estimación de densidades de jaguar en el sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules	61
2) TAMAÑO POBLACIONAL DEL JAGUAR DENTRO DE LAS ÁREAS NATURALES PROTEGIDAS DE LA SELVA LACANDONA.	63
3) ESTACIONALIDAD DEL JAGUAR Y SUS PRESAS	66
a. Estacionalidad en la abundancia de los jaguares en el área de muestreo	66
b. Estacionalidad en la disponibilidad de las presas potenciales del jaguar	70
4) DISPONIBILIDAD DE PRESAS DEL JAGUAR EN LAS DIFERENTES UNIDADES DE PAISAJE Y A DISTINTAS DISTANCIAS AL BORDE DE LA RBMA	73
a. Presas mayores a 10 kilogramos	73
b. Presas menores a 10 kilogramos	78

DISCUSIÓN	81
1) DENSIDAD DE LOS JAGUARES	81
2) TAMAÑO POBLACIONAL DEL JAGUAR DENTRO DE LAS ÁREAS NATURALES PROTEGIDAS DE LA SELVA LACANDONA	88
3) ESTACIONALIDAD DEL JAGUAR Y SUS PRESAS	91
4) DISPONIBILIDAD DE PRESAS DEL JAGUAR EN LAS DIFERENTES UNIDADES DE PAISAJE Y A DISTINTAS DISTANCIAS AL BORDE DE LA RBMA	97
CONCLUSIONES	103
BIBLIOGRAFÍA	105

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Características de las cuatro principales unidades geo-morfológicas en la Selva Lacandona obtenido de Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos (2002).	23
Cuadro 2. Cuadrantes de foto-trampeo del diseño para las presas potenciales de jaguar. Se muestra el número de cuadrantes por unidad de hábitat, distancia al borde de la reserva y tiempo que estuvo activo cada cuadrante.	36
Cuadro 3. Individuos de jaguar capturados en este estudio y distancias máximas viajadas entre las recapturas considerando el estudio prospectivo y los dos muestreos.	51
Cuadro 4. Valores del criterio de selección de cada uno de los modelos y resultados de la prueba para población cerrada para las dos temporadas de muestreo.	55
Cuadro 5. Estimaciones de abundancias y probabilidades de capturas de jaguar en la Selva Lacandona en las dos temporadas de muestreo basadas en las capturas y recapturas obtenidas mediante foto-trampeo. Las estimaciones marcadas con * representan las estimaciones más adecuadas para cada temporada según los criterios de selección utilizados para el programa CAPTURE. Para calcular las densidades se utilizaron las estimaciones obtenidas mediante el modelo de heterogeneidad a la captura (marcados en negritas). Los valores obtenidos mediante el modelo M_{bh} son los mismos que los obtenidos mediante el modelo M_b .	56
Cuadro 6. Distancias máximas viajadas por los individuos recapturados en ambas temporadas y anchos del área adicional para calcular el área efectiva de muestreo.	58
Cuadro 7. Estimaciones del área efectiva de muestreo mediante los enfoques de Wilson y Anderson (1985) y Soilsalo y Cavalcanti (2006).	58
Cuadro 8. Estimación de densidades de jaguar para el sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules en ambas temporadas de muestreo.	61
Cuadro 9. Superficie protegida por las Áreas Naturales Protegidas de carácter federal en la región de la Selva Lacandona, superficie con hábitat potencial de jaguar dentro de estas reservas (ver métodos) y el probable tamaño de la población de jaguar con base en las estimaciones de densidad obtenidas en este estudio.	63
Cuadro 10. Esfuerzo de muestreo requerido en días trampa para fotografiar a un individuo nuevo de jaguar en cada una de las temporadas de muestreo utilizando el modelo <i>Exponencial</i> . En la tabla se puede apreciar que el esfuerzo de muestreo requerido para fotografiar un individuo nuevo en la temporada de secas es mucho mayor que en la temporada de transición lluvias-secas.	68

Cuadro 11. Frecuencias de capturas de las 6 especies potenciales de jaguar con mayor éxito de captura durante los muestreos con trampas cámara con el diseño para los jaguares en la Selva Lacandona, Chiapas, México (<i>c = capturas</i>).	70
Cuadro 12. Valores de devianza, grados de libertad y valores de <i>P</i> de las variables que fueron significativas en el Modelo Lineal Generalizado (GLM) para las presas > 10 kg.	77
Cuadro 13. Valor de devianza, grados de libertad y valor de <i>P</i> de la única variable que fue marginalmente significativa (<i>temporada</i>) en el Modelo Lineal Generalizado (GLM) para las < 10 kg. El AIC de este modelo fue 61.99.	80
Cuadro 14. Número de individuos fotografiados, total de capturas y recapturas, áreas efectivas de muestreo y esfuerzo de muestreo obtenidos en otros estudios de densidades de jaguar utilizando la técnica de foto-trampeo en combinación con los modelos captura recaptura para poblaciones cerradas. En la mayor parte de estos estudios las cámaras trampas fueron colocadas en caminos o en senderos que tenían tiempo de ser abiertos.	83

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Localización de la región de la Selva Lacandona y ubicación de las siete ANP's de carácter federal que protegen la región.	10
Figura 2. Localización del área de muestreo en el sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas, México.	19
Figura 3. Diagrama ombrotérmico de las condiciones climáticas del área de muestreo. Datos obtenidos de la estación climatológica Lacantún a cargo de la Comisión Federal de Electricidad, División Hidrométrica Sureste.	20
Figura 4. Localización de las estaciones de foto-trampeo para la temporada de secas. Los bloques 1 y 3 se muestrearon durante el primer mes (abril), y los bloques 2 y 4 durante los sucesivos 30 días (mayo). Los bloques 1 y 3 estuvieron formados por ocho estaciones de foto-trampeo, mientras que el bloque 2 estuvo formado por nueve estaciones y el bloque 4 por siete estaciones. El área total cubierta por las estaciones de foto-trampeo en esta temporada fue de 80 km ² (Polígono Mínimo Convexo).	30
Figura 5. Localización de las estaciones de foto-trampeo para la temporada de transición lluvias-secas. Durante esta temporada toda el área se cubrió simultáneamente con 33 estaciones de foto-trampeo, las cuales estuvieron activas durante 60 días. El área total cubierta por las estaciones de foto-trampeo en esta temporada fue de 82 km ² (Polígono Mínimo Convexo).	32
Figura 6. Localización de los cuadrantes de foto-trampeo del diseño para las presas potenciales del jaguar. Cada cuadrante estuvo activo de 11 a 13 días y cada cuadrante se muestreó en la temporada de secas y transición lluvias-secas. Las letras indican la clave de cada cuadrante de muestreo (ver Cuadro 2).	35
Figura 7. Dos capturas fotográficas del jaguar JA-01. En las fotografías se muestran ampliadas algunas rosetas donde se puede apreciar detalladamente que el patrón de manchado es el mismo, de esta manera se identificaron a los jaguares individualmente.	52
Figura 8. Dos capturas fotográficas de dos jaguares diferentes (JA-06 y JA-05). Se puede apreciar claramente que el patrón de manchado es distinto en los dos individuos.	52
Figura 9. Localización de las estaciones de foto-trampeo en la temporada de secas y área efectiva de muestreo estimada utilizando los dos enfoques. Al utilizar el 1/2 MMDM para estimar el ancho del área adicional se obtuvo un área efectiva de muestreo de 150 km ² . Utilizando solamente MMDM para estimar el ancho del área adicional, obtenemos un área efectiva de muestreo de 223 km ² . No se consideró para la estimación del área efectiva de muestreo la zona al otro lado del río Lacantún, ya que está no forma parte de la reserva y esta zona es donde se encuentran los ejidos colindantes a la reserva. El paisaje en ese lado del río es una matriz de selva con ambientes perturbados por actividades antropogénicas.	59

Figura 10. Localización de las estaciones de foto-trampeo en la temporada de transición lluvias-secas y áreas efectivas de muestreo estimadas utilizando los dos enfoques mencionados anteriormente. Utilizando el 1/2 MMDM para estimar el ancho del área adicional se obtuvo un área efectiva de 148.5 km². Utilizando el MMDM para estimar el ancho del área adicional se obtuvo un área efectiva de muestreo de 220 km². 60

Figura 11. Tipos de vegetación y uso de suelo presentes en la región Selva Lacandona, y Áreas Naturales Protegidas de carácter federal decretadas en la región: 1. *Reserva de la Biosfera Montes Azules*, 2. *Reserva de la Biosfera Lacantún*, 3. *Área de Protección de Flora y Fauna Chan-kin*, 4. *Monumento Natural Yaxchilán*, 5. *Monumento Natural Bonampak*, 6. *Áreas de protección de flora y fauna Metzabok*, 7. *Áreas de protección de flora y fauna Naha*. 65

Figura 12. Curvas de acumulación sin aleatorizar (sin suavizar) del número de individuos de jaguar fotografiados en cada una de las temporadas de muestreo en contra del esfuerzo de muestreo (días-trampa). Para la temporada de transición lluvias-secas el número de individuos de jaguar se acumula más rápido que para temporada de secas. En la temporada de secas la curva parece estabilizarse a aproximadamente a los 570 días trampa, en cambio en la temporada de transición lluvias-secas la curva parece estabilizarse a los 760 días trampa. 66

Figura 13. Curvas de acumulación aleatorizadas (suavizadas) de los individuos de jaguar fotografiados en cada una de las temporadas de muestreo. La línea sólida muestra el ajuste mediante el modelo *Exponencial*. Como lo muestra la gráfica en la temporada de transición de lluvias-secas el esfuerzo de muestreo para fotografiar un nuevo individuo de jaguar es menor que en la temporada de secas. 69

Figura 14. Éxitos de captura de las presas potenciales de jaguar con mayor tasa de captura ($n \geq 10$), agrupadas por categorías de peso (< 10 kg y > 10 kg) para la temporada de secas y transición lluvias-secas. En este caso los registros de *T. pecari* se muestran por separado de la categoría de presas potenciales > 10 kg donde solamente quedan agrupados *P. tajacu* y *M. temama*. En la categoría de presas potenciales < 10 kg están agrupados los registros de *D. novencinctus*, *N. narica* y *C. paca*. 72

Figura 15. Promedio de las capturas obtenidas por medio del diseño de cuadrantes para las presas potenciales de jaguar > 10 kg por cada tipo de unidad de paisaje. En las barras se muestra la desviación estándar. 74

Figura 16. Abundancia relativa de las presas >10 kg en los distintos cuadrantes de muestreo de foto-trampeo utilizados en el diseño para las presas potenciales de jaguar con relación a la distancia de estos cuadrantes al borde de la RBMA. La línea muestra la tendencia utilizando ambas temporadas. Se puede apreciar en la gráfica que hay un incremento en el número de capturas conforme aumenta la distancia al borde de la RBMA, esta correlación es marginalmente significativa ($n = 24$, $r_s = 0.39$, $p = 0.059$). 75

Figura 17. Promedio de las capturas de las presas potenciales de jaguar > 10 kg obtenidas a diferentes distancias del borde de la RBMA utilizando cuatro categorías de distancia. En las barras se muestra la desviación estándar. 76

Figura 18. Se muestra el promedio de las capturas obtenidas por medio del diseño para presas potenciales de jaguar < 10 kg por cada unidad de paisaje. En las barras se muestra la desviación estándar. 78

Figura 19. Abundancia relativa de las presas < 10 kg en los distintos cuadrantes de muestreo de foto-trampeo utilizados en el diseño para las presas potenciales de jaguar en relación con la distancia en la que fueron ubicados estos cuadrantes al borde de la RBMA. La línea negra muestra el ajuste utilizando ambas temporadas. Se puede apreciar en la gráfica que no hay ninguna tendencia entre la frecuencia de captura de las presas menores a 10 kg y la distancia al borde de la RBMA ($n = 24$, $r_s = 0.068$, $p < 0.76$). 79

Figura 20. Estimaciones de densidad de jaguares en ambas temporadas de muestreo. Esta gráfica muestra las densidades obtenidas utilizando MMDM como la estimación más conservadora y las obtenidas con 1/2MMDM como la estimación más alta para cada una de las temporadas de muestreo. La densidad real de los jaguares en el área de muestreo para cada una de las temporadas probablemente se encuentra dentro de estos intervalos (estos intervalos no representan los intervalos de confianza de las estimaciones). 86

RESUMEN

Las poblaciones de jaguar (*Panthera onca*) en México se han reducido drásticamente debido a la pérdida y fragmentación de su hábitat, y a la cacería tanto del jaguar como de sus presas. Una de las poblaciones más importantes de esta especie en México se encuentra en la región de las Selva Lacandona, Chiapas. El presente estudio tuvo como objetivo estimar el tamaño poblacional del jaguar en la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA). Como la abundancia y distribución espacial de los jaguares está directamente correlacionada con la abundancia y disponibilidad de sus presas, este estudio también documentó el efecto de la estacionalidad en la abundancia del jaguar y sus presas, la disponibilidad de presas potenciales para los jaguares en diferentes unidades de paisaje, así como la disponibilidad de presas a diferentes distancias del borde de la RBMA.

Se estimó la densidad de jaguares en las temporadas de secas y transición lluvias-secas utilizando la técnica de foto-trampeo en combinación con los modelos captura-recaptura para poblaciones cerradas. La estimación de densidad de jaguar más conservadora obtenida en este estudio fue para la temporada de secas (1.8 ± 0.6 individuos/100 km²) y la más alta fue para la temporada de transición lluvias-secas (4.7 ± 1.7 individuos/100 km²). Estimando el hábitat potencial del jaguar dentro de la RBMA se obtuvo que esta reserva pudiera proteger entre 51-132 jaguares. Lo que resalta la importancia de esta región para la conservación del jaguar en México.

Utilizando un diseño de foto-trampeo de cuadrantes para las presas se obtuvo una mayor abundancia relativa de algunas especies potencialmente presas de jaguar en las selvas riparias del interior de la RBMA, en comparación con las demás unidades de paisaje muestreadas. La abundancia relativa de estas mismas presas fue mayor a una distancia mayor a 4 kilómetros del borde de la RBMA, lo que sugiere que factores antropogénicos probablemente disminuyen la disponibilidad de presas para los jaguares en el borde sur de la RBMA.

ABSTRACT

The populations of jaguar (*Panthera onca*) in Mexico have been abruptly reduced due to loss and fragmentation of habitat, poaching of jaguars and its main preys. One of the most important populations of jaguar in Mexico is located at Selva Lacandona region, Chiapas. The aim of this study was to estimate the population size of jaguars at Montes Azules Biosphere Reserve (MABR). Since abundance and spatial distribution of jaguars are directly correlated with the abundance and availability of their prey, this study also documented the seasonality effect in the abundance of jaguars and their prey, the availability of potential preys for jaguars at different landscape units, and the availability of potential preys at different distances from the border with MABR.

Jaguar's densities were estimated for dry and rainy seasons via camera trapping technique combined with the closed models of capture-recapture. The lesser density estimate was obtained in the dry season (1.8 ± 0.6 jaguars/100 km²) and the highest in the rainy season (4.7 ± 1.7 jaguars/100 km²). Estimating the potential habitat surface of jaguars at MABR, this reserve could protect between 51-132 jaguars. This result enhances the importance of this region in the conservation of this species at Mexico.

Using quadrants of camera-traps to assess the potential preys of jaguars, a high relative abundance of some species was obtained at the riparian forest inside the MABR, contrasting with the other landscape units surveyed. The relative abundance of these species was higher at quadrants located 4 km from the reserve border, suggesting that anthropogenic activities probably diminish the availability of preys for jaguars at the southern border of the MABR.

INTRODUCCIÓN

Uno de los problemas más alarmantes que enfrentamos actualmente, desde el punto de vista de la conservación, es la extinción de especies. Las tasas de extinción actuales no tienen precedentes y solamente podrían ser comparadas con los periodos de extinción masiva de eras geológicas anteriores, debidas a catástrofes naturales (Pimm et al., 1995). Sin embargo, las extinciones que confrontamos actualmente se deben solamente a un factor, al tamaño y crecimiento de la población humana, y por consecuencia a las transformaciones en el medio ambiente para satisfacer las necesidades en bienes y servicios para esta población (Ehrlich, 1994; Gaston, 2005).

Dentro de la gran variedad de especies de mamíferos que se encuentran actualmente amenazadas, o en peligro de extinción, las especies del orden Carnivora han sido especialmente afectadas por estos procesos (Treves y Karanth, 2003; Cardillo et al., 2004). La mayoría de las poblaciones de grandes carnívoros enfrentan problemas de conservación a causa de presiones antropogénicas (Woodroffe y Ginsberg, 1998; Cardillo et al., 2004). Los grandes carnívoros son un grupo vulnerable a la extinción, y son muchos los factores que afectan su conservación. Entre ellos están su especialización en la alimentación y uso de hábitat, sus bajas densidades poblacionales y las grandes áreas requeridas para su supervivencia (Noss et al., 1996; Weber y Rabinowitz, 1996; Cardillo et al., 2004; Woodroffe y Ginsberg, 2002). Además, con frecuencia son cazados por depredar ganado doméstico o animales de interés cinegético (Linnell et al., 1999; Treves y Karanth, 2003). La declinación de estas especies se debe a causas históricas como la cacería, pérdida de hábitat, y también a su limitada capacidad de respuesta a las reducciones poblacionales debido a sus bajas tasas de crecimiento demográfico (Cardillo et al., 2004; Woodroffe y Ginsberg, 2002). Esta situación

es más acentuada para los felinos porque además de tener bajos potenciales reproductivos, son animales solitarios y territoriales.

A los grandes carnívoros se les ha atribuido un papel de gran importancia en mantener el funcionamiento natural de los ecosistemas (Noss et al., 1996; Miller et al., 2001; Ray, 2005). Se ha referido como control de arriba hacia abajo (*top-down*) y de abajo hacia arriba (*bottom-up*) la manera en la cual los ecosistemas terrestres están regulados a través de los niveles tróficos (en sentido ecológico de “control” en referencia a los efectos cuantitativos o cualitativos en la estructura del ecosistema, función o diversidad - Mengue, 1992). Bajo la regulación de arriba hacia abajo, la abundancia de cada nivel trófico está controlado por los organismos del nivel trófico superior inmediato, de esta manera los depredadores limitan las poblaciones de los herbívoros y por tanto previenen una sobreexplotación de la vegetación (Hairston et al., 1960; Mengue, 1992; Terborgh, 2005). En cambio, la regulación de abajo hacia arriba se refiere a que estos mismos factores están controlados por el nivel inmediatamente inferior, esta forma de control ocurre cuando la disponibilidad de los recursos es el proceso clave y en este caso las poblaciones de un nivel trófico están afectadas mayormente por la competencia y no por la depredación (Murdoch, 1966; Mengue, 1992; Terborgh, 2005). Ya que los grandes carnívoros están en el ápice de la pirámide trófica, bajo un control de abajo hacia arriba se les atribuye poca utilidad ecológica, alternativamente en un sistema con regulación de arriba hacia abajo, los carnívoros reducen la presión de los herbívoros hacia la biomasa vegetal, lo que implicaría fuertes interacciones entre los tres niveles: plantas, herbívoros y carnívoros (Miller et. al., 2001; Terborgh, 2005).

Frecuentemente, cambios dramáticos en la estructura de comunidades ecológicas están relacionados con la extirpación o control de grandes carnívoros (Ray et al., 2005). Como especies clave se ha sugerido que limitan el número de sus presas (los herbívoros) y por tanto

reducen la presión de éstos sobre las plantas (Terborgh, 1988; Miller et al., 2001; Terborgh et al., 2002; Ray et al, 2005). También ayudan a controlar poblaciones de mesodepredadores, que son mamíferos de tamaño medio (2-10 kg) potenciales depredadores de aves y de otros pequeños vertebrados (Palomares et al., 1995; Crooks y Soulé, 1999; Miller et al., 2001; Ray et al, 2005). De esta manera los grandes carnívoros mantienen la composición de la comunidad de presas y la estructura de la comunidad vegetal. Pero a pesar de su singular importancia ecológica, el asegurar la persistencia a largo plazo de la mayoría de estas especies requiere de implementar grandes esfuerzos de conservación.

Los grandes carnívoros además son considerados importantes herramientas de conservación (Noss et al., 1996; Ray, 2005). Estas especies pueden ser utilizadas como “especies sombrillas” para la planeación del tamaño y configuración de reservas, ya que para mantener poblaciones viables de estas especies se requiere proteger grandes extensiones de terreno. Por lo tanto, al lograr proteger la superficie requerida por las poblaciones de estas especies también se protegerán las demás especies incluidas en tales áreas (Carroll et al., 2001; Ceballos et al., 2002; Lynam et al., 2007). Los grandes carnívoros también han sido utilizados como “especies bandera o emblemáticas”, para promover esfuerzos de conservación en todo el mundo, utilizando a estas especies como símbolos o iconos (Noss et al., 1996; Ray, 2005). Finalmente, los grandes carnívoros también han sido considerados como “especies indicadoras”, ya que estas especies son muy sensibles a perturbaciones en el hábitat por actividades humanas, y su presencia en un área nos provee un marco robusto del estatus de conservación en general de la biodiversidad del área monitoreada (Miller y Rabinowitz, 2002; Ray, 2005).

EL JAGUAR.

Un ejemplo de estas especies es el jaguar (*Panthera onca*), el mayor felino de América. Esta especie es el depredador tope en los ecosistemas neotropicales y una importante figura como icono, deidad o representación de poder y fuerza para muchas culturas indígenas (Medellín, 2002). El jaguar originalmente se distribuía desde el suroeste de los Estados Unidos hasta el norte de Argentina, pero la constante destrucción de su hábitat y la cacería indiscriminada tanto del jaguar como de sus presas han causado su extirpación de grandes áreas, al grado tal que los jaguares actualmente solamente ocupan aproximadamente el 46% de su distribución histórica (Swank y Teer, 1987; Novell y Jackson, 1996; Sanderson et al., 2002).

La distribución histórica del jaguar en México incluía regiones tropicales y subtropicales desde Sonora y Tamaulipas, siguiendo las planicies costeras del Golfo y Pacífico hasta Chiapas y la península de Yucatán, llegando por la cuenca del río Balsas hasta el Estado de México (Leopold, 1959; Ceballos et al., 2006; Zarza, 2008). Pero actualmente el jaguar es una especie que requiere atención urgente en México, ya que ha desaparecido de más de un 60% del área que alguna vez ocupó y la población estimada en el país, difícilmente llega a los 5 mil individuos (Chávez y Ceballos, 2006). En México, el jaguar está incluido en la lista de especies en peligro de extinción (SEMARNAT, 2001). Sin embargo, la limitada y fragmentaria información disponible no permite realizar una evaluación sólida y actualizada sobre el estado de sus poblaciones que nos permita diseñar estrategias adecuadas para su conservación (Ceballos et al., 2006).

Una de las acciones prioritarias para la conservación de esta especie en México es evaluar el estatus de las poblaciones remanentes de jaguar en el país. El Subcomité Técnico Consultivo Nacional para la Conservación y Manejo del Jaguar, un órgano independiente asesor del gobierno federal mexicano (Ceballos et al., 2006), determinó llevar a cabo una

evaluación de gran envergadura de las poblaciones de jaguar en todo el país que nos permitiera evaluar la densidad poblacional del jaguar y sus presas, y llegar a una estimación del número de jaguares que habitan en el país (Censo Nacional de Jaguar CENJAGUAR – Ramírez-Flores y Oropeza-Huerta, 2007). El principal objetivo del CENJAGUAR es proveer el conocimiento necesario de la situación poblacional del jaguar en México para que la especie pueda ser manejada más eficientemente. Esta estrategia permitirá identificar las áreas más importantes para asegurar el futuro y la conservación del jaguar, así como los sitios adecuados para establecer corredores biológicos que unan a los sitios prioritarios.

El diseño de muestreo del CENJAGUAR se planteó para llevarse a cabo por medio de la técnica de foto-trampeo, utilizando un protocolo estandarizado (Chávez et al., 2007a). Anteriormente todo lo que conocíamos acerca de la ecología poblacional del jaguar era por estudios de radio-telemetría (Schaller y Crawshaw, 1980; Rabinowitz y Nottingham, 1986; Crawshaw y Quigley, 1991; Ceballos et al., 2002; Nuñez et al., 2002). Pero el reciente uso de las trampas-cámara en el estudio de especies crípticas ha permitido la estimación de densidades de jaguar en varias regiones de su rango de distribución (Wallace et al., 2002; Silver et al., 2004; Maffei et al., 2004; Soisalo y Cavalcanti, 2006; Faller et al., 2007; Salom-Peréz et al., 2007).

FOTO-TRAMPEO.

El estudio de las tendencias demográficas de especies en peligro de extinción es una de las herramientas más útiles y adecuadas para evaluar la efectividad de los planes de conservación de cualquier especie y para modelar y predecir las probabilidades de que sus poblaciones persistirán a lo largo del tiempo (Lande, 1988; Beier, 1993; Crooks et al., 1998; Karanth et al., 2006). El monitoreo de poblaciones de grandes carnívoros siempre ha representado un gran

reto, en especial de especies raras o crípticas como es el caso de la mayoría de los grandes felinos, ya que estas especies son de hábitos nocturnos o crepusculares y debido a sus requerimientos ecológicos es necesario muestrear grandes extensiones de terreno (Karanth et al., 1995; Lynam, 2002; Karanth et al., 2004).

La reciente incorporación de la nueva tecnología al estudio de fauna silvestre ha abierto una nueva puerta para el estudio de la ecología poblacional de varias especies crípticas incluyendo los jaguares (Lynam, 2002). En los últimos años el trampeo con cámaras automáticas en combinación con modelos estadísticos de captura y recaptura han sido utilizados para estimar el tamaño poblacional de felinos en varias partes del mundo. Esta técnica no invasiva tiene la ventaja de identificar individualmente a los animales fotografiados por medio de marcas distintivas individuales. Las trampas cámara colocadas en áreas remotas han sido utilizadas para registrar mamíferos por muchos años (Cutler y Swann, 1999), pero se han vuelto muy populares en países en desarrollo desde que se utilizaron para monitorear poblaciones de tigres (*Panthera tigris*) en la India (Karanth y Nichols, 1998). Esta misma técnica se ha aplicado con éxito para calcular la abundancia y densidad de otras especies crípticas como leopardos (*Panthera pardus* - Henschel y Ray, 2003), ocelotes (*Leopardus pardalis* - Trolle y Kéry, 2003; Trolle y Kéry, 2005; Dillon y Kelly, 2007; Di Bitetti et al. 2008b), jaguares (Wallace et al., 2002; Maffei et al., 2004; Silver, 2004; Silver et al., 2004; Soisalo y Cavalcanti, 2006; Salom-Peréz et al., 2007), leopardos de las nieves (*Uncia uncia* - Jackson et al., 2005), y hasta felinos sin manchas, como los pumas (*Puma concolor* - Kelly et al., 2008).

El uso de esta técnica no está limitado para estimar densidades de las especies referidas anteriormente. También ha sido utilizada para estimar la riqueza de mamíferos grandes y medianos en bosque tropicales (Azuara, 2005; Tobler et al., 2008a), para estudiar la

relación entre el depredador y las presas a través del tiempo y el espacio (Weckel et al., 2006), para documentar los patrones de actividad de especies crípticas (Monroy-Vilchis et al., 2007), para estudiar los movimientos de individuos y el uso de espacio (Wakefield et al., 2008), para entender las respuestas de poblaciones a la cacería (Di Bitetti et al. 2008a), o para documentar la presencia y realizar estimaciones robustas de la abundancia de especies raras (Dinata et al, 2008). La expansión en el uso y aplicaciones de las trampas cámaras se ha incrementado en los últimos años (Rowcliffe y Carbone, 2008). Esta técnica actualmente se ha vuelto una herramienta muy útil que tiene un enorme potencial para estudios de biodiversidad y conservación de fauna silvestre (Kelly, 2008; Rowcliffe y Carbone, 2008; O'Brien, 2008; Tobler et al., 2008b). En un futuro es de esperarse que esta técnica sea utilizada para explorar una nueva amplia gama de aplicaciones en el estudio de ecología de fauna silvestre.

LA SELVA LACANDONA.

Una de las poblaciones más importante de jaguar en México se encuentra en la Selva Lacandona, ubicada al sureste de Chiapas dentro del bosque maya (Medellín, 1994; Aranda, 1996; Azuara et al., 2006). Esta selva tropical forma parte de las prioridades más altas de conservación del gobierno mexicano y de muchas organizaciones no gubernamentales, ya que es el mayor remanente de bosque lluvioso tropical en México y es el ecosistema más diverso de todo el país (Vásquez y Ramos, 1992; Davis et al., 1997; INE-SEMARNAP, 2000). A pesar de esto, esta selva se encuentra críticamente amenazada por la inminente destrucción humana. La Selva Lacandona contaba con una extensión original de aproximadamente 1,500,000 hectáreas y en tan solo los últimos 40 años se han transformado más de dos terceras partes de su superficie total arbolada, restando actualmente unas 500,000 hectáreas cubiertas de bosque (Mendoza y Dirzo, 1999; De Jong et al., 2000).

Entre las principales amenazas que han afectado a este ecosistema se encuentran el rápido crecimiento de las poblaciones humanas, la sobreexplotación de recursos y la extracción de flora y fauna para comercio o subsistencia (Vásquez y Ramos, 1992; Medellín, 1994; INE-SEMARNAP, 2000). Reconociendo la importancia de la Selva Lacandona, el gobierno federal ha decretado siete Áreas Naturales Protegidas (ANP's) para proteger los remanentes de selva en esta región (Figura 1). Sin embargo, la mayoría de estas reservas presentan actividades agrícolas y pecuarias, muy pocas tienen planes de manejo, infraestructura y personal que puedan asegurar su conservación a largo plazo (Azuara y Medellín, 2007).

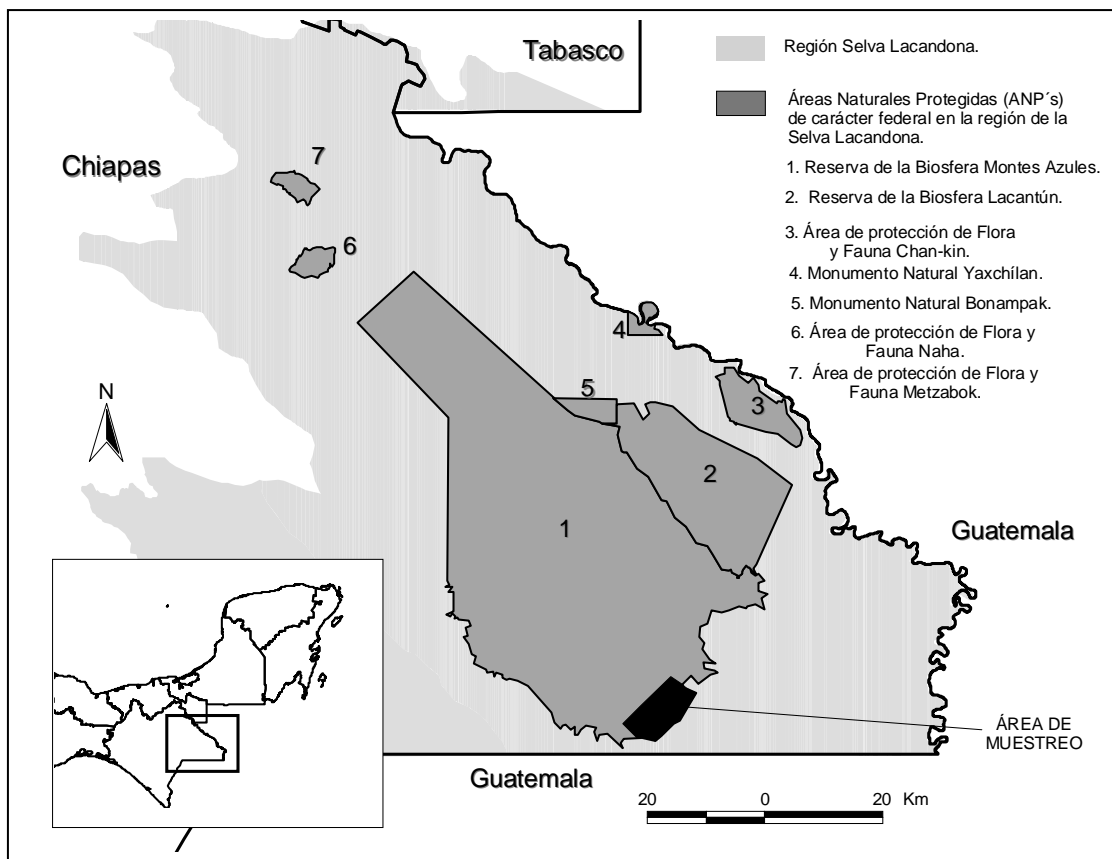


Figura 1. Localización de la región de la Selva Lacandona y ubicación de las siete ANP's de carácter federal que protegen la región.

La conservación de esta región es de gran importancia por las siguientes razones: 1) contiene una proporción mayor de especies que enfrentan problemas de conservación que la esperada en una muestra al azar de la fauna mexicana; 2) es probablemente el ecosistema más diverso de México; 3) muchas especies están presentes en México solamente en esta región, como es el caso de el tlacuache cuatro ojos (*Metachirus nudicaudatus*), el murciélago *Tonatia saurophila* y el armadillo cola de zorro (*Cabassous centralis*); 4) es el mayor remanente de selva alta perenifolia en México y junto con la región de Calakmul y el Petén (Guatemala y Belice) forma parte del mayor macizo de selva en Mesoamérica, el cual contiene una de las últimas poblaciones viables de jaguar, pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*) y tapir (*Tapirus bairdii*) para esta parte del continente (Medellín, 1994).

La Selva Lacandona, representada por la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA), forma parte de una de las más importantes Unidades para la Conservación del Jaguar (UJC No. 155 – Selvas Mayas; Sanderson et al., 2002), la cual abarca parte del sureste de México, la península de Yucatán y parte de Guatemala y Belice. Esta región de las Selvas Mayas representa la porción más grande de área con alta probabilidad de supervivencia a largo plazo del jaguar para Centroamérica y México (Sanderson et al., 2002). A pesar de la importancia de la Selva Lacandona para la conservación del jaguar en México aún no se ha realizado un estudio sobre la ecología poblacional de esta especie en la RBMA.

MARCO DE REFERENCIA DEL PRESENTE ESTUDIO.

La densidad de presas utilizadas por los grandes carnívoros, puede considerarse como una medida de la cantidad de energía o alimento potencialmente disponible en un área para éstos, y puede determinar la capacidad de carga de estas especies (Eisenberg, 1986; Carbone y Gittleman, 2002). La forma en cómo las especies presas están distribuidas en el espacio y en

el tiempo tiene implicaciones directas en el tiempo de búsqueda invertido por los depredadores (MacArthur y Pianka, 1966) e influye tanto en su abundancia como en su organización social (Eisenberg, 1986; Sunquist y Sunquist, 1989).

El jaguar es una especie de hábitos solitarios, a excepción de las épocas de apareamiento y crianza (Chávez, 2006; Zarza, 2008). Por lo general, las hembras tienen un territorio menor al de los machos, y el territorio de un macho se traslapa e incluye el territorio de varias hembras (Schaller y Crawshaw, 1981; Rabinowitz y Nottingham, 1986; Chávez, 2006). Aunque el tamaño de las áreas de actividad de los jaguares es muy variable a lo largo de su área de distribución geográfica, parece estar relacionada inversamente con la abundancia y disponibilidad de las presas. Es decir, a mayor abundancia y disponibilidad de presas menor será el área de actividad, y viceversa (Chávez, 2006).

Estudios anteriores han documentado cambios espacio-temporales en la distribución espacial de los jaguares relacionados con la estacionalidad de las lluvias y se ha sugerido que los individuos podrían modificar su comportamiento de territorialidad de acuerdo a las condiciones ambientales locales, que a su vez están relacionadas con la disponibilidad de presas (Schaller y Crawshaw, 1980; Crawshaw y Quigley, 1991; Nuñez et al., 2002; Scognamillo et al., 2002; Nuñez, 2006). En Chamela-Cuixmala, México, las áreas de actividad de los jaguares son más extensas en la temporada lluvias que en la de secas, y se ha observado también un extenso solapamiento entre las áreas de actividad de jaguares y pumas en los sitios con disponibilidad de agua constante, los cuales corresponden a los sitios donde se concentran las presas durante esta temporada (Nuñez et al., 2002; Nuñez, 2006). En los Llanos Venezolanos las presas potenciales de los jaguares se encuentran más dispersas durante la temporada de lluvias en comparación con la de secas y en ésta última los movimientos de todos los animales están limitados por la disponibilidad de agua. La actividad

de los jaguares en esta área es menor en la época seca lo cual puede deberse a una menor movilidad debido a que las presas se concentran alrededor de los cuerpos de agua (Scognamillo et al., 2002). Entre tanto, en el Pantanal, Brasil los jaguares utilizan más área durante la temporada de secas que en lluvias, esto debido a las inundaciones que dan lugar a la aparición de islas durante la temporada de lluvias en las cuales se concentran las presas (Crawshaw y Quigley, 1991). Finalmente, en los bosques tropicales centroamericanos no se han observado diferencias entre los tamaños de las áreas de actividad de los jaguares entre estaciones, lo que sugiere que en estos ecosistemas la distribución espacial de las presas podría ser más uniforme entre las temporadas de lluvias y secas (Rabinowitz y Nottingham, 1986; Chávez, *com. pers.*).

Sin embargo, los bosques tropicales han mostrado ser ambientes estacionales. Estos bosques presentan una marcada estacionalidad dada por una temporada de lluvias y otra de secas (Gentry, 1990; Whitmore, 1998; Primack y Corlett, 2005), presentan regimenes de inundación durante la temporada de lluvias (Bodmer, 1990; Whitmore, 1998), además la estacionalidad en los bosques tropicales se ve reflejada en todos los aspectos de su biología, con algunos picos en crecimiento foliar, floración y reproducción de muchas especies animales, así como en interacciones bióticas (Bodmer, 1990; van Shaik et al., 1993; Peres, 1992a; Fragoso, 1998; Whitmore, 1998; Wikelski, 2000; Dubost et al., 2005; Primack y Corlett, 2005; Weber, 2005; Dubost y Henry, 2006; Keuroghlian y Eaton, 2008). En los bosques tropicales también la temporada de secas se caracteriza por una disminución en la disponibilidad de agua y del alimento para muchas especies, y estos recursos durante esta temporada pueden estar limitados solamente a ciertas áreas o tipos de hábitat dentro del bosque (Peres, 1994a; Peres, 1994b; Bolaños y Naranjo, 2001; Weber, 2005; Reyna, 2007; Keuroghlian y Eaton, 2008a; Keuroghlian y Eaton, 2008b; Martínez-Kú et al., 2008).

Por otro lado, la heterogeneidad del paisaje, también tiene efectos sobre la abundancia y distribución espacial del jaguar. La disponibilidad de presas para los jaguares entre distintos tipos de hábitats dentro de un mismo paisaje puede variar, por ejemplo en los Llanos Venezolanos la composición y disponibilidad de presas es diferente entre los distintos tipos de hábitat (i.e. sabanas inundables, bosques, pastizales, cuerpos de agua - Polisar, 2002; Polisar et al., 2003; Scognamillo et al., 2003). Esto tiene consecuencias importantes en la abundancia y distribución espacial de los jaguares ya que se ha documentado anteriormente que hacen uso diferencial del hábitat (Scognamillo et al., 2003; Chávez, 2006; Zarza, 2008). Las áreas riparias son potencialmente sitios que podrían presentar una mayor disponibilidad de presas para los jaguares, ya que estas zonas presentan disponibilidad de agua durante todo el año y también presentan una mayor cantidad de recursos para muchas especies durante la temporada de secas (Bodmer, 1990; Martin, 2002; Naiman et al., 2005; Keuroghlian y Eaton, 2008b). Además se ha mostrado anteriormente que los jaguares se encuentran más frecuentemente en zonas riparias o cuerpos de agua permanente (Schaller y Crawshaw, 1980; Rabinowitz y Nottingham, 1986; Emmons, 1987; Crawshaw y Quigley, 1992; Nuñez et al., 2002; Chávez, 2006; Nuñez, 2006).

Otro factor que puede influir en la abundancia y distribución espacial del jaguar son las perturbaciones ocasionadas por actividades humanas. Las bajas densidades de las especies presas ocasionadas por factores antropogénicos pueden modificar la dinámica social de los grandes carnívoros (Karanth y Sunquist, 1995; Kerley et al., 2002). Actividades humanas como la cacería frecuentemente alteran la estructura y la dinámica de las poblaciones de grandes ungulados, los cuales son presas potenciales de los jaguares (Hill et al., 1997; Escamilla et al., 2000; Peres, 1996; Reyna y Tanner, 2005; Di Bitetti et al., 2008a). Además, los humanos compiten directamente con jaguares y pumas por las mismas presas,

particularmente en los sitios donde la cacería de subsistencia es importante (Jorgenson y Redford, 1993; Leite y Galvão, 2002; Novak et al., 2005). Frecuentemente donde el tamaño de la población humana se incrementa, las poblaciones de fauna silvestre desaparecen, ya que lo que buscan los cazadores es maximizar el éxito de caza más que pensar en un uso sustentable de este recurso (Leopold, 1959; Redford, 1992; Carrillo et al., 2000; Redford y Sanderson, 2000). Este efecto también se ha observado en los bordes o límites de las reservas, ya que la composición y la abundancia de la fauna silvestre se ve empobrecida en los sitios más expuestos a actividades antropogénicas (Redford, 1992; Woondroffe y Ginsberg, 1998; Muchaal y Nagandjui, 1999; Carrillo et al., 2000; Redford y Sanderson, 2000; Naranjo y Bodmer, 2007).

Bajo este escenario es de esperarse que la distribución espacial y abundancia de los jaguares en los bosques tropicales también se modifiquen siguiendo los cambios estacionales del ambiente, siendo que durante la temporada de secas se encuentren asociados a las zonas que provean más recursos a sus presas potenciales. También bajo este escenario podemos esperar que las selvas riparias sean los sitios que presenten una mayor disponibilidad de presas para los jaguares y que esta disponibilidad de presas disminuya en los sitios más expuestos a presiones antropogénicas.

El estudio de las poblaciones de jaguar y sus presas en las distintas temporadas del año ayudará a entender el efecto de la estacionalidad con respecto a la abundancia y distribución espacial de los jaguares, siendo interpretada como una consecuencia de la abundancia y distribución espacial de sus presas. Debido a que la abundancia y distribución espacial de los jaguares está directamente correlacionada con la abundancia y disponibilidad de las presas, es fundamental determinar qué unidades de paisaje (hábitats) presentan una mayor disponibilidad de presas para los jaguares, así como determinar si las actividades

antropogénicas tienen un impacto sobre la disponibilidad de estas presas para los jaguares. Esta información en un futuro ayudará a tomar las decisiones adecuadas de conservación y manejo de estas especies dentro de los bosques tropicales del sureste mexicano, así como para mejorar los planes de manejo y conservación de las reservas de la Selva Lacandona.

El presente estudio se hizo con base en las consideraciones del protocolo estandarizado del CENJAGUAR, con la finalidad de estimar el tamaño poblacional del jaguar en la RBMA y evalúa por primera vez la utilización de un diseño con trampas cámara enfocado a determinar la disponibilidad de presas para los jaguares en las distintas unidades de paisaje presentes en el sur de la RBMA. Este estudio es una contribución al conocimiento de la ecología poblacional básica del jaguar en la Selva Lacandona, para este objetivo se plantearon contestar las siguientes preguntas:

- ¿Cuál es el tamaño poblacional del jaguar en la Reserva de la Biosfera Montes Azules?
- ¿Es la estacionalidad un factor que influya en la abundancia y distribución espacial del jaguar y sus presas potenciales en la RBMA?
- ¿Alguna unidad de paisaje presenta una mayor disponibilidad de presas potenciales para los jaguares?
- ¿La disponibilidad de presas potenciales para los jaguares es menor en el borde de la RBMA?

OBJETIVOS

Objetivo general:

Estimar el tamaño poblacional del jaguar en la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA), documentar los cambios estacionales en la abundancia del jaguar y sus presas potenciales, y determinar la disponibilidad de presas potenciales para los jaguares en las distintas unidades de paisaje y distancias al borde de la RBMA.

Objetivos particulares:

- Estimar las densidades de jaguar en las temporadas de secas y lluvias en el sur de la RBMA por el método de foto-trampeo en combinación con los modelos de captura-recaptura para poblaciones cerradas.
- Obtener un índice de abundancia relativa de las presas potenciales de jaguar para las temporadas de secas y transición lluvias-secas por medio del método de foto-trampeo.
- Obtener la disponibilidad de presas potenciales para los jaguares en las distintas unidades de paisaje por medio de un diseño de cuadrantes de foto-trampeo.
- Obtener la disponibilidad de presas potenciales para los jaguares a diferentes distancias de borde de la RBMA por medio de un diseño de cuadrantes de foto-trampeo.

HIPÓTESIS

Considerando que los jaguares cambian su distribución espacial estacionalmente siguiendo los sitios con mayor disponibilidad de presas y considerando que nuestra área de muestreo está influenciada por una gran zona riparia (río Lacantún), se espera que:

- La abundancia de los jaguares sea mayor en la temporada de secas que en la temporada de lluvias.

Considerando que las selvas riparias pueden presentar una mayor cantidad de recursos para las presas potenciales del jaguar y considerando que los bordes de las reservas están más expuestos a presiones antropogénicas, se espera que:

- La disponibilidad de presas potenciales para los jaguares sea mayor en los hábitats riparios del interior de la reserva que en los hábitats riparios del borde de la reserva, los lomeríos y los valles kársticos.

MÉTODOS.

ÁREA DE MUESTREO.

El área de muestreo se localiza en el sur de la Selva Lacandona y abarca un área aproximada de 80 km². Ésta se encuentra en el borde sur de la RBMA dentro de la zona de uso restringido de la reserva (INE-SEMARNAP, 2000), y está separada de los ejidos colindantes (Loma Bonita, Boca de Chajul, Playón de la Gloria y Galacia) por el río Lacantún (Figura, 2). Sus coordenadas extremas son: N 16° 06', W 91° 01'; N 16° 09', W 91 03'; N 16° 11', W 90° 53'; N 16° 12', W 90 55'. La vegetación dominante en este sitio es selva alta perennifolia bien conservada (Siebe et al., 1996).

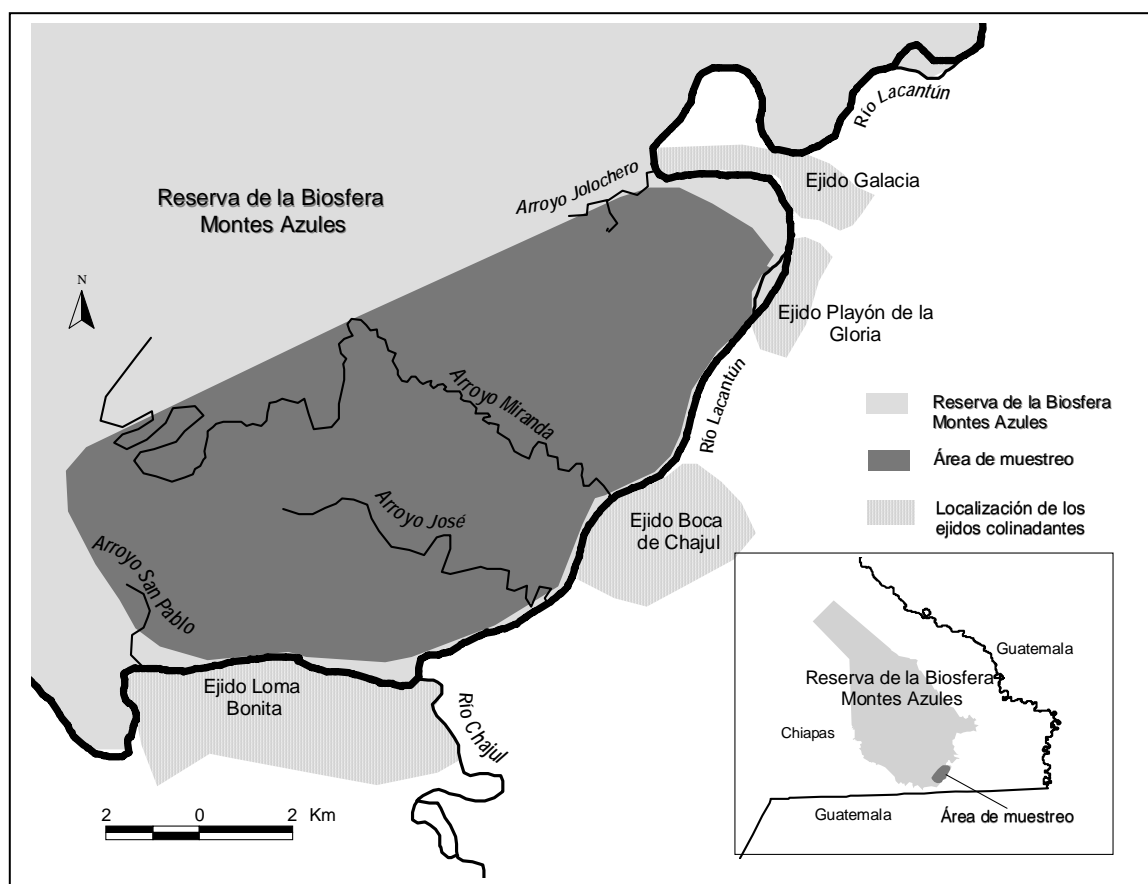


Figura 2. Localización del área de muestreo en el sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas, México.

Condiciones climáticas.

En el área de muestreo la precipitación promedio es de 2,800 mm al año (INE-SEMARNAP, 2000). La temperatura promedio anual es de 24° C, descendiendo en ocasiones en los meses más fríos, que son diciembre y enero, hasta 18° C (Vásquez y Ramos, 1992; INE-SEMARNAP, 2000). La temporada de secas en el área de muestreo generalmente comprende los meses de febrero, marzo y abril, en algunos casos extendiéndose hasta mayo, como ocurrió en el año del presente estudio (Figura 3). La temporada de lluvias típicamente va de junio hasta finales de octubre; en este lapso de tiempo cae aproximadamente el 70 % de toda la precipitación anual (INE-SEMARNAP, 2000). Los meses de noviembre, diciembre y enero pueden considerarse como una temporada de transición de lluvias a secas (lluvias-frías), durante este lapso la precipitación disminuye considerablemente, sin embargo, la mayoría de los arroyos que llevan agua drenando aún continúan activos, y varios sitios con drenaje deficiente aún permanecen inundados para estas fechas (obs. pers.).

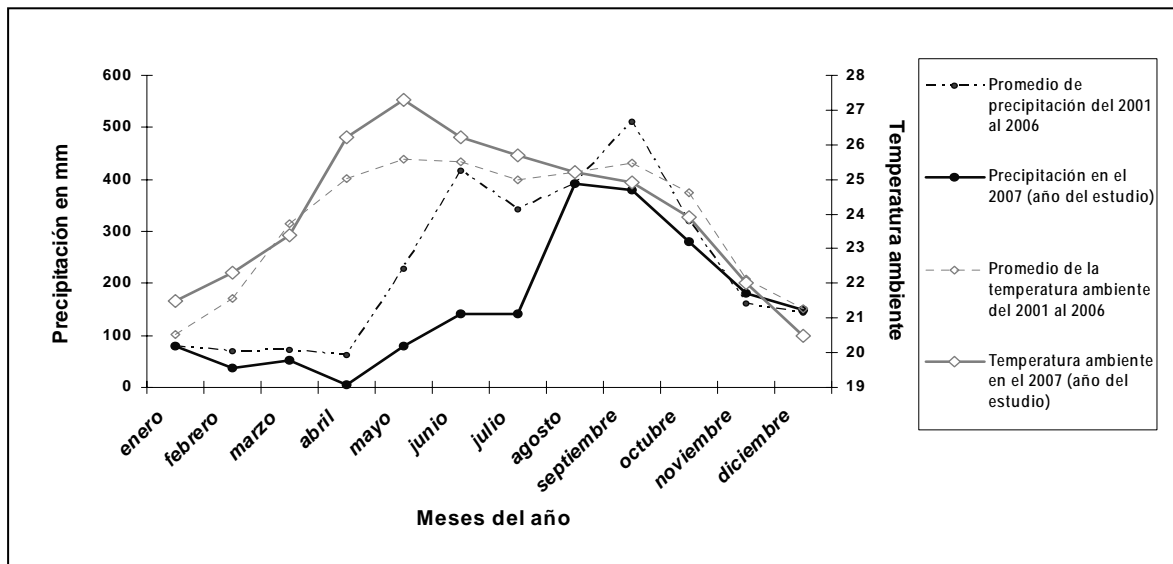


Figura 3. Diagrama ombrotérmico de las condiciones climáticas del área de muestreo. Datos obtenidos de la estación climatológica Lacantún a cargo de la Comisión Federal de Electricidad, División Hidrométrica Sureste.

Hidrología del área de muestreo.

El área de muestreo, al sur su límite o borde es el río Lacantún (Figura 2). Dentro del área de muestreo se presentan varios arroyos permanentes, los cuales no pierden su cauce durante la temporada de secas, estos arroyos están formados por aguas de nacimiento kárstico (aguas subterráneas que emergen en algunos lugares dentro de la selva, formando arroyos con considerable cauce). Estos arroyos son el Miranda, José, Jolochero y San Pablo (Figura 2). El arroyo Miranda recorre una gran parte de nuestra área de estudio, su nacimiento es desconocido, pero al menos sabemos que se encuentra a más de 7 km del borde de la reserva (obs. pers.). En gran parte de su recorrido este arroyo presenta zonas inundables dominadas por jimba (*Guadua longifolia*) con algunos árboles esparcidos, como *Schizolobium parahybum*, *Bursera simaruba* y *Spondias radlkoferi*. Conforme se va subiendo sobre este arroyo, el tipo de vegetación predominante va cambiando de la jimba a selva alta perennifolia (Soler-Frost, 2004).

El arroyo José nace de varios escurrimientos que vienen de la ladera norte de la serranía conocida como Cordón Chaquistero, aproximadamente unos cuatro kilómetros del borde de la reserva. El cauce de este arroyo va a través de zonas inundables, que presentan caña y pastos altos rodeados de bactrisales (*Bactris* spp.), así como de selva alta perennifolia (Soler-Frost, 2004). El arroyo Jolochero tiene su nacimiento en las estribaciones de la serranía del Xanab-cú aproximadamente a 3 km del borde de la reserva. En varias partes de este arroyo el agua parece estancarse en la temporada de secas. El nacimiento del arroyo San Pablo es en las estribaciones del Cordón Chaquistero pero en la ladera sur, justamente en la parte que da frente al ejido de Loma Bonita, a unos dos kilómetros del borde de la reserva. A pesar de que el nacimiento de este arroyo no es muy en el interior de la reserva, lleva un cauce considerable. Durante la temporada de lluvias en toda la zona se manifiestan una amplia red de arroyos temporales de corta longitud,

activos solamente en esta temporada. En cambio, en la temporada de secas estos arroyos o escurrimientos solo tienen un poco de agua estancada en sus partes bajas o permanecen completamente secos.

Tipos de vegetación en el área de muestreo.

La Selva Lacandona mantiene grandes extensiones de vegetación natural y es considerada como una de las más conservadas y diversa de México (Vásquez y Ramos, 1992; INE-SEMARNAP, 2000). El tipo de vegetación dominante en esta región es la selva alta perennifolia (Arriaga-Cabrera et al., 2000). Sin embargo, otras comunidades vegetales como bosques de niebla, bosques de pino y encino, selva mediana perennifolia, pantanos, bosques abiertos, bosques de galerías, sabanas, humedales, así como vegetación secundaria pueden encontrarse en esta región (Vásquez y Ramos, 1992; Davis et al., 1997; INE-SEMARNAP, 2000).

La mayor parte del área de estudio está cubierta por selva alta perennifolia (Gómez-Pompa y Dirzo, 1995; Siebe et al., 1996; INE-SEMARNAP, 2000). El paisaje de nuestra área de muestreo se ha clasificado en cuatro principales unidades o hábitats, para los cuales se utilizaron criterios topográficos y de tipo de suelo. En el presente estudio se comparó la disponibilidad de presas para los jaguares entre distintas unidades de paisaje utilizando como criterio para distinguir estas unidades la clasificación que se describe a continuación (Siebe et al., 1996; Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos, 2002): 1) las *planicies aluviales* (105-120 msnm) son sitios relativamente planos, con suelos fértiles que se encuentran al margen del río Lacantún; 2) las *llanuras inundables* (105-115 msnm) son sitios meándricos asociados al río Lacantún, estas áreas permanecen inundadas al menos tres meses cada año; 3) los lomeríos son áreas topográficamente irregulares con pequeños lomos y valles con una pendiente de moderada a empinada (115-300 msnm). Estos sitios

presentan los suelos más pobres en nutrientes; 4) los valles kársticos montañosos son sitios topográficamente irregulares, con una pendiente muy empinada, formados por cadenas montañosas (300-700 msnm), el suelo de estos sitios está compuesto de una delgada capa de materia orgánica con acumulaciones de rocas limosas expuestas (Cuadro 1).

Cuadro 1. Características de las cuatro principales unidades geo-morfológicas en la Selva Lacandona obtenido de Ibarra-Manríquez y Martínez-Ramos (2002).

a) Suelo					
Unidad de paisaje	Profundidad (cm)	Drenaje	Topografía (Pendiente)		
Planicies aluviales	65-100	moderado	Plano (<10°)		
Llanuras inundables	45	deficiente	Plano (<10°)		
Lomeríos	55-65	moderado	Moderado-empinado (15°-30°)		
Valles kársticos montañosos	12-20	alto	Muy empinado (30°-40)		

b) Características del estrato arbóreo					
	Altura del dosel (m)	Densidad de árboles (ind ha ⁻¹)	Área basal (m ² ha ⁻¹)	Riqueza de especies de árboles (en 0.5 ha)	% de área en claros en el dosel.
Planicies aluviales	40 ± 3	318-376	22.6-37.6	43-58	0.4-4.3
Llanuras inundables	40 ± 12	202-252	19.6-29.4	35-54	2.8-9.4
Lomeríos	35 ± 1	344-524	16.6-29.8	50-81	2.3-3.9
Valles kársticos montañosos	35 ± 4	426-578	21.6-27.0	70-74	1.2-1.5

La estructura de la selva cambia a través de las distintas unidades de paisaje descritas anteriormente. La selva más alta, donde algunos árboles alcanzan hasta de 50 m de alto, se encuentra en los suelos aluviales (planicies aluviales), los cuales se encuentran limitados al margen de río Lacantún. Las especies de árboles de gran talla más abundantes en este tipo de selva son *Licania platypus* (Chrysobalanaceae) y *Brosimum alicastrum* (Moraceae), así como la especie de talla mediana *Quararibea funebris* (Bombacaceae; Siebe et al., 1996).

La selva de tamaño mediano, con algunos árboles que alcanzan más de 30 m de alto, se encuentra en las planicies inundables, lomeríos y valles kársticos. Las palmas de *Bactris balanoides* y *B. trichophylla* y árboles adaptados a zonas inundables como *Pachyra aquatica* (Bombacaceae) y *Bravaisia integerrima* (Acanthaceae) dominan en las planicies inundables, las cuales están caracterizadas por suelos con drenaje deficiente. En los lomeríos las especies de árboles dominantes son *Dialium guianensis* (Leguminosae), *Cupania dentata* (Sapindaceae) y *Brosimum costaricanum* (Moraceae). Los árboles de las especies *Manilkara zapota* (Sapotaceae) y *Wimmeria bartlettii* (Celastraceae) y la palma *Aegephylla argentea* son dominantes sobre los suelos superficiales de las vertientes de los valles kársticos (Siebe et al., 1996).

Los valles kársticos y los lomeríos contienen una mayor densidad de árboles y una mayor riqueza de especies en comparación con las otras unidades de paisaje, mientras que las selvas aluviales presentan una mayor biomasa basal. El porcentaje de claros en el dosel de la selva es mayor en los lomeríos y en las planicies inundables (Cuadro 1).

En algunos sitios dentro del área de estudio, junto con estos tipos de selva, se puede observar una vegetación de tipo sabanoide. Este tipo de vegetación está caracterizada por árboles con un máximo de altura de 15 m. La composición de especies arbóreas de la vegetación sabanoide es similar a las de los lomeríos, pero en cambio se

presenta una abundancia mayor de especies como *Terminalia amazonia* (Combretaceae), *Lacistema aggregatum* (Flacourtiaceae) y *Calophyllum brasilense* (Guttiferaceae). El sotobosque de este tipo de vegetación está caracterizada por una abundante capa de *Cyperus* sp. y de bromelias terrestres. Se ha especulado que este tipo de vegetación, encontrado en varios lugares en la región de la Selva Lacandona, así como en el Petén (Guatemala), se ha desarrollado como consecuencia la perturbación ocasionada por las actividades antropogénicas, durante el periodo maya (Siebe et al., 1996). Otro tipo de vegetación que se presenta en algunos sitios con algunas hectáreas de extensión son las petatilleras, el cual está cubierta por una capa mono-específica de *Gleichenia* sp.

Fauna asociada al área de muestreo.

La región de la Selva Lacandona alberga el 25% de las especies de mamíferos presentes en todo México (Medellín, 1994). Entre las 12 especies del orden Carnivora que se han registrado anteriormente en el área de estudio se encuentran: el jaguarundi (*Puma jaguarundi*), el tigrillo o margay (*Leopardus wiedii*), el ocelote (*Leopardus pardalis*), el puma (*Puma concolor*), jaguar (*Panthera onca*), zorrillo (*Conepatus semistriatus*), el viejo de monte o taira (*Eira barbara*) y el coatí (*Nasua narica*); las especies de ungulados presentes en el área son: el tapir (*Tapirus bairdii*), el pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*), el pecarí de collar (*Pecari tajacu*), el temazate (*Mazama temama*) y el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*). Otras especies importantes en el área que pudieran ser presas potenciales del jaguar son: el tepezcuintle (*Cuniculus paca*), el serete (*Dasyprocta punctata*) y el armadillo de nueve bandas (*Dasyopus novemcinctus* - Azuara, 2005; Naranjo y Bodmer, 2007; Azuara y Medellín, 2007).

DISEÑO DE MUESTREO.

El objetivo de este estudio fue estimar la densidad del jaguar en las temporadas de lluvias y de secas, y determinar si la disponibilidad de las presas potenciales del jaguar varía estacionalmente entre distintos tipos de hábitat y a distintas distancias del borde de la RBMA. Para poder alcanzar estos objetivos, se utilizaron dos diseños de muestreo con trampas cámara, uno que nos maximizara las capturas de jaguar (estimar densidades) y otro que nos permitiera estimar un índice de abundancia relativa de las presas potenciales del jaguar en las distintas unidades de paisaje y a diferentes distancias del margen de la RBMA. Ambos diseños se hicieron con base en las recomendaciones del protocolo de foto-trampeo del Censo Nacional del Jaguar y sus Presas (CENJAGUAR - Medellín et al., 2006; Chávez et al., 2007a).

1) Diseño para estimar la densidad de los jaguares en el área de muestreo.

Para estimar la densidad de los jaguares utilizamos la técnica de foto-trampeo en combinación con los modelos captura-recaptura para poblaciones cerradas (Karanth, 1995, Karanth y Nichols, 1998). Esta técnica toma la ventaja de utilizar las marcas distintivas de los animales fotografiados para identificarlos individualmente, posteriormente el historial de captura se analiza mediante los modelos captura-recaptura para poblaciones cerradas con el fin de obtener una estimación de la abundancia absoluta de la especie en cuestión (Otis et al., 1978). La estimación de abundancia y densidad por medio de este método se basa en dos supuestos (Karanth, 1995; Karanth y Nichols, 1998; Silver, 2004):

1. Que la población esté cerrada.
2. Que todos los animales que se encuentren dentro del área de muestreo tenga una probabilidad mayor a cero de ser fotografiados.

El supuesto de población cerrada se refiere a que durante el tiempo de muestreo no debe existir inmigración, emigración, muertes o nacimientos en el área de muestreo. En la realidad existen pocas poblaciones de jaguar cerradas (Silver, 2004), por tanto en la práctica este supuesto se puede cumplir limitando el tiempo de muestreo. Karanth y Nichols (1998) asumen que tres meses es un tiempo razonable para no violar este supuesto para las poblaciones de tigres. Estudios con leopardos en África utilizaron de dos a tres meses para cumplir con este supuesto (Henschel y Ray, 2003). De la misma manera, estudios poblacionales de jaguar, usando este método, utilizaron tres meses o menos de muestreo con el fin de no violar este supuesto (Wallace et al., 2003; Silver et al., 2004; Maffei et al., 2004; Soisalo y Cavalcanti, 2006; Salom-Peréz et al., 2007).

El segundo supuesto con respecto a que todos los animales en el área tienen al menos alguna probabilidad de ser fotografiados nos dicta a qué distancia deben de estar colocadas nuestras estaciones de foto-trampeo una de otra. Para esto, hay que mantener un equilibrio, en tratar de cubrir un área lo suficientemente grande para fotografiar el mayor número de individuos posible y no dejar huecos lo suficientemente grandes como el tamaño del área de actividad de un jaguar (Karanth y Nichols, 1998; Karanth y Nichols, 2002). Es importante tomar en cuenta que no todo jaguar que esté presente en el área de muestreo necesita ser fotografiado, pero al menos cada jaguar debe de tener al menos una oportunidad de ser fotografiado. Para esto es necesario considerar colocar al menos tres estaciones de foto-trampeo dentro de la supuesta área de actividad de un jaguar en la zona (Karanth y Nichols, 1998; Karanth y Nichols, 2002).

El diseño de muestreo que se utilizó en este estudio para estimar la densidad de los jaguares se basó en el protocolo estandarizado para CENJAGUAR (Medellín et al., 2006; Chávez et al., 2007a), con la modificación de que en este muestreo se utilizaron líneas de trampeo, a diferencia del protocolo para el CENJAGUAR que contempla utilizar celdas de

muestreo de 9 km², la cual es aproximadamente el área de actividad mínima estimada para las hembras en Calakmul, Campeche (Chávez, 2006). En el protocolo del CENJAGUAR se contempla utilizar tres estaciones de foto-trampeo dentro de estas celdas de 9 km², con una separación de entre 1 a 4 km, esto con el fin de aumentar la probabilidad de fotografiar a los jaguares que se encuentren presentes dentro de estas celdas de muestreo. Nuestro diseño no fue pensado en celdas de 9 km², pero se trató de cubrir el área lo más homogéneamente posible y las estaciones de foto-trampeo tuvieron una separación de entre 1 a 4 km.

Para la colocación de las estaciones de foto-trampeo, se abrieron 8 líneas o senderos con machete desde el borde sur de la RBMA hacia su interior en dirección noroeste. La extensión de las líneas abiertas varió de 5 a 7.5 km de longitud y la separación entre cada una de estas líneas fue de 1.5 a 3 km. En cada línea se colocaron de 4 a 5 estaciones de foto-trampeo y las estaciones entre cada línea estuvieron intercaladas para evitar huecos grandes que pudieran cubrir el área de actividad de un jaguar, esto para cumplir con el segundo supuesto de que todos los jaguares que habitan en el área de muestreo tienen la probabilidad *mayor a cero* de ser fotografiados (Karanth y Nichols, 1998; 2002; Silver, 2004). Aunque el diseño del muestreo contempló que las estaciones de trampeo estuvieran colocadas de manera homogénea, las cámaras se colocaron en los sitios donde anteriormente se observaron rastros de jaguar o en los sitios donde fuera más probable fotografiar un jaguar (como senderos, caminos de fauna, margen de arroyos), a una distancia no mayor a 400 m de los puntos seleccionados. En este diseño enfocado a los jaguares se definió como un *evento de muestreo* cada día que estuvieron activas las estaciones de foto-trampeo (cada 24 horas = un evento de muestreo) y como *captura* a una fotografía de un individuo de jaguar diferente dentro de cada evento de muestreo.

En enero del 2007 se llevó al cabo una salida prospectiva al área de estudio donde se colocaron 14 estaciones de foto-trampeo sencillas en senderos cercanos a la orilla del río Lacantún, estas estaciones estuvieron activas de 7 a 29 días. El objetivo de esta salida prospectiva fue reconocer los sitios del área de estudio donde pudiera ser más adecuado colocar las estaciones de foto-trampeo en los muestreos. Los muestreos se llevaron a cabo en la época de secas (marzo-mayo 2007) y en la transición de la temporada de lluvias a la secas (noviembre 2007-enero 2008). El muestreo de lluvias no se realizó en los meses de mayor precipitación que son agosto, septiembre y octubre, ya que bajo estas condiciones el equipo de foto-trampeo no tiene un buen desempeño y se corre el riesgo de perder el equipo debido a inundaciones y a la humedad excesiva. Sin embargo, en los meses de noviembre, diciembre y enero los arroyos que llevan agua drenando de las partes altas de la reserva aún continúan activos, y varios sitios con drenaje deficiente (pozas, o llanuras inundables) aún permanecen inundados para estas fechas. En contraste con la temporada de secas (marzo-mayo), en donde la disponibilidad de agua disminuye, ya que la mayoría de estos arroyos someros ya están secos o solamente tienen agua estancada. Solamente permanecen activos, para la temporada de secas, los arroyos permanentes (Miranda, José, San Pablo y Jolochero).

a) Muestreo en la temporada de secas.- En virtud del limitado número de cámaras en la temporada de secas, el área de muestreo se dividió en cuatro bloques de aproximadamente 20 km² (3 x 7 km). Dos bloques estuvieron formados por ocho estaciones de foto-trampeo, un bloque por nueve estaciones y uno por siete. En cada bloque cuatro estaciones fueron dobles o *check-points*, esto con la finalidad de tener fotos de ambos flancos de los jaguares para aumentar la probabilidad de identificarlos individualmente. De estos cuatro bloques, dos fueron seleccionados y muestreados en los primeros 30 días (abril 2007). Sucesivamente se muestrearon los otros dos bloques durante los siguientes 30 días (mayo

2007). Aunque el muestreo duro 60 días, solamente se consideraron 30 eventos de muestreo (Figura 4). En esta temporada se utilizaron 24 cámaras de foto-trampeo, 20 de la marca Stealth-Cam® (modelo MC1-DV: Stealth-Cam LLC, Bedford. Texas, EUA) y 4 de la marca Camtrakker® (Camtrakker TM, Camtrack South Inc. Georgia, EUA). El esfuerzo de muestreo para la temporada de secas fue de 960 días trampa (32 estaciones de trapeo x 30 días activas) y el área cubierta por las estaciones de foto-trampeo (Polígono Mínimo Convexo – PMC) fue de 80 km².

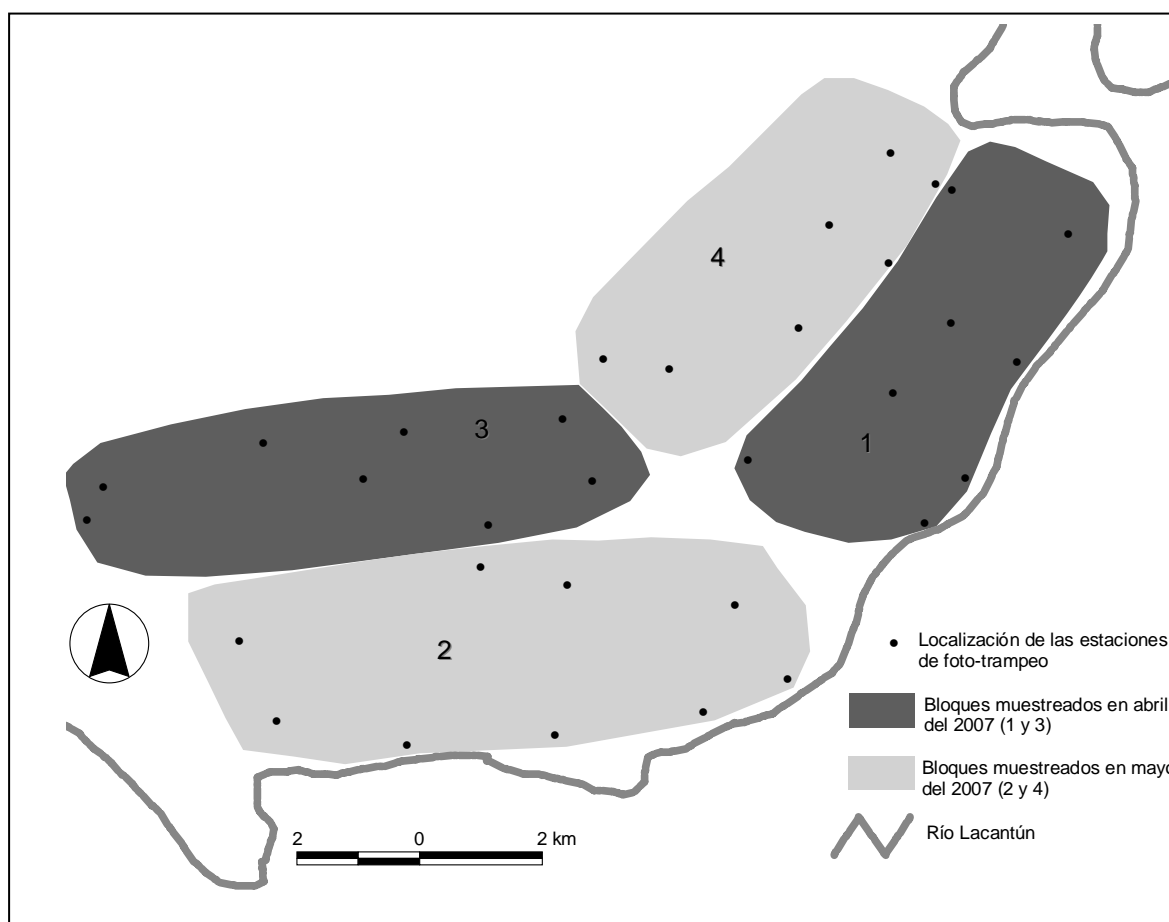


Figura 4. Localización de las estaciones de foto-trampeo para la temporada de secas. Los bloques 1 y 3 se muestrearon durante el primer mes (abril), y los bloques 2 y 4 durante los sucesivos 30 días (mayo). Los bloques 1 y 3 estuvieron formados por ocho estaciones de foto-trampeo, mientras que el bloque 2 estuvo formado por nueve estaciones y el bloque 4 por siete estaciones. El área total cubierta por las estaciones de foto-trampeo en esta temporada fue de 80 km² (Polígono Mínimo Convexo).

b) Muestreo en la temporada de transición lluvias-secas.- En la temporada de transición lluvias-secas los cuatro bloques estuvieron activos los 60 días y se incluyó una estación de foto-trampeo más. Por tanto se duplicó el esfuerzo de muestreo de la temporada de secas a 1980 días trampa (33 estaciones de muestreo x 60 eventos de muestreo). El área cubierta por las estaciones de foto-trampeo en esta temporada fue de 82 km² (PMC). Se trató de que la colocación de las estaciones de foto-trampeo fuera en los mismos sitios que en la temporada de secas. Sin embargo, debido a las condiciones ambientales (sitios inundados) y al riesgo de la pérdida del equipo por robo, se cambió la ubicación de algunas de las estaciones de foto-trampeo (Figura 5). El 75% de las estaciones de foto-trampeo se mantuvieron en los mismos sitios que en la temporada de secas (n = 24). En esta temporada se utilizaron una combinación de 29 trampas cámara de la marca Camtrakker® con 21 cámaras Deer-Cam® (modelo DC-200: Non Typical Inc., Park Lane, Park Falls, EU), y 17 de las estaciones de foto-trampeo fueron dobles o *check-points*.

Aunque ambos muestreos tuvieron una duración de 60 días, en resumen para la temporada de secas solamente se consideraron 30 eventos de muestreo, debido a que se muestrearon 30 días en los dos primeros bloques y 30 días en los otros dos bloques. Para la temporada de secas llevó 6 días en colocar los dos primeros bloques de muestreo (del 22 al 28 de marzo del 2007) y 6 días en mover las estaciones de trampeo hacia los otros dos bloques (del 23 al 29 de abril del 2007). En la temporada de lluvias la colocación de las 33 estaciones de trampeo en toda el área llevó un lapso de 7 días (del 8 al 14 de noviembre 2007). Los 60 días de duración del muestreo por estación de muestreo es un tiempo razonable para no violar el primer supuesto para estimar densidades con este método (Karanth y Nichols, 1998; 2002; Silver, 2004).

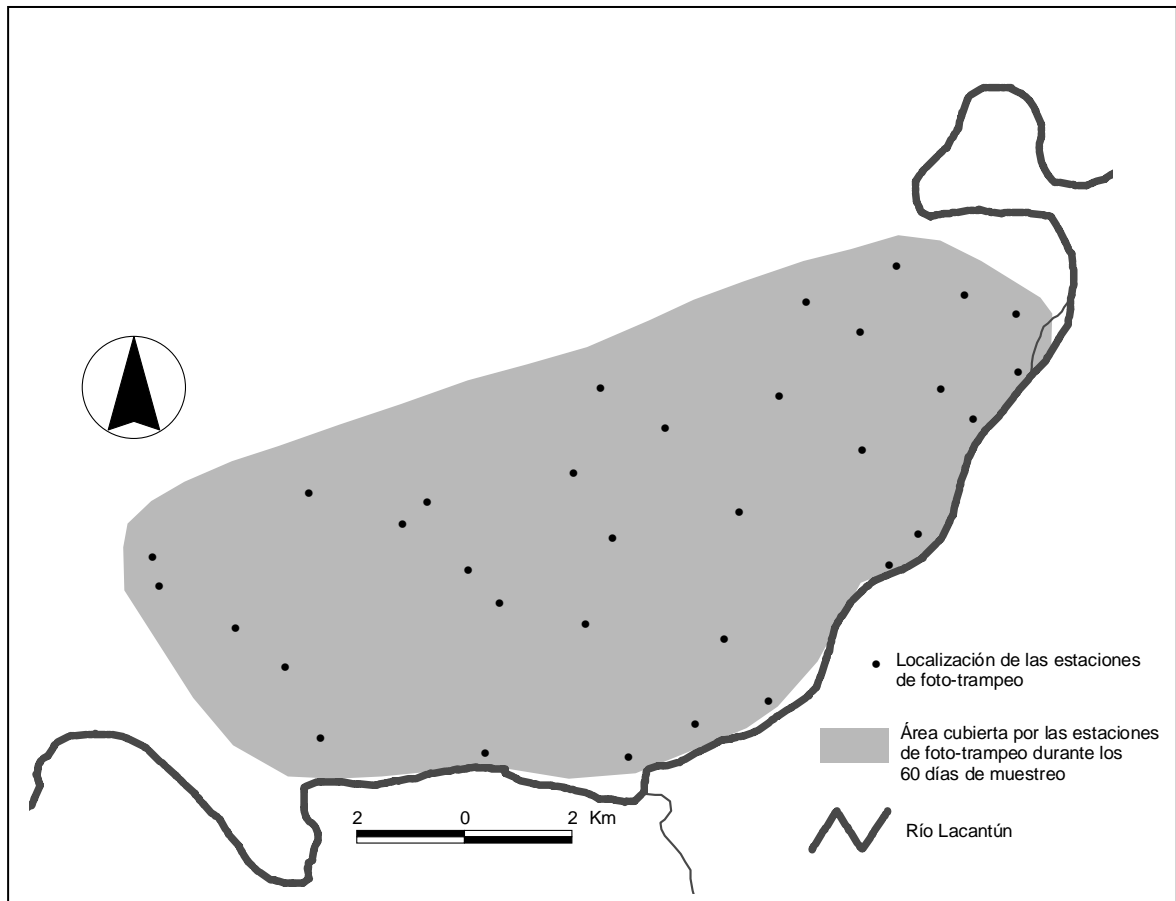


Figura 5. Localización de las estaciones de foto-trampeo para la temporada de transición lluvias-secas. Durante esta temporada toda el área se cubrió simultáneamente con 33 estaciones de foto-trampeo, las cuales estuvieron activas durante 60 días. El área total cubierta por las estaciones de foto-trampeo en esta temporada fue de 82 km² (Polígono Mínimo Convexo).

2) Diseño para las presas potenciales del jaguar.

El muestreo con trampas cámara nos permite estimar un índice de abundancia relativa de las especies potencialmente presas de jaguar, sobre todo en aquellas áreas con densa cobertura vegetal donde los animales son difíciles de observar, como es el caso de la Selva Lacandona (Azuara, 2005; Chávez et al., 2007a). Sin embargo, un índice de abundancia relativa o frecuencia de captura tiene la desventaja de que desconocemos realmente la proporción que representa de la población que estamos muestreando, es decir, la relación que guarda el índice de abundancia relativa con respecto a la verdadera abundancia de la

población muestreada permanece desconocida (Nichols, 1992; Nichols y Karanth, 2002). Pero estos índices, en cambio, parecen estar correlacionados positivamente con la abundancia o el uso que hacen de determinados parches las especies monitoreadas (Tobler et al., 2008a; Tobler et al., 2008b; Kelly, 2008). Por esta razón, estos los índices de abundancia relativa solamente puede usarse para fines comparativos entre dos o más sitios muestreados (Nichols, 1992; Nichols y Karanth, 2002). Un índice de abundancia relativa obtenido por medio de foto-trampeo es similar a índice obtenido por observación directa o indirecta de alguna especie de interés, el cual puede ser utilizado para comparar la abundancia relativa entre diferentes sitios, tipos de hábitats o grados de perturbación humana (Hill et al., 1997; Mandujano et al., 2000; Reyna y Tanner, 2005).

Con el objetivo de obtener un índice de abundancia relativa o frecuencia de captura para determinar la disponibilidad de las especies potencialmente presas del jaguar, en las diferentes unidades de paisaje y distintas distancias al borde de la RBMA, se utilizó un diseño de muestreo de 12 cuadrantes formados por 8 a 9 estaciones de foto-trampeo (estaciones sencillas). Cada cuadrante de trampeo cubrió un área aproximada de 30 hectáreas (0.30 km² - PMC). Estos cuadrantes de foto-trampeo estuvieron activos durante 11 días (en el caso de los cuadrantes formados por 9 cámaras) y 13 días (en los cuadrantes formados por 8 cámaras); esto con la finalidad de compensar el esfuerzo de muestreo para aquellos cuadrantes que sólo contaran con 8 cámaras. La separación de las cámaras en los cuadrantes fue de entre 200 a 300 m (Figura 6). Para este diseño se utilizaron 27 trampas cámara de la marca Stealth-Cam® (modelo MC2-GV).

Cada cuadrante estuvo separado al menos 1.5 km uno de otro, por lo cual asumimos independencia entre ellos. De los 12 cuadrantes muestreados, tres se ubicaron dentro de la selva riparia asociada al río Lacantún (planicies aluviales y llanuras inundables), tres se localizaron dentro de la selva riparia localizada al margen del arroyo

Miranda, tres en lomeríos y tres en selva ubicada en los valles kársticos (Siebe et al., 1996). Esto con la finalidad de comparar las frecuencias de captura (obtenido por medio de las trampas cámara) de las presas potenciales del jaguar entre las diferentes unidades de paisaje. De estos 12 cuadrantes, cuatro se ubicaron a una distancia menor a 1 km del borde de la reserva (río Lacantún), tres a una distancia entre 1 a 3 km, tres a una distancia entre 3 a 4 km, y dos a una distancia mayor a 4 km del borde de la RBMA, esto con la finalidad de determinar si la disponibilidad de presas aumenta o disminuye dependiendo de la distancia al borde de la reserva. Los 12 cuadrantes se muestrearon en la época de secas (marzo-mayo 2007) y en la transición de la temporada de lluvias a secas (noviembre 2007-enero 2008). Estos 12 cuadrantes estuvieron activos en ambas temporadas durante el mismo periodo que estuvieron activas las estaciones de foto-trampeo del diseño de muestreo enfocado a los jaguares. La colocación de las estaciones de foto-trampeo en ambas temporadas fue consistente, es decir, las estaciones se colocaron en los mismos puntos en ambas temporadas (Figura 6; Cuadro 2).

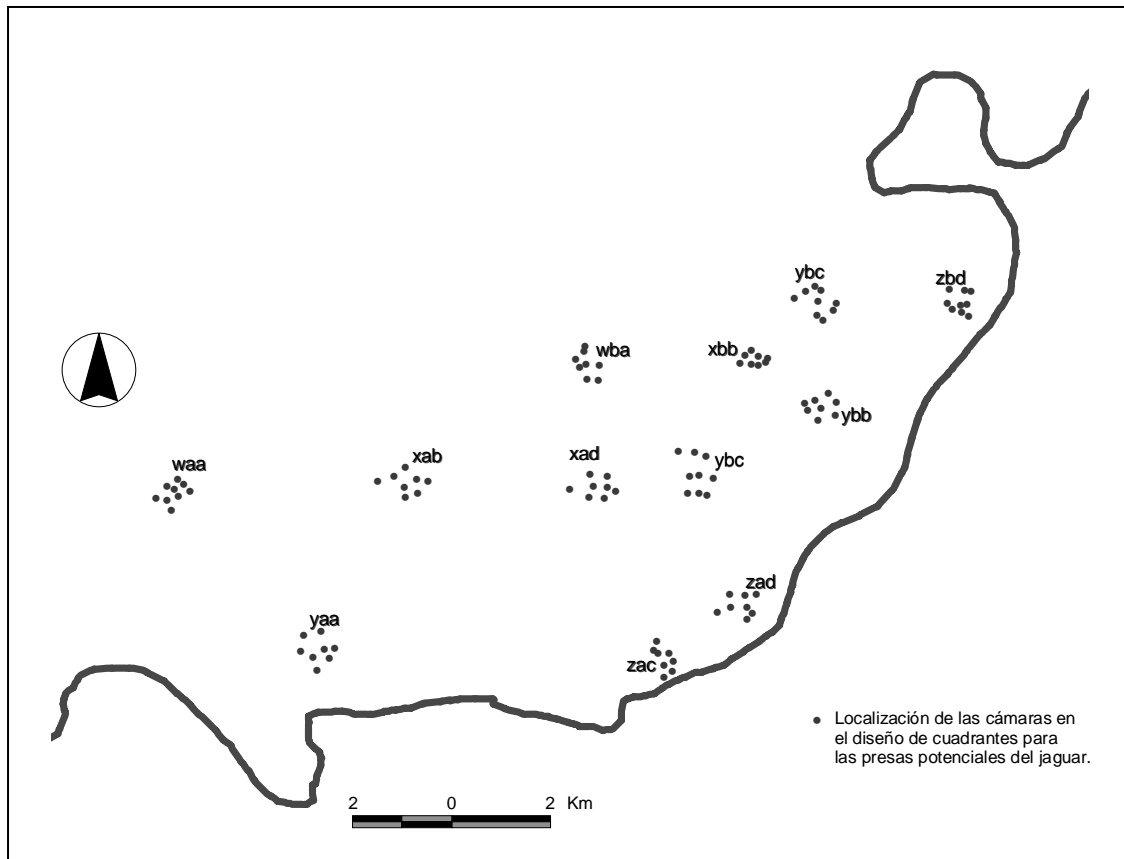


Figura 6. Localización de los cuadrantes de foto-trampeo del diseño para las presas potenciales del jaguar. Cada cuadrante estuvo activo de 11 a 13 días y cada cuadrante se muestreó en la temporada de secas y transición lluvias-secas. Las letras indican la clave de cada cuadrante de muestreo (ver Cuadro 2).

Cuadro 2. Cuadrantes de foto-trampeo del diseño para las presas potenciales de jaguar. Se muestra el número de cuadrantes por unidad de hábitat, distancia al borde de la reserva y tiempo que estuvo activo cada cuadrante.

Clave de cuadrante de muestreo	Unidad de paisaje.	Distancia al borde de la RBMA (m).	Fechas en las que estuvo activo el cuadrante en la temporada de SECAS	Fechas en las que estuvo activo el cuadrante en la temporada de LLUVIAS-SECAS
<i>zac</i>	Selva asociada al río Lacantún	110	22 may- 4 jun	6 ene-19 ene
<i>zad</i>	Selva asociada al río Lacantún	447	8 may-21 may	16 nov-27 nov
<i>zbd</i>	Selva asociada al río Lacantún	310	22 mar -3 abr	15 nov-26 nov
<i>yaa</i>	Lomerío	820	11 may- 24 may	29 nov-12 dic
<i>yba</i>	Selva riparia del arroyo Miranda	2,240	24 mar -4 abr	16 nov-27 nov
<i>ybb</i>	Valle kárstico	1,680	13 may-27 may	3 ene-15 ene
<i>ybc</i>	Lomerío	2,510	8 abr -20 abr	26 nov-07 dic
<i>xab</i>	Selva riparia del arroyo Miranda	4,190	4 abr -16 abr	8 ene-21 ene
<i>xad</i>	Lomerío	3,880	28 mar - 9 abr	28 nov-11 dic
<i>xbb</i>	Valle kárstico	3,200	26 abr- 6 may	21 dic-3 ene
<i>waa</i>	Valle kárstico	3,190	16 abr-28 abr	23 dic-6 ene
<i>wba</i>	Selva riparia del arroyo Miranda	5,400	25 may -6 jun	22 dic-4 ene

ANÁLISIS DE LOS DATOS.

1) DENSIDAD DE LOS JAGUARES.

Para estimar la abundancia absoluta y densidad de los jaguares, se identificaron individualmente los jaguares fotografiados por medio su patrón de manchado en ambos flancos. Los datos obtenidos se acomodaron en una matriz de ausencia y presencia, en donde las columnas fueron los días de esfuerzo de captura y los renglones los individuos capturados (en este caso fotografiados). Para estimar el número de jaguares en el área de muestreo por medio del historial de captura y recaptura se utilizó el programa CAPTURE (Otis et al., 1978). El programa CAPTURE estima el tamaño de la población muestreada por medio de los siguientes pasos: 1) Probar si no se violaron los supuestos de captura-recaptura, incluyendo si la población analizada se comportó como una población cerrada; 2) Revisar el historial de captura (datos) mediante varios modelos estadísticos (M_0 , M_t , M_b , M_h y la combinación de todos estos modelos), para decidir cual es el modelo más adecuado para los datos analizados; 3) Estimar la probabilidad de captura y el tamaño de la población o abundancia absoluta (N), con un error estándar y un intervalo de confianza.

El programa CAPTURE contiene cuatro modelos básicos los cuales asumen diferentes fuentes de variación en la probabilidad de captura (Otis et al., 1978). El modelo más sencillo es el modelo M_0 (*modelo nulo*), el cual asume que la probabilidad de captura es la misma para todos los individuos y durante todos los periodos de muestreo. El modelo M_t (*variación temporal en la probabilidad de captura*) asume que la probabilidad de captura varía entre los distintos eventos de muestreo, pero todos los individuos presentan la misma probabilidad de captura. El modelo M_b (*modelo de respuesta a la captura*) asume que la probabilidad de captura de los individuos antes de ser fotografiados por primera vez es una, pero después de la primera captura esta probabilidad cambia. El modelo M_h (*modelo de heterogeneidad a la*

captura) considera que la probabilidad de captura de cada uno de los individuos en la población es diferente. Además de estos cuatro modelos básicos que incorporan una sola fuente de variación en la probabilidad de captura, el programa CAPTURE permite considerar dos fuentes de variación en la probabilidad de captura (combinación de los modelos mencionados anteriormente: M_{bh} , M_{tb} , M_{th}).

El programa CAPTURE incluye un algoritmo de selección de modelo, el cual utiliza un análisis de función discriminante entre todos los modelos y permite seleccionar mediante un criterio objetivo el modelo más apropiado. En este caso, a los modelos se les asigna un valor de 0 a 1 y el modelo más adecuado a los datos colectados será el que más se acerque al valor máximo de 1 (Otis et al., 1978; Rexstand y Burnham, 1991). Sin embargo, a priori se esperaba que el *modelo de heterogeneidad a la captura* (M_h) fuera el más adecuado para los datos de captura de los jaguares, ya que anteriormente se ha sugerido que este modelo representa un mayor realismo biológico de acuerdo con la ecología poblacional de esta especie, ya que la probabilidad de captura de los individuos en el área de muestreo pudiera ser diferente debido a la dominancia, sexo, condición social, edad, etc. de cada uno de estos individuos (Karanth y Nichols, 1998; Maffei et al., 2004; Silver, 2004; Silver et al., 2004). Además el modelo M_h utiliza un estimador más robusto (*jackknife*) a desviaciones a los supuestos del modelo, el cual ha dado buenos resultados en estudios de simulación (Otis et al., 1978; Karanth y Nichols, 1998; Karanth y Nichols, 2002).

Una vez teniendo una estimación de la abundancia generada por el programa CAPTURE, se obtuvo la estimación de la densidad de los jaguares en el área de muestreo. Para esto se le añadió un área adicional (área buffer) al área de muestreo (polígono mínimo convexo que cubren las estaciones de foto-trampeo), con el fin de tomar en cuenta a aquellos individuos que su área de actividad está representada parcialmente en el área muestreada

(Karanth y Nichols, 1998; Karanth y Nichols 2002; Silver 2004). Se han utilizado dos diferentes enfoques para estimar el ancho de esta área adicional (o buffer):

- 1) *La mitad del promedio de las distancias máxima recorridas por los individuos recapturados (1/2MMDM)*.- este enfoque fue desarrollado por Wilson y Anderson (1985), y subsecuentemente utilizado y recomendado por Karanth y Nichols (1998), y aplicado en otros estudios de foto-trampeo de jaguares en combinación con los modelos captura y recaptura (Wallace et al., 2003; Maffei et al., 2004; Silver et al., 2004).
- 2) *El promedio de las distancias máximas recorridas de los individuos recapturados (MMDM)*.- el enfoque utilizado por Soisalo y Cavalcanti (2006), ya que demostraron que utilizar el MMDM nos da una estimación más cercana a las distancias máximas viajadas por los jaguares estimadas mediante radio-collares de GPS (Soisalo y Cavalcanti, 2006; Dillon y Kelly, 2008).

En este estudio se utilizaron los dos enfoques para estimar la densidad de los jaguares en el área de muestreo y se evaluaron los resultados de ambas estimaciones para obtener una estimación más robusta, ya que estudios anteriores sugieren que el utilizar solamente el enfoque de Wilson y Anderson (1985) nos podría sobreestimar nuestro cálculo de densidad (Soisalo y Cavalcanti, 2006; Dillon y Kelly, 2008). Una vez calculadas las distancias adicionales (buffer) con ayuda de un sistema de información geográfica (ArcView – ESRI, 2002) se estimó el área efectiva de muestreo cubierta por las cámaras en km² (*área efectiva de muestreo = área de muestreo + área adicional*). Por tanto la densidad está dada por:

$$D = N/A$$

Donde:

$$D = \text{densidad}$$

$N = \text{abundancia calculada por el programa CAPTURE}$

$A = \text{área efectiva de muestreo en km}^2$

Las estimaciones de densidad se expresaron en jaguares por 100 km². El error de las estimaciones se calculó como está descrito en los protocolos de Karanth y Nichols (1998) y Karanth y Nichols (2002).

2) TAMAÑO POBLACIONAL DEL JAGUAR DENTRO DE LAS ÁREAS NATURALES PROTEGIDAS DE LA SELVA LACANDONA.

Suponiendo que no hay diferencias importantes en las densidades de jaguar en los distintos tipos de comunidades vegetales, se extrapolaron las densidades de jaguar obtenidas mediante foto-trampeo para estimar el tamaño poblacional de los jaguares dentro de las Áreas Naturales Protegidas (ANP's) de carácter federal que se encuentran en la región de la Selva Lacandona. Para esto se utilizó la densidad de jaguar estimada más conservadora y la más alta de las densidades estimadas, tanto para la temporada de secas como para la temporada de transición lluvias-secas. Estas densidades se extrapolaron al hábitat potencial para el jaguar dentro de las ANP's federales de la región de la Lacandona.

Se definió como hábitat potencial para el jaguar las selvas altas y medianas presentes dentro de las ANP's, ya que se ha documentado anteriormente para el sur de la península de Yucatán que los jaguares utilizan preferentemente los ambientes con buena cobertura forestal y evitan los ambientes modificados (Chávez et al., 2006; Zarza et al., 2007). Para estimar el área potencial de hábitat de jaguar dentro de las ANP's se utilizó la categoría de "SELVAS" del Inventario Nacional Forestal (*Selva Alta y Mediana Perennifolia*, *Selva Alta y Mediana Perennifolia con vegetación arbustiva y herbácea*, *Selva Alta y Mediana subperennifolia* - SEMARNAP et al., 2000), la cual se sobrepuso con los polígonos de las ANP's de la región

Lacandona (CONABIO - <http://conabioweb.conabio.gob.mx/metacarto/metadatos.pl>). No se incluyeron como hábitat potencial de jaguar los bosques de coníferas, los bosques mesófilos de montaña y otros tipos de selva (*Selvas Bajas*), debido a que no fueron representativos del área de estudio, o porque la extensión que ocupan dentro de las reservas es muy limitada. Todas las estimaciones de las áreas de hábitat potencial se hicieron con ayuda de un paquete de sistema de información geográfica (Arcview- ESRI, 2002).

3) ESTACIONALIDAD DEL JAGUAR Y SUS PRESAS.

a. Estacionalidad en la abundancia de los jaguares en el área de muestreo.

Para determinar si el número de jaguares registrados en cada una de las temporadas de muestreo es diferente, independientemente al esfuerzo de muestreo aplicado a cada una de las temporadas, se generó una curva de acumulación de los individuos de jaguar fotografiados para cada una de las temporadas de muestreo. Las capturas de los diferentes individuos de jaguar en cada una de las temporadas se modelaron de manera similar a como se obtiene una curva de acumulación de especies (Soberón y Llorente, 1993; Jiménez-Valverde y Hortal, 2003; Colwell et al., 2004; Soberón y Diaz-Frances, 2005). Con las curvas de acumulación lo que se puso a prueba fue si el esfuerzo de muestreo requerido para fotografiar un individuo nuevo de jaguar es diferente para cada una de las temporadas de muestreo. La comparación de las curvas de acumulación se hizo bajo los siguientes tres supuestos:

1. El número de individuos fotografiados por esfuerzo de muestreo está directamente relacionado con la densidad de jaguares en el área (a menor esfuerzo requerido para fotografiar un individuo diferente mayor será la densidad - Carbone et al., 2002).

2. Asumimos que solamente los jaguares fotografiados durante este estudio son los que utilizan el área de muestreo.
3. Asumimos que los jaguares que fueron fotografiados en cada una de las temporadas estuvieron presentes en el área, los que no fueron fotografiados no.

Para evitar un sesgo temporal o espacial en la distribución del esfuerzo de muestreo (el cual pudiera tener algún efecto en las formas de las curvas) se aleatorizó el orden de entrada de las unidades de esfuerzo de muestreo con el fin de obtener el promedio estadístico de la adición de individuos conforme el aumento del esfuerzo de muestreo (suavización de la curva). Para dicha aleatorización se utilizó el programa EstimateS (Colwell, 2006). Los valores que se utilizaron para generar las curvas de acumulación aleatorizadas (suavizadas) fueron los obtenidos mediante el modelo *Sobs* (Tao Mao – Colwell et al., 2004). Posteriormente se ajustó la función *Exponencial* (o de Von Bertalanffy) a los valores obtenidos (Soberón y Llorente, 1993; Soberón y Diaz-Frances, 2005):

$$S_n = (a/b) * (1 - \exp(-b * n))$$

Donde:

S_n = número total de individuos en el esfuerzo de muestreo n

a = tasa de incremento de nuevos individuos al inicio del muestreo

b = parámetro de acumulación de individuos

n = esfuerzo de muestreo (en este caso días trampa)

Se eligió esta función para el ajuste debido a que el área de muestreo es relativamente pequeña y probablemente se fotografiaron a la mayoría de los individuos de jaguar que pudieran estar presentes en esta área. Se ha sugerido que el modelo *Exponencial* es el adecuado en caso de generar curvas de acumulación de especies de taxones bien conocidos y cuando el área de muestreo es homogénea y relativamente pequeña, por lo tanto en un tiempo

finito es posible alcanzar el comportamiento asintótico de la curva (Soberón y Llorente, 1993). Esta función se ajustó utilizando el método iterativo de ajuste del algoritmo Quasi-Newton (Jiménez-Valverde y Hortal, 1993). El ajuste se hizo con ayuda del paquete STATISCA (StatSoft, 2001). Posteriormente se calculó el esfuerzo de muestreo (en días trampa) requerido para fotografiar un individuo diferente de jaguar para cada una de las temporadas utilizando el ajuste al modelo exponencial.

b. Estacionalidad en la disponibilidad de las presas potenciales del jaguar.

Para determinar si la disponibilidad de las presas para los jaguares varió entre las dos temporadas de muestreo, se utilizaron las capturas fotográficas de las especies de mamíferos potencialmente presas de jaguar obtenidas mediante el diseño enfocado a los jaguares. Para esto se consideró como *evento de muestreo* un día (cada 24 horas) por estación de foto-trampeo; y se consideró como *captura* a la fotografía o grupo de fotografías por especie, obtenidas en cada estación de foto-trampeo dentro de un evento de muestreo (Maffei et al., 2002; Azuara, 2005). Para las especies grupales solamente se contabilizó como una captura a cada fotografía o serie de fotografías obtenidas dentro de un evento de muestreo. Solamente se tomaron en cuenta para este análisis las capturas de las especies que anteriormente se han registrado como parte importante de la dieta del jaguar en la región de los bosques tropicales centroamericanos (Rabinowitz y Nottingham, 1986; Amin 2004; Novack et al., 2005; Weckel et al., 2006), y que además contaran con 10 ó más capturas independientes durante todo el estudio. Para cada una de estas especies se calculó un índice de abundancia relativa o frecuencia de captura estandarizando a 1000 días trampa:

$$IAR = n * 1000 / E$$

IAR = índice de abundancia relativa estandarizado a 1000 días trampa.

n = número de capturas por especie por temporada.

E = esfuerzo de muestreo (en días trampa).

Se comparó la distribución de frecuencias sin estandarizar de las capturas de las especies presa entre las dos temporadas de muestreo mediante una prueba de Ji-cuadrada. Primero se compararon las capturas por especie y subsecuentemente se agruparon las especies por categoría de peso. Para agrupar los datos por categoría de peso, consideramos como especies de talla grande a las presas potenciales con un peso >10 kg (*T. pecari*, *P. tajacu* y *M. temama*) y como especies de talla mediana a las presas potenciales con un peso < 10 kg (*D. novemcinctus*, *N. narica*, *C. paca*).

No se consideraron las capturas de las especies de mamíferos con un peso menor a 500 gr. (adulto), ya que las trampas cámara y este método de monitoreo no fueron diseñados para obtener datos de estas especies, por lo que las capturas de mamíferos pequeños en este caso son pocas e incidentales (Azuara, 2005). No se consideraron las capturas de tapir (*Tapirus bairdii*), ya que esta especie no es un componente importante de la dieta de jaguar en los bosques tropicales centroamericanos y la depredación del jaguar sobre esta especie probablemente sean eventos incidentales (Rabinowitz y Nottingham, 1986; Amin 2004; Novack et al., 2005; Weckel et al., 2006). Tampoco se consideraron las capturas de venado cola blanca (*O. virginianus*), esta especie es un importante componente en la dieta del jaguar en algunos sitios de su rango de distribución (Nuñez et al., 2000; Nuñez et al., 2002; Novack et al., 2005), sin embargo, las capturas de esta especie obtenidas en este estudio fueron pocas ($n = 3$).

4) DISPONIBILIDAD DE PRESAS DEL JAGUAR EN LAS DIFERENTES UNIDADES DE PAISAJE Y A DISTINTAS DISTANCIAS DEL BORDE DE LA RBMA.

Para determinar si la disponibilidad de las presas potenciales del jaguar es diferente entre las distintas unidades de paisaje y a las diferentes distancias del borde de la reserva, se utilizaron las capturas fotográficas obtenidas mediante el diseño para las presas potenciales de jaguar. Se definió como *evento de muestreo* un día (cada 24 horas), y como unidad de observación o detección (*captura*) una fotografía de especie por cada evento de muestreo dentro del cuadrante de 8 ó 9 cámaras activas. Es decir, si durante un evento de muestreo (día) se tomaron 15 fotografías de una especie dentro del cuadrante, solamente se consideró como una detección; a menos que se tuviera una evidencia concreta de que se trata de dos o más individuos diferentes, por ejemplo, si un individuo macho y otro hembra de una misma especie fueron detectados dentro de un mismo cuadrante en un mismo evento de muestreo, entonces se consideraron como dos detecciones. Para cada especie se sumaron todas las detecciones obtenidas durante los 11 ó 13 días que estuvieron activos los cuadrantes de muestreo, esto con el fin de obtener la frecuencia de captura por especie en cada cuadrante de muestreo. En este caso se estandarizó la frecuencia de captura a 100 días trampa por cada cuadrante (abundancia relativa por 100 días trampa).

Con este diseño se esperaba obtener mayor frecuencia de captura en los cuadrantes ubicados en las unidades de paisaje que presentaran una mayor disponibilidad de presas para los jaguares. Sin embargo, los índices de abundancia relativa o frecuencia de captura tiene la desventaja de que si no calculamos una probabilidad de captura asociada a este índice difícilmente podemos hacer comparaciones validas (Karanth et al., 2004; Nichols y Karanth, 2002; Jenell et al., 2002; Tober et al., 2008b). Por lo tanto, estos cuadrantes de muestreo se compararon bajo los siguientes dos supuestos: 1) los índices de abundancia relativa obtenidos

en los cuadrantes de foto-trampeo están directamente relacionados con las abundancias de las especies fotografiadas; 2) la probabilidad de captura de cada una de las especies fotografiadas es similar en todos los cuadrantes.

Solamente se tomaron en cuenta para este análisis las capturas de las especies de mamíferos que anteriormente se han reportado como parte importante de la dieta del jaguar en los bosques tropicales centroamericanos (Rabinowitz y Nottingham, 1986; Amin 2004; Novack et al., 2005; Weckel et al., 2006), y que tuvieran al menos 5 capturas durante todo el estudio con este diseño. En este análisis no se consideraron las capturas de los pecaríes de labios blancos (*T. pecari*) ya que los registros de esta especie dentro de estos cuadrantes son más difíciles de interpretar y no necesariamente indicarían que estén haciendo un mayor uso de estas áreas. Esto debido a las grandes áreas de actividad que presenta esta especie (Fragoso, 1998; Carrillo et al., 2002; Reyna-Hurtado, 2007) y al poco tiempo que estuvieron activos estos cuadrantes de foto-trampeo. Para el análisis de los datos, se agruparon las capturas de las presas en dos categorías diferentes con base en el peso de las especies: 1) presas mayores a 10 kilogramos (>10 kg), y 2) presas menores a 10 kilogramos (< 10 kg).

a. Presas mayores a 10 kilogramos.

Para determinar si la frecuencia de captura de las presas potenciales de jaguar > 10 kg fue mayor en alguna unidad de paisaje, estación de muestreo o distancia al borde de la RBMA, se analizaron los datos mediante un modelo lineal generalizado (GLM) con error tipo Poisson (MacCullagh y Nelder, 1989). Para este análisis se utilizó como variable de respuesta la frecuencia de captura sin estandarizar obtenida para estas especies en cada uno de los cuadrantes (en 99 días trampa en el caso de los cuadrantes con 9 cámaras y en 104 días

trampa en el caso de los cuadrantes con 8 cámaras), y como variables explicativas el tipo de unidad de paisaje (*selva asociada al río Lacantún, selva riparia arroyo Miranda, lomeríos y valles kársticos*), la temporada de muestreo (*secas, transición lluvias-secas*) y la distancia al borde de la RBMA utilizando cuatro categorías (*0-1 km, 1-3 km, 3-4 km y >4 km*). El GLM se ejecutó en el programa R versión 2.5.1 (2007, The R Foundation for Statistical Computing). En el modelo se consideraron las posibles interacciones entre el tipo de unidad de paisaje, la temporada de muestreo y las categorías de distancia de los cuadrantes de muestreo al borde de la reserva. La ecuación completa del modelo lineal generalizado fue la siguiente:

$$\text{Logit } (P) = \text{Frecuencia de captura} \sim \text{unidad de paisaje} + \text{temporada} + \text{cat. distancia} + \text{unidad de paisaje} * \text{temporada} + \text{unidad de paisaje} * \text{cat. distancia} + \text{cat. distancia} * \text{temporada} + E$$

Posteriormente para el análisis se fueron quitando aquellos factores que no fueran significativos a la variable de respuesta, utilizando como criterio el AIC (*Akaike Information Criterion*) de cada modelo y la devianza explicada por cada uno de estos términos (nivel de significancia), obteniéndose al final el modelo GLM más parsimonioso.

La devianza es la medida de discrepancia usada por el GLM para estimar el ajuste de bondad del modelo a los datos colectados (Crawley, 1993; Quinn y Keough, 2002; Crawley, 2007). La devianza está dada por:

$$G^2 = -2 \log (L_{mr} - L_{mc}).$$

Donde:

$$G^2 = \text{devianza}$$

$$L_{mr} = \text{Valor de la máxima versomilitud del modelo reducido}$$

L_{mc} = Valor de la máxima verosimilitud del modelo completo (aquel que explica toda la variación en los datos).

Siempre es necesario mantener un equilibrio entre el ajuste del modelo y el número de parámetros requeridos para la parsimonia. El AIC nos da un valor que penaliza cualquiera de los parámetros superfluos en el modelo. En este caso el mejor y más parsimonioso modelo es aquel que obtiene un valor menor de AIC (Burnham y Anderson, 2002; Quinn y Keough, 2002; Crawley, 2007). El AIC está dado por:

$$AIC = -2 \log L + 2k$$

Donde:

AIC = Akaike Information Criterion

k = Número de parámetros en el modelo

L = Valor de la máxima verosimilitud del modelo.

b. Presas menores a 10 kilogramos.

Al igual que con las presas > 10 kg, para determinar si la frecuencia de captura de las presas potenciales de jaguar < 10 kg fue mayor en algún tipo de unidad de hábitat, temporada de muestreo, o distancia al borde de la RBMA se analizaron los datos mediante un modelo lineal generalizado (GLM) con error tipo Poisson. Las variables que se utilizaron en el modelo fueron las mismas que en el modelo para las presas > 10 kg. El GLM se ejecutó en el programa R versión 2.5.1 (2007, The R Foundation for Statistical Computing). En el modelo también se consideraron las posibles interacciones entre el tipo de unidad de paisaje, la

temporada de muestreo y las distancias de los cuadrantes de muestreo al borde de la reserva.

La ecuación inicial del modelo lineal generalizado fue la siguiente:

$$\text{Logit } (P) = \text{Frecuencia de captura} \sim \text{unidad de paisaje} + \text{temporada} + \text{cat. distancia} + \text{unidad de paisaje: temporada} + \text{unidad de paisaje: cat. distancia} + \text{cat. distancia : temporada} + E$$

Al igual que con el modelo para las presas > 10 kg, el modelo se redujo utilizando los mismos criterios que el anterior, quedándonos al final con el modelo más parsimonioso, el cual con menos términos explicara una mayor devianza.

RESULTADOS.

¿Cuál es el tamaño poblacional del jaguar en la Reserva de la Biosfera

Montes Azules?

1. DENSIDAD DE LOS JAGUARES.

Durante todo el estudio se obtuvieron 19 capturas independientes de jaguar con un esfuerzo de muestreo total de 3,199 días trampa. El éxito total de trampeo en todo el estudio fue de 5.9 capturas de jaguar por cada 1000 días trampa. En el muestreo prospectivo, llevado a cabo en enero del 2007, se obtuvo una captura del jaguar JA-01 con un esfuerzo efectivo de muestreo de 259 días trampa. En la temporada de secas, con un esfuerzo efectivo de muestreo de 935 días trampa, se obtuvieron cinco capturas de tres individuos diferentes (2 ♂, 1 ♀). Dos de estos individuos se recapturaron una vez aproximadamente 30 días después de su primera captura. La tasa de captura para esta temporada fue de 5.2 capturas por 1000 días trampa. Para la temporada de transición lluvias-secas, con un esfuerzo efectivo de muestreo de 1920 días trampa, se obtuvieron 13 capturas de jaguar de siete o probablemente ocho individuos diferentes (4 ♂, 3 ♀, 1?). La tasa de captura de la temporada de transición lluvias-secas fue de 6.4 capturas por 1000 días trampa. Durante este muestreo solamente se recapturaron a los cuatro machos que se fotografiaron. Los tres individuos que se fotografiaron en la temporada de secas se volvieron a fotografiar en esta temporada (Cuadro 3).

Durante este estudio cinco jaguares fueron recapturados, de estos cinco se obtuvieron recapturas de tres jaguares en sitios diferentes donde se fotografiaron por primera vez. La distancia máxima viajada, considerando las recapturas de todo el estudio, fue la del jaguar JA-01 de 6.22 km y la mínima del jaguar JA-03 de 1.84 km. La mayoría de los individuos se identificaron satisfactoriamente (Figuras 7 y 8), a excepción del jaguar JA-08, que

probablemente se trate del jaguar JA-07 ya que se fotografiaron en sitios cercanos (aproximadamente a 2 km), y el patrón de rosetas es similar en ambos individuos, sin embargo, no se tiene una evidencia concreta que nos indique que sea el mismo individuo.

Cuadro 3. Individuos de jaguar capturados en este estudio y distancias máximas viajadas entre las recapturas considerando el estudio prospectivo y los dos muestreos.

Individuos capturados	Sexo	Capturas en estudio prospectivo	Capturas en temporadas de secas	Capturas en la temporada de transición lluvias - secas	Distancia máxima viajada entre capturas (km)
JA-01	♂	1	2	2	6.22
JA-02	♂	0	1	2	0
JA-03	♀	0	1	1	1.84
JA-04	♂	0	0	3	0
JA-05	♂	0	0	2	4.95
JA-06	♀	0	0	1	-
JA-07	♀	0	0	1	-
JA-08*	?	0	0	1	-

*Probablemente el jaguar JA-07.

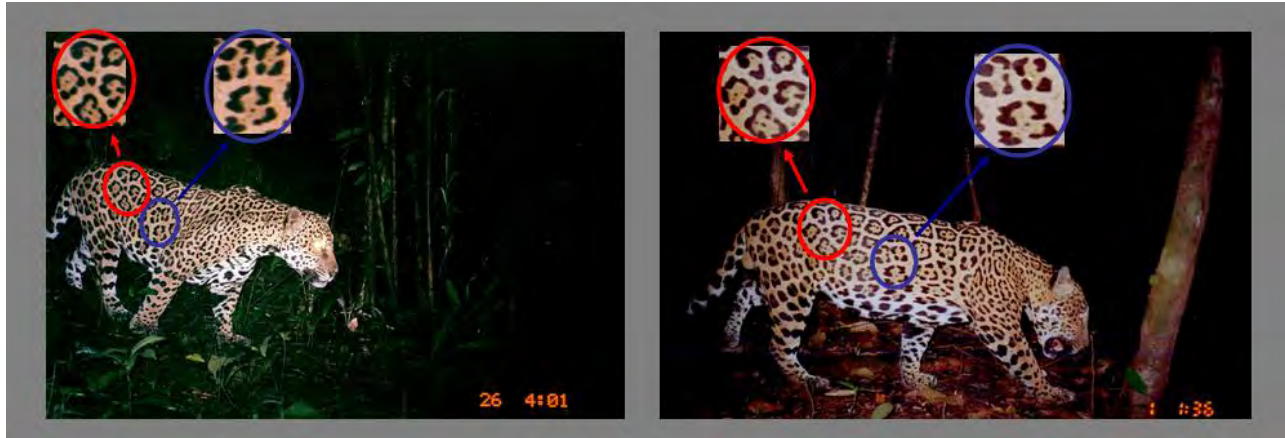


Figura 7. Dos capturas fotográficas del jaguar JA-01. En las fotografías se muestran ampliadas algunas rosetas donde se puede apreciar detalladamente que el patrón de manchado es el mismo, de esta manera se identificaron a los jaguares individualmente.

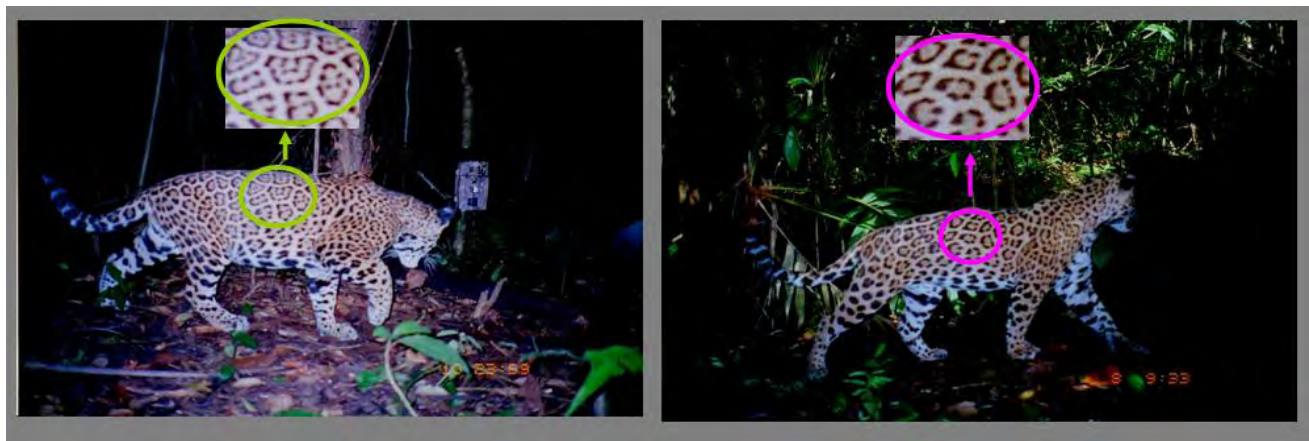


Figura 8. Dos capturas fotográficas de dos jaguares diferentes (JA-06 y JA-05). Se puede apreciar claramente que el patrón de manchado es distinto en los dos individuos.

Estimación de la abundancia absoluta de los jaguares en el área de muestreo.

Temporada de secas.- Para la temporada de secas se obtuvieron cinco capturas de tres individuos diferentes de jaguar. Aunque el muestreo en esta temporada duró 60 días, solamente consideramos 30 eventos de muestro ya que consideramos los dos sub-muestreos de 30 días (sub-muestreo 1: los bloques 1 y 3; sub-muestreo 2: los bloques 2 y 4 – Figura 4) como simultáneos, es decir el Día 1 del sub-muestreo 1 se junto con el Día 1 del sub-muestreo 2 y así sucesivamente (Silver, 2004; Karanth y Nichols, 2002). La matriz de ausencia y presencia que se utilizó para hacer la estimación de abundancia para esta temporada por medio del programa CAPTURE fue la siguiente:

```
JA-01    0000000000000001100000000000000000
JA-02    0000000000000000000100000000000000
JA-03    01000000000000000000000000000000100
```

Corriendo los datos en el programa CAPTURE, el modelo seleccionado para hacer la estimación es el modelo nulo ($M_0 = 1.0$), que arroja una abundancia absoluta de 3 individuos ($SE \pm 1.16$), con una probabilidad de captura de 0.052. El segundo modelo que mejor se ajusta al historial de captura obtenido durante esta temporada es el modelo de heterogeneidad a la captura ($M_h = 0.86$), el cual nos estima una abundancia absoluta de 4 individuos ($SE \pm 1.48$), con una probabilidad de captura de 0.041 (Cuadros 4 y 5).

Temporada de transición lluvias-secas.- Para la temporada de transición lluvias-secas se obtuvieron 13 capturas de jaguar y se fotografiaron siete o probablemente ocho individuos diferentes. Para el análisis por medio del programa CAPTURE no se incluyó el jaguar JA-08 para evitar sobreestimaciones, debido a que no se tiene certeza de que se trate un individuo

diferente. La matriz de entrada que se utilizó con los 60 eventos de muestreo para ser analizada mediante el programa CAPTURE fue la siguiente:

```

JA-01  00000000000000000000000000000000100000100000000000000000000000000000100000000
JA-02  0000000000000000000000000000000010000000000000000000000000000000000000000000001
JA-03  000000001000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
JA-04  000000001000000000000000000000100000000000000000000000000000000000000000000000000
JA-05  00010000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
JA-06  010000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000
JA-07  000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000000

```

Con el historial de captura obtenido, considerando los 60 eventos de muestreo, el modelo que presentó mayor selección por CAPTURE (al cual se ajustan mejor los datos), fue el de respuesta a la captura en combinación con el de heterogeneidad a la captura ($M_{bh}=1.0$), el segundo modelo seleccionado fue el de respuesta a la captura ($M_b= 0.80$). El modelo de heterogeneidad a la captura presentó una baja selección ($M_h = 0.66$). La estimación de abundancia absoluta obtenida mediante el modelo de respuesta a la captura (M_b) fue de 7 individuos ($SE \pm 0.02$), con una probabilidad de captura de 0.14. La estimación de abundancia mediante el modelo M_{bh} es la misma que la del modelo M_b . La estimación de abundancia obtenida mediante el modelo de heterogeneidad a la captura fue de 7 individuos ($SE \pm 2.59$), con una probabilidad de captura de 0.028 (Cuadros 4 y 5).

Cuadro 4. Valores del criterio de selección de cada uno de los modelos y resultados de la prueba para población cerrada para las dos temporadas de muestreo.

<i>Estación de muestreo</i>	<i>Criterio para selección del modelo.</i>				<i>Prueba de población cerrada</i>	
	M_0	M_h	M_b	M_t	z	P
<i>Secas (30 eventos de muestreo)</i>	1.00	0.88	0.62	0.00	- 0.67	0.24
<i>Lluvias-Secas (60 eventos de muestreo)*</i>	0.68	0.66	0.80	0.00	- 1.21	0.11

* Para esta temporada el modelo que mejor se ajusto fue el M_{bh} (1.00), seguido del modelo M_b .

Los resultados de la prueba de población cerrada no mostraron alguna evidencia de la violación de este supuesto en ninguno de los dos muestreos (Cuadro 4). De acuerdo al criterio de selección del programa CAPTURE los modelos más adecuados para estimar la abundancia absoluta son el modelo nulo (M_0) para la temporada de secas, y el modelo de heterogeneidad y respuesta a la captura (M_{bh}) para la temporada de transición lluvias-secas. Pero debido a que el modelo de heterogeneidad a la captura supuestamente representa un mayor realismo biológico de acuerdo con la ecología poblacional de los jaguares (Karanth y Nichols, 1998; Silver, 2004), y utiliza un estimador más robusto (por utilizar un estimador *jackknife*), se utilizaron las estimaciones obtenidas por este modelo para el cálculo de las densidades de jaguar (Cuadro 5).

Cuadro 5. Estimaciones de abundancias y probabilidades de capturas de jaguar en la Selva Lacandona en las dos temporadas de muestreo basadas en las capturas y recapturas obtenidas mediante foto-trampeo. Las estimaciones marcadas con * representan las estimaciones más adecuadas para cada temporada según los criterios de selección utilizados para el programa CAPTURE. Para calcular las densidades se utilizaron las estimaciones obtenidas mediante el modelo de heterogeneidad a la captura (marcados en negritas). Los valores obtenidos mediante el modelo M_{bh} son los mismos que los obtenidos mediante el modelo M_b .

Temporada de muestreo	Estimación basada en M_0			Estimación basada en M_h			Estimación basada en M_b			Estimación basada en M_t		
	<i>p</i>	M_{t+1}/N	<i>N (SE)</i>	<i>p</i>	M_{t+1}/N	<i>N (SE)</i>	<i>p</i>	M_{t+1}/N	<i>N (SE)</i>	<i>p</i>	M_{t+1}/N	<i>N (SE)</i>
<i>Secas (30 eventos de muestreo)</i>	0.052	1.00	3 (SE ± 1.16)*	0.041	0.75	4 (SE ± 1.48)	0.18	1.00	3 (SE ± 0.08)	0.33 -0.33	1.00	3 (SE ± 0.002)
<i>Lluvias-Secas (60 eventos de muestreo).</i>	0.022	0.77	9 (SE ± 2.39)	0.028	1.00	7 (SE ± 2.59)	0.14	1.00	7 (SE ± 0.02)*	0.12 -0.24	0.87	8 (SE ± 1.56)

p = probabilidad de captura.

M_{t+1}/N = porcentaje de la estimación que representa el número de individuos fotografiados.

N (SE) = estimación de abundancia con error estándar.

Estimación del área adicional y área efectiva de muestreo.

Para la temporada de secas se obtuvieron dos recapturas de dos individuos diferentes (JA-01 y JA-03). Sin embargo, solamente se obtuvo una recaptura en esta temporada en una estación de foto-trampeo diferente a donde fue la primera captura, a una distancia de 5.29 km (Cuadro 6). Para la temporada de transición lluvias-secas se recapturaron cuatro jaguares, dos de los cuales sus recapturas fueron en estaciones de foto-trampeo diferentes a donde fue la primera captura (Cuadro 6).

Para estimar el promedio de las distancias máximas entre las recapturas de los jaguares solamente se utilizaron las distancias de las recapturas que no fueran en un mismo sitio, es decir las recapturas donde la distancia máxima viajada por los jaguares fue “0” no se incorporaron para esta estimación (Dillon y Kelly, 2007). Se promediaron las distancias máximas viajadas de los jaguares tanto de la temporada de secas como de transición lluvias-secas (OMMDM - según Dillon y Kelly, 2007), con la finalidad de obtener solamente un promedio de las distancias máximas viajadas de los jaguares fotografiados en el área de muestreo para ambas temporadas (Cuadro 6).

Se utilizaron los dos enfoques para hacer la estimación del ancho del área adicional, el de Wilson y Anderson (1983), el cual utiliza la mitad del promedio de las distancias máximas viajadas ($1/2\text{MMDM}$) por los jaguares entre las recapturas, y el enfoque utilizado por Soisalo y Cavalcanti (2006), el cual utiliza solamente el promedio de las distancias máximas viajadas (MMDM) por los jaguares entre las recapturas (Cuadro 7). Utilizando ambas estimaciones del ancho del área adicional se calculó un área efectiva de muestreo con cada una de estas dos estimaciones (Cuadro 7; Figuras 9 y 10).

Cuadro 6. Distancias máximas viajadas por los individuos recapturados en ambas temporadas y anchos del área adicional para calcular el área efectiva de muestreo.

Temporada de muestreo	Individuo	Sexo	Distancia Máxima Viajada por los individuos recapturados (km)	Mitad del promedio de las Distancias Máximas Viajadas por temporada en km (1/2MMDM).	Promedio de las Distancias Máximas Viajadas por temporada en km (MMDM).
<i>Secas</i>	JA-01	♂	5.29		
	JA-03	♀	0		
				<i>2.5 (SE ± 0.07)</i>	<i>5.0 (SE ± 0.14)</i>
<i>Lluvias - Secas</i>	JA-01	♂	4.82		
	JA-05	♂	4.91		
	JA-04	♂	0		
	JA-02	♂	0		

Cuadro 7. Estimaciones del área efectiva de muestreo mediante los enfoques de Wilson y Anderson (1985) y Soilsalo y Cavalcanti (2006).

Temporada de muestreo	Área que cubrieron las estaciones de foto-trampeo (Polígono Mínimo Convexo)	1/2MMDM (Wilson y Anderson, 1985)	MMDM (Soilsalo y Cavalcanti, 2006)
<i>Secas</i>	<i>80 km²</i>	<i>150 km²</i>	<i>223 km²</i>
<i>Lluvias - Secas</i>	<i>82 km²</i>	<i>148.5 km²</i>	<i>220 km²</i>

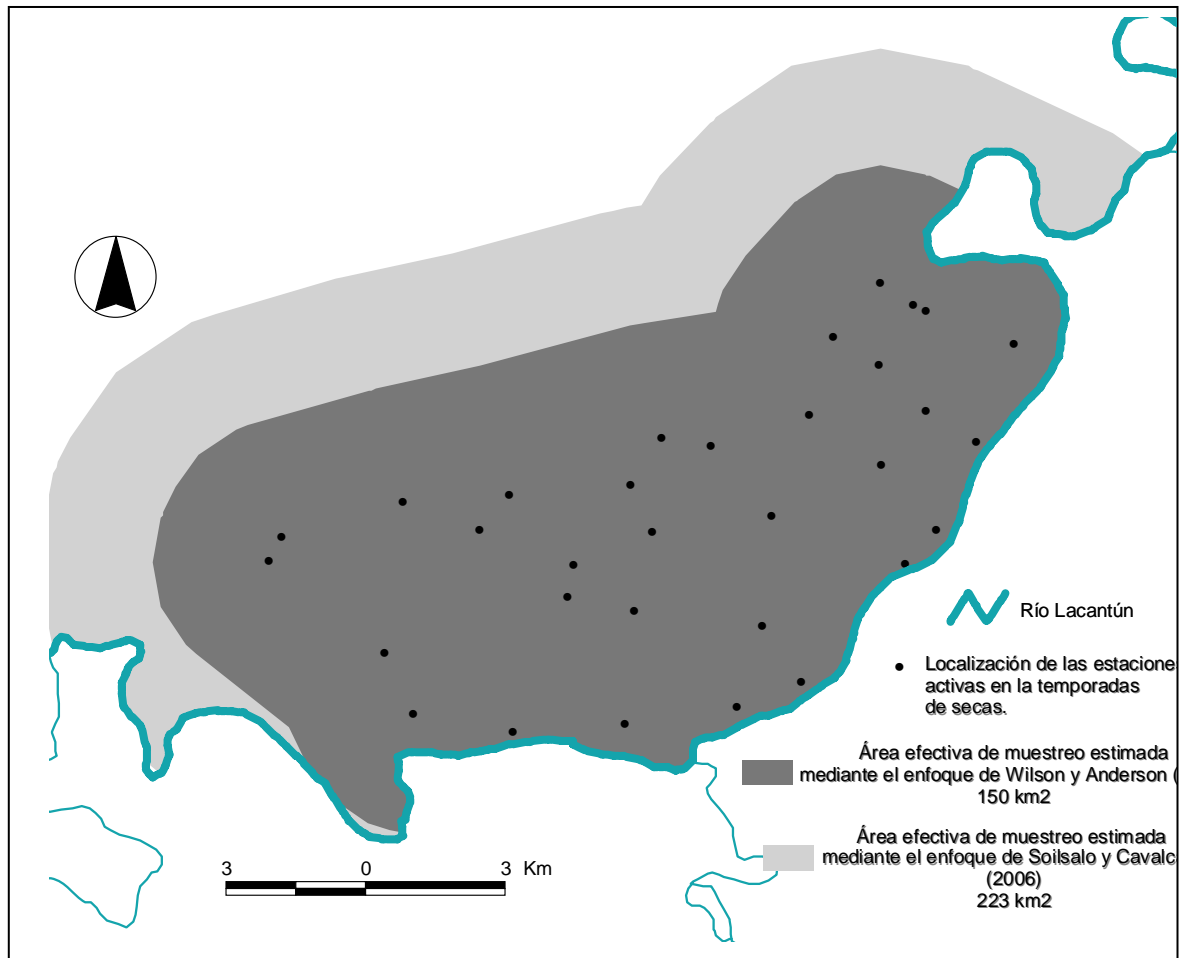


Figura 9. Localización de las estaciones de foto-trampeo en la temporada de secas y área efectiva de muestreo estimada utilizando los dos enfoques. Al utilizar el 1/2 MMDM para estimar el ancho del área adicional se obtuvo un área efectiva de muestreo de 150 km². Utilizando solamente MMDM para estimar el ancho del área adicional, obtenemos un área efectiva de muestreo de 223 km². No se consideró para la estimación del área efectiva de muestreo la zona al otro lado del río Lacantún, ya que está no forma parte de la reserva y esta zona es donde se encuentran los ejidos colindantes a la reserva. El paisaje en ese lado del río es una matriz de selva con ambientes perturbados por actividades antropogénicas.

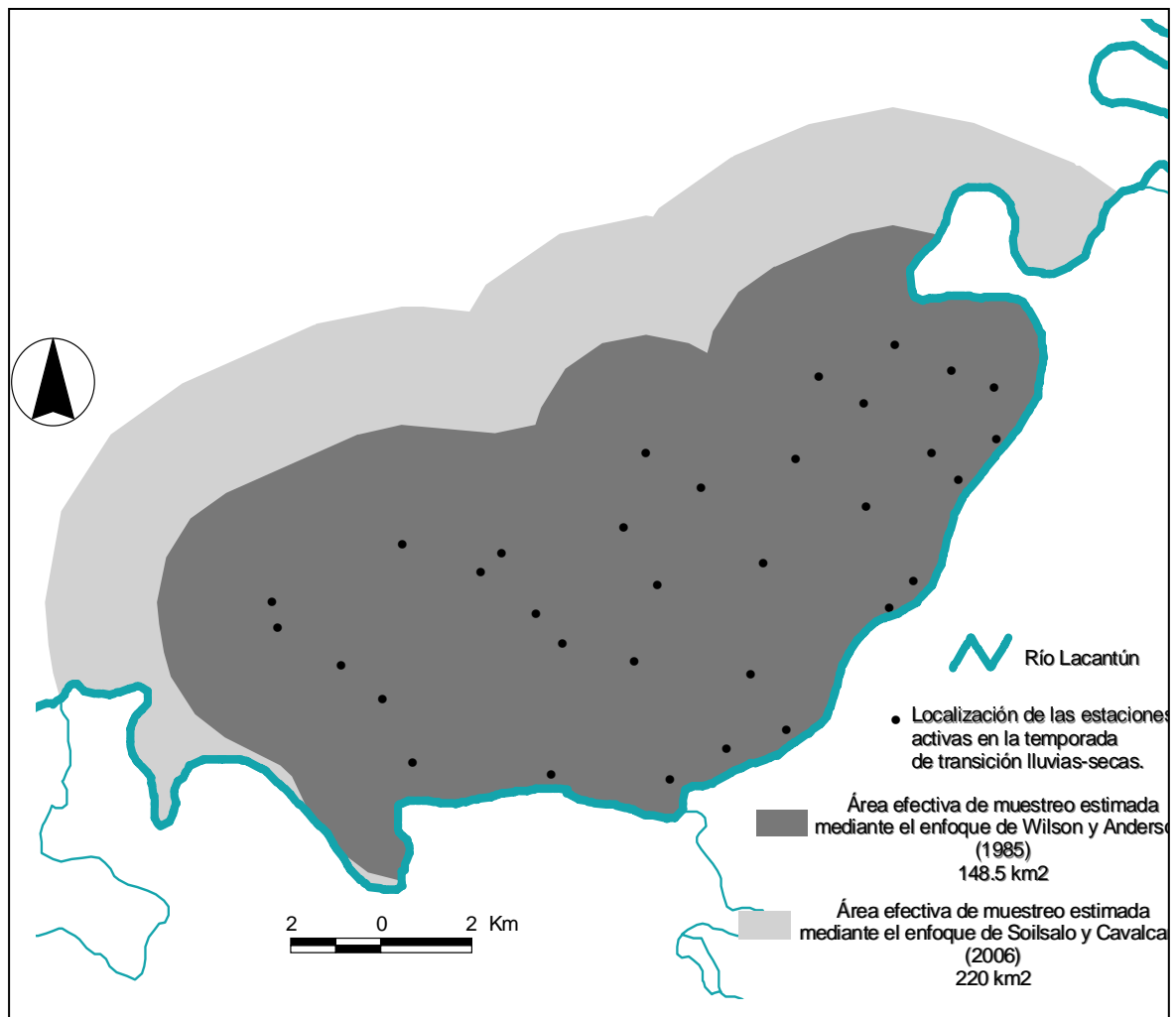


Figura 10. Localización de las estaciones de foto-trampeo en la temporada de transición lluvias-secas y áreas efectivas de muestreo estimadas utilizando los dos enfoques mencionados anteriormente. Utilizando el 1/2 MMDM para estimar el ancho del área adicional se obtuvo un área efectiva de 148.5 km². Utilizando el MMDM para estimar el ancho del área adicional se obtuvo un área efectiva de muestreo de 220 km².

Estimación de densidades de jaguar en el sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules.

Cuadro 8. Estimación de densidades de jaguar para el sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules en ambas temporadas de muestreo.

Temporada de muestreo	Enfoque utilizado para estimar el ancho del área adicional	Área efectiva de muestreo en km ²	Resultados de estimación de densidad (jaguares/100 km ²)
<i>Secas (30 eventos de muestreo)</i>	<i>1/2MMDM</i>	<i>150</i>	<i>2.6 (SE ± 0.98)</i>
	<i>MMDM</i>	<i>223</i>	<i>1.8 (SE ± 0.6)*</i>
<i>Lluvias – Secas (60 eventos de muestreo).</i>	<i>1/2MMDM</i>	<i>148.5</i>	<i>4.7 (SE ± 1.7)*</i>
	<i>MMDM</i>	<i>220</i>	<i>3.2 (SE ± 1.1)</i>

* Estimaciones de densidades de jaguar que se utilizaron para estimar el tamaño poblacional de los jaguares dentro de las reservas de carácter federal de la región de la Selva Lacandona.

Utilizando las estimaciones de abundancia absoluta obtenidas mediante el historial de captura y recaptura de las dos temporadas de muestreo y las estimaciones del área efectiva de muestreo se hicieron varias estimaciones de densidad para los jaguares del sur de la RBMA (Cuadro 8). Las densidades van de 1.8 a 4.7 jaguares por 100 km². Siendo las estimaciones más conservadoras en las que se utilizó como ancho del área adicional el promedio de las distancias máximas viajadas por los individuos recapturados (MMDM). Las densidades comparables con otros sitios son las que se obtuvieron utilizando la mitad del promedio de las distancias máximas viajadas por jaguares entre las recapturas (1/2MMDM), ya que la mayoría de los estudios publicados de densidades de jaguar mediante foto-trampeo han utilizado este enfoque para estimar el ancho del área buffer (Wallace et al., 2003; Silver et al., 2004; Maffei et al., 2004; Faller et al., 2007; Salom-

Peréz et al., 2007). Para extrapolar las densidades de jaguar para las ANP's de carácter federal de la región de la Selva Lacandona utilizamos como intervalo la estimación más conservadora (baja) para la temporada de secas y la más alta de la temporada de transición lluvias-secas (estimación más baja y más alta calculadas en este estudio -1.8 jaguares/100km² y 4.7 jaguares/100 km²).

2. TAMAÑO POBLACIONAL DEL JAGUAR EN LA REGIÓN DE LA SELVA LACANDONA.

Cuadro 9. Superficie protegida por las Áreas Naturales Protegidas de carácter federal en la región de la Selva Lacandona, superficie con hábitat potencial de jaguar dentro de estas reservas (ver métodos) y el probable tamaño de la población de jaguar con base en las estimaciones de densidad obtenidas en este estudio.

Nombre de la Reserva	Superficie (km ²)	Hábitat potencial (km ²)	Tamaño poblacional	
			1.8 (SE ± 0.6) jaguares/100km ²	4.7 (SE ± 1.7) jaguares/100km ²
<i>Reserva de la Biosfera Montes Azules</i>	3,312	2,806	51 ± 16.8	132 ± 47.7
<i>Reserva de la Biosfera Lacantún</i>	619	609	11 ± 3.7	29 ± 10.4
<i>Área de protección de flora y fauna Chan-kin</i>	122	118	2 ± 0.7	6 ± 2.0
<i>Área de protección de flora y fauna Metzabok</i>	33	21	0	1 ± 0.4
<i>Área de protección de flora y fauna Naha</i>	38	28	1 ± 0.2	1 ± 0.5
<i>Monumento Natural Bonampak</i>	43	43	1 ± 0.3	2 ± 0.7
<i>Monumento Natural Yaxchilán</i>	23	23	0	1 ± 0.4
TOTAL	4,190	3,651	66 ± 22	171 ± 62

Para toda la región de la Lacandona se tiene un total de siete Áreas Naturales Protegidas de carácter federal y una reserva comunal que estableció la comunidad Lacandona en un acuerdo tomado por la asamblea general (Sierra La Cojolita). Estas áreas naturales

protegidas cubren una superficie de 454,861 ha para la región de la Selva Lacandona (INE-SEMARNAP, 2000). Pero no toda esta superficie protegida dentro de estas áreas se encuentra en buen estado de conservación. El hábitat disponible para jaguar dentro de las reservas federales de la región de la Selva Lacandona, con base en la estimación que se hizo en este estudio, es de aproximadamente 365,100 hectáreas (sin considerar la reserva comunal Sierra La Cojolita; Figura 11).

Extrapolando las estimaciones de densidad obtenidas mediante la técnica de fototrampeo en el mejor de los escenarios tendríamos unos 171 jaguares dentro de todas las áreas naturales protegidas de la Selva Lacandona, y en el peor de los casos, sería de 66 jaguares (Cuadro 9). A pesar de que solamente el 80% de la superficie que cubre la Reserva de la Biosfera Montes Azules es hábitat potencial del jaguar, esta reserva protege un número importante de jaguares, ya que según la estimación de densidad obtenida podría mantener de 51 a 132 individuos.

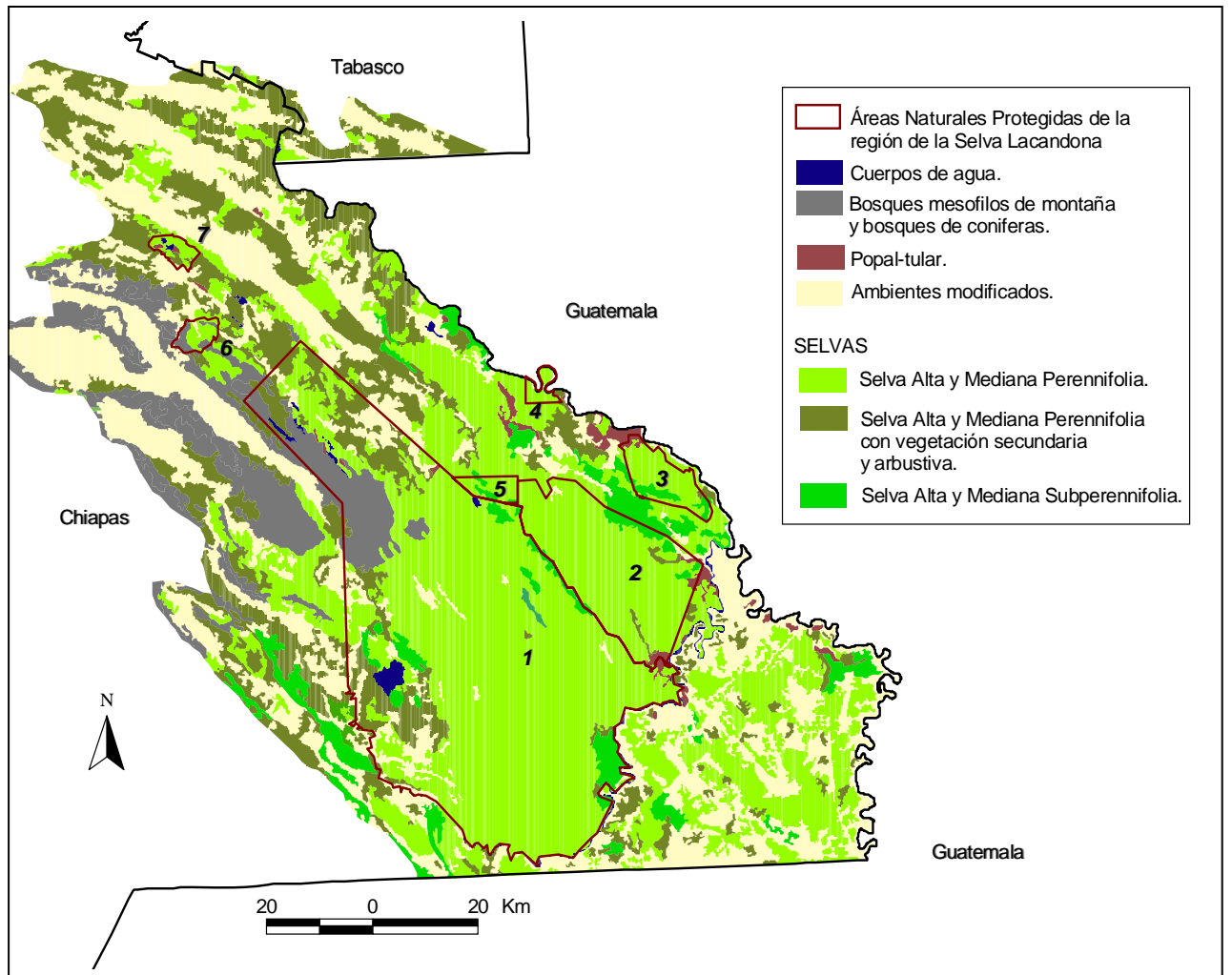


Figura 11. Tipos de vegetación y uso de suelo presentes en la región Selva Lacandona, y Áreas Naturales Protegidas de carácter federal decretadas en la región: 1. Reserva de la Biosfera Montes Azules, 2. Reserva de la Biosfera Lacantún, 3. Área de Protección de Flora y Fauna Chan-kin, 4. Monumento Natural Yaxchilán, 5. Monumento Natural Bonampak, 6. Áreas de protección de flora y fauna Metzabok, 7. Áreas de protección de flora y fauna Naha.

¿Es la estacionalidad un factor que influya en la abundancia y distribución espacial del jaguar y sus presas en la RBMA?

3. ESTACIONALIDAD DEL JAGUAR Y SUS PRESAS.

a. Estacionalidad en la abundancia de los jaguares en el área de muestreo.

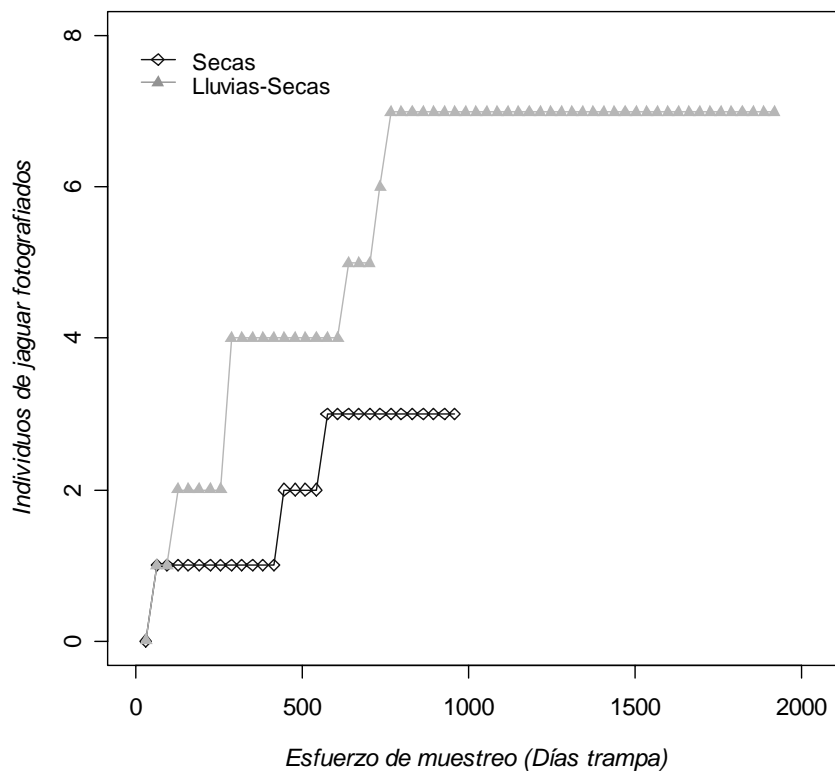


Figura 12. Curvas de acumulación sin aleatorizar (sin suavizar) del número de individuos de jaguar fotografiados en cada una de las temporadas de muestreo en contra del esfuerzo de muestreo (días-trampa). Para la temporada de transición lluvias-secas el número de individuos de jaguar se acumula más rápido que para temporada de secas. En la temporada de secas la curva parece estabilizarse a aproximadamente a los 570 días trampa, en cambio en la temporada de transición lluvias-secas la curva parece estabilizarse a los 760 días trampa.

Para la temporada de secas con un esfuerzo de muestreo efectivo de 935 días trampa se obtuvieron 5 capturas de jaguar (5.2 capturas por 1000 días trampa), de tres individuos

diferentes. Para la temporada de transición lluvias-secas con un esfuerzo efectivo de muestreo de 1920 días trampa se obtuvieron 13 capturas de jaguar (6.4 capturas por 1000 días trampa), de siete o probablemente ocho individuos diferentes. Considerando solamente el esfuerzo de muestreo aplicado a cada una de las temporadas de muestreo, el número de capturas de jaguar no es diferente entre las dos temporadas de muestreo ($p = 0.66$, $X^2 = 0.185$, $g.l.= 1$). Sin embargo, comparando las curvas de acumulación del número de individuos fotografiados entre el esfuerzo de muestreo (días trampa), podemos observar que el número de individuos de jaguar fotografiados se acumula más rápido en la temporada de transición lluvias-secas que en la temporada de secas (Figura 12).

Con base en las curvas de acumulación aleatorizadas (suavizadas) podemos inferir que el esfuerzo de muestreo requerido para fotografiar un individuo nuevo de jaguar es menor en la temporada de transición lluvias-secas que en la de secas (Cuadro 10; Figura 13). Utilizando el modelo *Exponencial* nos estima un número máximo de cuatro individuos (asíntota $a / b = 0.0005752/0.001407= 4.08$) para la temporada de secas y para la temporada de transición lluvias secas nos estima un máximo de nueve (asíntota $a / b = 0.006579/0.000681= 9.66$). Comparando los esfuerzos de muestreo para fotografiar un individuo diferente para cada una de las temporada tenemos que para fotografiar el primer individuo en la temporada de secas se requiere de aproximadamente 200 días trampa, en cambio para la temporada de transición lluvias-secas se requiere de un esfuerzo de 161 días trampa (Cuadro 10). Pero para fotografiar al menos cuatro individuos diferentes para la temporada de secas requerimos de 2,728 días trampa (asíntota en esta temporada), en contraste con temporada de transición lluvias-secas donde solamente se requeriría de 789 días trampa para fotografiar estos mismos cuatro individuos (Cuadro 10; Figura 13).

Cuadro 10. Esfuerzo de muestreo requerido en días trampa para fotografiar a un individuo nuevo de jaguar en cada una de las temporadas de muestreo utilizando el modelo *Exponencial*. En la tabla se puede apreciar que el esfuerzo de muestreo requerido para fotografiar un individuo nuevo en la temporada de secas es mucho mayor que en la temporada de transición lluvias-secas.

Días-trampa que se requieren para fotografiar un nuevo individuo utilizando el modelo Exponencial $S_n = (a/b) * (1 - \exp(-b * n))$		
Individuos de jaguar	Secas $a = 0.0005752$ $b = 0.001407$	Lluvias-Secas $a = 0.006579$ $b = 0.000681$
1	200	161
2	478	341
3	941	547
4	2,728	785
5	-	1,071
6	-	1,425
7	-	1,894

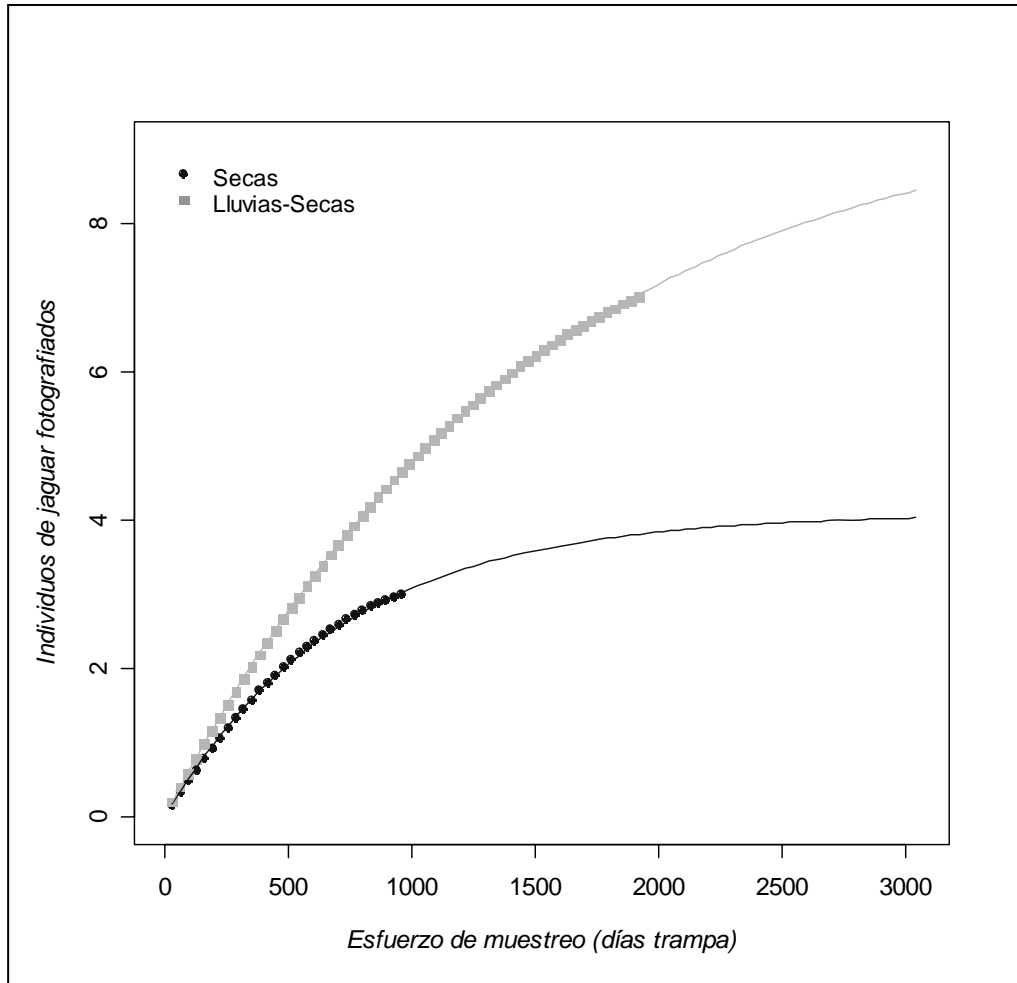


Figura 13. Curvas de acumulación aleatorizadas (suavizadas) de los individuos de jaguar fotografiados en cada una de las temporadas de muestreo. La línea sólida muestra el ajuste mediante el modelo *Exponencial*. Como lo muestra la gráfica en la temporada de transición de lluvias-secas el esfuerzo de muestreo para fotografiar un nuevo individuo de jaguar es menor que en la temporada de secas.

b. Estacionalidad en la disponibilidad de las presas potenciales del jaguar.

Cuadro 11. Frecuencias de capturas de las 6 especies potenciales de jaguar con mayor éxito de captura durante los muestreos con trampas cámara con el diseño para los jaguares en la Selva Lacandona, Chiapas, México ($c = \text{capturas}$).

Especie	Secas c/935	Lluvias-Secas c/1920	Secas c/1000*	Lluvias- Secas c/1000*
<i>Tayassu pecari</i>	22	2	23.5	1.0
<i>Mazama temama</i>	8	16	8.6	8.7
<i>Cuniculus paca</i>	5	25	5.3	13.0
<i>Nasua narica</i>	5	19	5.3	9.9
<i>Pecari tajacu</i>	4	9	4.3	4.7
<i>Dasypus novemcinctus</i>	0	10	0	5.2
Total de capturas	44	81	47.06	42.19

* Estandarizado a 1000 días trampa.

Con el diseño para los jaguares, a lo largo de todo el estudio se registraron 15 especies de mamíferos medianos ($> 0.5 < 10$ kg) y grandes (> 10 kg). Seis especies potencialmente presas de jaguar fueron las que se fotografiaron más de diez veces en todo el estudio (Cuadro 11). Para la temporada de secas la especie presa con mayor número de registros fue *T. pecari* con una tasa de captura de 23.5 por 1000 días trampa. En cambio para la temporada de transición lluvias-secas la especie que más fue capturada con este diseño fue de *C. paca* con éxito de captura de 13.0 capturas por 1000 días trampa.

Comparando por medio de una prueba de Ji-cuadrada la distribución de frecuencias de captura de estas seis especies entre las dos temporadas de muestreo se

encontró que son independientes ($p < 0.01$, $X^2 = 45.8$, $g.l.= 5$), lo que nos sugiere que la disponibilidad de estas especies varía estacionalmente en el área de muestreo.

Agrupando los datos por categoría de peso, encontramos que para la temporada de secas hay un mayor registro de mamíferos de talla grande (*T. pecari*, *P. tajacu* y *M. temama*) que de mamíferos de talla mediana (*D. novemcinctus*, *N. narica*, *C. paca*). En cambio, para la temporada de transición lluvias-secas se observó que la abundancia relativa de mamíferos de talla mediana aumentó y los registros de *T. pecari* disminuyeron de manera considerable para esta temporada (Cuadro 11). Comparando esta interacción por medio de una prueba de Ji-cuadrada encontramos que ésta es significativa ($p < 0.01$, $X^2 = 20.3$, $g.l.= 1$).

El mayor número de registros de las presas potenciales de jaguar > 10 kg en las temporada de secas está dada por *T. pecari*, pero para la temporada de transición lluvias-secas el número de registros de esta especie es bajo en comparación con la temporada de secas. En cambio, los registros de *P. tajacu* y *M. temama* son muy similares en ambas temporadas (Figura, 14).

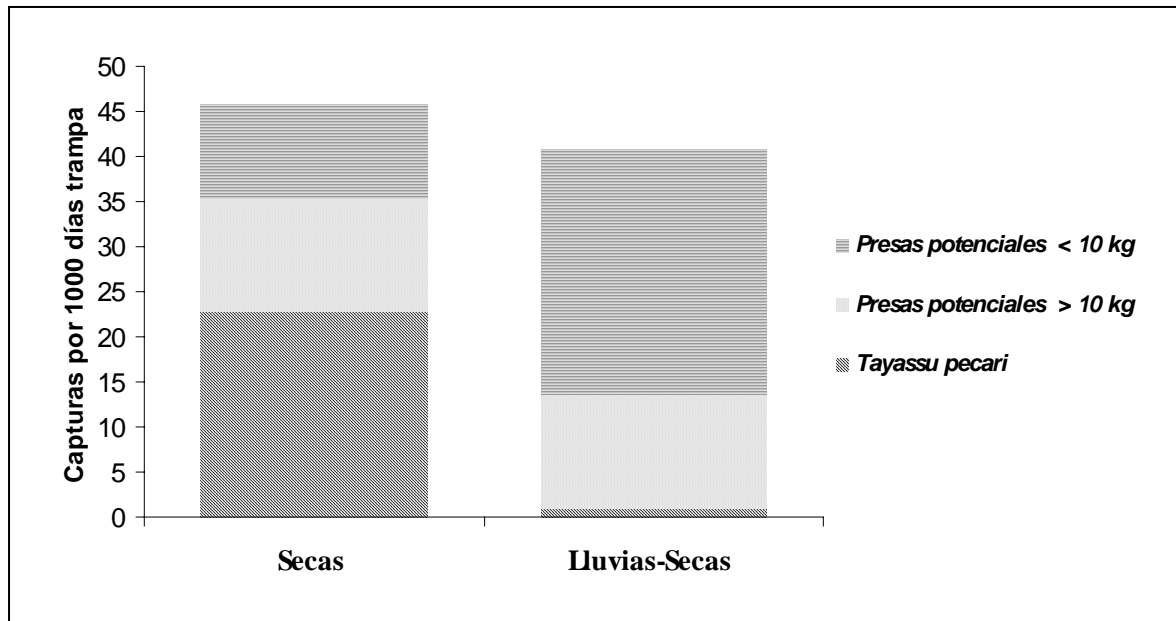


Figura 14. Éxitos de captura de las presas potenciales de jaguar con mayor tasa de captura ($n \geq 10$), agrupadas por categorías de peso (< 10 kg y > 10 kg) para la temporada de secas y transición lluvias-secas. En este caso los registros de *T. pecari* se muestran por separado de la categoría de presas potenciales > 10 kg donde solamente quedan agrupados *P. tajacu* y *M. temama*. En la categoría de presas potenciales < 10 kg están agrupados los registros de *D. novencinctus*, *N. narica* y *C. paca*.

¿Alguna unidad de paisaje presenta una mayor disponibilidad de presas para los jaguares? ¿La disponibilidad de presas para los jaguares es menor en el borde de la RBMA?

4) DISPONIBILIDAD DE PRESAS DEL JAGUAR EN LAS DIFERENTES UNIDADES DE PAISAJE Y A DISTINTAS DISTANCIAS DEL BORDE DE LA RBMA.

Durante las dos temporadas de muestreo cuatro especies fueron las que se fotografiaron en más de cinco ocasiones con el diseño para las presas potenciales de jaguar, de las cuales se obtuvieron 72 registros fotográficos independientes (capturas) para hacer este análisis. Las especies >10 kg que se utilizaron fueron: *Mazama temama* ($n = 36$) y *Pecari tajacu* ($n = 12$). Las especies consideradas como <10 kg que se utilizaron fueron: *Cuniculus paca* ($n = 17$) y *Nasua narica* ($n = 7$).

a. Presas mayores a 10 kilogramos (*M. temama* y *P. tajacu*).

- *Tipos de unidad de paisaje.*- Por unidades de paisaje, en la temporada de secas el promedio más alto de frecuencia de captura para las presas >10 kg se obtuvo en los cuadrantes localizados en la selva riparia asociada al arroyo Miranda ($\bar{x} = 5.7$; DE ± 2.51), seguido de los valles kársticos ($\bar{x} = 3.0$; DE ± 1), selva asociada al río Lacantún ($\bar{x} = 1.7$; DE ± 2.08) y los lomeríos ($\bar{x} = 0.7$; DE ± 1.5). Para la temporada de transición lluvias-secas se obtuvo la misma tendencia, ya que los cuadrantes en los cuales se obtuvieron más capturas fueron aquellos ubicados en las selvas riparias asociadas al arroyo Miranda ($\bar{x} = 2.3$; DE ± 0.57) y en los valles kársticos ($\bar{x} = 1.7$; DE ± 1.52), seguidos de los ubicados en la selva asociada al río Lacantún ($\bar{x} = 0.7$; DE ± 0.57) y los lomeríos ($\bar{x} = 0.3$; DE ± 0.57 - Figura 15).

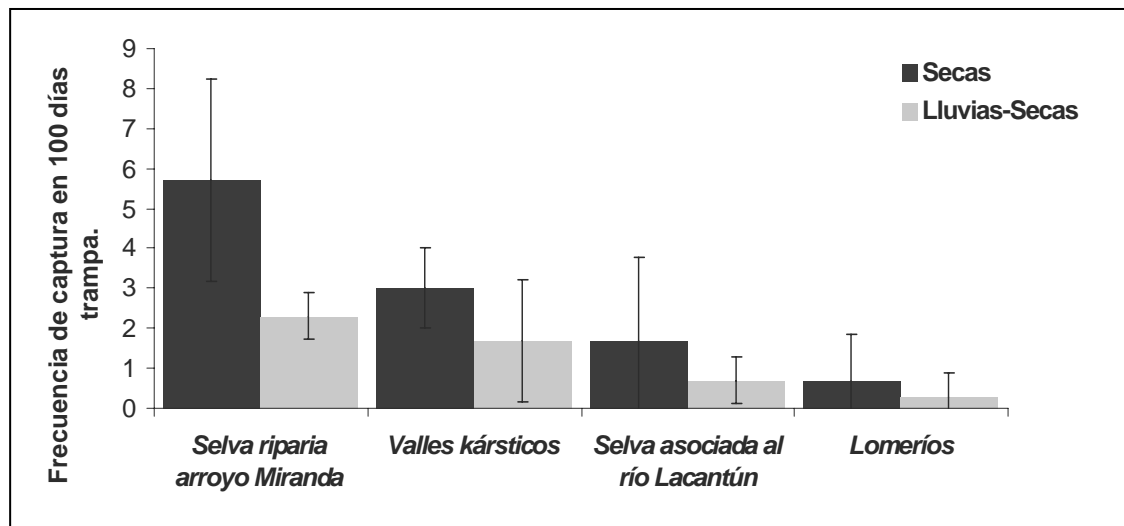


Figura 15. Promedio de las capturas obtenidas por medio del diseño de cuadrantes para las presas potenciales de jaguar > 10 kg por cada tipo de unidad de paisaje. En las barras se muestra la desviación estándar.

- **Distancia al borde RBMA.**- Comparando las abundancias relativas (número de registros por 100 días-trampa) de las presas potenciales de jaguar > 10 kg, obtenidas en cada uno de los cuadrantes con las distancias de cada uno de estos cuadrantes al borde de la RBMA, se observó una tendencia a aumentar el éxito de captura estas especies conforme se incrementa la distancia (0-5400 mts). Es decir a una mayor distancia del borde la frecuencia de captura fue mayor (Figura 16). Utilizando un análisis de correlación de Spearman (Zar, 1984), se encontró que esta correlación es marginalmente significativa ($n = 24, r_s = 0.39, p = 0.059$).

Los cuadrantes que presentaron una mayor frecuencia de captura de estas especies en ambas temporadas son los que estuvieron ubicados a una distancia mayor a 4 km del borde de la RBMA (Figura 17).

- **Estacionalidad.**- El éxito de captura disminuyó de manera considerable para la temporada de transición lluvias-secas, en comparación con la temporada de secas, para las presas potenciales de jaguar catalogadas como > 10 kg (Figuras 15 y 17). En la temporada

de secas se obtuvieron 33 registros independientes de estas especies, y en la temporada de transición lluvias-secas solamente 15 registros.

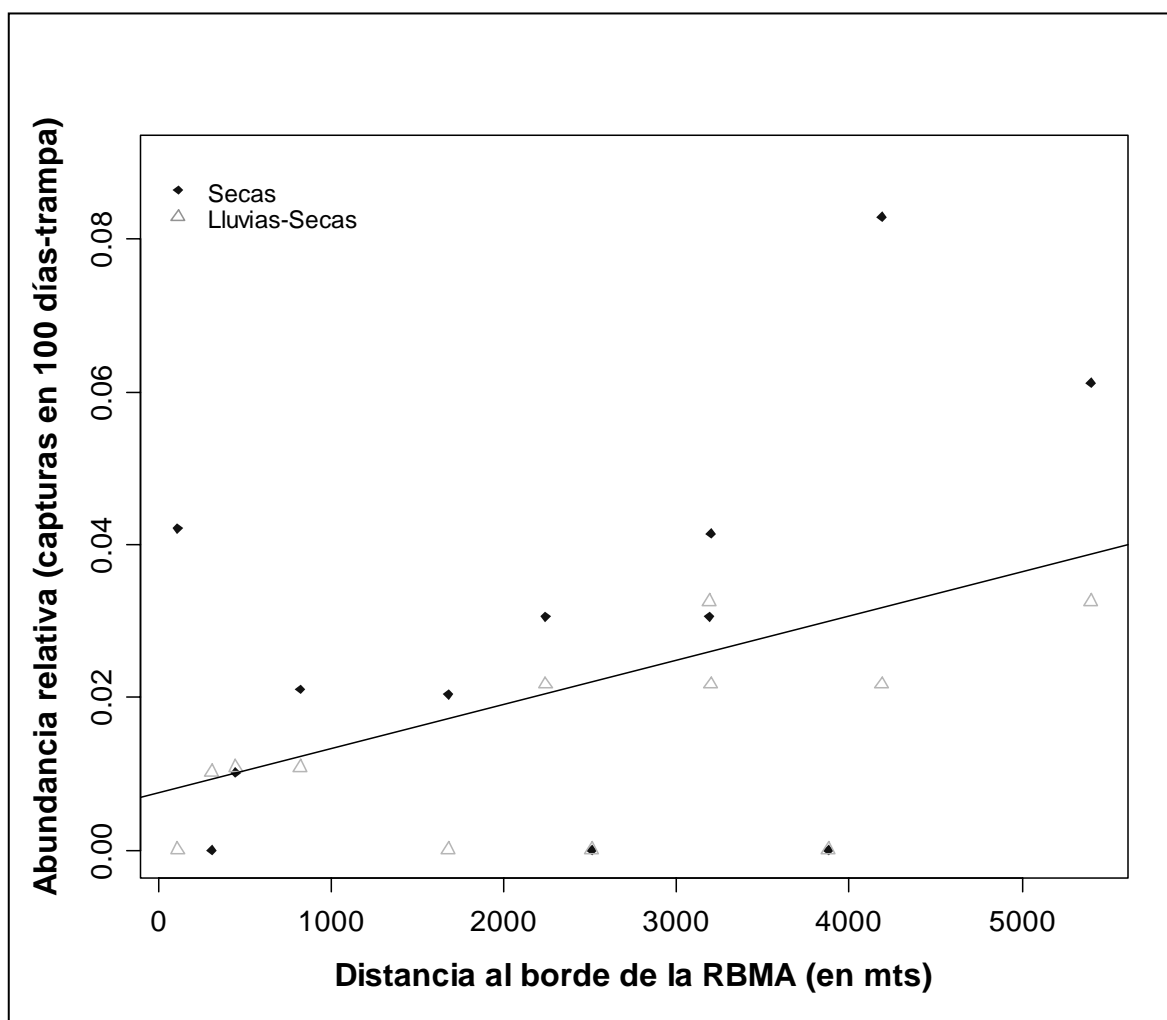


Figura 16. Abundancia relativa de las presas >10 kg en los distintos cuadrantes de muestreo de fototrampeo utilizados en el diseño para las presas potenciales de jaguar con relación a la distancia de estos cuadrantes al borde de la RBMA. La línea muestra la tendencia utilizando ambas temporadas. Se puede apreciar en la gráfica que hay un incremento en el número de capturas conforme aumenta la distancia al borde de la RBMA, esta correlación es marginalmente significativa ($n = 24$, $r_s = 0.39$, $p = 0.059$).

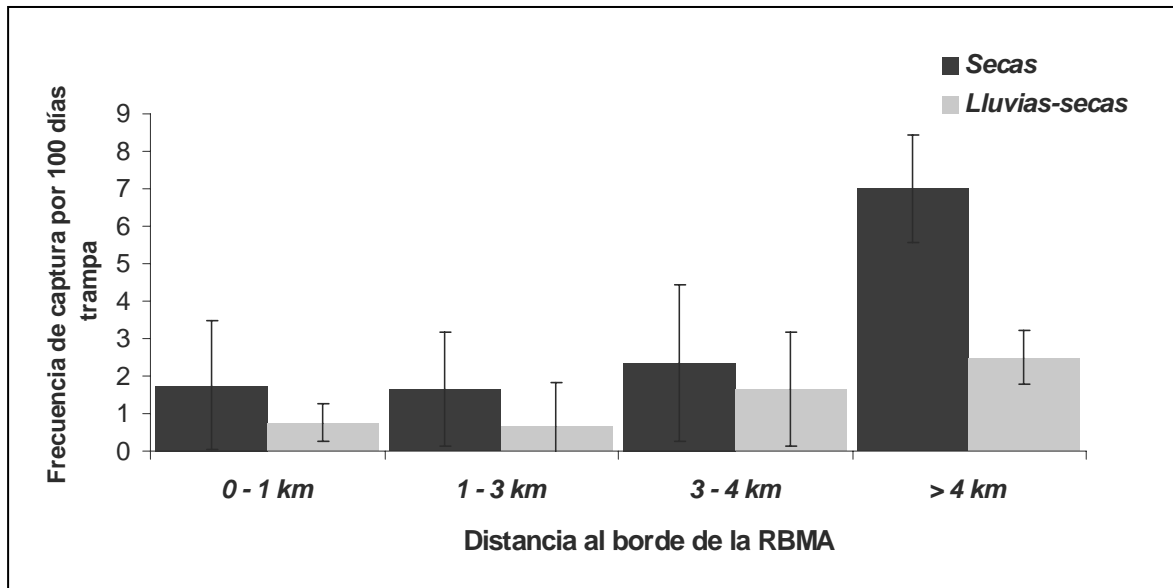


Figura 17. Promedio de las capturas de las presas potenciales de jaguar > 10 kg obtenidas a diferentes distancias del borde de la RBMA utilizando cuatro categorías de distancia. En las barras se muestra la desviación estándar.

- **Modelo lineal generalizado.**- En cuanto al modelo lineal generalizado las variables explicativas que tuvieron un efecto significativo con la frecuencia de captura de las presas >10 kg fueron el tipo de unidad de paisaje, la estacionalidad y la distancia (Cuadro 12). Por lo tanto, la ecuación del modelo más parsimonioso fue la siguiente:

$$\text{Logit}(P) = \text{Frecuencia de captura} \sim \text{unidad de paisaje} + \text{temporada} + \text{cat. distancia} + E$$

El AIC del modelo seleccionado fue: 74.09. Este resultado nos sugiere que la disponibilidad de las presas >10 kg para los jaguares en ambas temporadas fue mayor en las selvas riparias en el interior de la RBMA asociadas al arroyo Miranda y en los valles kársticos, que en la selva asociada al río Lacantún y los lomeríos, ya que comparando los promedios de las frecuencias de captura entre los diferentes tipos de hábitat se encontró que esta diferencia es significativa ($G^2 = 21.7$, $g.l.= 3$, $p < 0.001$). Comparando los promedios de las frecuencias de captura entre temporadas encontramos que las capturas de

presas >10 kg fue mayor en la temporada de secas ($G^2 = 6.9$, $g.l.= 1$, $p < 0.01$), lo cual sugiere un efecto importante de la estacionalidad sobre el éxito de captura de las presas potenciales >10 kg. Además se encontró que la distancia al borde de la reserva es un factor que está relacionado significativamente con la frecuencia de captura de las presas >10 kg ($G^2 = 11.0$, $g.l.= 3$, $p = 0.011$). Los cuadrantes ubicados a una distancia mayor al borde de la reserva son los que presentaron una mayor frecuencia de captura de presas >10 kg. Ninguna de las interacciones puestas a prueba en el modelo completo fue significativa.

Cuadro 12. Valores de devianza, grados de libertad y valores de P de las variables que fueron significativas en el Modelo Lineal Generalizado (GLM) para las presas > 10 kg.

Efecto	Devianza (G^2)	g.l.	Devianza residual	g.l. residuales	P
Modelo nulo	-	-	50.64	23	-
<i>Tipo de unidad de paisaje</i>	21.72	3	28.19	20	$p < 0.0001$
<i>Temporada</i>	6.91	1	21.99	19	$p < 0.001$
<i>Distancia al borde de la RBMA</i>	11.06	3	10.93	16	0.011

b. Presas menores a 10 kilogramos (*C. paca* y *N. narica*).

- *Tipos de unidad de paisaje.*- El promedio de las capturas obtenidas por medio del diseño de cuadrantes para las presas < 10 kg en la temporada de secas fue prácticamente el mismo en los cuatro unidades de paisaje muestreadas ($\bar{x} = 0.6$; DE ± 0.57), por lo cual no hubo una mayor disponibilidad de presas < 10 kg en ninguna de estas unidades de paisaje (Figura 18). Para la temporada de transición lluvias-secas los promedios de frecuencia de captura aumentaron para las selvas riparias asociadas al arroyo Miranda ($\bar{x}=1.67$; DE ± 2.08), en los valles kársticos ($\bar{x} = 1.67$; DE ± 0.57) y en los lomeríos ($\bar{x} = 1.33$; DE ± 1.52), pero en la selva asociada al río Lacantún no cambió ($\bar{x} = 0.67$; DE ± 0.57). El promedio de las frecuencias de captura para las presas < 10 kg fue mucho menor en comparación con los promedios de las frecuencias de captura de las presas potenciales de jaguar >10 kg.

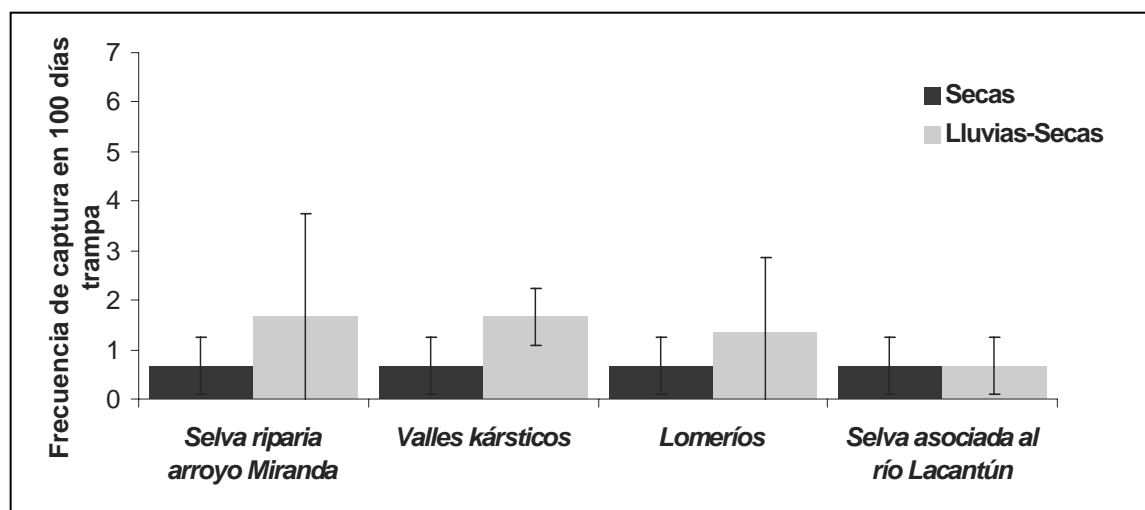


Figura 18. Se muestra el promedio de las capturas obtenidas por medio del diseño para presas potenciales de jaguar < 10 kg por cada unidad de paisaje. En las barras se muestra la desviación estándar.

- **Distancia al borde RBMA.**- Utilizando un análisis de correlación de Spearman (Zar, 1984), no se observó una relación entre la distancia al borde de la RBMA y la abundancia relativa de las presas < 10 kg (Figura 19). Las frecuencias de captura fueron prácticamente similares a lo largo de las diferentes distancias al borde de la RBMA ($n = 24$, $r_s = 0.068$, $p < 0.76$).

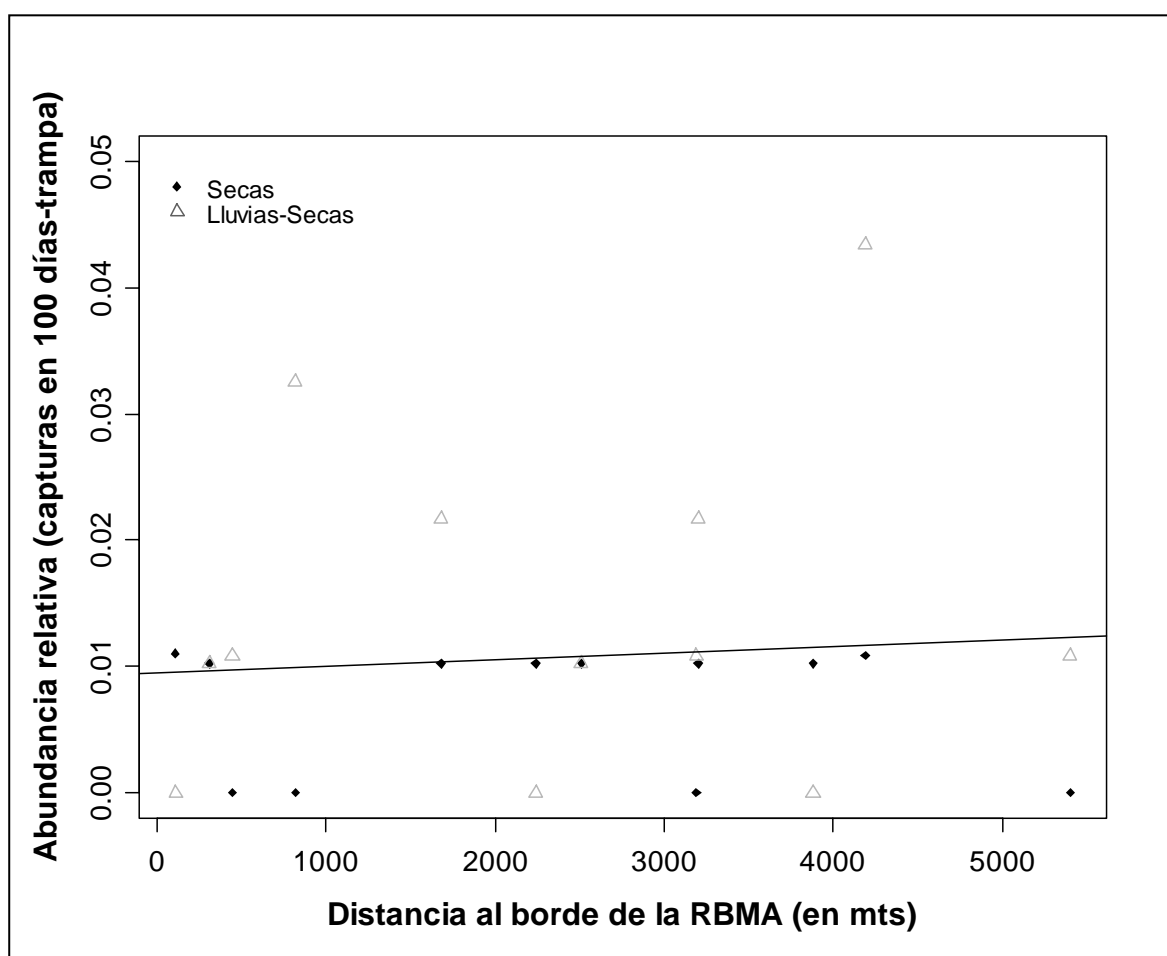


Figura 19. Abundancia relativa de las presas < 10 kg en los distintos cuadrantes de muestreo de foto-trampeo utilizados en el diseño para las presas potenciales de jaguar en relación con la distancia en la que fueron ubicados estos cuadrantes al borde de la RBMA. La línea negra muestra el ajuste utilizando ambas temporadas. Se puede apreciar en la gráfica que no hay ninguna tendencia entre la frecuencia de captura de las presas menores a 10 kg y la distancia al borde de la RBMA ($n = 24$, $r_s = 0.068$, $p < 0.76$).

- **Estacionalidad.**- Al igual que los datos obtenidos con el diseño para los jaguares, se observó la tendencia de que el número de capturas de presas < 10 kg fue mayor en la temporada de transición lluvias-secas en comparación con las capturas obtenidas en la temporada de secas. Se obtuvieron ocho capturas de presas potenciales de jaguar catalogadas como < 10 kg en la temporada de secas y 16 capturas para la temporada de transición lluvias-secas.

- **Modelo lineal generalizado.**- Ninguno de los factores puestos a prueba mediante el GLM afectó de manera significativa la frecuencia de captura de las especies < 10 kg dentro de los cuadrantes de muestreo del diseño para las presas potenciales de jaguar (Cuadro 13). No se detectó una diferencia significativa en la disponibilidad de presas < 10 kg entre las distintas unidades de paisaje ($G^2 = 1.07$, $g.l.= 3$, $p > 0.78$). Tampoco se encontró una relación significativa entre las frecuencias de captura y la distancia al borde de la RBMA ($G^2= 2.6$, $g.l.= 3$, $p < 0.45$). Comparando los promedios de las frecuencias de captura entre las dos temporadas de muestreo se encontró que la frecuencia de captura fue marginalmente mayor en la temporada de transición lluvias-secas que en la de secas ($G^2 = 2.71$, $g.l.= 1$, $p = 0.099$; Cuadro 13). Al igual que con las presas > 10 kg las interacciones tampoco fueron significativas.

Cuadro 13. Valor de devianza, grados de libertad y valor de P de la única variable que fue marginalmente significativa (*temporada*) en el Modelo Lineal Generalizado (GLM) para las < 10 kg. El AIC de este modelo fue 61.99.

Efecto	Devianza (G^2)	g.l.	Devianza residual	g.l. residuales	P
Modelo nulo	-	-	23.22	23	-
<i>Temporada</i>	2.71	1	19.43	19	0.099

DISCUSIÓN

1) DENSIDAD DE LOS JAGUARES.

Tomando en cuenta lo que se conoce de la biología de los jaguares, se consideró el modelo M_h como el más adecuado para estimar la abundancia absoluta mediante el programa CAPTURE. Esto bajo el supuesto de que la probabilidad de captura entre los diferentes individuos que se encuentran dentro del área de muestreo podría ser diferente debido al sexo, dominancia, estructura social, edad, etc. (Karanth y Nichols, 1998, Karanth y Nichols, 2002; Silver, 2004). Para la temporada de secas la abundancia absoluta de los jaguares estimada en el área de muestreo por el modelo M_h fue de 4 individuos (SE \pm 1.48). Sin embargo, para esta temporada el modelo que seleccionó el programa CAPTURE como más adecuado fue el modelo M_0 . Para la temporada de transición lluvias-secas el modelo M_h nos estimó una abundancia de 7 individuos (SE \pm 2.59), pero el modelo que se adecuó más en esta temporada de muestreo fue el modelo M_{bh} , dando una estimación de abundancia de 7 individuos (SE \pm 0.02).

El historial de captura que se obtuvo para la temporada de transición lluvias-secas y el modelo seleccionado por el programa CAPTURE en esta temporada (M_{bh}) nos sugiere que probablemente existió una respuesta a la captura por parte de los jaguares fotografiados en esta temporada de muestreo. La mayor parte de las capturas en esta temporada se dio en los primeros 30 días de muestreo (n = 9; de siete individuos diferentes), en cambio en los siguientes 30 días disminuyó el número de individuos capturados y el número de capturas (n = 4; de cuatro individuos diferentes). Por lo tanto, la probabilidad de capturar a un individuo ya fotografiado dentro del área muestreo pudo disminuir al momento de la primera captura (Otis et al., 1978). Este tipo de respuesta se ha sugerido que puede ser ocasionado por una

experiencia desagradable debido a una encandilación por el flash, por lo tanto, si los jaguares recuerdan o detectan los sitios donde están colocadas las cámaras de foto-trampeo éstos evitan pasar por dichos sitios para evitar tener otra desagradable experiencia (Wegge et al., 2004). Otra hipótesis que puede explicar la disminución de capturas en el segundo mes de muestreo en la temporada de transición lluvias-secas es que la población no se comportó como una población cerrada. Aunque los resultados de la prueba de población cerrada nos indicaron que no se violó este supuesto ($z = -1.21$, $p = 0.11$), un historial de captura que sugiere que existe una respuesta por parte de los individuos foto-trampeados (en el cual el modelo M_b sería el más adecuado), es similar a un historial de captura donde la población no se comportó como una población cerrada (Otis et al., 1978; Soilsalo y Cavalcanti, 2006). En este caso, el término de población abierta (contrario de población cerrada) se refiere a que en el área de muestreo probablemente hay entradas de individuos que no son residentes (inmigración de individuos), o que sus áreas de actividad solamente abarcan parcialmente el área de muestreo en alguna temporada del año.

Durante todo este estudio se fotografiaron siete o probablemente ocho jaguares diferentes. Sin embargo, el número total de capturas y recapturas fue muy bajo en comparación con otros estudios (cinco para la temporada de secas y 13 para la temporada de transición lluvias-secas; ver Cuadro 14). La baja tasa de captura de este estudio en comparación con los estudios de Silver et al. (2004) y Maffei et al. (2004) puede deberse a que la probabilidad de detección (probabilidad de fotografiar a un jaguar) en nuestra área de estudio fue menor debido a la baja densidad de caminos y al tipo de hábitat, y por consiguiente a la dificultad de predecir los sitios por donde pasan los jaguares.

Cuadro 14. Número de individuos fotografiados, total de capturas y recapturas, áreas efectivas de muestreo y esfuerzo de muestreo obtenidos en otros estudios de densidades de jaguar utilizando la técnica de foto-trampeo en combinación con los modelos captura recaptura para poblaciones cerradas. En la mayor parte de estos estudios las cámaras trampa fueron colocadas en caminos o en senderos que tenían tiempo de ser abiertos.

Sitio	Individuos de jaguar fotografiados	Número total de capturas y recapturas	Área efectiva de muestreo (km ²)	Esfuerzo de muestreo (días trampa)	Referencia
Cockscomb Basin, Belice	11	37	159	1,180	Silver et al. (2004)
Chiquibul, Belice	7	17	107	486	
Madidi, Bolivia	9	16	458	1,848	
Tucava, Bolivia					
- Muestreo I	7	24	272	2250	Maffei et al (2004)
- Muestreo II	4	12	128	1248	
Cerro Cortado, Bolivia					
- Muestreo I	7	22	137	2280	
- Muestreo II	6	25	149	1660	
Ravelo, Bolivia	5	23	309	2160	
					Salom-Peréz et al. (2007)
Corcovado, Costa Rica	4	7	86	363	
Este estudio					
- Muestreo Secas	3	5	150	935	-
- Muestreo Lluvias-secas	7	13	150	1920	

En la mayoría de los sitios reportados por Silver et al., (2004) y Maffei et al. (2004) las trampas cámara fueron colocadas sobre caminos o senderos que tenían tiempo de ser abiertos, por tanto los animales estaban acostumbrados a pasar por esos sitios. En cambio, en nuestra área de estudio no había caminos o senderos, debido a ello para colocar las estaciones

de foto-trampeo se tuvieron que abrir ocho senderos con machete, los cuales se abrieron con un tiempo de anticipación de dos meses antes de iniciar con el muestreo de la temporada de secas. En este caso los jaguares tuvieron poco tiempo para acostumbrarse a utilizar dichos senderos (Medellín et al., 2006). Varios estudios reportan que los caminos abiertos recientemente para colocar estaciones de foto-trampeo son menos utilizados por los felinos (Silver et al., 2004; Maffei, et al., 2004; Weckel et al., 2006; Dillon y Kelly, 2008). Además, en el área de estudio el sotobosque es muy abierto, lo que dificulta encontrar las rutas específicas de paso de los jaguares, ya que los animales podrían pasar casi por cualquier sitio.

Con base en las estimaciones hechas en este estudio, utilizando el 1/2MMDM y el MMDM completo para estimar el ancho del área adicional (o buffer), se obtuvo una densidad de 1.8 – 2.6 jaguares por 100 km² para la temporada de secas, y de 3.2 - 4.7 jaguares por 100 km² para la temporada de transición lluvias-secas. La fuente de variación más importante al momento de estimar densidades utilizando esta técnica es la elección de la distancia adecuada como ancho del área adicional, para estimar el área efectiva de muestreo (Soilsalo y Cavalcanti, 2006; Maffei y Noss, 2008; Dillon y Kelly, 2008). El MMDM obtenido mediante las recapturas (foto-trampeo) supuestamente representa una aproximación al diámetro del área de actividad de la especie de interés en el sitio donde se llevó a cabo el muestreo (Wilson y Anderson, 1986; Maffei y Noss, 2008; Dillon y Kelly, 2008). Sin embargo, actualmente existe un debate acerca de que si realmente el MMDM obtenido por foto-trampeo representa una aproximación cercana al diámetro del área de actividad de la especie de interés. Soilsalo y Cavalcanti (2006), en un estudio de foto-trampeo de jaguares con radio-collares de GPS, demostraron que el MMDM obtenido por foto-trampeo solamente representaba el 58% (6.0 km) del MMDM estimado con radio-telemetría (10.4 km) de los jaguares en el mismo sitio y temporada de muestreo. Otros estudios similares, pero con ocelotes (*Leopardus pardalis*),

reportan un resultado parecido al de Soilsalo y Cavalcanti (2006), sugiriendo que es mejor adherir al área de muestreo el MMDM completo, para evitar subestimar el área efectiva de muestreo y por consecuencia sobreestimar las densidades utilizando esta técnica (Trolle y Kéry, 2005; Dillon y Kelly, 2008). En cambio, otros autores argumentan que adherir el $1/2$ MMDM es una aproximación más adecuada, ya que en otros estudios de foto-trampeo de ocelotes con radio-collares el MMDM obtenido por medio de foto-trampeo fue similar al MMDM obtenido con datos de radio-telemetría (Maffei y Noss, 2008). Estos autores sugieren que tanto la distancia entre las estaciones de foto-trampeo como el tamaño del área de muestreo influyen de manera directa en obtener las distancias adecuadas entre las recapturas para que se aproximen a las MMDM obtenidas por medio de radio-telemetría (Maffei y Noss, 2008). Además, argumentan que los resultados de los otros estudios donde el $1/2$ MMDM obtenido de datos de foto-trampeo sobreestimaba la densidad en relación con los datos de radio-telemetría, eran consecuencia de que la distancia entre las estaciones de foto-trampeo no era la adecuada, o que el área de muestreo era muy pequeña (Maffei y Noss, 2008).

Si utilizamos solamente el $1/2$ MMDM para estimar el área efectiva de muestreo corremos el riesgo de sobreestimar la densidad. Esta situación se vuelve más problemática cuando extrapolamos las densidades obtenidas por una estimación no adecuada. Por consecuencia podemos subestimar el estado de conservación en el cual se encuentra alguna especie en riesgo, lo cual llevaría a la implementación de medidas y estrategias de conservación a un nivel más bajo del que realmente se requiere. Hasta que no se avance en el desarrollo de estos métodos para resolver el dilema de utilizar el $1/2$ MMDM o el MMDM completo, las estimaciones de densidad utilizando esta técnica nos darán muy probablemente estimaciones de densidad erradas (Dillon y Kelly, 2008). Para el caso de los jaguares de la

región de la Selva Lacandona no se tienen datos de radio-telemetría, por tanto desconocemos si las MMDM viajadas por los jaguares entre las recapturas representan realmente el diámetro de sus áreas de actividad. Por esta razón, considero que utilizar el intervalo de ambas estimaciones es una aproximación más adecuada para hacer una estimación de este tipo (intervalo de las estimaciones utilizando: $1/2\text{MMDM} - \text{MMDM}$), ya que probablemente la densidad real de jaguares en el área de estudio podría estar dentro de este intervalo (Figura 20).

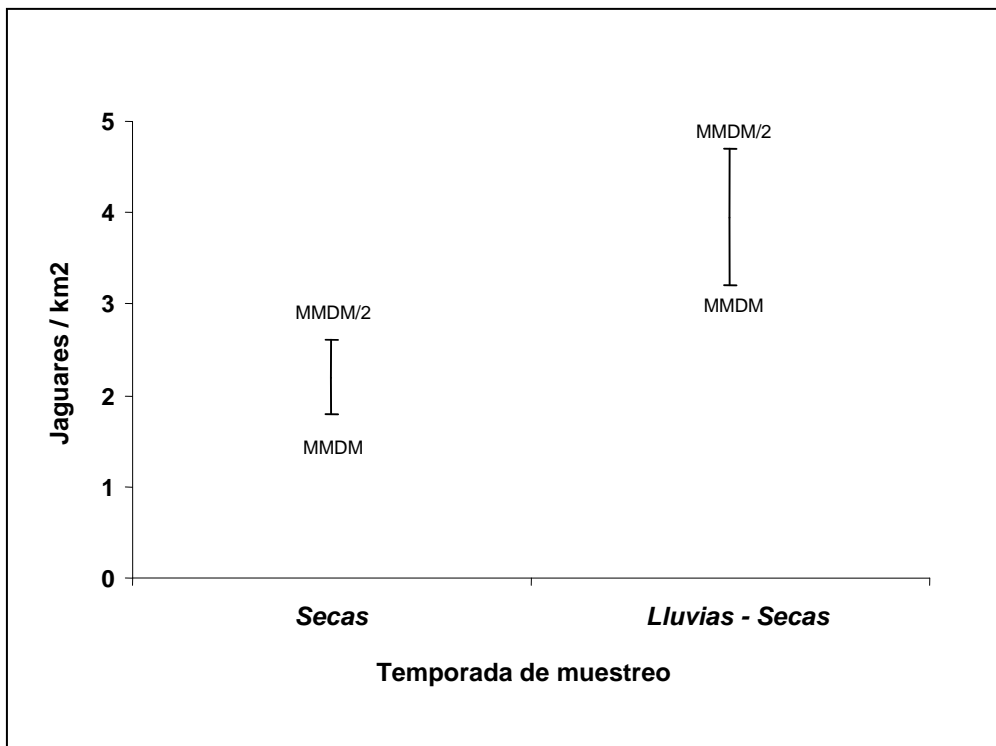


Figura 20. Estimaciones de densidad de jaguares en ambas temporadas de muestreo. Esta gráfica muestra las densidades obtenidas utilizando MMDM como la estimación más conservadora y las obtenidas con $1/2\text{MMDM}$ como la estimación más alta para cada una de las temporadas de muestreo. La densidad real de los jaguares en el área de muestreo para cada una de las temporadas probablemente se encuentra dentro de estos intervalos (estos intervalos no representan los intervalos de confianza de las estimaciones).

Tomando las estimaciones que son comparables con otros estudios (donde utilizamos el 1/2MMDM para estimar el ancho del área adicional), nos dan un promedio entre las estimaciones de las dos temporadas de muestreo de 3.6 jaguares por 100 km². Considerando este promedio, tenemos que habría 1 jaguar cada 28 km² en el sur de la RBMA. Esta densidad obtenida sería mayor a la reportada en otros sitios de México y Sudamérica (1.5 – 3.10 jaguares por 100 km²; Crawshaw y Quigley, 1991; Nuñez et al., 2002; Scognamillo et al., 2002; Wallace et al., 2003; Silver et al., 2004; Maffei et al., 2004), pero dentro del intervalo de las densidades obtenidas para la región de Calakmul, Campeche y Ría Lagartos, Yucatán, México (3 – 6.66 jaguares por 100 km²; Ceballos et al., 2002; Chávez, 2006; Chávez et al., 2007b; Faller et al., 2007) y similar a las densidades obtenidas por medio de trampas cámara en Cerro Cortado, Bolivia (Silver et al., 2002; Maffei et al., 2002). Sin embargo, esta estimación está por debajo de las densidades obtenidas por medio de foto-trampeo para Cockscomb Basin y Chiquibul, Belice (8.80 ± 2.25 y 7.80 ± 2.74 jaguares por 100 km² respectivamente; Silver et al., 2004) y para Corcovado, Costa Rica (6.98 ± 2.36 jaguares por 100 km²; Salom-Peréz et al., 2007).

La estimación de densidad que se obtuvo en este estudio es menor a la obtenida en otros sitios de la región de las Selvas Mayas. Por el tipo de hábitat y la productividad de esta selva se esperaba obtener una densidad similar o mayor a las obtenidas en Calakmul, México, Belice o Costa Rica (Ceballos et al., 2002; Silver et al., 2007; Salom-Peréz et al., 2007). La variación en las densidades entre el sur de la RBMA y lo demás sitios dentro de la región de las Selvas Mayas podría deberse a diferencias locales en la disponibilidad de presas, composición del hábitat y perturbación antropogénica (Rabinowitz y Nottingham, 1986; Quigley y Crawshaw, 1992). Nuestra área de muestreo se localiza ya inmediatamente al cruzar el río Lacantún. Con base en los datos obtenidos en este estudio, podemos especular

que existe un efecto de la cacería de subsistencia en el área de muestreo (al menos en el borde), por parte de los pobladores aledaños a la reserva de los ejidos de Boca de Chajul, Loma Bonita, Playón de la Gloria y Galacia. El impacto de la cacería de subsistencia por parte de los pobladores podría reducir la disponibilidad de presas para los jaguares en el borde de la reserva (Jorgenson y Redford, 1993; Hill et al., 1997; Escamilla et al., 2000; Leite y Galvão, 2002; Carrillo et al., 2000). Una menor disponibilidad de presas en el borde promovería una baja densidad de jaguares en este sitio. No se tienen datos, pero probablemente la densidad de los jaguares podría ser mayor en el interior de la reserva.

2) TAMAÑO POBLACIONAL DEL JAGUAR DENTRO DE LAS RESERVAS DE LA SELVA LACANDONA.

Con base en la estimación de densidad más conservadora (1.8 jaguares /100 km²) obtenida en este estudio y la más alta (4.7 jaguares / 100 km²), se calculó que entre 66 y 171 individuos de jaguar podrían estar presentes dentro de las Áreas Naturales Protegidas de carácter federal de la región de la Selva Lacandona. Sin embargo, hay que tomar en cuenta que se excluyeron las zonas de bosque mesófilo de montaña dentro de la estimación de hábitat potencial de jaguar dentro de la RBMA. El bosque mesófilo de montaña puede considerarse como un sitio potencial donde se encuentren jaguares (Chávez, 2006). Debido a que este tipo de hábitat presenta diferencias importantes con la selva alta perennifolia no se consideró dentro de la estimación, ya que la ecología del jaguar en este tipo de hábitat podría ser diferente. Aunque no hay que descartar la posibilidad de que varios jaguares se encuentren en este tipo de hábitat dentro de la RBMA. Si tomamos en cuenta el mismo intervalo de densidad 1.8 - 4.7 jaguares por 100 km² habría aproximadamente de 4 a 11 jaguares dentro de los aproximadamente 231

km² de bosque mesófilo de la RBMA. Sumándolos con los datos de selva alta y mediana perennifolia tendríamos una población total de 55 a 143 jaguares para la RBMA.

Una estimación anterior había dado un tamaño poblacional de entre 110 a 221 jaguares para la RBMA (Ceballos et al., 2002), en la cual no se consideró que existían áreas que potencialmente pueden no ser hábitat adecuado para el jaguar, además de que esta estimación se hizo con base en densidades obtenidas en otro sitio de la región de las Selvas Mayas (3.33 – 6.66 jaguares/100km² - Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche; Ceballos et al., 2002). Aunque la estimación hecha en este estudio se basa en las densidades de jaguar obtenidas para el sur de la RBMA en combinación con la estimación del hábitat disponible para los jaguares dentro de las ANP's de carácter federal de la región de la Selva Lacandona, es más conservadora. Por tanto la aproximación de este estudio probablemente es más adecuada ya que toma en cuenta también que existen zonas en la RBMA que han sufrido cierto grado de deterioro debido a actividades antropogénicas.

El tamaño poblacional del jaguar estimado para las ANP's federales de la región de la Selva Lacandona fue menor a lo esperado, considerando que se ha especulado que la región de la Selva Lacandona podría contener la segunda población más numerosa de jaguares para México, después de Calakmul, Campeche (Ceballos et al., 2002; Azuara et al., 2007; Zarza, 2008). Aunque los números presentados aquí no son alarmantes, están lejos de las estimaciones que se tenían para esta región hace algunos años (140-279 jaguares - utilizando el área que cubren las ANP's y la estimación de Ceballos et al., 2002). Considerando el promedio del estimado para el tamaño poblacional del jaguar en las reservas de la Selva Lacandona, tendríamos un número de 119 jaguares dentro de dichas reservas. Pese a que nuestras estimaciones de tamaño poblacional de jaguar son bajas, estas reservas protegen un número importante de jaguares. La conservación de estas reservas y de estos jaguares es

fundamental para mantener una población viable para la región de la Selva Maya, la cual incluye la región de Calakmul, Sian Kaan y el Gran Petén (Sanderson et al., 2002; Chávez et al., 2007). Esta región mantiene la población de jaguares más grande para todo Mesoamérica, y además tiene altas posibilidades de mantener una población viable de jaguar a largo plazo (Sanderson, et al., 2002; Aguilar et al., 2007).

La región de la Selva Lacandona originalmente contaba con una extensión de 1,500,000 hectáreas cubiertas de bosque tropical (Medellín, 1994; Mendoza y Dirzo, 1999), pero desde el inicio de la colonización de esta región, a partir de los años 60's, la superficie forestal se ha reducido a menos de una tercera parte de su extensión original (Medellín, 1991; De Vos, 2002; De Jong et al., 2000). Siete ANP's federales "protegen" aproximadamente 419,000 hectáreas (INE-SEMARNAP, 2000). Sin embargo, no toda la superficie de terreno protegido se encuentra en buen estado de conservación. Aunado a esto, grandes extensiones de bosque tropical se pierden fuera de las ANP's anualmente y las tasas de deforestación se incrementa año con año (Mendoza y Dirzo, 1999; De Jong, 2000). A esta situación hay que agregarle que el tamaño de la población humana en la región se incrementa, así como los bienes y servicios que demanda esta población (tierras para cultivo y ganadería, carreteras - De Vos, 2002). Bajo este panorama, en un futuro las ANP's de la región de la Selva Lacandona podrían quedar aisladas dentro una matriz de ambientes perturbados por actividades humanas.

Una acción prioritaria para la conservación del jaguar en la Selva Lacandona debe ser el mantener la conexión entre las reservas de la región, y buscar que éstas mantengan la conexión con las demás reservas que componen las Selvas Mayas (Sanderson et al., 2002). La comunidad lacandona acordó en una asamblea ejidal proteger 42,000 hectáreas como una reserva comunal denominada Sierra La Cojolita (INE-SEMARNAP, 2000). Esta reserva

comunal se encuentra al norte del Monumento Natural Bonampak y conecta a esta reserva con el Monumento Natural Yaxchilán y con la región de la Sierra del Lacandón Guatemala. Esta reserva comunal es una zona clave para mantener la conexión entre la Selva Lacandona con la Sierra del Lacandón Guatemala y a su vez con la región del Gran Petén y Calakmul. Una acción prioritaria sería promover un plan de manejo para esta reserva comunal en colaboración con las comunidades lacandonas y los gobiernos estatal y federal el cual asegure su conservación a largo plazo.

Alternativamente también se deben promover en esta región mecanismos de conservación complementarios a las ANP's, como el pago de servicios ambientales o el establecimiento de ejidos forestales, para asegurar la conservación de los fragmentos de selva de tamaño considerable que se encuentran fuera de las reservas (Chávez et al., 2007b; Zarza et al., 2007). Esto contribuirá a que la matriz fuera de las ANP's sea compatible con la conservación.

3) ESTACIONALIDAD DEL JAGUAR Y SUS PRESAS.

Si el esfuerzo de muestreo requerido para fotografiar un individuo diferente de jaguar está directamente relacionado con la densidad de los jaguares (a menor esfuerzo de muestreo requerido para fotografiar un individuo diferente mayor es la densidad – Carbone et al., 2002), entonces probablemente un mayor número de jaguares ocuparon el área de muestreo durante la temporada de transición lluvias-secas que en la de secas. Este resultado sugiere que la estacionalidad afecta la distribución espacial y la abundancia de los jaguares en el sur de la RBMA. Por consecuencia nuestras estimaciones de densidad presentaron una variación entre las dos temporadas de muestreo (1.8—2.6 jaguares por 100 km² para la temporada de secas, y de 3.2—4.7 jaguares por 100 km² para la temporada de transición lluvias-secas). Sin embargo,

este resultado pudiera ser un reflejo del diseño de muestreo, ya que en la temporada de secas se utilizaron cuatro bloques para muestrear el área (2 bloques los primeros 30 días y subsecuentemente se muestrearon otros dos bloques en 30 días). Esto pudo ocasionar que el área estuviera abierta a la entrada de individuos que no fueron detectados. Ya que en los sitios donde no estaban activos los bloques de muestreo pudieron estar presentes en algún momento jaguares (individuos) que no fueron fotografiados en esta temporada de muestreo (secas). Pese a esto, al comparar las curvas aleatorizadas la adición de individuos siguió siendo más rápida en la temporada de transición lluvias-secas que en la temporada de secas. Esto fundamenta que probablemente el hecho de haber obtenido un mayor número de individuos fotografiados en la temporada de transición lluvias-secas se debe a que la dinámica en la abundancia de los jaguares cambia debido a factores temporales del área, más que a un problema en el diseño de muestreo.

La variación temporal en la abundancia y distribución espacio-temporal de los jaguares observada en el presente estudio, concuerdan con lo que se conoce de la ecología de esta especie en otros sitios, ya que la abundancia local y el tamaño de las áreas de actividad de los jaguares puede modificarse temporalmente con los cambios estacionales del hábitat y de las presas (Schaller y Crawshaw, 1980; Crawshaw y Quigley, 1991; Nuñez et al., 2002; Scognamillo et al., 2002; Nuñez, 2006). Anteriormente no se habían reportado diferencias importantes en los movimientos espaciales de los jaguares debidos a la estacionalidad de los bosques tropicales centroamericanos (Rabinowitz y Nottingham, 1986; Chávez com. pers.), pero los resultados del presente estudio sugieren que la estacionalidad de estos bosques también puede afectar la abundancia y distribución espacial de esta especie.

En este estudio se esperaba que la abundancia de los jaguares en el área de muestreo fuera mayor en la temporada de secas que en la temporada de transición lluvias-secas. Esto

considerando que nuestra área de muestreo esta influenciada por una gran zona riparia (río Lacantún) y considerando que la disponibilidad de presas para los jaguares podría ser mayor en el área durante la temporada de secas (Bolaños y Naranjo, 2001; Azuara, 2005). Pero el resultado obtenido fue contrario a lo que se esperaba. La obtención de un número mayor de jaguares durante la temporada de transición lluvias-secas podría deberse básicamente a que durante esta temporada las presas potenciales de los jaguares pudieron estar más dispersas y por tanto: 1) la dinámica entre los individuos presentes en el área pudo cambiar en comparación con la temporada de secas, permitiendo que un mayor de individuos coexista en el área de muestreo; o 2) la movilidad de los jaguares en el sitio aumentó y por consecuencia la probabilidad de fotografiarlos fue mayor que en la temporada de secas.

La variación temporal tiene implicaciones importantes ya que las estimaciones de densidad obtenidas por datos de foto-trampeo pueden verse afectadas por la distribución espacial de los jaguares en el momento en que se lleve a cabo el muestreo. Si muestreamos en un momento en que por consecuencias de la variación ambiental un número mayor de jaguares esté utilizando una misma área corremos el riesgo de incurrir en una sobreestimación, ya que en otra temporada del año la dinámica puede cambiar y el área puede estar ocupada por un número menor de jaguares o no ser ocupada (Nuñez et al., 2002; Nuñez, 2006). Debido a esto, es recomendable tener al menos dos muestreos en diferentes temporadas del año de un mismo sitio, para utilizar como intervalo las estimaciones de densidad obtenidas entre las dos diferentes temporadas. Si no tomamos en cuenta los movimientos espacio-temporales de los jaguares en un muestreo mediante foto-trampeo, difícilmente podemos dar una estimación adecuada del número de jaguares presentes en el área. Sin embargo, no todos los muestreos con trampas-cámara pueden implementar muestreos en distintas estaciones del año, en este caso es recomendable tomar en cuenta la

variación estacional del sitio antes de iniciar el muestreo. Se ha recomendado anteriormente que la mejor temporada para un muestreo de este tipo es en la época crítica del año (temporada de secas), ya que los movimientos de los animales de interés son más predecibles, así como los costos logísticos para implementar el estudio son menores (Chávez et al., 2007a).

También se pudo observar un efecto notable de la estacionalidad en la tasa de captura de algunas especies presas potenciales de jaguar (en el diseño para los jaguares). Básicamente el patrón que se pudo observar fue que el éxito de captura de las presas < 10 kg. (*C. paca*, *N. narica* y *D. novemcinctus*) fue mayor en la temporada de transición lluvias-secas que en la temporada de secas, y que el éxito de captura de los pecaríes de labios blancos (*T. pecari*) disminuyó considerablemente de la temporada de secas a la temporada de transición lluvias-secas. Este resultado es similar a lo sucedido en un muestreo sistemático de foto-trampeo llevado a cabo anteriormente en 25 km² dentro de nuestra área de muestreo. Ya que las frecuencias de captura de *C. paca*, *N. narica* y *D. novemcinctus* fueron menores en la temporada de secas que en la temporada de lluvias y la misma tendencia se observó con *T. pecari*, ya que la frecuencia de captura de esta especie fue menor en la temporada de lluvias que en la de secas (Azuara, 2005; Azuara y Medellín, 2007).

Anteriormente se ha demostrado que la frecuencia de captura obtenida por medio de foto-trampeo es específica para cada una de las especies fotografiadas en un área determinada (Kelly, 2008, Tobler et al., 2008a; Tobler et al., 2008b). Pero existen diversos factores que influyen en la probabilidad de fotografiar (detectar) a una especie en particular que confunden esta relación (patrones de actividad, comportamiento, tamaño corporal, patrones de uso de hábitat y/o eventos estocásticos - Tobler et al., 2008a; Tobler et al., 2008b; Rowcliffe y Carbone, 2008). Por lo tanto, asumir que los cambios en las frecuencias de captura entre

varios muestreos llevados a cabo en un mismo sitio representan cambios en la abundancia de estas especies no necesariamente es correcto. Algunos factores estacionales y espaciales que pueden estar afectando la frecuencia de captura de estas especies en el área de muestreo son: la disponibilidad de agua, la fructificación de árboles o palmas que potencialmente pudieran ser alimento para estas especies (fenología del bosque), la disponibilidad espacial y temporal del alimento y la temporada reproductiva de estas especies (Peres, 1994b; Beck-King et al., 1999; Valenzuela y Ceballos, 2000; Dubost et al., 2005; Weber, 2005; Dubost et al., 2006; Reyna-Hurtado, 2007; Keuroghlian y Eaton, 2008a; Keuroghlian y Eaton, 2008b). Las especies potencialmente presas de jaguar que se utilizaron en este análisis las podemos agrupar en relación con su frecuencia de captura obtenida en cada una de las temporadas y como varía la disponibilidad de recursos estacionalmente:

1. *Especies que aumenta su frecuencia de captura cuando escasean los recursos:* Las áreas de actividad de los pecaríes de labios blancos (*T. pecari*) varían dependiendo de la estacionalidad y sus movimientos se ven afectados por la disponibilidad de agua y por los eventos de fructificación de varias especies de árboles y palmas (Bodmer, 1990; Fragoso, 1998; Altrichter et al., 2002; Carrillo et al., 2002; Beck, 2006; Reyna-Hurtado, 2007; Keuroghlian y Eaton, 2008a; Keuroghlian y Eaton, 2008b). Un mayor número de registros en secas probablemente se debe a que esta especie hace uso de los hábitats asociados al río Lacantún (planicies aluviales y llanuras inundables) durante esta temporada, ya que se ha documentado anteriormente que esta especie hace uso de áreas riparias y hábitats asociados a palmas durante las temporadas críticas del año (Reyna, 2007; Keuroghlian y Eaton, 2008b). Debido a las grandes áreas de actividad que tienen los grupos de esta especie (piaras) y los movimientos que presentan estacionalmente, el hecho de que la frecuencia de captura disminuyera de manera considerable en la temporada de transición

lluvias-secas probablemente nos podría indicar que los grupos de esta especie aumentaron sus áreas de actividad en esta temporada y utilizaron proporcionalmente menos el área de muestreo (Fragoso, 1998). Este resultado sugiere también que esta especie probablemente estuvo menos disponible como presa para los jaguares en el área durante la temporada de transición lluvias-secas.

2. *Especies que disminuyen su frecuencia de captura cuando escasean los recursos:* Los coatíes (*N. narica*) pueden compensar la estacionalidad de algunos recursos claves en su dieta (artrópodos y frutos) incrementando o disminuyendo sus áreas dependiendo de la productividad local (Valenzuela y Ceballos, 2000; Alves-Costa et al., 2004). Una mayor frecuencia de captura de coatíes en la temporada de transición lluvias-secas en comparación con la temporada de secas, nos podría estar indicando: a) que los grupos presentes en el área de muestreo aumentaron sus áreas de actividad en la temporada de secas y utilizaron proporcionalmente menos el área de muestreo en esta temporada, o b) que los grupos de esta especie tienen una mayor movilidad dentro sus áreas de actividad en la temporada de transición lluvias-secas que la de secas, y por consecuencia la probabilidad de fotografiar (detectar) a esta especie aumenta en esta temporada. En cambio, debido a las reducidas áreas de actividad de los tepezcuintles (*C. paca*) y armadillos (*D. novemcinctus* - Pérez, 1992; Loughry y McDonough, 1997; Beck-King et al., 1999; McDonough, 2000), el aumento de la frecuencia de captura de estas especies en la temporada de transición lluvias-secas con respecto a la temporada de secas, probablemente puede deberse: a) a que las abundancias de estas especies aumentan en el sitio durante esta temporada, o b) a que tienen una mayor movilidad dentro de sus áreas de actividad durante las lluvias, y por tanto aumenta la probabilidad de fotografiarlos.

3. *Especies que su frecuencia de captura se mantiene cuando escasean los recursos:* Las frecuencias de captura de los pecaríes de collar (*P. tajacu*) y de los temazates (*M. temama*) fueron similares en ambas temporadas de muestreo. Una hipótesis que podría explicar que este patrón, es que estas especies responden a la estacionalidad cambiando el uso de los recursos sin cambiar sus áreas de actividad. Otros estudios han mostrado que *P. tajacu* y los *M. temama* tienen la habilidad de cambiar estacionalmente su dieta cuando la disponibilidad de frutos es baja (Bodmer, 1990; Gayot et al., 2004; Weber, 2005). También se ha mostrado que las áreas de actividad de los grupos de *P. tajacu* son pequeñas (en relación a *T. pecari*) y relativamente estables estacionalmente (Fragoso, 1998; Altrichter y Almeida, 2002; Carrillo Keuroghlian et al, 2004; Keuroghlian y Eaton, 2008b).

Es importante considerar que *T. pecari*, *P. tajacu* y *N. narica* son especies grupales. Los grupos de estas especies pueden estar formados por varios individuos, de 2 - 15 en *P. tajacu*, de 20 - 60 en *T. pecari*, de 10 - 40 en *N. narica* (Azuara, 2005; Naranjo y Bodmer, 2007; obs. pers.). En términos de disponibilidad las especies grupales podrían aportar más a los jaguares debido al número de individuos que conforman los grupos. Sin embargo, en los resultados esto no se ve reflejado debido a que las fotografías obtenidas de los grupos de estas especies solamente se contabilizaron como una captura por evento de muestreo.

4) DISPONIBILIDAD DE PRESAS DEL JAGUAR EN LAS DIFERENTES UNIDADES DE PAISAJE Y A DISTINTAS DISTANCIAS DEL BORDE DE LA RBMA.

El tipo de unidad de paisaje que presentó un mayor número de registros de presas potenciales de jaguar >10 kg en ambas temporadas fue la selva riparia asociada al arroyo Miranda. Las áreas riparias han sido catalogadas como zonas de mayor productividad y de mayor

diversidad de recursos críticos para muchas especies (Martin, 2002; Naiman et al., 2005; Keuroghlian y Eaton, 2008b; Martínez-Kú et al., 2008). Los hábitats riparios en el interior de la reserva son los sitios que presentarían una mayor disponibilidad de estas presas para los jaguares y por consecuencia los jaguares probablemente podrían encontrarse más frecuentemente en este tipo de hábitat. Once de las 19 capturas de jaguar obtenidas en este estudio fueron en selvas riparias en el interior de la reserva, lo que coincide con otros estudios que han mostrado que los jaguares se encuentran más afines a los cuerpos de agua permanentes (Schaller y Crawshaw, 1980; Rabinowitz y Nottingham, 1986; Emmons, 1987; Crawshaw y Quigley, 1992; Nuñez et al., 2002; Chávez, 2006; Nuñez, 2006).

Además, la distancia al borde de la RBMA también presentó un efecto significativo en las frecuencias de captura de las presas potenciales >10 kg. El número de registro de estas especies fue mayor conforme se incrementó la distancia al borde de la RBMA. Este resultado nos puede sugerir que probablemente existe un efecto de borde debido a la cacería de subsistencia y/o a otras actividades antropogénicas. La cacería de subsistencia en el interior de la RBMA sigue siendo una práctica común entre los pobladores de los ejidos aledaños a nuestra área de estudio. Las presas frecuentemente seleccionadas por los cazadores en este sitio son las dos especies de pecaríes (*T. pecari* y *P. tajacu*), el temazate (*M. temama*) y el ocofaisán (*Crax rubra*). Frecuentemente los cazadores cruzan el río Lacantún hacia el interior de la reserva ya sea en cayuco o en lancha, y pueden caminar por el margen del río o esperar en aguadas o pozas a alguna presa. También algunos cazadores se internan en la reserva en cayucos por el arroyo Miranda, pudiendo avanzar en ocasiones varios kilómetros (hasta 4 km; obs. pers.), sobre todo en la temporada de secas que es cuando una mayor cantidad de animales se mueven al margen de los arroyos. Anteriormente se han documentado que la abundancia de los ungulados disminuye en los sitios con cacería (Jorgensen, 1995; Peres,

1996; Escamilla et al., 2000; Novack et al., 2005), o que éstos son más abundantes en los hábitats que utilizan menos los cazadores (Reyna y Tanner, 2005). Esta práctica aunada al constante ruido de las lanchas que pasan por el río Lacantún, los camiones que pasan por la carretera al margen del otro lado del río y los altavoces de los ejidos pudieran estar ocasionando en la fauna silvestre un efecto negativo similar al de las carreteras. Se ha documentado que la fauna silvestre evita las áreas más cercanas a las carreteras y poblados debido al tráfico vehicular, cacería, perturbación auditiva y otras actividades humanas (Escamilla et al., 2000; Kerley et al., 2002; Zarza, 2008).

Los cuadrantes donde se obtuvieron más registros de presas potenciales > 10 kg fueron los ubicados a una distancia mayor a 4 km del borde de la RBMA. Este resultado podría indicar que las actividades humanas tienen un área de influencia al interior de la reserva de por lo menos esta distancia para estas especies. Este resultado es consistente con lo obtenido en otros estudios en las Selvas Mayas, donde se ha reportado que la cacería de subsistencia puede tener un impacto de entre 6 a 13.5 km de radio del poblado más cercano (Jorgensen, 1995; Escamilla et al., 2000; Weber, 2005), y un radio de influencia de 1.5 km de los caminos (Weber, 2005). Si la disponibilidad de presas es menor del borde hasta 4 km al interior de la RBMA, probablemente los jaguares utilizan con menor frecuencia esta área. En Calakmul, Campeche los jaguares evitan las áreas cercanas a los poblados a una distancia de 6.5 km y las carreteras a una distancia de 4.5 km, lo cual se atribuye a una disminución de la abundancia de sus presas ocasionada por la cacería de subsistencia y otras actividades humanas (Zarza et al., 2007; Zarza, 2008).

La estacionalidad también influyó de manera importante en la frecuencia de captura en las especies >10 kg. Esto pudo deberse a que la distribución espacial de estas especies cambió de una temporada a otra y por consecuencia ya no fueron detectadas en los mismos sitios. Un

factor que pudo haber influido para que este efecto de la estacionalidad fuera más notorio, es que el desempeño de las trampas cámara utilizadas para este muestreo disminuyó de la temporada de secas a la temporada de transición lluvias-secas, debido a las lluvias y a la alta humedad relativa del ambiente. Las trampas cámara que se utilizaron en este diseño fueron de la marca Stealth-Cam® (modelo MC2-GV). Las trampas cámara de esta marca, a diferencia de los modelos de la marca Camtrakker® y DeerCam®, no sellan herméticamente. Además cuentan con muy poco espacio en el interior del equipo para colocarle algún tipo de desecante. Debido a esto las trampas cámaras sufrieron en ocasiones daños por el exceso de humedad, incluso también algunos rollos se humedecieron completamente perdiendo por consecuencia los datos tomados en esas estaciones de foto-trampeo. Es recomendable, para evitar perder los datos obtenidos mediante foto-trampeo en ecosistemas con una alta precipitación y humedad relativa como en la Selva Lacandona, utilizar un equipo de foto-trampeo que selle bien herméticamente y que permita colocar dentro de este equipo una cantidad suficiente de desecante (silica gel) para evitar que la humedad dañe los rollos de película y los circuitos de la trampa cámara. También es recomendable, en el caso de que solo se tenga contemplado llevar al cabo un muestreo en el año, elegir la temporada del año en la cual la precipitación en el sitio sea menor.

En cuanto a las presas potenciales < 10 kg no se encontró una mayor disponibilidad por tipo de unidad de paisaje. Tampoco se observó una relación entre la distancia al borde de la RBMA y las frecuencias de captura de estas especies. Solamente el número de registros fue marginalmente mayor en la temporada de transición lluvias-secas que en secas. Este resultado nos puede indicar que la disponibilidad de las presas < 10 kg es similar tanto en las diferentes unidades de paisaje como en las distintas distancias al borde de la RBMA. Por lo que probablemente estas especies no se ven afectadas por las actividades antropogénicas de los

ejidos colindantes a la RBMA. Sin embargo, el número de capturas con este diseño para las especies <10 kg fue menor en comparación con las presas >10 kg (presas < 10 kg = 48; presas > 10 kg = 24). Comparando los promedios de las frecuencias de captura de las >10 kg y < 10 kg mediante una prueba de Wilcoxon (Zar, 1984), encontramos que la frecuencia de captura fue marginalmente mayor para las presas >10 kg ($p < 0.09$, $w = 207.5$, $g.l. = 33$), lo que nos sugiere que probablemente se requiere un mayor número de capturas para encontrar alguna tendencia con las especies < 10 kg.

La biología, ecología y comportamiento de las especies que se agruparon por categoría de peso son diferentes, y por consiguiente la probabilidad de captura o de detección de cada una de estas especies es diferente. Pero más que tratar de hacer inferencias acerca de los tamaños poblacionales o hacer comparaciones inter-específicas entre frecuencias de captura, este diseño estaba enfocado en tratar de determinar en qué sitios bajo determinadas condiciones se obtenía una mayor frecuencia de captura de dichas especies. Bajo este marco, el arreglo espacial de las estaciones de foto-trampeo enfocado a las especies potencialmente presas de los jaguares arrojó como resultado algunas tendencias entre las diferentes unidades de paisaje y distancias al borde de la RBMA. Este diseño de foto-trampeo enfocado a tratar de determinar los sitios con mayor disponibilidad de presas para los jaguares es un diseño novedoso. Anteriormente no se había utilizado un diseño de foto-trampeo así para comparar la frecuencia de captura o abundancias relativas de estas especies a una escala como la de este estudio. Considerando que la frecuencia de captura obtenida por medio de foto-trampeo es específica para cada especie en un mismo sitio (Kelly, 2008), también esta frecuencia de captura a una escala menor puede ser específica (por tipos de unidades de paisaje, tipos de vegetación) o al menos permanecer más o menos constante, permitiéndonos hacer comparaciones entre distintos sitios manteniendo condiciones e intensidades de muestreo

constantes. Los resultados obtenidos mediante este diseño abren una nueva vía para el uso de las trampas-cámaras que estudios posteriores podrían explorar para el muestreo y monitoreo de especies, en las cuales anteriormente no se había enfocado el uso de esta técnica.

CONCLUSIONES

- Las densidades de jaguar estimadas en este estudio para el sur de la RBMA fueron de 1.8 - 2.6 jaguares / 100 km² para la temporada de secas y de 3.2 - 4.7 jaguares/100 km² para la temporada de transición lluvias-secas.
- Las ANP's federales de la Selva Lacandona protegen un número importante de jaguares: de 66 a 171 individuos. La conservación de estas reservas y de estos jaguares es fundamental para mantener una población viable para la región de la Selva Maya.
- Es prioritario promover, en colaboración con la comunidad Lacandona, la creación de un plan de manejo para la reserva comunal Sierra La Cojolita con el fin de asegurar su conservación a largo plazo, ya que ésta mantiene una extensión considerable de hábitat para los jaguares, y además mantendría la conexión entre las ANP's de la Selva Lacandona (Montes Azules, Lacantún, Bonampak, Yaxchilán, Chan-kin).
- La estacionalidad de la selva en el sur de la RBMA tiene un efecto en la abundancia y la distribución espacial del jaguar y sus presas. Un mayor número de jaguares se registraron en el área de muestreo en la temporada de transición lluvias-secas que en la temporada de secas.

- La abundancia relativa de especies potencialmente presas de jaguar menores a 10 kilogramos (*Cuniculus paca*, *Nasua narica* y *Dasypus novemcinctus*) fue mayor en la temporada de transición lluvias-secas que en la temporada de secas. La abundancia relativa de los pecaríes de labios blancos (*Tayassu pecari*) disminuyó considerablemente de la temporada de secas a la temporada de transición lluvias-secas.
- La disponibilidad de algunas presas potenciales para los jaguares (*Mazama temama* y *Pecari tajacu*) fue mayor en las selvas riparias del interior de la RBMA que en los valles kársticos, las selvas asociadas al río Lacantún y los lomeríos.
- La disponibilidad de algunas presas potenciales para los jaguares (*Mazama temama* y *Pecari tajacu*) fue mayor a una distancia mayor a 4 kilómetros del borde de la RBMA, lo que sugiere que factores antropogénicos probablemente tienen un impacto en el borde sur de la RBMA.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguilar, R., M. Araiza, D. Azuara, C. Chávez, E. Cruz, J. Cornejo, M. Díaz, M. López, R. A. Medellín, W. V. Pelt. 2007. Reporte del grupo de biología y modelación población. Pp 207-223 en Ceballos G., C. Chávez, R. List y H. Zarza (editores). Conservación y manejo del jaguar en México estudios de caso y perspectivas. Conabio-Alianza WWF/Telcel-Universidad Nacional Autónoma de México, México. 259 pp.
- Alves-Costa, C. P., G. A. B. Da Fonseca y C. Cristiano Christóforo. 2004. Variation in the diet of the brown-nosed coati (*Nasua nasua*) in Southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* 85:478-482.
- Altrichter, M. y R. Almeida. 2002. Exploitation of White lipped peccaries *Tayassu pecari* (Artiodactyla: Tayassuidae) on the Osa Peninsula, Costa Rica. *Oryx* 36:126-132.
- Altrichter, M., C. Drews, J. C. Sáenz y E. Carrillo. 2002. Presupuesto del tiempo del chanco cariblanco (*Tayassu pecari*) en un bosque húmedo en Costa Rica. *Biotropica* 34:136-143.
- 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, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Aranda, M. 1996. Distribución y abundancia del jaguar *Panthera onca* (Carnivora: Felidae) en el estado de Chiapas México. *Acta Zoológica Mexicana* 68:45-52.
- Arriaga, L., J.M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coordinadores), L. 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional de Uso y conocimiento de la Biodiversidad. México. 609 pp.
- Azuara, D. 2005. Estimación de abundancia de mamíferos terrestres en un área de la selva Lacandona, Chiapas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Azuara, D., R. A. Medellín, E. Cruz y M. G. Palacios-Mendoza. 2006. Selva Lacandona. Pp. 63, en: Chávez, C. y G. Ceballos (editores). Memorias del Primer Simposio El Jaguar Mexicano en el Siglo XXI: Situación Actual y Manejo. CONABIO, Alianza WWF Telcel y Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. 83 pp.

- Azuara, D. y R.A. Medellín. 2007. Foto-trampeo como herramienta para dar seguimiento del jaguar y otros mamíferos en la Selva Lacandona, Chiapas. En: Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas (Ceballos, G. Chávez, C., List, R. y H. Zarza, eds.). CONABIO-Alianza WWF Telcel-Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. 259 pp.
- Beck, H. 2006. A review of peccary-palm interactions and their ecological ramifications across the neotropics. *Journal of Mammalogy* 87:519-530.
- Beck-King, H., O. von Helversen, R. Beck-King. 1999. Home range, population density, and food resources of *Agouti paca* (Rodentia:Agoutidae) in Costa Rica: A study using alternative Methods. *Biotropica* 31:675-685.
- Beier, P. 1993. Determining minimum habitats areas and habitats corridors for cougars. *Conservation Biology* 7:94-108.
- Bodmer, R. E. 1990. Responses of ungulates to seasonal inundations in the Amazon food plain. *Journal of Tropical Ecology* 6:191-201.
- Bolaños, J. y E. Naranjo. 2001. Abundancia densidad y distribución de las poblaciones de ungulados en la cuenca del río Lacantún, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 5:45-57.
- Burnham, K. P. y Anderson, D. R. 2002. Model selection and multimodel inference. A practical information – theoretic approach. Segunda edición. Springer- Verlag, New York. 355 pp.
- Carbone, C. y J. L. Gittleman. 2002. A common rule for the scaling of carnivore density. *Science* 295:2273-2276.
- Carbone, C., S. Christie, K. Conforti, T. Coulson, N. Franklin, J. R. Ginsberg, M. Griffiths, J. Holden, K. Kawanishi, M. Kinnaird, R. Laidlaw, A. Lynam, D. W. Macdonald, D. Martyr, C. McDougal, L. Nath, T. O'Brien, J. Seidensticker, D. J. L. Smith, M. Sunquist, R. Tilson y W. N. Wan Shahrudin. 2002. The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals. *Animal Conservation* 4:75-79.
- Cardillo, M., A. Purvis, W. Sechrest, J. L. Gittleman, J. Bielby y G. M. Mace. 2004. Human population density and extinction risk in the world's carnivores. *PLoS Biology* 2:909-914.

- Carrillo, E. J., G. Wong y A. D. Cuarón. 2000. Monitoring mammal populations in Costa Rican protected areas under different hunting restrictions. *Conservation Biology* 14:1580-1591.
- Carrillo, E., J. C. Saenz, T. K. Fuller. 2002. Movement and activities of white-lipped peccaries in Corcovado National Park, Costa Rica. *Biological Conservation* 108:317-324.
- Carroll, C., R. F. Noss y P. C. Paquet. 2001. Focal species for conservation planning in Rocky Mountains regions. *Ecological Applications* 11:961-980.
- Ceballos, G., C. Chavez, A. Rivera, C. Manterola y B. Wall. 2002. Tamaño poblacional y conservación del jaguar en la reserva de la biosfera Calakmul, Campeche, México. 403-418 en Medellín R. A., C. Equihua, C. Chetkiewicz, P. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. Redford, J. Robinson, E. Sanderson y A. Taber (editores). *El Jaguar en el Nuevo Milenio*. Fondo de Cultura Económica. Universidad Nacional Autónoma de México. Wildlife Conservation Society. México. 647 pp.
- Ceballos, G., C. Chavez, R. List, R. A. Medellín, C. Manterola, A. Rojo, M. Valdez, D. M. Brousset, S. M. B. Alcantara (*comité editorial*). 2006. Proyecto para la conservación y manejo del jaguar en México. Serie: Proyectos de recuperación de especies prioritarias 14. SEMARNAT. México. 59 pp.
- Chávez, C., 2006. Ecología poblacional y conservación del jaguar en la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Chávez, C. y G. Ceballos. 2006. Memorias del Primer Simposio El Jaguar Mexicano en el Siglo XXI: Situación Actual y Manejo. CONABIO, Alianza WWF Telcel y Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. 83 pp.
- Chávez, C., G. Ceballos, R. Medellín y H. Zarza. 2007a. Primer censo nacional del jaguar. Pp 133-142 en Ceballos G., C. Chávez, R. List y H. Zarza (editores). *Conservación y manejo del jaguar en México estudios de caso y perspectivas*. Conabio-Alianza WWF/Telcel-Universidad Nacional Autónoma de México, México. 259 pp.
- Chávez, C., G. Ceballos, y M. Amin. 2007b. Ecología poblacional del jaguar y sus implicaciones para la conservación en la Península de Yucatán. Pp 91-100 en Ceballos G., C. Chávez, R. List y H. Zarza (editores). *Conservación y manejo del jaguar en*

- México estudios de caso y perspectivas. Conabio-Alianza WWF/Telcel-Universidad Nacional Autónoma de México, México. 259 pp.
- Colwell, R. K., C. X. Mao y J. Chang. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85:2717-2727.
- Colwell, R. K. 2006. Estimate S: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>.
- Crawley, M. J. 1993. GLIM for ecologist. Blackwell Scientific Publications. Oxford, London. 279 pp.
- Crawley, M. J. 2007. The R book. John Wiley & Sons, Ltd. England. 942 pp.
- Crawshaw, P. G. y H. B. Quigley. 1991. Jaguar spacing, activity and habitat use in a seasonally flooded environment in Brazil. *Journal of Zoology London* 223:357-370.
- Crooks, K. R., M. A. Sanjayan y D. F. Doak. 1998. New insight of cheetah conservation through demographic modeling. *Conservation Biology* 12:889-895.
- Crooks, K. R. y M. E. Soulé. 1999. Mesopredators release and avifaunal extinction in a fragmented system. *Nature* 400:563-566.
- Cutler, T. L. y D. E. Swann. 1999. Using remote photography in wildlife ecology: a review. *Wildlife Society Bulletin* 27:571-581.
- Davis, S., V. Haywood, O. Herrera-MacBride, J. Villa-Lobos and A. Hamilton. 1997. Centre of plants diversity. A guide and strategy for their conservation. The World Wide Fund for Nature, UICN and The World Conservation Union. 578 pp.
- De Jong, B. H. J., S. Ochoa-Gaona, M. A. Castillo-Santiago, N. Ramirez-Marcial y M. A. Cairos. 2000. Carbon flux and patterns and land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio* 29:504-511.
- De Vos, J. 2002. Una tierra para sembrar sueños-Historia reciente de la Selva Lacandona, 1950-2000. Centro de investigaciones y estudios superiores en antropología social-Fondo de Cultura Económica. México. 505 pp.
- Díaz-Francés, E. y J. Soberón. 2005. Statistical estimation and model selection of species-accumulation function. *Conservation Biology* 19:569-573.
- Di Bitetti, M.S., A. Paviolo A, C.A. Ferrari, D. De Angelo, y Y. Di Blanco. 2008a. Differential responses to hunting in two sympatric species of brocket deer (*Mazama americana* and *M. nana*). *Biotropica* 40: 636-645.

- Di Bitetti, M.S., A. Paviolo A, C.A. Ferrari, D. De Angelo, y Y. Di Blanco. 2008b. Local and continental correlates of the abundance of a neotropical cat, the ocelot (*Leopardus pardalis*). *Journal of Tropical Ecology* 24:189-200.
- Dillon, A., y M. J. Kelly. 2007. Ocelot *Leopardus pardalis* in Belize: the impact of trap spacing and distance moved on density estimates. *Oryx* 41: 469-477.
- Dillon, A. y M. J. Kelly. 2008. Ocelot home range, overlap and density: comparing radio telemetry with camera trapping. *Journal of Zoology* 275:391-398.
- Dinata, Y., A. Nugroho, I.A. Haidir, y M. Linkie. 2008. Camera trapping rare and threatened avifauna in west-central Sumatra. *Bird Conservation* 18: 30-37.
- Dubost, G. y O. Henry, y P. Comizzoli. 2005. Seasonality of reproduction in three largest terrestrial rodents of French Guiana forest. *Mammalian Biology* 70:90-109.
- Dubost, G. y O. Henry. 2006. Comparison of diets of acouchy, agouti and paca, three largest terrestrial rodents of French Guiana forest. *Journal of Tropical Ecology* 22:641-651.
- Ehrlich, P. R. 1994. Energy use and biodiversity loss. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 344:99-104.
- Eisenberg, J. F. 1986. Life history strategies of the felidae: variations on a common theme. Pp 293-303 en *Cats of the World: Biology Conservation and Management* (S. D. Miller y D. D. Everett, editors). Nat. Wild. Fed. Washington D. C. 501 pp.
- Emmons, L. H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20:271-283.
- Escamilla, A., M. Sanvicente, M. Sosa, C. Galindo-Leal. 2000. Habitat mosaic, wildlife availability, and hunting in the tropical forest of Calakmul, Mexico. *Conservation Biology* 14:1592-1602.
- Faller, J. C., C. Chávez, S. Johnson, y G. Ceballos. 2007. Densidad y tamaño poblacional del jaguar en el noreste de la Península de Yucatán. Pp 111-122 en Ceballos G., C. Chávez, R. List y H. Zarza (editores). *Conservación y manejo del jaguar en México estudios de caso y perspectivas*. Conabio-Alianza WWF/Telcel-Universidad Nacional Autónoma de México, México. 259 pp.
- Fragoso, J. M. V. 1998. Home range and movements patterns of white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) herds in northern Brazilian Amazon. *Biotropica* 30:458-469.

- Gaston, K. J. 2005. Biodiversity and extinction: species and people. *Progress in Physical Geography* 29:239-247.
- Gentry, A. H. 1990. *Four neotropical rainforests*. Yale University, New Haven, Connecticut. 627 pp.
- Gómez-Pompa, A., y R. Dirzo. 1995. *Las reservas de la biosfera y otras áreas naturales protegidas de México*. CONABIO-INE, México D.F. 159 pp.
- Hairston, N. G., F. E. Smith, y L. B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control, and competition. *American Naturalist* 94:421-425.
- Henschel, P. y J. Ray. 2003. *Leopards in Africa rain forest: survey and monitoring techniques*. Wildlife Conservation Society. Global Carnivore Program Report. 50 pp.
- Hill, K., J. Padwe, C. Bejyvagi, A. Bepurangi, F. Jakugi, R. Tykuarangi, y T. Tykuarangi. 1997. Impact of hunting on large vertebrates in Mbaracayu Reserve, Paraguay. *Conservation Biology* 6:1339-1353.
- Ibarra-Manríquez, G. y Martínez-Ramos M. 2002. Landscape variation of liana communities in a Neotropical Rainforest. *Plant Ecology* 160:91-112.
- Instituto Nacional de Ecología (INE) – Secretaria del Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP). 2000. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Montes Azules. 2000. Dirección Ejecutiva de Participación Social, Enlace y Comunicación, Instituto Nacional de Ecología. 255 pp.
- Jackson, R. M., J. D. Roe, R. Wangchuck, y D. O. Hunter. 2005. Camera-trapping of snow leopard. *CATS News* 42:19-21.
- Jenell, C. S., M. C. Runge y D. I. Mac Kenzie. 2002. The use of photographic rates to estimates densities of tiger and other cryptic animals: a comment on misleading conclusions. *Animal Conservation* 5:119-120.
- Jimenez-Valverde, A. y J. Hortal. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Iberica de Aracnología* 8:151-161.
- Jorgensen, J. P. 1995. Maya subsistence hunters in Quintana Roo, Mexico. *Oryx* 29:49-57.
- Jorgenson, J. y K. Redford. 1993. Human and big cats as predators in the neotropics. *Zoological Symposium, The Zoological Society of London* 65:367-390.

- Karanth, U. 1995. Estimating tiger *Panthera tigris* populations from camera-trap data using capture-recapture models. *Biological Conservation*. 71:333-338.
- Karanth, K. U. y M. E. Sunquist. 1995. Prey selection by tiger, leopard and dhole in tropical forests. *The Journal of Animal Ecology* 64:439-450.
- Karanth, K. U. y J. D. Nichols. 1998. Estimation of tigers densities in the India using photographic captures and recaptures. *Ecology* 79:2852-2862.
- Karanth, K. U. y J. D. Nichols. 2002. *Monitoring Tigers and their Prey, a Manual for Researchers, Managers and Conservationist in Tropical Asia*. Centre for Wildlife Studies. Bangalore.
- Karanth, K. U., J. D. Nichols y N. S. Kumar. 2004. Photographic Sampling of Elusive Mammals in Tropical Forest. Pp 229-247 en Thomson W. L. *Sampling rare or elusive species*. Island Press. Washington. 429 pp.
- Karanth, U. K., J. D. Nichols, N. S. Kumar, y J. E. Hines. 2006. Assessing tiger population dynamics using photographic capture-recapture sampling. *Ecology* 87:2925-2937.
- Kelly, M. J. 2008. Design, evaluate, refine: camera trap studies for elusive species. *Animal Conservation* 11:182-184.
- Kelly, M. J., A. J. Noss, M. S. Di Betti,, L. Maffei, A. L.Rosario, A. Agustin, C.D. De Angelo y Y. E. Di Blanco. 2008. Estimating puma densities from camera trapping across three study sites: Bolivia, Argentina and Belize. *Journal of Mammalogy* 89:408-418.
- Kerley, L. L., J. M. Goodrich, D. G. Miquelle, E. N. Smirnov, H. B. Quigley y M. G. Hornocker. 2002. Effect of roads and human disturbance on amur tigers. *Conservation Biology* 16:97-108.
- Keuroghlian, A. y D. P. Eaton. 2008a. Fruit availability and peccary frugivory in a isolated atlantic forest fragment: effect on peccary ranking behavior and habitat use. *Biotropica* 40:62-70.
- Keuroghlian, A. y D. P. Eaton. 2008b. Importante of rare habitats and riparian zones in a tropical forest fragment: preferential use of by *Tayassu pecari*, a wide ranging frugivore. *Journal of Zoology* 275:283-293.
- Lande, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241:1455-1460.

- Leite, M. R. P. y F. Galvão. 2002. El jaguar, el puma y el hombre en tres áreas protegidas del Bosque Atlántico Costero de Paraná, Brasil. Pp 237-250, en Medellín R., C. Equihua, C. Chetkiewicz, P. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. Redford, J. Robinson, E. Sanderson y A. Taber (editores). El Jaguar en el Nuevo Milenio. Fondo de Cultura Económica. Universidad Nacional Autónoma de México. Wildlife Conservation Society. México. 647 pp.
- Leopold, A. S. 1959. Fauna Silvestre de México. Editorial Pax México. 608 pp.
- Linnell, J. D. C., J. Odden, M. E. Smith, R. Aanes y J. E. Swenson. 1999. Large carnivores that kill livestock: do “problem individuals” really exist?. Wildlife Society Bulletin. 27:698-705.
- Loughry, W. J. y C. M. McDonough. 1997. Spatial patterns in a population of nine-banded armadillos (*Dasyopus novemcinctus*). American Midland Naturalist 140:161-169.
- Lynam, A. 2002. Métodos de trabajo de campo para definir y proteger poblaciones de gatos grandes: los tigres indochinos como un estudio de caso. 55-72 en Medellín R. A., C. Equihua, C. Chetkiewicz, P. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. Redford, J. Robinson, E. Sanderson y A. Taber (editores). El Jaguar en el Nuevo Milenio. Fondo de Cultura Económica. Universidad Nacional Autónoma de México. Wildlife Conservation Society. México. 649 pp.
- Lynam, A. J. R. Laidlaw. W. S. W. Noordin, S. Elagupillay y E. L. Bennet. 2007. Assessing the conservation status of the tiger *Panthera tigris* at priority sites in peninsular Malaysia. Oryx 41:454-462.
- Mandujano, S., S. Gallina, G. Arceo y L.A. Pérez-Jiménez. 2004. Variación estacional del uso y preferencia de los tipos vegetacionales por el venado cola blanca en un bosque tropical de Jalisco. Acta Zoológica Mexicana 20:45-67.
- Martin, C. O. 2002. Riparian habitat management for mammals and corps of engineers projects. ERDC-TN-EMRRP-SI 29:1-17.
- Martínez Kú, D. H., G. Escalona-Segura, y J. A. Vargas-Contreras. 2008. Importancia de las aguadas para los mamíferos de talla mediana y grande en Calakmul, Campeche, México. Pp. 249-268 en C. Lorenzo, E. Espinoza y J. Ortega (Editores). Avance en el estudio de los mamíferos de México II. Asociación Mexicana de Mastozoología. México. 691 pp.

- Maffei, L., E. Cuellar y A. Noss. 2002. Uso de trampas-cámara para la evaluación de mamíferos en el ecotono Chaco-Chiquitanía. *Revista Boliviana de Ecología* 11:55-65.
- Maffei, L., E. Cuellar y A. Noss. 2004. One thousand jaguar (*Panthera onca*) in Bolivia's Chaco? Camera trapping in the Kaa-lyá National Park. *Journal of Zoology London* 262:295-304.
- Maffei, L. y A. J. Noss. 2008. How small is too small? Traps survey areas and density estimates for ocelots in the Bolivian Chaco. *Biotropica* 40:70-75.
- MacArthur, R. H. y E. R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* 100:603-609.
- Medellín, R. A. 1991. The Selva Lacandona: An Overview. *TCD Newsletter* 24:1-5.
- Medellín, R. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, México. *Conservation Biology*. 8:780-799
- Medellin, R. A., C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. Sanderson, y A. Taber (editores). *El Jaguar en el Nuevo Milenio*. Fondo de Cultura Economica-Universidad Nacional Autonoma de Mexico - Wildlife Conservation Society. Serie Texto Científico Universitario. Fondo de cultura económica. 639 pp.
- Medellín, R.A., D. Azuara, L. Maffei, H. Zarza, H. Bárcenas, E. Cruz, R. Legaria, I. Lira, G. Ramos-Fernández y S. Ávila. 2006. Censos y Monitoreos. Pp. 25-35, en *Memorias del Primer Simposio El Jaguar Mexicano en el Siglo XXI: Situación Actual y Manejo*. CONABIO, Alianza WWF Telcel y Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. 83 pp.
- Mendoza, E. y R. Dirzo. 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico) evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation* 8: 1621-1641.
- Mengue, B. 1992. Community regulation: under what conditions are bottom up factors important on rocky shores? *Ecology* 73:755-765.
- McCullagh, P. y J. A. Nelder. 1989. *Generalized Linear Models*. Segunda Edición. Champan & Hall. Londres. 478 pp.
- McDonough, C. M. 2000. Social organization of nine-banded armadillos (*Dasypus novemcinctus*) in a riparian habitat. *America Midland Naturalist* 144:139-151.

- Miller, B., B Dugelby, D. Foreman, C. Martinez del Rio, R. Noss, M. Phillips, R. Reading, M. E. Soulé, J. Terborgh y L. Willcox, 2001. The importance of large carnivores to healthy ecosystems. *Endangered Species UPDATE* 18:202-210.
- Miller, B. y A. Rabinowitz, 2002. ¿Por qué conservar al jaguar?. Pp.303-315 en: Medellín, R. A., C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. Sanderson, y A. Taber (editores). *El Jaguar en el Nuevo Milenio*. Fondo de Cultura Economica - Universidad Nacional Autónoma de México -Wildlife Conservation Society. 647 pp.
- Monroy-Vilchis, O., C. Rodríguez-Soto, M. Zarco-González y V. Urios. 2007. Distribución y uso de hábitat y patrones de actividad de puma y de jaguar en el Estado de México. Pp. 59-70. en Ceballos G., C. Chávez, R. List y H. Zarza (editores). *Conservación y manejo del jaguar en México estudios de caso y perspectivas*. Conabio-Alianza WWF/Telcel-Universidad Nacional Autónoma de México, México. 259 pp.
- Muchaal, P. K. y G. Ngandjui. 1999. Impact of village hunting on wildlife populations in the Western Dja reserve, Cameroon. *Conservation Biology* 13:385-396.
- Murdoch, W. W. 1966. Community structure, population control, and competition: a critique. *American Naturalist* 100:219-226.
- Naiman, R. J., H. Décamps y M. E. McClain. 2005. *Riparia Ecology, Conservation, and Management of Streamside Communities*. Elsevier Academic Press. Amsterdam. 430 pp.
- Naranjo, J. E. y R. E. Bodmer. 2007. Source-sink systems and conservation of hunted ungulates in the Lacandon Rain Forest. *Biological Conservation* 138:412-420.
- Nichols, J. D. 1992. Capture-Recapture Models using marked animals to study populations dynamics. *Bioscience* 42:94-102.
- Nichols, J. D. y K. U. Karanth. 2002. Field surveys: assessing spatial distributions of tigers and prey. Pp. 61-69, en: *Monitoring Tigers and their prey* (Karanth K.U. y J. D. Nichols, eds.). Centre for Wildlife Studies, Bangalore, India.
- Noss, R. F., H. B. Quigley, M. G. Hornocker, T. Merrill y P. C. Paquet. 1996. Conservation biology and carnivore conservation in the Rocky Mountains. *Conservation Biology* 10:949-963

- Novack, A. J., M. B. Main, M. E. Sunkist y R. F. Labisky. 2005. Foraging ecology of jaguar (*Panthera onca*) and (*Puma concolor*) in hunted and non-hunted sites within the Maya Biosphere Reserve. *Journal of Zoology London*. 267:167-178.
- Novell, K. y Jackson P. 1996. WildCats, status, survey and conservation action plan. IUCN/SSC Cats Specialist Group. The World Conservation Union. 383 pp.
- Núñez, R. B., B. Miller and F. Lindzey. 2000. Food habits of jaguars and pumas in Jalisco, Mexico. 252:373-379.
- Núñez, R., B. Miller y F. Lindzey. 2002. Ecología del jaguar en la reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. 107-126 en Medellín R. A., C. Equihua, C. Chetkiewicz, P. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. Redford, J. Robinson, E. Sanderson y A. Taber (comp.). El Jaguar en el Nuevo Milenio. Fondo de Cultura Económica. Universidad Nacional Autónoma de México. Wildlife Conservation Society. México.
- Núñez, R. 2006. 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 de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México.
- O’Brien, T.G. 2008. On the use of automated cameras to estimate species richness for large- and medium-sized rainforest mammals. *Animal Conservation* 11:179-181.
- Otis, D. L., K. P. Burnham, G. C. White, and D. R. Anderson. 1978. Statistical inference from capture data on closed populations. *Wildlife Monographs* 62:1-135.
- Palomares, F., P. Gaona, P. Ferreras y M. Delibes. 1995. Positive effect on game species of top predators by controlling small predator population: an example with lynx, mongooses and rabbits. *Conservation Biology* 9:295-305.
- Peres, C. A. 1994a. Primate responses to phonological changes in an Amazonian terra-firme forest. *Biotropica* 26:98-112.
- Peres, C. A. 1994b. Composition, density, and fruiting phenology of arborecent palms in Amazonian terra firme forest. *Biotropica* 26:285-294
- Peres, C. A. 1996. Population of white lipped *Tayassu pecari* and collared peccaries *T. tajacu* in hunted and unhunted amazonian forests. *Biological Conservation* 77:115-123.
- Pérez, E. M. 1992. Agouti paca. *Mammalian species*. 404:1-7.
- Pimm, S. L., G. J. Russell, J. L. Gittleman, y T. M. Brooks. 1995. The future of biodiversity. *Science* 269:347-350.

- Polisar, J. 2002. Componentes de la base de presas de jaguar y puma en Piñeiro, Venezuela. Pp. 151-181 en Medellín R., C. Equihua, C. Chetkiewicz, P. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. Redford, J. Robinson, E. Sanderson y A. Taber (editores). El Jaguar en el Nuevo Milenio. Fondo de Cultura Económica. Universidad Nacional Autónoma de México. Wildlife Conservation Society. México. 647 pp.
- Polisar, J., I. Maxit, D. Scognamillo, L. Farrel, M. E. Sunquist, J. F. y J. Eisenberg. 2003. Jaguars, pumas, their prey base and cattle ranching: ecological interpretation of a management problem. *Biological Conservation* 109:297-310.
- Primack, R. y R. Corlett. 2005. Tropical Rain Forest: An Ecological and Biogeographical Comparison. Blackwell Publishing. Malden USA. 319 pp.
- Quinn, G. P. y M. J. Keough. 2002. Experimental design and data analysis for biologist. Cambridge University Press. Cambridge, United Kingdom. 537 pp.
- R Development Core Team. 2007. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rabinowitz, A. y B. G. Nottingham, Jr. 1986. Ecology and behavior of jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *Journal of Zoology London* 210:149-159.
- Ramírez-Flores, O. M. y Oropeza-Huerta P. 2006. Acciones oficiales para la conservación del jaguar en México: Perspectivas a mediano plazo. Pp 171-178 en Ceballos G., C. Chávez, R. List y H. Zarza (editores). Conservación y manejo del jaguar en México estudios de caso y perspectivas. Conabio-Alianza WWF/Telcel-Universidad Nacional Autónoma de México, México. 259 pp.
- Ray, J. C., K. H. Redford, R. S. Steneck y J. Berger. 2005. Large Carnivores and conservation of the biodiversity. Island Press. Washington. 528 pp.
- Ray, J. C. 2005. Large carnivorous animals as tools for conserving biodiversity: assumptions and uncertainties. Pp.34-55 in Ray, J. C., K. H. Redford, R. S. Steneck y J. Berger (editores). Large Carnivores and conservation of the biodiversity. Island Press. Washington. 528 pp.
- Reyna-Hurtado, R. y G. W. Tanner. 2005. Habitat preferences of ungulates in hunted and nonhunted areas in Calakmul forest, Mexico. *Biotropica* 37:676-685.

- Reyna-Hurtado, R. A. 2007. Social ecology of the white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) in Calakmul forest, Campeche, Mexico. Doctor of Philosophy Dissertation. University of Florida.
- Redford, K. 1992. The empty forest. *Bioscience* 42:412-423.
- Redford, K., y S. E. Sanderson. 2000. Extractive humans for nature. *Conservation Biology* 14:1362-1364.
- Rexstad, E. y K. P. Burnham. 1991. User's guide for interactive program CAPTURE. Abundance estimation of closed animal populations. Colorado State University, Fort Collins Colorado, USA.
- Rowcliffe, J. M. y C. Carbone. 2008. Surveys using camera traps: are we looking to brighter future? *11:185-186*.
- Salom-Peréz, R., E. Carrillo, J. C. Sáenz, y J. M. Mora. 2007. Critical condition of the jaguar *Panthera onca* population in Corcovado National Park, Costa Rica. *Oryx* 41:51-56.
- Sanderson, E., K. Redford, C. Chetkiewicz, R. A. Medellín, A. Rabinowitz, J. Robinson y A. Taber. 2002. Planning to save species: the jaguar as model. *Conservation Biology* 16:58-72.
- Schaller, G. y P. G. Crawshaw. 1980. Movements patterns of jaguar. *Biotropica* 12:161-168.
- Scognamillo, D., I. E. Maxit, M. Sunquist and L. Farrell. 2002. Ecología del jaguar y el problema de la depredación en un hato de los Llanos Venezolanos. Pp. 139-150 en Medellín R., C. Equihua, C. Chetkiewicz, P. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. Redford, J. Robinson, E. Sanderson y A. Taber (editores). *El Jaguar en el Nuevo Milenio*. Fondo de Cultura Económica. Universidad Nacional Autónoma de México. Wildlife Conservation Society. México. 649 pp.
- Scognamillo, D., I. E. Maxit, M. Sunquist y J. Polisar. 2003. Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuela llanos. *Journal of Zoology London* 259:269-279.
- Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP)-Subsecretaría de Recursos Naturales, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI)-Dirección General de Geografía (eds.) y Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)-Instituto de Geografía (comp). 2000. *Inventario Nacional Forestal 2000-2001*. Escala 1:250-000. Secretaría del Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca

- (SEMARNAP), Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Distrito Federal México.
- SEMARNAT. 2001. Norma Oficial Mexicana, NOM-ECOL-059-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Publicada el 6 de marzo del 2002 en el Diario Oficial de la Federación.
- Siebe, C., Martínez-Ramos, M., Segura-Warnholtz, G., Rodríguez-Velázquez, J. & Sánchez-Beltrán, S. 1996. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul Southeast Mexico. In: D. Sigmarangkir (ed), Proceedings of the International Congress on Soil of Tropical Forest Ecosystems 3rd Conference on Forest Soils (ISSS-AISS-IBG). Mulawarman University Press, Indonesia.
- Silver, S. 2004. Assessing jaguar abundance using remotely triggered camera. Wildlife Conservation Society. Jaguar Conservation Program.
- Silver, S., L. Ostro, L. Marsh, L. Maffei, A. Noss, M. Kelly, R. Wallace, H. Gomez y G. Ayala. 2004. The use of camera traps for estimating jaguar *Panthera onca* abundance and density using capture/recapture analysis. *Oryx* 38:148-154.
- Soberón, J. y Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the predictions of species richness. *Conservation Biology* 7:480-488.
- Soisalo, M., y S. Cavalcanti. 2006. Estimating the density of jaguar population in the Brazilian Pantanal using camera-traps and capture-recapture sampling in combination with GPS radio-telemetry. *Biological Conservation* 129: 487-496.
- Soler-Frost, A. M. 2004. Cambios en la abundancia relativa y dieta de *Lontra longicaudis* en relación a la perturbación de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México.
- StatSoft. 2004. STATISTICA (Data analysis software system and computer program manual). Version 7. Statsoft, Inc., Tulsa, OK.
- Sunquist, M. E., and F. C. Sunquist. 1989. Ecological constraints on predation by large felids. Pages 283-301 in *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution* (ed. J. L. Gittleman). Cornell University Press, Ithaca.
- Swank, W. and J. Teer. 1989. Status of the Jaguar-1987. *Oryx* 23:14-21.

- Terborgh, J. 1988. The big that run the world-A sequel to O. E. Wilson. *Conservation Biology* 2:402-403.
- Terborgh, J., L. Lopez, P. Nuñez, M. Rao, G. Shahabuddin, G. Orihuela, M. Riveros, R. Ascanios, G. Alader, T. Lambert, L. Balbas. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragment. *Science* 294:1924-1925.
- Terborgh, J. 2005. The green world hypothesis revisited. Pp.82-99 en Ray, J. C., K. H. Redford, R. S. Steneck y J. Berger (editores). *Large Carnivores and conservation of the biodiversity*. Island Press. Washington. 528 pp.
- Tobler, M. W., S. E. Carrillo-Percestequi, R. Leite Pitman, R. Mares y G. Powell. 2008a. An evaluation of camera traps for inventorying large-and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation* 11:169-178.
- Tobler, M. W., S. E. Carrillo-Percestequi, R. Leite Pitman, R. Mares y G. Powell. 2008b. Further notes on the analysis of mammals inventory data collected with camera traps. *Animal Conservation* 11:187-189.
- Treves, A. y K. U. Karanth. 2003. Human-carnivore conflict and perspectives on carnivore management worldwide. *Conservation Biology* 17:1491-1499.
- Trolle, M. y M. Kéry. 2003. Estimation of ocelot density in the Pantanal using capture-recapture analysis of camera-trapping data. *Journal of Mammalogy*. 84:607-614.
- Trolle, M. y M. Kéry. 2005. Camera traps study of ocelots and others secretive mammals in the northern Pantanal. *Mammalia* 69:3-4.
- Valenzuela, D. y G. Ceballos. 2000. Habitat selection, ho range, and activity of the white-nosed coati (*Nasua narica*) in a Mexican tropical dry forest. 81:810-819.
- Wakefield, S., O. Attum, E.R. Robinson, y M.A. Sandoka. 2008. Seasonal use of a waterhole by Nubian ibex *Capra nubiana* (Artiodactyla : Bovidae). *Mammalia* 72: 123-125.
- Wallace, R., H. Gómez, G. Ayala y F. Espinoza. 2002. Camera trapping for jaguar (*Panthera onca*) in the tuichi valley Bolivia. *Mastozoología. Neotropical / Journal of Neotropical Mammalogy* 10:133-139.
- Weber, M. 2005. Ecology and conservation of sympatric tropical deer populations in the Greater Calakmul Region. Doctor of Philosophy Dissertation. School of Biological and Biomedical Sciences. University of Durham.

- Weber, W. y A. Rabinowitz, 1996. A global perspective on large carnivore conservation. *Conservation Biology*. 10:1046-1054.
- Weckel, M., W. Giuliano y S. Silver. 2006. Jaguar (*Panthera onca*) feeding ecology: distribution of predator and prey through time and space. *Journal of Zoology*, 270: 25-30.
- Wegge, P., S. P. Pokheral y S. R. Jnawali. 2004. Effect of trapping effort and trap shyness on estimates tiger abundances for camera-traps studies. *Animal Conservation* 7:251-256.
- Whitmore, T. C. 1998. An introduction to tropical rain forest. Oxford University Press. New York. 282 pp.
- Wikelski, M., M. Hau, y J. C. Wingfield. 2000. Seasonality of reproduction in a neotropical rain forest bird. *Ecology* 81:2458-2472.
- Wilson, R. K., and D. R. Anderson. 1985. Evaluation of two density estimators of small mammals population size. *Journal of Mammalogy* 66:13-21.
- Woodroffe, R. y J. R. Ginsberg. 1998. Edge effects and the extinction of populations inside protected areas. *Science* 280:2126-2128.
- Vásquez, M. y M. Ramos. 1992. Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación. Publicaciones especiales ECOSFERA No. 1. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales A. C. México.
- van Shaik, C. P., J. W. Terborgh, y S. J. Wright. 1993. The Phenology of Tropical Forests: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:353-377.
- Zar, H. J. 1984. Biostatistical analysis. Segunda edición. Prentice may. New Jersey. 718 pp.
- Zarza, H., C. Chávez y G. Ceballos. 2007. Uso de hábitat del jaguar a escala regional en un paisaje dominado por actividades humanas en el sur de la Península de Yucatán. Pp 101-110 en Ceballos G., C. Chávez, R. List y H. Zarza (editores). Conservación y manejo del jaguar en México estudios de caso y perspectivas. Conabio-Alianza WWF/Telcel-Universidad Nacional Autónoma de México, México. 259 pp.
- Zarza, H. 2008. Uso de hábitat y conservación del jaguar (*Panthera onca*) en un paisaje influenciado por actividades humanas en el sur de la península de Yucatán. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México.