

COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO DE RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD

GANADERÍA

SELECCIÓN DE RECURSOS Y COEXISTENCIA DEL JAGUAR
(*Panthera onca*) Y PUMA (*Puma concolor*) EN LA RESERVA
ECOLÓGICA EL EDÉN, QUINTANA ROO, MÉXICO

DULCE MARÍA ÁVILA NÁJERA

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE

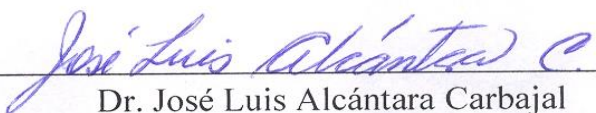
DOCTORA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MEXICO
2015

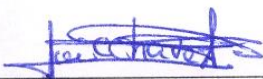
La presente tesis titulada: **Selección de recursos y coexistencia del jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) en la reserva ecológica El Edén, Quintana Roo, México**, realizada por la alumna **Dulce María Ávila Nájera**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

DOCTORA EN CIENCIAS
POSTGRADO EN RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD-GANADERÍA
CONSEJO PARTICULAR

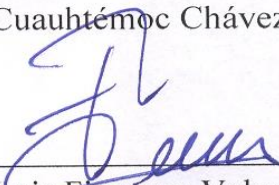
Consejero


Dr. José Luis Alcántara Carbajal

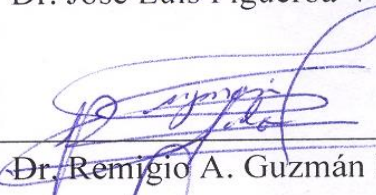
Director de Tesis


Dr. José Cuauhtémoc Chávez Tovar


Asesor


Dr. José Luis Figueroa Velasco

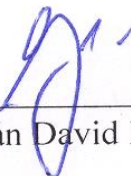
Asesor


Dr. Remigio A. Guzmán Plazola

Asesor


Dr. Lauro López Mata

Asesor


Dr. Germán David Mendoza Martínez

Montecillo, Texcoco, Edo. de México, 2015

SELECCION DE RECURSOS Y COEXISTENCIA DEL JAGUAR (*Panthera onca*) Y PUMA (*Puma concolor*) EN LA RESERVA ECOLOGICA EL EDÉN, QUINTANA ROO, MEXICO

Dulce María Ávila Nájera, Dra.
Colegio de Postgraduados, 2015

El jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) —carnívoros tope— son especies fundamentales para el mantenimiento de los ecosistemas y la diversidad biológica. La pérdida o remoción de este tipo de organismos provoca efectos en cascada. El objetivo del presente trabajo fue determinar los factores que permiten la coexistencia de ambos felinos en la selva tropical en el norte de la Península de Yucatán. El trabajo se realizó en la Reserva Ecológica el Edén (REEE), Quintana Roo, México, durante 4 años (2008 y 2010-2012). Se utilizó la técnica de captura recaptura (C-R) por medio de trampeo fotográfico, la abundancia se calculó para todas las especies fotocapturadas (mamíferos y aves terrestres y semiterrestres que son presas potenciales de jaguares y pumas) por medio del Índice Abundancia Relativa (IAR). La densidad se calculó por medio de tres aproximaciones, dos con el uso del programa CAPTURE, 1) media de la distancia máxima de movimiento (MMDM) y 2) la mitad de esta (HMMDM), y una tercera con el uso del modelo espacialmente explícito de C-R (SPACECAP). La dieta se evaluó a través de la colecta de excrementos y la identificación de los restos óseos y de pelo. El uso y selección de recursos (vegetación –selva mediana y acahual-, tipo de sendero –brecha, brecha corta fuego y camino ancho-, patrón de actividad –nocturno, crepuscular y diurno-) se probó con un análisis de χ^2 de Pearson, se calcularon los intervalos de confianza de Bonferroni por medio de re-muestreo (*bootstrap*). Las especies asociadas fueron determinadas por medio de una tabla de contingencia y un análisis χ^2 . Para conocer el efecto que tienen los recursos en los felinos se probaron 90 modelos (recursos ambientales y especies asociadas, así como, la combinación de estos) por medio de un modelo lineal generalizado; el mejor modelo se evaluó por medio del AIC. Para valorar el traslape de recursos se usó el índice de Pianka y el coeficiente de traslape (Δ). Los IAR muestran que cuando los jaguares son más abundantes los pumas no y viceversa. La densidad y abundancia de los felinos a lo largo de los 4 años varió; para jaguares la densidad oscila entre 1.2 y 5.0 ind./100 km² y para pumas de 1.7 a 8.5. El método de C-R espacialmente explícito permite tener una estimación por debajo de la calculada por MMDM y HMMDM. Las especies asociadas con ambos felinos variaron entre años y tipos de vegetación, entre ellas están armadillo, tlacuache, coatí, zorra, ocelote, pecarí, temazate, venado, pavo ocelado y hocofaisán, las cuales cobran relevancia al ser parte importante de su dieta. Los factores más importantes para la distribución de las especies son las especies asociadas por patrón de actividad. La selección y uso de recursos variaron por cada año y el índice de traslape fue alto para la vegetación, tipo de sendero y patrón de actividad; sin embargo, la segregación de nicho entre las dos especies posiblemente se debió a los picos de actividad y a las especies asociadas (dieta) a cada una. La REEE es importante en el mantenimiento y conservación de los grandes felinos de la Península de Yucatán, y estos en el buen funcionamiento de los ecosistemas. Es prioritario conservar áreas que conecten las reservas ecológicas y áreas conservadas para poder garantizar una población viable de felinos en la región.

Palabras clave: grandes depredadores, presas, uso y selección de recursos, traslape de nicho

RESOURCES SELECTION AND CO-EXISTENCE OF JAGUAR (*Panthera onca*) AND PUMA (*Puma concolor*) IN THE EDEN ECOLOGICAL RESERVE. QUINTANA ROO, MEXICO.

Dulce María Ávila Nájera, PhD.
Colegio de Postgraduados, 2015

Species such as the jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) are essential for the maintenance of ecosystems and biodiversity. The loss or removal of these organisms causes cascading effects. The aim of this study was to investigate general aspects of the ecology of both cats (abundance and density, resource use and selection, associated species, diet and niche overlap). The study was conducted in El Eden Ecological Reserve (EER), Quintana Roo, Mexico, for four years (2008 and 2010-2012). Capture-recapture technique (CR) was used by camera trapping, abundance was calculated for all photographed species (terrestrial and semi-terrestrial mammals and birds) through the Relative Abundance Index, and for jaguars, pumas and ocelots was estimated the density by three approaches, two using the program CAPTURE (the medium of maximum distance moved (MMDM) and half of this (HMMDM), and the other by the use of spatially explicit model of C-R (SPACECAP). Diet was assessed through the collection of faeces and the identification of the bones and hair. The use and selection of resources (vegetation type – medium forest and acahual- path –trail, firebreaks and roads, activity patterns –nightly, crepuscular and diurnal-) was tested with a Pearson χ^2 analysis, Bonferroni confidence intervals were used by resampling (*bootstrap*). Associated species were analyzed using a 2x2 contingency table and χ^2 analysis. To know the effect that resources have in felines were tested 90 models (environmental resources and associated species and the combination of these) using a generalized linear model, the best model was assessed by the AIC. For overlapping resource, we used Pianka Index and overlap coefficient (Δ). The IAR show that when jaguars are more abundant cougars not and vice versa. The density and abundance of cats over four years varied and the spatially explicit model of C-R has a more conservative estimate of the density. Association relationship with the species which are cohabiting (armadillo, opossum, raccoon, fox, ocelot, peccary, brocket deer and ocellated turkey, curassows) varied between years and vegetation types. At the same time, that species are part of their diet. The most important factors to explain the presence of felids inside of the reserve are associated species and its activity pattern. The selection and use of resources vary per year and the rate of overlap use is high for vegetation type, trail and pattern of activity resources; however niche segregation due to peaks of activity within the activity pattern and their diet. The EER is important in the maintenance and conservation of big cats, as well as, those cats in the functioning of ecosystems. Is a priority conserve areas that connect ecological reserves preserved areas to ensure a viable cats population.

Keywords: big predators, habitat use and selection, prey, niche overlap

Dedicado a quien ha sido mi soporte y mi razón

Soco, Diana, Mate y Valentín

A quien me enseñó la fuerza, la nobleza y una mirada sin esperanza, a quien representa a una gran parte de la población de México.

Gracias por tu apoyo, tu guía y tu amistad

Benny

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para mis estudios de doctorado, la cual me permitió cumplir en tiempo y forma mis estudios. Al COLPOS por el financiamiento otorgado para el trabajo de campo y la difusión de la Investigación.

Mis más sinceros agradecimientos a la Institución y a todo el personal del COLPOS, fueron 4 años de trabajo, de metas y de requisitos cumplidos. Particularmente agradezco a los directivos por el apoyo otorgado.

A la Reserva Ecológica El Edén, a Marco Lazcano por las facilidades durante el proceso, por el financiamiento y la información, por haberme permitido realizar la investigación en ese gran espacio natural; al apoyo del Centro de Investigaciones del Trópico de la Universidad Veracruzana y a Kathy Cabrero por el apoyo en la realización de la investigación, a Erik J. Torres, Brady Hollingsworth, al personal de la reserva, y a los voluntarios de *Global Vision Internacional* por su apoyo en la logística y trabajo de campo. De manera muy especial reconozco el esfuerzo y el trabajo de María Esther Martínez, Alejandro Pacheco y Benedicto Pérez Morales, gracias por su apoyo, amistad y guía.

Se agradece al Dr. Joaquín Arroyo (Colección del laboratorio de Arqueozoología del INAH) por las facilidades otorgadas para realizar el trabajo de identificación de huesos y pelo, así como, por permitir el uso de material de referencia, al Sr. Aurelio por su asesoría en la identificación de las muestras. Así mismo, al trabajo realizado por el Dr. Francisco Palomares (Estación biológica de Doñana, España) por el financiamiento, colecta e identificación de excretas de felinos. Se agradece también al Dr. Raymundo Rodríguez por las facilidades otorgadas para la identificación de las muestras de pelo en el laboratorio del COCICEMAC. Al laboratorio de Nutrición Animal (COLPOS) dirigido por la Dra. Crosby Galván, por el préstamo de las instalaciones para el trabajo de laboratorio. A la UAM, Lerma, por el presta de sus instalaciones para realizar los análisis de información.

Al Dr. Cuauhtémoc Chávez, (Director de tesis), Gracias Cuau por guiarme en este proceso, él cual fue difícil y en algunos momentos complicados. Sé que sin tu apoyo en este proyecto esta gran meta no estuviera cumplida. Te conozco desde hace muchos años, y tu trabajo en campo y tus publicaciones han sido para mí una excelente guía.

Sinceramente agradezco al Dr. José Luis Alcántara Carbajal (profesor consejero), fue un verdadero reto trabajar con usted. Seguir sus consejos siempre llevó a un mejor desenvolvimiento y obtención de las metas. Gracias por su apoyo, sus amonestaciones y sobre todo su guía en la planeación de este proceso, también agradezco la libertad que me dio para que tomara mis propias decisiones en cuanto a los objetivos y metas durante mi doctorado.

Al Dr. Remigio Guzmán Plazola, por su guía y amistad, porque solo a través de la mirada podemos comprender la esencia de los seres humanos.

Al Dr. Lauro López Mata, por su amistad y apoyo en este proceso, por sus consejos y por tantos motivos para reír. .

Al Dr. José Luis Figueroa, por su apoyo en este proceso, que sin duda fue incondicional, como profesor y como director de la Institución. Gracias por apoyarme en todo aquello que me permitió cumplir mis metas.

Al Dr. Germán Mendoza Martínez por su apoyo incondicional, su ejemplo de honestidad y ética, por su amistad.

Especialmente agradezco al Dr. Sergio Pérez-Elizalde, por su invaluable apoyo en la realización de esta tesis, valoro su esfuerzo al formar parte activa de este proceso y sin duda reconozco el aprendizaje obtenido, gracias por su amistad.

A mi Mama, a la abuela, que aunque cambio de residencia, seguirá siempre siendo parte de mí, Diana por tu amor y ejemplo, por las risas y las anécdotas, por ser mí hermana, a ti, tío por ser por siempre mi ejemplo de trabajo, de honestidad y compromiso con el trabajo; a Raúl Elías mi pequeñito por siempre.

Agradezco con todo mi cariño a personas que conocí en este proceso, seres humanos increíbles que han hecho un paseo de cordialidad y mucha amistad, por su apoyo incondicional, por sus risas, por su inyección de fuerza, por su ejemplo y por cada detalle que hicieron de mi vida una vida mejor: Claudia, Efro, Meche, Vale, Perlita, Berna, Blanquita, Petra, Paulina, María Esther, Marianella, Guadalupe, Yari, Carmen, Tere, Ana, Josué, Juan, Horacio, Arturo, Paulino, Elías, Nares y Orcho. Siempre permanecerán en mi corazón:

Juntos han sido un gran apoyo.

"El animal tiene, como tú, un corazón
que siente,
el animal conoce, como tú, la alegría y el dolor,
el animal tiene, como tú, sus aspiraciones,
el animal tiene, como tú, un derecho a la vida".

-Peter Rosegger-

CONTENIDO

INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVO GENERAL	3
OBJETIVOS PARTICULARES	3
ANTECEDENTES	4
Importancia de los depredadores tope en el ecosistema	5
Pérdida de poblaciones de felinos y su extinción	5
Selección y uso de recursos	7
Coexistencia	8
Coexistencia entre felinos	10
Generalidades en el conocimiento del jaguar y puma	11
Coexistencia entre jaguares y pumas	13
Densidad	13
Hábitat	14
Tipo de sendero	14
Patrón de actividad	14
Dieta	15
Importancia del estudio de jaguares y pumas en el Norte de la Península de Yucatán	16
ÁREA DE ESTUDIO	18
MATERIALES Y MÉTODOS	
Diseño de muestreo y selección se sitios	20
Identificación de las especies e individuos	20
Selección y uso de información	21
Recursos	21

Abundancia relativa	22
Densidad	23
Dieta	
Trabajo de campo	24
Identificación del origen de las excretas	25
Procesamiento de excretas	25
Identificación de pelo	26
Identificación de hueso	27
Análisis de los datos	
Análisis de la dieta de jaguares y pumas	27
Amplitud de nicho trófico	29
Asociación entre el jaguar y el puma y las especies con las que cohabita	29
Uso de recursos	30
Efecto de los recursos en la presencia del jaguar y puma	31
Uso y traslape del tiempo	32
Traslape en el uso de los recursos y del tiempo	33
Diferencia del uso de recursos entre ambos felinos y las especies asociadas	33
RESULTADOS	
Abundancia relativa	34
Abundancia de felinos	34
Densidad	37
Dieta	39
Amplitud de nicho trófico	41
Asociación entre el jaguar y el puma y las especies con las que cohabita	
Jaguar y especies asociadas	41
Pumas y especies asociadas	42
Uso de los recursos	
Jaguares	43
Pumas	46
Uso de recursos y del tiempo de las presas asociadas	49

Comparación en el uso de los recursos entre depredadores y especies asociadas	57
Efecto de los recursos en la presencia del jaguar y puma	59
Traslape en el uso del recurso tiempo por coeficiente de traslape (Δ)	61
Traslape en el uso de los recursos entre jaguares y pumas (índice de Pianka)	65
Traslape del recurso dieta	66
Traslape en el uso de los recursos entre depredadores (jaguares y pumas) y las especies asociadas	66
DISCUSIÓN	72
CONCLUSIONES	90
LITERATURA CITADA	92
ANEXOS	102

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Número de individuos y número de fotografías independientes (capturas) de grandes felinos por especie, género/ año de muestreo y área buffer adicionada al PMC, en la Reserva Ecológica El Edén, Yucatán, México.	35
Cuadro 2. Abundancia de jaguares (<i>Panthera onca</i>), pumas (<i>Puma concolor</i>) y ocelotes (<i>Leopardus pardalis</i>) obtenidas por medio del programa CAPTURE, en la Reserva Ecológica el Edén, Quintana Roo, México, durante cuatro años de estudio.	37
Cuadro 3. Densidad (ind./100 km ²) de jaguares (<i>Panthera onca</i>), pumas (<i>Puma concolor</i>) y ocelotes (<i>Leopardus pardalis</i>) obtenidas por medio de CAPTURE (MMDM y HMMDM) y SPACECAP para cuatro años de estudio en la Reserva Ecológica El Edén, Quintana Roo, México.	39
Cuadro 4. Especies consumidos por el jaguar durante el periodo de muestreo mayo a julio del 2011 en la REEE.	41
Cuadro 5. Especies consumidos por el puma (<i>Puma concolor</i>) durante el periodo de mayo a julio del 2011 en la REEE, Yucatán, México.	42
Cuadro 6. Prueba de χ^2 para el uso de recursos por parte del jaguar (<i>Panthera onca</i>) en la Reserva Ecológica el Edén.	44
Cuadro 7. Selección de recursos (IC de Bonferroni) y tiempo por año de estudio para el jaguar (<i>Panthera onca</i>) dentro de la Reserva Ecológica el Edén, Yucatán, México.	46
Cuadro 8. Cuadro 8. Prueba de Ji cuadrada para el uso de recursos por parte del puma (<i>Puma concolor</i>) en la Reserva Ecológica el Edén, donde Ho: El recurso es usado de acuerdo a su disponibilidad, ($\alpha < 0.05$).	47
Cuadro 9. Selección de recursos (IC de Bonferroni) para cada categoría de recurso y tiempo por año de estudio para el pumas (<i>Puma concolor</i>) dentro de la Reserva Ecológica el Edén, Quintana Roo.	49
Cuadro 10. Uso de hábitat de 10 especies asociadas al jaguar y puma dentro de la REEE, Quintana Roo, donde Ho: las especies usan los recursos en la misma proporción a su disponibilidad, con ($\alpha < 0.05$).	56
Cuadro 11. Comparación del uso de recursos entre jaguar (<i>Panthera onca</i>) y puma (<i>Puma concolor</i>) y las especies asociadas. Donde Ho: Los recursos son usados en igual proporción entre felinos y las especies asociadas.	58

($\alpha < 0.05$).

Cuadro 12. Modelo de factores bióticos y abióticos que explica la presencia del jaguar (*Panthera onca*) en la REEE después de la selección de variables por medio de AIC. 60

Cuadro 13. Factores bióticos y abióticos que influyen en la presencia del puma dentro de la REEE después de la selección de variables por medio de AIC (288.26). 61

Cuadro 14. Traslape en los patrones de actividad (Δ) entre el puma (*Puma concolor*) y jaguar (*Panthera onca*) y las especies asociadas, para el 2008, 2010-2012 en la REEE, Quintana Roo. 65

Cuadro 15. Traslape de uso de recursos (índice de Pianka) entre jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) en la REEE, Quintana Roo, México. 66

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de la Reserva Ecológica el Edén (REEE), Quintana Roo, México.	19
Figura 2. Área de estudio. a) brechas dentro de selva mediana subperenifolia, b) camino ancho en los acahuales y c) cenote Benita, en la REEE.	19
Figura 3. Ubicación de las estaciones de muestreo donde fueron fotocapturados jaguares (<i>Panthera onca</i>), pumas y ocelotes, durante cuatro años de estudio en la Reserva Ecológica El Edén, Yucatán, México. Se observa (con distintos entramados) el área efectiva de muestreo (PMC+ área <i>Buffer</i>) para las diferentes especies.	35
Figura 4. Abundancia relativa (AR) de las cinco especies de felinos de la Reserva Ecológica El Edén, Quintana Roo, México, durante cuatro años. $AR = C/EM * 1000$. Donde C= fotografías independientes durante el periodo de estudio, EM= Esfuerzo de muestreo (número de cámaras* total de días de estudio) por 1000 número estándar.	36
Figura 5. Densidad calculada para jaguares (<i>Panthera onca</i>), pumas (<i>Puma concolor</i>) y ocelotes (<i>Leopardus pardalis</i>) mediante los modelos MMDM, HMMDM y SAPACECAP, en la Reserva Ecológica el Edén, durante cuatro años de estudio.	40
Figura 6. Porcentaje de registros de jaguar y puma y sus especies asociadas por tipo de vegetación durante los 4 años de estudio en la REEE, Yucatán México.	54
Figura 7. Porcentaje de registros de jaguares y pumas y sus especies asociadas por tipo de sendero durante los 4 años de estudio en la REEE.	55
Figura 8. Porcentaje de registros de jaguar y puma y sus especies asociadas por patrón de actividad (diurno 8:00-18:00, crepuscular 6:00-8:00 y 18:00-20:00, nocturno 20:00-6:00) durante los 4 años de estudio en la REEE.	55
Figura 9. Horarios de actividad de jaguar (<i>Panthera onca</i>) y puma (<i>Puma concolor</i>) dentro de La Reserva Ecológica El Edén, Quintana Roo, México, con base en todos los registros fotográficos durante los 4 años de estudio.	63

Figura 10. Traslape en los patrones de actividad de jaguar (<i>Panthera onca</i>) y puma (<i>Puma concolor</i>) entre pares de años durante el periodo de estudio por especie en la Reserva Ecológica el Edén.	63
Figura 11. Traslape de horarios de actividad ($\Delta = 0.87$) entre el jaguar (<i>Panthera onca</i>) y puma (<i>Puma concolor</i>) en la REEE, Quintana Roo, durante los 4 años (2008, 2010-2012).	64
Figura 12. Traslape en el uso del recurso vegetación (índice de Pianka) entre jaguares y sus 10 especies asociadas.	67
Figura 13. Traslape en el uso del recurso vegetación (índice de Pianka) entre pumas y sus las 10 especies asociadas.	68
Figura 14. Traslape en el uso del recurso sendero (índice de Pianka) entre jaguares y las 10 especies asociadas.	69
Figura 15. Traslape en el uso del recurso sendero (índice de Pianka) entre pumas y las 10 especies asociadas.	69
Figura 16. Traslape en el uso del tiempo (índice de Pianka) entre jaguares y las 10 especies asociadas.	70
Figura 17. Traslape en el uso del tiempo (índice de Pianka) entre pumas y sus las 10 especies asociadas.	71

Anexos

Anexo 1. Especies registrados mediante trapeo fotográfico durante 2008, 2010-2012 en la Reserva Ecológica el Edén y su Abundancia Relativa.	119
Anexo 2. Modelos probados para el análisis de importancia de los recursos en la presencia de los felinos dentro de la REEE.	120
Anexo 3. Especies de mamíferos consumidas por jaguar (<i>Panthera onca</i>) en la Reserva ecológica el Edén durante el periodo de estudio del 2011.	121
Anexo 4. Especies de mamíferos consumidas por puma (<i>Puma concolor</i>) en la Reserva Ecológica el Edén durante el periodo de estudio del 2011.	122
Anexo 5. Traslape en patrones de actividad entre los depredadores (jaguar y puma) y las especies asociadas en la REEE durante 2008, 2010-2012.	123
Anexo 6. Traslape en el uso del recurso vegetación entre jaguar (<i>Panthera onca</i>) y puma (<i>Puma concolor</i>) y sus especies asociadas en la REEE durante el 2008, 2010-2012.	126
Anexo 7. Traslape en el uso del recurso sendero entre jaguares (<i>Panthera onca</i>) y pumas (<i>Puma concolor</i>) y sus especies asociadas en la REEE, Quintana Roo.	128
Anexo 8. Traslape en el uso del recurso tiempo entre jaguares y pumas y sus especies asociadas.	130
Anexo 9. Cálculo del índice de Pianka para la superposición de la dieta de jaguares y pumas en la REEE.	131
Anexo 10. Comparación de densidades por diferentes modelos de jaguares, pumas y ocelotes en diferentes áreas de su distribución.	132

INTRODUCCION

Entender los procesos ecológicos por los cuales existe un equilibrio en los ecosistemas es complejo y requiere de un análisis de múltiples factores; en la actualidad, este tipo de estudios cobra más importancia, debido no solo a la pérdida de biodiversidad y la tasa de pérdida de las especies, sino también, a los cambios en el ambiente, ya que están afectando directamente a las poblaciones humanas.

Estudiar el ecosistema en su totalidad es prácticamente imposible; no obstante, hay especies indicadoras del buen funcionamiento del ambiente sin las cuales se puede presentar una cascada de cambios desde los niveles tróficos altos (esto es, depredadores tope) hasta elementos abióticos. Tales especies, en particular los carnívoros, son también consideradas especies sombrilla, ya que al ser especies de amplios ámbitos hogareños, su protección, protege indirectamente a todo el ecosistema donde se distribuyen.

Un ejemplo de lo anterior es el de los jaguares y pumas, especies en la cima de la cadena trófica cuya remoción puede provocar cambios en el ecosistema. Su distribución, que es simpátrica en el área de distribución del jaguar, torna interesante conocer cuáles son los mecanismos que permiten la coexistencia de estos grandes felinos. La teoría del nicho y la teoría de la competencia entre especies sostienen que la coexistencia de especies morfológicamente similares puede dar lugar a interacciones que produzcan una segregación en el uso del espacio; así mismo, el principio de exclusión competitiva postula que cuando los recursos son limitantes, dos especies pueden coexistir solamente a través de la diferenciación de sus nichos.

Con base en lo anterior, se realizó la presente investigación titulada “Selección de recursos y coexistencia del jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) en la Reserva

Ecológica el Edén, Quintana Roo, México”. Se explica cuáles son las relaciones entre carnívoros de gran tamaño y el ambiente, así como el uso que hacen de los recursos y las asociaciones que mantienen con otras especies. Tanto el jaguar como el puma son especies tope consideradas clave en el ecosistema. Por ende, entender el uso que hacen del ambiente y los recursos considerados prioritarios para su permanecía (p. ej., vegetación, cobertura arbórea, distancia a cuerpos de agua, especies asociadas, interacción entre codepredadores y la presencia humana) permitirá entender su importancia dentro de los ecosistemas. Este trabajo contribuirá a generar las bases para crear planes de conservación, tanto locales como regionales, que permitan no solo la conservación de estos felinos sino de los ecosistemas que habitan.

OBJETIVO GENERAL

Determinar los factores, particularmente el uso compartido de recursos espaciales, temporales y alimenticios, que permiten la coexistencia del jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) en la Reserva Ecológica el Edén, Quintana Roo, México (REEE).

OBJETIVOS PARTICULARES

- 1) Determinar la abundancia/densidad del jaguar, puma, otros felinos y de las presas (potenciales) asociadas para establecer si sus tamaños poblacionales dentro del área de estudio son indicadores de las relaciones (dominancia, subordinación o factor limitante) entre estas especies.
- 2) Identificar cual es traslape y el uso de hábitat que el jaguar, puma y especies asociadas hacen de los recursos a nivel espacial.
- 3) Indagar cuales son los patrones de actividad del jaguar, puma y especies asociadas para identificar: a) el grado de traslape que jaguares y pumas hacen del tiempo, b) equiparar si cada especie de felino hace un uso diferente del tiempo a través de los años y c) conocer el grado de traslape entre estos depredadores y las especies asociadas.
- 4) Evaluar las especies que se encuentran asociadas a ambos felinos y si está asociación es espacial y temporal
- 5) Determinar el nicho trófico de ambos felinos dentro de la Reserva Ecológica el Edén y sus alrededores.
- 6) Conocer los factores bióticos más importantes que determinan la presencia de jaguares y pumas en el área de estudio.

ANTECEDENTES

Debido a la importancia que tienen los grandes depredadores en el equilibrio ecosistémico, es preciso entender su papel en el ambiente y los efectos que traen consigo su pérdida o remoción. En la Península de Yucatán, se ha estimado que se encuentran las poblaciones más grandes de jaguares en México y los trabajos que se han realizado para conocer su biología aún son muy escasos como para entender la dinámica poblacional, el uso que hacen de los recursos y las interacción con otras especies (codepredadores, mesodepredadores y presas). Además, la tasa de pérdida de selvas tropicales va en aumento por la deforestación y cambios de uso de suelo; asimismo, en esta zona el aumento de la población humana y los complejos turísticos ponen cada vez más en peligro a las especies silvestres y en particular a los depredadores ápice que por su tasa de crecimiento poblacional baja, amplios ámbitos hogareños y tipo de alimentación, son más vulnerables. Por lo tanto, el conflicto humano-felino incrementa gradualmente conforme aumentan los factores de riesgo.

A continuación, se describen algunos términos y aspectos generales y específicos de la ecología del jaguar y el puma que son clave para entender los factores que permiten su coexistencia y supervivencia a largo plazo en el norte de la Península de Yucatán.

Importancia de los depredadores tope en el ecosistema

Los depredadores tope son definidos como aquellas especies que se encuentran en lo más alto de la cadena trófica y, por ende, no tienen depredadores naturales. La importancia de estas especies en los ecosistemas es que regulan las poblaciones de sus presas, las cuales se encuentran justo debajo de ellos en la cadena de alimentación; con ello impiden la sobrepoblación de algunas especies, lo cual a su vez frena la sobreexplotación de los recursos básicos y, con el tiempo, el colapso de un ecosistema (Berger *et al.*, 2001; Estes *et al.*, 2012). Este efecto sobre los niveles tróficos se conoce como cascada trófica (Di Bitetti, 2008). Se ha confirmado que la desaparición de estos depredadores ápice contribuyen a la extinción continua de especies y a la crisis global de pérdida de biodiversidad (Ray, 2005; Duffy, 2003; Beschta y Pipple, 2009).

Por ende, existen especies cuya conservación ayuda a mantener los ecosistemas en buen estado de salud. Especies como el jaguar y el puma, los felinos más grandes de América, son considerados como especies emblemáticas y su conservación tiene un efecto sombrilla; es decir, debido a que son especies con amplias áreas de actividad, al proteger su hábitat se está, a su vez, protegiendo especies con requerimientos espaciales menores (Conde *et al.*, 2011). De manera adicional, los grandes felinos son también especies indicadoras, ya que la presencia de una población viable es señal del buen estado de salud del ecosistema (Conde *et al.*, 2011; Letnic *et al.*, 2012).

Pérdida de poblaciones de felinos y su extinción

Pese a su importancia ecológica, las poblaciones de grandes carnívoros están en declive mundialmente debido a la pérdida de hábitat, fragmentación, cambio de uso de suelo, cacería tanto de los felinos como de sus presas, comercio de pieles y problemas con el ganado

(Weber y Rabinowitz, 1996; Dickson y Beier, 2002; Ogada *et al.*, 2003; Chávez, 2010). Por ejemplo, el 40% de la distribución original del jaguar se ha perdido por la deforestación y cambio de uso de suelo (Sanderson *et al.*, 2002; Zeller, 2007).

En México, la magnitud de la transformación del ambiente es cuantiosa; p. ej., se ha perdido gran parte de la cobertura vegetal, pues durante décadas se han deforestado miles de hectáreas de bosques, selvas y manglares, lo cual va en aumento, al igual que el crecimiento de la población humana (Ceballos *et al.*, 2007). La tasa de deforestación se estima como la más acelerada en selvas, con entre 50 y 80 mil hectáreas por año (Céspedes-Flores y Moreno-Sánchez, 2010). En total, la región sureste de México es la zona más afectada, la cual por sí sola representa poco más de 37% del total de la pérdida del recurso forestal en el país (Céspedes-Flores y Moreno-Sánchez, 2010).

En el caso del conflicto ganadero, tanto pumas como jaguares han sido objeto de caza por parte de los propietarios ya que se llegan a alimentar del ganado (Hoogesteijn *et al.*, 1992); sin embargo, muchos de los animales cazados no son los causantes de la depredación de animales domésticos (Moreno y Olmos, 2008). Individuos viejos o con alguna limitantes son los que suelen volverse un problema para los ganaderos; en algunos casos también se debe a la falta de presas naturales, a la destrucción del hábitat y a la dispersión de individuos jóvenes que deciden establecerse en los potreros por falta de territorios disponibles (Sáenz y Carrillo, 2002).

En México, el 66.6% de los felinos se encuentra en peligro de extinción (SEMARNAT, 2010). Entre ellos, está el jaguar (Armella, 2011), el cual está considerado dentro del apéndice I de CITES. Además, el puma, a pesar de tener una distribución más amplia, es considerado una especie que requiere de protección especial (Sedesol, 1994; Semarnat, 2010).

Selección y uso de recursos

El hábitat se ha definido como el espacio físico donde una especie vive naturalmente, el cual reúne las características físicas y biológicas (factores ambientales) que cubren las necesidades básicas de la especie; de manera local afecta la supervivencia y la reproducción de los organismos a través de la variación de recursos y las condiciones ambientales (Morrison, 2002).

La variación espacial y temporal en las condiciones del hábitat genera una presión selectiva que induce la elección del hábitat (Cody, 1985); es decir, los individuos utilizan los componentes del hábitat de diferente manera (Krauman, 1999) de acuerdo con su disponibilidad, abundancia o utilidad, y que les ofrezca cierta ventaja para cubrir sus requerimientos (Johnson, 1980; Hutton, 1985). En particular, los felinos han sido considerados por muchos autores como especies especialistas cuyos requerimientos son específicos, es decir, existen componentes imprescindibles en el hábitat que determinan la presencia de la especie y que son fundamentales para su supervivencia (Miquele *et al.*, 1999; Chávez, 2010).

La valoración de todos los recursos abióticos y bióticos que determinan la presencia de una especie en su hábitat se vuelve compleja, ya que la selección de recursos que hace la especie, dependerá no solo de ésta, sino también de la que hacen las especies con las cuales cohabita, particularmente depredadores, codepredadores y presas, lo cual puede limitar la distribución y uso de los recursos (Slagsvold, 1980; McLoughlin *et al.*, 2010). Adicionalmente, la población humana y sus efectos en el ecosistema también juegan un papel importante, modificando el uso y selección que la fauna silvestre hace de ellos (Balestrieri *et al.*, 2009; McLoughlin *et al.*, 2010).

El uso de recursos puede evaluarse desde tres enfoques con diferentes niveles de resolución (Johnson, 1980). *La selección de primer orden* es entendida como el intervalo

geográfico que ocupa una especie; La *selección de segundo orden* se refiere al hábitat que conforma el área de actividad de una especie o población y la *selección del tercer orden* es la que describe la selección de recursos dentro del área de actividad. Aunado a estos tres componentes, Miquel *et al.* (1999) consideran importante incorporar dos o tres factores más que pueden incidir en la selección de recursos, tales como las presas o especies con las cuales interactúa.

El uso de recursos, además de evaluarse desde esos tres niveles de resolución, puede estudiarse a partir de las interacciones entre depredadores de gran tamaño, las cuales se ha clasificado en cinco tipos: 1) evasión ya sea visual o por contacto olfativo; 2) selección diferencial de uso de hábitat como resultado de la evasión, selección de presas u otros factores; 3) competencia por explotación en el uso de los mismos recursos alimentarios; 4) robo de comida y 5) depredación interespecífica (Creel *et al.*, 2001; Caro y Stoner, 2003). Además, la manera en que se dan estas interacciones entre depredadores de gran tamaño ha sido estudiada tanto desde sus aspectos generales como de manera particular (Gittleman, 1985; Karanth y Sunquist, 1995, 2000; Palomares *et al.*, 1996; Taber *et al.*, 1997; Scognamillo *et al.*, 2003; Chávez, 2010; Foster *et al.*, 2010a, b).

Coexistencia

La primera aproximación al problema de la coexistencia ecológica fue planteada por Gause en 1934, quien declara que cuando dos especies compiten por los mismos recursos en un mismo espacio, uno de los competidores siempre dominara al otro, llevándolo a la extinción o a una modificación evolutiva o de comportamiento; esta aproximación es conocida como principio de exclusión competitiva. Posteriormente, con base en este principio se postula

que cuando los recursos son limitantes, dos especies pueden coexistir solamente a través de la diferenciación de sus nichos (Schoener, 1988; Begon *et al.*, 1988; Dayan y Simberloff, 1996).

Por lo tanto, el estudio de la partición de recursos ha permitido explicar los factores que permiten la coexistencia de dos especies similares. Gordon (2000), por ejemplo, analiza los límites interespecíficos de competencia entre el número de especies que pueden coexistir establemente (Schoener, 1974). Este tipo de estudios se lleva a cabo encontrando a pares de especies similares que coexisten y midiendo la diferenciación en los nichos.

El nicho ecológico fue definido como un hipervolumen de “n” dimensiones (o ejes del nicho) que corresponden a un número de factores bióticos y abióticos en los cuales las especies pueden exhibir respuestas diferenciales (Hutchinson, 1957). Es importante diferenciar los ejes del nicho más importantes para una especie, ya que medir cada uno de ellos sería imposible. Así mismo, establecer los ejes fundamentales del nicho de especies similares ayuda a determinar la partición de recursos y a entender que la coexistencia puede estar dada en un uso desigual de un determinado recurso o eje y no en todo el complejo de ejes (Gordon, 2000).

En consecuencia, se infiere que cuando dos especies depredadoras de gran tamaño coexisten pueden limitar mutuamente su distribución y abundancia mediante la competencia (Connell, 1983; Begon *et al.*, 1988), y que la segregación de nicho ayuda a explicar su coexistencia (Pianka, 1973; Palomares *et al.*, 1996; Owen-Smith y Mills, 2008).

Existen dos mecanismos de competencia entre especies. Uno es el de explotación, en el que los competidores reducen la cantidad de recursos disponibles para la otra especie, y el otro es el de interferencia, en el que un individuo reduce la habilidad del otro para hacer uso de esos recursos (Carothers y Jaksic, 1984). Tradicionalmente, los estudios sobre competencia han tratado de encontrar evidencia de competencia por explotación (Carothers y Jaksic, 1984;

Linnel y Strand, 2000). Sin embargo, la competencia por interferencia ha recibido más atención en los últimos años, y se ha encontrado evidencia de que juegan un papel clave en las interacciones entre especies de carnívoros (Hersteinsson y Macdonald, 1992; Durant, 1998, Palomares y Caro, 1999; Linnel y Strand, 2000; Donadio y Buskirk, 2006). Por lo general, ambas formas de competencia aumentan con el grado de superposición en el uso de los recursos y cuando los recursos son limitados (Karanth y Sunquist, 1995, 2000; Linnel y Strand, 2000; Donadio y Buskirk, 2006).

Coexistencia entre felinos

El uso de los recursos es considerado como un proceso de optimización en el que se involucran factores como recursos alimentarios, densidad poblacional, tamaño corporal, competidores, codepredadores, tipo de vegetación y forma del terreno (Johnson, 1980). Se han propuestos mecanismos que expliquen la coexistencia de depredadores, los cuales envuelven complejas interacciones en el uso de hábitat y de presas, como son el tipo o tamaño de la presa (Gittleman 1985, Karanth y Sunquist, 1995, 2000; Taber *et al.*, 1997; Scognamillo *et al.*, 2013), biomasa consumida (Chávez, 2010), selección de hábitat (Fedriani *et al.*, 1999) o uso diferencial del espacio (Hanski, 1994; Creel y Creel, 1996; Durant, 1998; Chávez, 2010).

Por ejemplo, en especies de felinos de gran tamaño que coexisten se ha visto que la densidad de estos fluctúa con base en diferentes factores como son la densidad de los codepredadores y la base de presas. En ambientes donde los tigres y leopardos coexisten la densidad de ambos varía dependiendo principalmente del número de presas de mediano y gran tamaño (Karanth y Nichols, 1998). En donde estas presas son abundantes, la densidad de ambos felinos es alta. Sin embargo, en donde hay modificaciones en el ambiente que promuevan cambios en la densidad de presas pueden ocurrir dos escenarios. El primero es que

cuando estas presas se vuelven escasas, la especie más dominante se alimenta de las presas de gran tamaño y la densidad del felino más débil disminuye; en el segundo escenario, el felino que tenga una amplitud de nicho más amplia y se alimente de especies de menor tamaño tiende a ser más abundante, tal como ocurre con tigres y leopardos (Karanth y Nichols, 1998).

Además de una base de presas adecuada, existen otros factores que pueden afectar la coexistencia de depredadores de gran tamaño, como ciertas características ambientales que pueden desfavorecen la presencia de alguno de los felinos, p. ej., el terreno de escape (Karanth y Nichols, 1998) o ciertos terrenos que benefician la presencia de alguno de los felinos. Un ejemplo de este último caso son las tierras inundables, que para el jaguar, dada su estructura ósea y especialización en su dieta, le permiten ser más abundantes en comparación con los pumas (Caselli, 2008).

Generalidades en el conocimiento del jaguar y puma

El jaguar y el puma son dos especies simpátricas a lo largo de toda la distribución del jaguar. Este último se distribuye en una gran variedad de hábitats, incluyendo matorrales, bosque de pino-encino, selvas, manglares y tierras inundables (Ceballos *et al.*, 2005; Monroy-Vilchis *et al.*, 2009), y se le encuentra por debajo de los 3 800 msnm, pero con más frecuencia a menos de 1 000 m (Ceballos *et al.*, 2005).

En general, se sabe que el jaguar hace selección de hábitat; por ejemplo, se ha descrito que selecciona zonas boscosas (selvas medianas y altas), evade las zonas modificadas y prefiere zonas cercanas a cuerpos de agua (Cullen, 2006; Chávez, 2010; Conde *et al.*, 2010).

El puma (*Puma concolor*), por su parte, es una especie con una distribución más amplia y tiene una mayor tolerancia a ambientes extremos (Sunquist y Sunquist, 1989). Su presencia se ha asociado a acantilados y vegetación densa, describiéndose estos como los

sitios más usados por la especie (Dixon, 1981); sin embargo, debido a la amplia gama de ecosistemas en los que se encuentra en México, se asocia con todos los tipos de vegetación y, por ende, de micro-hábitats (Chávez, 2005). La especie selecciona preferentemente los bosques de pino-encino, a altitudes mayores de 1 800 m, en pendientes pronunciadas mayores a 1 047 m y manteniéndose a distancia mayores a 3 500 m de los caminos y 2 326 m de los poblados (Rodríguez-Soto *et al.*, 2013); áreas que son de difícil acceso para el hombre y factor principal que limita a la especie en su distribución (Logan y Sweanor, 2001).

En general, para ambas especies, las variables ambientales que más contribuyen a su distribución son el tipo de vegetación, cobertura vegetal y distancia a las carreteras (Schaller y Crawshaw 1980; Scognamillo *et al.*, 2003; Zarza, *et al.*, 2007; Conde *et al.*, 2010; Chávez, 2010), el tipo de camino, época del año y elevación (Conde *et al.*, 2007) y distancia a cuerpos de agua (Foster *et al.*, 2010 a), presas (Núñez *et al.*, 2000; Scognamillo *et al.*, 2003; Cullen *et al.*, 2013). También se han realizado estudios considerando el sexo de los animales (Conde *et al.*, 2010) y el efecto de las actividades antropogénicas (Romeu, 1996; Miller y Rabinowitz, 2002; Núñez *et al.*, 2002; Sanderson *et al.*, 2002; Zarza *et al.*, 2007; Scognamillo *et al.*, 2003; Cullen *et al.*, 2013).

Coexistencia entre jaguares y pumas

Los factores que se considera permiten la coexistencia de jaguares y pumas son la evasión (Aranda y Sánchez-Cordero, 1996), uso desigual de los recursos a través de la subordinación —es decir, mediante el desplazamiento de las especies más “débiles” a ambientes marginales (Woodroffe, 200; Foster *et al.*, 2010^a; Foster *et al.*, 2010b)—, dieta (Aranda, 1994; Aranda y Sánchez-Cordero, 1996; Núñez *et al.*, 2000; Scognamillo *et al.*,

2003; Paviolo, 2010), vegetación y cobertura (Chávez, 2010; Maffei, *et al.*, 2004), tamaño y conservación del hábitat (Foster *et al.*, 2013a) y uso del tiempo (Paviolo, 2010; Foster *et al.*, 2013; Hernández-Saint Martín *et al.*, 2013), como sucede en otros carnívoros que coexisten (Karanth y Sunquist, 1995; Ray y Sunquist, 2001).

Las siguientes son algunas de las variables más importantes mencionadas en la literatura respecto a la coexistencia de grandes felinos.

Densidad. Si bien una densidad alta de felinos indica directamente que un ecosistema mantiene un buen estado de salud y, por ende, una base de presas adecuada que facilita la coexistencia (Karanth y Nichol, 1995, 1998, 2000; Cozzi *et al.*, 2012), una fluctuación en este parámetro poblacional indicaría, por lo tanto, cambios en la base de presas (Paviolo, 2010) y una modificación en la densidad de alguna de las especies de felino (Karanth y Nichol, 1998, Paviolo, 2010; Cozzi *et al.*, 2012). En el caso de jaguares y pumas, se alimentan de presas de gran tamaño, cuando existe escases de especies como pecarís, la abundancia de jaguares disminuyen y la densidad de pumas aumenta (Haines, 2006). El incremento en la abundancia de pumas puede deberse a una base de presas más amplia y de menor tamaño (Scognamillo *et al.*, 2003; Paviolo, 2010).

Hábitat. Las especies de grandes felinos tienden a hacer un uso desigual de los tipos de vegetación (Chávez, 2010). Por ejemplo, en la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, los jaguares usan menos los bosques tropicales y los humedales que los pumas (Chávez, 2010); en contraste, en otra porción de la Selva Maya se ha documentado un traslape en el uso del hábitat de hasta el 93% (Estrada, 2008). De acuerdo con Foster *et al.* (2010a), la presencia de jaguares y pumas dentro de porciones de bosque conservados en Belice no mostró una

diferencia en la presencia de ambas especies, mientras que sí lo hizo en parches de bosque fragmentado. En dicha área perturbada, los jaguares fueron fotografiados con mayor intensidad.

Tipo de sendero. Ambos felinos han mostrado también amplia preferencia por el tipo de sendero. Los caminos anchos no pavimentados rodeados de cobertura vegetal densa son usados por los felinos para facilitar sus movimientos (Rabinowitz y Nottingham, 1986; Dickson y Beier, 2002) y, además, les dan acceso rápido a vegetación secundaria donde las presas son más vulnerables (Dillon y Kelly, 2008; Davis *et al.*, 2010), asimismo, su longitud y la presencia del humano afectan la presencia de estas especies aunque, al parecer, son los jaguares quienes los usan más (Foster *et al.*, 2010a).

En Jalisco, México, estos gatos hacen un mayor uso de arroyos, ya que ofrecen una vía más rápida para desplazarse que dentro de la selva, una temperatura más baja y disponibilidad de agua en temporada de secas (Núñez *et al.*, 2002).

Patrón de actividad. Otro de los ejes en los que se ha medido el traslape de nicho es el uso del tiempo. Ambas especies se encuentran por lo general activas durante todo el día; sin embargo, la variación en este eje, varía a lo largo de la distribución de ambos felinos y se debe a diferentes factores. Se ha sugerido que esta diferencia en actividad puede deberse a la heterogeneidad del hábitat, picos de actividad y actividad asociada a determinadas especies presa (Sunquist, 1981; Emmons, 1987, Karanth y Sunquist, 2000; Hernández-Saint-Martin *et al.*, 2013).

La variación en el uso del tiempo también puede deberse a la época del año y al tipo de hábitat, pues estos elementos permiten un menor esfuerzo de búsqueda de presas en

determinadas épocas (Scognamillo *et al.*, 2003). Otro ejemplo de cambio en el uso del tiempo debido a sus principales presas es el reportado en pumas (Chávez *et al.*, 2005; Estrada, 2008); esto es, ser activo durante todo el día le permite depredar sobre una base de presas más amplia (Oliveira, 2002; Scognamillo *et al.*, 2003). Así mismo, Harmsen *et al.* (2010) muestran evidencia de que la actividad de las principales presas de jaguares y pumas que es regida por el ciclo lunar, promueve el cambio de alimentación de ambos felinos. Es decir, hay un traslape en el uso del tiempo (actividad nocturna) entre felinos y sus presas principales.

Dieta. Ambos felinos requieren cobertura vegetal densa y grandes extensiones de terreno; cuando el traslape de hábitat y patrón de actividad es alto, la segregación de nicho depende de la dieta (Foster *et al.*, 2010b; Núñez *et al.*, 2002; Estrada, 2006). De acuerdo con los trabajos realizados, ambos felinos son oportunistas y concentran su dieta principalmente en mamíferos (Taber *et al.*, 1997; Núñez *et al.*, 2000; Oliviera, 2002; Scognamillo *et al.*, 2003; Novack *et al.*, 2005; Weckel *et al.*, 2006). Además, jaguares y pumas son muy selectivos de sus presas principales, lo que los hace especialistas (Scognamillo *et al.*, 2003; Chávez, 2010). Por ejemplo, predominan las de mayor tamaño, pues conforman entre 86-95% de su dieta; destacan el pecarí de collar, pecarí de labios blancos, temazate, venado cola blanca, coatí, agutí, paca, y armadillo (Chávez *et al.*, 2010).

La segregación del nicho trófico se debe principalmente al tipo, tamaño, edad y número de animales consumidos. Además, la segregación está dada en la probabilidad de caza, por ejemplo, especies gregarias pueden garantizar una mayor oportunidad de éxito. Aunque en el caso de especies gregarias agresivas su selección parece deberse a la ganancia energética

más que al riesgo de heridas (Sunquist y Sunquist, 1989). Estudios de caso muestran que los jaguares se alimentan de especies más grandes mientras que los pumas de presas medianas (Scognanillo *et al.*, 2003) aunque este patrón varía a lo largo de su distribución (Cascelli, 2008; Márquez, 2014). Considerando la biomasa consumida, cuando el traslape en el nicho trófico es alto, la segregación está dada por las presas que son utilizadas en menor medida, ya sea debido a su tamaño o menor número (Núñez *et al.*, 2002).

Importancia del estudio de jaguares y pumas en el norte de la Península de Yucatán

Es poco lo que se sabe de los requerimientos ambientales tanto de pumas como de jaguares, así como de los efectos de su asociación con la pérdida de hábitat (Conde *et al.*, 2007) y sus interacciones con otros carnívoros simpátricos (Ray y Sunquist, 2001). Como se ha demostrado en trabajos recientes, los paradigmas sobre los grandes felinos han cambiado; por ejemplo, el puma, felino que por su amplia distribución se consideraba una especie altamente tolerante a la perturbación humana (Logan y Sweanor, 2001), hoy en día se sabe que es una especie frágil y altamente vulnerable a la perturbación humana, al igual que el jaguar (Dickson y Beier, 2002; Foster *et al.*, 2010 a; Rodríguez-Soto *et al.*, 2013).

El puma en México ha sido, en general, poco estudiado y, por ende, se cuenta con pocos trabajos científicos (Monroy-Vilchis y Soria-Díaz, 2013). Por otra parte, son pocos los trabajos que hablen del uso que el jaguar hace del hábitat; por ejemplo, en la Península de Yucatán sólo existe un trabajo sobre el sur de dicha región (Chávez, 2010), mientras que sobre el norte de ésta solo se describe su densidad, específicamente el caso de la reserva de Ría Lagartos (RBRL) y áreas aledañas, incluyendo las reservas del Zapotal, Yum Balam y Dzilam (Faller, *et al.*, 2007).

Dada la falta de información sobre el uso y selección que pumas y jaguares hacen del hábitat, su importancia en los ecosistemas, la falta de desconocimiento de los factores bióticos y abióticos que permiten su coexistencia, la potencial alta concentración de jaguares y la gran extensión de selvas remanentes, la Península de Yucatán es considerada de alta prioridad para generar conocimiento acerca de las poblaciones de jaguares y otros felinos asociados (Ceballos *et al.*, 2005).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. La Reserva Ecológica el Edén se ubica en el norte del estado de Quintana Roo, México, en el municipio de Lázaro Cárdenas, a los 21° 36' y 20° 34' N y los 87° 06' y 87° 45' W, se encuentra entre los 5 y los 10 msnm (Lazcano-Barrero *et al.*, 1992), abarca un total de 3, 077.14 ha. Pertenece a la región biológica conocida como Yalahau, (Gómez-Pompa *et al.*, 2003; Gómez-Pompa *et al.*, 2011) (Figura 1, 2). La REEE cuenta con cinco tipos de vegetación: 1) selva mediana subcaducifolia, la cual se compone de árboles que alcanzan alturas entre los 10 y 15 metros y en la que destacan las especies *Lysiloma latisiliqua*, *Manilkara zapota*, *Metopium brownei* y la palma *Thrinax radiata*; 2) acahual que es la vegetación secundaria derivada de la selva mediana, con árboles de entre 7 y 10 m de altura y en él predominan *Bursera simaruba*, *Metopium brownei* y *Swartzia cubensis*; 3) bosques inundables (tintales y manchones de anonáceas), donde predominan *Byrsonima bucidaefolia*, *Erythroxylon confusum* y *Haematoxylon campechianum*, los cuales tiene altura menor a 10 m y permanecen inundados entre 4 y 6 meses al año; 4) dos pequeños fragmentos de bosque de anonáceas que se localizan en la parte norte de la reserva y en los que dominan *Annona glabra* y una especie de helecho, *Achrostichum danaefolium* y, por último, 5) sabanas que se encuentran entre los tintales y los pantanos de *Cladium* sp. y están dominadas por *Acoelora wrightii* con individuos dispersos del árbol leñoso *Crescentia cujete*. En la REEE también es posible encontrar pantanos dominados por *Typha dominguensis* en zonas con depresiones y suelos más profundos que son húmedos todo el año excepto en los años con mucha sequía (Schultz, 2003).

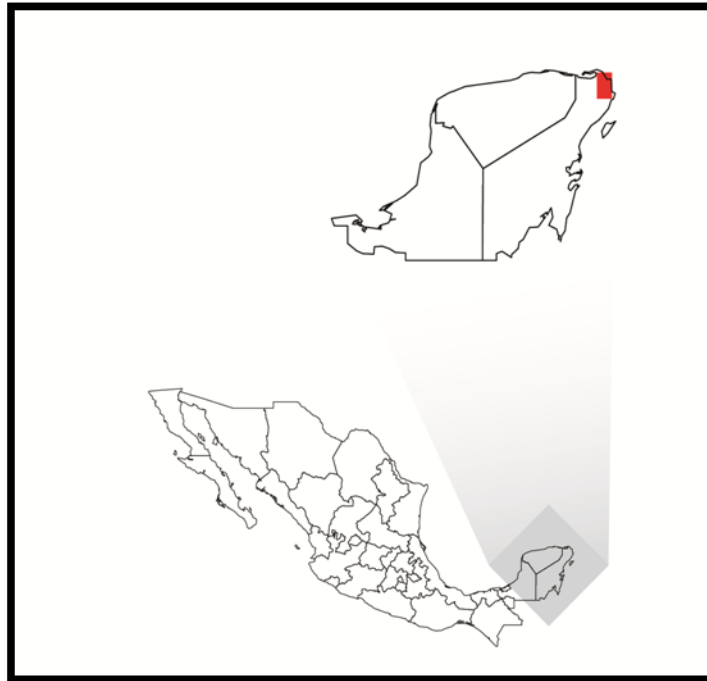


Figura 1. Ubicación de la Reserva Ecológica el Edén (REEE), Quintana Roo, México.



a)



b)



c)

Figura 2. Área de estudio. a) brechas dentro de selva mediana subperenifolia, b) camino ancho en los acahuales y c) cenote Benita, en la REEE.

Diseño de muestreo y selección de sitios. El estudio se realizó de julio a septiembre del 2008, octubre a diciembre del 2010, mayo a julio del 2011 y agosto a noviembre del 2012. Se empleó el método de trampeo fotográfico. Se usaron cámaras marca Cuddeback Expert, Capture, Capture IR, Moultrie y Wildview. Para su instalación se siguió el diseño del CENJAGUAR (Chávez *et al.*, 2007), el cual consiste en seleccionar dos o tres estaciones (sitios donde se colocan las cámaras) en una parcela de 9 km². Se establecieron al menos nueve de estas, contiguas y, en cada una, por lo menos una estación fue “doble” (es decir, en ella se montaron dos cámaras, una frente a la otra).

En el 2008 se colocaron 27 estaciones, de las cuales nueve se ubicaron en selva mediana (SM) y 18 en acahuales, y estuvieron activas durante 65 días. En el 2010, se colocaron 24; 10 en SM y 14 en acahuales, y estuvieron activas por 48 días. En el 2011 se usaron 22 cámaras; 10 en SM y 12 en acahuales, y estuvieron activas por 82 días. En el 2012 se instalaron 34 cámaras; 12 en SM y 22 en acahuales, y funcionaron durante 72 días. Las cámaras fueron colocadas en veredas utilizadas por el hombre, brechas corta fuego y caminos de terracería de aproximadamente 6-8 metros de ancho, con una distancia que varió entre 1 y 3 km una de otra. Las cámaras estuvieron activas 24 horas por día y fueron revisadas cada 15 días para asegurar su correcto funcionamiento.

Identificación de las especies e individuos. Los felinos fotografiados fueron diferenciados entre sí, ya sea por su patrón de rosetas individuales en el caso de jaguares, ocelotes y tigrillos y, en el caso de los pumas, por marcas conspicuas (como la forma de la cola, cicatrices y muescas en las orejas) y marcas temporales (cicatrices o heridas que desaparecen a través del tiempo), coloración y forma de la cola, manchas en la parte interna de las patas y la forma y porte del animal (Kelly *et al.*, 2008).

Selección y uso de información. En todos los análisis se utilizaron registros (eventos) independientes de cada especie, tales como: 1) en las fotografías consecutivas que no fue posible identificar a cada animal de la misma especie como individuo distinto, se consideraron fotografías independientes a cada una de ellas con una separación de 3 horas entre un evento y otro, 2) fotografías consecutivas de individuos diferentes de la misma especie plenamente identificables y 3) una fotografía con múltiples individuos, se consideró a cada uno de los ejemplares un evento.

Recursos. La evaluación del uso de hábitat se realizó al considerar los siguientes recursos: 1) tipo de vegetación (selva mediana y acahual) y 2) senderos (brechas, brechas corta fuego y caminos amplios de entre 6-8 m de ancho). Además, se analizaron los patrones de actividad (nocturno de 20:00 a 6:00 h, crepuscular, de 6:00 a 8:00 y de 18:00 a 20:00 h y diurno, de 8:00 a 18:00 h) (Monroy-Vilchis *et al.*, 2011). Adicionalmente, se hizo una agrupación de horas por pares, iniciando a las 00:00, para conocer los picos de actividad.

Las especies consideradas para realizar el análisis de asociación fueron mamíferos y algunas aves de hábitos terrestres o semiterrestres que fueron fotocapturadas. Se incluyeron la siguientes categorías 1) aves: chachalaca (*Ortalis vetula*), hocofaisán (*Crax rubra*), pavo ocelado (*Meleagris ocellata*) y rascón (*Aramides cajaneus*); 2) mamíferos: ardilla (*Sciurus* sp.), armadillo (*Dasypus novemcintus*), cereque (*Dasyprocta puntata*), coatí (*Nasua narica*), coyote (*Canis latrans*), eira (*Eira barbara*), mapache (*Procyon lotor*), mono araña (*Ateles geoffroyi*); oso hormiguero (*Tamandua mexicana*), tepezcuintle (*Cuniculus paca*), tigrillo (*Leopardus wiedii*), tlacuache (*Didelphis* sp.), zorrillo bilineado (*Conepatus semiestratus*), zorrillo manchado (*Spilogale putorius*), zorra (*Urocyon cinereoargenteus*), pecarí de collar

(*Tayassu tajacu*), venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), temazate (*Mazama temama*) y 3) codepredadores: ocelote (*Leopardus pardalis*), jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*). Para un segundo análisis, se generaron categorías por grupo taxonómico y peso. Por lo tanto, se consideraron mamíferos grandes (8-26 kg), mamíferos medianos (3-8 kg) mamíferos pequeños (1-3 kg), aves grandes (2-6 kg) y aves pequeñas (< 2 kg); estas agrupaciones fueron de acuerdo a las propuestas por Davis *et al.* (2010) (Anexo 1). Además, se consideraron los registros del humano, como otra especie más que influye sobre el uso que tanto el jaguar como el puma hacen de los recursos.

Abundancia relativa. Se utilizó el número de registros independientes de cada una de las especies por unidad de esfuerzo (Maffei *et al.*, 2002; Yasuda, 2004; Monroy-Vilchis *et al.*, 2011). Se empleó la fórmula

$$AR=C/EM*1000$$

Donde: C representa las capturas o eventos fotográficos independientes, EM el esfuerzo de muestreo (número de cámaras por días de muestreo total) y 1000 días-trampa como la unidad estándar.

Densidad. La densidad se calculó solo para jaguares, pumas y ocelotes debido a que el número de registros obtenidos para cada uno no eran suficientes para realizar el cálculo en los programas CAPTURE y SPACECAP.

La densidad se calculó por medio de tres aproximaciones; las dos primeras a partir de la abundancia generada por el programa (CAPTURE) (Rexstad y Burnham, 1991) el cual hace

uso de la probabilidad de captura (p) para producir estimaciones del tamaño de la población, bajo dos supuestos: 1) la población es cerrada demográfica y geográficamente (Silver *et al.*, 2004) y 2) todos los individuos tienen una probabilidad de captura mayor a cero. Para asegurar la primera condición, el periodo de estudio por año fue menor a 90 días. Además, CAPTURE realiza una serie de pruebas para evaluar el comportamiento de los registros por individuo y determinar cuál modelo se ajusta mejor a los datos. En esta etapa, los datos se corren con cada modelo y se les asigna un valor entre 0 y 1, el cual, entre mayor sea, indica que el modelo tuvo un mejor comportamiento. Así, los modelos que explicaron mejor el comportamiento de los individuos fueron el Mh (heterogeneidad individual) que adjudica probabilidades de captura diferentes para cada individuo, las cuales permanecen iguales a través de cada ocasión de muestreo y el M0 (“modelo nulo”) que asume que no hay variación en la probabilidad de capturas asociadas a los individuos u ocasiones (Karanth y Nichols, 1998, 2000, 2002); estos modelos usan el estimador *jackknife* y nulo, respectivamente (ver Otis *et al.*, 1978).

La densidad de los felinos se estimó dividiendo la abundancia relativa generada por CAPTURE entre el área efectiva de muestreo (AEM). Esta última se construyó adicionando un *buffer* (o zona de amortiguamiento) al perímetro de la superficie que abarcaba todas las estaciones de fototrampeo (polígono mínimo convexo –PMC–), de esta manera, las áreas de actividad de todos los individuos fotografiados fueron incluidas dentro de ese espacio.

El PMC para cada año de estudio fue de 63.0 km² en el 2008, 47.8 km² en el 2010, 54.0 km² en el 2011 y 75.1 km² en el 2012. A dicha área, posteriormente, se le adicionó un área *buffer* para formar el área efectiva de muestreo (Cuadro 1).

Para el procedimiento anterior, se emplearon dos aproximaciones; por un lado, se utilizó la media de la distancia máxima de movimiento de aquellos animales capturados en más de dos

estaciones de fototrampeo (MMDM, por sus siglas en inglés) y, por el otro, la mitad de esa medida (HMMDM) (Silver, 2004). Para ello se empleó el software ArcView 3.2 (ESRI, 1998).

Estimación de la densidad a partir del paquete SPACECAP. Este paquete utiliza un modelo bayesiano (Borchers y Efford, 2008). Estima directamente la densidad utilizando tanto las historias de captura de los individuos, como los sitios específicos de las estaciones de trampeo. Se aplicó la misma duración de los muestreos que en los modelos temporales de CR (para más detalles del programa, consulte Gopalaswamy *et al.*, 2012). De igual forma, se especificó el modelo nulo con una función de detección media normal y un proceso binomial de presencias. Para obtener las estimaciones de los parámetros se utilizó un método de simulación de cadenas de Markov. En todos los análisis se utilizaron las especificaciones propuestas por Noss *et al.* (2012).

Dieta

Trabajo de campo. En el 2011, se recolectaron excretas durante el periodo de muestreo; para tal efecto, se siguieron los diferentes caminos de acceso a la Reserva y, dentro de ella, en las brechas corta fuego y brechas hechas por el hombre. Los excrementos fueron colectados y guardados en bolsas o recipientes de plástico; cada excreta fue dividida en dos porciones; una para el análisis de ADN el cual nos permitiría saber el origen de la muestra y la otra sección para el análisis de los componentes de la dieta. Cada bolsa fue etiquetada con fecha, ubicación (georreferencia), nombre del lugar, colector y algunas observaciones relevantes. A cada excreta se le asignó una clave que indicaba el número de excremento, colector, ubicación y fecha.

El análisis de las muestras se realizó en el Laboratorio de Nutrición Animal del Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo.

Identificación del origen de las excretas. Las muestras para el estudio de ADN se enviaron a la Estación Biológica de Doñana, España, para la determinación del origen de éstas. Se aplicó el protocolo de clasificación rápida de PCR (PCR-PCR), el cual consiste en una amplificación de diagnóstico múltiple con base en secuencias de ADN mitocondrial NADH5 (ADNmt), que produce un patrón de bandas características para cada especie; éstos fueron corridos en gel de agarosa (Roques *et al.*, 2011).

Procesamiento de excretas

Para el análisis de la dieta, el procedimiento se dividió en tres etapas.

Primera etapa. Se lavaron las excretas utilizando tamices de diferente diámetro; cuando las excretas estuvieron secas, se separaron los restos sin humedecer (lo cual es recomendable para evitar que el material se degrade o dañe). Posteriormente, los restos se colocaron en bolsas de polipapel y se secaron en una estufa de calor forzado a 45 °C, por 24 h.

Los restos fueron colocados en cajas Petri y, con ayuda de pinzas y agujas de disección, se separaron los componentes para ser identificados. Los restos (pelo, hueso, residuos vegetales, escamas o garras) ya separados, se almacenaron individualmente en bolsas previamente etiquetadas con una clave asignada.

Segunda etapa. Procesamiento del pelo por medio del protocolo que se describe a continuación.

1. Se colocó una muestra de pelo en una caja de Petri con alcohol (96% o absoluto). El alcohol cubrió el pelo; se dejó ahí por 24 horas.

2. El pelo se sacó del alcohol y se colocó en papel absorbente mientras se lavaba la caja Petri, en la cual se volvió a colocar el pelo, pero ahora con xilol. Se dejó 24 horas más.
3. Montaje de la muestra: se colocó una gota de bálsamo de Canadá en el centro del portaobjetos, se colocó pelo por pelo, tomándolo directamente de la caja de Petri.
4. Cuando se tuvieron los pelos montados, se colocó el cubreobjetos iniciando de un extremo hacia el otro (para evitar la formación de burbujas).
- 5.-Las muestras ya montadas se dejaron secar de 15 a 20 días, para posteriormente poderlas observar en el microscopio.

Tercera etapa

Identificación de pelo. Se fundamentó en que una característica distintiva de los mamíferos es el pelo, el cual presenta una variación en el patrón de escamas y médula (Monrroy, 2003); por ende, el pelo fue identificado en un microscopio compuesto con los objetivos 10/.25 y 25/.50 en el laboratorio del Conejos Centro de Investigación Científica del Estado de México (COCICEMAC). En el Laboratorio de Arqueozoología del Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH), se sacaron fotografías de la médula del pelo a través del microscopio, para ello se utilizó un adaptador, una cámara Cannon con filtro azul, un filtro polarizador y un analizador.

Identificación de huesos. Los huesos fueron separados por forma y textura e identificados visualmente. Para la identificación se utilizó bibliografía de referencia como un primer paso (Sisson y Grossman, 1963; Olsen y Stanley, 1964, 1982); posteriormente, se utilizó la colección de referencia del Laboratorio de Arqueozoología del INAH.

Análisis de los datos

Análisis de la dieta de jaguares y pumas. Con las muestras identificadas se realizaron los siguientes cálculos.

Frecuencia absoluta (FA), que indica las veces que aparece una presa (especie) en el total de los excrementos.

Frecuencia de ocurrencia (FO), que representa el porcentaje de los excrementos en que aparece una especie presa.

$$FO = (F_a / N) * 100$$

En la que:

F_a= Frecuencia absoluta de la especie (presa).

N= Número total de excrementos analizados.

Porcentaje de aparición (PA), que indica el porcentaje en que aparece una especie respecto al total de los componentes (especies), y se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$PA = (F_a / F_t) * 100$$

En la que:

F_a= Frecuencia absoluta de la especie (presa).

F_t= Suma de todas las especies (presa).

El Factor de corrección de Ackerman *et al.* (1984) se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$Y = 1.980 + 0.035x$$

En la que:

Y= Peso de alimento consumido para generar una excreta por especie presa.

x= Peso promedio de la presa viva (kg).

Este factor de corrección se utiliza para no sobrestimar la importancia de especies grandes o subestimar la importancia de las presas pequeñas en la dieta de los felinos, lo que sucedería si solo se representara la dieta a través de frecuencias o porcentajes de aparición (Ackerman *et al.* 1984).

Biomasa relativa consumida (BRC), que fue utilizada para corregir la subrepresentación de las presas grandes y pequeñas.

$$BRC = (FA * Y) / \sum(FA * Y)$$

En la cual:

BRC= Biomasa relativa consumida (%).

FA= Frecuencia absoluta.

Y= Peso de alimento consumido para generar una excreta por especie presa.

Número relativo de organismos consumidos:

$$NROC = (BRC / p) / \sum(BRC / p)$$

En la cual:

BRC= Biomasa relativa consumida (%).

P= Peso promedio de la presa (kg).

Amplitud del nicho trófico. Para determinar la amplitud del nicho trófico de cada especie (jaguar y puma) se empleó el índice estandarizado de Levin (Krebs, 1989), mediante la siguiente fórmula:

$$B_i = \frac{1}{n-1} \left(\frac{1}{\sum_j p_{ij}^2} \right)$$

En donde: B_i es el índice estandarizado de Levin para el depredador i ; P_{ij} es la proporción de la presa j en la dieta del depredador i (FO= frecuencia de ocurrencia) y n corresponde al número de componentes alimentarios (presas).

Este índice toma valores de 0 a 1. Cuando los valores de B_i son cercanos a cero, el depredador se considera especialista debido a que utiliza un número bajo de recursos y presenta una preferencia por ciertos componentes. Cuando los valores son cercanos a 1, su espectro es generalista, lo que indica que utiliza todos los recursos sin ninguna selección.

Asociación entre el jaguar, puma y las especies con las que cohabitan. Se realizaron tablas de contingencia 2X2 y se sometió a prueba la hipótesis nula H_0 : Las especies se distribuyen de manera independiente. La hipótesis se evaluó por medio de una prueba de χ^2 con un nivel de significancia de $\alpha = 0.05$. El estadístico de prueba sugerido por Ludwing y Reynolds (1988), con el factor de corrección de Yates, fue

$$\chi_c^2 = \frac{N[|(ad) - (bc)| - (N/2)]^2}{mnr s}$$

En la que:

a= el número de unidades de muestreo (estaciones) (UM) donde ambas especies coinciden; b= el número de UM donde A ocurre, pero no B; c= el número de UM donde B ocurre, pero no A; d= el número de UM donde ninguna de las dos especies fue encontrada; N= número total de UM ($N= a + b + c + d$); $m= a + b$; $n= c + d$; $r= a + c$; $s= b + d$. Por lo tanto, si $X_c^2 > X_c^2$, donde X_c^2 es el cuantil $1 - \alpha$ de la distribución χ^2 con 2 grados de libertad, entonces se rechaza la hipótesis de independencia en la distribución de las especies.

Uso de los recursos. Para este análisis se consideró a jaguares, pumas y todas aquellas especies que presentaron una asociación con los grandes felinos, específicamente aquellos con más de tres registros por año (armadillo, tlacuache, coatí, pecarí, venado, temazate, pavo ocelado y hocofaisán) y mesodepredadores (ocelote y zorra).

Se postuló como hipótesis nula que los recursos o el tiempo no son seleccionados por la especie o, dicho de otra manera, que la selección de éstos se debe al azar. La prueba se realizó con el estadístico de χ^2 de Pearson. Se usaron las frecuencias de capturas fotográficas como observaciones en cada una de las categorías del recurso vegetación: (SM y acahuales); sendero (brechas, brechas corta fuego y caminos anchos); patrón de actividad (diurno, crepuscular y nocturno) y horarios de actividad (es decir, se analizaron las agrupaciones por cada 2 horas para destacar los picos de actividad). Como valores hipotéticos se utilizaron las proporciones esperadas bajo selección al azar; esto es, el porcentaje de estaciones colocadas en determinado recurso.

Para analizar el tiempo, suponiendo que el patrón de actividad es al azar; esto es, que la probabilidad de capturar un individuo es proporcional a la duración del período de observación, las proporciones esperadas son 10/24 para los periodos diurno y nocturno, y de

4/24 para el periodo crepuscular. La proporción esperada en un horario de actividad al azar es 2/24 por cada par consecutivo de horas.

Para probar la hipótesis nula de que los recursos o el tiempo fueron usados de acuerdo a su disponibilidad, se calcularon, mediante *bootstrap* (Efron y Tibshirani, 1993), los intervalos de confianza de Bonferroni para conocer la proporción de uso (dado el tamaño de muestra, la distribución espacial de las cámaras trampa, la dependencia de las observaciones entre cámaras aledañas y la violación del supuesto de normalidad). Estos intervalos se calcularon en el paquete estadístico implementado en R. El número de repeticiones *bootstrap* de la proporción observada fue de 10 000, con un nivel de confianza $1 - \alpha/2k$ utilizando el método de percentiles, donde k es el número de categorías del recurso. El estadístico utilizado para probar $H_0: p_i = p_0$ (donde p_i es la proporción observada y p_0 es la proporción esperada bajo la hipótesis nula) fue la proporción observada para la categoría i -ésima \hat{p}_i y se rechazó H_0 cuando el intervalo *bootstrap* para la proporción verdadera p_i contenía p_0 .

Efecto de los recursos en la presencia del jaguar y puma. Para la identificación de las variables ambientales, presencia de presas y codepredadores que influyen en la presencia de jaguares o pumas, se consideraron las estaciones de fototrampeo como unidades de muestreo independientes si la distancia entre ellas era mayor a 1.5 km. Además, se asumió que tanto la selva mediana como los acahuals eran hábitat disponible para todas las especies.

Se utilizó un modelo lineal generalizado (glm, por sus siglas en inglés) para modelar la actividad de los jaguares y pumas en cada una de las unidades de muestreo; los conteos de frecuencias de jaguares, que fueron considerados como la variable de respuesta, se ajustaron a una distribución binomial negativa. Se calcularon las estimaciones de los parámetros y los

errores estándar para todas las variables. La significancia del efecto de cada una de las variables (esto es, vegetación, tipo de sendero y patrón de actividad) se evaluó con la prueba t a un nivel de significancia de $\alpha=0.05$. Se utilizó el criterio de información de Akaike para seleccionar el mejor modelo (AIC; Burnham y Anderson, 2002); en total se compararon 90 modelos, 18 por cada año y 18 con la información de los cuatro años (Anexo 2).

En total se consideraron 27 especies, incluyendo al humano, con la finalidad de conocer su efecto en los felinos del área de estudio; de las 26 especies restantes, el puma, jaguar y ocelote se consideraron codepredadores (dependiendo la especie bajo estudio) (Anexo 1). Las variables ambientales usadas para cada año fueron tipo de vegetación, sendero, distancia a cuerpo de agua latitud y longitud; solamente para el 2011 se adicionaron al modelo las siguientes variables: cobertura vegetal (horizontal y vertical), sustrato y rastros asociados.

Uso y traslape del tiempo. Se llevo a cabo para conocer 1) el cambio en el uso del recurso tiempo entre cada uno de los felinos bajo estudio, en los diferentes años de monitoreo; 2) evaluar el traslape en el uso del recurso tiempo entre ambos felinos y 3) el traslape en el uso de los recursos entre ambos felinos y las presas asociadas. Con tal fin, se utilizó el coeficiente de traslape (Δ), el cual varía de 0 (no traslape) a 1 (traslape completo) (Ridout y Linkie, 2009). Este coeficiente se define como $\Delta = \int_0^1 \min\{\hat{f}(t), \hat{g}(t)\} dt$, donde $\hat{f}(t)$ y $\hat{g}(t)$ son las dos funciones de actividad en el tiempo t que se comparan. El análisis estadístico fue implementado a través de la librería *Overlap* del paquete estadístico R (versión 3.1.0). Se calcularon intervalos de confianza al 95% para Δ con los percentiles de 1000 repeticiones mediante *bootstrap*.

Traslape en el uso de los recursos y del tiempo. Para determinar el grado de traslape en el uso de los recursos (vegetación, sendero y dieta) entre el jaguar y el puma y de estos con las 10 especies de vertebrados asociadas, en la REEE, se utilizó el índice de Pianka (1973) del cual se calcularon intervalos de confianza mediante el algoritmo de aleatorización (*bootstrap*) para “remuestrear”, sugerido por Winemiller y Pianka (1990). Este índice es simétrico, lo cual quiere decir que el traslape de la especie α sobre la β es equivalente al de la β sobre la α . Los valores obtenidos van de 0 a 1, donde cero significa que no existe traslape de la dimensión evaluada y 1 que el traslape es máximo.

$$O_{jk} = \frac{(\sum p_{ij} p_{ik})}{\left(\sqrt{\sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2}\right)}$$

Donde O_{jk} = traslape en una de las dimensiones del nicho entre las especies j y la especie k ; p_{ij} = valor de la importancia del recurso i para la especies j y p_{ik} = valor de la importancia del recurso i para la especie k .

Diferencia del uso de recursos entre ambos felinos y las especies asociadas. Se probó la hipótesis nula H_0 : Los recursos son usados de igual manera por los depredadores (jaguares y pumas) y las presas asociadas; la prueba se realizó mediante el estadístico χ^2 de Pearson.

RESULTADOS

Abundancia relativa (AR). Se tomaron en cuenta las fotografías independientes por año (2008, 2010 - 2012) de las especies consideradas para el análisis de asociación. No se obtuvieron fotografías de todas las especies durante los cuatro años de estudio; por lo tanto, la AR varió a lo largo de ese periodo. Particularmente, el mayor número de registros se obtuvieron en el 2008 y 2012.

Las especies que solamente se capturaron un solo año fueron: oso hormiguero, ardilla, cereque, jaguarundi, mapache, zorrillo manchado y coyote. En general, las AR más altas fueron para el jaguar, pavo ocelado, zorra y puma (Anexo 1).

Abundancia de felinos. Para felinos (jaguar, puma, ocelote, tigrillo y jaguarundí) el número de registros independientes y su porcentaje de captura fue de 96 (48.5%), 15 (23.1%), 12 (13.6%) y 58 (45.7%) de jaguares; 57 (26.3%), 19 (29.2%), 47 (23.4%) y 40 (31.5%) de pumas; 46 (23.2%), 22 (33.9%), 27 (30.7%) y 24 (18.9%) de ocelotes y cuatro (2.02%), ocho (12.31%), dos (2.27%) y cinco (3.94%) de tigrillos, respectivamente, por años de estudio. Solo se obtuvo una fotografía de jaguarundí (1.54%), en el 2010. En el caso de los tres felinos mayores, se fotografiaron jaguares en 16, 9, 6 y 16 estaciones en cada año de estudio, respectivamente; pumas en 15, 7, 12 y 16 y ocelotes en 12, 13, 12 y 12 (Cuadro 1, Figura 3). En total, durante los cuatro años se registraron 24 jaguares, 40 pumas y 22 ocelotes. El número de individuos identificados y recapturados varió a lo largo de los cuatro años (Cuadro 1).

Cuadro 1. Número de individuos y número de fotografías independientes (capturas) de grandes felinos por especie, género/ año de muestreo y área buffer adicionada al PMC, en la Reserva Ecológica El Edén, Yucatán, México.

Año	2008		2010		2011		2012	
Sexo*	M:H:N	Total	M:H:N	Total	M:H:N	Total	M:H:N	Total
JAGUARES (<i>Panthera onca</i>)								
Individuos	4:2:1	7	3:1:1	5	5:0:0	5	6:2:4	12
Capturas	55:40:1	96	7:6:1	14	12:0:0	12	51:5:6	62
Área <i>buffer</i> **		28.11		15.2		3.35		30.1
PUMAS (<i>Puma concolor</i>)								
Individuos	5:3:5	13	3:2:3	7	4:3:4	11	5:4:3	12
Capturas	38:6:11	55	6:7:4	17	29:7:24	60	24:9:4	37
Área <i>buffer</i>		34.23		46.5		26.26		50.59
OCELOTES (<i>Leopardus pardalis</i>)								
Individuos	6:3:1	10	4:4:2	10	6:4:0	10	2:5:2	9
Capturas	24:16:1	41	9:7:2	18	15:11:0	26	10:18:2	30
Área <i>buffer</i>		26.66		7.93		25.64		40.76

* M=machos, H=hembras, N=no determinado; ** El área de *buffer* (km) para MMDM (media de la distancia máxima de movimiento) que recorrieron los individuos identificados en más de dos estaciones de muestreo por especie.

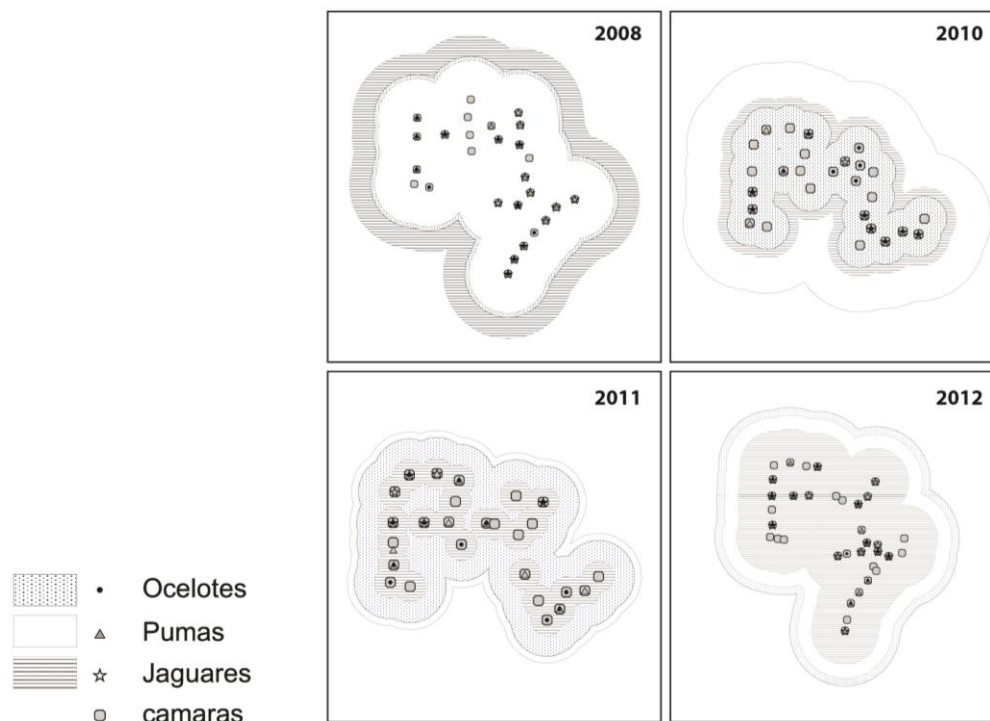


Figura 3. Ubicación de las estaciones de muestreo donde fueron fotocapturados jaguares (*Panthera onca*), pumas y ocelotes, durante cuatro años de estudio en la Reserva Ecológica El Edén, Yucatán, México. Se observa (con distintos entramados) el área efectiva de muestreo (PMC+ área *Buffer*) para las diferentes especies.

La AR (registros/EM) para las cinco especies de felinos (jaguares, pumas, ocelotes, tigrillos y jaguarundi), durante los cuatro años, fue muy variable. Las cifras mayores se registraron en el 2008 para jaguares (44.9 registros independientes/EM), pumas (24.3), ocelotes (21.5) y en el 2010 para tigrillos (3.7) y jaguarundi (0.47). En el caso de felinos pequeños, se observó que durante el 2008 y 2010, cuando la AR del ocelote fue mayor, la del tigrillo decreció, pero cuando las AR de ambas especies se mantuvieron constantes, la del tigrillo se ubicó por debajo de la del ocelote (Figura 4). En el caso de los grandes felinos, la AR del jaguar fue superior a la del puma en dos años, pero cuando la AR del jaguar decreció la del puma aumentó.

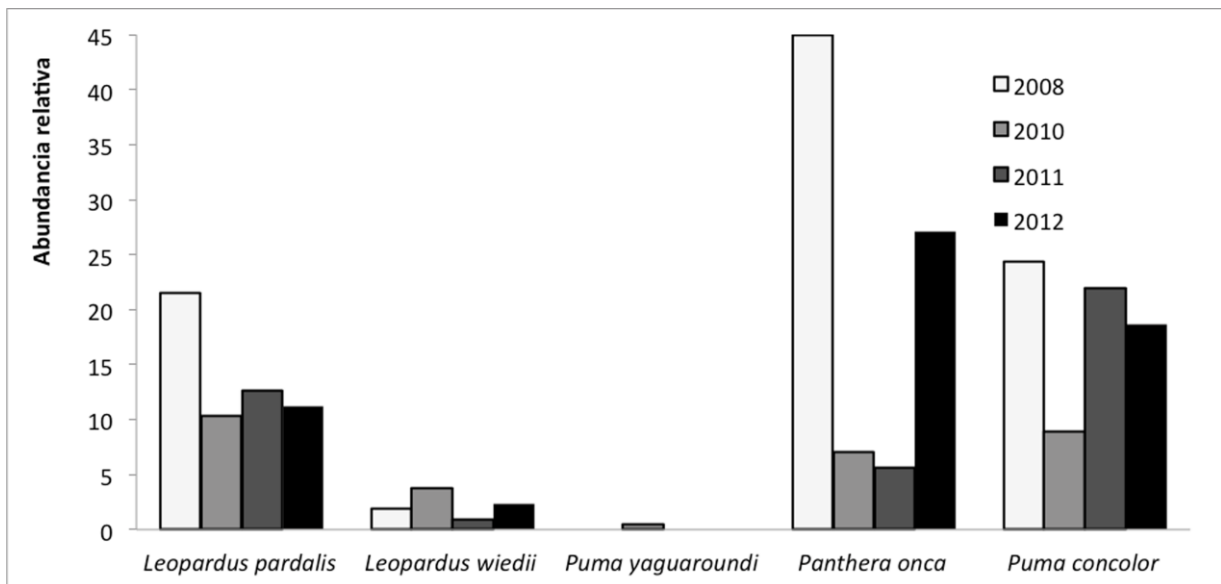


Figura 4. Abundancia relativa (AR) de las cinco especies de felinos de la Reserva Ecológica El Edén, Quintana Roo, México, durante cuatro años. $AR = C/EM * 1000$. Donde C= fotografías independientes durante el periodo de estudio, EM= Esfuerzo de muestreo (número de cámaras* total de días de estudio) por 1000 número estándar.

Para los jaguares, las abundancias estimadas mediante CAPTURE varían entre 2 a 6 individuos (dependiendo del año de muestreo), para pumas entre 8-11 individuos y para

ocelotes de 7 a 19. Las abundancias de ocelotes más bajas no corresponden a los años donde se registran las abundancias más altas de pumas y jaguares (Cuadro 2).

Cuadro 2. Abundancia de jaguares (*Panthera onca*), pumas (*Puma concolor*) y ocelotes (*Leopardus pardalis*) obtenidas por medio del programa CAPTURE, en la Reserva Ecológica el Edén, Quintana Roo, México, durante cuatro años de estudio.

Año	Abundancia $\pm SE$	Intervalo de confianza 95%		
			Z	P
Jaguares				
2008	6 \pm 0.43	6-6	-2.46	0.00
2010	5 \pm 1.40	5-13	1.77	0.96
2011	2 \pm 0.66	2-6	-1.64	0.05
2012	6 \pm 2.27	6-19	-7.42	0.22
Pumas				
2008	12 \pm 4.22	9-32	-2.11	0.01
2010	8 \pm 3.57	7-26	0.84	0.80
2011	8 \pm 3.01	8-25	0.19	0.57
2012	11 \pm 2.99	11-29	-1.03	0.15
Ocelotes				
2008	7 \pm 5.78	6-42	-2.24	0.01
2010	19 \pm 21.9	9-140	0.74	0.77
2011	12 \pm 2.63	10-22	-0.52	0.29
2012	8 \pm 1.11	8-12	-0.20	0.47

Densidad: La densidad se calculó solo para jaguares, pumas y ocelotes debido a restricciones impuestas por el número de fotografías independientes obtenidas de cada especie y a los requisitos del software y de los modelos empleados. Al comparar los valores obtenidos por los tres modelos (MMDM, HMMDM y SCR) para las tres especies, se encontró que todas las estimaciones realizadas por HMMDM corresponden al doble de las obtenidas por MMDM, ya que al dividir la abundancia generada por CAPTURE entre un área menor, la densidad aumenta; además, el 91% de las densidades calculadas son mayores a las realizadas por SPACECAP, excepto para pumas en el 2012. Al contrastar los resultados de MMDM con los de SPACECAP, se observa que el 50% de las densidades generadas por el primero fueron menores a las calculadas por SPACECAP —jaguares 2011 y 2012, pumas 2010 a 2012 y ocelotes en el 2012— (Cuadro 3, Figura 5).

Al cotejar las estimaciones obtenidas por medio de MMDM y HMMDM/CAPTURE con las de distancia máxima de movimiento (DMM) y AEM se encontró la siguiente relación: las densidades más bajas del primer método correspondieron a los valores más altos de DMM y AEM y viceversa (Cuadro 3).

En general, la densidad (MMDM/CAPTURE) más alta para los jaguares fue la del 2010 con 6.63 ind./100 km², en un AEM de 190 km² y una DMM de 3.7 km; en cambio, la menor fue la del 2008, correspondiente a 1.20 ind./100 km² con AEM de 496 km² y una DMM de 7.8 km (Cuadro 4). Por su parte, la densidad de pumas varió entre 1.7 y 4.3 ind./100 km², con el 2008 como el año con la mayor densidad y una DMM de 4.8 km y AEM de 277 km², y la menor en el 2010 con una DMM de 7.8 km y una AEM de 453 km² (Cuadro 3). La densidad de ocelotes fue más variable que las de las otras especies, ya que osciló entre 1.4 y 13.8 ind./100 km², de las cuales la densidad más alta fue para el 2010 con una DMM de 2.6 km y una AEM de 137 km², mientras que la menor fue para el 2012 con una DMM de 1.4 km y una AEM de 561 km² (Cuadro 3).

Cuadro 3. Densidad (ind./100 km²) de jaguares (*Panthera onca*), pumas (*Puma concolor*) y ocelotes (*Leopardus pardalis*) obtenidas por medio de CAPTURE (MMDM y HMMDM) y SPACECAP, para cuatro años de estudio en la Reserva Ecológica El Edén, Quintana Roo, México.

Año	CAPTURE						SPACECAP	
	MMDM			HMMDM			D ±SE	Lam0
	Buffer (km)	Área km ²	D	Buffer (km)	Área km ²	D		
Jaguares								
2008	7.8	496	1.20±0.43	3.93	226	2.65±0.43	0.70±0.05	0.00890
2010	3.7	190	2.63±1.40	1.85	99	5.05±1.40	1.10±0.71	0.0009
2011	1.5	88	2.27±0.66	0.79	42	4.76±0.66	3.65±1.39	0.0036
2012	4.9	315	1.58±2.27	2.48	162	3.08±2.27	2.33 ±0.88	0.0059
Pumas								
2008	4.8	277	4.33±4.22	2.41	140	8.57±4.22	1.85 ±0.53	0.0039
2010	7.8	453	1.76±3.57	3.90	200	4±3.57	2.90 ±1.26	0.0089
2011	6.5	374	2.13±3.01	2.18	118	6.77±3.01	3.67 ±1.34	0.0029
2012	7.0	467	2.35±2.99	3.51	222	4.95±2.99	5.17 ±1.48	0.0019
Ocelotes								
2008	5.3	310	2.25±5.70	2.66	153	4.57±5.7	2.10 ±0.66	0.0010
2010	2.6	137	13.86±21.90	1.32	73	26.02±21.9	4.40 ±1.56	0.0090
2011	3.6	195	6.15±2.60	1.83	101	11.88±2.6	5.15 ±1.55	0.0050
2012	8.1	561	1.42±1.10	4.07	277	2.88±1.1	1.66	-

Buffer, área máxima de movimiento que se adiciono al área efectiva de muestreo, Lam0 = frecuencia esperada de encuentros (tasa de capturas). Se convirtió λ a una probabilidad de captura usando $1-\exp(-\lambda \cdot 0)$, la cual es prácticamente igual cuando $\lambda \cdot 0$ es un valor muy bajo.

En contraste, las estimaciones realizadas por SPACECAP respecto a las de MMDM son similares para jaguares en el 2010 y ocelotes 2012, las cuales son las más bajas, a diferencia de las estimadas para pumas en el 2008, donde la densidad más baja calculada en el primer método es la más altas por el segundo.

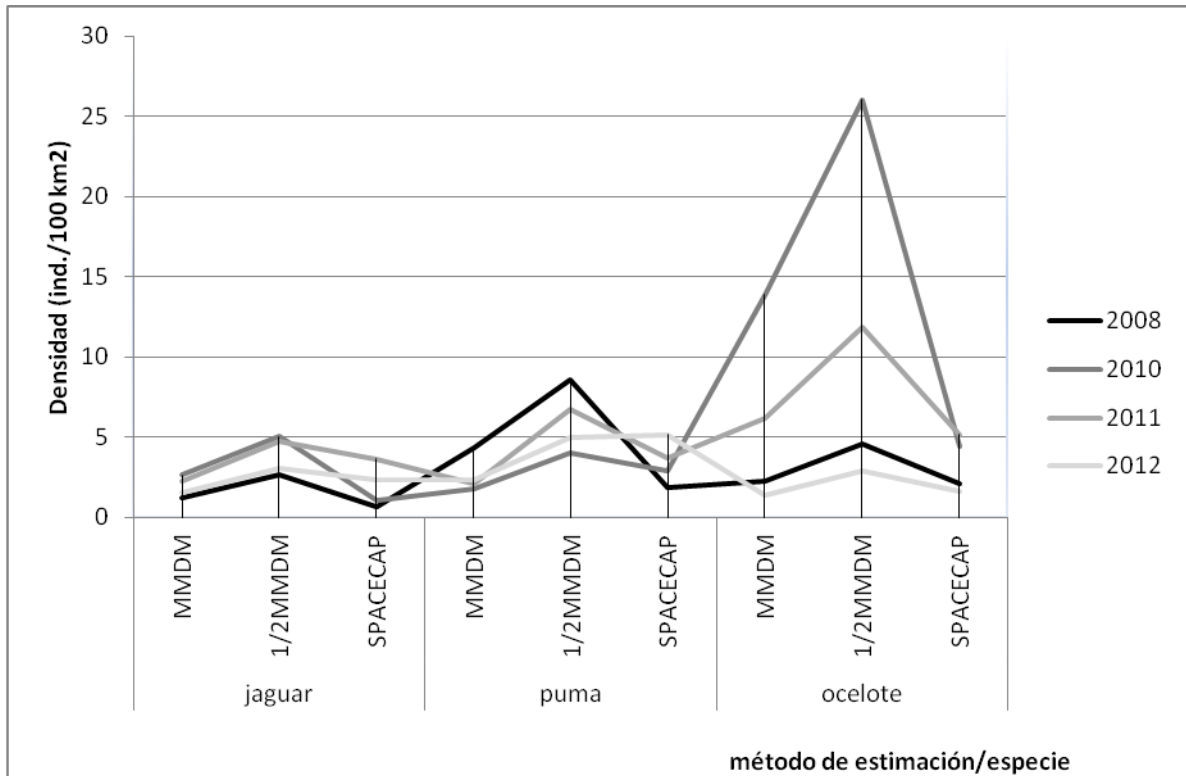


Figura 5. Densidad calculada para jaguares (*Panthera onca*), pumas (*Puma concolor*) y ocelotes (*Leopardus pardalis*) mediante los modelos MMDM, HMMDM y SPACECAP, en la Reserva Ecológica el Edén, durante cuatro años de estudio.

Dieta

Durante el 2011 se recolectaron 45 excretas de las cuales 23 fueron de jaguar (20 de machos y de tres no fue posible determinar el sexo), 12 de puma (ocho de hembras y cuatro de machos); otras excretas recolectadas no fueron de estos felinos.

En las 45 excretas de jaguar o puma, se encontraron restos de 16 especies de mamíferos; específicamente, en las de jaguares se identificaron 15 especies de las cuales se identificaron tres presas, con la frecuencia de aparición más alta correspondiendo al pecarí de collar (9) (veces que aparece una presa (especie) en el total de los excrementos), temazate (9), armadillo (4) y martucha (*Potos flavus*) (4). Y un máximo de cinco especies (presas) por muestra (Anexo 3).

En el caso de las 12 excretas de puma, se identificaron 11 presas de las cuales el pecarí de collar (8) y mono araña (3) fueron las especies con la frecuencia de ocurrencia mayor, y un máximo de tres especies (presas) identificadas por muestra (Anexo 4).

En el caso del jaguar, el pecarí de collar y el temazate tuvieron la frecuencia absoluta más alta, pero el número relativo de individuos consumidos más alto fue para la comadreja (*Mustela frenata*) y el más bajo para *Odocoileus virginianus* (Cuadro 4).

Para pumas, el pecarí de collar tuvo la frecuencia absoluta más alta, el número relativo de individuos consumidos más alto fue para el pecarí de collar y el más bajo para venado cola blanca (Cuadro 5).

Cuadro 4. Especies consumidas por el jaguar (*Panthera onca*) durante el periodo de mayo a julio del 2011 en la REEE, Yucatán, México.

	FA=Fs	FO	PA	Peso (kg)	BRC	NRCO
<i>Mustela frenata</i>	3	0.13	6.12	0.5	4.77	45.05
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	3	0.13	6.12	4.0	5.06	5.97
<i>Dasypus novemcintus</i>	4	0.17	8.16	4.8	6.84	6.72
<i>Tayassu tajacu</i>	9	0.39	18.36	19.0	18.95	4.70
<i>Procyon lotor</i>	3	0.13	6.12	5.5	5.18	4.45
<i>Odocoileus virginianus</i>	1	0.04	2.04	60.0	3.24	0.25
<i>Mazama temama</i>	9	0.39	18.36	49.5	26.59	2.53
<i>Nasua narica</i>	1	0.04	2.04	4.87	1.71	1.65
<i>Conepatus semiestratus</i>	2	0.08	4.08	3.5	3.34	4.51
<i>Tamandua mexicana</i>	2	0.08	4.08	5.0	3.43	3.24
<i>Potos flavus</i>	4	0.17	8.16	3.7	6.71	8.57
<i>Dasyprocta punctata</i>	2	0.08	4.08	3.3	3.33	4.77
<i>Ateles geoffroyi</i>	3	0.13	6.12	6.0	5.23	4.11
<i>Leopardus wiedii</i>	1	0.04	2.04	4.0	1.68	1.99
<i>Cuniculus paca</i>	2	0.08	4.08	13.0	3.87	1.40

FA= Frecuencia absoluta, FO=frecuencia de ocurrencia, PA= porcentaje de aparición, Peso= peso vivo de la especie, BRC= biomasa relativa consumida, NRCO= número relativo de organismos consumidos.

Cuadro 5. Especies consumidos por el puma (*Puma concolor*) durante el periodo de mayo a julio del 2011 en la REEE, Yucatán, México.

	FA=Fs	FO	PA	Peso (kg)	BRC	NRCO
<i>Dasyopus novemcintus</i>	1	0.08	4.76	4.8	3.94	7.66
<i>Tayassu tajacu</i>	8	0.66	38.09	19	38.87	19.08
<i>Procyon lotor</i>	1	0.08	4.76	5.5	3.99	6.76
<i>Odocoileus virginianus</i>	1	0.08	4.76	60	7.49	1.16
<i>Didelphys sp</i>	1	0.08	4.76	2.47	3.79	14.33
<i>Mazama temama</i>	2	0.16	9.52	49.5	13.64	2.57
<i>Nasua narica</i>	1	0.08	4.76	4.87	3.95	7.56
<i>Potos flavus</i>	1	0.08	4.76	3.7	3.87	9.77
<i>Ateles geoffroyi</i>	3	0.25	14.28	6	12.06	18.76
<i>Leopardus wiedii</i>	1	0.08	4.76	4	3.89	9.08
<i>Cuniculus paca</i>	1	0.08	4.76	13	4.47	3.21

FA= Frecuencia absoluta, FO=frecuencia de ocurrencia, PA= porcentaje de aparición, p= preso vivo de la especie x, BRC= biomasa relativa consumida, NRCO= número relativo de organismos consumidos.

La amplitud del nicho trófico del jaguar medida a través del índice estandarizado de Levins fue de 0.32 y la del puma de 0.29.

Asociación entre el jaguar y puma y las especies con las cuales cohabita

Jaguar: Los análisis de asociación entre el jaguar y las otras especies fotografiadas (Anexo 1), dentro de las que se encuentran sus presas potenciales y codepredadores, en general, muestran que las especies que tuvieron una asociación significativa con el jaguar fueron *A. cajanea*, *Didelphys sp.*, *L. pardalis*, *M. ocellata*, *M. temama*, *N. narica*, *O. virginianus*, *T. tajacu* ($\chi^2 > 3.84$, $P > 0.05$). Las especies asociadas varían por año y por tipo de vegetación. Así, en el acahual, en el 2008, fueron *D. novemcintus* y *M. temama*; en el 2010, *L. pardalis*; en el 2011, *E. barbada*, *M. temama*, *O. virginianus* y en el 2012 *O. vetula*. En la selva mediana en el 2008, *Didelphys sp.*, *N. narica*; en el 2010, *L. wiedii*, *N. narica* y *T. tajacu* y en el 2012 *Sciurus*

sp., finalmente, en el 2011 no hubo asociación entre jaguares y especies en este tipo de vegetación.

La asociación entre el jaguar y las presas potenciales se presentó, en el año 2008, con especies como *D. novemcinctus*, *Didelphis* sp., *M. temama*, y *N. narica* y *O. vetula* y *Sciurus* sp. En el 2012. Estas especies presentan las AR más altas de todos los años en que fueron registradas; no obstante, en el 2010 el jaguar se encontró asociado a especies como *E. barbara*, *L. wiedii*, *M. temama*, *N. narica* y *T. tajacu*, cuyas AR no corresponden a los valores más altos registrados durante el estudio (Anexo 1).

Puma: Los análisis muestran que las especies (presas potenciales y codepredadores) que tienen una asociación con el puma fueron *A. cajanea*, *Didelphis* sp., *D. novemcinctus*, *M. ocellata*, *M. temama*, *T. tajacu* ($X^2 > 3.84$, $P > 0.05$); las cuales cambian por tipo de vegetación y por año. Por ejemplo, en acahual en el 2008 fueron *C. rubra*, *D. novemcinctus* y *O. vetula*; en el 2010, *C. paca* y en el 2011, *T. tajacu* pero no hubo especies asociadas a este tipo de vegetación en el 2012. En la selva mediana en el 2008, las especies asociadas fueron *A. cajanea*, *C. semistratus*, *Didelphis* sp., *M. ocellata*, *M. temama* y *N. narica*; en el 2010; en 2011 y 2012 no hubo especies asociadas en este tipo de vegetación.

El puma en el 2008 se encontró asociado a aves como *C. rubra*, *O. vetula*, *A. cajanea* y a los mamíferos *D. novemcinctus*, *C. semistratus*, *M. temama* y *N. narica*. Asimismo, en ese año se registran sus mayores abundancias relativas, con excepción de *M. ocellata*. En el 2010, las especies *C. paca* y *T. tajacu* estuvieron asociadas al puma. En el 2011 y 2012 no se encontró una asociación.

Uso de Recursos

Jaguar: La frecuencia de utilización de cada recurso (vegetación, sendero y patrón de actividad) observada difirió significativamente, en algunos casos y en ciertos años, a su disponibilidad (Cuadro 6). Por lo tanto, la hipótesis nula de que los recursos son utilizados en la misma proporción es rechazada, lo que implica que la presencia del jaguar en algunos años en el área de estudio no se distribuye proporcionalmente a la disponibilidad del recurso. Por ejemplo, encontramos diferencias significativas en las frecuencias de uso de la vegetación y los senderos en 2008 y 2011 y en el patrón de actividad en 2011 y 2012. En general, solo en el 2011 los diferentes recursos fueron usados de acuerdo a su disponibilidad.

Cuadro 6. Prueba de χ^2 para el uso de recursos por parte del jaguar (*Panthera onca*) en la Reserva Ecológica el Edén.

	2008		2010		2011		2012	
	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
Vegetación	21.88	0.00	0.31	0.86	159.98	0.00	1.76	0.41
Sendero	36.88	0.00	0.61	0.89	228.76	0.00	1.78	0.62
Patrón de actividad	1.40	0.71	5.96	0.11	176.67	0.00	11.32	0.01

De acuerdo con los intervalos de confianza, las categorías de recursos que se usan en una proporción distinta a su disponibilidad, en los diferentes años de estudio, variaron, sin presentar un patrón a lo largo de los años. Sin embargo, la vegetación y los senderos fueron los que se usaron en una proporción diferente a su disponibilidad en el 2008 y 2011. Además, se observó lo siguiente:

Vegetación: De los 142 registros fotográficos independientes del jaguar, durante los cuatro años de estudio, el 80% se encontraron en acahual y el restante 20% en selva mediana. La presencia en cada tipo de vegetación cambió dependiendo del año. Así, el porcentaje de

registros en acahual fue mayor en los años de 2008 con 95%; 2010 con 62% y 2012 con 75%; solo en el 2011 se registró una mayor frecuencia de ocurrencia en la selva mediana (71%).

El acahual y la selva mediana fueron usados conforme a lo esperado en los años 2008 y 2011, mientras que el acahual fue usado más de lo esperado para los años 2010 y 2012, mismos años en los que la selva mediana fue usada menos (Cuadro 7).

Senderos: El porcentaje de registros por tipo de sendero durante los cuatro años varió de la siguiente manera: brecha con 19.7%, brecha corta fuego 13.3% y camino ancho 66.9%; se encontraron diferencias anuales en el porcentaje de registros por tipo de sendero. El camino ancho presentó un mayor porcentaje de registros durante tres de los cuatro años de estudio; respectivamente por años para esta categoría los valores fueron 88.9%, 46.1%, 28.6% y 52%; brecha fue la segunda categoría más usada, los porcentajes fueron 4.7, 38.4, 71.4 y 25.4% y los porcentajes restantes son para la categoría brecha corta fuego (6.3%, 15.4%, 0%, 22%).

Los jaguares utilizan las brechas en menor proporción a lo esperado en 2008 y 2011, lo contrario ocurrió para los caminos anchos (CA). Las brechas corta fuego (BCF) fueron utilizadas dentro de lo esperado de acuerdo a su disponibilidad a lo largo de las cuatro años (Cuadro 7).

Patrón de actividad: Al igual que los recursos vegetación y sendero, el jaguar hace un uso diferente del tiempo y el cual no es el mismo a través de los años como se puede ver en el Cuadro 6 en donde se observa para el 2011 y 2012 una selección del recurso tiempo.

De acuerdo al intervalo de confianza, en 2011, el patrón de actividad crepuscular fue usado menos de lo esperado; en cambio, las horas diurnas fueron usadas más de lo esperado;

mientras que la noche para los cuatro años de estudio fue usada en proporción a su disponibilidad (Cuadro 7).

Dentro de los patrones de actividad, cuando se dividen en grupo de dos horas solamente en el 2011 hacen un uso diferente de los pares de horas de acuerdo a su disponibilidad. Estos fueron: de 20:00-4:00 y de 8:00-14:00; los otros años fueron usados en proporción a su disponibilidad.

Cuadro 7. Selección de recursos (IC de Bonferroni) y tiempo por año de estudio para el jaguar (*Panthera onca*) dentro de la Reserva Ecológica el Edén, Yucatán, México.

Recurso	Categoría	Año	Proporción observada (P _o)	Proporción esperada (P _e)	Límites del IC de Bonferroni para P _o		Prueba de hipótesis	
					Inferior	Superior		
vegetación	SM	2008	0.04	0.33	0	0.12	*(-)	
		2010	0.38	0.50	0.07	0.69		
		2011	0.21	0.45	0.18	0.25	*(-)	
		2012	0.25	0.34	0.11	0.40		
	Acahual	2008	0.95	0.66	0.83	1	* (+)	
		2010	0.61	0.50	0.30	0.92		
		2011	0.78	0.55	0.74	0.81	* (+)	
		2012	0.75	0.65	0.59	0.88		
Sendero	Brecha	2008	0.04	0.37	0	0.12	*(-)	
		2010	0.38	0.50	0.07	0.76		
		2011	0.22	0.50	0.18	0.26	*(-)	
		2012	0.25	0.34	0.11	0.40		
	BCF	2008	0.06	0.12	0.00	0.15		
		2010	0.15	0.18	0.00	0.46		
		2011	0.13	0.10	0.09	0.16		
		2012	0.22	0.20	0.08	0.37		
	CA	2008	0.88	0.50	76.19	0.98	* (+)	
		2010	0.46	0.31	0.15	0.84		
		2011	0.64	0.40	0.59	0.69	* (+)	
		2012	0.52	0.16	0.09	0.36		
	Patrón de actividad	crepuscular	2008	0.22	0.44	0.35	0.69	
			2010	0.23	0.41	0.00	0.53	
			2011	0.18	0.41	0.15	0.22	*(-)
			2012	0.30	0.16	0.15	0.47	
diurno		2008	0.42	0.41	0.26	0.58		
		2010	0.46	0.16	0.07	0.84		
		2011	0.63	0.41	0.58	0.67	* (+)	
		2012	0.22	0.41	0.08	0.37	*(-)	
nocturno		2008	0.34	0.41	0.19	0.50		
		2010	0.30	0.41	0.00	0.69		
		2011	0.18	0.16	0.14	0.22		
		2012	0.47	0.41	0.30	0.64		

SM-Selva Mediana, BCF-Brecha corta fuego, CA- camino ancho. Diferente al nivel de 0.05 de significancia.
 (-) Muestra que el recurso se utiliza menos de lo que cabría esperar por azar.
 (+) Indica utilización mayor de lo que cabría esperar por azar.

Puma: La frecuencia observada de uso de cada recurso (vegetación, senderos) y patrón de actividad de los pumas difiere significativamente de su disponibilidad en ciertos años (Cuadro 8). Los recursos son utilizados en la misma proporción a lo esperado solo en dos años, lo que implica que la presencia de pumas en el área no se distribuye proporcionalmente a la disponibilidad del recurso. Por ejemplo, para los diferentes recursos los pumas usan éstos en diferente proporción a su disponibilidad, para el recurso vegetación en 2008 y 2011, para el recurso sendero en 2011 y 2012, y patrón de actividad en el 2008, 2011 y 2012. En general solo en el 2010 los recursos y patrón de actividad son usados de acuerdo a su disponibilidad (Cuadro 8).

Cuadro 8. Prueba de Ji cuadrada para el uso de recursos por parte del puma (*Puma concolor*) en la Reserva Ecológica el Edén, donde Ho: El recurso es usado de acuerdo a su disponibilidad, ($\alpha < 0.05$).

	2008		2010		2011		2012	
	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
Vegetación	8.22	0.02	3.06	0.22	159.9	0.00	1.64	0.44
Sendero	4.81	0.19	2.71	0.44	228.76	0.00	9.10	0.03
Patrón de actividad	1053.77	0.00	1.47	0.69	176.67	0.00	1053.77	0.00

De acuerdo con los intervalos de confianza de Bonferroni, los recursos que el puma usa en una proporción distinta a su disponibilidad también fueron variables a través del tiempo (Cuadro 10), con los siguientes resultados generales:

Vegetación. De los 134 registros fotográficos independientes del puma, obtenidos durante los cuatro años de estudio, el 53% provinieron del acahual y el restante 46% de selva mediana. Sin embargo, la frecuencia de captura (fotográfica) en cada tipo de vegetación varió anualmente. Así, el porcentaje de registros en selva mediana fue mayor en tres años: en el

2008 el 54%, en 2010 el 75% y en 2011 el 53.3%; sólo en el 2012 se registró una mayor frecuencia de ocurrencia en el acahual (78.6%).

De acuerdo con los intervalos de confianza de Bonferroni, el acahual fue usado menos de lo esperado en el 2008, mientras que fue usado más de lo esperado en el 2011. Por otra parte, la selva mediana fue usada en mayor porcentaje que lo esperado en el 2008 y menos de lo esperado en el 2011 (Cuadro 9).

Senderos. De los 134 registros independientes del puma, el 46% se encontraron en brechas, el 44% en caminos anchos y el restante 10% en brechas corta fuego. La distribución de la presencia en cada tipo de sendero varió anualmente. Así, el porcentaje de registros en brechas fue mayor en tres años: en el 2008 el 54.3%, en el 2010 el 75% y en el 2011 el 51.6% y solamente el 21% de los registros para el 2012. En el caso del camino ancho, el porcentaje de registros para los cuatro años fue 39%, 18.7%, 45.1% y 57.1% respectivamente. Finalmente, la brecha corta fuego fue la que presentó menores registros con 6.2%, 6.2%, 3.2% y 21.4% para cada uno de los cuatro años del estudio, respectivamente.

Los pumas en el 2011 utilizan las brechas en menos proporción a lo esperado y los caminos anchos (CA) fueron usados más de lo esperado; por su parte, las brechas corta fuego (BCF) fueron utilizadas en la misma proporción a su disponibilidad en los cuatro años (Cuadro 9).

Patrón de actividad: Los pumas se mantienen activos durante todo el día, pero el 73.9% de los registros son crepusculares-nocturnos. Solamente en el 2010 el puma fue activo durante todo el día. (Cuadro 9).

De acuerdo al intervalo de confianza, el puma fue menos activo en el crepúsculo de acuerdo a lo esperado para el 2008, 2011 y 2012 mientras que fue más activo durante el día. En el 2008 y 2012 fue menos activo durante la noche de acuerdo a lo esperado (Cuadro 9).

Para conocer si dentro de los patrones de actividad existe un uso desigual del tiempo agrupado por pares de horas se utilizaron los intervalos *bootstrap*; en estos se muestra que cada par de horas fue utilizado de acuerdo a su disponibilidad en el 2008 y 2010 y, en los años 2011 y 2012, algunos pares de horas fueron utilizadas menos de lo esperado, en el 2011, 2:00-4:00 h, 8:00-14:00 h y de 20:00 a 24:00 h, mientras que en 2012 de 20:00 a 6:00 h y de 8:00 a 12:00 h.

Cuadro 9. Selección de recursos (IC de Bonferroni) para cada categoría de recurso y tiempo por año de estudio para el pumas (*Puma concolor*) dentro de la Reserva Ecológica el Edén, Quintana Roo.

Recurso	Categoría	Año	Proporción observada	Proporción esperada	Límites del IC de Bonferroni para P_0		Uso
					Inferior	Superior	
Vegetación	SM	2008	0.54	0.33	0.35	0.72	* (+)
		2010	0.75	0.50	0.44	1.00	
		2011	0.22	0.45	0.18	0.26	* (-)
		2012	0.37	0.34	0.32	0.42	
	acahual	2008	0.46	0.67	0.28	0.65	* (-)
		2010	0.25	0.50	0.00	0.56	
		2011	0.78	0.55	0.74	0.82	* (+)
		2012	0.63	0.66	0.58	0.68	
Sendero	brecha	2008	0.54	0.38	0.35	0.74	
		2010	0.75	0.50	0.44	1.00	
		2011	0.23	0.50	0.19	0.27	
		2012	0.40	0.34	0.34	0.45	
	BCF	2008	0.07	0.13	0.00	0.17	
		2010	0.06	0.18	0.00	0.25	
		2011	0.13	0.10	0.10	0.16	
		2012	0.17	0.21	0.13	0.21	
	camino	2008	0.39	0.50	0.22	0.59	
		2010	0.19	0.32	0.00	0.46	
		2011	0.64	0.40	0.60	0.69	* (+)
		2012	0.44	0.45	0.38	0.49	
Patrón de actividad							

	crepuscular	2008	0.15	0.42	0.11	0.19	*(-)
		2010	0.31	0.17	0.06	0.63	
		2011	0.19	0.42	0.15	0.23	*(-)
		2012	0.15	0.42	0.11	0.19	*(-)
	diurno	2008	0.67	0.17	0.62	0.72	*(+)
		2010	0.38	0.42	0.06	0.69	
		2011	0.63	0.42	0.58	0.68	*(+)
		2012	0.67	0.17	0.62	0.72	*(+)
	nocturno	2008	0.18	0.42	0.14	0.22	*(-)
		2010	0.31	0.42	0.06	0.63	
		2011	0.18	0.17	0.15	0.22	
		2012	0.18	0.42	0.14	0.22	*(-)

Diferente al nivel de 0.05 de significancia.

(-) Muestra que el recurso se utiliza menos de lo que cabría esperar por azar.

(+) Indica utilización mayor de lo que cabría esperar por azar.

Uso de recursos y del tiempo de las presas asociadas

Se determinaron como presas de pumas y jaguares al armadillo, tlacuache, coatí, zorra, ocelote, pecarí, venado, temazate, pavo ocelado y hocofaisán. En general, para los 4 años se obtuvieron los siguientes resultados por especie:

Armadillo. Se contó con nueve registros independientes en los primeros 3 años de estudio; en el 2012 no fue registrado. De los registros obtenidos, el 44% se encontraron en SM y el 56% en Acahual (Figura 6). Usaron las brechas en un 78%, de la siguiente manera: 11.11% en brechas corta fuego y el porcentaje restante en caminos ancho (Figura 7). El 100% de los registros fue entre las 20:00 y las 6:00 h por lo que se le consideró nocturno (Figura 8).

Por el número de registros, la prueba de χ^2 solamente se aplicó para realizó en el 2008, y demuestra que no hace una selección de recursos (Cuadro 10).

Tlacuache. De los 24 registros independientes, el 42% se registraron en SM y 58% en acahuales (Figura 6). De manera particular, por año, los tlacuaches usaron más acahuales, excepto en el 2010 ya que la especie no se registró en dicho hábitat. Solo hubo tres registros en SM. El 51% de los registros se efectuaron en los caminos anchos y 42% en brechas (Figura 7). El tlacuache es principalmente de hábitos nocturnos (el 87% de los registros) y en menor medida crepuscular (6.5%) o diurno (6.5%) (Figura 8).

De acuerdo con la prueba de χ^2 , no hace una selección de los recursos excepto durante el 2008, mientras que para el 2012 no se realizó la prueba por falta de datos.

Coatí. En total se obtuvieron 390 registros, de los cuales el 90% fueron en SM y 10% en acahual (Figura 6). Cada año se mantuvo un porcentaje de uso mayor en la SM. Del total de registros, el 90% se ubicaron en brechas y el 10% en caminos anchos (Figura 7). El coatí es una especie principalmente diurna: el 71.5% de los registros fueron durante las horas del día y el 16.6% durante el crepúsculo; el porcentaje restante durante la noche (Figura 8).

La prueba de χ^2 mostró que esta es una especie que hizo una selección de recursos durante todos los años (Cuadro 10).

Zorra. En total, se obtuvieron 147 registros de los cuales el 41% fue en SM y 59% en acahuales (Figura 6). En el 2010 y 2012, la mayor parte de los registros fueron en SM, contrario a lo que pasó en los otros años, cuando se registró mayormente en acahuales. El 53% de los registros se encontraron en caminos anchos y el 42% en brechas (Figura 7). En el 2008 el porcentaje mayor se ubicó en caminos anchos, mientras que en 2010 y 2012 en brechas. Esta es una especie que fue activa durante todo el día; sin embargo, el 54% de los registros

fueron en la noche, el 30% en el día y el porcentaje restante en el crepúsculo (Figura 8). En el 2011 se registró el 97% en la noche y el 3% en el día.

De acuerdo con la prueba de χ^2 , la zorra es una especie selectiva, ya que realiza una selección de todos los recursos; en cada año de estudio hubo una diferencia estadística significativa excepto en el patrón de actividad en el 2010 y 2012 (Cuadro10).

Ocelote. En total, se registraron 102 fotografías independientes, de las cuales el 49% fue en SM y 51% en acahuales (Figura 6). De manera particular, en el 2008 y 2012 hubo más registros en SM. Usa casi en el mismo porcentaje las brechas y caminos anchos (41 y 45%, respectivamente) mientras que el 14% de los registros se ubicaron en brechas corta fuego (Figura 7). En el 2008 y 2011 la mayor parte de los registros se situaron en SM, mientras que en el 2010 y 2012 en caminos anchos. El ocelote es principalmente nocturno, con el 80% de los registros mientras que 10% fueron crepusculares y el porcentaje restante diurnos (Figura 8).

La prueba de χ^2 solo mostró una selección de recursos en el 2008 para vegetación, sendero y patrón de actividad y en el 2012 para los dos últimos (Cuadro 10), en el resto de los recursos y años no realizó una selección.

Pecarí. Durante todo el estudio se registraron 120 fotografías independientes, de las cuales 57.5% fueron en SM y 42.5% en acahuales (Figura 6). Por año, el porcentaje de uso fue similar para ambos tipos de vegetación. Es una especie que usa principalmente las brechas (58%) y el 15% está en caminos anchos, el porcentaje restante 12.5% en BCF (Figura 7). Es principalmente diurno (88%), y solamente el 8.9% fueron en el crepúsculo y 3.3% en la noche (Figura 8).

La prueba de χ^2 mostró que no selecciona los recursos y solamente en el 2010 y 2012 mostró ligeramente una selección en el uso que hace del tiempo (Cuadro 10).

Venado. En los 4 años se obtuvieron 48 registros, de los cuales 33.3% fueron en SM y 66.6% en acahuales (Figura 6). De manera general, en cada año usaron más el acahual. El 58% de los registros se ubicó en brechas, mientras que el 31% en caminos anchos (Figura 7). Es una especie principalmente diurna (74%) mientras que se encontró en los mismos porcentajes tanto en la noche como en el crepúsculo (12.8%) (Figura 8).

La prueba de χ^2 mostró que no hace una selección de recursos en general, solamente en el 2008 hizo una selección de los recursos sendero y patrón de actividad y en el 2012 solo de este último (Cuadro 10).

Temazate. Se contó con 15 registros en los 4 años, 26.7% en SM y 73.3% en acahual (Figura 6). En cada año se mantuvo el porcentaje de uso mayor en acahual. Con respecto al tipo de sendero, el 47% se ubicó en brechas y el 40% en BCF (Figura 7). Es una especie principalmente diurna (62%) y crepuscular (27%) el porcentaje restante se encontró en la noche (Figura 8).

La prueba de χ^2 para el 2008, 2010 y 2012 no mostró que haga una selección de recursos y en el 2011 no hubo registros suficientes para realizar dicha prueba (Cuadro 10).

Pavo ocelado. De los 663 registros, el 49% fueron en SM y 51% en acahuales (Figura 6). Tanto en 2010 como 2012 usaron más la SM, mientras que en el 2011 los acahual, para el 2008 mantuvieron la proporción 50:50. Esta especie se registró principalmente en brechas y caminos anchos (49% y 36%, respectivamente) (Figura 7). Por año, los porcentajes variaron;

en el 2008, 2010 y 2012 hubo más registros en SM, mientras que en el 2011 se encontraron en un mayor porcentaje en BCF. Es una especie principalmente diurna (69%), crepuscular (24%), mientras que muy pocos registros se encontraron en las primeras horas del amanecer (Figura 8).

El pavo es una especie selectiva, ya que usa los recursos en diferente proporción a su disponibilidad. Hizo una selección de los tres recursos evaluados en el 2008, 2011 y 2012 (Cuadro 10).

Hocofaisán. Se contó con 43 registros durante los 4 años de estudio, de los cuales el 91% fue en SM y 9% en acahual (Figura 6); Este porcentaje de uso fue similar por año de estudio. Esta especie se ubica principalmente en brechas (88%) y solamente el 8.8% en BCF (Figura 7). Es diurno-crepuscular (55% y 45%, respectivamente) (Figura 8).

El hocofaisán hizo una selección de recursos; en el 2008 y 2010, uso los recursos y el tiempo en diferente proporción, de acuerdo a su disponibilidad (Cuadro 10) y en el 2012 solamente seleccionó tipo de vegetación.

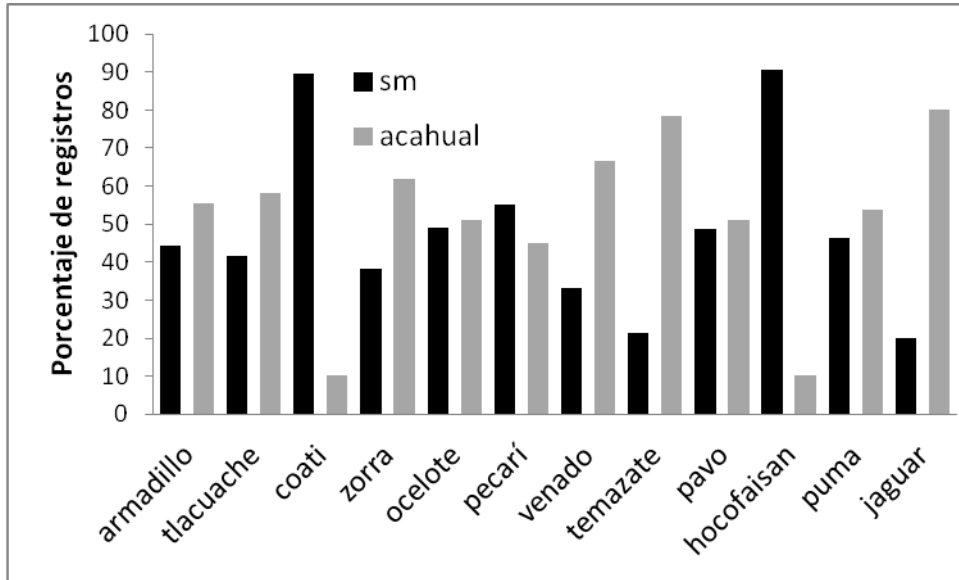


Figura 6. Porcentaje de registros de jaguar y puma y sus especies asociadas por tipo de vegetación durante los 4 años de estudio en la REEE, Yucatán México.

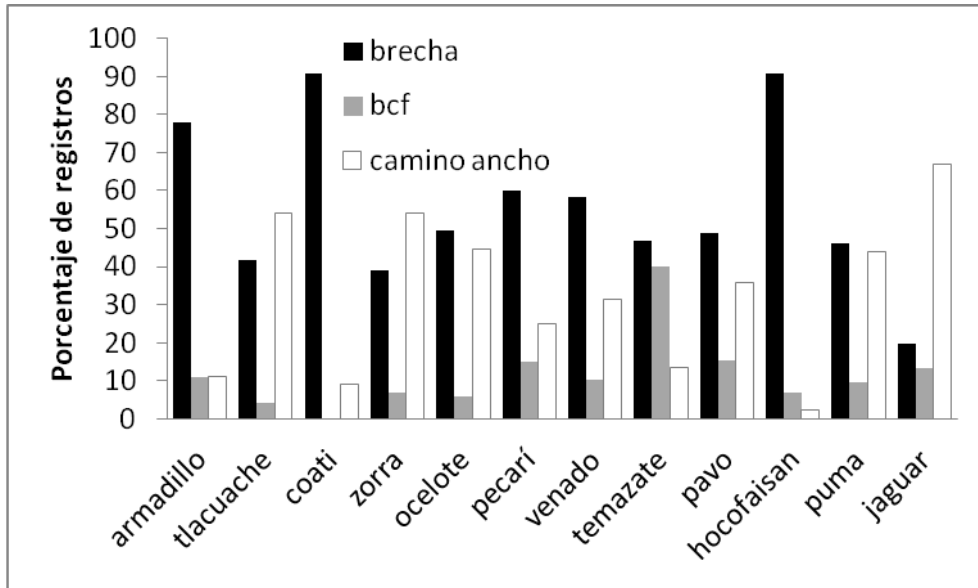


Figura 7. Porcentaje de registros de jaguares y pumas y sus especies asociadas por tipo de sendero durante los 4 años de estudio en la REEE.

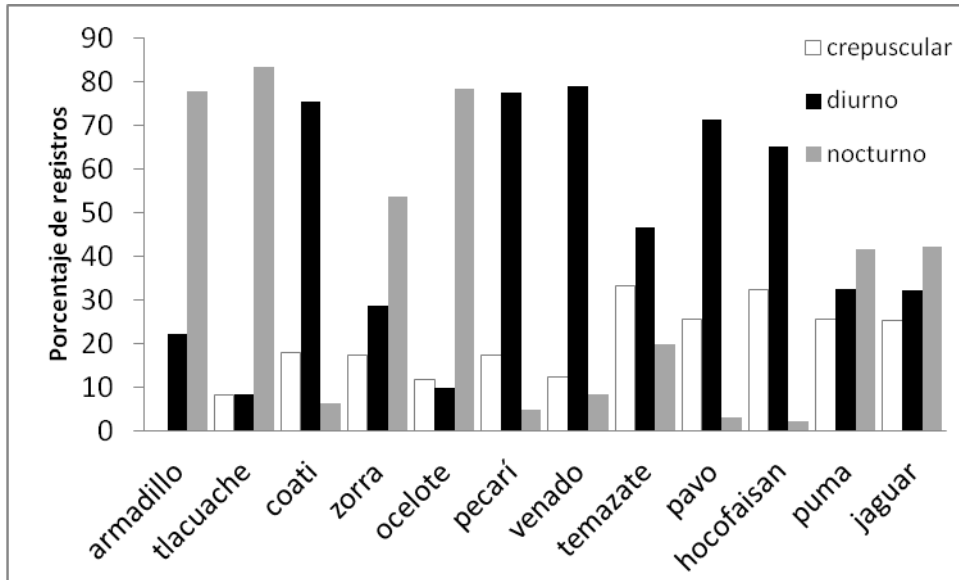


Figura 8. Porcentaje de registros de jaguar y puma y sus especies asociadas por patrón de actividad (diurno 8:00-18:00, crepuscular 6:00-8:00 y 18:00-20:00, nocturno 20:00-6:00) durante los 4 años de estudio en la REEE.

Cuadro 10. Uso de hábitat de 10 especies asociadas al jaguar y puma dentro de la REEE, Quintana Roo, donde H_0 : las especies usan los recursos en la misma proporción a su disponibilidad, con ($\alpha < 0.05$).

	2008		2010		2011		2012	
	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
Armadillo								
Vegetación	0.19	0.91	-	-	-	-	NA	NA
Sendero	3.08	0.38	-	-	-	-	NA	NA
Patrón de actividad	5.45	0.14	-	-	-	-	NA	NA
Tlacuache								
Vegetación	0.22	0.89	1.33	0.51	0.97	0.62	-	-
Sendero	0.94	0.82	0.89	0.83	2.60	0.46	-	-
Patrón de actividad	12.28	0.01	0.50	0.92	3.45	0.33	-	-
Coatí								
Vegetación	52.53	0.00	9.39	0.01	10.02	0.01	7.74	0.02
Sendero	41.98	0.00	8.86	0.03	6.91	0.07	7.09	0.07
Patrón de actividad	13.41	0.00	7.68	0.05	12.72	0.01	8.14	0.04
Zorra								
Vegetación	7.98	0.02	7.26	0.03	7.27	0.03	17.02	0.00
Sendero	14.62	0.00	7.11	0.07	13.33	0.00	16.46	0.00
Patrón de actividad	10.29	0.02	1.57	0.67	8.32	0.04	0.19	0.98
Ocelote								
Vegetación	21.18	0.00	2.12	0.35	1.29	0.52	0.33	0.85
Sendero	16.09	0.00	2.88	0.41	0.70	0.87	7.74	0.05
Patrón de actividad	36.97	0.00	3.50	0.32	5.28	0.15	15.36	0.00
Pecarí								
Vegetación	0.89	0.64	0.57	0.75	0.05	0.98	1.17	0.56
Sendero	1.01	0.80	0.56	0.90	1.53	0.68	1.99	0.57
Patrón de actividad	5.76	0.12	6.79	0.08	1.82	0.61	7.05	0.07
Temazate								
Vegetación	0.02	0.99	0.00	1.00	-	-	0.42	0.81
Sendero	2.56	0.46	1.89	0.60	-	-	1.54	0.67
Patrón de actividad	0.04	1.00	0.50	0.92	-	-	0.50	0.92
Venado								
Vegetación	0.81	0.67	0.00	1.00	0.49	0.78	0.03	0.98
Sendero	7.17	0.07	1.89	0.60	0.16	0.98	0.47	0.93
Patrón de actividad	14.37	0.00	1.70	0.64	1.88	0.60	8.02	0.05
Pavo ocelado								
Vegetación	12.26	0.00	0.75	0.69	22.81	0.00	32.98	0.00
Sendero	14.70	0.00	1.83	0.61	77.87	0.00	32.99	0.00
Patrón de actividad	57.54	0.00	10.23	0.02	21.29	0.00	42.48	0.00
Hocofaisán								

Vegetación	33.06	0.00	0.13	0.94	10.10	0.01	6.02	0.05
Sendero	26.51	0.00	0.49	0.92	7.36	0.06	6.17	0.10
Patrón de actividad	10.62	0.01	3.84	0.28	6.55	0.09	4.39	0.22

- no hubodatos suficientes para el análisis.

Comparación en el uso de los recursos entre depredadores y especies asociadas

La comparación en el uso de los recursos entre los dos depredadores y las especies asociadas (presas potenciales) muestra diferencias dependiendo el año y el tipo de recurso; en general, los jaguares y las especies asociadas usan en diferente proporción los recursos en el 2008 y 2012 y en casos particulares como la zorra, coatí y pavo ocelado en el 2010 y 2011; en estos dos años la mayoría de las comparación entre las especies asociadas y los depredadores usan los recursos en la misma proporción (Cuadro 11).

La comparación del uso de recursos y el tiempo entre el puma y las especies asociadas evidencia que el primero se encuentra asociada a un mayor número de especies por tipo de vegetación, senderos y patrón de actividad en el 2010 y 2011, excepto con coatí y zorra y en el 2008 y 2012 la mayoría de los recursos son usados en la misma proporción entre especies asociadas y puma (Cuadro 11).

Cuadro 11. Comparación del uso de recursos entre jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) y las especies asociadas. Donde Ho: Los recursos son usados en igual proporción entre felinos y las especies asociadas. ($\alpha < 0.05$).

		Jaguar/especies				Pumas/especies			
		2008	2010	2011	2012	2008	2010	2011	2012
especie	Recurso	χ^2	χ^2	χ^2	χ^2	χ^2	χ^2	χ^2	χ^2
Armadillo	vegetación	6.65*	5.44*	1.28	NA	0.93	1.80	NA	NA
	sendero	30.89*	0.33	1.28	NA	1.40	0.00	10.88*	NA
	patrón	9.14*	3.57	3.57	NA	9.14*	3.57	0.14	NA
Tlacuache	vegetación	16.10*	0.50	3.89	41.08*	0.56	5.40*	NA	30.11*
	sendero	14.93*	0.50	3.89	10.28*	0.99	5.40*	2.69	6.40*
	patrón	10.14*	0.07	0.01	10.28*	3.54*	0.25	0.83	15.21*
Coatí	vegetación	74.76*	8.78*	0.87	12.30*	13.58*	1.12	NA	13.48*
	sendero	71.21*	6.44*	0.87	8.50*	11.28*	0.50	5.37*	9.81*
	patrón	8.11*	3.58	0.33	1.19	18.76*	4.56	5.23*	3.84*
Zorra	vegetación	5.58*	5.96*	6.23*	18.16*	18.16*	0.04	NA	18.69*
	sendero	7.11*	6.12*	6.23*	18.16*	16.84*	0.15	0.36	18.69*
	patrón	8.16*	1.12	1.00	6.41*	2.07	0.73	2.75	0.277
Ocelote	vegetación	49.00*	0.27	0.23	0.07	2.45	6.85*	NA	0.442
	sendero	46.23*	0.27	0.01	5.81*	1.48	6.85*	1.02	5.23*
	patrón	32.24*	3.80	0.27	5.90*	19.68*	3.72	4.06	13.00*
Pecarí	vegetación	20.19*	1.97	0.17	3.74*	0.26	0.03	NA	4.71*
	sendero	24.59*	2.31	0.11	5.05*	0.02	0.42	7.20*	6.20*
	patrón	4.636	0.07	0.33	5.177*	12.19*	0.07	0.15	0.62
Venado	vegetación	6.792*	0.02	0.01	1.25	6.62*	2.03	NA	1.96
	sendero	38.95*	1.27	0.01	2.63	0.88	5.56*	0.67	3.50
	patrón	10.64*	1.00	0.33	18.27*	21.75*	1.00	0.00	6.76*
Temazate	vegetación	9.83*	0.02	0.33	35.76*	0.77	2.03	NA	25.00*
	sendero	29.08*	1.27	2.66	1.78	3.96	5.56*	13.23	2.01
	patrón	0.08	0.00	0.00	0.67	0.66	0.14	5.44	0.00
Pavo ocelado	vegetación	36.72*	1.98	18.15*	22.48*	0.13	0.23	NA	22.04*
	sendero	34.34*	4.43	8.40*	23.22*	0.58	2.27	8.05*	23.15*
	patrón	31.55*	2.08	10.42*	43.96*	49.85*	4.10*	15.68*	23.28*
Hocofaisán	vegetación	10.71*	1.14	1.66	10.48*	1.14	0.40	NA	11.67*
	sendero	10.71*	2.52	1.66	2.41	1.14	1.74	1.38	2.679
	patrón	0.23	0.03	6.19*	4.37	2.92	0.12	4.39	0.755

Efecto de los recursos en la presencia de jaguares y pumas

A lo largo de los 4 años, se identificaron 27 especies, capturadas por fototrampeo que son presas potenciales de ambos felinos, dentro de las cuales se consideró al humano como una de ellas; el ocelote, puma y jaguar se clasificaron como codepredadores. En general, se consideraron 26 especies como especies con las que los felinos (ya sea puma o jaguar) cohabitan.

Jaguares. En el Anexo 2 se muestran los 90 modelos GLM aplicados (combinaciones de factores abióticos y bióticos que pueden influir en la presencia de la especie dentro del área de estudio): 18 por año y los 18 modelos probados en conjunto para los 4 años. De aquellos modelos realizados para los 4 años de estudio, el año fue significativo en cada uno; en general, para los modelos que presentaban variables ambientales, la distancia a cuerpos de agua, el acahual, y el camino ancho y las brechas corta fuego fueron importantes al definir la presencia de la especie dentro de la Reserva, pero el AIC más bajo fue el del modelo 10 (AIC=292). Este modelo indica que los patrones de actividad de los codepredadores y de las especies asociadas y la presencia del humano son los que definen la presencia del jaguar dentro del área (Cuadro 12).

Cuadro 12. Modelo de factores bióticos y abióticos que explica la presencia del jaguar (*Panthera onca*) en la REEE después de la selección de variables por medio de AIC.

	Estimador	SE	Valor z	Pr(> z)
(Intercepto)	563.66	173.02	3.26	0.00
Año	-0.28	0.09	-3.29	0.00
Diurno-puma	0.42	0.12	3.60	0.00
Crepuscular-ocelote	0.95	0.30	3.20	0.00
Crepuscular-temazate	-1.77	0.88	-2.02	0.04
Diurno-venado	0.98	0.25	3.99	0.00
Diurno-zorra	0.32	0.12	2.60	0.01
Nocturno-rallon	0.37	0.17	2.10	0.04
Diurno-hocofaisán	-0.79	0.28	-2.82	0.00
Nocturno-armadillo	-3.21	0.97	-3.31	0.00

Puma: De los 18 modelos estudiados en donde se agrupan los 4 años de estudio, el año fue significativo en cada uno de ellos. En general, para los modelos que presentaban variables ambientales, el acahual y las brechas fueron importantes al definir la presencia de la especie dentro de la Reserva, pero el AIC más bajo fue el del modelo 10 con AIC= 288.66, lo que sugiere un mejor ajuste. Este modelo indica que los codepredadores, las especies asociadas por patrón de actividad y la presencia del humano son los factores que definen la presencia del puma dentro del área (Cuadro 13).

Cuadro13. Modelo de factores bióticos y abióticos que explica la presencia del puma (*Puma concolor*) en la REEE después de la selección de variables por medio de AIC (288.26).

	Estimate	SE	Valor z	Pr(> z)
(Intercept)	-6.47	0.19	-32.58	0.00
Diurno-humano	0.02	0.00	4.64	0.00
Diurno-pecarí	0.69	0.15	4.41	0.00
Crepuscular-coatí	0.51	0.27	1.88	0.05
Crepuscular-pavo ocelado	-0.84	0.51	-1.64	0.09
Diurno-pavo ocelado	0.47	0.14	3.22	0.00
Nocturno-tigrillo	-0.69	0.36	-1.91	0.05
Diurno-jaguar	-0.30	0.15	-1.99	0.04
Nocturno-jaguar	0.56	0.11	4.94	0.00
Crepuscular-jaguar	0.37	0.14	2.52	0.01
Crepuscular-ocelote	-0.66	0.27	-2.39	0.01
Nocturno-ocelote	0.17	0.05	3.01	0.00
Diurno-zorra	-0.57	0.21	-2.65	0.00
Crepuscular-zorra	0.27	0.15	1.77	0.07
Nocturno-tlacuache	0.40	0.14	2.90	0.00
Nocturno-armadillo	-1.34	0.63	-2.12	0.03

Traslape en el uso del tiempo por coeficiente de traslape (Δ)

Los jaguares se mantienen activos durante todo el día; sin embargo, casi la mitad (el 43%) de los registros fueron nocturnos (20:00-6:00 h) con picos de actividad entre 20:00-22:00 y 2:00-4:00 h. Dentro del patrón de actividad crepuscular (25.5% de los registros) la mayoría de los registros se encuentran entre las 18:00 y 20:00 h. En el patrón de actividad diurno (8:00-18:00) se obtuvo el 31.3% de los registros y se observan menos registros entre las 8:00 y las 14:00 h (Figura 9). Esta proporción cambia en un análisis de porcentajes anuales, por años de estudio (2008, 2010-2012), respectivamente; las variaciones fueron en el patrón crepuscular (22%, 23%, 1% y 30.5%), patrón diurno (42%, 46%, 0% y 22%) y patrón nocturno (34.9%, 30.7%, 85.7% y 47.4%).

Los pumas tienen actividad durante todo el día; sin embargo, el 48.9% de los registros fueron nocturnos (20:00-6:00 h) con picos de actividad entre las 20:00 y 2:00 h. Dentro del patrón de actividad crepuscular (25% de los registros) se presentó un incremento de actividad entre las 6:00-8:00 h. En el patrón de actividad diurno (8:00-18:00) se obtuvieron el 32% de los registros y en este periodo se observan menos registros entre las 10:00 y las 16:00 h. (Figura 9); este porcentaje de registros no mantuvo la misma proporción durante los 4 años, El patrón de actividad nocturno fue donde se obtuvieron más registros para los 4 años, 48.9%, 31.2%, 46.6% 36.5%; en el patrón diurno respectivamente por años de estudios los porcentajes fueron 23%, 37.5%, 26.6% y 7.3%, y el crepuscular fue el que tuvo menos registros para tres años, es decir, el 27.6%, 31.2%, 26.6% y mayor que el patrón diurno en el 2012 en 19.5%.

En general, ambos felinos se encuentran activos tanto en la noche como en el día; sin embargo, ambos son principalmente crepuscular- nocturnos; en el caso de los pumas 73.9% y de los jaguares el 68.5% (Figura 9).

Como se observó en los porcentajes de registros, estos variaron a través de los años, lo cual demuestra que tienen un patrón de actividad que difiere de acuerdo a diversos factores, y esta variación se demuestra con el coeficiente de traslape (Δ), el cual tomó valores entre 0.52 y 0.77 para el jaguar, con el menor coeficiente entre 2010-2011; mientras que para pumas varió de 0.72-0.78, con el menor valor, de 0.72, obtenido en 2011-2012 (Figura 10).

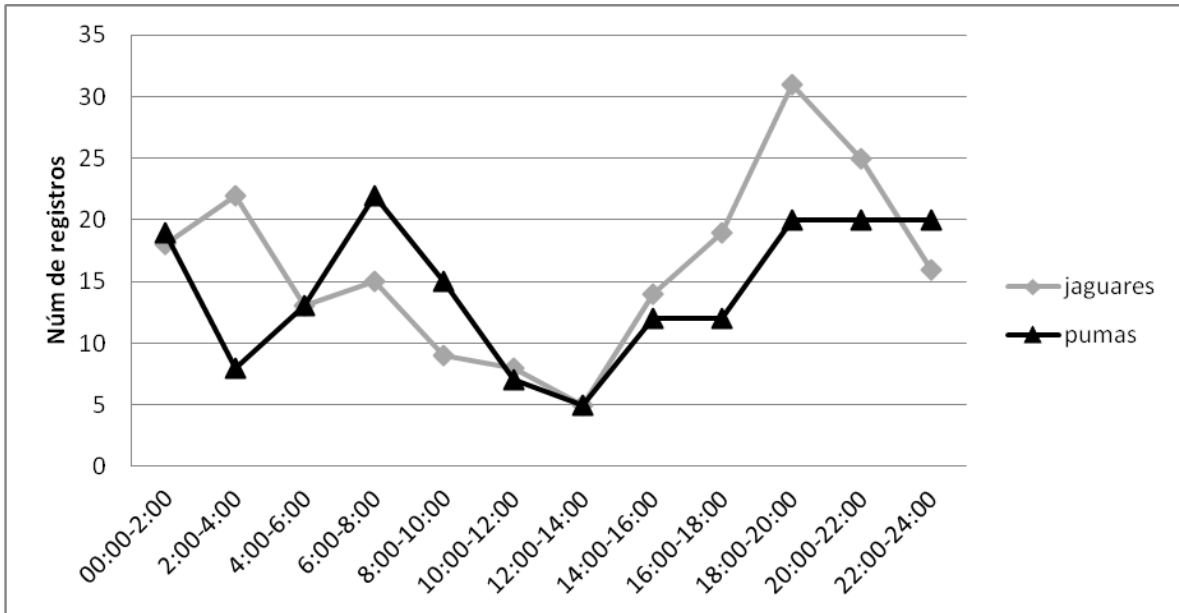


Figura 9. Horarios de actividad de jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) dentro de La Reserva Ecológica El Edén, Quintana Roo, México, con base en todos los registros fotográficos durante los 4 años de estudio.

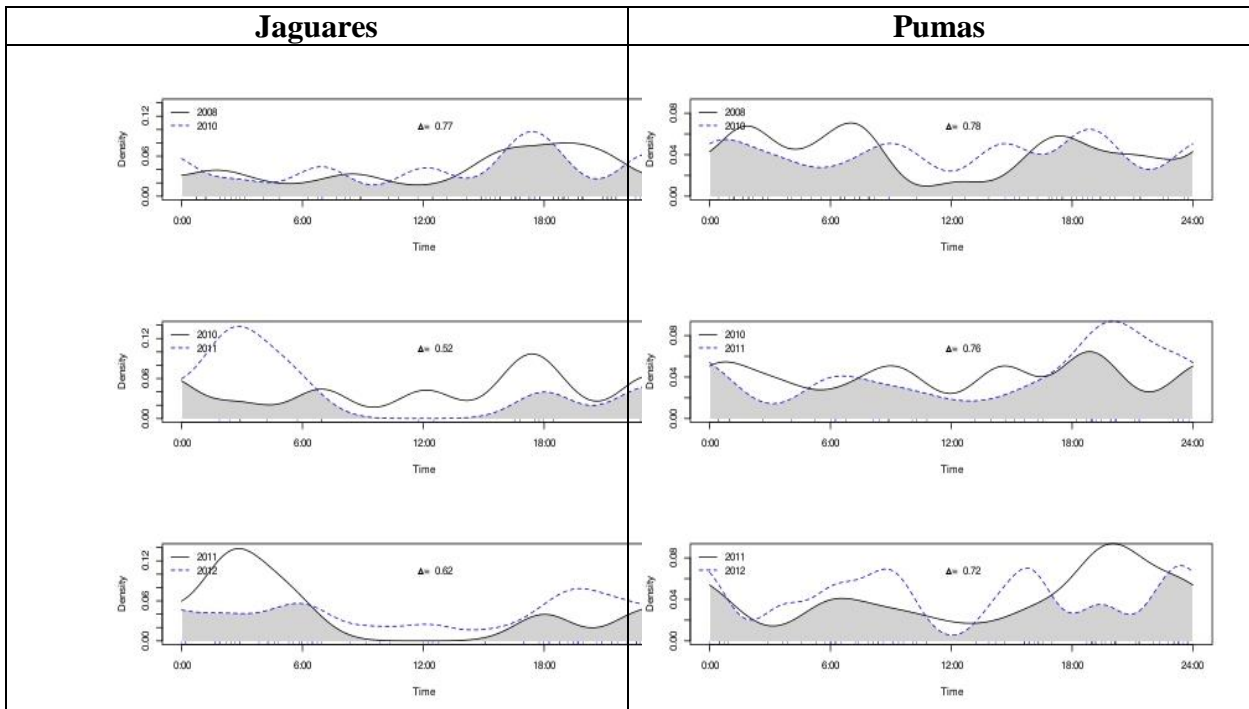


Figura 10. Traslape en los patrones de actividad de jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) entre pares de años durante el periodo de estudio por especie en la Reserva Ecológica el Edén.

Ambas especies presentan, en general, un patrón de actividad crepuscular-nocturno. La Figura 11 muestra el coeficiente de traslape en el horarios de actividad de ambas especies, durante los 4 años de estudio, el cual es alto ($\Delta = 0.87$).

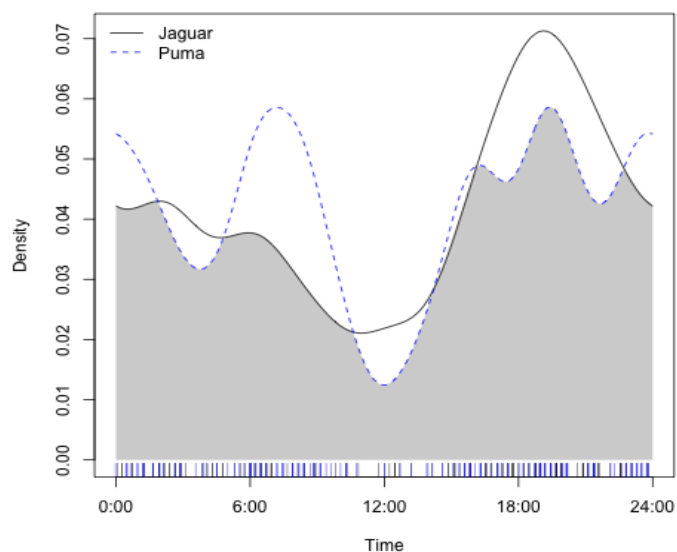


Figura 11. Traslape de horarios de actividad ($\Delta = 0.87$) entre el jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) en la REEE, Quintana Roo, durante los 4 años (2008, 2010-2012).

El traslape del tiempo se midió entre ambos depredadores y las 10 especies asociadas. Los valores que tomó el se presentan en el Cuadro 14, por especies de depredador y las especies presa asociadas. Los valores más altos del coeficiente fueron de la siguiente manera:

Jaguar. El coeficiente de traslape entre este y las especies asociadas, con valor mayor al 0.60 fueron: los de la zorra ($\Delta=0.80$), armadillo ($\Delta=0.74$), ocelote ($\Delta= 0.69$), tlacuache ($\Delta= 0.63$) y temazate ($\Delta= 0.60$).

Puma. Este felino presentó valores más altos al 0.60 en el coeficiente de traslape con un mayor número de especies entre las que se encuentran la zorra ($\Delta=0.81$), armadillo ($\Delta=0.74$), ocelote ($\Delta= 0.70$), temazate ($\Delta= 0.67$), tlacuache ($\Delta= 0.64$) y coatí ($\Delta=0.60$).

Cuadro 14. Traslape en los patrones de actividad (Δ) entre el puma (*Puma concolor*) y jaguar (*Panthera onca*) y las especies asociadas, para el 2008, 2010-2012 en la REEE, Quintana Roo.

	Puma			Jaguar		
	Δ	Intervalo de confianza		Δ	Intervalo de confianza	
Armadillo	0.74	0.59	0.91	0.74	0.59	0.92
Tlacuache	0.64	0.44	0.76	0.63	0.44	0.75
Coatí	0.60	0.48	0.69	0.57	0.44	0.64
Zorra	0.81	0.69	0.86	0.80	0.70	0.86
Ocelote	0.70	0.54	0.76	0.69	0.53	0.76
Pecarí	0.52	0.37	0.63	0.46	0.31	0.55
Temazate	0.67	0.53	0.84	0.60	0.43	0.80
Venado	0.57	0.42	0.67	0.52	0.37	0.60
Pavo ocelado	0.56	0.45	0.62	0.52	0.42	0.59
Hocofaisán	0.58	0.58	0.60	0.32	0.31	0.35

Traslape en el uso de recursos entre el jaguar y el puma por el índice de Pianka

Jaguar/puma: La comparación en el traslape en el uso de la vegetación y los senderos (índice de Pianka) muestra que en el 2011 y 2012 los valores fueron superiores al 0.90. Mientras que, durante los 4 años, para el patrón de actividad, varió entre el 0.81 y 0.90, el cual también es alto; el traslape por horario de actividad (agrupación por pares de horas) muestra un valor bajo (Cuadro 15).

Cuadro 15. Traslape de uso de recursos (índice de Pianka) entre jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) en la REEE, Quintana Roo, México.

	Año	Media	Desv. Est.	ic.2.5%	ic.97.5%
Vegetación					
	2008	0.68	0.11	0.45	0.87
	2010	0.75	0.18	0.35	1.00
	2011	0.90	0.10	0.64	1.00
	2012	0.99	0.01	0.95	1.00
Sendero					
	2008	0.63	0.11	0.40	0.83
	2010	0.76	0.17	0.35	0.99
	2011	0.90	0.10	0.64	1.00
	2012	0.97	0.03	0.89	1.00
Patrón de actividad					
	2008	0.90	0.07	0.73	0.99
	2010	0.88	0.11	0.59	1.00
	2011	0.81	0.11	0.56	0.96
	2012	0.88	0.08	0.71	0.99
Horario de actividad					
	2008	0.67	0.10	0.46	0.85
	2010	0.28	0.14	0.04	0.60
	2011	0.28	0.15	0.04	0.61
	2012	0.64	0.10	0.43	0.83

Traslape de la dieta

El cálculo de la superposición (índice de Pianka) de la dieta de acuerdo con el número promedio de individuos consumidos (Anexo 9) entre ambos felinos fue de 0.37.

Uso de recursos entre depredadores (jaguar y puma) y las especies asociadas

Vegetación: Entre el jaguar y las 10 especies evaluadas se encontraron en los mismos tipos de vegetación de diferente manera entre años; los casos con una superposición mayor en el uso del recurso, con más de 0.90 por año, fueron los de la zorra y venado en el 2008; ocelote y pecarí en 2010; coatí, ocelote, pecarí y venado en 2011 y, ocelote, pecarí, venado y temazate en 2012 (Figura 12, Anexo 4).

Para el puma y las 10 especies evaluadas, el traslape de uso varía entre años. Las especies con un traslape mayor en el uso del recurso, con más de 0.90 por año, fueron en el 2008 tlacuache, pecarí, ocelote y pavo ocelado; en el 2010 tlacuache, coatí, zorra, pavo ocelado y hocofaisán; en el 2011 ocelote, pecarí y pavo ocelado; en el 2012 ocelote, pecarí y venado (Figura 13, Anexo 4).

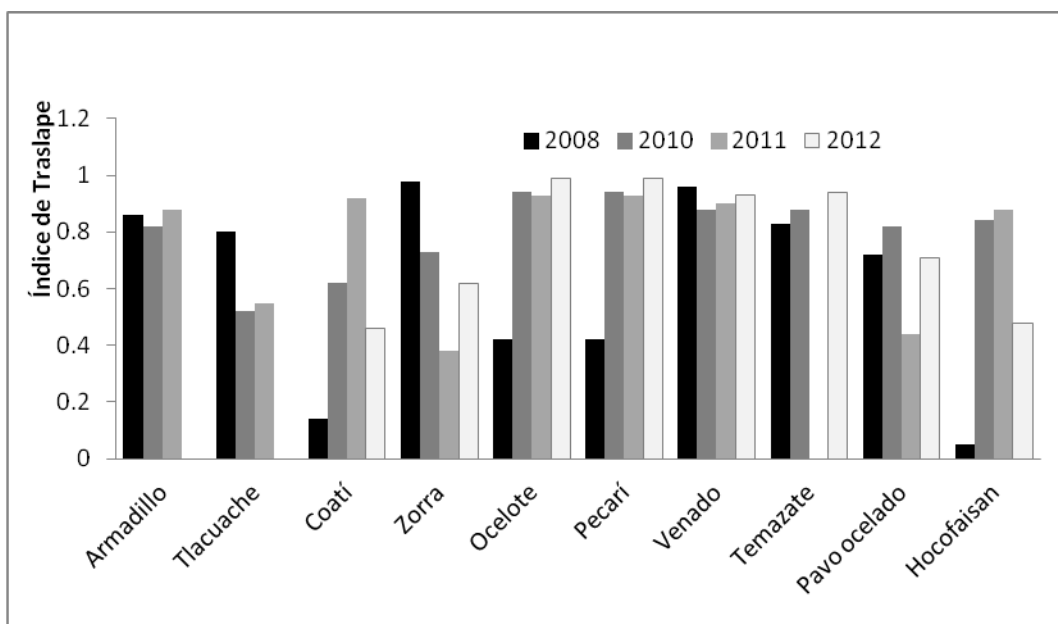


Figura 12. Traslape en el uso del recurso vegetación (índice de Pianka) entre jaguares y sus 10 especies asociadas.

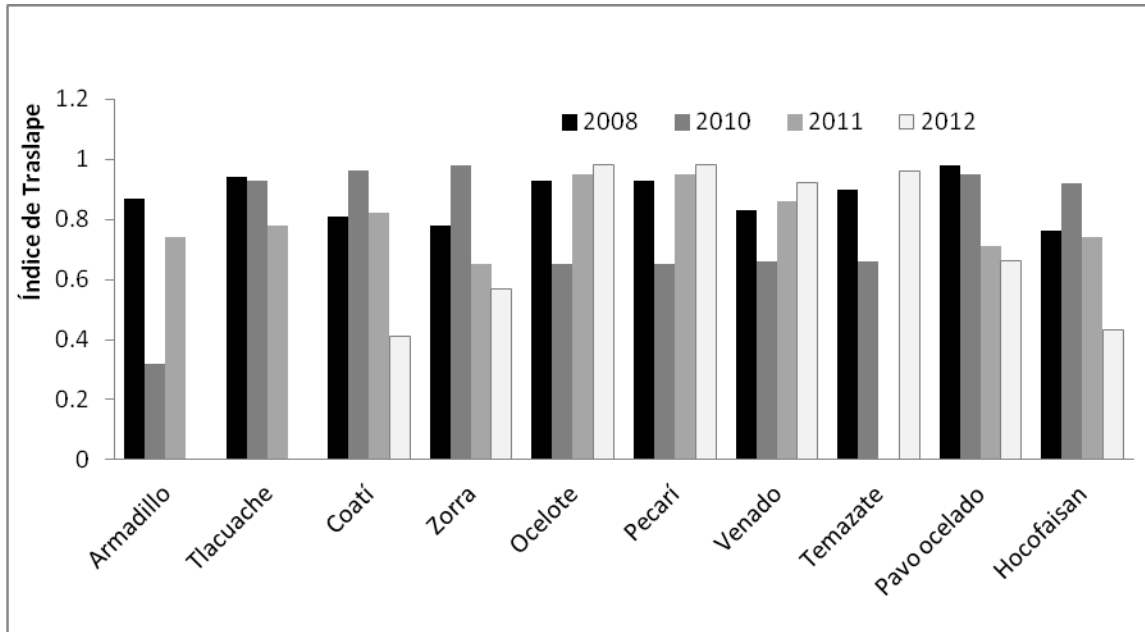


Figura 13. Traslape en el uso del recurso vegetación (índice de Pianka) entre pumas y sus las 10 especies asociadas.

Sendero: Entre los jaguares y las diez especies evaluadas el traslape de uso varía entre años, las especies con un traslape mayor en el uso del recurso con más de 0.90 por año fueron: para 2008 zorra; en 2010 ocelote; en 2011 coatí, ocelote y venado; en 2012 ocelote (Figura 14, Anexo 5).

Mientras que para puma y las diez especies evaluadas el traslape de uso varía entre años, las especies con un traslape mayor en el uso del recurso con más de 0.90 por año fueron: en el 2008 tlacuache, ocelote, pecarí, venado y pavo ocelado; en el 2010 coatí, zorra pecarí y pavo; en el 2011 ocelote y pecarí; en el 2012 ocelote (Figura 15, Anexo 5).

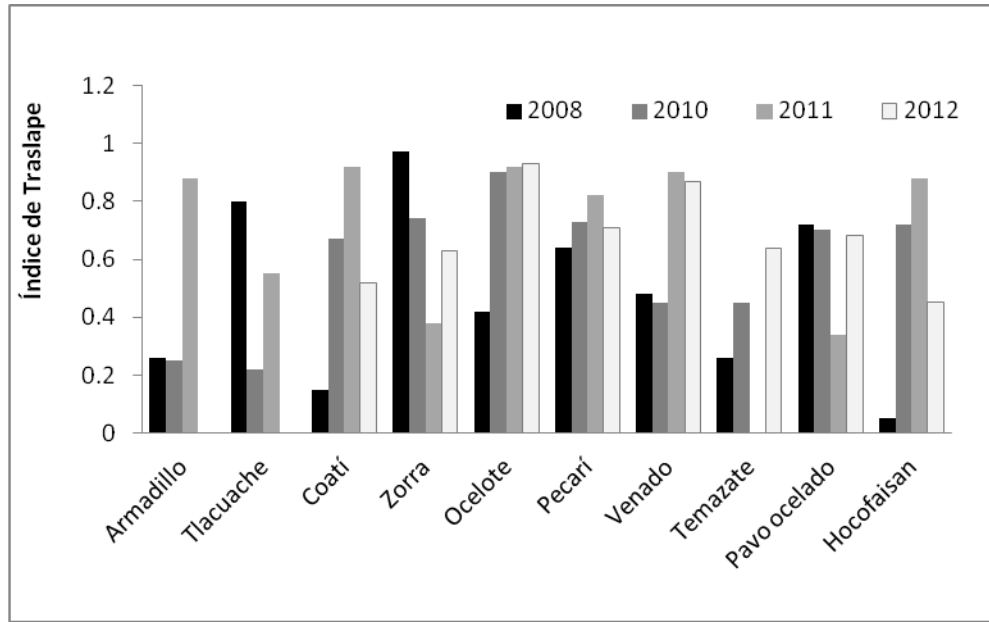


Figura 14. Traslape en el uso del recurso sendero (índice de Pianka) entre jaguares y las 10 especies asociadas.

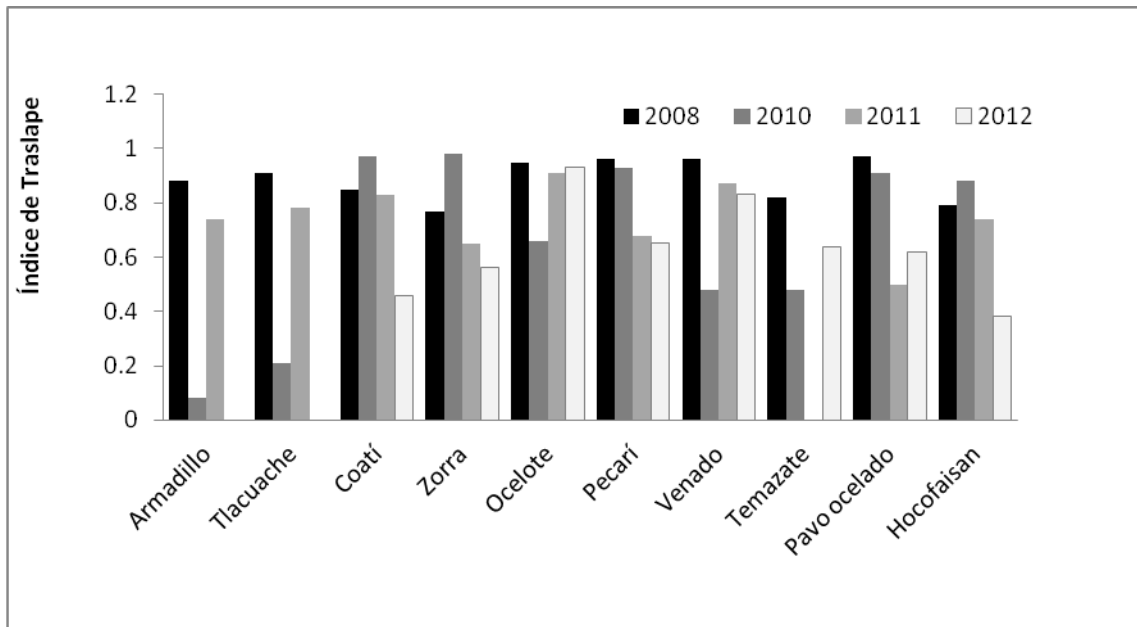


Figura 15. Traslape en el uso del recurso sendero (índice de Pianka) entre pumas y las 10 especies asociadas.

Patrón de actividad: entre los jaguares y las diez especies evaluadas el traslape en el uso del tiempo fue el menor comparado con los recursos evaluados, entre años solamente en 2011 y

2012 hubo asociación con más del 0.90 de traslape. Para 2011, tlacuache, ocelote y zorra y en 2012 ocelote (Figura 16, Anexo 6).

Mientras que para el puma y las diez especies evaluadas el traslape de uso de tiempo con más del 0.90 de traslape solamente lo presentó en el 2012 con zorra (Figura 17, Anexo 6).

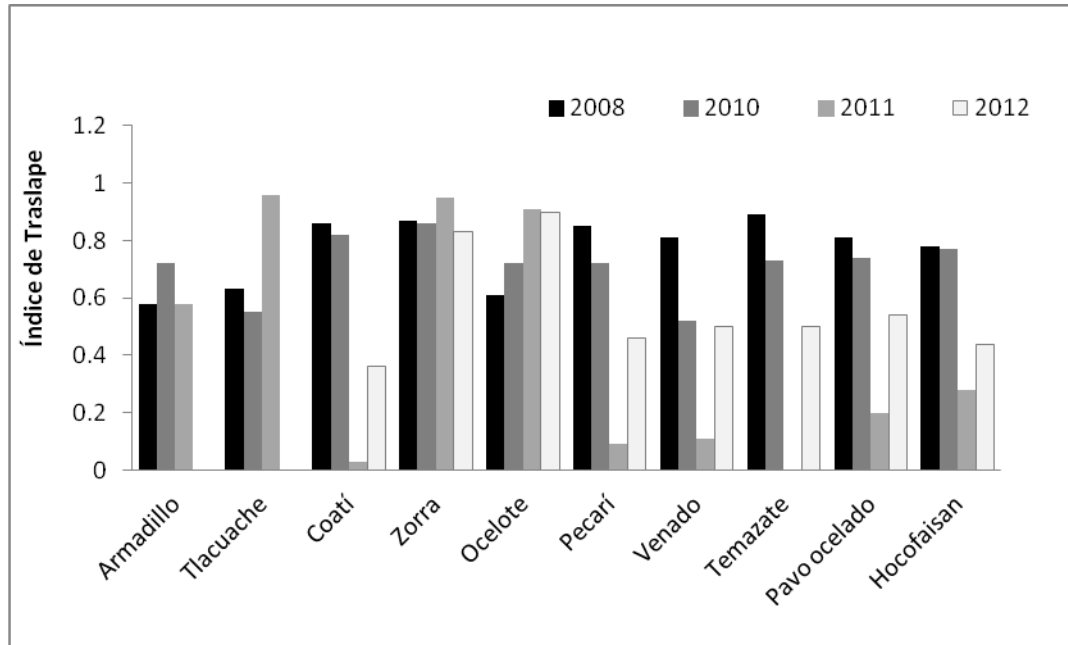


Figura 16. Traslape en el uso del tiempo (índice de Pianka) entre jaguares y las 10 especies asociadas.

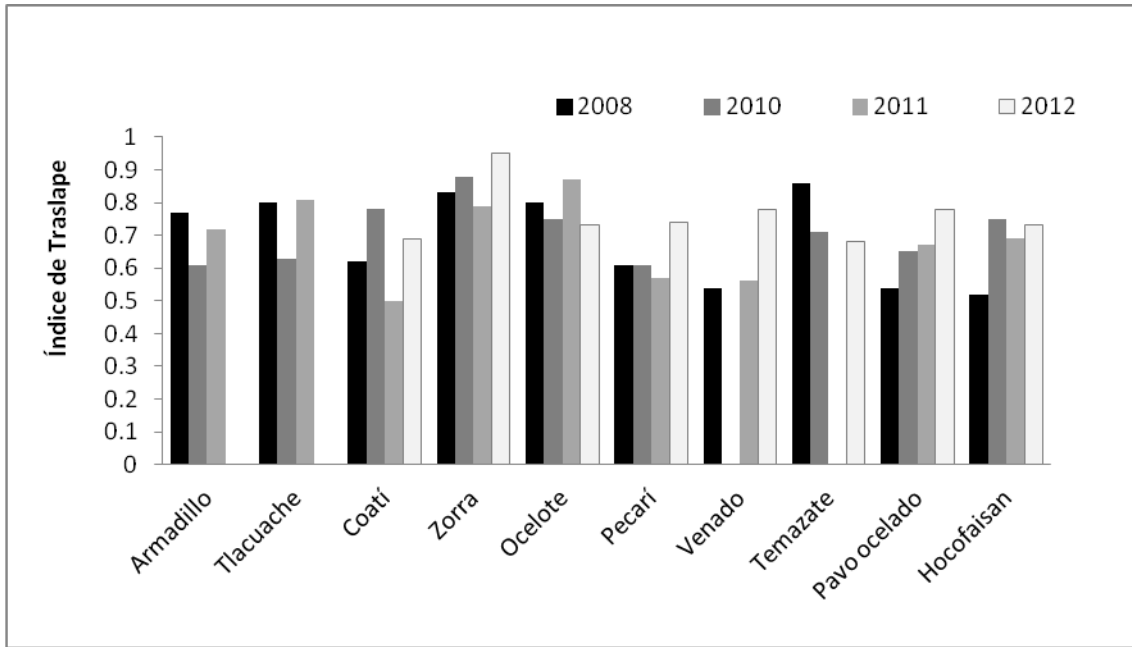


Figura 17. Traslape en el uso del tiempo (índice de Pianka) entre pumas y sus las 10 especies asociadas.

DISCUSIÓN

La abundancia y la densidad de las poblaciones son parámetros fundamentales en la toma de decisiones para el manejo de fauna y su hábitat (Naranjo, 2000). Las mediciones de estos dos parámetros fluctúan tanto por factores propios de las especies como por respuesta a las interacciones con el ambiente.

La densidad de felinos se ha relacionado con un ecosistema en buen estado de salud, en la REEE la densidad de estos depredadores es comparable con la que se ha encontrado en otras áreas de su distribución (Ceballos *et al.*, 2002; Chávez *et al.*, 2007; Faller *et al.*, 2007), en donde se han considerado poblaciones estables, lo que a su vez se relaciona con una base de presas abundante (Karanth y Nichol, 1995, 1998, 2000; Paviolo, 2010; Cozzi *et al.*, 2012) y de felinos que coexisten (Karanth y Nichol, 1998, Haines, 2006; Paviolo, 2010; Cozzi *et al.*, 2012).

Un factor que modifica la abundancia de los depredadores es la riqueza y abundancia de presas, afectando su dieta, distribución y densidad (Scognamillo *et al.*, 2003; Paviolo, 2010). Además, una modificación en las densidades de los grandes depredadores también tiene consecuencias en el aumento o disminución de los mesodepredadores (Prugh *et al.*, 2009) como es el caso del ocelote, en donde la ausencia de jaguar y puma provocan un aumento en su densidad (Pérez-Irineo y Santos-Moreno, 2014). Dentro de la REEE podemos observar el efecto que tiene la disminución o aumento en las densidades de los grandes felinos en este mesocarnívoro, y por los resultados obtenidos se observa que la baja en la abundancia de jaguar provoca un aumento en la abundancia del ocelote, lo que puede relacionarse con el

nicho trófico, otros dos mesocarnívoros que por los resultados obtenidos no se ven afectados por los cambios poblacionales de los depredadores tope son el tigrillo y el jaguarundi.

En la REEE pudimos observar cambios en las densidades a través de los años por especie y entre las especies y en general las comparaciones hechas con las densidades reportadas en otros estudios son las siguientes.

Comparación de densidad entre CAPTURE y SPACACAP. La estimación de la densidad a partir de software CAPTURE (Otis *et al.*, 1978; Rexstad y Burnham, 1991) ha sido la más empleada para el estudio de felinos silvestres (Karanth y Nichols, 1998; Kelly *et al.*, 2003; Maffei, *et al.*, 2004; Silver *et al.*, 2004; Chávez *et al.*, 2007; Salom, *et al.*, 2007; Dillon y Kelly, 2008; Noss *et al.*, 2012), pero ha mostrado subestimar o sobrestimar la densidad (Noss *et al.*, 2012; Tobler y Powell, 2013; Tobler *et al.*, 2013). En respuesta a la importancia de obtener estimaciones no sesgadas, recientemente, se han propuesto un modelo espacialmente explícito (SECR, por sus siglas en inglés) para estimar la densidad; este paquete está implementado en R (paquete SPACECAP) (Gopaldaswamy *et al.*, 2012), y no solo toma en cuenta datos temporales de captura sino también espaciales (Borchers y Efford, 2008), lo que permite estimaciones más precisas.

La comparación de la densidad estimada por dichos modelos en el área de estudio muestra que al utilizar el modelo SECR (SPACECAP) los valores estimados de las densidades son más conservadores; por ejemplo, la densidad del jaguar varió de 0.3-3.6 ind./100 km², la del puma de 1.8-5.1 ind./100 km² y la del ocelote entre 1.6-5.1 ind./100 km²; todos estos valores se encuentran dentro de los intervalos reportados en la literatura (Anexo 10) (Noss, *et al.*, 2004; Faller *et al.*, 2007; Kelly *et al.*, 2008). Sin embargo, la mayoría de los estudios

publicados reportan densidades evaluadas en periodos de uno o dos años (Noss *et al.*, 2012; Tobler y Powell, 2013) y pocos de ellos son de ambas especies (jaguar y puma) y aún menos los que consideran a los mesodepredadores.

Densidad del jaguar: El rango de densidades para el jaguar fue de 2.65 a 5.05 ind./100 km² por HMMDM, que incluye valores muy parecidos a los reportados en otros sitios de la región (Anexo 10), como por ejemplo en el Zapotal, Yum Balam, Dzilam y la Reserva de la Biosfera Ría Lagartos (RBRL) (Faller *et al.*, 2007). Estas son zonas con las que mantiene conectividad y con las cuales pueden estar compartiendo el ámbito hogareño de los individuos. De igual manera, son similares a los del sur de la Península de Yucatán (Ceballos *et al.*, 2002; Chávez *et al.*, 2007).

Densidad del puma: Los estudios para estimar la densidad del puma no han sido algo común en México. En general, las densidades varían por área, y en algunos casos, como el norte de la Península, presentan densidades dentro de los rangos encontrados en otras zonas de México y Latinoamérica. Por ejemplo, en la REEE varió de 4.0 a 8.5 ind./100 km² (HMMDM, Mh), valores que están por arriba de los obtenidos en otras áreas de distribución (Kelly *et al.* 2008; Noss *et al.*, 2012; Hernández-Saint Martin, 2014) intermedias (Noss *et al.*, 2004) o inferiores (Anexo 10) (Kelly *et al.* 2008).

Los estudios que reportan densidades de pumas calculadas por SECR (SPACECAP) son aún muy pocos. La densidad obtenida en la REEE varían entre 1.8 y 5.1 ind./100 km² que son densidades superiores a las reportadas por Noss *et al.* (2012) (Anexo 10).

Densidad del ocelote: La densidad de este mesocarnívoro en la REEE varió también considerablemente durante el estudio entre 1.4 y 13.8 ind./100 km² (MMDM). Por lo tanto, el valor más bajo fue inferior a los reportados en otras partes de su distribución (Di Bitetti *et al.*, 2006). Sin embargo, en el 2010 se presenta la mayor densidad, similar a la máxima

reportada por Di Bitti *et al.* (2006) y Dillon y Kelly (2008) o por arriba a las calculadas por Díaz-Pulido y Payán (2011) en algunos años de estudio. En contraste, las densidades estimadas por medio de SECR tuvieron un rango entre 1.66 y 5.15 ind./100 km² que son inferiores a las obtenidas por MMDM y HMMDM. Las densidades obtenidas por SECR en la REEE son similares a las del Chaco (Noss *et al.*, 2012).

Comparación de densidades entre especies: La comparación de este parámetro entre especies, por un lado nos indica si hay una densidad dependientes de codepredadores y si esta incide en los mesodepredadores (Karanth y Nichol, 1995, 1998, 2000; Haines, 2006; Cozzi *et al.*, 2012), además, refleja cambios en la base de presas (Paviolo, 2010; Haines, 2006) y, por ende, en la dinámica de las poblaciones de los felinos (Karanth y Nichol, 1998).

Por lo tanto, las comparaciones hechas entre la densidad de dos especies de felinos en ambientes particulares pueden indicar la adaptación al hábitat. En general, los estudios comparativos demuestran que las densidades de felinos varían entre especies, lugares o tipos de vegetación. Por ejemplo, un contraste entre pumas y jaguares (Noss *et al.*, 2004) en bosques secos (Bolivia) y bosques húmedos (Belice) señala que los pumas tienen una mayor densidad (2.9-10.5 ind./100 km²) que los jaguares (0.2-14.6), mientras que en Belice los jaguares tienden a ser más numerosos (2.3-7.4) que los pumas (2.8-4.3). Para el norte de México, Rosas-Rosas y Bender (2012) encontraron que el puma (1.7) es más abundante que el jaguar (1.1).

Al comparar las densidades de las tres especies dentro de la REEE, se observa que la de los pumas (1.7-4.3 ind./100 km², MMDM) es mayor a la de los jaguares (1.2-2.6), situación que se repite en cualquiera de los otros dos modelos; únicamente en el 2010 y solo para MMDM y HMMDM) el número de los jaguares fue superior a la de los pumas. La densidad de los

ocelotes fue mayor que la de los jaguares en los 4 años y para el 2008 y 2010 fue mayor que la de los pumas.

Particularmente, los resultados encontrados durante el 2011 en la REEE muestran una baja en la abundancia de jaguares y un aumento en la de pumas, posiblemente como consecuencia del decremento de las poblaciones de ungulados (Haines, 2006). El aumento de AR de pumas puede deberse a su tolerancia a las perturbaciones más que a un nicho trófico más amplio y una base de presas de menor tamaño (Scognamillo *et al.*, 2003; Núñez *et al.*, 2000; Haines, 2006; Paviolo, 2010), lo cual ha sido documentado en diversos trabajos (Aranda, 1994; Haines, 2006) pero no ocurre en la REEE.

Efecto de las perturbaciones naturales en las especies silvestres

Los disturbios naturales juegan un papel importante en la presencia, movimientos y densidad de las especies (Fisher y Wilkinson, 2005). En la Península de Yucatán, por ejemplo, existen periódicamente disturbios naturales que modifican los ambientes y causan diferentes grados de perturbación en los ecosistemas; tres de los más conocidos son los huracanes, las inundaciones estacionales y los incendios forestales. Estos últimos son consecuencia de factores como sequías extremas, prácticas agrícolas de roza-tumba y quema y acumulación de materia orgánica, entre otras (Sánchez y Rebollar, 1999). Los efectos que causan los incendios forestales a la fauna silvestre son la movilidad y dispersión de las especies. Por ejemplo, en El Edén se presentó un incendio durante el 2011. El incendio abarcó más de mil hectáreas al sur de la colindancia con la reserva, afectando acahuals, selvas inundables y sabanas, especies como pavo ocelado, pecarí de collar, venado, zorra y particularmente felinos como el jaguar, puma y ocelote fueron registrados durante los 4 años. Sin embargo, durante el 2010 y 2011 sus AR bajaron debido al efecto que tuvieron los incendios cercanos a la reserva, modificando así

su presencia en el área de estudio. A diferencia de otras especies en las que su AR fueron similares durante los 4 años de muestreo, como es el caso del coatí (Anexo 1).

Esta perturbación tuvo un alto impacto en la movilidad de los animales y, por ende, en las tasas de captura. De acuerdo con Milchalski y Peres (2005), la magnitud del fuego en los diferentes hábitats afecta la presencia y densidad de los felinos, pero el mayor efecto es sobre el jaguar. Además, los felinos responden a la abundancia y diversidad de presas (Haines, 2006), las cuales se ven también afectadas por los incendios (Fisher y Wilkinson, 2005). El caso del incendio en la reserva nos muestra que los jaguares solo se registraron en la porción norte del área protegida y la tasa de captura fue la más baja. Los pumas también fueron menoscabados en sus movimientos, sin embargo, se fotografiaron en el centro y norte de la reserva. Los ocelotes, en cambio, fueron los menos afectados ya que se les capturó en todas las zonas de la REEE; la tasa de captura de *L. pardalis* se mantuvo constante a partir del 2010.

Dieta

En algunos lugares se han analizado los hábitos alimentarios de los felinos bajo el marco de la teoría del forrajeo óptimo, comparando los factores ecológicos que influyen en la dieta. Se ha encontrado que los felinos tienden a concentrar su dieta en unas pocas especies en cada región, puesto que conforman la mayor parte de la biomasa ingerida (Gómez y Monroy-Vilchis., 2013). Así, un cálculo de nicho trófico con valores bajos es indicativo de especies especialistas (Krebs, 1989), lo cual es reportado para jaguar y puma en la presente investigación (0.32 para jaguar y 0.29 para puma) así como en otras áreas de su distribución (Hernández-SainMartin, 2014). Los valores de nicho trófico bajos están relacionados con la abundancia de las presas; es decir, a mayor abundancia de éstas, el depredador se alimenta de un número menor de

especies (Pacheco *et al.*, 2004) lo que ha sido disputado por Novack *et al.* (2005). Dentro de la REEE se reportó un valor de nicho trófico para jaguar (0.67) y puma (0.78) (Márquez, 2014) opuesto a lo encontrado en la presente investigación.

Son escasos los trabajos que analizan conjuntamente la dieta de ambos felinos (Aranda y Sánchez-Cordero, 1996; Oliveira, 2002; Weckel *et al.*, 2006, Rueda *et al.*, 2013, Hernández-Saint Martin, 2014; Márquez, 2014). En los trabajos disponibles se ha generalizado que se alimentan de mamíferos (Oliveira, 2002), de los que los artiodáctilos son las principales presas, ya que conforman hasta un 98.7% de la dieta del jaguar y un 89.5% de la del puma (Oliveira, 2002; Hernández-SaintMartin, 2014); dichos hallazgos apoyan los resultados del presente estudio, otras especies como el coatí y el tlacuache también forman parte importante de la dieta de ambos depredadores (Rueda *et al.*, 2013; Hernández-SaintMartin, 2014).

Por especie, la dieta del jaguar se basa principalmente en mamíferos grandes y medianos. En la REEE, Márquez, 2014, reporta una dieta conformada por 29 especies de los que destacan las presas de menor tamaño (< 1 km) y por la biomasa consumida, los ungulados (pecarí de collar). En el presente estudio se registraron 15 especies de mamíferos en su dieta, de los cuales destacan los grandes (pecarí y temazate), resultados similares a los encontrados en otras regiones de su distribución (Oliveira, 2000).

Al igual que el jaguar, la dieta del puma también está basada principalmente en mamíferos. En la REEE, Márquez (2014) reporta una dieta basada en 23 especies, las especies de mediano tamaño (1-14.5 kg) fueron las más importantes por la FO, y por la biomasa consumida, entre ellas destaca el venado cola blanca. En el presente estudio se registraron 11 especies de las cuales el aporte de biomasa más importante es de pecaríes. Resultados concordantes con lo reportado en otras zonas de estudio en donde los ungulados (p. ej., *Odocoileus hemionus*, *O. hemionus*, *O. virginianus*, *Tayasu tajacu*, *Ovis canadensis*) son su

principal alimento (Ackerman *et al.*, 1984; Núñez *et al.*, 2000; Oliveira, 2002; Rosas-Rosas *et al.*, 2003; Laundré y Hernández, 2010). Además, tanto en nuestro país como en Sudamérica también los mamíferos medianos (1-15 kg) son importantes en su dieta (Oliveira, 2002).

El traslape en la dieta también varía por zonas, los traslapes más altos en el nicho trófico fueron en Jalisco, México, (0.84); Iguazu, Brasil (0.72); Paraguay (0.78); Pantanal, Brasil (0.82); intermedio en la REEE (0.59) y Abra Tanchipa-México (0.57) y el índice de traslape más bajo fue en Campeche (0.31), Costa Rica (0.39), Manu-Perú (0.26), Espíritu Santo, Brasil (0.49) (Oliveira, 2002) y el presente estudio (0.37).

Si bien ambas especies se alimentan principalmente de ungulados, lo que hace la diferencia en la dieta es la amplitud de nicho trófico (Núñez *et al.*, 2000; Hernández-Saint Martin, 2014), la variación está dada en las presas menormente consumidas. Por ejemplo, en la REEE el jaguar se alimenta de comadreja, zorras, zorrillos, tamandúas, especies que no fueron encontradas en la dieta del puma. El puma consume tlacuaches, especie no encontrada en la dieta del jaguar.

La separación del nicho trófico también está dada por la FO y la biomasa relativa consumida (BRC), la cual también varía a lo largo de su distribución (Oliveira, 2002; Rueda *et al.*, 2013). En el caso de la presente investigación para el jaguar la BRC mas alta fue para pecarí (18.9) y temazate (12.06), en el caso del puma fue pecarí (38.8), temazate (13.6) y mono araña (12.06).

Asociación entre depredadores y especies con las que cohabita

Los felinos al ser carnívoros estrictos son dependientes de sus presas, por lo que se esperaría que de acuerdo a su distribución, su presencia se encuentre asociada a mamíferos que forman parte de su dieta, lo que ha sido documentado por Hernández-Saint Martin *et al.*

(2013) y en el presente estudio. De manera general, se han considerado como especialistas, ya que basan su dieta principalmente en pocas especies destacando los mamíferos de gran tamaño (Ackerman *et al.*, 1984; Núñez *et al.*, 2000; Oliveira, 2002; Rosas-Rosas *et al.*, 2003; Laundré y Hernández, 2010). Aunque muestran una plasticidad al alimentarse de una gran variedad de presas (Currier, 1983), encontrado algunas especies de manera reiterada como armadillos, venado cola blanca, temazate, pecarí, coatí y tepezcuintle (Olmos 1993; Aranda y Sánchez-Cordero, 1996; Branch *et al.*, 1996; Taber *et al.*, 1997; Núñez *et al.*, 2000; Chávez, 2005; Monroy-Vilchis *et al.*, 2009) y algunas especies como las zorras que ocasionalmente forman parte de su dieta (Gómez y Monroy-Vilchis, 2013).

En la presente investigación, los mamíferos asociados a los jaguares tienen un traslape en el uso de los recursos y del tiempo y, a su vez, fueron descritos como parte importante de su dieta. De manera general, el jaguar se asocia a ciertas especies de aves como *Aramides cajanea*, *Meleagris ocellata* y *Ortalis vetula*, y de mamíferos como: *Dasyopus novemcintus*, *Didelphis* sp. *Leopardus pardalis*, *Mazama Temama*, *Nasua narica*, *Odocoileus virginianus* y *Tayassu tajacu*. En el caso de *E. barbara* que no fue registrada en todos los años y cuya AR no fue alta también existió una asociación.

Si consideramos el 2008 y 2012 como años donde no hubo perturbaciones, y 2010 y 2011 como años en que si las hubo (incendios), podemos ver cómo se comportan las especies. Para el jaguar, las especies asociadas ya sea por vegetación y sendero ó patrón de actividad para ambos grupos de años (con y sin perturbación) fueron armadillo, tlacuache, zorra, ocelote, pecarí, venado, temazate y pavo ocelado. El hocofaisán y coatí se encuentran asociados al jaguar en los años de perturbación.

Las especies asociadas con el puma fueron variables tanto espacial como temporalmente. En general, este felino se asocia a aves como *A. cajanea*, *Crax rubra* y *M.*

ocellata y mamíferos como *Didelphis* sp. *D. novemcinctus*, *M. temama*, *N. narica*, y *T. tajacu*. Las especies con un AR bajo, como es *C. paca*, también se asocia con el felino. Las especies que se encontraron en el mismo tipo de vegetación o sendero y patrón de actividad en ambos grupos de años (con o sin perturbación) son armadillo, tlacuache, zorra, ocelote, pecarí, pavo, hocofaisán, y venado. El temazate fue asociado al felino solamente en años sin perturbación.

De acuerdo con el coeficiente de traslape (Δ), los patrones de actividad son similares entre algunas especies presa y los felinos, por ejemplo, ambos depredadores tienen los mismos patrones de actividad que aves como rascón (*A. cajanea*), una especie de ave diurna que se encuentra generalmente cerca de los cuerpos de agua, por lo que más que por su patrón de actividad (0.3) se encuentra relacionada al tipo de vegetación. En el caso de los ungulados dichas asociaciones varían de 0.4 a 0.7 de acuerdo al coeficiente de traslape. Mientras que las relaciones temporales más fuertes fueron con zorra (0.8) armadillo (0.74) y ocelote (0.6-0.7), tal como ocurrió en otros estudios para las especies de zorra y ocelote (Harmsen *et al.*, 2010). Cuando se encuentran relaciones negativas en el uso del tiempo entre el felinos y sus principales presas (p. ej., ungulados y el coatí) indica que el depredador caza a especies que no están en movimiento y son más vulnerables (Hernández-SaintMartin *et al.*, 2014), lo cual puede estar ocurriendo en el presente estudio.

Sin embargo, Harmsen *et al.* (2010) indica que los depredadores tienden a cazar presas en movimiento (Fedriana *et al.*, 1999; Harmsen *et al.*, 2010), por lo que modifican sus patrones de actividad y los ajustan al de sus presas (Jenny y Zuberbuhler, 2005). A pesar de que las presas en luna llena modifican su comportamiento y son menos activas (Eccard *et al.*, 2008). En Belice, el jaguar y puma son nocturnos así como lo son sus principales presas, pacas y armadillos (Reid, 1997). En el presente estudio, de todas las especies valoradas, la asociación más fuerte en el uso temporal fue con el armadillo, el cual es una de las presas de

ambos felinos y una de las principales para jaguar. Por lo que su comportamiento en el uso del tiempo puede estar variando ya sea por una caza selectiva (armadillos) o por una caza oportunista (ungulados).

Uso de recursos

Las diferentes variables ambientales que se evaluaron tuvieron un uso distinto de acuerdo a su disponibilidad en el tiempo. Cambios notorios fueron observados en el 2011, en donde se registro un incendio. Esta perturbación tuvo un alto impacto en la movilidad de los animales y, por ende, en las abundancias relativas.

Jaguares: Con base a los resultados, la hipótesis acerca de que esta especie utiliza los recursos en la misma proporción, no se cumplió, se encontró que hacen una selección de los recursos diferente a su disponibilidad, pero contrariamente a lo que nosotros esperábamos utilizaron más los acahuales y los caminos anchos, existiendo variación en el tiempo.

A lo largo de su distribución, la especie se ha considerado de amplia movilidad, con la capacidad de ocupar varios hábitat en la matriz del paisaje (Zarza *et al.*, 2007); sin embargo; los jaguares tienen preferencia por cierto tipo de hábitats. En los estudios que se han realizado dentro de la Península de Yucatán, se describe que la especie prefiere zonas con cobertura vegetal densa, con presencia de agua y una variedad de presas con una densidad suficiente (Manterola *et al.*, 2011; Sanderson *et al.*, 2002).

En la Reserva Ecológica El Edén, año tras año, los jaguares variaron el uso que hacen de los acahuales y selva mediana, los cambios que hacen en el uso de este recurso pueden deberse a la presencia del humano, presas y perturbaciones naturales. El uso de ambos tipos de vegetación puede deberse a que los acahuales de la zona proporcionan a la especie de cobertura horizontal y vertical (Zarza *et al.*, 2007; Conde *et al.*, 2010)

Senderos: Considerando las tres categorías del recurso, los jaguares utilizan para desplazarse los caminos anchos (CA), brechas y brechas cortafuego (BCF), similar a lo registrado por otros autores (Maffei *et al.*, 2004). La mayoría de las estaciones fueron puestas en CA, en donde encontramos el mayor número de registros. Está bien documentado que los jaguares suelen utilizar los caminos anchos para desplazarse ya que además proveen acceso a hábitat de borde donde muchas presas son vulnerables (Dillon y Kelly, 2008; Davis *et al.*, 2010). Se ha documentado que el uso de CA no es homogéneo para ambos sexos (machos o hembras) (Conde *et al.*, 2010). En la REEE el mayor número de registros dentro de los caminos fueron de machos, lo que podría sugerir que el camino ancho si tiene un efecto en su uso por parte de ambos géneros, resultados apoyados por Maffei *et al.* (2011).

Patrón de actividad: Si bien, el patrón de actividad de los jaguares derivado del fototrampeo indica que este cambia a lo largo de las 24 horas del día, y dicha actividad varia a lo largo de su área de distribución, ha sido definido este uso como dependiente de las disponibilidad y patrón de actividad de sus presas (Carrillo, 2000; Scognamillo *et al.*, 2003). La mayoría de las fotos por trampas cámara indican que es una especie crepuscular-nocturna donde raras veces se le encuentra activo durante el día (Rabinowitz y Nottingham 1986; Álvarez-Castañeda y Patton, 2000; Maffei *et al.*, 2004; Harmsen *et al.*, 2009; Maffei *et al.*, 2011; Foster *et al.*, 2013). En la Región del Chaco, Bolivia, se han registrado dos picos de actividad, 3:00 - 6:00 y 17:00 – 22:00 h, con un decremento en la actividad a media noche (Maffey *et al.*, 2004). Este patrón se asocia a los patrones de actividad de sus presas potenciales, *Mazamas* sp, *Tayassu* y *Pecarí* (Barrientos y Maffei, 2000). En el sur de la península de Yucatán (Calakmul) los jaguares son principalmente crepusculares y nocturnos, la mayor parte de su actividad la realizan en la madrugada (Chávez *et. al.*, 2007). En la REEE,

el 68.6 % de los registros fueron nocturnos y crepusculares, en el horario de la noche, presentaron dos picos de actividad: de 20:00 a 22:00 y de 2:00 a 4:00 h, y dentro del patrón crepuscular son más activos durante la puesta de sol (18:00 a 20:00 h). Además, en general, utilizan la noche y el crepúsculo dentro de lo esperado, no así, el patrón diurno donde lo utilizan 60% más de lo esperado.

Puma: Este felino hace una selección de los recursos diferente a su disponibilidad, pero contrariamente a lo que se esperaba, estos cambios en el uso y selección de los recursos variaron a través de los años.

Vegetación: El puma es una especie que en México se le puede encontrar en todos los tipos de vegetación, desde matorrales hasta selvas tropicales, siendo más común en bosques templados (Chávez, 2005) con preferencia por bosques de pino-encino (Rodríguez-soto *et al.*, 2013). En el bosques mesófilo y vegetación secundaria, ellos usan más los bosques mesófilos (Lira y Naranjo, 2003) bosques tropicales seguidos de bosques subtropicales o semideciduos (Chávez, 2010). En la reserva en años sin perturbaciones, como el 2008, uso más de lo esperado la selva mediana y, años en donde hubo incendios cerca de la reserva (2011), la especie uso más de lo esperado los acahuales, sitios más cercanos al área del incendio, lo cual se puede explicar por movimientos de otros codepredadores, como es el caso del jaguar, que pudo haber desplazo al puma a ambientes menos favorables (Scognamillo *et al.*, 2003).

Senderos: Dentro de la reserva, el puma uso los tres tipos de senderos en la misma proporción a su disponibilidad en tres años, excepto en el 2011, cuando los caminos anchos fueron usado más de lo esperado. Una situación similar fue reportada por Dickson y Beier, en

(2002), pero esto puede variar dependiendo de lo transitado del camino (Rodríguez-Soto *et al.*, 2013), hasta llegar a evadirlas (Dickson y Beier, 2002).

Patrón de actividad: El puma se ha descrito como una especie crepuscular (Chávez, 2005). Sin embargo, en la Reserva, el felino está activo todo el día, con picos de actividad entre las 20:00 y las 24:00 h, las cuales utilizan para cazar (Chávez, 2005), opuesto a otros trabajos donde los picos de actividad se encuentran dentro de 2:00 y las 10:00 h (Hernández-Saint Martin *et al.*, 2013), en la reserva su actividad está asociado a los horarios de actividad de sus principales presas potenciales (armadillos, tlacuaches, venado, pecarí, temazate y hocofaisán).

Efecto de los recursos en la presencia del jaguar y puma en la REEE

Jaguar: Las variables ambientales que inciden en la presencia de la especie varían a lo largo de su distribución, y cada una influye de manera distinta en la presencia de las especies, así como la combinación de estas; por ejemplo, en Belice, Davis *et al.*, (2010) encontraron que el jaguar se encuentra asociado positivamente a la altura del dosel, a lo largo del camino, aves pequeñas y mamíferos grandes. En la REEE, después de probar los diferentes modelos (Anexo 1), por año de estudio y en conjunto para los 4 años, el primer factor a considerar es el efecto que tiene el año; cuando se agregó como una variable más, resultó ser significativo en todos los modelos probados, ya que en 2010 y 2011 las tasas de captura de las diferentes especies disminuyeron considerablemente debido a los disturbios naturales que modificaron la actividad de los animales. Cuando se realizó el análisis por año, considerando solamente los factores ambientales, los acahuales fueron lo que tuvieron un efecto en la presencia del jaguar

debido a que los caminos anchos se encuentran en ese tipo de vegetación, y que en ellos los jaguares se mueven con mayor facilidad y les permiten encontrar un mayor número de presas, resultados concordantes con los de Davis *et al.* (2010).

En el modelo donde se probó el efecto de las especies por grupo de peso, las aves pequeñas y grandes y los mamíferos pequeños fueron los que tuvieron un efecto positivo en la presencia del jaguar dentro de la Reserva. La asociación con mamíferos pequeños se debe a que son parte de su dieta (Márquez, 2014). Cuando se consideraron solamente los depredadores, los ocelotes y su patrón de actividad crepuscular, así como puma y el patrón de actividad nocturno son significativos, lo que representaría segregación temporal, apoyado con la selección del alimento (Davis *et al.*, 2010).

Así mismo, en los modelos mixtos, las variables que tienen un efecto en la presencia del felino en el área de estudio son los patrones de actividad de algunas de las especies con las cuales cohabita y son parte importante de su dieta (Cuadro 4). Se ha señalado el efecto que tiene el ser humano en la presencia de la especie. Ceballos *et al.* (2005) citan un decomiso de 25 pieles de jaguar en el año 2001 en la Península de Yucatán. La cacería de subsistencia tiene un efecto negativo ya que las presas que se buscan son generalmente presas importantes para el jaguar (Zarza *et al.*, 2007; Ávila *et al.*, 2010), lo que indirectamente tiene un efecto en la densidad de jagua (Chávez, 2010).

Al considerar al humano como una especie más en la REEE, este es uno de los factores más importantes que influyen negativamente en la presencia de la especie, lo que también ha sido reportado por Davis *et al.* (2010).

En general, después de considerar los 90 modelos, el que determina la presencia de la especie en la REEE es aquél conformado por año, presencia de humanos (efecto negativo) y los patrones de actividad de ciertas especies (efecto positivo). Las especies que se encontraron

dentro del modelo fueron las mismas encontradas por el análisis de asociación y en su dieta, de las cuales destacan *M. temama*, *O. virginianus* y *Tayasu tajacu*, resultados coincidentes con lo encontrado por Davis *et al.* (2010) en Belice en un bosque tropical de pino. Al mismo tiempo, las anteriores son especies descritas como parte importante de su dieta a lo largo de su distribución, (Ceballos *et al.*, 2005; Chávez *et al.*, 2007) y junto con *C. paca*, *D. novencinctus*, *M. pandora* y *N. narica*, constituyen la principal dieta de la especie en el sur de la Península de Yucatán (Chávez, 2010).

Puma: De acuerdo con los resultados obtenidos, el puma hace uso de los recursos de acuerdo a su disponibilidad en algunas categorías de recurso en los diferentes años; sin embargo, factores como los seres humanos, tipo de sendero, presas y codepredadores modifican el uso que hace de los recursos. Factores externos, como los incendios, desplazan a las especies hacia lugares menos favorables. Dentro de la REEE, los factores que determinan la presencia de la especie son los patrones de actividad de ciertas especies, entre las cuales destacan sus presas y codepredadores.

En general, el humano repercute negativamente en la distribución del puma (Dickson y Beier, 2002; Rodríguez-Soto *et al.*, 2013); por ejemplo, se ha demostrado que dentro de zonas utilizadas por el hombre, el puma prefiere zonas de difícil acceso para el ser humano (Dickson y Beier, 2002; Rodríguez-Soto *et al.*, 2013), en donde realizan sus actividades principalmente durante la noche (Chávez, 2005). Además, la presión que existe sobre la especie ha redundado en sus densidades poblacionales (Chávez, 2005), ya que lugares donde antes era abundante actualmente se encuentra desplazado y sus poblaciones han disminuido hasta ser considerada una especie en peligro (Chávez, 2005).

Coexistencia entre ambos felinos

En la REEE, el traslape en el uso que hacen ambos felinos de los recursos es alto, por lo que se apoya la teoría de exclusión competitiva por interferencia (Park, 1962; MacArthur y Levins, 1967; Schoener, 1974; Gordon, 2000; Scognamillo *et al.*, 2003) lo que permiten su coexistencia son las diferencias en los patrones de actividad y en la dieta, este fenómeno ha sido reportado en otros estudios (Schoener, 1974; Gordon, 2000; Davis *et al.*, 2010).

Coexistencia debido a la dieta. La coexistencia entre ambos felinos se debe a la riqueza, densidad, tamaño, edad y peso de sus presas (Karanth y Sunquist, 1995, 2000). En lugares donde coexisten, los jaguares se alimentan de presas más grandes, lo que reduce la competencia entre ambos felinos (Gittleman, 1985; Owen-Smith y Mills, 2008), o ambas especies se alimentan de presas de gran tamaño, pero la segregación radica en la edad y amplitud de nicho (Núñez *et al.*, 2000; Scognamillo *et al.*, 2003), el traslape y la biomasa consumida de ciertas especies puede ser igual en ambas especies, y las diferencias radican en el resto de las presas consumidas (Núñez *et al.*, 2000).

En el presente estudio, se encontró que el jaguar se alimenta de 15 especies y el puma de 11, la similitud de la dieta es del 77 %, el traslape en el uso de cada una de las presas hace que la separación de nicho sea de 0.37, valor considerado bajo; en otros estudios el traslape de nicho trófico es de 0.93 (Rueda *et al.*, 2013). Las presas más importantes en esta zona para la especies de felinos son los ungulados, como ha sido reportado en otras áreas de su distribución (Núñez *et al.*, 2000; Scognamillo *et al.*, 2003; Chávez, 2010). Además, en lugares donde el traslape en el uso del espacio es amplio, la movilidad de ambas especies, así como su actividad dentro de dichas áreas está determinada por la movilidad de las presas y su abundancia

(Rabinowitz y Nottingham, 1986). Este patrón también se ha registrado en estudios de otras especies que coexisten (Palomares *et al.*, 1996).

Coexistencia debido al tiempo. Los patrones de actividad han sido estudiados como parte de la segregación de nicho (MacArthur y Levins, 1967), y han sido considerados un factor que permite la coexistencia entre especies (Gordon, 2000). Como ejemplo los felinos de gran tamaño cuya distribución es simpátrica (Scognamillo *et al.*, 2003). Principalmente se hace una división del tiempo en patrón diurno, nocturno (Scognamillo *et al.*, 2003) y crepuscular (Foster *et al.*, 2010); así mismo, se han considerado como especies que pueden estar activas tanto de noche como de día (Foster *et al.*, 2010; Hernández-Saint Martin *et al.*, 2013).

La coexistencia de ambos felinos dentro de la REEE se puede deber a diferentes patrones de actividad, los cuales varían gracias a diversos factores como los patrones de alimentación (Scognamillo *et al.*, 2003), temperatura (Estrada, 2008; Hernández Saint Martín *et al.*, 2013), disturbios naturales, depredadores, codepredadores y presas (Scognamillo *et al.*, 2003), depredación entre gremios (Fedriani *et al.*, 2000), he incluso cambios de comportamiento para evadir al humano (Paviolo *et al.*, 2009), quien ejerce una presión alta y constante sobre las poblaciones de la fauna silvestre (Zarza *et al.*, 2007).

Encontramos información muy interesante dentro de la REEE respecto al uso que ambos felinos hacen del tiempo. El primer punto es que los patrones de actividad a través de los años no es el mismo, modifican sus patrones de actividad a través de los años. Si solo se analiza el patrón de actividad, el traslape que hacen de este es muy similar entre ambos felinos, y por sí mismo no podría explicar la segregación del nicho, sin embargo, si analizamos la actividad por pares de horas dentro de los patrón de actividad, ambos felinos además de

modificar sus patrones de actividad entre los años, ajustan su actividad en función del codepredador, lo cual puede apoyar la idea de la evasión entre gremios para evitar la depredación (Fedriani *et al.*, 2000; Haines, 2006).

Además, podemos observar que por medio del coeficiente de traslape entre depredadores y sus presas, para jaguar, este tiene un traslape alto con armadillos (0.74) y con especies que no han sido registradas como presas frecuentes, o con ocelote (0.70) y zorra (0.81). En el caso del puma y armadillo coinciden en su patrón de actividad (0.74) y con zorra (0.80). El traslape en el uso del tiempo con sus presas principales, como son los ungulados, no es alto, es intermedio o bajo, lo que puede describir que los jaguares y pumas cazan a sus presas cuando estas no están en movimiento tal como se afirma Hernández-Saint Martin *et al.* (2014).

CONCLUSIONES

Con base en los resultados obtenidos de densidad, el número de individuos en el área es variable por año, la densidad de ambos felinos responde a la densidad de sus codepredadores y presas, así como del ambiente.

Los cambios en abundancia permiten explicar la coexistencia de ambos felinos, estos influyen en la dinámica del ocelote pero no así del tigrillo y jaguarundi.

La densidad muestra diferencias comparadas con la abundancia, ya que los depredadores tope presentan una densidad más baja comparada con los ocelotes para los tres primeros años.

Ambos felinos modifican el uso que hacen de los recursos a través de los años, pero los caminos anchos y acahuales fueron los factores más importantes durante los 4 años; estos factores abióticos influyeron en la presencia de ambos depredadores. Variables como distancia a cuerpos de agua y cobertura arbórea no tuvieron un efecto en la presencia de la especie, debido probablemente a que cuentan con dichos elementos en toda el área de estudio.

La asociación entre especies varió a lo largo de los 4 años de estudio, por tipo de recurso y patrón de actividad. Los análisis de asociación, traslape en el uso de recursos y dieta reflejan que las principales especies de mamíferos asociadas a ambos felinos fueron el armadillo, tlacuache, zorra, coatí, ocelote, venado, temazate, pecarí, hocofaisán y pavo ocelado.

El mayor aporte de biomasa en la dieta de ambos felinos es de ungulados; el nicho trófico es más amplio en jaguar que en puma, el cual se alimenta de una gran variedad de especies medianas y pequeñas, lo que le da una mayor adaptación a ambientes perturbados.

El puma y jaguar presentan un traslape alto en el uso de los recursos y en sus patrones de actividad en la REEE. Los mecanismos que posiblemente permiten su coexistencia están relacionados con la evasión (patrones de actividad y picos de actividad).

Si bien, la Reserva Ecológica el Edén no es un área extensa, cuenta con las características ambientales como vegetación, cobertura, disponibilidad de agua y presas potenciales que son esenciales para el jaguar. Las comparaciones hechas con estudios realizados en otras partes de la Península de Yucatán respecto a la densidad de ambos depredadores confirman que el norte de la Península es un área prioritaria para el mantenimiento y la conservación de ambos felinos. Lo que hace de ésta un excelente sitio para el mantenimiento de la especie y sirve como sitio de paso entre reservas aledañas como Yum Balam y Ria Lagartos. De mantenerse la conectividad entre el norte y el sur de la Península, podría garantizarse la permanencia de poblaciones viables de dichos felinos y de todas aquellas especies que cohabitan.

Es indispensable conocer la conectividad que presenta la reserva con otras áreas conservadas y protegidas para establecer corredores biológicos que garanticen la persistencia indefinida de las especies en el Norte de la Península de Yucarán.

LITERATURA CITADA

- Ackerman, B.B., Lindzey, F.G. y Hemker, T.P. 1984. Cougar food habits in southern Utah. *Journal of Wildlife Management* 48:147-155.
- Álvarez-Castañeda, S.T. y Patton, J.L. 2000. Mamíferos del Noroeste de México II. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste.
- Aranda, M. 1994. Importancia de los pecaríes (*Tayassu* sp.) en la alimentación del jaguar (*Panthera onca*). *Acta Zoologica Mexicana* 62: 11-22.
- Aranda, M. y Sánchez-Cordero, V. 1996. Prey spectra of sympatric jaguar *Panthera onca* and puma *Puma concolor* at the Calakmul Biosphere Reserve, Campeche, Mexico. *Studies Neotropical. Fauna Environment* 31: 43-45.
- Armella, A. 2011. Mamíferos mexicanos en peligro de extinción. *Revista Digital Universitaria* 12 (1): 1-10.
- Ávila-Nájera, D., Rosas-Rosas, O., Tarango-Arámbula, L., Martínez-Montoya, J., Santoyo-Brito, E. 2011. Conocimiento, uso y valor cultural de seis presas del jaguar (*Panthera onca*) y su relación con éste, en San Nicolás de los Montes, San Luis Potosí, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:1020-1028.
- Balestrieri, A., Remonti, L. y Prigioni, C. 2009. Habitat selection in a low-density badger *Meles meles* population: a comparison of radio-tracking and latrine surveys. *Wildlife Biology* 15:442-448.
- Barrientos, S. y Maffei, L. 2000. Radio-telemetría de la hurina *Mazama gouazoubira* en el campamento Cerro Cortado, Izozog, Santa Cruz, Bolivia (pp: 369-372). En Cabrera, E., Mercolli, C. y Resquin R. (Eds.). *Manejo de fauna silvestre en Amazonia y Latinoamérica*. Asunción: CITES Paraguay, Fundación Moises Bertoni, University of Florida.
- Begon, M., Harper, J.L. y Townsend, C.R. 1988. *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Barcelona: Ediciones Omega.
- Berger, J., Stacey, P., Bellis, L. y Johnson, M. 2001. A mammalian predator-prey imbalance: Grizzly bear and wolf extinction affect avian neotropical migrants. *Ecological Application* 11(4):947-960.
- Beschta, R., y Ripple, W. 2009. Large predators and trophic cascades in terrestrial ecosystems of the western United States. *Biological Conservation*. Doi:10.1016/j.biocon.2009.06.015.
- Borchers, D.L. y Efford, M. 2008. Spatially explicit maximum likelihood methods for capture-recapture studies. *Biometrics* 64:377-385.
- Branch, L., Pessino, M. y Villareal, D. 1996. Response to pumas to a population decline of the plains vizcacha, *Journal of Mammalian* 77(4):1132-1140.
- Burnham, K. P. y Anderson, D. R. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, 2 nd ed. Spring, New York.
- Caro, T.M. y Stoner, C.J. 2003. The potential for interspecific competition among African carnivores. *Biological Conservation* 110:67-75.
- Carothers, J.H. y Jaksic, F.M. 1984. Time as a niche difference: the role of interference competition. *Oikos* 42:403-406.

- Carrillo, E. 2000. Ecology and conservation of white-lipped peccaries and jaguars in Corcovado National Park, Costa Rica. Tesis de doctorado. Universidad de Massachusetts, Massachusetts.
- Caselli, F. 2008. Food Habits and Livestock Depredation of Sympatric Jaguars and Pumas in the Iguazu National Park Area, South Brazil. *Biotropica* 40(4):494-500.
- Ceballos, G., Chávez C., Rivera, A. y Manterola, C. 2002. Tamaño poblacional y conservación del jaguar en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México (pp: 403-418). En Medellín, R., Rabinowitz, A., Chetkiewicz, C., Redford, K., Robinson, J., Sanderson, E. y Taber, A. (Eds.). El jaguar en el Nuevo milenio. México: Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México. Wildlife Conservation Society.
- Ceballos, G., Chávez, C., Zarza, H. y Manterola, C. 2005. Ecología y conservación del jaguar en la región de Calakmul. *CONABIO. Biodiversitas* 62:1-7.
- Ceballos G., Chávez, C., List, R. y Zarza, H. (Eds.). 2007. Conservación y Manejo del Jaguar en México estudios de caso y Perspectivas. México: Alianza WWF/telcel, CONABIO, CONANP, EcoCiencias S.C.
- Céspedes-Flores, S. y Moreno-Sánchez. 2010. Estimación del valor de la pérdida de recurso forestal y su relación con la reforestación en las entidades federales de México. *Investigación ambiental* 2(2):5-13.
- Chávez, C. 2005. Puma (pp: 364-367). En Ceballos, G. y Oliva, G. (Ed.), Los mamíferos silvestres de México. México. FCE- CONABIO.
- Chávez, C., Zarza, H., Ceballos, G. y Amín, M. 2007. Ecología poblacional del jaguar y sus implicaciones para la conservación en la Península de Yucatán, Análisis de viabilidad de poblaciones y hábitat del jaguar en México (pp: 101- 110). En Ceballos G., Chávez, C., List, R. y Zarza, H. (Eds.). Conservación y Manejo del Jaguar en México estudios de caso y Perspectivas. México: Alianza WWF/telcel, CONABIO, CONANP, EcoCiencias S.C.
- Chávez, C., 2010. Ecología y Conservación del jaguar (*Panthera onca*) y Puma (*Puma concolor*) en la región de Calakmul y sus implicaciones para la conservación de la Península de Yucatán. Tesis Doctoral. Granada, España.
- Cody, M.L. 1985. Habitat selection in birds. Academic Press, New York.
- Conde, D., Burgues, I. Fleck, L.C. Manterola, C. y Reid. J. 2007. Análisis ambiental y económico de proyectos carreteros en la Selva Maya, un estudio regional. Serie Técnica 10, Arcata California, Conservation Strategy Found.
- Conde, D.A., Colchero, F. Zarza, H. Christensen N. L. Jr., Sexton, J.O. Manterola, Chávez, C., Rivera, C.A. Azuara, D. y Ceballos, G. 2010. Sex matters: modeling male and female habitat differences for jaguar conservation. *Biological Conservation* 143:1980-1988.
- Conde, D.A. Conchero, F., Huerta, E., Manterola, C., Pallares, E. Rivera, A, y Soler, A. 2011. El jaguar como elemento estratégico para la conservación. Serie Acciones, Número 8 SEMARNAT. México.
- Connell, J. 1983. On the Prevalence and Relative Importance on Interspecific Competition: Evidence from Field Experiments. *The Journal Naturalist* 122 (5):661-696.
- Cozzi, G., Broekhuis, F., McNutt, J., Turnbull, L., McDonald, D. y Schmid, B. 2012. Fear of the dark or dinner by moonlight? Reduced temporal partitioning among Africa's large carnivores. *Ecology* 93(12):2590-2599.
- Creel, S. y Creel, N. M. 1996. Limitation of African wild dogs by competition with large carnivores. *Conservation Biology* 10:526-538.

- Creel, S., Spong, G. y Creel, N.M. 2001. Interspecific competition and the population biology of extinction-prone carnivores (pp: 35-59). En Macdonald, D., Gittleman, J., Wayne, R. y Funk, S. (Eds.). Conservation of Carnivores Cambridge University Press, Cambridge.
- Cullen, L. 2006. Jaguars as landscape detectives for the conservation of Atlantic Forest in Brazil. Thesis, University of Kent, Canterbury.
- Cullen, L., Sana, D., Lima, F., Abreu, K. y Uezu A. 2013. Selection on habitat by the jaguar, *Panthera onca* (Carnivora: Felidae), in the upper Paraná River, Brazil. *Zoologia* 30(4): 379-387.
- Currier, M. 1983. *Feliz concolor*. Mammalian species 200:1-7.
- Davis, L., Kelly, M. y Stauffer, D. F. 2010. Carnivore co-existence and habitat use in the Mountain Pine Ridge Forest Reserve, Belize. *Animal conservation*. Doi: 10.1111/j.1469-1795.2010.00389.x
- Dayan, T. y Simberloff, D. 1996. Patterns of size separation in carnivore communities (pp: 243-266). En (Gittleman, J.L. (Ed.). Carnivore behavior, ecology and evolution. Cornell University Press, London.
- Díaz-Pulido, A. y Payán, E. 2011. Densidad de ocelotes (*Leopardus pardalis*) en los llanos colombianos. *Mastozoología Neotropical* 18(1):63-71.
- Di Bitetti, M. 2008. Depredadores tope y cascada tróficas en ambientes terrestres. *Revista Ciencia Hoy* 18 (108):32-41.
- Di Bitetti, M., Paviolo, A., y De Angelo, C. 2006. Density, hábitat use and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in Atlantic Forest of Misiones, Argentina. *Journal of Zoology* 270:153-163.
- Dickson, B. y Beier, P. 2002. Home-Range and Habitat Selection by Adult Cougars in Southern California. *The Journal of Wildlife Management* 66(4):1235-1245.
- Dillon, A. y Kelly, J.M. 2008. Ocelot home range, overlap and density: comparing radio telemetry with camera trapping. *Journal of Zoology*. 275 (4):391-398. doi:10.1111/j.1469-7998.2008.00452.x
- Dixon, K. R. 1981. Mountain lion *Felis concolor* (pp:711-727).. En Chapman, J. y Feldhamer (Eds.). Mammals of North America. John Hopkins University Press. USA.
- Donadio, E. y Burkirk, S. W. 2006. Flight behavior of guanacos and vicunas in areas of western Argentina with and without poaching. *Biological Conservation* 127:139-145.
- Duffy, J. E. 2003. Biodiversity loss, trophic skew and ecosystem functioning. *Ecology Letters* 6:680-687.
- Durant, S. 1998. Competition refuges and coexistence: an example from Serengeti carnivores. *Journal of Animal Ecology* 67:370-386.
- Eccard, J. A., Pusenius, J., Sundell, J.J., Halle, S., Ylonen, H. 2008. Foraging patterns of voles at heterogeneous avian and uniform mustelid predation risk. *Oecologia* 157:725-734.
- Efron, B. y Tibshirani, R. J. (1993). An introduction to the bootstrap. Monographs on Statistics and Applied Probability, No. 57. Chapman and Hall, London.
- Emmons, L.H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behav. Ecol. Sociobiol* 20:271-283.
- ESRI. 1994. Arc View versión 3.2. New York. Environmental Systems Research Institute.
- Estes J.A., Terborgh, J., Brashares, J.S., Power, M.E., Berger, J., Bond, W.J., Carpenter, S R., Essington, T.E., Holt, R.D., Jackson, J.B.C., Marquis, R.J., Oksanen, L., Oksanen., Paine, R.T., Pickett, E.K., Ripple, W.J., Sandin, S.A., Scheffer, M., Schoener, T.W., Shurin, J.B., Sinclair, A.R.E., Soulé, M.E., Virtanen, R., y Wardle, D.A. 2012. Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science* 333:301-306.

- Estrada, G. 2006. Dieta, uso de hábitat y patrones de actividad del puma (*Puma concolor*) y el jaguar (*Panthera onca*) en la selva Maya, Centroamérica. *Revista Mexicana de Mastozoología* 12:113-130.
- Faller J. C., Chávez, C., Johnson, S. y Ceballos, G. 2007. Densidad de la población de jaguares en el Noreste de la Península de Yucatán (pp: 111-121). En Ceballos G., Chávez, C., List, R. y Zarza, H. (Eds.). *Conservación y Manejo del Jaguar en México estudios de caso y Perspectivas*. México: Alianza WWF/telcel, CONABIO, CONANP, EcoCiencias S.C. México.
- Fedriani, J.M., Fuller, T.K., Sauvajot, R.M. y York, E.C. 2000. Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. *Oecología* 125:258-270.
- Fedriani J., Palomares, F. y Delibes, M. 1999. Niche relations among three sympatric Mediterranean carnivores. *Oecologia* 121:138-148.
- Fisher, J. y Wilkinson, L. 2005. The response of mammals to forest fire and timber harvest in the North America boreal forest. *Mammal Review* 35(1):51-81.
- Foster, R., Harmsem, B. y Doncaster, P. 2010a. Habitat use by Sympatric jaguar and puma across a gradient of human disturbance in Belize. *Biotropica*. Doi:10.1111/j.1744-7429.2010.00641.x
- Foster, R., Harmsem, B. y Doncaster, P. 2010b. The food habits of jaguars and pumas across a gradient of human disturbance, *Journal of Zoology* 280:309-318.
- Foster, V., Sarmiento, P., Sollman, R., Torres, N., Jácomo, A., Negroes, N., Fonseca, C. y Silveira, L. 2013. Jaguar and Puma activity Patterns and Predator-Prey Interactions in four Brazilian Biomes. *Biotropica* 45(3):373-379.
- Gause, G.F. 1934. *The Struggle for Existence*, Baltimore, Williams and Wilkins.
- Gittleman, J.L. 1985. Carnivore body size: ecological and taxonomical correlates. *Oecologia*. (Berl) 67:540-554.
- Gómez, O.Y. y Monroy-Vilchis, O. 2013. Feeding ecology of Puma *Puma concolor* in Mexican montane forests with comments about jaguar *Panthera onca*. *Wildlife biology* 19:179-187. DOI:10.2981/12-092
- Gómez-Pompa A., Allen, M. F., Fedick, S. y Jiménez-Osorio, J.J. 2003. *The Lowland Maya Area. Three Millennia at the Human-Wildland Interface* Binghamton, New York: The Haworth Press.
- Gómez-Pompa, A., Lazcano Barrero, M.A. Gómez-Barrero, A. y Macswiney, C. 2011. La Reserva Ecológica El Edén: Proyecto de Conservación Privada (pp: 92-93). En Carabias, J., Sarukhán, J., de la Maza, J. y Galindo, C., (Coord.). *Patrimonio Natural de México: Cien Casos de Éxito*. CONABIO.
- Gordon, C. 2000. The coexistence of species. *Revista Chilena de Historia Natural* 73:175-198.
- Gopalswamy, A.M., Royle, J.A., Hines, J.E., Singh, P., Jathanna, D., Samba Kumar, N., Ullas K. 2012. Program SPACECAP: software for estimating animal density using spatially explicit capture–recapture models. *Methods in Ecology and Evolution* 3:1067–1072.
- Haines, A. 2006. Is there competition between sympatric jaguar *Panthera onca* and puma *Puma concolor*. *Acta Zoologica Sinica* 52(6):1142-1147.
- Hanski, I. 1994. Spatial scale, patchiness and population dynamic on land. *Philosophical Trans. Royal Society of London, B. Biological Science* 343:19-25.
- Harmsen, B., Foster, R., Silver, S., Ostro, L. y Doncaster, P. 2009. Spatial and temporal interactions of sympatric jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*). *Journal of Mammalogy* 90(3):612-620.

- Harmsen, B., Foster, R., Silver, S., Ostro, L. y Doncaster, P. 2010. Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. *Mammalian Biology*. Doi:10.1016/j.mambio.2010.08.007.
- Harmsen, B., Foster, R., Silver, S., Ostro, L. y Doncaster, P. 2010. Differential Use of Trails by Forest Mammals and the Implications for Camera-Trap Studies: A case Study from Belize. *Biotropica* 42(1):126-133.
- Hernández-Saintmartin, A., 2014. Ecología del jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) en la Reserva de la Biósfera Sierra del Abra-Tanchila, México. Tesis Doctoral. Colegio de Postgraduados, México.
- Hernández-SaintMartin, A., Rosas-Rosas, O., Palacios-Núñez, J., Tarango-Arambula, L., Clemente-Sánchez, F. y Hoogesteijn, A. 2013. Activity patterns of jaguar, puma and their potential prey in San Luis Potosi, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 29(3):520-533.
- Hersteinsson, P. y MacDonald, D.W. 1992. Interspecific competition and the geographical distribution of red and arctic foxes *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*. *Oikos* 64:505-515.
- Hoogesteijn, R., Hoogesteijn, A. y Mondolfi, E. 1992. El dilema depredación vs. Conservación del jaguar y análisis de la mortalidad de bovinos causada por felinos en tres Hatos del Llano Venezolano (pp: 129-160). En Clemente, R. (Ed.). *Felinos de Venezuela. Biología, ecología y conservación*. Caracas, Venezuela.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22:415-427.
- Hutton, L. R. 1985. Habitat selection by nonbreeding migratory land birds (pp: 455-476). En Cody, M.L. (Ed.). *Habitat Selection in Birds*. Academic Press, Orlando, Florida.
- Jenny, D., Zuberbuhler, K. 2005. Hunting behavior in West African forest leopards. *African Journal of Ecology* 43:197-200.
- Johnson, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluation of resources preference. *Ecology* 61:65-71.
- Karanth, K.U. y Nichols, J.D. 1998. Estimation of Tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology* 79:2852-2862.
- Karanth, K.U. y Nichols, J.D. 2002. *Monitoring tigers and their prey: A manual for researchers, managers and conservation Society*, New York. Centre for Wildlife Studies, Bangalore, India.
- Karanth, K.U. y Sunquist, M.E. 1995. Prey selection by tigers, leopard, and dhole in tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 64:439-450.
- Karanth, K.U. y Sunquist, M.E. 2000. Behavioral correlates of predation by tiger (*Panthera tigris*), leopard (*Panthera pardus*) and dhole (*Cuon alpinus*) in Nagarahole, India. *Journal of Zoology* 250: 255-265.
- Kelly, M. J. 2003. Jaguar monitoring in Western Belize. *Caribbean Geography* 13: 19-32.
- Kelly, M., Noss, A., Di Bitetti, M., Maffei, L., Arispe, R., Paviolo, A., De Angelo, C. y Di Blanco, Y. 2008. Estimating puma densities from camera trapping across three study sites: Bolivia, Argentina and Belize. *Journal of Mammalogy* 89:408-418.
- Krebs, C. 1989. *Ecological methodology*. Addison Wesley Longman. Addison Menlo Park, California.
- Krauman, R. P. 1999. Some basic principles of habitat use, grazing behavior of livestock and wildlife. *Wildlife and Range Experiment Station Bulletin* 70:85-90.

- Laundré J. y Hernández, L. 2010. What we know about pumas in Latin America. En Hornocker M. y Negri, S. (Eds.). Cougar ecology and conservation. The University of Chicago Press, Chicago.
- Lazcano-Barrero M.A., March, J., Núñez, H., Ruelas, E., Muñoz-Alonso, A. y Martínez, R. 1992. Inventario faunístico de la Reserva El Edén, Quintana Roo: Una prospección. ECOSFERA A. C. Reporte Técnico. San Cristóbal de Las Casas.
- Letnic, M., Ritchie, E. y Dickman, C. 2012. Top predators as biodiversity regulators: the dingo *Canis lupus dingo* as a case study. *Biological Reviews* 87:390-413.
- Linnell, J.C. y Strand, O. 2000. Interference interactions, coexistence and conservation of mammalian carnivores. *Diversity and Distribution* 6:169-176.
- Lira, T. I. y Naranjo, E. 2003. Abundancia, preferencia de hábitat e impacto del ecoturismo sobre el puma y dos de sus presas en la Reserva de la Biófera El Triunfo, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Mastozoología*, /: 20-39.
- Logan, K.A. y Sweanor, L.L. 2001. Desert Puma, Island press, USA.
- Ludwing, J. y Reynolds, J. (Eds.). 1988. Interspecific Association (pp: 107-144). En: *Statistical Ecology. A primer on methods and computing*. A Wiley Interscience publication, New York.
- MacArthur, R.H., y Levins, R. 1967. The limiting similarity convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101:377-385.
- Maffei, L., Cuellar, E. y Noss, A. 2002. Uso de trampas-cámara para la evaluación de mamíferos en el ecotono Chaco-Chiquitanía. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 11:55-65.
- Maffei, L., Cuellar, E. y Noss, A. 2004. One thousand jaguars (*Panthera onca*) in Bolivia's Chaco?. Camera Trapping in the Kaa-Iya National Park. *Journal of zoology*; London 262:295-304.
- Maffei, L., Noss, A., Silver, S. y Kelly, J. 2011. Abundance Density Case Study: Jaguars in the Americas (pp: 119-144). En O'Connell, A., Nichols, J. y Karanth, U. (Eds.). *Camera Traps in Animal Ecology. Methods and Analyses* Springer.
- Manterola, C., Conde, D.A., Colchero, F., Rivera, A., Huerta, E., Soler, A. y Pallares, E. 2011. El jaguar como elemento estratégico para la conservación. CONABIO. Colección Corredor Biológico Mesoamericano México. Serie Acciones/ Número 8.
- Márquez, G. 2014. Alimentación de *Panthera onca* (Jaguar) y *Puma concolor* (Puma) en la Reserva Ecológica "El Edén", Quintana Roo, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Veracruzana, Veracruz, México.
- McLoughlin, D.P., Morris, D.W., Fortin, D., Wal, E.V. y Contasti, A.L. 2010. Considering ecological dynamics in resource selection functions. *Journal of Animal Ecology* 79:4-12.
- Milchalski, F. y Peres, C.A. 2005. Anthropogenic determinants of primate and carnivore local extinctions in a fragmented forest landscape of southern Amazonia. *Biological Conservation* 124:383-396.
- Miller, B. y Rabinowitz, A. 2002. ¿Por qué conservar el jaguar?. (pp: 303-316). En Medellín R.A., C. Equihua, C.L.B. Chetkiewicz, P.G. Crashaw, A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E.W. Sanderson y Taber, A.B. (Eds.). *El jaguar en el nuevo milenio*. Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society, México, D.F.
- Miquele, D.G., Smirnov, E.N. Merrill, T.W. Myslenkov, A.E. Quigley, H.B. Hornocker, M. G. y Schleyer, B. 1999. Hierarchical spatial analysis of Amur tiger relationships to habitat

- and prey (pp: 71-99). En Seidenticker, J., Christie, S. y Jackson, P. (Eds.). *Riding the tiger: tiger conservation in human-dominated landscapes*. (Cambridge University Press.
- Monrroy-Vilchis, O., R. 2003. Guía para la identificación de mamíferos a través del pelo guardia. Universidad Autónoma del Estado de México.
- Monrroy-Vilchis, O., Gómez, Y., Zarco, M. y Urios, V. 2009. Food niche of *Puma concolor* in Central Mexico. *Wildlife Biology* 15(1):97-105.
- Monrroy-Vilchis, O., Zarco-González, M., Rodríguez-Soto, C., Soria-Díaz, L. y Urios, V. 2011. Fototrampeo de mamíferos en la Sierra de Nanchititla, México: abundancia relativa y patrón de actividad. *Revista Biología Tropical* 59(1):373-383.
- Monrroy-Vilchis, O. y Soria-Díaz, L. (Compiladores). 2013. *Ecología de Puma concolor en la Sierra Nanchititla, México*. Universidad Autónoma del Estado de México.
- Moreno, R. y Olmos, M. 2008. Estudio preliminar sobre el problema de la depredación de ganado por jaguares (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) en el Parque Nacional Portobelo, provincia de Colón, Panamá. *Tecnociencia* 10(1):85-98.
- Morrison, L.M. 2002. *Wildlife Restoration: techniques for habitat analysis and animal monitoring*. Island Press, Washington D. C.
- Naranjo, E. 2000. Estimación de abundancia y densidad en poblaciones de fauna Silvestre tropical (pp: 37-46). En Cabrera, E., Mercolli, C. y Resquín, R. (Eds.). *Manejo de fauna silvestre en Amazonia y Latinoamérica*. Asunción, Paraguay: Fundación Moisés Bertoni y CITES-Paraguay.
- Noss, A., Gardner, B., Maffei, L., Cuéllar, E., Montaña, A., Romero-Muñoz, R. Sollman, R. y O'Connell, A.F. 2012. Comparision of density estimation methods for mammal population with camera traps in the Kaa-Iya del Gran Chaco landscape. *Animal Conservation* 15:527-535.
- Noss, A., Kelly, M., Camblos, H. y Ruiz, D. 2004. Pumas y jaguares simpátricos: datos de trampa cámara en Bolivia y Belize. (pp: 229-237). En VI Conferencia Internacional para el Manejo de Fauna silvestre en Amazonia y Latinoamerica, Quito, Perú: Universidad Nacional de la Amazonia Peruana.
- Novack, A., Main, M., Sunquist, M. y Labisky, R. 2005. Foraging ecology of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in hunted and non- hunted sites within the Maya Biosphere Reserve, Guatemala. *Journal zoology of London* 267:167-178. Doi:10.1017/SO952836905007338.
- Núñez, R., Miller, B. y Lindzey, F. 2000. Food habits of jaguar and pumas in Jalisco, México. *Journal of Zoology*. London 252:373-379.
- Núñez, R., Miller, B. y Lindzey, F. 2002. Ecología del jaguar en la reserva de la biosfera Chamela- Cuixmala, Jalisco, México (pp: 107-126). En Medellín R.A., Equihua, C., Chetkiewicz, C.L.B., Craeshaw, P.G., Rabinowitz, A., Redford, K.H., Robinson, J.G. Sanderson, E.W. y Taber, A.B. (Eds.). *El jaguar en el nuevo milenio*. Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society, México, D.F.
- Ogada, M.O., Woodroffe, R., Oguda, N.O., Frank, L.G. 2003. Limiting depredation by African carnivores: the role of livestock husbandry. *Conservation Biology* 17:1521-1530.
- Oliveira, T. 2002. Comparative Feedind ecology of jaguar and puma in the Neotropics. (pp: 265-288) En Medellín R.A., Equihua, C., Chetkiewicz, C.L.B., Craeshaw, P.G., Rabinowitz, A., Redford, K.H., Robinson, J.G., Sanderson, E.W. y Taber, A.B. (Eds.). *El jaguar en el nuevo milenio*. Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society, México, D.F.

- Olmos, F. 1993. Notes of the food habits of Brazilian "Cattinga", carnivores. *Mammalian* 57 (1):126-130.
- Olsen, J, Stanley. 1964. Mammal Remains from Archeological sites. Part I. The Peabody Museum Cambridge, Massachusetts, U.S.A.
- Olsen, J, Stanley. 1982. An osteology of some Maya mammals. Papers of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology. Harvard University. U. S. A. vol. 73.
- Otis, D. L., Burnham, K. P., White, G. C. y Anderson, D. R. 1978. Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs* 62:1-135.
- Owen-Smith, N. y Mills. 2008. Predator-prey size relationships in Africa large-mammal food web. *Journal of Animal Ecology* 77: 173-183.
- Pacheco, L. Lucero, A. y Villca, M. 2004. Dieta del puma (*Puma concolor*) en el Parque Nacional Sajama, Bolivia y su conflicto con la ganadería. *Ecología en Bolivia* 39(1):75-83.
- Palomares, F. y Caro T.M. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *American Naturalist* 153:492-508.
- Palomares, F., Ferreras, P., Fedriani, J.M. y Delibes, M. 1996. Spatial relationships between Iberian Lynx and other carnivores in an area of south-western Spain. *Journal of Applied Ecology* 33:5-13.
- Park, T. 1962. Beetles, competition, and Populations-Intricate Ecological Phenomena is Brought into Laboratory and Studies as an Experimental Model. *Science* 138(3548): 1369.
- Paviolo, A. 2010. Densidad de Yaguareté (*Panthera onca*) en la selva paranaense: su relación con la disponibilidad de presas, presión de caza y coexistencia con el puma (*Puma concolor*). *Mastozoología Neotropical* 17(2): 397-398.
- Paviolo, A., Di Blanco, Y., De Angelo, C. y Di Bitetti, M. 2009. Protection affects the abundance and activity patterns of puma in the Atlantic forest. *Journal of Mammalogy* 90:963-964.
- Pérez-Irineo, G. y Santos-Moreno, A. 2014. Density, distribution and activity of the ocelot *Leopardus pardalis* (Carnivora: Felidae) in Southeast Mexican rainforests. *Journal of Tropical Biology*. 62 (4): 1421-1432.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:53-74.
- Prugh, L. Stoner, C., Epps, C., Bean, W., Ripple, W. Laliberte, A., Brashares, J. 2009. The rise of the Mesopredator. *BioScience*, 59 (9): 779-791.
- Rabinowitz, A.R. y Nottingham, B.G. 1986. Ecology and behavior of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *Journal of Zoology* 210:149-159.
- Ray, J.C. 2005. Large carnivorous animals as tools for conserving biodiversity: assumptions and uncertainties (pp: 34-56). En Ray J.C., Redford K., Steneck, R., y Berger (Eds.). *Large carnivorous and the conservation of biodiversity*. Island Press, Washington, D.C.
- Ray, J.C., y Sunquist, E. 2001. Trophic Relations in a Community of African Rainforest Carnivores. *Oecologia* 127(3):395-408.
- Reid, F.A. 1997. A field guide to the mammals of Central and Southeast Mexico. Oxford University Press, New York.

- Rexstad, E. y Burnham, K.P. 1991. Users Guide for Interactive Program CAPTURE. Abundance Estimation of Closed Populations. USA: Colorado State University, Fort Collins, Colorado.
- Ridout, M. S. y Linkie, M. 2009. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural Biology Environmental Statistical* 14:322-337.
- Rodríguez-Soto, C. Hernández-Tellez, M. y Monroy-Vilchis, O. 2013. Distribución y uso de hábitat de Puma concolor en la Reserva Natural Sierra Nanchititla (pp: 47-63). En Monroy-Vilchis, O. y Soria-Díaz, L. (Compiladores). *Ecología de Puma concolor en la Sierra Nanchititla, México*. Universidad Autónoma del Estado de México.
- Romeu, E. 1996. El Jaguar. *Biodiversitas* 2(7):1-5.
- Roque, S., Adrados, B., Chávez, C., Keller, C., Magnusson, E. Palomares, F. y Godoy, J.A. 2011. Molecular diagnostics and DNA taxonomy Identification of Neotropical Felid Faeces using RCP-PDR. *Molecular Ecology Resources* 11:171-175. Doi:10.1111/j.1755-0998.2010.02878.x
- Rosas-Rosas O.C., Valdez, R. Bender, L.C. y Daniel, D. 2003. Food habits of pumas in northwestern Sonora, Mexico. *Wildlife Society Bulletin* 31(2):528-535.
- Rosas-Rosas, O. y Bender, G. 2012. Population Status of Jaguar (*Panthera onca*) y pumas (*Puma concolor*) in Northeastern Sonora, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana* 8n.s., 28(1):86-101.
- Rueda, P., Mendoza, G., Martínez, D. y Rosas-Rosas, O. 2013. Determination of the jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) diet in a tropical forest in San Luis Potosí, Mexico. *Journal of Applied Animal Research*. <http://dx.doi.org/10.1080/09712119.2013.787362>
- Sáenz, J. y Carrillo, E. 2002. Jaguares depredadores de ganado en Costa Rica: ¿un problema sin solución?. (pp: 119-129). En Medellín R.A., C. Equihua, C.L.B. Chetkiewicz, P.G. Crashaw, A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E.W. Sanderson y Taber, A.B. (Eds.). *El jaguar en el nuevo milenio*. Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society, México, D.F.
- Salom, R., Carillo, E., Sáenz, J.C. y Mora, J. 2007. Critical condition of jaguar *Panthera onca* population in Cocovado National Park, Costa Rica. *Oryx* 41(1):51-56.
- Sánchez, A. R. y Rebolgar, S. 1999. Deforestación en la Península de Yucatán, los Retos que enfrentar. *Madera y Bosques* 5(2):3-17.
- Sanderson, E., Redford, K. Chetkiewicz, C. Medellín, R., Rabinowitz, A., Robinson, J. y Taber, A. 2002. Planning to Save a Species: the jaguar as a Model. *Conservation Biology* 16 (1):58-72.
- Schaller, G.B. y Crawshaw, P.G. Jr. 1980. Movement patterns of jaguar. *Biotropica* 12: 161-168.
- Shoener, T.W. 1974. Resources partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- Schoener, A. 1988. Experimental island biogeography (pp: 483-512). En Myers, A.A. y Giller, P.S. (Eds.). *Analytical Biogeography*. Chapman y Hass. Londres.
- Schultz, G. 2003. Structure and Diversity of the Forests at the El Edén Ecological Reserve (pp:91-114). En Gómez-Pompa, A., Allen, M.F., Fedick, S. y Jiménez-Osorio, J.J. (Eds.). *The Lowland Maya Area. Threee Millennia at the Human-Wildland Interface* Binghamton, New York. The Haworth Press.
- Scognamillo, D., Maxit, I.E., Sunquist, M. y Polisar, J. 2003. Coexistencie of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuela llanos. *Journal of Zoology* 259:269-279.

- Sedesol (Secretaría de Desarrollo Social). 1994. Norma Oficial Mexicana. NOM-059-ECOL-1994. Diario Oficial de la Federación, 16 de Mayo de 1994. Tomo CDLXXXVIII, (10): 2-60.
- Semarnat. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010. Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. México. Diario Oficial de la Federación, 30 de Diciembre de 2010.
- Silver, S. 2004. Assessing jaguar abundance using remotely triggered cameras. Jaguar Conservation Programs. USA: Wildlife Conservation Society.
- Silver, S.C., Ostro, L.E.T., Marsh, L.K., Maffei, L., Kelly, J.M., Wallace, R.B., Gómez, H. y Ayala, G. 2004. The use of camera traps for estimating jaguar *Panthera onca* abundance and density using capture/recapture analysis. *Oryx* 38:148-154.
- Sisson, S. y Grossman, J.D. 1963. Anatomía de los Animales Domésticos. Salvat Editores, Barcelona Madrid.
- Slagsvold, T. 1980. Habitat selection in birds: On the presence of other bird species with special regard to *Turdus pilaris*. *Journal of Animal Ecology* 49:523-536.
- Sunquist, M.E. 1981. The social organization of tigers (*Panthera tigris*) in Royal Chitawan National Park, Nepal. *Smithson. Contib. Zoology* 339:1-98.
- Sunquist, M.E. y Sunquist, F.C. 1989. Ecological constraints on predation by large felids (pp: 283-301). En Gittleman J.L. (Ed.). *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution* Cornell University Press, Ithaca.
- Taber, A.B., Novaro, A.J., Neris, N. y Colman, F.H. 1997. The food habits of sympatric jaguar and puma in the Paraguayan Chaco. *Biotropica* 29:204-213.
- Tello, J.L. 1986. The situation of wild cats (Felidae) in Bolivia. Switzerland. CITES Report.
- Tobler, M., Carrillo-Percestequi, M., Zúñiga, H.A. y Powell, G. 2013. High jaguar densities and large population sizes in the core habitat of the southwestern Amazon. *Biological Conservation* 159:375-381.
- Tobler, M. y Powell, G. 2013. Estimating jaguar densities with camera traps: Problems with current designs and recommendations for future studies. *Biological conservation* 129:109-118.
- Weber, W., Rabinowitz, A. 1996. A global perspective on large carnivore conservation. *Conservation Biology* 10:1046-1054.
- Weckel, M., Giuliano, W. y Silver S. 2006. Jaguar (*Panthera onca*) feeding ecology: distribution of predators and prey through time and space. *Journal of Zoology* 270:25-30. Doi: 10.1111/j.1469-7998.2006.00106.x
- Winemiller, K.O. y Pianka, E.R. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs* 60:27-55.
- Woodroffe, R. 2001. Strategies for carnivore conservation: Lessons from contemporary extinctions. En Gittleman, J.L., Wayne, R.K., Macdonald, D.W. y Funk, S.M. (Eds.). *Carnivore Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Yasuda, M. 2004. Monitoring diversity and abundance of mammals with camera traps: a case study on Mount Tsukuba, central Japan. *Mammalogy Study* 29:27-46.
- Zarza, H., C. Chávez, 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., Chávez, C., List, R. y Zarza, H. (Eds.). *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas*. CONABIO, Alianza WWF/Telcel, UNAM. México.

Zeller, K. 2007. Jaguar in the New Millennium Data Base Update: The State of the Jaguar in 2006. Wildlife Conservation Society-Jaguar Conservation Program, New York, NY.

Anexo 1

Especies registrados mediante trapeo fotográfico durante 2008, 2010-2012 en la Reserva Ecológica el Edén y su Abundancia Relativa.

Nombre común	Nombre científico	Grupo por peso	Abundancia Relativa			
			2008	2010	2011	2012
Jaguar	<i>Panthera onca</i>		44.9	6.08	3.27	27.60
Puma	<i>Puma concolor</i>		24.3	7.48	14.03	19.65
Ocelote	<i>Leopardus pardalis</i>		21.5	7.95	8.42	14.97
Armadillo	<i>Dasybus novemcinctus</i>	mam-peq	2.80	0.46	0.93	
Tlacuache	<i>Didelphis sp</i>	mam-peq	6.55	1.40	2.80	0.46
Oso hormiguero	<i>Tamandua mexicana</i>	mam_med		0.93		
Ardilla	<i>Sciurus sp</i>	mam-med				4.21
Cereque	<i>Dasyprocta puntata</i>	mam-peq				0.93
Tepezcuintle	<i>Cuniculus paca</i>	mam-med		0.46	0.46	5.14
zorrillo bilineado	<i>Conepatus semiestratus</i>	mam-peq	1.40	0.93		1.87
Zorrillo manchado	<i>Spilogale puturius</i>	mam-peq				0.46
Eira	<i>Eira barbara</i>	mam-med		0.46	2.80	
coatí	<i>Nasua narica</i>	mam-med	16.84	8.42	7.48	3.74
Tigrillo	<i>Leopardus wiedii</i>	mam-peq	1.87	3.7	0.46	2.33
Jaguarundi	<i>Herpailurus jaguarundi</i>	mam-med		0.46		
mapache	<i>Procyon lotor</i>	mam-med		0.46		
Zorra	<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	mam-peq	36.96	12.63	5.14	12.63
Coyote	<i>Canis latrans</i>	mam-med			2.80	
Mono araña	<i>Ateles geoffroyi</i>	mam-med				1.40
Venado	<i>Odocoileus virginianus</i>	mam-gde	12.16	1.40	1.87	7.01
Temazate	<i>Mazama temama</i>	mam-gde	3.74	1.40	0.46	1.40
Pecarí	<i>Tayassu tajacu</i>	mam-gde	7.95	3.27	2.33	5.14
Rallon	<i>Aramides Cajanea</i>	ave-peq	2.33			2.33
Chachalaca	<i>Ortalis vetula</i>	ave-peq	1.87	0.46		0.46
Hocofaisán	<i>Crax rubra</i>	ave-gde	8.42	4.21	4.67	3.27
Pavo ocelado	<i>Meleagris ocellata</i>	ave-gde	43.05	5.61	19.65	35.09
Humano	<i>Homo sapiens</i>		60.36	114.64	276.55	269.06

Especies presa agrupadas por peso, Grupos: mamífero pequeño (mam-peq), mamífero mediano (mam-med), mamífero grande (mam-gde), ave pequeña (ave-peq), ave grande (ave-gde) y su Abundancia Relativa (AR = número de fotografías independientes durante el periodo de estudio/ esfuerzo de muestreo).

Anexo 2

Modelos probados para el análisis de importancia de los recursos en la presencia de los felinos dentro de la REEE.

Los modelos probados fueron 9 más 9 después de seleccionar las variables de acuerdo al AIC, por cada año: m0: nulo; m2: con codepredadores por patrón de actividad; m4: con especies asociadas y ajustado por la presencia de humanos; m6: con especies asociadas y codepredadores, ajustado por la presencia de humanos; m8: con especies asociadas por patrón de actividad y ajustado por la presencia de humanos; m10: con especies asociadas y codepredadores por patrón de actividad y ajustado por la presencia de humanos; m12: con factores ambientales; m14: con factores ambientales y especies asociadas, ajustado por la presencia de humanos; m16: especies asociadas por grupo de peso; m18: especies asociadas por grupo de peso y variables ambientales. (Las especies asociadas fueron todas aquellas registradas por las cámaras antes mencionadas, excepto los codepredadores).

Anexo 3

Especies de mamíferos consumidas por jaguar (*Panthera onca*) en la Reserva ecológica el Edén durante el periodo de estudio del 2011.

		mus_fre	uro_cins	das_nov	tay_taj	pro_lot	odo_vir	did_sp	maz_tem	nas_nar	con_sem	tam_mex	pot fla	das_pun	ate_geo	leo_wie	cun_pac
Macho	06FP070511	1	1	1													
Macho	04CC020611				1												
Macho	1FP050511				1												
Macho	03CC050511				1												
Macho	FP050511-b				1										1		1
Macho	04CC050511								1								
Macho	11CC070511																
Macho	01CC060511				1												
Macho	02CC070511				1												
Macho	06FP070511	1	1	1												1	
Macho	10CC070511										1	1					
Macho	01CC070511					1			1								
Macho	04CC010611								1		1		1				
Macho	02CC010611				1												
Macho	01CC020611			1									1	1			
Macho	02FP070511			1					1			1	1			1	
Macho	05CC010611	1			1	1			1							1	
Macho	09CC010611		1						1					1			
Macho	06CC010611								1	1							
Macho	05CC020611								1								
Macho	02CC020611								1								
SD	04CC060511					1	1										
SD	07FP070511				1								1				1

mus-fre= *Mustela frenata*, uro_cin= *Urocyon cinereogenteus*, das_nov= *Dasybus novemcinctus*, tay-taj= *Tayassu tajacu*, pro_lot= *Procyon lotor*, odo_vir= *Odocoileus virginianus*, Dis_sp= *Didelphis* sp, maz_tem= *Mazama temama*, nas_nar= *Nasua narica*, con_sem= *Conepatus semiestratus*, tam_mex= *Tamandua mexicana*, pot fla= *Potos flavus*, das_pun= *Dasyprocta punctata*, Ate_geo= *Ateles geoffroyi*, leo_wie= *Leopardus wiedii*, cun_pac= *Cuniculus paca*

Anexo 4

Especies de mamíferos consumidas por puma (*Puma concolor*) en la Reserva ecológica el Edén durante el periodo de estudio del 2011.

	mus_fre	uro_cins	das_nov	tay_taj	pro_lot	odo_vir	did_sp	maz_tem	nas_nar	con_sem	tam_mex	pot_fla	das_pun	ate_geo	leo_wie	sun_pac
Macho	03CC070511					1										
Macho	08CC070511															
Macho	01FP050511			1												
Macho	05CC070511			1												
Hembra	06FP050511			1										1		1
Hembra	07FP050511						1	1								
Hembra	09CC070511			1												
Hembra	01CC010611			1	1									1		
Hembra	01CC310511		1						1							1
Hembra	08CC010611			1				1								
Hembra	06CC020611			1								1				
Hembra	02CC310511			1										1		

mus_fre= *Mustela frenata*, uro_cins= *Urocyon cinereogenteus*, das_nov= *Dasyopus novemcinctus*, tay_taj= *Tayassu tajacu*, pro_lot= *Procyon lotor*, odo_vir= *Odocoileus virginianus*, Dis_sp= *Didelphis* sp, maz_tem= *Mazama temama*, nas_nar= *Nasua narica*, con_sem= *Conepatus semiestratus*, tam_mex= *Tamandua mexicana*, pot_fla= *Potos flavus*, das_pun= *Dasyprocta punctata*, Ate_geo= *Ateles geoffroyi*, leo_wie= *Leopardus wiedii*, cun_pac= *Cuniculus paca*

Anexo 5

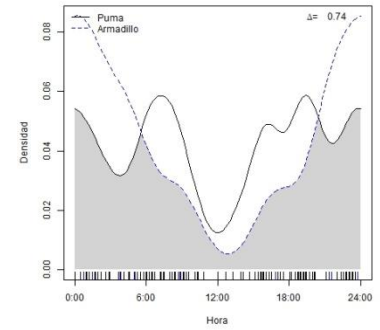
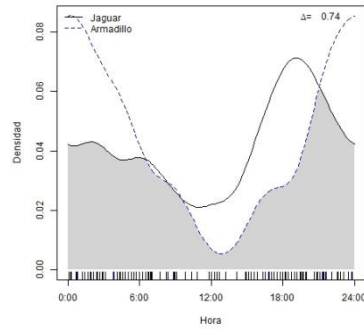
Traslape en patrones de actividad entre los depredadores (jaguar y puma) y las especies asociadas en la REEE durante 2008, 2010-2012.

Jaguar (*Panthera onca*)

Puma (*Puma concolor*)

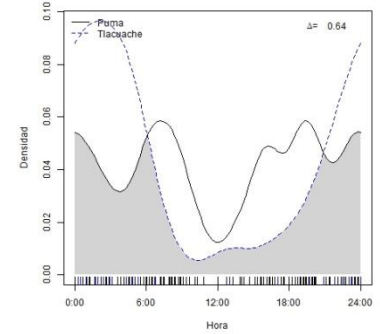
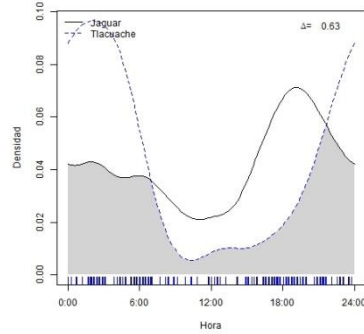
Armadillo

Dasypus novemcinctus



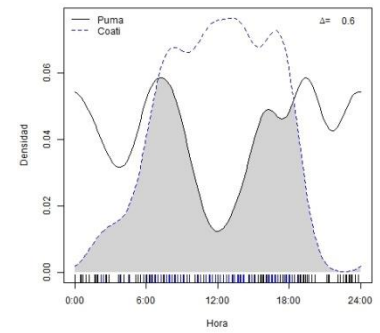
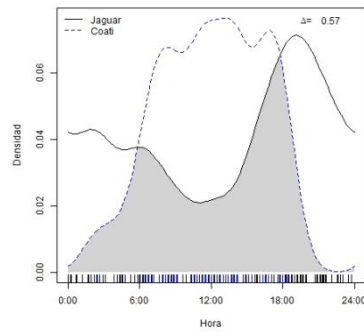
Tlacuache

Didelphis sp



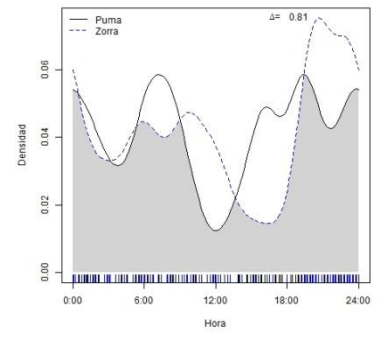
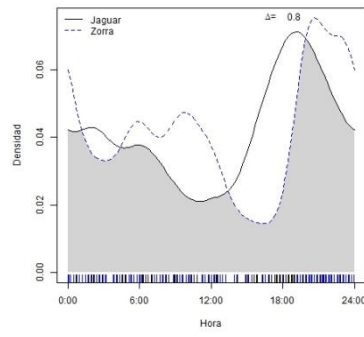
Coatí

Nasua narica



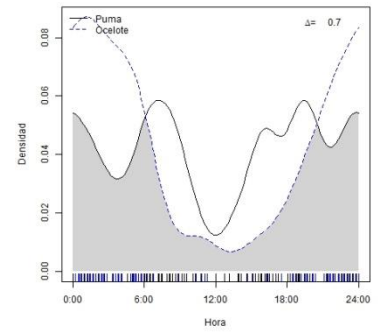
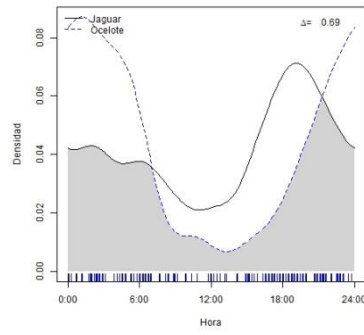
Zorra

Urocyon cinereogenteus



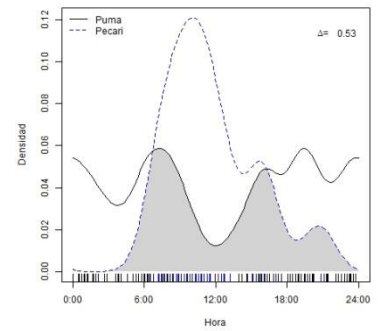
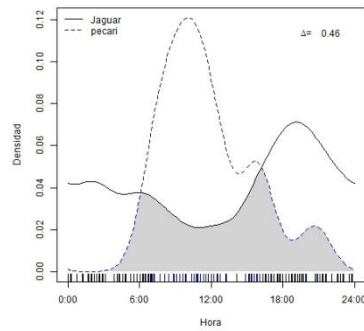
Ocelote

Leopardus pardalis



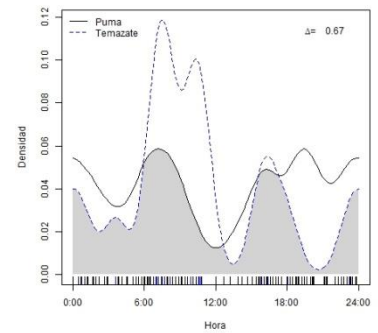
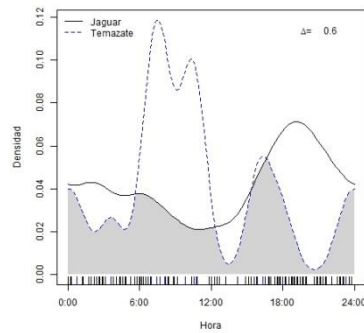
Pecarí

Tayassu pecarí



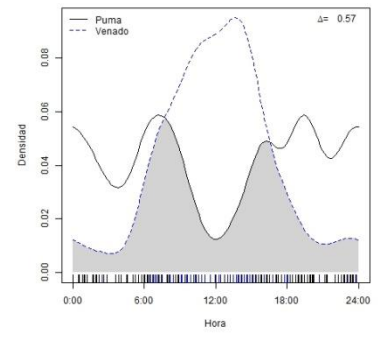
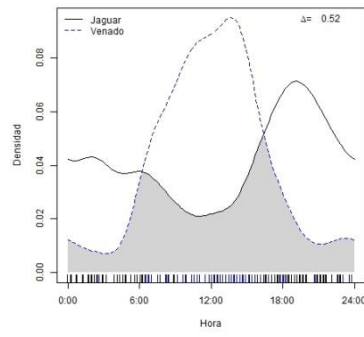
Tamazate

Mazama temama



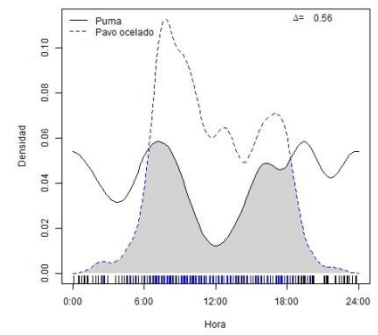
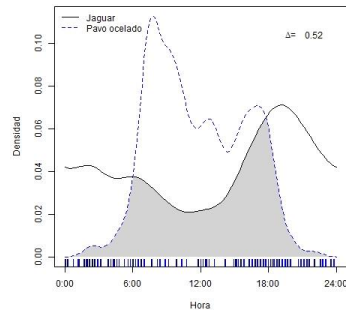
Venado

Odocoileus virginianus



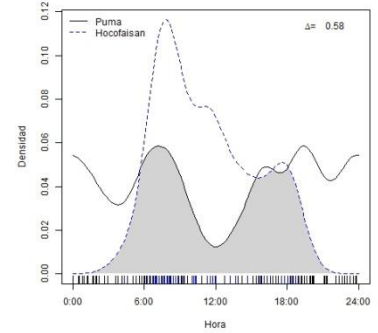
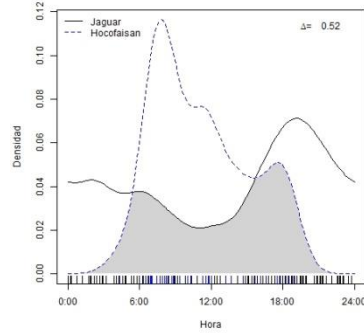
Pavo ocelado

Meleagris ocellata



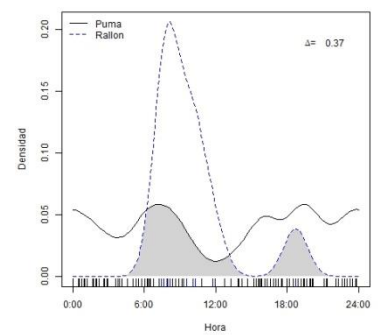
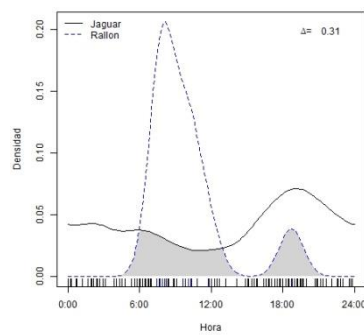
Hocofaisán

Crax rubra



Rascón

Aramides cajanea



Anexo 6

Traslape en el uso del recurso vegetación entre jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) y sus especies asociadas en la REEE durante el 2008, 2010-2012.

		Jaguar				Puma			
		media	std.dev	ic.2.5%	ic.97.5%	media	std.dev	ic.2.5%	ic.97.5%
Armadillo	2008	0.86	0.17	0.46	1.00	0.87	0.13	0.57	1.00
	2010	0.82	0.14	0.53	0.98	0.32	0.16	0.07	0.71
	2011	0.88	0.14	0.60	1.00	0.74	0.12	0.50	0.92
	2012	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Tlacuache	2008	0.80	0.14	0.47	0.99	0.94	0.07	0.74	1.00
	2010	0.52	0.20	0.18	0.85	0.93	0.07	0.71	1.00
	2011	0.55	0.26	0.00	0.99	0.78	0.15	0.45	1.00
	2012	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Coatí	2008	0.14	0.06	0.04	0.28	0.81	0.09	0.61	0.95
	2010	0.62	0.19	0.24	0.94	0.96	0.05	0.79	1.00
	2011	0.92	0.11	0.60	1.00	0.82	0.11	0.56	0.99
	2012	0.46	0.15	0.20	0.80	0.41	0.16	0.13	0.77
Zorra	2008	0.98	0.01	0.95	1.00	0.78	0.09	0.58	0.94
	2010	0.73	0.17	0.35	0.99	0.98	0.04	0.87	1.00
	2011	0.38	0.24	0.00	0.80	0.65	0.13	0.39	0.87
	2012	0.62	0.12	0.37	0.85	0.57	0.13	0.32	0.83
Ocelote	2008	0.42	0.12	0.21	0.67	0.93	0.06	0.78	1.00
	2010	0.94	0.08	0.70	1.00	0.65	0.18	0.29	0.96
	2011	0.93	0.09	0.67	1.00	0.95	0.06	0.76	1.00
	2012	0.99	0.02	0.93	1.00	0.98	0.03	0.91	1.00
Pecarí	2008	0.42	0.12	0.20	0.67	0.93	0.06	0.78	1.00
	2010	0.94	0.08	0.70	1.00	0.65	0.18	0.29	0.96
	2011	0.93	0.09	0.67	1.00	0.95	0.06	0.78	1.00
	2012	0.99	0.02	0.92	1.00	0.98	0.03	0.90	1.00
Venado	2008	0.96	0.04	0.86	1.00	0.83	0.10	0.60	0.98
	2010	0.88	0.14	0.52	1.00	0.66	0.27	0.14	1.00
	2011	0.90	0.14	0.47	1.00	0.86	0.13	0.55	1.00
	2012	0.93	0.08	0.71	1.00	0.92	0.09	0.67	1.00
Temazate	2008	0.83	0.17	0.36	1.00	0.90	0.10	0.62	1.00
	2010	0.88	0.15	0.52	1.00	0.66	0.27	0.14	1.00
	2011	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
	2012	0.94	0.03	0.86	0.98	0.96	0.03	0.89	0.99
Pavo ocelado	2008	0.72	0.07	0.57	0.86	0.98	0.02	0.91	1.00
	2010	0.82	0.16	0.41	1.00	0.95	0.07	0.75	1.00
	2011	0.44	0.23	0.05	0.90	0.71	0.13	0.44	0.92
	2012	0.71	0.09	0.52	0.88	0.66	0.10	0.46	0.86

Hocofaisán	2008	0.05	0.03	0.00	0.12	0.76	0.09	0.54	0.92
	2010	0.84	0.16	0.42	1.00	0.92	0.11	0.60	1.00
	2011	0.88	0.14	0.60	1.00	0.74	0.12	0.50	0.92
	2012	0.48	0.17	0.20	0.86	0.43	0.18	0.13	0.83

Anexo 7

Traslape en el uso del recurso sendero entre jaguares (*Panthera onca*) y pumas (*Puma concolor*) y sus especies asociadas en la REEE, Quintana Roo.

		jaguar				Puma			
		media	std.dev	ic.2.5%	ic.97.5%	media	std.dev	ic.2.5%	ic.97.5%
Armadillo	2008	0.26	0.20	0.02	0.75	0.88	0.09	0.67	1.00
	2010	0.25	0.17	0.00	0.65	0.08	0.09	0.00	0.29
	2011	0.88	0.14	0.60	1.00	0.74	0.12	0.50	0.92
	2012	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Tlacuache	2008	0.80	0.14	0.44	0.99	0.91	0.09	0.68	1.00
	2010	0.22	0.17	0.00	0.62	0.21	0.15	0.00	0.54
	2011	0.55	0.26	0.00	0.98	0.78	0.15	0.45	1.00
	2012	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Coatí	2008	0.15	0.06	0.05	0.28	0.85	0.08	0.66	0.97
	2010	0.67	0.19	0.27	0.96	0.97	0.04	0.86	1.00
	2011	0.92	0.11	0.60	1.00	0.83	0.11	0.56	0.99
	2012	0.52	0.15	0.26	0.83	0.46	0.16	0.18	0.79
Zorra	2008	0.97	0.02	0.93	1.00	0.77	0.10	0.56	0.94
	2010	0.74	0.17	0.37	0.98	0.98	0.03	0.88	1.00
	2011	0.38	0.24	0.00	0.80	0.65	0.13	0.39	0.87
	2012	0.63	0.12	0.39	0.86	0.56	0.13	0.31	0.81
Ocelote	2008	0.42	0.12	0.20	0.67	0.95	0.05	0.81	1.00
	2010	0.90	0.10	0.63	1.00	0.66	0.18	0.30	0.96
	2011	0.92	0.09	0.69	1.00	0.91	0.08	0.69	1.00
	2012	0.93	0.04	0.82	0.99	0.93	0.05	0.82	0.99
Pecarí	2008	0.64	0.17	0.29	0.92	0.96	0.05	0.81	1.00
	2010	0.73	0.19	0.29	0.99	0.93	0.09	0.69	1.00
	2011	0.82	0.17	0.36	1.00	0.68	0.14	0.37	0.91
	2012	0.71	0.15	0.41	0.97	0.65	0.17	0.33	0.95
Venado	2008	0.48	0.14	0.22	0.76	0.96	0.05	0.83	1.00
	2010	0.45	0.23	0.00	0.86	0.48	0.31	0.00	0.97
	2011	0.90	0.13	0.47	1.00	0.87	0.12	0.55	1.00
	2012	0.87	0.11	0.60	0.99	0.83	0.12	0.53	0.99
Temazate	2008	0.26	0.18	0.03	0.70	0.82	0.13	0.51	0.99
	2010	0.45	0.23	0.00	0.87	0.48	0.31	0.00	0.97
	2011	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
	2012	0.64	0.22	0.22	0.95	0.64	0.24	0.18	0.97
Pavo ocelado	2008	0.72	0.07	0.58	0.85	0.97	0.03	0.88	1.00
	2010	0.70	0.18	0.30	0.97	0.91	0.09	0.65	1.00

	2011	0.34	0.16	0.07	0.68	0.50	0.11	0.27	0.72
	2012	0.68	0.10	0.48	0.86	0.62	0.11	0.41	0.83
Hocofaisán	2008	0.05	0.03	0.00	0.13	0.79	0.09	0.60	0.93
	2010	0.72	0.19	0.32	0.98	0.88	0.12	0.53	1.00
	2011	0.88	0.14	0.60	1.00	0.74	0.12	0.50	0.92
	2012	0.45	0.11	0.25	0.67	0.38	0.12	0.17	0.62

Anexo 8

Traslape en el uso del recurso tiempo entre jaguares y pumas y sus especies asociadas.

		Jaguar				Puma			
		media	std.dev	ic.2.5%	ic.97.5%	media	std.dev	ic.2.5%	ic.97.5%
Armadillo	2008	0.58	0.10	0.37	0.77	0.77	0.09	0.56	0.91
	2010	0.72	0.17	0.34	0.96	0.61	0.18	0.20	0.91
	2011	0.58	0.36	0.00	1.00	0.72	0.20	0.26	0.95
	2012	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Tlacuache	2008	0.63	0.11	0.41	0.83	0.80	0.09	0.60	0.94
	2010	0.55	0.20	0.12	0.92	0.63	0.19	0.20	0.92
	2011	0.96	0.07	0.71	1.00	0.81	0.11	0.56	0.96
	2012	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Coatí	2008	0.86	0.08	0.69	0.97	0.62	0.12	0.38	0.84
	2010	0.82	0.14	0.48	0.99	0.78	0.14	0.44	0.98
	2011	0.03	0.04	0.00	0.13	0.50	0.14	0.23	0.76
	2012	0.36	0.10	0.18	0.56	0.69	0.11	0.46	0.88
Zorra	2008	0.87	0.07	0.71	0.98	0.83	0.10	0.60	0.98
	2010	0.86	0.12	0.56	1.00	0.88	0.10	0.62	1.00
	2011	0.95	0.07	0.80	1.00	0.79	0.11	0.52	0.96
	2012	0.83	0.10	0.61	0.98	0.95	0.05	0.82	1.00
Ocelote	2008	0.61	0.10	0.41	0.80	0.80	0.09	0.60	0.94
	2010	0.72	0.18	0.34	0.98	0.75	0.16	0.39	0.98
	2011	0.91	0.08	0.72	0.99	0.87	0.09	0.64	0.99
	2012	0.90	0.06	0.76	0.99	0.73	0.11	0.49	0.92
Pecarí	2008	0.85	0.09	0.66	0.98	0.61	0.14	0.34	0.87
	2010	0.72	0.18	0.31	0.96	0.61	0.18	0.20	0.91
	2011	0.09	0.12	0.00	0.36	0.57	0.14	0.27	0.82
	2012	0.46	0.11	0.24	0.69	0.74	0.11	0.50	0.91
Venado	2008	0.81	0.09	0.62	0.95	0.54	0.12	0.31	0.78
	2010	0.52	0.20	0.18	0.85	ND	ND	ND	ND
	2011	0.11	0.14	0.00	0.42	0.56	0.14	0.27	0.82
	2012	0.50	0.12	0.27	0.75	0.78	0.11	0.54	0.96
Temazate	2008	0.89	0.10	0.64	1.00	0.86	0.12	0.55	1.00
	2010	0.73	0.18	0.29	0.97	0.71	0.17	0.30	0.96
	2011	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
	2012	0.50	0.14	0.23	0.75	0.68	0.14	0.34	0.90
Pavo ocelado	2008	0.81	0.08	0.64	0.93	0.54	0.11	0.33	0.76
	2010	0.74	0.17	0.37	0.98	0.65	0.18	0.28	0.94
	2011	0.20	0.11	0.03	0.46	0.67	0.13	0.41	0.90

	2012	0.54	0.10	0.35	0.73	0.78	0.10	0.57	0.94
Hocofaisán	2008	0.78	0.08	0.61	0.91	0.52	0.12	0.30	0.76
	2010	0.77	0.16	0.40	0.97	0.75	0.15	0.41	0.97
	2011	0.28	0.19	0.00	0.72	0.69	0.15	0.38	0.95
	2012	0.44	0.12	0.21	0.68	0.73	0.11	0.49	0.91

Anexo 9. Cálculo del índice de Pianka para la superposición de la dieta de jaguares y pumas en la REEE.

	p_i	p_k	$P_i * p_k$	p_i^2	$p_k^2 p$
<i>Mustela frenata</i>	45.05	6.77	305.00	2029.91	45.82
<i>Urocyon cinereorgenteus</i>	5.98	0.00	0	35.72	0
<i>Dasyopus novemcintus</i>	6.73	7.67	51.60	45.28	58.82
<i>tayassu tajacu</i>	4.71	19.09	89.89	22.18	364.30
<i>Procyon lotor</i>	4.45	0.00	0	19.84	0
<i>Odocoileus virginianus</i>	0.26	1.17	0.29	0.06	1.35
<i>Mazama temama</i>	2.54	2.57	6.52	6.43	6.60
<i>Nasua narica</i>	1.66	7.57	12.56	2.75	57.27
<i>Conepatus semiestratus</i>	4.52	0.00	0	20.39	0
<i>Tamandua mexicana</i>	3.24	0.00	0	10.50	0
<i>potos flavus</i>	8.57	9.77	83.77	73.49	95.47
<i>Dasyprocta puntata</i>	4.77	0.00	0	22.79	0
<i>Ateles geoffroyi</i>	4.12	18.77	77.25	16.94	352.18
<i>Leopardus wiedii</i>	1.99	9.08	18.09	3.96	82.50
<i>Cuniculus paca</i>	1.41	3.21	4.52	1.98	10.30
<i>Didepphis sp.</i>	0.00	14.34	0	0	205.58
total			649.53	2312.30	1280.26

p_i = número promedio de organismos consumidos por el jaguar
 p_k =número promedio de organismos consumidos por el puma

Anexo 10. Comparación de densidades por diferentes modelos de jaguares, pumas y ocelotes en diferentes áreas de su distribución.

País/Sitio	No. De estaciones	días de muestreo	Área de muestreo	Densidad (ind./100 km ²)				Fuente
				MMDM	1/2 MMDM	SERC	Telemetría	
Jaguares								
México/REEE	22-27	48-82	42 a 496	1.20-2.63	2.65-5.05	0.70-3.65		1
México/RBRL	18-27	34-97	48-183		1.8-6.1			2
México/RB-Calakmul							3.3-6.6	3
Belice/Cockscomb	20	59	159		1.9			4
Belice/Chiquibul	18	54	107		1.5			4
Bolivia/Tucavaca	18	60	272		2.9			4
Bolivia/Cerro Cortado	38	60	137		2.4			4
Bolivia/Madidi	66	56	458		3.5			4
Bolivia/Chaco, Chiquitanía	20-35	30-90		1.5-5.3				5
Belice/Chiquibul	20-35	30-90		2.3-14.8				5
Bolivia/ Parque Nacional Kaa-Iya		60-90	48-434		4-10	0.3-1.8		6
Perú/Madre de Dios	24-43	69+/-	56-250	5.2-12	3.1-6.7	4-9		7
Pumas								
México/REEE	22-27	48-82	140-467	1.76-4.33	4-8.5	1.8-5.1		1
Bolivia/ Parque Nacional Kaa-Iya		60-90	48-434		1.7-4.3	0.3-1.8		6
Bolivia/Chaco, Chiquitanía	20-35	30-90		2.9-7.2				5
Belice/Chiquibul	20-35	30-90		2.1-10.5				5
Argentina/RB-Yabotí	42	96	1 154-1240		0.5-0.8			8
Belice/R-Chiquibul	17	95	285-426		2.3-4.9			8
Bolivia/Kaa-Iya	22	56	91-105		12.3-19.3			8

Ocelotes							
México/REEE	22-27	48-82	73-561	1.4-13.8	2.8-13.8	1.6-5.5	1
Argentina/Urugua-í	34-39	42	150-184	7.7	13.3	10.8	9
Argentina/Iguazu	34-39	42	275-327	12.8	19.9	16.8	9
Belice/Las Cuevas				12.6			10
Colombia/Los llanos Bolivia/	21	97	63.2-127.9	5.4	11.08		11
Parque Nacional Kaa-Iya		60-90	48-434		6-61	1.6-51.7	6
Bolivia/Cerro Cortado	16-31	90	80-99		30		12
Bolivia/Tucavaca	16-31	90	80-87		30		12
Bolivia/Ravelo	16-31	90	98-117		60		12
Belice/San Miguelito	16-31	90	52		56		12
Brasil/							
Estancia Ecológica SESC	56	36	107-173	1.2	2.2		13

¹REEE, ²Fallet et al., 2007, ³Cháves et al., 2007, ⁴Silver et al. 2004, ⁵Noss et al., 2004, ⁶Noss et al. 2012, ⁷Tobler & Powell, 2013, ⁸Kelly et al. 2008, ⁹Di Bittetti et al. 2006, ¹⁰Dillon y Kelly, 2008, ¹¹Díaz-Pulido y Payán, 2011, ¹²Maffei et al. 2005, ¹³Trolle y Kery, 2005