

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA

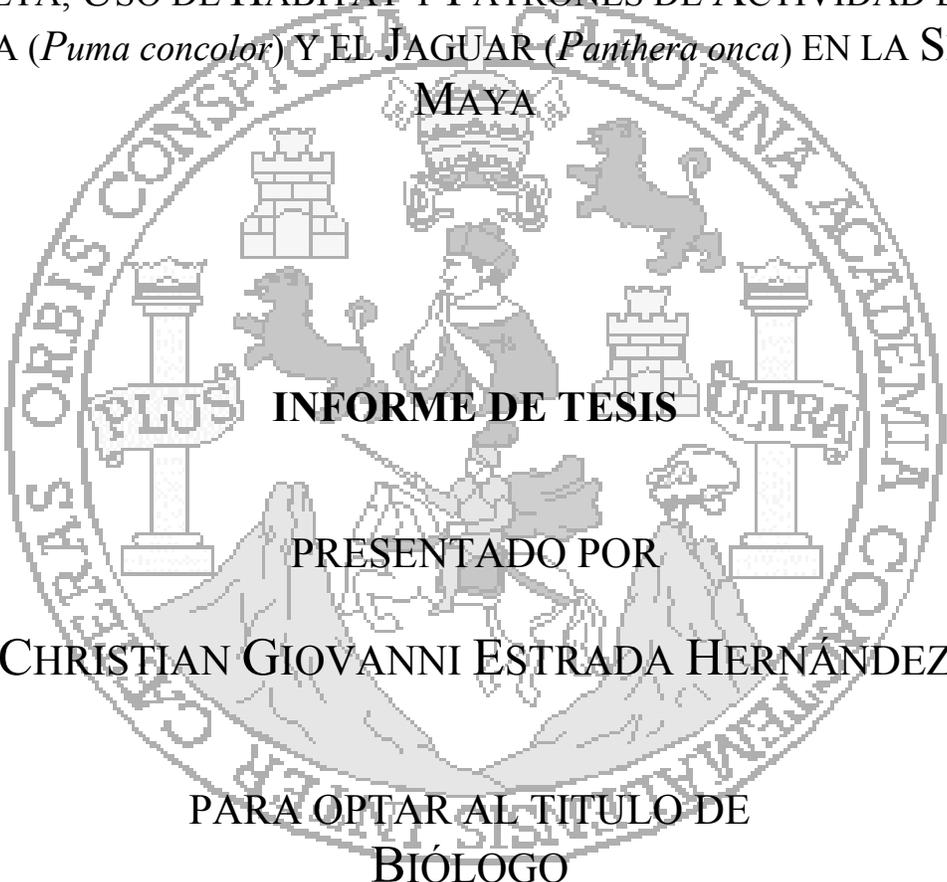
DIETA, USO DE HABITAT Y PATRONES DE ACTIVIDAD DEL
PUMA (*Puma concolor*) Y EL JAGUAR (*Panthera onca*) EN LA SELVA
MAYA

CHRISTIAN GIOVANNI ESTRADA HERNÁNDEZ
BIÓLOGO

GUATEMALA, SEPTIEMBRE DE 2006

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA

DIETA, USO DE HÁBITAT Y PATRONES DE ACTIVIDAD DEL
PUMA (*Puma concolor*) Y EL JAGUAR (*Panthera onca*) EN LA SELVA
MAYA

The seal of the University of San Carlos of Guatemala is a circular emblem. It features a central figure of a man in a dark robe and a white collar, holding a book and a quill. He is surrounded by various symbols: a castle on the left, a lion on the right, and two columns with a banner between them that reads 'PLUS ULTRA'. The entire scene is set against a background of a mountain range. The Latin motto 'ORBIS CONSPICITUR' is written along the top inner edge of the circle, and 'ACADEMIA' is at the bottom. The name 'SAN CARLOS' is partially visible on the left side.

INFORME DE TESIS

PRESENTADO POR

CHRISTIAN GIOVANNI ESTRADA HERNÁNDEZ

PARA OPTAR AL TÍTULO DE
BIÓLOGO

GUATEMALA, SEPTIEMBRE DE 2006

CHRISTIAN ESTRADA HERNANDEZ

DR. JORGE ERWIN LÓPEZ GUTIÉRREZ
ASESOR

LIC. FERNANDO DÍAZ COPEL
REVISOR

LICDA. ROSALITO BARRIOS
DIRECTOR
ESCUELA DE BIOLOGÍA

DR. OSCAR CÓBAR
DECANO
FACULTAD CC.Q.Q Y FARMACIA

JUNTA DIRECTIVA

OSCAR CÓBAR PINTO, PH.D.

DECANO

LICDA. JANNETTE SANDOVAL MADRID DE CARDONA, M.A.

SECRETARIA

LICDA. LÍLLIAN RAQUEL IRVING ANTILLÓN, M.A.

VOCAL I

LICDA. LILIANA VIDES DE URÍZAR

VOCAL II

LICDA. BEATRIZ EUGENIA BATRES DE JIMÉNEZ

VOCAL III

BR. ÁNGEL DAMIÁN REYES VALENZUELA

VOCAL IV

BR. ÁNGEL JACOBO CONDE PEREIRA

VOCAL V

AGRADECIMIENTOS

El apoyo financiero y logístico para la realización de este trabajo fue proporcionado por Wildlife Conservation Society (WCS) Guatemala. Agradezco especialmente a Roan Balas McNab, por haber facilitado el acceso a los datos para este estudio. A IdeaWild por haber donado diversos equipos electrónicos. A Anthony Novack por compartir, desinteresadamente, sus datos y realizar importantes sugerencias. Al Centro de Sistemas de Información Geográfica SEMEC/CONAP (Especialmente a Nery Solís), por su colaboración y asesoría en el análisis de mapas. Este trabajo se benefició sustancialmente con los comentarios de: John Polisar, Eduardo Núñez, Daniel Thornton, José Soto, Raquel Leonardo y, muy sinceramente, agradezco a Jorge Erwin López por su paciencia y asesoría.

INDICE

1. INDICE	1
2. RESUMEN	2
3. INTRODUCCIÓN	3
4. ANTECEDENTES	
4.1. El Puma	4
4.2. El Jaguar	5
4.3. Estatus de Conservación	7
4.4. Nicho Ecológico	10
4.5. Amplitud de nicho	11
4.6. Traslape de nicho	12
4.7. Estudios previos en la Selva Maya	13
4.8. Área de estudio	14
5. JUSTIFICACION	16
6. OBJETIVOS	17
7. HIPÓTESIS	18
8. MATERIALES Y MÉTODOS	
8.1. Universo	19
8.2. Materiales	19
8.3. Métodos	20
8.3.1. Análisis de dieta	21
8.3.2. Uso de Hábitat	22
8.3.3. Patrones de Actividad	23
9. Análisis de datos	
9.1. Amplitud de nicho	24
9.2. Traslape de nicho	24
10. RESULTADOS	25
11. DISCUSION	31
12. CONCLUSIONES	37
13. RECOMENDACIONES	38
14. REFERENCIAS	39
15. ANEXOS	47

2. Resumen

La Selva Maya es el bosque tropical de hoja ancha más extenso de Centroamérica, se extiende entre México, Guatemala y Belice. El jaguar y el puma, son los felinos más grandes de América. En esta zona viven simpátricamente por lo que se presupone segregación en alguno de los componentes de su nicho ecológico. En este estudio se analizaron y compararon tres de los componentes principales del nicho: dieta, uso de hábitat y patrones de actividad, con el objetivo de evaluar si existe segregación entre el jaguar y el puma. Para la obtención de los datos se colectaron excretas de manera oportunista, y se utilizaron trampas de cámaras automáticas en cuatro áreas protegidas. Se analizó la zona de estudio, a través de sistemas de información geográfica para determinar las proporciones de distintos tipos de hábitat presentes, y se colectaron datos de abundancias de las presas. Se analizaron los patrones y preferencias en la dieta, en el hábitat utilizado y en el horario de actividad. Se determinó que el jaguar tuvo una dieta diferente y más amplia comparada con la del puma, así también que este consume en promedio, presas más pequeñas. Las presas preferidas por el puma fueron, tres especies de venados y tepezcuintles. Para el jaguar fueron coches de monte, pizotes y armadillos. Ambas especies presentaron un patrón similar de uso de hábitat, donde el “bosque alto” fue utilizado proporcionalmente a su abundancia, y ambos prefirieron el “bosque bajo”. En cuanto a los patrones de actividad, ambos prefirieron horas nocturnas para desplazarse, aunque el puma presentó mayor variabilidad. Se observó que ambas especies no se segregan mutuamente, espacial ni temporalmente. Se concluye que el jaguar y el puma no compiten directamente en la utilización de presas principales, y presentan patrones de depredación de tipo oportunista.

3. Introducción

La Selva Maya (Sanderson *et al.* 2002) es el bosque tropical de hoja ancha más extenso que aún queda en Centroamérica, el cual se extiende desde el norte del paralelo 17°10' en Guatemala, ocupando la Reserva de la Biosfera Maya, hasta la Reserva de Biosfera Calakmul (17-19°N, 89°-90° W), en México. Así como también las áreas protegidas de noroeste de Belice (Figura 1).

El jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*), son los felinos más grandes del hemisferio occidental. En zona Maya viven simpátricamente y se ha observado que presentan una talla similar por lo cual se presupone que, basándose en el principio de exclusión competitiva (Bulmer, 1974) existe algún mecanismo de segregación ecológica en alguno de los aspectos que componen su nicho ecológico. Además, en varios estudios de campo se ha demostrado que pocas especies simpátricas ocupan el mismo nicho (López, 1996; Mares, 1993).

La comprensión de los intrincados patrones de depredación, selección de hábitat y de la segregación ecológica de los grandes carnívoros proporciona información muy valiosa en la conservación y manejo de estas especies y en última instancia, de la conservación de las comunidades naturales (Karanth y Sunquist, 1995; Miller y Rabinowitz, 2002 y Nuñez *et al.* 1998).

Diversos estudios de los hábitos alimenticios y selección de hábitat de jaguares y pumas han mostrado un amplio rango en la utilización de presas, adaptabilidad a la presa y hábitat (Crawshaw, 1995; Emmons, 1987; Irriarte *et al.*, 1991; Oliveira, 1994; Rabinowitz y Nottingham, 1986 y Taber *et al.*, 1997). Estudios sobre la diferenciación trófica entre estos dos depredadores han sido realizados por Jorgenson y Redford (1993) y Oliveira (2002) sin embargo éstos se han basado principalmente en su dieta y otros aspectos morfológicos a lo largo de toda su distribución geográfica, oscureciendo de alguna manera las posibles diferencias que puedan existir en zonas de convivencia mas restringidas. A la luz de datos de campo recientes, sobre dieta y uso de hábitat, en este estudio se evaluaron la dieta, uso de hábitat y patrones de actividad de estos felinos en la Selva Maya.

4. Antecedentes

4.1. El Puma (*Puma concolor*, Linnaeus, 1771) (Anexo 1)

Clasificación Taxonómica: Clase *Mammalia*, Orden *Carnivora*, Familia *Felidae*, Genero y especie, *Puma concolor*.

Otros nombres: León, Onza, Puma, *Mountain lion*, *Cougar* (Aranda, 2000).

Es un felino grande de color uniforme, el cual puede ser amarillento, grisáceo o rojizo; blanco en el pecho, vientre y partes internas de las extremidades. Las crías son manchadas y con la cola anillada, característica que desaparece en la edad adulta. La cabeza es pequeña con relación al cuerpo, el cual es alargado y tiene extremidades cortas y musculosas. El color de los ojos es azul en los cachorros y marrón grisáceo a dorado en los adultos. Las pupilas son redondas. El cráneo es corto, redondeado y posee una cresta sagital, no tan pronunciada. Los dientes son como los de otros felinos, pero carecen del surco longitudinal en los caninos, los cuales están presentes en otros felinos. Los animales adultos pesan entre 30 y 100 Kg. Su formula dental es $i\ 3/3, c1/1, p\ 3/2, m\ 1/1$. El hueso hioides permanece cerca de la base del cráneo y no esta insertado dentro de los músculos de la garganta, lo que le permite ronronear a diferencia de los otros grandes felinos. Sus extremidades son digitígradas, presentando cinco dedos en las anteriores el plex, o primer dedo es mas pequeño y esta superior a los otros y cuatro dedos en las posteriores. Posee garras retráctiles las cuales se encuentran protegidas dentro de una cápsula de piel (Currier, 1983).

Se distribuye desde el norte de Columbia Británica hasta la Patagonia en el sur de Chile y Argentina y de costa a costa en todo el continente (Aranda, 2000, Currier, 1983). Esta especie habita prácticamente todos los tipos de hábitat (Aranda, 2000). Es ampliamente tolerante a una gran variedad de climas y hábitats, el puma esta presente en elevaciones que exceden los 4,000 msnm y tan bajos como el nivel del mar. Puede encontrarse tanto en bosques de coníferas como en selvas tropicales y desiertos (Currier, 1983).

Se ha calculado una densidad máxima de pumas en alrededor de tres pumas por cada 50 km² en el Chaco de Paraguay (Novack, 2005, com. pers.). Una densidad mayor o menor depende de la disponibilidad de presas y de la cobertura vegetal de cada área (Currier, 1983).

Es un cazador solitario terrestre, activo de día y de noche. No caza en los árboles pero es un excelente trepador. Su alimentación es carnívora e incluye principalmente aves y

mamíferos, desde ratas y ardillas hasta venados y guanacos. Entre los animales reportados como presas del puma se encuentran : El venado Bura (*Odocoileus bura*), venado cola blanca (*O. virginianus*), wapiti (*Cervus canadensis*), alce (*Alces alces*), cabra de montaña (*Ovis canadensis*), berrendo (*Antilocapra americana*), pecaris (*Tayassu sp.*), puercoespín (*Coendu sp.*), castor (*Castor sp.*), armadillo (*Dasyopus sp.*), oso (*Ursus sp.*), lince (*Linx sp.*), coyote (*Canis latrans*), venado de las pampas (*Odocoileus bezoarticus*), guanaco (*Lama guanicoe*); liebres, conejos y pikas (leporidae), marmotas (*Marmota sp.*), ardillas (sciuridae), topos (talpidae) y tusas (geomidae), ratas (muridae), mapaches (*Procyon sp.*), zorros (*Vulpes sp. y Urocyon sp.*), pizotes (*Nasua sp.*), cotuzas (*Dasyprocta sp.*), tepezcuintles (*Agouti paca*), cabritos (*Mazama sp.*). Así también se reportado que se alimenta de los siguientes animales silvestres: ovejas (*Ovis sp.*), reses (*Bos taurus*), caballos y burros (*Equus sp.*), cabras (*Capra sp.*), cerdos (*Sus sp.*), perros (*Canis familiares*), gatos (*Felis catus*), gallinas (*Gallus gallus*), pavos (*Meleagris sp.*), gansos (*Anser sp.*) (Currier, 1983; Lindzey, 1987).

El apareamiento tiene lugar en cualquier época del año. Las crías, de 1 a 4, nacen después de un período de gestación de 90 días. Estos animales exhiben un modelo territorial, con los territorios de individuos del mismo sexo bien espaciados. El territorio de los machos se traslapa sobre el de varias hembras. Su madriguera, cuando las hebras tienen crías pequeñas, puede ser una cueva natural en algún sitio con buena visibilidad (Aranda, 2000).

4.2. El Jaguar (*Panthera onca*, Linnaeus, 1758) (Anexo 2)

Clasificación Taxonómica: Clase *Mammalia*, Orden *Carnivora*, Familia *Felidae*, Genero y especie, *Panthera onca*,

Otros nombres: Tigre, tigre real, onza, *balam*, *barum* yaguarete, etc. (Aranda, 2000).

Es un felino grande de cuerpo musculoso. El color general es pardo amarillento o rojizo en el dorso y los costados, blanco en el pecho, vientre y partes internas de las extremidades; todo el cuerpo esta cubierto por manchas negras, que en los costados forman rosetas con una o varias pequeñas manchas en su interior. Ocasionalmente se encuentran jaguares negros (forma melánica), aunque parecen ser muy raros. La cabeza y el cuerpo son robustos, tiene la mandíbula prominente y las extremidades son sólidas y más bien cortas. Su formula dental es $i\ 3/3, c\ 1/1, p\ 2-3/2, m\ 1/1$. Sus extremidades son digitígradas, presentando cinco dedos en las anteriores y cuatro en las posteriores. Tienen las garras retráctiles y al igual que otros felinos, están protegidas dentro de una cápsula de piel. (Aranda, 2000).

Se distribuye desde el norte de México hasta el norte de Argentina. Ocasionalmente se encuentran individuos aislados en los Estados Unidos, pero al parecer no existe en este país una población residente y se cree que los individuos son provenientes de México (Aranda, 2000).

Habita todos los tipos de bosque tropical, incluyendo el manglar y el bosque mesófilo de montaña. En zonas áridas busca las partes más densas de matorral xerófilo, como el chaparral (Aranda, 2000). Habita toda zona que le provea suficiente cobertura para cazar y una fuente confiable de agua. Es común hasta los 1200 msnm, pero se le puede hallar hasta los 3200 msnm (Seymour, 1989).

El jaguar es básicamente tropical en su distribución, usualmente escoge una densa cobertura cerca del agua, a pesar de que ha sido reportado para una gran diversidad de hábitats (Seymour, 1989).

Es un cazador solitario, terrestre, sin embargo, es un trepador y nadador excelente; activo durante el día y la noche. Su madriguera puede ser una cueva natural o sólo un hueco entre vegetación tupida. Su alimentación es carnívora e incluye crustáceos, peces, reptiles, aves y mamíferos; pero se sabe que puede comer también algunos frutos (Seymour, 1989). El tamaño del territorio del jaguar depende de la disponibilidad de alimentos; jaguares machos ocupan áreas de actividad que pueden medir entre 10 y 1,200 km², e incluyen áreas de actividad de una o dos hembras (Nottingham y Rabinowitz, 1986; Schaller, 1980, Scognamillo, *et al.* 2003; Novack, A., comunicación personal).

Más de 85 especies de presas han sido reportadas. Entre las presas predilectas se encuentran mamíferos diurnos terrestres con una masa corporal superior a 1 Kg. aunque otros mamíferos, reptiles y aves pueden ser también componentes importantes de la dieta. Dentro de las especies reportadas en la dieta de los jaguares se encuentran los Pecaris (*Tayassu tajacu* y *T. pecari*), capibara (*Hydrochoerus*), Tepezcuintles (*Agouti paca*), Cotuzas (*Dasyprocta*), Armadillos (*Dasybus*), Caimanes (*Caiman*) y tortugas (*Podochemis*). En contraste con el Puma, los jaguares rara vez depredan venados (*Odocoileus*), a pesar de ello cazan cabritos (*Mazama*) y venados de pantano (*Blastocerus dichotomus*). Otras presas incluyen: Tacuazines (*Didelphis*), Monos (*Alouatta seniculus*, *Aotus trivirgatus*), Nutrias (*Lutra*), Ocelotes (*Leopardus pardalis*), Zorrillos (*Conepatus*), Kinkayus (*Potos flavus*), Tapires (*Tapirus*), Osos perezosos (*Bradypus*, *Choloepus*), Osos hormigueros (*Myrmecophaga*, *Tamandua*), Puerco espines (*Coendu*), Coypus (*Microcastor coypu*), Anacondas (*Eunectes murinus*), Boas (*Boa constrictor*), Tortugas de tierra

(*Geochelone*), Iguanas (*Iguana iguana*), Anhingas (*Anhinga anhinga*), Garzas (*Ardea cocoi*), Cigüeñas (*Jabiru mycteria*, *Euxenura maguari*, *Mycteria americana*), Pavas (*Crax*), Bagres (*Pseudoplatystoma fasciatum*, *Phractocephalus hemiliopterus*), Ranas (Ranidae) y cangrejos (Decapoda). De igual forma ellos también comen pastos y aparentemente también se alimentan de Aguacates (Seymour, 1989).

Son cazadores oportunistas, especialmente en el bosque húmedo y sus dietas varían de acuerdo a la densidad de presas y facilidad de captura de presas. Se conocen jaguares que desarrollan una preferencia por cierto tipo de animales domésticos tal como ganado, caballos, cerdos o perros.

4.3. Estatus de Conservación

La distribución original de estos felinos se extendió desde el sudoeste de los Estados Unidos hasta el sur de la Argentina para el caso del jaguar y desde el centro de Canadá hasta el sur de Argentina y Chile, para el puma. Sin embargo, la presión de cacería y la destrucción de su hábitat han causado su extinción en gran parte de su rango antiguo. Por lo menos el jaguar, ha sido exterminado de El Salvador, Uruguay (Koford, 1975) y las áreas desarrolladas de la costa brasilera (Thornback & Jenkins, 1982). Poseen un rango limitado en México, Guatemala y Argentina (Thornback & Jenkins, 1982; Arra, 1974). De igual manera se consideran raros en la mayor parte de Perú, Colombia y Venezuela (Mondolfi y Hoogesteijn, 1986; Paradiso, 1972). La población más grande ahora se encuentra en el bosque húmedo amazónico de Brasil, pero estos animales son difíciles de censar debido a sus hábitos nocturnos secretos y a la densa cubierta del bosque (Seymour, 1989).

Ambos gatos son cazados como animales dañinos y el jaguar y también por su piel, que es muy apreciada, no sólo para adorno de habitaciones de lujo, sino para ornamentar monturas de caballo y prendas de vestir femeninas. Seguramente, nada ha contribuido tanto a que esta especie desaparezca de una gran parte de su área original de dispersión, como el valor de su piel. La carne de estos animales también la comen algunos pueblos indígenas, como los botocudos y la grasa es muy estimada por el vulgo de diversas partes de América como remedio para muchos males y sobre todo contra el reuma (Carrera y Yepes, 1960).

La presión de cacería y la destrucción de su hábitat han causado su extirpación de gran parte de su antiguo rango de distribución. Se encuentra en peligro en Bolivia, Panamá, Costa

Rica y Honduras (Thornback y Jekins, 1982). De acuerdo con Swank y Teer (1989), en México y América Central ambos gatos ocupan alrededor de sólo una tercera parte de su distribución original.

Respecto a la conservación en Mesoamérica, la parte sur de la reserva Calakmul es de gran importancia por su continuidad con el Petén guatemalteco, y este, con la serie de reservas de Belice. Estas regiones, unidas, representan una de las áreas de mayor importancia para la conservación de los grandes felinos en Mesoamérica, entre otras cosas, por su capacidad para albergar una población genéticamente sana (Aranda, 1990; Sanderson, *et al.* 2002)), debido a su gran tamaño y estado de conservación relativamente bueno y estable. México, Belice y la parte colindante de Guatemala, es un caso único, teniendo una abundante población de estos felinos (Sanderson, *et al.* 2002). Uno de los principales problemas para la conservación de los felinos en estos países, como en cualquier país latinoamericano, es la actitud de lugareños e indígenas con respecto a ellos. Son cazados a la primera oportunidad, inclusive si no hay demanda por las pieles o aunque no estén causando daños a los animales domésticos (Rabinowitz, 1989). El otro grave problema, es el aumento desenfrenado de la población humana centro y suramericana con una tasa de aumento anual del 3%, lo que implica su duplicación en 25 años (Hoogesteijn y Mondolfi, 1992). Guatemala ha suspendido provisionalmente desde el 24 de marzo de 1986, toda la cacería, captura, comercio local y exportación de fauna silvestre mientras se realiza un estudio sobre los recursos faunísticos del país y su conservación (Hoogesteijn y Mondolfi, 1992).

Swank y Teer (1989), consideran que la distribución, al menos para el jaguar en México y Centroamérica, ocupa un área de 483,000 km², o sea a penas el 33% de su área original. En esta área remanente, las poblaciones están disminuidas en el 47% de la misma y muy disminuidas en el 28%, manteniéndose buenas poblaciones viables en el 25% restante, especialmente en el Petén de Guatemala y las áreas adyacentes del sur de México y oeste de Belice (Hoogesteijn y Mondolfi, 1992).

En 1973, el jaguar, fue ubicado en el apéndice 1 de la Convención Para el Trafico Internacional de Especies en Peligro de Fauna y Flora Silvestre (CITES) y en el presente se clasifica como vulnerable por la Unión para la Conservación de la Naturaleza y de los Recursos Naturales (IUCN). Esto significa que el comercio de estos o sus productos se encuentra sujeto a estrictas regulaciones por las naciones que lo ratifican (Thornback y Jenkins, 1982). Sin embargo, no todas las naciones en las cuales estos felinos viven se encuentran en el presente como naciones ratificadoras. De todas formas, fueron legalmente protegidos en México, Brasil, Venezuela, Colombia, Perú, Belice y Guatemala (Hornocker, 1971; Koford, 1974; Lemke, 1981;

Mondolfi y Hoogesteijn, 1986). La protección legal es difícil de asegurar en la mayoría de los países y existe aún un mercado negro para las pieles de jaguar. Antes de la protección del CITES en 1973, grandes números de pieles eran enviadas desde Sur América, principalmente hacia los Estados Unidos y a Alemania (Doughty y Myers, 1971). En Guatemala el convenio CITES, fue ratificado a través del Decreto No. 63-79 del Congreso de la República. Otra legislación que aplica son: artículos 41 numeral 4 y 49 de la Ley de caza; 347 “E” del Código Penal, 23, 24, 25, 26, 27, 48, 81, 81 bis y 82 de la Ley de Áreas Protegidas; 57 y 98 del Reglamento del Reglamento de la Ley de Áreas Protegidas (IDEADS, 1999).

En Centro América estos felinos tienen varias amenazas y su situación es desfavorable en la mayor parte de la región. Por una parte la drástica reducción de su rango natural, sus grandes necesidades territoriales, la disminución del número de presas naturales y la continua presión del mercado de pieles y trofeos hacen que su condición en la región sea extremadamente seria. La destrucción de su hábitat debido al avance de la frontera agrícola es reportada como la causa principal del decline de las poblaciones de felinos. El desarrollo de la agricultura acarrea otras amenazas, como la sobre cacería de sus presas y también incrementa la presión de cacería sobre el mismo por su piel o por el daño que causa en los animales domésticos (Vaughan y Temple, 2002). Los ataques a humanos son extremadamente raros aun así estos no deben de ser una justificación para eliminarlo del área.

Otra seria amenaza en Centro América es el llamado “factor genético. Para mantener una población genéticamente saludable de una especie, un número mínimo de individuos deben de estar presentes en un área dada. Es muy difícil satisfacer el requerimiento de territorio y otras características de estos grandes gatos, para mantener esos números. La fragmentación de los hábitats naturales impide el mantenimiento de poblaciones viables en la región (De la Rosa y Nocke, 2000).

En un programa de conservación de grandes felinos el establecimiento de áreas de reserva es fundamental, pero también lo es un programa permanente de investigación, pues sin un conocimiento local es difícil proponer estrategias para su adecuado manejo (Aranda, 1990).

4.4. Nicho Ecológico

El concepto más básico de nicho ecológico puede definirse como “la suma total de las adaptaciones de una unidad orgánica”, es decir, el nicho identifica el “papel” de cada especie en un ecosistema y el cual comprende todos los aspectos de su interacción con el medio biótico y abiótico (Audersik, 1999). Los biólogos y naturalistas desde hace mucho han considerado que cada especie tienen un lugar propio en la naturaleza Darwin estuvo influenciado por esta idea y tiene un papel importante en su teoría de la selección natural.

Histórica y cronológicamente estos han sido algunos de los ecólogos que han desarrollado el concepto: Joseph Grinnel (1917), en artículos donde trata el hábitat y hábitos de las aves. Este autor introdujo dos conceptos importantes. Las especies *evolucionan* para llenar nichos y que dos especies no pueden ocupar exactamente el mismo nicho. Estos dos conceptos se han vuelto centrales en el subsiguiente desarrollo de la teoría del nicho. En 1927, Elton interesado en el lugar que ocupan las especies en el entorno biológico y sus relaciones en cuanto a alimento y predadores. Posteriormente, Gause (1934), trata la intensidad de competición entre especies y sugiere el grado en el cual los nichos se traslapan. Da también las primeras muestras del principio que posteriormente se conocería como “Exclusión competitiva”. Más adelante, Hutchinson (1959), fue el primero en definir formalmente el concepto de nicho, como el rango de actividad a lo largo de cada dimensión del medio. Factores físicos y químicos como la temperatura, humedad, salinidad, concentración de oxígeno y factores biológicos como las especies presa, tipos de hábitat, las estrategias de escapar de los depredadores etc. podrían ser determinadas. Cada una de estas dimensiones podría ser parte de un espacio n-dimensional.

La idea de Hutchinson incorpora todos los factores bióticos y físicos del hábitat a las que la especie está adaptada. Este conjunto de múltiples ejes se le conoce como “hipervolumen”. Un nicho determinado en ausencia de otras especies es conocido como **nicho fundamental** y representa el potencial de la especie para utilizar los recursos disponibles. Ciertas interacciones entre especies pueden afectar la amplitud de nicho de las especies a lo largo de diferentes ejes. La competencia por recursos podría reducir la amplitud de nicho de algunas especies a lo largo del eje en cuestión. Así el nicho fundamental es el nicho que existe en ausencia de predadores o competidores (lo que es un evento raro) y es determinado en gran parte por las limitaciones fisiológicas y morfológicas de las especies. En el mundo real, sin embargo, el nicho está limitado hasta cierto punto por la presencia de interacciones con otras especies y a esto es lo que se le denomina **nicho real**. El nicho real de una especie puede variar de lugar en lugar debido a la presencia de diferentes predadores y competidores.

Cada grafica unidimensional es denominada “eje de nicho” y representa cuantitativamente como las especies utilizan cada uno de los factores en su hábitat. El rango de utilización a lo largo del eje es denominado “amplitud de nicho”. Las especies con una gran amplitud de nicho son referidas como **generalistas** y las especies con amplitud de nicho pequeña son llamadas **especialistas**.

4.5. Amplitud de Nicho

Algunas plantas y animales son más especializados que otros y la medición de la amplitud de nicho es un intento de cuantificar este fenómeno. La amplitud de nicho puede ser medida a través de la observación de la distribución de organismos individuales de determinada especie en un conjunto de múltiples “estados de recurso” (Krebs, 1989).

Los recursos pueden ser definidos en una gran variedad de maneras:

Recursos Alimenticios, pueden ser la identidad taxonómica o bien una categoría de tamaño.

Recursos de Hábitat, pueden ser definidos botánicamente o por características físico-químicas.

Los cuales a su vez pueden ser:

Unidades de muestreo natural, unidades como lagos, hojas, frutos individuales.

Unidades de muestreo Artificiales, que pueden ser un conjunto de cuadrantes o transectos aleatorios, definidos como diferentes estados de recurso.

La idea de “estado de recurso” es muy amplia y depende del tipo de organismo estudiado y el propósito del estudio. Los recursos como alimento y hábitat son preferibles a otros estados de recurso más arbitrarios (Krebs, 1989).

4.6. Traslape de Nicho

El estudio de traslape de nichos ha tenido una larga historia en la comunidad ecológica. Teorías simples de limitación en la similitud (MacArthur y Levins, 1967) y desplazamiento de caracteres ecológicos (Bulmer, 1974) predicen que la competencia ínter específica debería de conllevar a la reducción en el traslape de nicho entre las especies competidoras. El probar esta idea con datos empíricos, acarrea tres preguntas importantes: 1) ¿Qué aspectos del nicho de una especie deben de ser cuantificados? 2) ¿Cómo se debe de cuantificar el traslape de nichos entre dos especies? 3) ¿Cuánto traslape de nicho se debe de esperar en ausencia de competencia?

No existe una respuesta sencilla a la primera pregunta ya que existen infinitos ejes de recursos que podrían construir o conformar el nicho de una especie y estar repartidos por cada una de las especies presentes. Si dos especies presentan un traslape completo en las características de su nicho, siempre existe la posibilidad que la diferenciación ocurra en otro eje (estado de recurso) aún sin medir. Sin embargo, Schoener (1974) argumenta que el micro hábitat, la dieta y la temporalidad de la actividad son los tres ejes más importantes y que la mayoría de la diferenciación ocurre a lo largo de los dos primeros ejes.

Para poder contestar la segunda pregunta, MacArthur y Levins (1967) introdujeron el primer índice de traslape de nicho, que está basado en la utilización relativa de diferentes segmentos del eje de recursos. MacArthur y Levins (1967) explícitamente relacionan este índice de traslape de nicho con la ecuación de coeficiente de competencia de Lotka Volterra en orden de derivar los límites ecológicos de la similitud entre especies competidoras.

Una gran variedad de índices se han propuesto desde entonces, que pueden ser calculados por medio de mediciones de campo del nicho ecológico, tal como la utilización de componentes dietarios, o actividad temporal o espacial. Los índices, típicamente van de 0 (donde no existe ningún recurso utilizado en común entre las dos especies) a 1.0 (donde existe un traslape completo en el uso de los recursos).

Sin embargo, todos estos índices son sensibles al número de especies y el número de categorías de nicho comparadas y pueden dar resultados contra intuitivos cuando diferentes especies o estados de recursos son agregados o eliminados (Feinsinger *et al.* 1981). Por esta razón, la comparación con un modelo estadístico apropiado es esencial.

La tercera pregunta, resume lo que propone el modelo nulo. En el cual no es suficiente mostrar que las especies difieren en su uso de los recursos a manera de reducir su traslape de nicho. Incluso en ausencia de competencia, las especies diferirán en la utilización de los recursos (Connell 1980).

Schoener (1974) sugiere que el traslape de nicho observado en la naturaleza es menos que el esperado por el azar, Sale (1974) e Inger y Collwel (1977) proporcionaron el primer modelo nulo que prueba esta hipótesis. Lawlor (1980) desarrolló el algoritmo de aleatorización que es comúnmente utilizado, Haefner (1988) y Winemiller y Pianka (1990) compararon sistemáticamente el poder de diferentes índices de traslape de nicho y los algoritmos de aleatorización.

4.7. Estudios previos sobre jaguares y pumas en la Selva Maya

Se han realizado pocos estudios sobre jaguares y aún menos sobre pumas en el área de la Selva Maya y estos han sido al inicio estudios preliminares de la distribución de las especies y posteriormente se han estudiado aspectos de la ecología de estos gatos. Entre los principales trabajos realizados están el realizado con foto trampeo en el Parque Nacional Tikal (Kawanishi, 1995). Estudios realizados por Matamoros y colaboradores (1997) donde se describió la distribución de los jaguares para Guatemala en la RBM, el lago Izabal, la sierra de las Minas y la laguna Lachuá. Un cálculo total de la población de jaguares localizados en Mesoamérica se estimó en 3,000 a 5,000 individuos; Balas y Polisar en 2001 realizaron un estudio de estimación rápida de la distribución del jaguar en Guatemala, en el cual se califica a las distintas áreas de la RBM y el departamento de Izabal según su factibilidad de albergar poblaciones de jaguares. Novack y colaboradores (2005) realizaron un estudio de impactos de la casería de subsistencia sobre el Jaguar y el Puma en la RBM, realizado en el Biotopo Dos Lagunas y Parque Nacional Río Azul. Este investigador también realizó un análisis de la viabilidad a largo plazo de una población de jaguares en el municipio de Chisec, Alta Verapaz. WCS realizó un estudio con cámaras automáticas para determinar el tamaño poblacional de jaguares en el área de Río Azul en Guatemala y Gallon Jug en Belice (Miller, 2005). En el área de Calakmul se han realizado estudios de radio telemetría con jaguares y análisis de dietas (Ceballos, 2002; Ceballos *et al.* 2003; Aranda, 1998).

4.8. Área de Estudio

La Selva Maya (Sanderson, *et al.* 2002) es el bosque tropical de hoja ancha más extenso que aún queda en Centroamérica, el cual se extiende desde el norte del paralelo 17°10' en Guatemala, ocupando la Reserva de la Biosfera Maya, hasta la Reserva de Biosfera Calakmul (17-19°N, 89°-90° W), en México. (Figura 1).

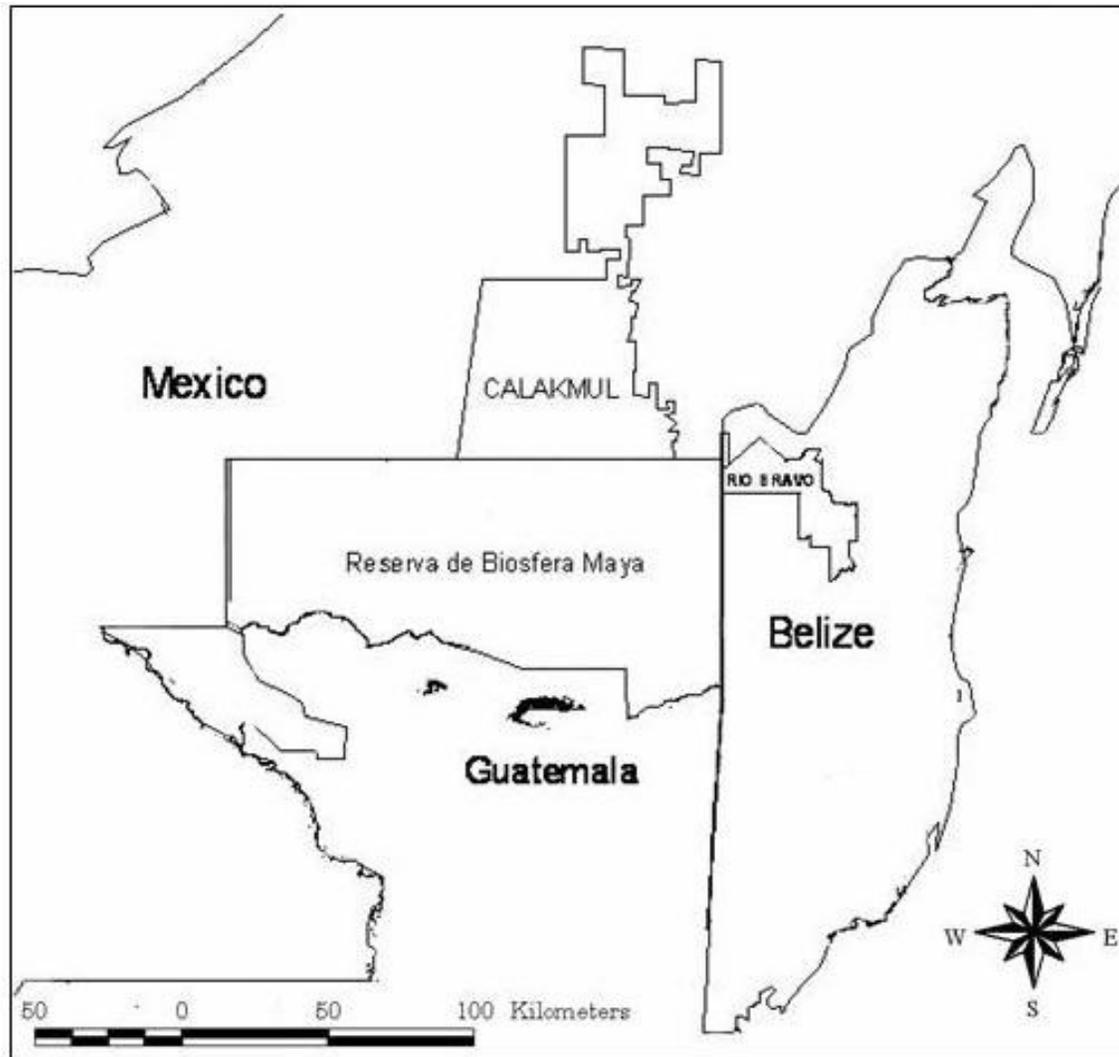


Figura 1. Mapa del área que se denomina Selva Maya, la cual incluye la Reserva de la Biosfera Maya, Reserva de Biosfera Calakmul y Área de Protección Especial Río Bravo.

El Clima del área es clasificado como cálido y húmedo, caracterizado por una marcada estacionalidad en las lluvias y una temperatura media anual de 24.9° C. La estación lluviosa se concentra de junio a noviembre, seguida de una prolongada estación seca de diciembre a mayo. La precipitación promedio anual va de 1,000 en el norte a 1,500 cc en el sur. En esta área se encuentran aproximadamente 550 especies de vertebrados y mas de 1600 especies de plantas vasculares; muchas de las cuales están consideradas en peligro de extinción.

La Selva Maya se encuentra casi completamente cubierta de bosque maduro clasificado como Húmedo Subtropical (Holdridge *et al.* 1971). Se han reconocido hasta 11 diferentes tipos de hábitat basados en variables como posición topográfica, pendiente, composición de arcilla y rocas en el suelo (Schulze y Whitacre, 1999). Estos tipos de hábitat pueden simplificarse en tres categorías. Bosque alto (Anexo 3), bosque bajo (Anexo 4) y bosque transicional. El bosque alto es encontrado en áreas con mayor relieve y esta caracterizado por un dosel alto y cerrado. El bosque bajo es como su nombre lo indica de menor altura y a menudo con el dosel abierto, sotobosque espeso y en algunas partes estacionalmente inundado. El bosque transicional consiste en estados intermedios entre bosque alto y bajo.

5. Justificación

Los estudios de interacción entre mamíferos carnívoros depredadores, son escasos y la mayor parte están limitados a las zonas templadas. Los felinos neotropicales más grandes, el jaguar y el puma, han sido ampliamente estudiados en mosaicos de pastizales/bosque y bosque en Brasil, Venezuela, Paraguay y Perú (Schaller y Vascoceles, 1978; Schaller y Crawshaw 1980; Mondolfi y Hoogestein, 1992; Taber *et al.*, 1997; Emmons, 1987) y gran parte de su ecología es relativamente bien conocida en esas áreas. Sin embargo, en la zona conocida como La Selva Maya, que incluye el sureste de México, el norte de Guatemala y oeste de Belice (Sanderson, *et al.* 2002), los estudios de este tipo han sido mínimos, limitándose principalmente a estudios sobre la preferencia de presas (Aranda y Sánchez, 1996; Novak, *et al.* 2005, Miller y Miller, 2005). Es conocido que estas dos especies son muy generalistas en cuanto a sus preferencias de hábitat y presas, aunque, esto se sabe con base en análisis realizados a través del área completa de distribución de ambas especies (Irriarte *et al.*, 1991; Oliveira, 2002), por lo que existe la posibilidad de que estas especies viviendo simpátricamente y en un área relativamente homogénea, presenten cierto grado de segregación ecológica, tal cual se predice en el principio de exclusión competitiva.

Cada vez son mas frecuentes los problemas humano-depredadores en el área. Por lo que también es importante identificar los patrones ecológicos y conductuales que predisponen a una u otra especie a entrar en conflicto con la creciente población humana en la Selva Maya. En las áreas protegidas de todo el país existe cacería sin regulación, y las principales piezas de caza de los cazadores generalmente son los ungulados, lo cuales a su vez, se sabe que son importantes en la dieta de ambos felinos. El conocer las preferencias alimenticias, las preferencias en el hábitat y los patrones conductuales de estos carnívoros, nos permite proponer alternativas para disminuir los, cada vez crecientes, problemas humano-depredadores en el norte del país. Lo que por si solo es muy importante pero que dentro del contexto de una estrategia de conservación de grandes felinos, adquiere una relevancia vital. Esto, especialmente sabiendo que dentro de los objetivos principales de las áreas protegidas está el mantenimiento de la diversidad de especies y sus interacciones. Si no se reconocen y no se toman en cuenta las dinámicas entre plantas-herbívoros-depredadores en las estrategias de manejo, especialmente el impacto que tiene la actividad depredadora a través de los distintos niveles de tróficos, la reducción de los depredadores puede causar cambios extensivos y a largo plazo en el ecosistema, comprometiendo de esta manera el éxito de las áreas protegidas.

Por último, a través de este estudio se aplicó y demostró la utilidad de la técnica de “trampas de cámara”, con un enfoque diferente a que se le da tradicionalmente. Esta es la primera vez que se reporta su aplicación para identificar patrones en la distribución de los animales en el hábitat y su actividad horaria.

6. Objetivos

6.1. General

Describir y comparar el nicho ecológico del jaguar y el puma en base a las dimensiones: dieta, uso de hábitat y patrones de actividad.

6.2. Específicos

6.2.1. Determinar la amplitud de nicho para el jaguar y el puma en la Selva Maya en las tres dimensiones: dieta, uso de hábitat y patrones de actividad.

6.2.2. Determinar el grado de traslape de nicho entre el jaguar y el puma en la Selva Maya en las tres dimensiones del nicho: dieta, uso de hábitat y patrones de actividad.

6.2.3. Evaluar la disponibilidad y preferencia de presas del jaguar y puma en la Selva Maya.

6.2.4. Evaluar la disponibilidad y preferencia de hábitat del jaguar y puma en el área de estudio.

6.2.5. Identificar patrones en los horarios de actividad del jaguar y puma en la Selva Maya.

6.2.6. Utilizar por primera vez, la técnica de “trampas de cámara” para identificar patrones en la distribución en el hábitat en grandes felinos.

6.2.7. Utilizar por primera vez, la técnica de “trampas de cámara” para identificar patrones en horarios de actividad en grandes felinos.

7. Hipótesis

Entre el jaguar y el puma existe segregación ecológica en la Selva Maya, debido a que difieren en la utilización de al menos una de las tres dimensiones que componen su nicho ecológico a analizar.

8. Materiales y Métodos

8.1. Universo

El universo de este estudio fue la población de jaguares y pumas y sus excretas que habitan la Selva Maya, comprendida para este estudio por: La Reserva de Biosfera Calakmul, México, La Reserva de la Biosfera Maya en Guatemala y el Noroeste de Belice. (Figura 1).

Las muestras fueron, los individuos “foto-capturados” en los Parques Nacionales Tikal, Río Azul, Biotopo Dos Lagunas y en la Concesión Forestal Uaxactún y excretas colectadas en la Reserva de Biosfera Calakmul y Reserva de Biosfera Maya.

8.2. Materiales

Recursos Humanos

Investigador principal.
3 técnicos de campo
1 técnico en sistemas de información geográfica (SIG).

Equipo

Cámara fotográfica digital DiMAGE Z5, Konica-Minolta Photo, USA Inc.
Receptores de GPS Garmin® eTrex®, Garmin Internacional, Inc. (1200 East 151st Street, Olathe, Kansas 66062, USA)
Libreta de campo Rite in the Rain®, J. L. Darling Corporation (Tacoma, USA)
Baterías alcalinas tipo AA
Marcadores indelebles
Mini botiquín que incluía suero antiofídico
Cámaras automáticas (2 para Repuesto), marca CamTrakker® (Cam Trak South Inc., Georgia, EEUU)
Candados y Cuerdas de Acero
Baterías Alcalinas tipo D
Rollos de película fotográfica ASA 400
Escáner para negativos
Consumibles de oficina
Computadora Personal con:
Office®, Microsoft™ Corporation Ltd.; Corel Photo Paint® (Corel Corporation Ltd.); EcoSim7® (Gotelli y Entsminger, 2001); BioEstat, (M. Ayres, M. Ayres Jr, C. Murcia, D. Lima y A. de Assis Santos, Belem, Pará, Brasil); Past Ver. 1.14 (Hammer y Harper, 2003, Universidad de Oslo, Noruega); Scatman USGS (Biological Resources Division Patuxent Wildlife Research Center 11510 American Holly Drive Laurel, Maryland 20708) y ArcView GIS 3.2 (Environmental Systems Research Institute Inc. USA)

Infraestructura y transporte

Vehículo doble tracción
Combustible para el vehículo

8.3. Métodos

Este estudio estuvo constituido en dos partes principales; una parte de este estudio fue un metanálisis, el cual consistió en un análisis de datos presentados en otros estudios. Por otro lado se generaron datos de campo, específicos para este estudio. La obtención de los datos fue en dos fases como sigue.

Una fase de revisión bibliográfica, la cual consistió, en una extensa revisión de todos los estudios sobre jaguares y pumas en el área denominada la Selva Maya. En este caso se delimitó específicamente a La Reserva de la Biosfera Maya en Guatemala y La Reserva de Biosfera Calakmul en México y el Noroeste de Belice. Las fuentes de información fueron, investigaciones publicadas, documentos internos de Wildlife Conservation Society WCS (literatura gris), datos sin publicar que los autores estuvieron de acuerdo en compartir y comunicaciones personales con diferentes investigadores de estos felinos en el área.

Y una fase de campo diseñada para este estudio, la cual inició el 26 de septiembre del 2005 y finalizó el 26 de Noviembre del 2005. Se colocaron trampas de cámara en lugares, donde las probabilidades de captura fueran mayores. Estos lugares óptimos de colocación de las trampas de cámara fueron a lo largo de caminos antiguos, senderos, arroyos esporádicos y las brechas del Parque Nacional Tikal (Anexo 5). Las trampas se distribuyeron según el diseño, de marca y recaptura descrito por Karanth y Nichols (1998) y sugerido por Silver (2004). Las trampas ubicadas a una distancia de 3 km máximo. Fueron colocadas 24 trampas de cámara y activadas durante dos sesiones sucesivas de 32 días cada una, cada sesión en una diferente localidad, con el fin de abarcar la mayor área posible.

Cada trampa de cámara es un sistema que consistió en dos cámaras fotográficas, una opuesta a la otra a ambos lados del sendero y un sensor de movimiento-temperatura, que activa el disparador de la cámara. Las cámaras fueron colocadas a una altura aproximada de 50 cm (Anexo 6), Cuando fue necesario se colocaron ramas y otros obstáculos alrededor del camino, para dirigir la ruta del animal hacia las cámaras. Baterías y película nueva, fueron colocadas en las cámaras antes de ser instaladas, de igual manera se ajustó la fecha y hora en cada cámara, para registrar estos datos en cada fotografía. Una vez en su ubicación, las cámaras fueron probadas para asegurarse que funcionaban correctamente. Se ubicó el punto geográfico con un receptor de GPS en la ubicación definitiva de la trampa y se registró el tipo de hábitat.

El modelo de cámaras Camtrakker™ (Cam Trak South Inc., Georgia, USA), fue utilizado en este estudio. Este modelo utiliza un sistema pasivo que se activa con una combinación de cambios de temperatura y movimiento. La abundancia relativa fue calculada siguiendo el índice utilizado por Kawanishi (1995) y Novack y colaboradores (2005). Este índice es el número total de “foto capturas” dividido dentro del número total de períodos de muestreo, y este cociente multiplicado por 100 para dar un índice de capturas por cada 100 períodos de muestreo. Un período de muestreo fue definido como un período de 24 horas en el cual la cámara estuvo activa.

8.3.1. Análisis de Dieta

Uso de presas:

Se colectaron excretas de jaguar y puma de forma oportunista en el Parque Nacional Laguna del Tigre y Parque Nacional Tikal, Reserva de la Biosfera Maya. El origen de las excretas fue identificado, con base en las huellas asociadas a cada una de ellas. No se utilizó en el análisis, ninguna excreta en la que su origen fuera dudoso. Para obtener datos de uso de presas se utilizaron los documentos publicados: Aranda y Sánchez (1996) y Novack y colaboradores (2005). La especie de la presa presente en cada excreta fue determinada por medio del análisis con pelos, huesos o escamas presentes en cada muestra (ver Novack *et al.* 2005).

La biomasa consumida de las diferentes presas consumidas fue calculada utilizando la fórmula $y = 1.98 + 0.0035x$ desarrollada por Ackerman, Lindzey y Hemker (1984), donde y es el peso de comida consumida por excreta y x es el peso de la presa viva. El peso medio de la presa vertebrada fue calculada como la media geométrica obtenida de la suma de productos de el número de frecuencia de cada presa por su peso (g) transformado logarítmicamente (logaritmo natural) y dividido entre el número total de presas individuales (Scognamillo, *et al.* 2003).

Disponibilidad de presas:

Para obtener datos de disponibilidad de presas se utilizaron los documentos publicados: Baur, 1998, Novack, *et al.* 2005 y Radachowsky, 2004. El valor de disponibilidad de presas en el medio, está dado en valores abundancia (densidad ind./km²), estos se calcularon a partir de muestreo con transectos lineales. Cuando se encontró más de un valor de densidad para cada especie, los valores se promediaron al igual que sus varianzas.

Preferencia de presas:

Para determinar la preferencia o selección de presas basada en las muestras aleatorias de excretas de los depredadores, se utilizó el programa SCATMAN (Hines y Link, 1995). El cual pone a prueba la hipótesis de que la frecuencia de presas en la dieta del depredador es proporcional a su disponibilidad en el medio, basa sus cálculos en la ecuación:

$$\pi_i = d_i \lambda_i / \sum_j d_j \lambda_j$$

Donde la especie presa i posee una densidad d_i y que su depredación típicamente produce una cantidad de excretas λ_i .

8.3.2. Uso de Hábitat

Para obtener datos del uso de hábitat de puma y jaguar, se analizaron las fotografías de jaguares y pumas obtenidas de muestreos en el Parque Nacional Río Azul (2004) y Parque Nacional Tikal (2005), propiedad de Wildlife Conservation Society-Guatemala y de los estudios: Novack y colaboradores 2005 y García y Radachowsky, 2004.

Para determinar el porcentaje de cada tipo de hábitat dentro del área efectiva de las trampas de cámara, que se utilizó como el valor de disponibilidad en el análisis de preferencia, se utilizaron imágenes satelitales, analizadas y compartidas por SEMEC/CONAP (Consejo Nacional de Áreas Protegidas). Esta área se define como un área circular de 10 km² alrededor de cada trampa de cámara y esta derivada de área mínima de acción de un jaguar hembra reportado por Rabinowitz y Nottingham (1996).

Se calculó un índice de preferencia de tipo de hábitat, dividiendo la proporción de hábitat usado dentro de la proporción de hábitat disponible dentro del área efectiva de las trampas de cámara (Manly *et al.* 1993; Thornton, *et al.* 2004). Este índice se transformó logarítmicamente para reducir la varianza y cumplir con el supuesto de normalidad. Al estandarizar este índice, un valor de 1 es equivalente a no selección (Thornton, *et al.* 2004).

8.3.3. Patrones de Actividad

Para obtener datos de los patrones de actividad del puma y jaguar, se analizaron las fotografías de jaguares y pumas obtenidas de muestreos en el Parque Nacional Río Azul (2004) y Parque Nacional Tikal (2005), propiedad de Wildlife Conservation Society-Guatemala y de los estudios: Novack y colaboradores 2005 y García y Radachowsky, 2004.

Las fotografías fueron separadas por especie y agrupadas en períodos de de dos horas, las fotografías que carecían de hora impresa, o esta no era lógica, fueron descartadas del análisis.

8.4. Análisis de Datos

8.4.1. Amplitud de nicho

Para determinar la amplitud de nicho para el jaguar y el puma en la Selva Maya, se utilizó el índice de Smith (1982), recomendado por Krebs (1989) ya que permite considerar dentro del calculo la disponibilidad de cada estado de recurso. Esto para las tres dimensiones del nicho “dieta”, “uso de hábitat” y “patrones de actividad”. Este índice esta expresado por la ecuación:

$$FT = \sum_{j=1}^n (\sqrt{p_j a_j})$$

Donde:

p_j = la proporción de individuos encontrados utilizando el estado de recurso j , a_j = proporción del recurso j entre el total de recursos y n = el numero total de los posibles estados de recurso. Este índice varía desde 0 (mínimo) y 1 (máximo).

8.4.2. Traslape de Nicho

Para determinar el grado de traslape de nicho entre el jaguar y el puma en la Selva Maya, se utilizó el programa de cómputo EcoSim7.0 (Gotelli y Entsminger, 2001) el cual utiliza el índice de Pianka (1973) como índice de traslape y un algoritmo de aleatorización (*Bootstrap*) para “remuestear” la muestra, sugerido por Winemiller y Pianka (1990) con el objetivo de obtener un intervalo de confianza. 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 . Este índice es calculado por un conjunto de $j=1$ a n estados de recurso. Y permite que $p_{\alpha j}$ sea la proporción de uso de estado del recurso j por la especie α . Esta proporción es calculada, sumando el total de los estados de

recurso utilizados por cada especie y dividiéndolos con la sumatoria de estos. Una vez reescalado se calcula el traslape de nicho en base a la ecuación de Pianka (1973):

$$O_{\alpha\beta} = O_{\beta\alpha} = \frac{\sum_{i=1}^n p_{\beta i} p_{\alpha i}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n (p_{\beta i})^2 (p_{\alpha i})^2}}$$

Este índice es similar al índice asimétrico de MacArthur y Levins (1967). La diferencia clave es que el denominador se ha normalizado para hacerlo simétrico, pero sin cambiar las propiedades del índice (May, 1975). Lo que permite realizar un solo cálculo para las dos especies.

9. Resultados

9.1. Análisis de Dieta

En total se obtuvieron datos de consumo de presas en 206 excretas de jaguar y 292 de puma, colectados en diferentes áreas protegidas de la Reserva de la Biosfera Maya y Reserva de Biosfera Calakmul, desde 1994 hasta 2005.

Tabla 1. Biomasa relativa consumida basada en 206 excretas de jaguar y 292 excretas de puma colectadas en las Reserva de Biosfera Maya, Guatemala y Calakmul, México. 1994-2005

Especie	Peso (Kg)	Densidad (d) ind/km ²	d DE	Frecuencia a en dieta de puma	Frecuencia en dieta de jaguar	Biomasa ³ consumida (Kg)	Excreta producida (λ ¹)	λ DE ¹	Biomasa consumida por puma (Kg)	Biomasa consumida por jaguar (Kg)
Cotuza	2.81	9.01	2.71	39	6	2.08	1.35	0.54	81.06	12.47
Pisote	3.18	37.73	9.62	22	41	2.09	1.52	0.61	46.01	85.74
Venados	25.99	1.84	0.49	110	17	2.89	8.99	3.60	317.86	49.12
Jabalí	29.38	4.79	7.38	2	7	3.01	9.77	3.91	6.02	21.06
Coche de m.	17.53	5.25	1.75	21	54	2.59	6.76	2.70	54.46	140.05
Monos	7.30	29.34	9.61	18	2	2.24	3.27	1.31	40.24	4.47
Armadillo ²	4.69	9.49	7.68	8	50	2.14	2.19	0.87	17.15	107.21
Tepe ²	6.04	3.65	3.03	40	8	2.19	2.76	1.10	87.66	17.53
Aves	2.30	2.52	1.42	16	13	2.06	1.12	0.45	32.97	26.79
Puercoespín	2.00	***	***	2	0	2.05	0.98	0.39	4.10	0.00
Tamandú	6.15	8.61	1.01	0	3	2.20	2.80	1.12	0.00	6.59
Micoleón	3.30	***	***	8	1	2.10	1.57	0.63	16.76	2.10
Zorro	2.56	***	***	1	0	2.07	1.24	0.49	2.07	0.00

¹- Se asume que es el 40% de λ (Link y Karanth, 2002); ²-Baur (1998); ³-Ackerman, *et al.* 1984

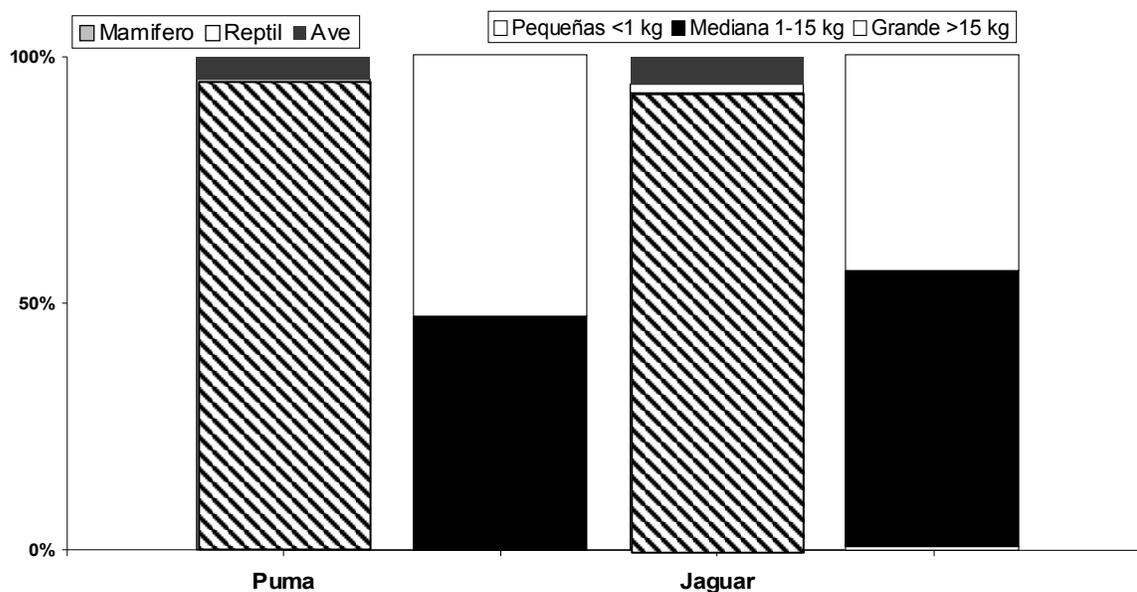


Figura 2. Porcentajes de ocurrencia de presas por clase de tamaño(liso) y taxa(con tramado) a obtenidos a partir de 206 excretas de jaguar y 292 excretas de puma colectadas en la Reserva de Biosfera Maya, Guatemala y Reserva de Biosfera Calakmul, México. 1994-2005

9.2. Disponibilidad de presas

Para obtener la disponibilidad de presas en la Selva Maya se utilizaron datos de transectos lineales (Baur, 1998; Novack, *et al.* 2005 y Radachowsky, 2004) con los cuales se calculó la densidad de las diferentes especies presas de ambos depredadores. Las especies más abundantes fueron los pizotes y las dos especies de monos, entre las especies más escasas están el grupo formado por las tres especies de venados (*Odocoileus virginianus*, *Mazama americana* y *M. pandora*) (tabla 1). Los micoleones, tamandúas y zorros, así como los reptiles fueron excluidos de los análisis posteriores porque carecían de datos de abundancia.

Puma

Los pumas consumieron al menos 17 especies de presas diferentes. De las cuales los mamíferos corresponden al 95% y las aves el 5% que en términos de biomasa corresponden (Figura 2). Las presas grandes (> 15 kg) componen el 53% de biomasa consumida, las presas medianas (1-14 kg) componen el 47% de biomasa consumida (Figura 2). No se encontraron restos de presas pequeñas en las excretas analizadas. El grupo venados compone por sí solo, el 44% de la biomasa consumida por el puma, seguida en orden de importancia por el Tepezcuintle (*Agouti paca*) (Tepe en la tabla 1), que compone el 12% (Figura 3). El peso promedio de presas vertebradas para el puma fue de 9.12 kg.

Las cuatro especies preferentemente consumidas por el puma, en términos de biomasa, fueron los venados, tepezcuintle, cotuza (*Dasyprocta punctata*) y las aves (*Meleagris ocellata*, *Crax rubra* y *Tinamus major*). Estas especies fueron consumidas en una mayor proporción a su abundancia en el medio, lo cual sugiere que no escogió sus presas de una manera aleatoria ($\chi^2 = 947.08$, g.l. = 8, $p < 0.05$) especies menos consumidas por el puma fueron los monos (*Ateles geoffroyi* y *Alouatta pigra*), el jabalí (*Tayassu pecari*) y el armadillo (*Dasyurus novemcinctus*). La amplitud de nicho trófico del puma con el índice de Smith (1992) fue de 0.69.

Jaguar

Los jaguares consumieron al menos 17 especies de presas diferentes. De las cuales los mamíferos corresponde el 93% de biomasa consumida, las aves corresponde el 5% de biomasa consumida y los reptiles componen solamente el 2% de la biomasa consumida en la dieta del jaguar (Figura 2). Ordenadas por tamaño, las presas grandes componen el 43% de biomasa consumida, las presas medianas componen el 56% de la biomasa consumida, mientras que las presas pequeñas componen tan solo el 1% de la biomasa consumida (Figura 2). El peso medio de presas vertebradas para el jaguar fue de 8.89 kg.

El jaguar presentó también un patrón de dieta selectiva (Figura 3), en la cual en orden de preferencia (por biomasa consumida), las presas principales para el jaguar fueron, el coche de monte (*Tayassu tajacu*), pizote (*Nassua narica*) y el armadillo, las cuales fueron cazadas en una mayor proporción a su abundancia. ($\chi^2 = 283.07$, g.l. = 8, $p < 0.05$). Las especies menos consumidas por el jaguar fueron los monos y el jabalí. La dieta del jaguar fue significativamente diferente a la del puma ($\chi^2 = 172.01$, g.l. = 8, $p < 0.0001$), dicha diferencia se debió principalmente a la frecuencia diferencial en el consumo de pizotes y coches de monte.

La amplitud de nicho para el jaguar, calculada con el índice de Smith (1992) fue de 0.80, comparado con el puma esta es una especie con una mayor amplitud en el uso de presas. El índice de Pianka calculado, para el traslape de nicho trófico en la dieta del jaguar y el puma fue de 0.51 con una desviación estándar de 0.19.

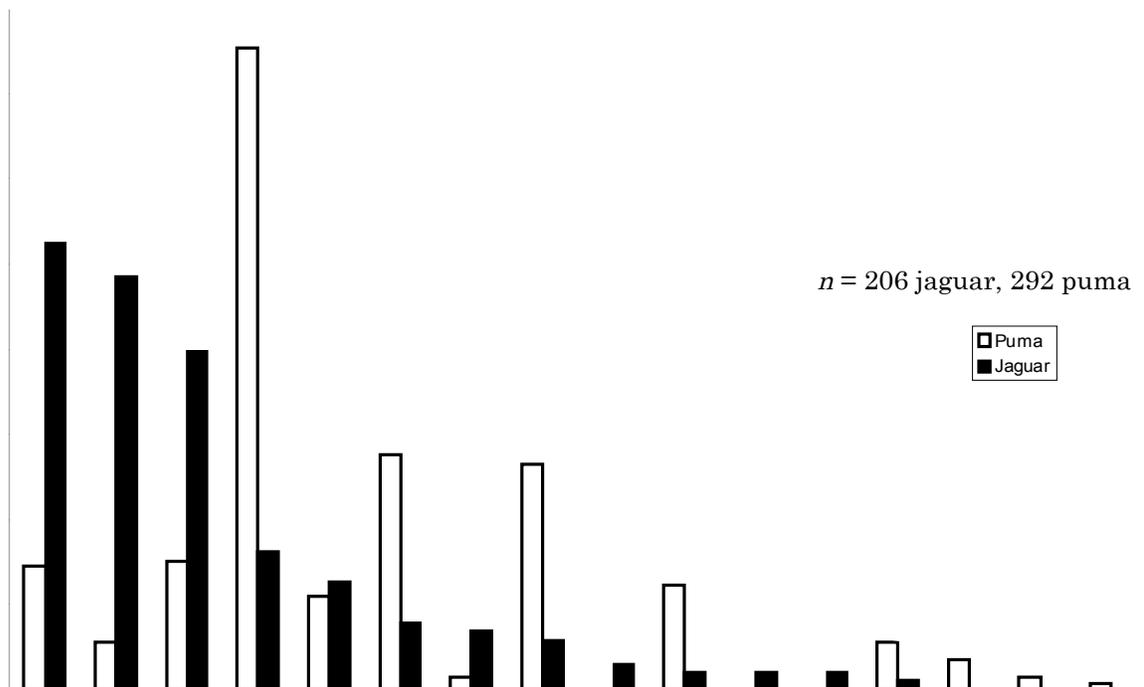


Figura 3. Proporción de consumo de presas encontrada en 206 excretas de jaguar y 292 excretas de puma colectadas en la Reserva de Biosfera Maya, Guatemala y Reserva de Biosfera Calakmul, México. 1994-2005. Grupo venados (*Odocoileus virginianus*, *Mazama americana* y *M. pandora*), Grupo Aves (*Meleagris ocellata*, *Crax rubra* y *Tinamus major*)

9.3. Uso de Hábitat y Patrones de Actividad

Se obtuvieron datos de trapeos con cámara de cuatro estudios diferentes (Novack *et al.* 2005; García y Radachowsky, 2004, Miller y Miller, 2005 y este estudio), conducidos en nueve sesiones de trapeo separadas desde marzo de 2001 a noviembre de 2005. Un período de muestreo fue reportado si al menos una de las cámaras estuvo funcionando durante un período de 24 horas. Utilizando 82 diferentes trampas de cámaras, distribuidas en un total de 66,282.25 ha las cuales fueron muestreadas durante 3,116 noches (Figura 4). Del área muestreada, el 84.8% corresponde al tipo de hábitat denominado “Bosque Alto” (Anexo 3), en el cual se incluyen los tipos de bosque Alto/Medio Latifoliado en Planicie Aluvial/Intercolinar y Bosque Alto/Medio Latifoliado en Serranía. El otro 15.2%, corresponde al denominado “Bosque Bajo” (Anexo 4), en el cual se incluyen el Bosque Bajo periódicamente inúndable, Humedales y Bosque Ripário (Bosques de Galería). Estos porcentajes se calcularon en base a fotografías satelitales analizadas por el centro de información geográfica SEMEC/CONAP (Tabla 2). La proporción de cada tipo de hábitat se ponderó con la proporción de muestreo (períodos de muestreo) en cada tipo de hábitat (Tabla 2), para dar un valor real del la proporción muestreada de cada tipo de hábitat dentro del área de estudio.

La abundancia relativa de los felinos fue de 2.18 jaguares y 2.31 pumas por cada 100 períodos de muestreo. Los pumas fueron fotografiados en 72 ocasiones diferentes, mientras que los jaguares en 68. Se obtuvieron 19 foto-capturas de jaguares y pumas en el mismo punto, de los cuales cuatro se foto-capturaron en el mismo período de muestreo.

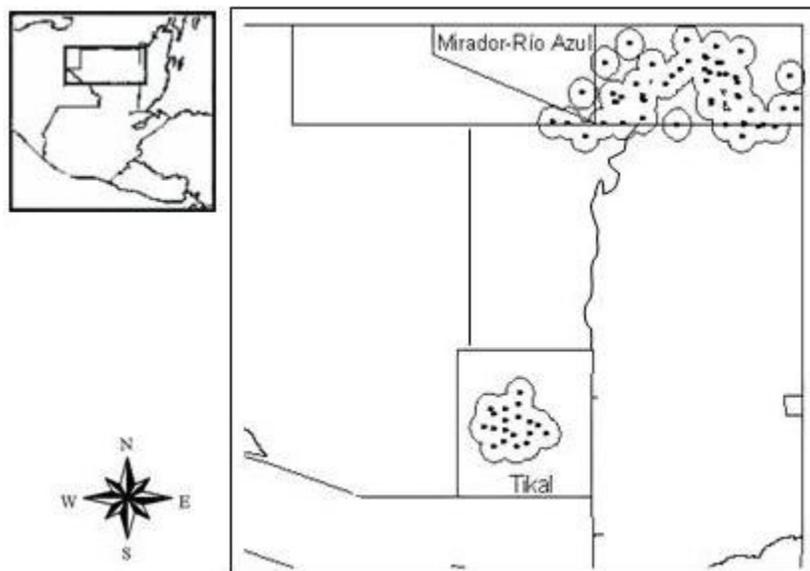


Figura 4. Mapa de la localización de las trampas de cámara (puntos) y su respectiva área buffer (círculos alrededor de los puntos) dentro de los Parques Nacionales Tikal, Mirador-Río Azul y Biotopo Dos Lagunas.

Tabla 2. Uso de hábitat de pumas y jaguares simpátricos en la Reserva de Biosfera Maya, marzo del 2001 a noviembre del 2005. Se incluye el índice de selección de hábitat estandarizado logarítmicamente, donde 1 indica que el uso y la disponibilidad son idénticos. (+) Se refiere a la preferencia (donde el uso es mayor a la disponibilidad), dentro del intervalo de confianza de Bonferroni (entre 0.9 y 1.10; $p < 0.05$), a un determinado tipo de hábitat

Tipo de Hábitat	Área (ha)	Noches Cámara	Índice de Selección	
			Puma	Jaguar
Bosque Alto	56221.50	1951	0.99	0.92
Bosque Bajo	10060.75	1165	1.11 (+)	1.41 (+)

Puma

La frecuencia de actividad diaria presentó un patrón en el cual el puma tendió a ser principalmente, crepuscular, teniendo casi el 48.9% de su actividad entre las 6:00-8:00 y 18:00-20:00 horas. Fue especialmente activo durante la mañana, presentando una diferencia significativa con relación a la actividad diaria en períodos de dos horas ($\chi^2=27.30$, g.l.=11, $p=0.004$). En cuanto a la amplitud de nicho de horario el puma obtuvo un índice de Smith de 0.86, lo que indica que la especie es muy amplio en el uso de su horario de actividad. El Puma utilizó el bosque Alto de acuerdo a su disponibilidad y el bosque Bajo en mayor proporción que su disponibilidad en el hábitat ($p < 0.05$) (Tabla 2).

Jaguar

En contraste con el puma, el jaguar fue significativamente más activo durante las horas nocturnas ($p=0.004$), presentando al rededor del 70.9% de su actividad diaria entre las 19:00 y 2:00 horas. El índice de Smith para la amplitud de nicho en el uso de horario para el jaguar fue de 0.86 lo que indica que el jaguar utiliza en una forma muy variable las horas de actividad diaria. El jaguar utiliza el bosque Alto de acuerdo a su disponibilidad y el bosque Bajo en mayor proporción que su disponibilidad ($p < 0.05$) (Tabla 2).

En general, ambos, pumas y jaguares fueron más activos de noche que de día (Figura 5). No se encontró diferencia significativa en el patrón de actividad en el uso de horarios entre puma y jaguar ($p=0.25$).

Los datos obtenidos con las trampas cámara indican que no existió diferencia en el patrón de distribución entre pumas y jaguares. Ambos se distribuyeron de una manera similar entre los parches de bosque Bajo y Alto. Para el traslape de nicho en el recurso “hábitat” se obtuvo un valor de 0.93 con el índice de Pianka y una varianza de este valor de 0.02. Este valor tan grande de traslape, sugiere que ambos, puma y jaguar están ocupando los dos tipos de hábitat disponible y no se presenta segregación en esta dimensión del nicho.

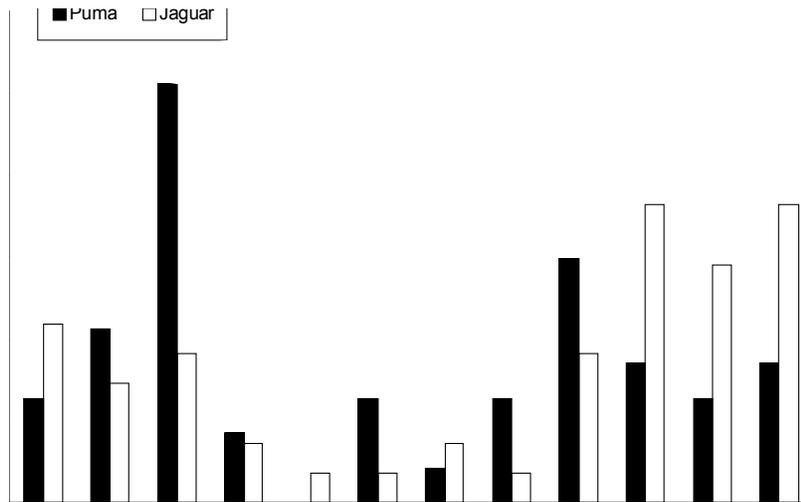


Figura 5. Proporción de aparición en el tiempo utilizada por períodos de dos horas, basado en 102 fotografías de pumas y jaguares en la Reserva de la Biosfera Maya, 1999-2005.

10. Discusión

A pesar del traslape considerable en las presas, el jaguar y el puma tuvieron dietas significativamente diferentes donde a diferencia de lo presentado en otros estudios (Emmons, 1987, Irriarte *et al.*, 1990; Taber *et al.*, 1997; Oliveira, 2002; Polisar *et al.*, 2003; Scognamillo *et al.*, 2003), el puma prefirió en promedio presas ligeramente más grandes que el jaguar, las cuales son principalmente venados. Estas observaciones concuerdan con el patrón observado por Novack y colaboradores (2005). Esto se explica en parte por el hecho que en la Selva Maya, los jaguares son relativamente más pequeños comparados con los de Sur América (Hoogestein y Mondolfi, 1996) siendo en algunas ocasiones incluso más pequeños que los pumas, tal es el caso de algunos jaguares hembras comparados con pumas machos (Obs. Pers. de individuos cautivos y en libertad). Aunque la diferencia en el tamaño de presas consumidas puede estar ligeramente exagerada por el hecho de haber promediado el peso de los cabritos con el de los venados de cola blanca, la tendencia si coincide con lo observado en la realidad en la que los pumas consumieron una gran cantidad de venados, el tercer animal más pesado en la Selva Maya solo después del tapir y el jabalí, los cuales estuvieron muy poco representados en la dieta de ambos felinos.

La importancia de presas de tamaño grande (>15 kg) no concordó con su disponibilidad en el medio (Novack, *et al.* 2005; Radachowsky, 2004), por lo que se evidencia la preferencia hacia ese grupo. Sin embargo en el Neotrópico existen pocas especies que puedan considerarse como realmente grandes y solamente el tapir y jabalí adultos podrían sobrepasar el límite de una presa de fácil sometimiento para ambos depredadores. Los jaguares de hecho atacan tapires, pero en muchas ocasiones no consiguen derribarlos o matarlos (Emmons, 1987 y Obs. Pers). En contraste las especies sujetas a mayor depredación poseen un tamaño adecuado para ser sometidos y caen en el área de traslape entre ambos depredadores. En este caso los coches de monte y pizotes estuvieron en esta clase. Por esta razón se espera que estas especies presenten conductas particularmente crípticas (caso que no ocurre) o tengan altas tasas reproductivas para compensar las presiones de ambos felinos.

Aunque jaguares y pumas en la Selva Maya están cazando un número similar de especies de presas (17 en ambos casos, aunque no todas iguales), la amplitud de nicho trófico del jaguar (0.80) indica que estuvo cazando una mayor variedad de presas en contraste a como lo hizo el puma (0.69). La selectividad del puma a venados y tepezcuintle podría explicar esta diferencia.

Los niveles más altos de traslape de nicho se han observado en varias especies de carnívoros (Major y Sherburne, 1987; Ray, 1996; Waser, 1980), lo cual indica que los traslapes altos no son raros. Pimm (1991) señaló que puede haber un traslape extensivo entre depredadores en la explotación de presas comunes y abundantes y en este caso la segregación ocurriría a través de la selección de presas diferentes, más raras y menos comunes. Este puede ser el caso entre el jaguar y el puma en la Selva Maya, donde el puma prefirió a los venados ($d=1.84$) y los jaguares a los coches de monte ($d= 5.25$).

Los coches de monte y los pizotes son especies que viven en grupos. Se ha reconocido que especies que viven en grupo pueden resultar en mayor riesgo de heridas para los depredadores (Sunquist y Sunquist, 1989) llevando al depredador a evitar estas especies, sin embargo debido a la alta asociación de los coches de monte con las aguadas (Obs. Pers.) y a los pizotes con suelos muy húmedos (Novack, *et al.* 2005) parecen incrementar la detección y vulnerabilidad a ser seleccionados por los depredadores. Esta selectividad sugiere que el jaguar en especial, eligió con base en la ganancia de energía y no al riesgo de herirse (Sunquist y Sunquist, 1989). Por otra parte la baja densidad y la mayor agresividad del jabalí (otra especie que vive en grandes grupos), pueden estar contribuyendo a la diferencia en el nivel de depredación de esta especie comparada con las otras especies gregarias.

La diferencia en la dieta del puma y jaguar en la Selva Maya, sugiere que estos felinos simpátricos se han adaptado para dividirse los recursos alimenticios escasos en el medio, que en este caso son los que constituyen el grueso de su dieta. Este patrón se ha observado también en otros estudios, como el reportado para el jaguar y puma en los Llanos de Venezuela (Polisar, 2000; Scognamillo *et al.* 2003) y para tigre (*Panthera tigris*), leopardo (*Panthera pardus*) y perro salvaje de la india (*Cuon alpinus*) en India (Karanth y Sunquist, 1995). De tal manera que se reduce la competencia interespecífica. Sin embargo aun poseen una gran flexibilidad en el tipo y cantidad de presas que pueden atrapar. Aunque ambos felinos no son completamente generalistas, siguen un patrón de alimentación oportunista. Como depredadores eficientes, aceptan las presas potenciales que encuentran cuando el alimento es escaso o impredecible y presentan una gran selectividad cuando el alimento es común (Emler, 1966; MacArthur y Pianka, 1966; Sunquist y Sunquist, 1989). Con base en lo anterior, la amplitud de nicho trófico y en el contexto de diversidad potencial de presas, puede reflejar que la Selva Maya no es pobre en abundancia de presas. La dieta en la Selva Maya tiende a ser menos especializada que la observada en el Hato Piñero en Venezuela (Scognamillo, *et al.* 2003) y más similar a la encontrada en la selva lluviosa de Perú y Belice (Emmons, 1987; Rabinowitz y Nottingham, 1986).

En contraste con lo observado en la comunidad de felinos de la pradera africana, donde existen felinos oportunistas como los leopardos y otros especializados adaptados para la persecución cursorial de pequeñas presas (*Acinonyx jubatus* y *Felix caracal*) y persecución comunal de grandes presas (*Panthera leo*) (Schaller, 1972), la Selva Maya solo puede soportar únicamente felinos solitarios altamente oportunistas, debido a la menor productividad de esta frente a las praderas africanas.

El patrón general de cacería del puma y el jaguar, parece ser las caminatas extensivas y acecho, sin duda debido a que el denso bosque permite a las presas ocultarse y no pueden ser vistas a más de algunos metros. Sin embargo hasta aquí parece llegar la similitud en el patrón general de cacería. Ya que el puma generalmente ataca con una embestida de frente o por el costado y procura una mordida en el cuello, generalmente en la garganta (Obs. Pers.; Currier, 1983; Hoogesteijn, 2001). Este tipo de ataque aprovecha la mayor habilidad cursorial que posee el puma frente al jaguar (Aranda, 2002). Ya que al lograr una gran velocidad acumula mucha inercia la cual generalmente es suficiente para derribar a la presa cuando es embestida y tomada por el cuello. Esta técnica es especialmente efectiva para someter presas del tipo “venado”, donde el cuello es relativamente largo y vulnerable en la parte anterior. En contraste, el jaguar tiende a atrapar a sus presas por la parte posterior o de costado, dirigiendo su embestida a la nuca o la base del cráneo. Aprovechando el peso de su cuerpo y la potencia de sus mandíbulas logra quebrar la espina dorsal y en ocasiones perforar el cráneo (Seymour, 1989; Emmons, 1987). Esta técnica pudo haber sido desarrollada para matar más eficientemente a los tayasuídos los cuales a diferencia de los cérvidos, poseen un cuello corto y menos vulnerable. Así también al atacar por atrás se pone una mayor distancia entre el depredador y los peligrosos dientes caninos que poseen los tayasuídos para la defensa. Esta diferencia en las técnicas de ataque se ve también evidenciada en varios aspectos morfológicos de ambas especies. Por ejemplo el puma posee patas y cola largas muy útiles para correr y maniobrar a alta velocidad. Posee también un hocico corto y dientes caninos relativamente pequeños, pero muy adecuados para morder el cuello y matar por estrangulación o asfixia al comprimir la traquea de la presa (Currier, 1983). En comparación el jaguar posee patas cortas y un cuerpo muy musculoso, perfectamente adaptado para saltar sobre la presa, el cual mata generalmente al quebrar la nuca solo con la fuerza del salto. En otras ocasiones utiliza sus potentes mandíbulas y caninos para perforar el cráneo (Obs. Pers.; Aranda, 1994), a diferencia de otros felinos rara vez mata por estrangulación (Seymour, 1989).

Se ha sugerido que cuando dos especies de carnívoros simpátricos son muy parecidas en términos de tamaño corporal, puede ocurrir la competencia explotativa de los recursos (Park,

1962) y que la respuesta más común para facilitar la coexistencia es la división del hábitat (Jonson *et al*, 1996). Sin embargo en la Selva Maya la división en el nicho ocurre en un mayor grado en la dimensión trófica que en las otras dos dimensiones, estudiadas (hábitat y horario). El traslape en el uso del hábitat entre el jaguar y el puma es casi completo (Pianka=0.93), en muchas ocasiones ambas especies traslapan sus ámbitos hogareños, de igual forma ambos utilizan las mismas sendas de desplazamiento y áreas de caza. En una ocasión se observó que un puma depositó sus heces y orina justo sobre las excretas que un jaguar había depositado el día anterior y en otra ocasión se encontraron huellas y restos de la cacería de un puma, muy cerca de un sendero transitado por un jaguar. Otro ejemplo claro fue una ocasión en la cual un puma mató una cabra utilizada como cebo, para un estudio de telemetría realizado en el Parque Nacional Laguna del Tigre, pocos días después de que un jaguar matara otra cabra exactamente en el mismo lugar. Esto demuestra que ninguno de los dos felinos está desplazando al otro de determinado tipo de hábitat. De una manera similar, los patrones de horario de actividad, son muy similares, siendo ambos mucho más activos durante la noche que durante el día, esta preferencia pudiera ser debido a que la oscuridad de la noche les proporciona cierta ventaja sobre sus presas ya que pueden acercarse mucho más a ellas sin ser detectados. Otra explicación podría ser que los felinos están aprovechando las horas más frescas, para desplazarse y cazar, de esta manera evitan el esfuerzo extra que significa realizar actividades físicas durante las horas más cálidas del día. Esta segunda explicación se ve apoyada por el hecho de que las principales presas del jaguar y el puma, es decir los venados, pizotes y los coches de monte, presentan una mayor actividad (al menos analizado a través de las trampas cámara) en las horas diurnas, especialmente al medio día. Esto podría ser una estrategia para evitar a los depredadores. Otra explicación más podría ser una combinación de las dos anteriores. Tal como lo sugiere Sunquist (1981) y Emmons (1987), el alto nivel de actividad que presenta el puma y el jaguar durante la noche, está probablemente asociado a los patrones de actividad de sus presas y a que tipo de actividades de sus presas son más detectables y/o vulnerables.

La preferencia que ambos, jaguares y pumas presentaron hacia el “bosque bajo” (tabla 2) puede estar relacionado al hecho de que en este tipo de hábitat, generalmente, se encuentran los reservorios de agua conocidos como “aguadas”. Por lo que tanto presas y por consiguiente depredadores se congregan en estas áreas, especialmente en la época seca. En algunos estudios se ha observado que existe cierta segregación espacial entre el jaguar y el puma (Crawshaw y Quigley, 1991; Schaller y Crawshaw, 1980) sin embargo en este estudio, concordando con lo reportado por Nuñez y colaboradores (2002) en Jalisco, México y Scognamillo *et al*. (2003) en los llanos de Venezuela, no existe segregación espacial entre ambos felinos, sin embargo sí

existe una segregación en la dieta (Figura 3) al igual que en Jalisco (Nuñez *et al.* 2002). Con base en evidencia de estudios de campo, registros paleontológicos y comparaciones con otros depredadores de otras partes del mundo, Oliveira (1994) sugiere que la dominancia de los jaguares sobre los pumas (en términos de segregación espacial, donde los jaguares ocupan las mejores zonas de caza y los pumas son desplazados a las áreas menos productivas) es el resultado de la mayor masa corporal del jaguar. Las observaciones de Jalisco y ahora de la Selva Maya apoyan esta idea ya que en estos lugares donde, el tamaño corporal de ambos felinos estuvo dentro del mismo intervalo, llegando a observarse algunos pumas más grandes que algunos jaguares, no se observó segregación espacial.

Aunque la selección de hábitat a esta escala, no es un factor determinante que facilite la coexistencia entre el jaguar y el puma en la Selva Maya, puede ser posible que la segregación a pequeña escala, sí lo sea. Es posible que estos gatos estén utilizando diferentes partes del bosque en diferente momento tal como sugieren que ocurre Emmons (1987) y Aranda y Sánchez-Cordero (1996); sin embargo, ésto solo puede ser comprobado estudiando los movimientos diarios a través de estudios con telemetría.

Nuñez y colaboradores (2002) reportaron que los ámbitos hogareños de los jaguares y los pumas se traslapan, que ambas especies están activas a las mismas horas del día, que no comen las mismas presas y que utilizan los mismos hábitats, es decir obtuvieron resultados muy similares a los encontrados en este estudio. Sin embargo advierte que estos patrones conductuales y ecológicos pudieran estar en gran medida influidos por la perturbación humana histórica de la región de Chamela-Cuixmala (donde se desarrollo el estudio mencionado). Este autor sugiere que históricamente pumas y jaguares pudieron estarse segregando espacialmente. Aunque la selva Maya posee perturbaciones de origen antropogénico, no poseen el mismo patrón de perturbación que el autor menciona. La Selva Maya es muy extensa, está cubierta por bosque original casi en su totalidad, muchas zonas son remotas y con presencia humana casi inexistente y con cambios en la estructura vegetal mínimos, por lo que la segregación histórica que el autor mencionado sugiere, no parece ser el caso en la Selva Maya. Muchos autores sugieren que los pumas evitan zonas muy húmedas y/o pantanosas, sin embargo observaciones personales durante este estudio y otros realizados en la costa del Caribe de Guatemala y Nicaragua (donde existen gran cantidad de humedales y pantanos) demuestran que los pumas también habitan incluso las áreas mas húmedas como lo son los bajos, bosques costeros estacionalmente inundables y el bosque de manglar.

Tomando en consideración lo anteriormente expuesto, se considera que la división de hábitat observada en otros lugares es el resultado de la preferencia de los felinos a determinadas presas y a la abundancia de éstas, las cuales a su vez prefieren determinados hábitats sobre otros. El factor más probable que facilita la coexistencia de jaguares y pumas en la Selva Maya es la adecuada disponibilidad de presas medianas y grandes que podría estarse dando en combinación con una segregación espacial a escala fina.

10.1. Implicaciones Para la Conservación de grandes felinos en la Selva Maya

Es clara la probable consecuencia de la competencia entre los depredadores y los habitantes locales, de hecho las principales presas de los humanos en el área de la Selva Maya son: venados, coches de monte, armadillos y tepezcuintles, exactamente los mismos que prefieren el puma y el jaguar (Morales, 1997; Baur, 1998 y Balas 2002). Por lo que la casería de subsistencia de forma irregular podría causar impactos negativos a las densidades de estas presas, las cuales se ven afectadas desde dos frentes (humanos y depredadores), ésto subsecuentemente traerá la disminución poblacional de los grandes depredadores y en último caso amenazaría la persistencia a largo plazo del jaguar y el puma en la región. Los depredadores, al contar con una base de presas adecuada rara vez tenderán a atacar al ganado (Hoogesteijn, 2001), es por ello que la mejor manera de evitar los posibles conflictos entre depredadores y animales domésticos es mantener un número adecuado de las presas principales para estos depredadores.

Ambas especies de felinos son muy adaptables a los tipos de hábitat en que pueden vivir, sin embargo una característica importante es la disponibilidad a las fuentes de agua, por lo que el “bosque bajo” y su relación con las aguadas y arroyos, es un factor importante en el mantenimiento de poblaciones de grandes felinos en la Selva Maya, esto se evidencia claramente en el hecho de que ambas especies prefirieron este tipo de hábitat. Sería un error el considerar el establecimiento de áreas para la conservación de estos felinos sin incluir este importante hábitat el cual es clave tanto para depredadores como presas. Se ha observado también, que este tipo de hábitat puede funcionar como refugio de especies en zonas con presión de cacería (Reyna-Hurtado y Tanner, 2005), por lo que el mantenimiento de los remanentes de “bosque bajo” fuera de las áreas formalmente protegidas puede ayudar a extender la distribución de los depredadores y en determinados casos podrían funcionar como corredores entre distintas reservas. Esto es especialmente factible gracias al hecho de que el “bosque bajo”, por su condición de ser estacionalmente inundable, poseer suelos muy mal drenados, es mucho menos explotado para fines como la agricultura o ganadería.

11. Conclusiones

En la Selva Maya:

1. Las presas principales para el puma fueron las tres especies de venados (*Odocoileus virginianus*, *Mazama americana* y *M. pandora*) y los tepezcuintles (*Agouti paca*).
2. Las presas principales para el jaguar fueron los coches de monte (*Tayassu tajacu*), Pizotes (*Nassua narica*) y los armadillos (*Dasypus novencintus*).
3. Ambos, pumas y jaguares, presentaron principalmente hábitos nocturnos en sus patrones de actividad, aunque son muy variables.
4. Ambos, pumas y jaguares, utilizaron el tipo de hábitat denominado “bosque alto” proporcionalmente a su disponibilidad en el medio.
5. Ambos, pumas y jaguares, prefirieron el tipo de hábitat denominado “bosque bajo”.
6. Los pumas prefirieron presas vertebradas más grandes que los jaguares.
7. Los jaguares tuvieron una dieta proporcionalmente más variable en presas comparada con la dieta del puma.
8. Pumas y jaguares no presentaron segregación espacial ni temporal a esta escala de períodos de 24 horas.
9. El jaguar y el puma presentaron segregación ecológica en el uso de los recursos alimenticios principales, porque están adaptados para aprovechar diferentes presas principales.
10. La técnica de “trampas de cámara” demostró ser apropiada y eficiente para medir los patrones de distribución en el hábitat en grandes felinos.
11. La técnica de “trampas de cámara” demostró ser apropiada y eficiente para medir en un nivel relativamente grueso, los patrones de actividad horaria de grandes felinos.

12. Recomendaciones

Para avanzar en el estudio y comprensión de los intrincados patrones ecológicos de estos dos grandes depredadores (puma y jaguar), es necesario analizar a una escala mas fina su sistema de partición territorial y patrones de movimiento. Utilizando una escala mas fina se puede llegar a conocer los patrones diarios, distinguiendo los horarios que están siendo utilizados por cada especie, para determinada actividad en determinado lugar. De este modo se podrá evaluar de una manera más concluyente las diferencias de nicho entre ambos depredadores.

Un paso mas allá en el conocimiento de los grandes depredadores de la Selva Maya, será el implementar estudios de genética de poblaciones, estudios mas detallados de los parámetros poblacionales (migración, reclutamiento, supervivencia) y también estudios de salud animal, los cuales puedan ser utilizados como referencia para comparar con otras zonas menos conservadas ya que hasta ahora, la Selva Maya, se considera como una zona remota, con gran cobertura vegetal y con poca presión antropogénica, lo que permite evaluar las interacciones ecológicas mas o menos en su estado original a diferencia de la mayoría de otras reservas en Mesoamérica. Para completar el cuadro general de interacciones, las acciones antes mencionadas también debiera aplicarse a las principales presas de ambos depredadores.

13. Referencias

- Ackerman, B. E. Lindzey y T. Hempker. 1984. Cougar food habits in southern Utha. J. Wildl. Manage. 48:147-155.
- Abrams, P. 1980. Some comment on measuring niche overlap. Ecology. 61(1):44-49.
- Aranda, M y V. Sánchez-Cordero. 1996. Prey Spectra of Jaguar (*Panthera onca*) and Puma (*Puma concolor*) in Tropical Forests of México. Stud Neotrop Fauna & Environ Vol. 31:65-67
- Aranda, M. 1998. Densidad y estructura de una población del jaguar (*Panthera onca*) en la Reserva de la Biosfera Calakmul. Campeche, México. Acta Zoológica Mexicana, 75:199-201.
- Aranda, M. 2000. Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Veracruz, México. Pp. 212.
- Aranda, M. 2002. Importancia de los pecaríes para la conservación del jaguar en México. En Jaguares en el Nuevo Milenio, México, D. F.: Universidad Nacional Autónoma de México and Wildlife Conservation Society. Pp 101-106.
- Arra, M. 1974. Distribución de *Leo onca* (L) en Argentina (Carnivora, Felidae). Neotropica, 20:156-158.
- Audersik, T. y G. Audersik. 1999. Biología, La vida en la tierra. 4ª Ed. Prentice may, PEarson Educación Latinoamérica. Pp 947
- Balas, R. 2002. Impactos secundarios de las industrias extractivas en la Reserva de la Biosfera Maya. Documento Interno, Wildlife Conservation Society, Peten Guatemala.
- Balas, R. y J. Polisar. 2001. Una metodología participativa para una estimación rápida de la distribución del jaguar en Guatemala. En Jaguares en el Nuevo Milenio, México, D. F.: Universidad Nacional Autónoma de México and Wildlife Conservation Society, pp. 265-288.
- Baur, E. 1998. Final Report: Study of subsistence hunting in the forestry concesión of Carmelita, San Andres, Peten. Propeten/Conservation International. 70 pp.
- Bergernud, A. 1983. Prey Switching in a simple ecosystem. American Scientific, 249(6):130-140
- Bradley, R.A. and D.W. Bradley. 1985. Do non-random patterns of species in niche space imply competition? Oikos 45: 443-445.
- Brown, D. 1983. On the status of the jaguar in the Southwest. Southwestern Nat. 28:459-460.
- Bulmer, M.G. 1974. Density-dependent selection and character displacement. The American Naturalist 108: 45-58.
- Carrera, A. y J. Yepes. 1960. Mamíferos Sud Americanos. Secod ed. Ediar. Buenos Aires, 1:1-187.
- Ceballos, G. 2002. Ecology and conservation of Jaguars (*Panthera onca*) in the Calakmul Biosphere Reserve, Campeche, Mexico.

- Ceballos, G; C. Chávez; A. Rivera y C. Manterola. 2003. Population size and conservation of jaguars (*Panthera onca*) in the Calakmul Biosphere Reserve, Campeche México.
- Colman, J. 1933. The nature of the intertidal zonation of plants and animals. *Marine Biological Association of the United Kingdom* 18: 435-476.
- Colwell, R. y D. Futuyma. 1971. On the Measurement of niche breadth and overlap. *Ecology*. 52(4):567-576.
- Connell, J. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. pp. 460-490 in: *Ecology and Evolution of Communities*. M.L. Cody y J.M. Diamond (eds). Harvard University Press, Cambridge.
- Connell, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131-138.
- Crawshaw Jr., P. 1995. Comparative ecology of ocelot (*Leopardus pardalis*) y jaguar (*Panthera onca*) in a protected subtropical forest in Brazil and Argentina. Tesis de Doctorado, Universidad de Florida, Gainesville.
- Crawshaw, P. y H. Quigley. 1991. Jaguar spacing, activity, and habitat use in a seasonally flooded environment in Brazil. *Journal of Zoology* 223: 357-370.
- Currier, M. 1983. *Felis concolor*. *Mammalian Species*, 200:1-7
- Darwin, C. 1858. *On the Origin of Species*. 1st ed. 1964 facsimile edition, Harvard University Press, Cambridge Mass.
- De la Rosa, C y Nocke, C. 2000. The Carnivores of the Central America. Pp 21-32. University of Texas Press.
- Doughty, R y N. Myers. 1971. Notes of the amazon wildlife trade. *Biol. Conserv.*, 3:293-297.
- Eaton, R. 1979, Interference competition among carnivores: a model for evolution of social behavior.
- Elton, C. 1927. *Animal Ecology*. Sidgwick y Jackson, London.
- Emmons, L. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a Neotropical rainfores. *Behav Ecol Sociobiol*, 20:271-283
- Emler, J. 1966. The role of time and energy in food preference. *The American Naturalist* 100:611-617.
- Feinsinger, E; E. Spears y R. Poole. 1981. A simple measure of niche breadth. *Ecology*. 62(1):27-32.
- Field, J. 1992. Guild structure in solitary spider-hunting wasps (Hymenoptera: Pompilidae) compared with null model predictions. *Ecological Entomology* 17: 198-208.
- Gause, G. F. 1934. *The Struggle for Existence*. Williams and Williams, Baltimore.

- García, R. y J. Radachowsky. 2004. Evaluación Ecológica Rápida del Parque Nacional Mirador-Río Azul. En CD Monitoreo de la integridad ecológica en las Áreas Protegidas de tres bioregiones en Guatemala. WCS, CONAP, FIPA y USAID.
- Gotelli, N.J. y G.R. Graves. 1996. Null models in ecology. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Gotelli, N.J. y G.L. Entsminger. 2001. EcoSim: Null models software for ecology. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>, consultado el 8 de noviembre de 2005.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk* 34:427-433.
- Haefner, J.W. 1988. Niche shifts in greater Antillean Anolis communities: effects of niche metric and biological resolution on null model tests. *Oecologia* 77: 107-117.
- Hanski, I. 1978. Some comment on the measurement of niche metrics. *Ecology*. 59(1):169-174.
- Hines J. y W. Link, 1995. Program "SCATMAN". USGS (Biological Resources Division Patuxent Wildlife Research Center, en <http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software>, consultado el 8 de noviembre de 2005.
- Holdridge, L. W. Genke, W. Hatheway, T. Liang y J. Tosi. 1971. Forest Environment in Tropical Life Zones: a Pilot study. Oxford: Pergamon Press.
- Hoogesteijn, R. y E. Mondolfi, 1996. El jaguar. Tigre Americano. Armitaño Editores, Caracas, Venezuela.
- Hoogesteijn, R. 2001. Manual on the problems of depredation caused by jaguars and pumas on cattle ranches. New York: Jaguar Conservation Program, Wildlife Conservation Society.
- Hutchinson, G. 1959. Concluding Remarks, Cold Spring Harbor. *Symp. Quant. Biol.* 22:415-427.
- Hurlbert, S. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*. 59(1):67-77.
- IDEADS, 1999. Manual para la protección de especies CITES de flora y fauna silvestre de Guatemala. Pp. 102-103.
- Inger, R.F. y R.K. Colwell. 1977. Organization of contiguous communities of amphibians and reptiles in Thailand. *Ecological Monographs* 47: 229-253.
- Irriarte, J, W. Franklin y W. Jhonson. 1991. Feeding Ecology of the Patagonian puma in Southernmost Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* , 64:145-156.
- Jaksic, F. y H. Braker. 1983. Food-niche relationships and guild structure of diurnal birds of prey: competition versus opportunism. *Can J. Zool.* 61:2230-0041.
- Johnson, W. Fuller, T. y W. Franklin. 1996. Simpatry in canids: a review and assessment. In *Carnivore behavior, ecology and evolution*. 2:189-218. Gittleman, J. (Ed.) Ithaca, NY. Cornell University Press.

- Jorgerson, J. y K. Redford. 1993. Humans and big cats as predators in neotropics, en *Mammals as predators*, Symposium of Zoological Society of London, 65 (N. Dunstone y M. Gorman, eds.) Clarendon Press, Oxford, pp. 314-338.
- Karanth, U. y J. Nichols. 1998. Estimation of tiger densities in India Using photographic captures and recaptures. *Ecol.* 79(8): 2852-2862.
- Karanth, K. y M. Sunquist. 1995. Prey Selection by Tigre, Leopard and Dhole in Tropical Fores. *Journal Of Animal Ecology*, 64:439-450.
- Kawanishi, K. 1995. Camera monitoring of human impacts on rain forest wildlife in Tikal National Park, Guatemala. M.Sc. thesis, Frostburg State University, MD. Pp.62
- Kobayashi, S. 1991. Interspecific relations in forest floor coleopteron assemblages: niche overlap and guild structure. *Researches on Population Ecology* 33: 345-360.
- Kochmer, J.P. y S.N. Handel. 1986. Constraints and competition in the evolution of lowering phenology. *Ecological Monographs* 56: 303-325.
- Koford, C. 1975. Felid in Latin America: Importance and future prospects. *Pub. Biol. Ins. Invest. Cien. Univ. Aut. Nuevo León*. 1(7):131-141.
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper & Row. Nueva York . 654 p.
- Lawlor, L. 1980a. Overlap, similarity and competition coefficients. *Ecology*. 61(2):245-251.
- Lawlor, L.R. 1980b. Structure and stability in natural and randomly constructed competitive communities. *The American Naturalist* 116: 394-408.
- Lemke, T. 1981. Wildlife Management in Colombia: the first ten years. *Wildl. Soc. Bull.* 9:28-36.
- Lindzey, F. 1987. Mountain Lion. Wyoming Cooperative Research Unit, University Station, Laramy, WY. Pp. 667.
- Link, W. y Karanth, U. 1994. Correcting for overdispersion in the test of prey selectivity. *Ecology*. 75(8):2456-2459.
- Litvaitis, J; J. Beltrán; M. Delibes; S. Moreno y R. Fuente, 1996. Sustaining Populations in human-dominated landscapes. *J. Wild. Res.* 1(3):292-296.
- López, J. E. 1996. Hábitos alimentarios de murciélagos frugívoros y su participación en la dispersión de semillas, en bosques secundarios húmedos, de Costa Rica. Tesis de Maestría. Universidad Nacional, Costa Rica 73 pp.
- Loreau, M. 1990. The Colwell-Futuyma method for measuring niche breadth and overlapping: a critique. *OIKOS*, 58:2
- MacArthur, R.H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39: 599-619.

- MacArthur, R. y R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergente and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101:377-385
- Major, M. y J. Shernurne. 1987. Inter-specific relationship of coyotes, bobcats and red foxes in Western Maine. *Journal of Wildlife Management*, 51:606-616.
- Manly, B., L. McDonald y D. Thomas. 1993. Resource selection by animals. Chapman and Hall, London, United Kingdom.
- Mares, M. A. 1993. Desert rodents, seed consumption, and convergence: the evolutionary shuffling of adaptations. *BioScience*, 43:372-379.
- Matamoros y. M. Aranda, S. Ellis, D. Wildt y O. Byers. 1997. Plan regional para el manejo y la conservación de los félidos mesoamericanos. UICN/SSC, Conservation Breeding Specialist Group, Apple Valley.
- May, R.M. 1975. Some notes on estimating the competition matrix, a. *Ecology* 56: 737-741.
- Medellín, R; Equihua, C., Chetkiewicz, C. B., Crawshaw Jr., P. G., Rabinowitz, A., Redford, K. H., Robinson, J. G., Sanderson, E. W. & Taber, A. B., Eds (2002). El jaguar en el nuevo milenio: una evaluación de su estado, detección de prioridades y recomendaciones para la conservación de los jaguares en América. México, D. F.: Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society.
- Miller, B. y A. Rabinowitz. 2002. ¿Por qué conservar al jaguar?, *Jaguares en el Nuevo Milenio*, México, D. F.: Universidad Nacional Autónoma de México and Wildlife Conservation Society, P. 303
- Miller, B; B. Dugelby; D. Foreman; C. Martinez del Río; R. Noss; M. Phillips; R. Reading; M. Soulé; J. Terborgh y L. Willcox, 2001. The importance of large carnivores to healthy ecosystems. *Endangered Species UPDATE*, 18(5):202-210.
- Miller, C y B. Miller. 2005. Jaguar density in La Selva Maya. Reporte para Wildlife Conservation Society. Pp. 13
- Mondolfi, E. y R. Hoogesteijn. 1986. Notes on the biology and status of the jaguar in Venezuela. *Nat. Wildl. Fed. Washington D.C.* Pp 85-123
- Morales, J. y C. Morales. 1997. Registro de la actividad de cacería en temporada de extracción de resina de chicle en Uaxactún, Reserva de la Biosfera Maya, Petén, Guatemala. Fase 1. Informe final. ONCA. Flores, Petén, Guatemala.
- Novack, A; M. Main; M. Sunquist y R. Labsky. 2005. Foraging ecology of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in hunted and non-hunted sites within the Maya Biosphere Reserve, Guatemala. *J. Zool. Lond.* 267:167-178.
- Novack, AJ, 2006. Pumas en Paraguay. Department of Wildlife Ecology and Conservation, University of Florida, Gainesville, FL. EEUU. Comunicación Personal
- Nuñez, R. B. Miller y F. Lindzey. 1998. Home Range, activity and habitat use by jaguars and pumas in a neotropical dry forest of Mexico. Seventh International Congress (Abstracts). Acapulco, Mexico.

- Nuñez, R. y F. Lindzey, 2003. *Food Habits of jaguar and Puma in Jalisco, México*. Animal Conservation
- Oliveira, T. 1994. Neotropical cats: Ecology and conservation. EDUFMA, Sao Luis.
- Oliveira, T. 2002. Ecología comparativa de la alimentación del jaguar y el puma en el Neotrópico. En *Jaguares en el Nuevo Milenio, México, D. F.*: Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society, pp. 265-288.
- Paradiso, J. 1972. Status report on cats (Felidae) of the world, 1971. Spec. Sci. Rept. U.S. Fish Wildl. Serv., 157:1-43.
- Park, T. 1962. Beetles, competition and populations. *Science* 138:1369-1375.
- Petraitis, P. 1979. Likelihood measures of niche breadth and overlap. *Ecology*. 60(4):703-710.
- Petraitis, P. 1983. Presentation of niche measure relationships when more than three resource classes are involved. *Ecology*. 64(5):1318-1320.
- Pianka, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 53-74.
- Pielou, E. 1972. Niche width and niche overlap a method for measuring them. *Ecology*. 53(4):1143-1147.
- Pimm, S. 1991. *The balance of nature: Ecological issues in the conservation of species and communities*. Universidad of Chicago Press, Chicago.
- Polisar, J. I. Maxit; D. Scognamillo; L. Farell; Sunquist, M. y Eisenberg, J. 2003. Jaguars, pumas, their prey base, and cattle ranching: ecological interpretation of a management problem. *Biological Conservation* 109:297-310.
- Quigley, H.B. y P.G. Crawshaw. 1992. A conservation plan for the Jaguar in the Pantanal region of Brazil. *Conservation Biology* 61: 149-157.
- Rabinowitz A. R. y B. G. Nottingham. 1986. Ecology and behaviour of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *Journal of the Zoological Society of London*. 210:149-159.
- Rabinowitz, Alan. 1989. *The Conservation of the Jaguar: a case study in Belize*. n.d. n.d. n.d. Pp. 107-115.
- Radachowsky, J. 2004. Efectos Ecológicos del Aprovechamiento de Madera Certificada en las Concesiones Forestales en el Norte de Guatemala. En CD Monitoreo de la integridad ecológica en las Áreas Protegidas de tres bioregiones en Guatemala. WCS, CONAP, FIPA y USAID.
- Rathcke, B.J. 1984. Patterns of flowering phenologies: testability and causal inference using a random model. pp. 383-396 in: *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. D.R. Strong, Jr., D. Simberloff, L.G. Abele, y A.B.Thistle (eds). Princeton University Press, Princeton.
- Ray, J. 1996. Resource use patterns among mongooses and other carnivores in Central Africa rainforest. Tesis de doctorado, Universidad de Florida, Gainesville.

- Reyna-Hurtado, R. y W. Tanner. 2005. Habitat preferente of ungulates in hunted and nonhunted areas in the Calakmul Forest, Campeche, Mexico.
- Ricklefs, R.E. y M. Lau. 1980. Bias and dispersion of overlap indices: results of some Monte Carlo Simulations. *Ecology* 6: 1019-1024.
- Sabath M. y J. Jones. 1973. Measurement of niche breadth and overlap The Colwell- Futuyma Method. *Ecology*. 54(5):1143-1147.
- Sale, P.F. 1974. Overlap in resource use, and interspecific competition. *Oecologia* 17: 245-256.
- Sanderson, W; C. Chetkiewicz; R. Medellin; A. Rabinowitz; K. Redford; J. Robinson y A. Taber. 2002. Un análisis geográfico del estado de conservación y distribución de los jaguares a través de su área de distribución. En *Jaguares en el Nuevo Milenio*, México, D. F.: Universidad Nacional Autónoma de México and Wildlife Conservation Society. Pp 551.
- Schaller, G. 1972 *The Serengeti Lion*. Univ. of Chicago Press
- Schaller, G.B. y P.G. Crawshaw. 1980. Movement patterns of jaguars. *Biotropica* 12:161-168.
- Schaller, G. y J. Vasconcelos. 1978. Jaguar predation on capibara. *Zeitschrift für Säugetier K.* 43: 296-301.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- Schulze, M. y D. Whitacre. 1999. A classification and ordination of the tree community of Tikal National Park, Peten, Guatemala. *Bull. Flor. Bus. Nat. Hist.* 41(3): 169-297.
- Scognamiglio, D; I. Maxit; M. Sunquist y J. Polisar. 2003. Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuela llanos. *J. Zool. Lond.* 259:269-279.
- Serymour, K. 1989. *Panthera onca*. *Mammalian Species*. 340:1-9
- Silver, S. 2004. Assessing jaguar abundance using remotely triggered cameras. *Jaguar Conservation Program* Wildlife Conservation Society.
- Smith, E. 1982. Niche breadth, resource availability and inference 63(6):1675-1681.
- Smith, E. y T. Zaret. 1982. Bias in estimating niche overlap. *Ecology*. 63(5):1248-1253.
- Sunquist, M. 1981. The Social organization of tigers (*Panthera tigris*) in Royal Chitawan National Park, Nepal. *Smithsonian Contributions to Zoology*. 336:1-98
- Sunquist, M y F. Sunquist. 1989. Ecological constraints on predation by large felids. In *Carnivore behavior, ecology and evolution*. 1:283-301
- Swank, W. y J. Teer. 1989. Status of the jaguar-1987. *Oryx* 23: 14-21.

- Taber, A. A. Novarro, N. Neris, F. Colman. 1997. The food habits of Sympatric puma and jaguar in the paraguayan Chaco. *Biotropica*, 29:204-213.
- Thornback, J. y M. Jenkins. 1982. UICN mammals red data book. Part I. Internat. Union Cons. Nature, Gland, Switzerland. 516 pp.
- Thornton, D.; M. Sunquist y M. Main. 2004. Ecological separation within newly sympatric populations of coyotes and bobcats in South-Central Florida. *Journal of Mammalogy*, 85(5):973-982
- Vandermeer, J. H. 1972. Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3:107-132.
- Vaughan, C. y S. Temple. 2002. Conservación del jaguar en Centroamérica. En *Jaguares en el Nuevo Milenio*, México, D. F.: Universidad Nacional Autónoma de México and Wildlife Conservation Society. Pp. 355-366.
- Wasser, P. 1980. Small nocturnal carnivores: Ecological studies in the Serengeti. *African Journal of Ecology*. 18:167-185.
- Winemiller, K.O. y E.R. Pianka. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs* 60: 27-55.

15. ANEXOS



Anexo 1. Puma (*Puma concolor*) en el Parque Nacional Tikal.



Anexo 2. Jaguar (*Panthera onca*) en el Parque Nacional Tikal.



Anexo 3. Composición del “Bosque Alto” en el Parque Nacional Tikal.



Anexo 4. Composición del “Bosque Bajo” en el Parque Nacional Tikal.



Anexo 5. Aspecto de las brechas o senderos donde se colocaron las cámaras automáticas



Anexo 6. Cámara automática y forma de colocación en el campo.