



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO
FACULTAD DE BIOLOGÍA

PROGRAMA INSTITUCIONAL DE MAESTRÍA
EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**ANÁLISIS DE LA COMUNIDAD DE FELINOS EN LA RESERVA DE
LA BIOSFERA EL TRIUNFO, CHIAPAS**

TESIS

Que presenta:

BIOL. LAKSHMI DEVI FLORES ZAVALA

Como requisito para obtener el título profesional de

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Director de tesis: Dr. Eduardo Mendoza Ramírez

Co-Director: Dra. Ileri Suazo Ortuño

Morelia, Michoacán, Marzo, 2015.



DEDICATORIA

*A aquellas personas admirables, las cuales día a día arriesgan todo para
cuidar los bosques, santuarios de la humanidad.*

A mis queridos padres Teresa E. y Rafael F.

*A mis hermanas, Sai Ananda, Radha Adidevi y Fanny Lucia a
quienes amo mucho.*

*A Oscar Fernando, por todo su cariño y por mantenerse a mi lado
apoyándome una vez más. Eres una persona maravillosa y especial para
mí.*

Al SER perfecto que vive dentro de todos nosotros y de la naturaleza.

AGRADECIMIENTOS

A mi director de tesis el Dr. Eduardo Mendoza Ramírez, quien desde el principio apoyo mi proyecto con felinos y me ayudo a que este trabajo fuera cada vez mejor. Con su carácter tan amistoso y bromista se convirtió en más que un asesor para mí, alguien de quien aprendí muchísimas cosas en el ámbito laboral y personal. Por su amistad. Muchas gracias.

A mis amigos del INIRENA, Mayra, Franceli, Alejandra, Oscar, Viri, Isa, Juanito, Anel, Carlos, Indira, Margarita y demás compañeros, por hacer más divertidas y alegres mis tardes de trabajo. Gracias por su amistad y por enriquecer un aspecto personal en mi vida. Los estimo mucho.

A Oscar F. por su ayuda desvelándose conmigo y los artículos.

A Oscar, Viri, Isa y Lore por su ayuda en campo.

A mi codirectora la Dra. Ileri Suazo Ortuño y mis sinodales la Dra. Yvonne Herreras Diego y el Dr. Hector T. Arita Watanabe, por aceptar formar parte del proyecto, por sus valiosos comentarios, atenciones y por estar siempre al pendiente. Y en particular al Dr. José A. Montoya Laos, por su invaluable ayuda en los aspectos estadísticos de este trabajo, y su tan amable disposición. A todos, gracias.

Al CONACYT por la beca otorgada.

A la dirección de la Reserva de la Biosfera El TRIUNFO por sus facilidades para permitir la realización de este estudio.

Al todo el personal de la Reserva y en especial a los guardaparques y comunitarios, personas admirables, quienes además de su gran apoyo, me brindaron su amistad.

Al programa de apoyo a proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) IN106114- 3 "Análisis bayesiano aplicado" de la UNAM.



ÍNDICE

DEDICATORIA	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
I. RESUMEN GENERAL	6
SUMMARY	6
II. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	8
III. OBJETIVOS	10
Capítulo I	10
Capítulo II.....	10
IV. HIPÓTESIS	11
Capítulo II	11

CAPÍTULO I. CONOCIMIENTO ACTUAL DE LOS PATRONES DE DENSIDAD, ÁMBITO HOGAREÑO Y ACTIVIDAD DIARIA EN <i>Panthera onca</i>, <i>Puma concolor</i>, <i>Leopardus pardalis</i>, <i>Leopardus wiedii</i> y <i>Puma yagouaroundi</i>	12
I. RESUMEN	13
ABSTRACT.....	14
II. INTRODUCCIÓN	15
III. MÉTODOS	17
IV. RESULTADOS	18
V. DISCUSIÓN.....	25
VI. CONCLUSIÓN Y RECOMENDACIONES	29
VII. AGRADECIMIENTOS.....	29
VIII. APÉNDICE	30
IX. LITERATURA CITADA	31

CAPITULO II. PATRONES DE ACTIVIDAD ESPACIO-TEMPORAL DE FELINOS Y SUS PRESAS EN UN BOSQUE TROPICAL MESÓFILO DE MONTAÑA	38
I. RESUMEN.....	39
ABSTRACT.....	40

II. INTRODUCCIÓN	41
III. MATERIALES Y MÉTODOS.....	42
IV. RESULTADOS	46
V. DISCUSIÓN.....	55
VI. CONCLUSIÓN Y RECOMENDACIONES	57
VII. AGRADECIMIENTOS.....	58
VIII. APÉNDICE	59
IX. LITERATURA CITADA	61
V. CONCLUSIÓN GENERAL.....	66
VI. LITERATURA COMPLEMENTARIA.....	67

I. RESUMEN GENERAL

El conocimiento de aspectos ecológicos de las especies es fundamental para un mejor entendimiento de los factores que regulan sus poblaciones. En la mayoría de las especies de felinos el entendimiento de tales aspectos ecológicos es esencial por ser especies claves en los ecosistemas y encontrarse bajo fuerte amenaza. Pese a esto, existe aún un número reducido de estudios que analicen la ecología de estos felinos y los mecanismos que permiten su co-existencia. En esta tesis, en un primer capítulo se revisa el grado de conocimiento actual sobre la densidad, abundancia, patrones de actividad a lo largo del día y ámbitos hogareños del jaguar (*Panthera onca*), puma (*Puma concolor*), ocelote (*Leopardus pardalis*), yaguarundí (*Puma yagouaroundi*) y margay (*Leopardus wiedii*). Luego, en un segundo capítulo, se reportan los resultados de un estudio de fototrampeo diseñado para analizar los patrones de actividad a lo largo del día y espacial de *Puma concolor*, *Leopardus pardalis* y *Leopardus wiedii*, así como los de sus presas potenciales, en el polígono 1 de la Reserva de la Biosfera el Triunfo. Se recopilaron un total de 80 estudios con estimaciones de parámetros poblacionales para las cinco especies focales. Las especies mejor estudiadas fueron el jaguar y el ocelote. Las especies con menos estudios fueron el margay y el yaguarundi, especialmente en su densidad poblacional. El ocelote tuvo la densidad promedio y abundancia relativa más alta, mientras que el puma tuvo el ámbito hogareño más grande. El patrón de actividad diaria del puma fue mayormente diurno y crepuscular, el jaguar mayormente diurno y nocturno, el ocelote mayormente nocturno al igual que el margay mientras que el yaguarundí fue exclusivamente diurno. No se encontró evidencia de interacciones negativas al analizar los patrones de actividad espacial y temporal del puma, ocelote y margay. Por otra parte, los tres depredadores presentaron una gran coincidencia entre sus patrones de actividad y los de algunas de sus presas, pero solo el ocelote y el margay presentaron, además, probabilidades altas de ser observados en los sitios con una mayor frecuencia de avistamiento de sus presas. Las cinco especies de felinos han sido poco estudiadas, dificultando el análisis detallado de sus parámetros poblacionales lo cual, entre otras cosas, impide tener bases sólidas para generar estrategias de conservación. Este tipo de estudios son de relevancia para avanzar en el entendimiento del papel que interacciones como las de presa-depredador tienen en favorecer la co-existencia de especies en regiones de alta diversidad.

Palabras clave: fototrampeo, felinos, parámetros poblacionales, patrones de actividad temporal y actividad espacial.

SUMMARY

Knowledge about species' ecological parameters is crucial for a better understanding of the mechanisms that regulate their populations. For feline species, the understanding of such ecological aspects is fundamental, since they are key species in their ecosystems and most of them are threatened. Despite this, there is still a reduced number of studies analyzing felines' ecology and in particular the mechanisms that allow them to co-exist. In this thesis, the first chapter reviews the current level of knowledge about density, abundance, daily activity patterns and home ranges for the jaguar (*Panthera onca*), cougar (*Puma concolor*), ocelot (*Leopardus pardalis*), jaguarundi (*Puma yagouaroundi*) and margay (*Leopardus wiedii*). The second chapter reports the results from a camera trapping study designed to analyze spatial and daily activity patterns of *Puma concolor*, *Leopardus pardalis* and *Leopardus wiedii* and their potential prey, in polygon 1 of El Triunfo Biosphere Reserve. A total of 80 studies with population parameters were compiled for the five focal species. The most studied species were the jaguar and ocelot. The species with the least studies were the margay and jaguarundi, especially regarding their population density. The ocelot had the highest average density and relative abundance, while the cougar had the largest home range. The cougar's daily activity pattern was mostly diurnal and crepuscular; the jaguar was mostly diurnal and nocturnal; the ocelot and the margay were mainly nocturnal and the jaguarundi was exclusively diurnal. No evidence was found of negative interactions in time and space among felid species. The three predators showed great coincidence between their activity patterns and those of some of their potential prey, but only the ocelot and margay showed significantly high probabilities of being observed in sites with a greater sighting frequency of their prey. There are scant studies on the ecology of the five feline species studied, making it difficult to draw overall conclusions about their population parameters. This situation prevents having solid bases to generate conservation strategies. Studies like this are important to advance in the understanding of the role the prey-predator interactions plays to favor felid species coexistence in high diversity regions.

Keywords: camera trapping, felines, population parameters, temporal activity patterns and spatial activity.

II. INTRODUCCIÓN GENERAL

Los felinos son un grupo de carnívoros muy importante, ya que con su actividad influyen sobre las poblaciones de otras especies y sobre el funcionamiento del ecosistema (Ripple *et al.* 2014, Di Marco *et al.* 2014). El efecto más directo que estos depredadores pueden tener es el afectar la abundancia de sus especies presas a través de la mortandad directa, lo que a su vez puede tener un efecto sobre la vegetación al incluirse entre estas presas especies herbívoras (Ripple & Beschta 2004). Por ejemplo, se ha documentado que la extirpación de depredadores como los pumas puede provocar la modificación de la estructura del bosque y la dinámica de nutrientes al permitir un incremento en la abundancia de venados (Hornocker & Negri 2010, Ripple *et al.* 2014). Por otro lado, las altas abundancias de algunas especies de felinos como el margay, que se asocian a zonas de alta cobertura arbórea, se han usado como indicadores de condiciones favorables de hábitat (De Oliveira 1998). Además, especies como el jaguar también pueden fungir como especie sombrilla, ya que requieren áreas extensas para sobrevivir, presentan amplia distribución y se encuentran en una gran variedad de hábitats, por lo que su protección favorece a otras especies, razón por la cual esta especie es la más considerada en planes de conservación (Ceballos *et al.* 2002).

Desde otro ángulo, los carnívoros y algunas de sus presas, ungulados en su mayoría, han sido dos de los grupos más afectados a nivel mundial en cuanto a la reducción de sus poblaciones en los últimos 40 años, ya que para el año 2010 el 24% de las especies catalogadas en la IUCN se movieron una o dos categorías más hacia la de peligro de extinción (Di Marco *et al.* 2014). Además, a través del tiempo, el conflicto de los humanos con algunos carnívoros ha aumentado, especialmente para todas las especies de felinos. Esta situación afecta al 75% de las especies de felinos conocidas, principalmente las de mayor tamaño corporal (Inskip & Zimmermann 2009). Al ser disminuidas las poblaciones de felinos por efecto de alguna actividad como la cacería mayor a la tasa de crecimiento de la especie, se favorece su extinción (Bodmer *et al.* 1997). Por otra parte, las especies de felinos cuyas abundancia de presas es disminuida por las actividades humanas se vuelven a su vez más vulnerables a factores antrópicos de perturbación (Karanth *et al.* 2004, Carbone *et al.* 2011).

Se han realizado algunos estudios sobre el puma, el jaguar, el ocelote, el margay y el yaguarundí los cuales van desde la identificación de los individuos a través de las manchas para

conocer la densidad de sus poblaciones (Maffei *et al.* 2005, Di Bitetti *et al.* 2006, Kelly *et al.* 2008, Paviolo *et al.* 2009, Mendoza *et al.* 2011), el uso de la telemetría para estimar el tamaño de ámbito hogareño (Scognamillo *et al.* 2003, Dillon & Kelly 2008, Carvajal-Villarreal *et al.* 2012) y el análisis de su patrones de actividad diaria (Di Bitetti *et al.* 2006, Harmsen *et al.* 2011, Di Bitetti *et al.* 2010). Sin embargo, se han realizado pocos intentos de revisar la información sobre la variación de estos parámetros entre especies y hábitats. Asimismo, los mecanismos de coexistencia ligados al comportamiento evasivo con otras especies de felinos a nivel espacio-temporal y la relación presa-depredador, son interacciones poco estudiadas (Schoener 1974, Paviolo *et al.* 2009). En felinos, estas interacciones pueden ser causadas por la defensa de territorio, matanza interespecífica y la búsqueda de alimento. Por lo que resulta interesante tomar en cuenta la coexistencia entre las especies de felinos en tiempo y espacio, para conocer la importancia que las poblaciones de presas tienen sobre estos depredadores.

III. OBJETIVOS

OBJETIVOS GENERALES

1. Revisar el grado de conocimiento sobre parámetros poblacionales (densidad, abundancia, patrones de actividad a lo largo del día y ámbitos hogareños) del jaguar (*Panthera onca*), puma (*Puma concolor*), ocelote (*Leopardus pardalis*), yaguarundi (*Puma yagouaroundi*) y margay (*Leopardus wiedii*), generado con base en estudios de foto-trampeo y telemetría.
2. Analizar la relación existente entre los patrones de actividad a lo largo del día y actividad espacial de los felinos *Puma concolor*, *Leopardus pardalis* y *Leopardus wiedii*, y su relación con los de sus presas potenciales en la zona núcleo I de la reserva de la biosfera El Triunfo, Chiapas.

OBJETIVOS PARTICULARES

Capítulo I

Analizar, con base a información derivada de estudios de foto-trampeo y telemetría obtenida a partir de una revisión bibliográfica, las diferencias en parámetros poblacionales tales como: densidad, abundancia y patrones de actividad a lo largo del día entre *Panthera onca*, *Puma concolor*, *Leopardus pardalis*, *Puma yagouaroundi* y *Leopardus wiedii*.

Capítulo II

1. Analizar los patrones de actividad temporal (a lo largo del día) y espacial de *Puma concolor*, *Leopardus pardalis* y *Leopardus wiedii* en un bosque mesófilo de montaña dentro de la reserva de la biosfera de El triunfo, Chiapas.
2. Analizar la relación espacio-temporal de *Puma concolor*, *Leopardus pardalis* y *Leopardus wiedii* con sus presas potenciales en un bosque mesófilo de montaña dentro de la reserva de la biosfera de El triunfo, Chiapas.

IV. HIPÓTESIS

Capítulo II

1. Los patrones de actividad espacio-temporal de *Puma concolor*, *Leopardus pardalis* y *Leopardus wiedii*, tenderán a segregarse como una forma de evitar las interacciones inter-específicas negativas.
2. Los patrones espaciales y temporales de actividad de los tres felinos coincidirán con las de sus presas potenciales.

**CAPÍTULO I. CONOCIMIENTO ACTUAL DE LOS PATRONES DE
DENSIDAD, ÁMBITO HOGAREÑO Y ACTIVIDAD DIARIA EN *Panthera
onca*, *Puma concolor*, *Leopardus pardalis*, *Leopardus wiedii* y *Puma
yagouaroundi***

I. RESUMEN

El conocimiento de los parámetros poblacionales es clave para la conservación de especies de felinos, especialmente en aquellas más amenazadas. Asimismo, es importante contar con información de estos parámetros a lo largo de los ámbitos de distribución de las especies. A partir de una búsqueda y recopilación de literatura se analizó el grado de conocimiento actual y la variación interespecífica y entre hábitats, de la densidad, abundancia, actividad a lo largo del día y ámbitos hogareños del jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Puma concolor*), el ocelote (*Leopardus pardalis*), el yaguarundí (*Puma yagouaroundi*) y el margay (*Leopardus wiedii*) en estudios de foto-trampeo y telemetría. En total se recopilaron 80 estudios y en algunos casos, estos estudios presentaron estimaciones para más de un parámetro y para más de una especie. La mayoría de los estudios se enfocaron en el jaguar, ocelote y puma y pocos estudios se enfocaron al margay y al yaguarundí. Los hábitats más estudiados fueron las selvas húmedas y secas del neotrópico y los menos el bosque de pino y matorral. La especie con la densidad promedio más alta fue el ocelote. No se encontraron diferencias entre las abundancias relativas de las especies, así como tampoco en la abundancia de las especies entre hábitats (prueba de Kruskal-Wallis, $p > 0.05$). El tamaño de ámbito hogareño fue más grande para el puma que para el jaguar, y más grande para el yaguarundí que para el margay y el ocelote. El tamaño promedio del ámbito hogareño tendió a ser más pequeño en las hembras que en los machos de todas las especies. Las cinco especies de felinos presentaron actividad no uniforme a lo largo del día (prueba de uniformidad de Watson $p < 0.05$), el puma fue mayormente activo en el día y el crepúsculo, el jaguar en el día y en la noche, el margay y el ocelote fueron mayormente nocturnos, pero el margay presentó un porcentaje de actividad más alto que el ocelote, y el yaguarundí fue predominantemente diurno. Los resultados de la revisión indican que aunque este grupo incluye especies sumamente carismáticas, éstas no han sido estudiadas de manera exhaustiva, especialmente las de talla menor. El aún escaso número de estudios sobre las especies analizadas en conjunto con las diferencias en los métodos usados, dificultan la posibilidad de tener un panorama completo sobre los patrones de variación de sus parámetros poblacionales. Resulta un reto crítico resolver esta carencia de información comparable para tener una línea base que permita avanzar en el conocimiento ecológico de estas especies y en el desarrollo de estrategias para su conservación.

Palabras clave: esfuerzo de investigación, parámetros poblacionales, felinos, densidad, abundancia relativa, patrones de actividad diaria, ámbito hogareño.

ABSTRACT

Knowing about population parameters is key for the conservation of feline species, especially those that are more endangered. Also, it is important to have information on these parameters throughout the species' distribution areas. Through literature review and analysis, we evaluated the level of current knowledge and the variation of density, abundance, activity throughout the day, and home ranges of the jaguar (*Panthera onca*), cougar (*Puma concolor*), ocelot (*Leopardus pardalis*), jaguarundi (*Puma yagouaroundi*) and margay (*Leopardus wiedii*) based on camera trapping and telemetry data. A total of 80 studies were compiled. Most studies focused on the jaguar, ocelot and cougar, and few studies focused on the margay and jaguarundi. The most studied habitats were the moist and dry rainforests and the least studied were the pine forests and scrubs. The species with the highest average density was the ocelot. No differences were found between the relative abundances of the species, nor in the species' abundance between habitats (Kruskal-Wallis test, $p > 0.05$). Home range size was bigger for the cougar than for the jaguar, and bigger for the jaguarundi than for the margay and ocelot. Average home range size tended to be smaller in females than in males for all the species. All five feline species showed non-uniform activity throughout the day (Watson test, $p < 0.05$), the cougar was mostly active during the day and twilight, the jaguar during the day and night, the margay and ocelot were mostly nocturnal, but the margay showed a higher activity percentage than the ocelot, and the jaguarundi was predominantly diurnal. The results indicate that even though this group includes highly charismatic species, they haven't been studied thoroughly, especially those with smaller body size. A lack of knowledge and a bias in information, along with the variability in methods used to estimate several parameters, make comparisons among species and habitats difficult. Thus, it becomes urgent to increase the availability of comparative data to have a baseline to advance our ecological knowledge of these species and develop sounder conservation strategies.

Keywords: research effort, population parameters, felines, density, relative abundance, daily activity patterns, home range.

II. INTRODUCCIÓN

Los felinos son importantes en su hábitat porque influyen sobre el funcionamiento del ecosistema al controlar la abundancia de las poblaciones de otros depredadores más pequeños (mesodepredadores) (Terborgh 1990, Miller & Rabinowitz 2002, Ceballos *et al.* 2007). Por otra parte, el estudio de la biología básica de los felinos es particularmente urgente por ser mamíferos que se encuentran sujetos a una fuerte amenaza a consecuencia de las actividades humanas como la cacería y la pérdida de su hábitat (Miller & Rabinowitz 2002, Paviolo *et al.* 2009b).

En el neotrópico se han registrado 12 especies de felinos (Clavijo & Ramírez 2009), cinco de las cuales tienen ámbitos de distribución amplios y comparten hábitats similares (Ceballos y Oliva, 2005). Estas especies son: jaguar (*Panthera onca*), puma (*Puma concolor*), ocelote (*Leopardus pardalis*), yaguarundi (*Puma yagouaroundi*) y margay (*Leopardus wiedii*) (Aranda, 2000). La lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN 2014) incluye al jaguar y al margay en la categoría de especies casi amenazadas y al resto de las especies en la categoría de preocupación menor. Sin embargo, en la Norma Oficial Mexicana 059 (SEMARNAT 2010) el yaguarundi está catalogado como una especie amenazada, y el jaguar, ocelote y margay en peligro de extinción.

Dada la importancia ecológica de los felinos como depredadores y su grado de amenaza, resulta de gran importancia generar conocimiento sobre los factores que influyen sobre su dinámica poblacional. Los métodos que tradicionalmente se han empleado en mamíferos silvestres para la estimación de su abundancia, densidad y caracterización de sus patrones de actividad, han involucrado el uso de transectos estandarizados para registrar los avistamientos directos y también para obtener evidencia indirecta de su presencia tal como pisadas y excretas (Muñoz-Pedrerros *et al.* 1995, Aranda 1998). Sin embargo, este tipo de métodos tienen una efectividad limitada cuando se emplean en lugares con vegetación muy cerrada, como es el caso de los bosques tropicales, y cuando involucran especies que rehúyen al contacto directo con los humanos (Silveira *et al.* 2003, Monroy-Vilchis *et al.* 2011a). Afortunadamente, en los últimos años el surgimiento de las cámaras trampa ha permitido contar con una herramienta muy eficiente para registrar la presencia y actividad de una gran variedad de especies de mamíferos, aun los más raros y evasivos (Karanth & Nichols 1998, Silver *et al.* 2004). Un rasgo que hace a los felinos particularmente aptos para estudiarlos mediante foto-trampeo es que la presencia de marcas distintivas en su cuerpo permite la identificación individual y por ende la aplicación de modelos de marcaje y recaptura para el cálculo

de la densidad de sus poblaciones (Mendoza *et al.* 2011). Este enfoque se ha aplicado con éxito en tigres (Karanth 1995, Karanth 1995, Karanth & Nichols 1998), leopardo y pantera nebulosa (Borah *et al.* 2013), jaguares (Silver *et al.* 2004, Silveira *et al.* 2009, Sollmann *et al.* 2011, Portillo Reyes & Hernández 2011, Núñez-Pérez 2011) ocelotes (Maffei *et al.* 2005, Di Bitetti *et al.* 2006, Monroy-Vilchis *et al.* 2011b) y lince (Mendoza *et al.* 2011).

En general la variación de los parámetros poblacionales en felinos se encuentra asociada a factores como la abundancia de sus presas, la condición de su hábitat, las interacciones de competencia y/o depredación entre ellos y la diferenciación entre los requerimientos de hembras y machos (Sunquist & Sunquist, 2002). Por ejemplo, se ha encontrado en algunos casos que las abundancias de ocelotes pueden ser de dos a tres veces más altas en zonas conservadas que en zonas alteradas (Di Bitetti *et al.* 2008), y que esta especie, puede afectar negativamente la abundancia de otras especies de menor tamaño, como los margays y yaguarundis, debido a interacciones de competencia y depredación (De Oliveira *et al.* 2010). Además, también se ha observado una variación general en el aumento de la densidad en jaguares y ocelotes en zonas de alta precipitación, lo cual ha sido visto como un signo indirecto de alta abundancia de presas (Noss *et al.* 2006, Di Bitetti *et al.* 2008, De Oliveira *et al.* 2010). Por lo que podríamos esperar que en ambientes más húmedos las densidades de los felinos sean mayores. El tamaño de ámbito de hogar por su parte, puede ser un signo que refleje la productividad de un sitio, por lo que en una gran cantidad de carnívoros y en especial los de los felinos, el tamaño del territorio ha sido útil para conocer los niveles de productividad (Nilsen *et al.* 2005). Por otra parte los patrones de actividad a lo largo del día y en el espacio de los depredadores, pueden ser afectados por los patrones de sus presas principales. El ocelote presenta una distribución que se relaciona a las de sus presas y su actividad a lo largo del día, tiende a seguir los patrones de actividad de pacas y armadillos (Bustamante 2008, Pérez-irineo & Santos-Moreno 2014). Asimismo, los jaguares tienden a seguir patrones de actividad de armadillos en ciertas fases lunares (Harmsen *et al.* 2011). Por todo lo anterior, resulta de gran valor revisar la información existente sobre estos parámetros poblacionales, con el fin de profundizar en el conocimiento ecológico de estas especies.

De esta manera, el objetivo de este estudio es hacer una revisión y síntesis del grado de conocimiento actual de los patrones de densidad, abundancia, ámbitos hogareños y patrones de actividad a lo largo del día del jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Puma concolor*), el ocelote

(*Leopardus pardalis*), el yaguarundi (*Puma yagouaroundi*) y el margay (*Leopardus wiedii*), a partir de estudios de foto-trampeo y telemetría.

III. MÉTODOS

Recopilación de datos y características de la búsqueda bibliográfica. La búsqueda de literatura se centró en las siguientes bases de datos especializadas en línea: BioOne, Springerlink, Viex, EBSCOhost, RSCjournals, Science Direct, Google académico y Wiley. En esta búsqueda se utilizaron combinaciones de las siguientes palabras clave: cámaras trampa (camera traps, remote camera), foto-trampeo (camera-trapping), densidad (density), ámbito hogareño (home range), telemetría (telemetry), patrones de actividad (activity patterns, circadian cycles) y abundancia relativa (relative abundance). Además, se hicieron búsquedas utilizando los nombres científicos y comunes de las especies y se revisó la literatura citada de los documentos recopilados con el fin de identificar estudios adicionales que pudieran ser agregados a las bases de datos. Se le dio prioridad a estudios publicados en revistas indizadas, aunque en menor medida se incluyeron memorias de congresos y reportes técnicos.

Organización y estandarización de la base de datos. La literatura encontrada se agrupó por tema y por especie y de manera general se registró el año de publicación, el autor, la localidad de estudio y el hábitat estudiado. Para los estudios de densidad se tomaron los valores estimados de individuos por 100 km² y características del muestreo general como: duración en días, número de cámaras-trampas usadas y método de selección de sitios para la colocación de cámaras. Cuando el estudio presentaba la estimación de abundancia como el no. de registros/100 días cámara-trampa se tomó directamente ese valor, aunque se corroboró dividiendo el número de registros reportados entre el total de días cámaras trampa multiplicado por 100. Se obtuvieron los valores de ámbito hogareño de cada especie en km² y se distinguió si el tamaño de ámbito reportado era para hembras o machos. Para analizar los patrones de actividad, se obtuvo el no. de registros fotográficos de cada especie para cada hora del día y los datos en su mayoría fueron tomados directamente de las gráficas presentadas en los estudios con ayuda del programa DataThief III (Tummers 2006), ya que no se presentaba la frecuencia de registros como tal. Los estudios que agrupan los registros en intervalos de dos o más horas fueron descartados debido a que no podían ser comparados.

Se agruparon los diferentes tipos de hábitat en donde se realizaron los estudios recopilados en las siguientes categorías generales: selvas húmedas (bosques tropicales lluviosos, bosques Atlántico y bosques tropicales) y selvas secas (bosques deciduos, selvas caducifolias, bosques subtropicales de hoja ancha y bosques secos tropicales). Todos los demás hábitats que no entraron en alguna de estos dos tipos de selvas se mantuvieron con su nombre original.

Análisis de datos. Dado que las estimaciones de la densidad que se recopilaron resultaron de la aplicación de métodos muy diversos, no se realizaron pruebas estadísticas para su comparación. Se promediaron las densidades reportadas para cada especie por tipo de hábitat. Al realizar estos promedios se distinguió entre los estudios que incluían a otras especies de felinos y los que eran específicos para una sola. En los casos de abundancia también se promediaron los valores, pero ya que los registros estaban estandarizados a 100 días cámara trampa, se realizó una prueba de Kruskal-Wallis para ver si las abundancias de cada especie eran diferentes con respecto al hábitat. Para analizar los patrones de actividad de cada especie se realizó la prueba de uniformidad de Watson y se calculó el porcentaje de registros de actividad durante el día (7:00 a 17:00 h), la noche (20:00 a 4:00 h) y el crepúsculo (5:00 a 6:00 h y 18:00 a 19:00 h).

IV. RESULTADOS

En total se recopilaron 80 estudios y en algunos casos estos estudios presentaron estimaciones para más de un parámetro. En 32 de estos estudios se presentaron estimaciones de densidad, en 35 de abundancia relativa, en 33 de ámbito hogareño y en 16 de patrones de actividad. El 84.4% (n=27) de los estudios con estimaciones de densidad reportaban este dato para una sola especie, mientras que 15.6% (n=5) lo hacían para más de una especie. El 77.1% (n=27) de los estudios que presentaban abundancias relativas lo hacían para una sola especie mientras que el 22.9% (n=8) lo hacían para más de una especie. En tamaños de ámbito hogareño el 15.15% (n=5) de los estudio presentaron estimaciones para más de una especie y 85% (n=28) para una sola. Finalmente, el 31.25% (n=5) de los estudios presentaron información sobre los patrones de actividad para más de una especie y 68.75% (n=11) para sólo una especie.

Las especies mejor representadas en los estudios de densidad, abundancia relativa y tamaño de ámbito hogareño fueron el jaguar y el ocelote. Para los estudios de los patrones de

actividad la especie mejor estudiada fue el puma. La especie menos representada en todos los parámetros poblacionales fue el yaguarundi.

Los estudios sobre densidad poblacional abarcaron ocho tipos distintos de hábitat: selva seca, selva húmeda, matorral seco, sabana, pantano, bosque de galería, bosque templado y desierto. De los ocho hábitats tres fueron los que presentaron más estimaciones: selva seca, selva húmeda y sabana. Las densidades promedio del jaguar fueron más altas en selvas húmedas y secas comparadas con las encontradas en las sabanas. Las densidades de puma no presentaron mucha variación en los cuatro hábitats comparados, al igual que los ocelotes entre selva húmeda y seca (Fig. 2).

La abundancia fue estimada en cuatro tipos principales de hábitat: selva seca, selva húmeda, bosque subtropical semi-deciduo y selva húmeda con sabana. La selva húmeda fue el hábitat con mayor número de registros, pero el bosque subtropical semi-deciduo fue el único en común estudiado para todas las especies (Fig. 4). Los ocelotes parecen ser más abundantes en selvas húmedas y los jaguares en selvas secas, mientras que las demás especies no mostraron una diferencia clara entre hábitats.

Los ámbitos hogareños fueron estimados en ocho tipos distintos de hábitat: sabana, selva húmeda, bosque subtropical, selva seca, matorral espinoso, bosque de encino y matorral, pantano y pradera. La selva húmeda fue el hábitat mejor representado para las cinco especies. Debido a que las especies contaron con muy pocos registros fue difícil observar contrastes entre hábitats (Fig. 7). Sin embargo, los ámbitos de hogar promedio en selva húmeda para ocelotes, parecen ser más grandes que en la sabana y el matorral. Para el jaguar también parece haber un aumento en pantanos con respecto a la selva húmeda.

Tipo de diseños utilizados para estimar densidad de felinos con fototrampeo. En el 87.5% (n=28) de los estudios revisados se utilizó únicamente cámaras trampa para generar las estimaciones de densidad. En una proporción menor de los estudios (12.5%) se utilizaron cámaras trampa en combinación con telemetría. Tres de estos estudios fueron con jaguar y uno con ocelote. Las estaciones de foto trampeo para todos los estudios estuvieron compuestas por dos cámaras, dispuestas una frente a otra. Sólo en el 65.6% (n=21) de los estudios se presentaron de manera clara los criterios seguidos para definir la ubicación de las estaciones de muestreo. Estos criterios se basaron en la facilidad del acceso al área de estudio y la evidencia previa de la presencia de la

especie estudiada. En los estudios enfocados a ocelotes la distancia entre estaciones fue menor que la utilizada en estudios de pumas y jaguares. La duración de los estudios para todas las especies en general no fue mayor a tres meses (Tabla 1a).

Variación en las estimaciones de densidad y abundancia relativa. Las densidades más altas fueron observadas para el ocelote, seguidas por las obtenidas para el puma y por último el jaguar. Las densidades promedio para el jaguar no se vieron afectadas cuando los estudios incluían a más especies, pero en el puma y especialmente en el ocelote la densidad promedio fue mayor cuando esta especie fue estudiada en conjunto con otras (Fig.1).

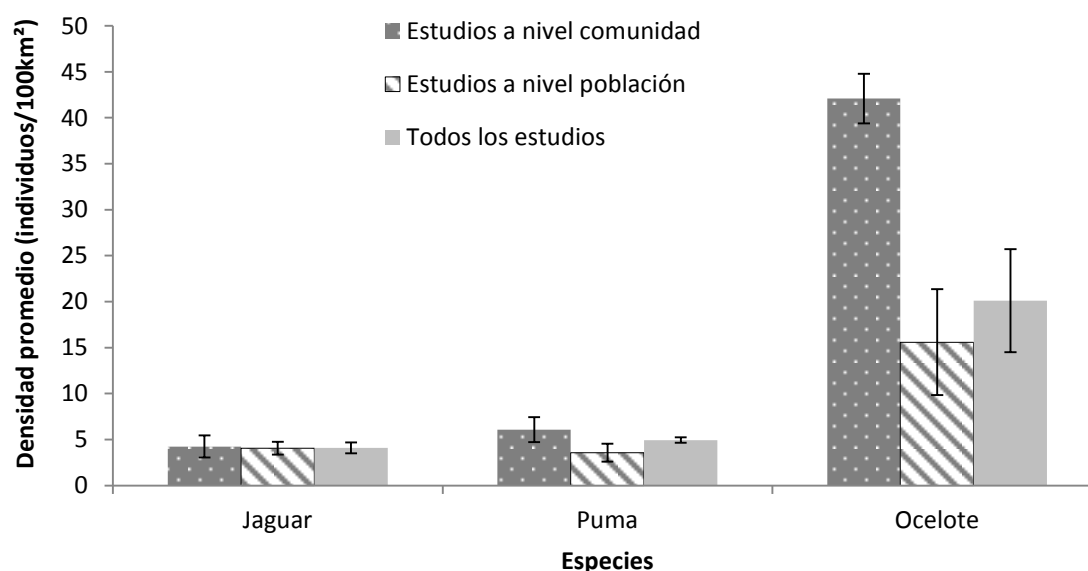


Figura 1. Variación en la densidad (n=45) estimada para cada especie en estudios a nivel poblacional y comunidad. Las barras de error corresponden al error estándar.

Las densidades para jaguares, pumas y ocelotes fueron muy variadas dependiendo del lugar donde se estudiaron, para el jaguar las más altas se reportan en bosques secos de Bolivia, 14.80 ind/100 km², mientras que las densidades más bajas se reportan en Brasil en la sabana, 0.29 ind/100 km². Para pumas las densidades más altas se reportan en Panamá en bosques húmedos, 11.2 ind./100 km² y las más bajas en selva húmeda en Argentina, 0.67 ind/100 km². Para los ocelotes, las densidades más altas se reportan en Bolivia en bosque seco, 44.75 ind/100 km² y las más bajas en Belice en bosque de pino, 2.31 ind/100 km².

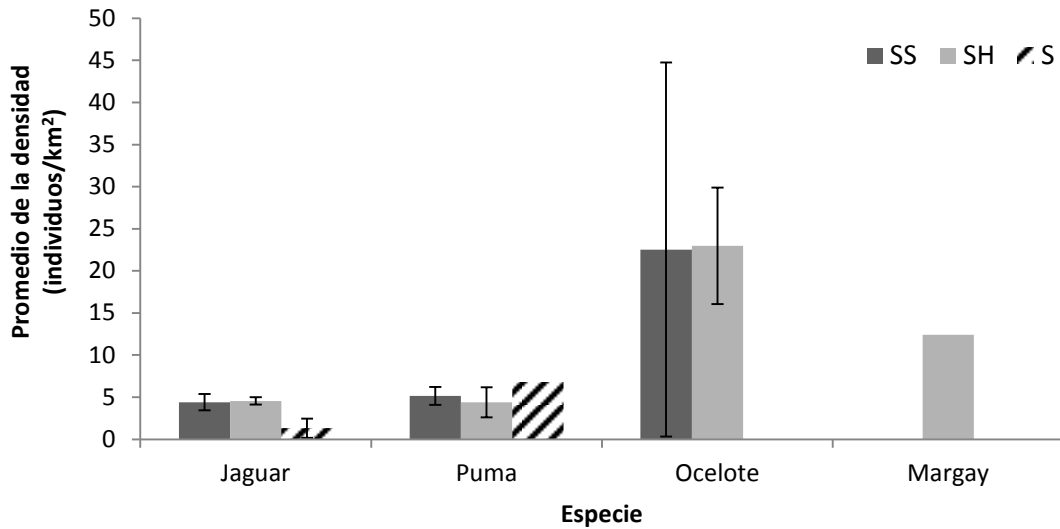


Figura 2. Comparación de la densidad por especie entre los tres hábitats con más estimaciones. SS= Selva seca, SH=Selva húmeda y S=Sabana. Las barras de error corresponden al error estándar.

La abundancia relativa promedio más alta encontrada fue para el ocelote, seguida del jaguar y el puma y por último el margay, siendo el yaguarundi la especie con menos registros (Fig. 3). Por otro lado, al explorar la relación de la abundancia de cada especie (jaguar, puma, ocelote, margay) con el tipo de hábitat (selva seca, selva húmeda, bosque semideciduo, sabana y pantanal), únicamente para los hábitats que presentaron más de dos registros, no se encontraron diferencias significativas según la prueba de Kruskal-Wallis ($p > 0.05$).

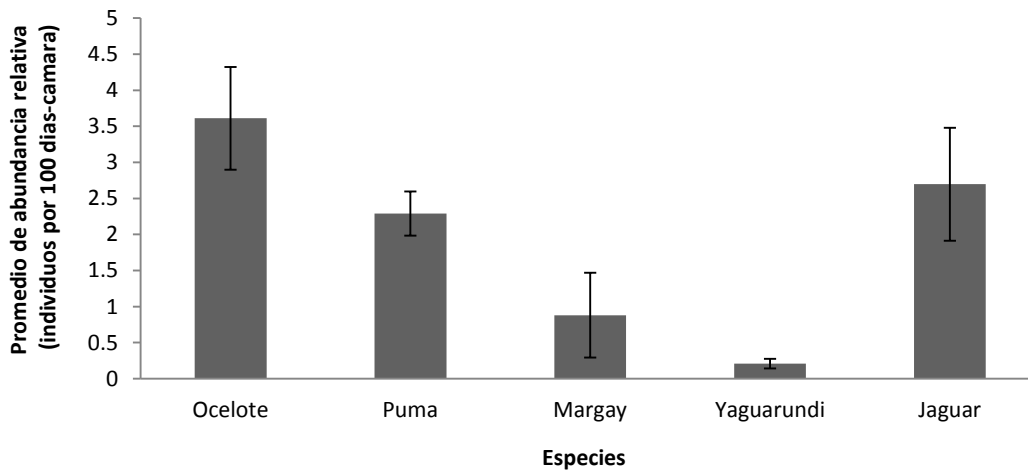


Figura 3. Comparación de las abundancias relativas estimadas para cada especie con base a foto-trampeo. Las barras de error corresponden al error estándar.

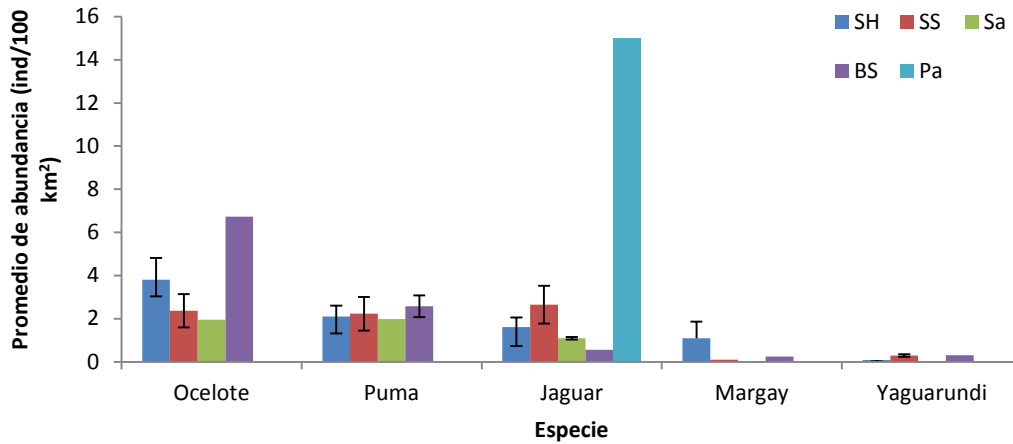


Figura 4. Abundancia relativa promedio por hábitat para cada especie. Sa=Sabana, SH=Selva húmeda, BS=Bosque subtropical, SS=Selva seca y Pa=Pantano. Las barras de error corresponden al error estándar.

Variación en el tamaño de ámbito hogareño. En general, el promedio del tamaño del ámbito hogareño para el puma fue mayor que para los otros felinos con 174 km². El jaguar, con 78.66 km², también presentó diferencias entre ocelote y margay. Pero el ocelote, con un promedio de 13.76 km², no pareció ser tan distinto al del margay con 12.73 km². El yaguarundi sólo presentó dos registros promedio de 54.2 km² (Fig. 5). El puma presentó la mayor variación en los promedios de ámbito entre 94.5 y 272.5 km², el ocelote entre 1.98 y 29.3 km², el margay entre 4.1 y 16 km², y el jaguar entre 22.2 y 161 km².

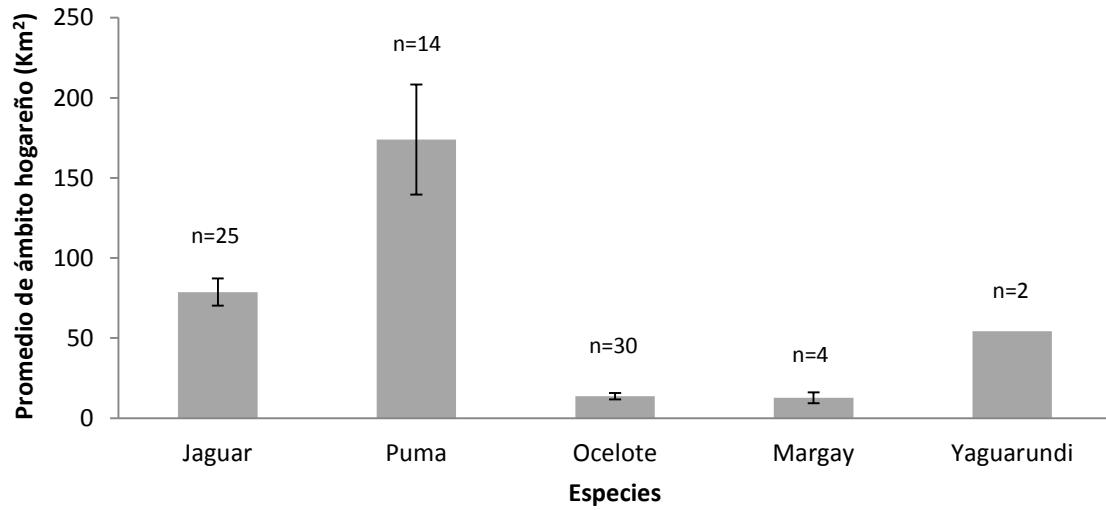


Figura 5. Comparación de los promedios de ámbito hogareño estimado para cada especie (n=75 estimaciones) con base a telemetría. Las barras de error corresponden al error estándar.

Cuando el ámbito hogareño promedio de las distintas especies se separó por sexo, los machos presentaron los ámbitos más grandes en comparación con el de las hembras para todas las especies (Fig. 6). En general, los ámbitos hogareños más amplios se presentaron para los machos de puma, mientras que los más pequeños para hembras del margay.

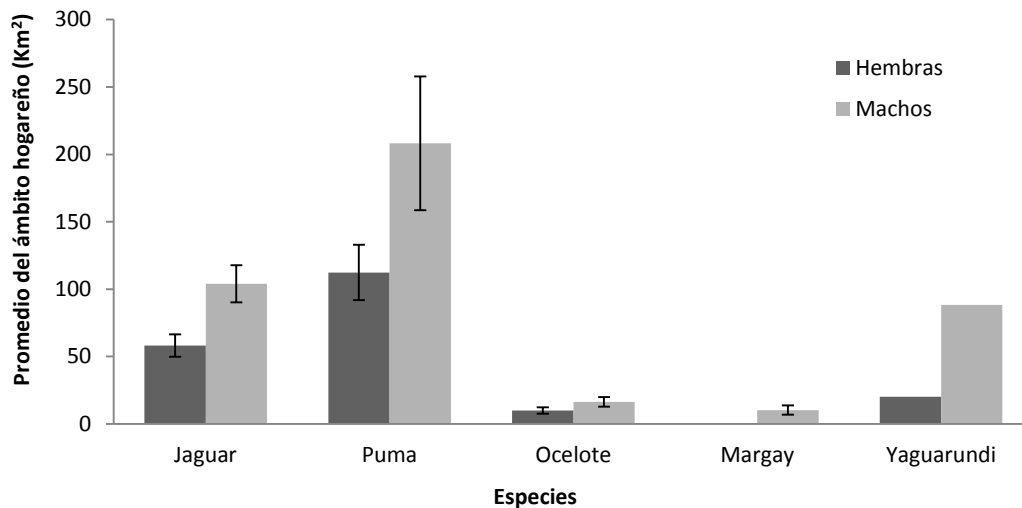


Figura 6. Comparación de los promedios de tamaño de ámbito hogareño entre hembras y machos de cada especie. Las barras de error corresponden al error estándar.

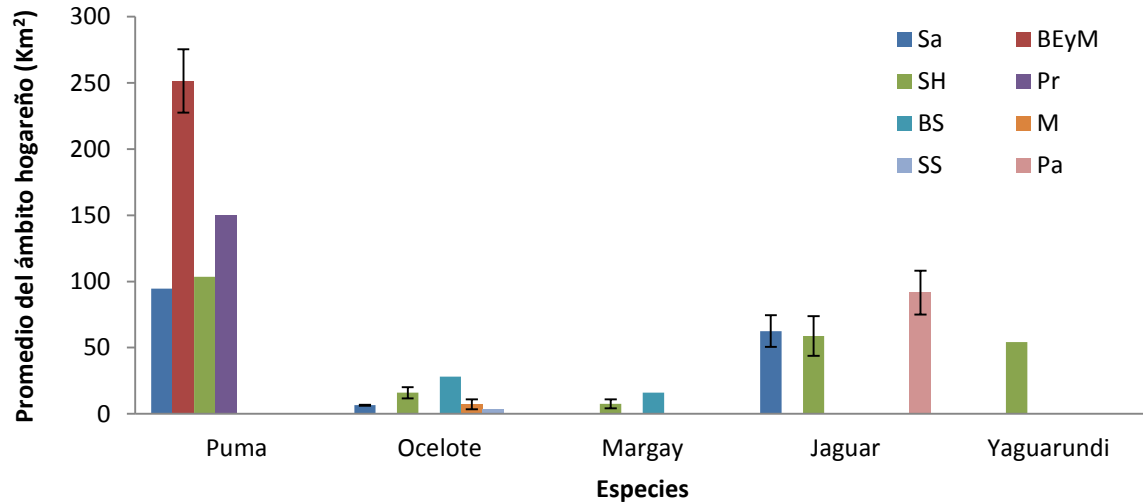


Figura 7. Ámbitos hogareños promedio por hábitat para cada especie. Sa=Sabana, SH=Selva húmeda, BS=Bosque subtropical, SS=Selva seca, M=Matorral espinoso, Beym=Bosque de encino y matorral, Pa=Pantano y Pr=Pradera. Las barras de error corresponden al error estándar.

Variación en los patrones de actividad. Los patrones de actividad de todas las especies fueron significativamente no uniformes a través del tiempo ($p < 0.05$), indicando que ciertas horas del día son preferidas: pumas ($W=1.7$, $p < 0.05$), jaguar ($W=1.74$, $p < 0.05$), ocelote ($W=36.13$, $p < 0.05$), margay ($W=2.73$, $p < 0.05$) y yaguarundi ($W=1.7$, $p < 0.05$). Al comparar los patrones de actividad para todas las especies, se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$). El puma fue más diurno y crepuscular (42% y 42% de registros respectivamente), el jaguar también presentó los mismos porcentajes de registros pero para la noche y el día (45% y 45% de registros respectivamente). El ocelote fue mayormente nocturno (66% de registros) al igual que el margay (72% de registros), mientras que el yaguarundi fue la única especie predominantemente diurna (89% de registros).

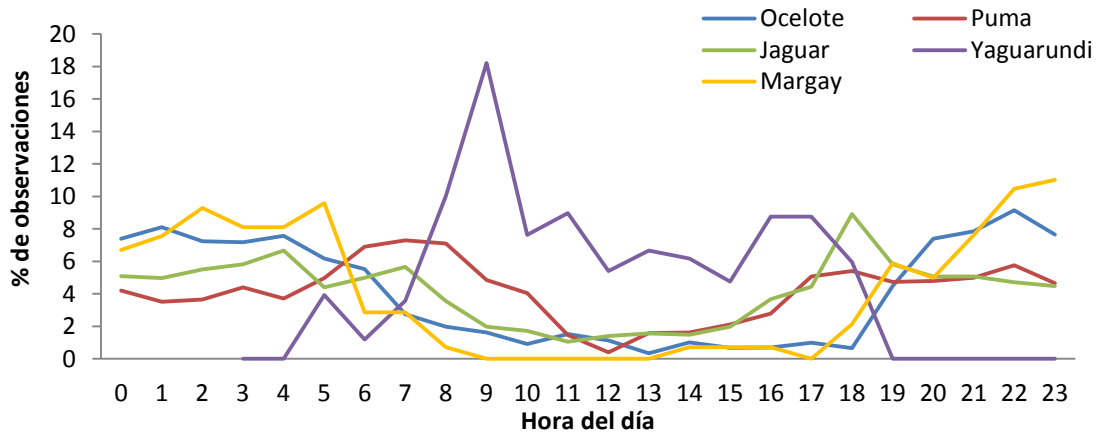


Figura 8. Porcentaje de observaciones totales de cada especie que se presentó en las distintas horas del día.

V. DISCUSIÓN

Densidad y abundancia relativa. Se han realizado pocas comparaciones entre las densidades de felinos en el neotrópico (Dillon 2005, Moreno & Bustamante 2007, Di Bitetti et al. 2010) y hasta ahora no se había comparado a nivel general las densidades del puma, el jaguar y el ocelote. En este estudio se encontraron densidades más altas para ocelotes comparadas con las del puma y el jaguar, algo que también se ha observado a nivel regional en Argentina (Di Bitetti et al. 2010). Las variaciones en los estudios de densidades y abundancias para algunas especies posiblemente se deba a tres factores principales: la biología de la especie y su relación con los demás felinos y sus presas, diferencias en el tipo de hábitat y posiblemente al problema relacionado con su detectabilidad. En relación con las demás especies, se sabe que a diferencia de pumas y jaguares que tienen una mayor competencia por el alimento, los ocelotes son especies capaces de evitar a felinos más grandes y a su vez ejercer presión sobre las de menor tamaño (Moreno & Bustamante 2007, Di Bitetti et al. 2010, De Oliveira et al. 2010). Las abundancias de las presas también pueden determinar la abundancia de algunas especies de felinos (Karanth & Nichols, 2002, Harmsen et al. 2011) especialmente para el ocelote, ya que normalmente sus presas tienen tasas de reproducción mucho mayores que las de las presas de felinos de talla mayor (Emmons 1987). Sin embargo, esta variación de las abundancias en relación a distintos factores no es muy claro y requiere de más estudios (Di Bitetti et al. 2010).

En esta revisión no se encontraron diferencias claras cuando se compararon las densidades de las distintas especies entre distintos hábitats. Sin embargo, no se descarta que estas variaciones puedan darse, ya que en un estudio realizado en los bosque secos de Bolivia y bosques húmedos de Belice con pumas y jaguares, el promedio de la densidad de pumas fue más grande que la de jaguares en bosques secos, y la de los jaguares mayor que la de pumas en bosques húmedos (Noss *et al.* 2006). Así mismo, los pumas en el bosque seco del Chaco en Bolivia tienen densidades más altas comparadas con las que presentan en los bosques húmedos tropicales y subtropicales de Belice y Argentina (Kelly *et al.* 2008), variaciones que también fueron observadas en este estudio de revisión donde los pumas tienen abundancias un poco mayores en selvas secas comparadas con las selvas húmedas. Se ha sugerido que esto puede deberse a que los pumas son más adaptables que los jaguares a climas cálidos, por lo que en estos ambientes no tienen competidores y pueden llegar a ser muy abundantes (Emmons 1987). Los resultados de esta revisión de densidad y abundancia, enfatizan la importancia de evaluar a toda la comunidad de felinos en distintos hábitats ya que hasta el momento no es posible tener conclusiones sólidas sobre los patrones de variación en sus distintas zonas de distribución.

Aunque en este estudio no se evaluó la diferencia en la densidad dependiendo del estado de conservación del hábitat, debido a que las estimaciones encontradas fueron muy pocas por tipo de hábitat, cabe destacar que este es otro factor que afecta la densidad de las especies (Di Bitetti *et al.* 2010), como en el estudio de estimación de densidad llevado a cabo para jaguar, puma y ocelote en tres sitios con distinto grado de conservación y presión de caza, en el cual el sitio más conservado presentó la densidad más altas para todos los felinos (Paviolo *et al.* 2009).

Por otra parte, se encontró una mayor cantidad de estudios donde la abundancia relativa era estimada, muy posiblemente porque no requiere de identificación individual y dependiendo del enfoque del estudio, puede ser suficiente para dar seguimiento a las poblaciones y se puede utilizar para comparar entre otros sitios (Maffei *et al.* 2002). Las especies con menos datos de densidad fueron las de tamaño corporal pequeño como el margay (*Leopardus wiedii*) y el yaguarundi (*Puma yagouaroundi*). Seguramente porque las densidades no pueden ser estimadas cuando las capturas son muy bajas (Aranda 2000, Azuara & Medellín 2007). Además, para la estimación de densidad se requiere obtener re-capturas de un mismo individuos, lo que no es necesario para estimar

abundancia relativa (Tobler & Powell 2013). Sin embargo, esta limitación en estimaciones de densidad también pudiera estar ligado a la preferencia que se le ha dado al estudio de las especies de tamaño grande y con mayor riesgo como el jaguar (Conde *et al.* 2011). A pesar de ser más complicada la identificación individual en pumas, se encontraron bien representados en los estudios de densidad basados en el uso de marcaje-recaptura (Kelly *et al.* 2008, Harmsen *et al.* 2010a, Harmsen *et al.* 2010b). Esto se puede deber muy posiblemente a que es la especie mejor distribuida en América con abundancias relativamente altas (Harmsen *et al.* 2010b).

Métodos para estimar densidad. Los métodos para estimar densidad de felinos con cámaras trampa han sido muy utilizados en los últimos años, no obstante, los estudios que han aplicado este método también han servido para poner en evidencia algunas de sus limitaciones, las cuales incluyen aspectos relacionados con: la dificultad de identificar de manera fidedigna a todos los individuos fotografiados, la modificación de las marcas naturales con el tiempo, la baja tasa de recaptura, la violación a los supuestos de los modelos de marcaje-recaptura, etc. (Yoshizaki *et al.* 2009). Por otra parte, cabe destacar que aún dentro del grupo de los felinos hay especies que no presentan marcas naturales, por lo que los modelos de marcaje y recaptura no son aplicables a todas las especies de felinos. Es necesario por lo tanto, contar con métodos para estimar la densidad poblacional más flexibles y de aplicación más generalizada. Adicionalmente los métodos en general también deberían ser explicados de manera más clara con el fin de poder fundamentar otros estudios en el futuro (Foster & Harmsen 2012).

Ámbitos hogareños. Las especies de felinos más grandes tienden a necesitar mayores extensiones de territorio para cubrir sus requerimientos alimenticios, lo que también hace que presenten tamaños de ámbito hogareño más grandes (Lindstedt *et al.* 1986, Swihart *et al.* 1988). De esta manera se esperaría que especies de tamaños corporales parecidos tuvieran ámbitos hogareños igualmente similares. Los resultados mostraron que especies de talla grande como el puma y el jaguar muestran tamaños de ámbito hogareño significativamente distintos. Probablemente esto se deba una diferenciación relacionada con su adaptabilidad y alimentación, ya que se ha reportado que los jaguares al ser más generalistas tienden a tener ámbitos de hogar más pequeños que los pumas (Harmsen *et al.* 2009). Por otro lado no se encontraron diferencias muy marcadas entre ámbitos hogareños del ocelote y el margay, posiblemente porque ambos tienen requerimientos alimenticios similares (Oliveira 1998, Payan *et al.* 2008).

En relación con el sexo de la especie, es bien sabido que los machos necesitan de ámbitos de hogar mucho mayores que las hembras, debido a que un territorio más grande les proporciona una buena abundancia de presas pero sobre todo una mayor coincidencia con hembras. Las hembras por otro lado necesitan ámbitos hogareños mucho más pequeños para conseguir alimento sin tanto gasto de energía para el cuidado de sus crías (Sunquist & Sunquist 2002). La diferencia entre sexos fueron registradas en el ocelote (Moreno *et al.* 2012), pumas (Elbroch & Wittmer 2012), jaguares (Rabinowitz & Nottingham 1986) y yaguarundis (Konecny 1989). En términos generales, los datos del tamaño de ámbito hogareño obtenidos de los estudios revisados fueron limitados e incluso casi inexistentes para el margay (*Leopardus wiedii*) y el yaguarundi (*Puma yagouaroundi*). La mayoría de los estudios con telemetría encontrados para estas especies, se remontan a fines de los 80's y sólo una pequeña porción son recientes.

Patrones de actividad. Los patrones de actividad de algunas especies de felinos son muy restringidos hacia ciertos horarios del día, el margay por ejemplo, es una especie que presenta actividad nocturna y crepuscular en prácticamente todos los hábitats estudiados, con registros poco frecuentes durante las horas del día. La actividad diurna del margay únicamente es reportada en bosques atlánticos de Brasil entre las 14 y 15 horas (Oliveira-Santos *et al.* 2012) y para las 8 y las 14 horas en la vertiente oriental de los Andes en Ecuador (Vanderhoff *et al.* 2011). El yaguarundi por el contrario, presenta actividad preferente diurna, sin registros de actividad antes de las 5 horas y después de las 18 horas (Maffei *et al.* 2007, Di Bitetti *et al.* 2010). El margay y yaguarundi presentaron la mayor actividad contrastante, lo que se ha propuesto como el mecanismo más evidente para explicar cómo estos felinos pueden coexistir (Di Bitetti *et al.* 2010), ya que estas dos especies también presentan la morfología más similar entre las especies de felinos neotropicales (Kiltie 1984).

Los patrones de actividad de distintos felinos pueden ser registrados fácilmente con el uso de cámaras-trampas, no obstante, fueron pocos los estudios encontrados para las cinco especies. Una de las principales limitantes para la recopilación de la información, fue la relacionada con la forma en la que los resultados eran presentados en los estudios, los cuales en la mayoría de los casos eran más descriptivos sin una representación gráfica, además, en los casos donde existían pocos registros, las horas del día tendían a agruparse dificultando la comparación entre estudios. Esta limitante en la disponibilidad de estudios pudo influir en la cantidad de tipos de hábitat

encontrados, pese a ello de manera general, nuestros resultados muestran que los patrones de actividad a lo largo del día no han sido ampliamente estudiados para las áreas de distribución de las cinco especies.

VI. CONCLUSIÓN Y RECOMENDACIONES

Los estudios de la biología básica de las especies de felinos son muy importantes. Es necesario poner especial atención en generar información sobre distintos parámetros poblacionales en todas las especies de felinos, tanto de tamaño grande como pequeño, en una amplia variedad de tipos hábitats, para que de esta manera se puedan entender mejor la dinámica de sus poblaciones y sus posibles tendencias futuras.

El auge en el uso de foto-trampas para los estudios de felinos silvestres del neotrópico no ha resultado aún en una mayor disponibilidad de estimaciones de densidad y patrones de actividad. Para promover los estudios de estimación de densidad y dar solución a los problemas que se presentan en el análisis de la información generada a partir de fototrampeo, es importante la cooperación de grupos multidisciplinarios que permitan profundizar de manera más específica en la aplicación de nuevos métodos. Por otro lado, la estandarización de resultados relacionados con los patrones de actividad, estimaciones de densidad y hábitos hogareños nos dará la posibilidad de describir y comparar mejor a las especies en todo su rango de distribución, mejorando en gran medida nuestra comprensión de los mecanismos que favorecen su coexistencia.

Se sugiere tomar muy en cuenta los supuestos del modelo a elegir para estimar densidad de población, según la necesidad y los datos con los que se cuentan; por ejemplo, si la calidad de las imágenes tomadas con las cámaras trampa no es muy buena y no es posible el reconocimiento individual será mejor un utilizar método que no requiera identificación (Rowcliffe *et al.* 2008).

VII. AGRADECIMIENTOS

Este capítulo se desarrolló bajo la guía de los profesores Eduardo Mendoza, Ireri Suazo y José A. Montoya Laos. Se agradece al Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para la realización de este estudio.

VIII. APÉNDICE

Tabla 1a. Promedio de las distancias entre cámaras trampa y tiempo de duración de los estudios para jaguar, puma y ocelote. EE=Error estándar.

<i>Especie</i>	<i>Promedio ± EE (Distancia entre cámaras trampa/Km)</i>	<i>Ámbito de variación (Km)</i>	<i>Promedio ± EE (Duración de estudio/días)</i>	<i>Ámbito de variación (días)</i>
Jaguar	2.3 ± 0.22	0.5-4	56.6±4.46	17-96
Puma	2.67 ± 0.38	0.5-5	64.3 ± 7.63	20-96
Ocelote	1.32 ± 0.09	0.5-2.3	65.4 ± 9.9	35-97

IX. LITERATURA CITADA

- Aranda, M. 1998. Densidad y estructura de una población del jaguar (*Panthera onca*) en la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. *Acta Zool. Mex.* 75:199--201.
- Aranda J. M. 2000. Huellas y otros Rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, México. 212 pp.
- Azuara, D. & R.A. Medellín 2007. Fototrampeo como herramienta para el estudio del jaguar y otros mamíferos en la Selva Lacandona, Chiapas. In: Ceballos, G., C. Chávez, R. List y H. Zarza (Eds.) *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas*. CONABIO, WWF, UNAM. México. pp. 143--154.
- Borah, J., T. Sharma, D. Das, N. Rabha, N. Kakati, A. Basumatary, M.F. Ahmed & J. Vattakaven. 2013. Abundance and density estimates for common leopard *Panthera pardus* and clouded leopard *Neofelis nebulosa* in Manas National Park, Assam, India. *Oryx* 48: 149--155.
- Bustamante, H. A. 2008. Densidad y uso de hábitat por los felinos en la parte sureste del área de amortiguamiento del Parque Nacional Corcovado, Península de Osa, Costa Rica. Tesis de maestría. Instituto Internacional en Conservación y Manejo de Vida Silvestre. Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica. 142 pp.
- Ceballos, G., C. Chávez, R. List & H. Zarza. 2007. *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas*. Conabio-alianza WWF/telcel- Univ. Nac. autónoma México, México.
- Clavijo, Alejandro & Ramirez, G.F. 2009. Taxonomía, Distribución Y Estado De Conservación De Los Felinos Suramericanos: Revisión Monográfica*. *Boletín Científico Mus. Hist. Nat.* 13: 43 – 66
- Ceballos G. & G. Oliva. 2005. Los mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Comisión nacional de áreas naturales protegidas de la SEMARNAT. México, D.F. pp. 348--370.
- Conde, D. A., F. Colchero, E. Huerta, C. Manterola, E. Pallares, A. Rivera & A. Soler. 2011. El jaguar como elemento estratégico para la conservación. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México D.F. 126 pp.

- De Oliveira, T.G., Tortato, M.A., Silveira, L., Kasper, C.B., Mazim, F.D., Lucherini, M., Jácomo, A.T., Soares, J.B.G., Marques, R.V. & Sunquist, M.E. 2010. Ocelot ecology and its effect on the small-felid guild in the lowland Neotropics In: Macdonald, D., Loveridge, A. (Eds.), *Biology and Conservation of Wild Felids*. Oxford University Press, Oxford, U.K., pp. 563--574.
- Di Bitetti, M.S., C.D. De Angelo, Y.E. Di Blanco & A. Paviolo. 2010. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica* 36: 403–412.
- Di Bitetti, M.S., a. Paviolo & C. De Angelo. 2006. Density, habitat use and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. *J. Zool.* 270: 153–163.
- Di Bitetti, M.S., A. Paviolo, C.D. De Angelo & Y.E. Di Blanco. 2008. Local and continental correlates of the abundance of a neotropical cat, the ocelot (*Leopardus pardalis*). *J. Trop. Ecol.* 24: 189–200.
- Dillon, A. & M.J. Kelly. 2007. Ocelot *Leopardus pardalis* in Belize: the impact of trap spacing and distance moved on density estimates. *Oryx*.
- Elbroch, L.M. & H.U. Wittmer. 2012. Puma spatial ecology in open habitats with aggregate prey. *Mamm. Biol.* 77: 377–384.
- Emmons, L.H. 1987. feeding ecology of felids Comparative in a neotropical rainforest. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20: 271–283.
- Foster, R.J. & B.J. Harmsen. 2012. A critique of density estimation from camera-trap data. *J. Wildl. Manage.* 76: 224–236.
- Harmsen, B.J., R.J. Foster, S.M. Gutierrez, S.Y. Marin & C. Patrick. 2010a. Scrape-marking behavior of jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) Scrape-marking behavior of jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) 91: 1225–1234.
- Harmsen, B.J., R.J. Foster, S. Silver, L. Ostro & C.P. Doncaster. 2010b. Differential use of trails by forest mammals and the implications for camera trap studies, a case study from Belize, Central America 42: 126–133.

- Harmsen, B.J., R.J. Foster, S.C. Silver, L.E.T. Ostro & C.P. Doncaster. 2009. Spatial and temporal Interactions of sympatric jaguars (*panthera onca*) and pumas (*puma concolor*) in a neotropical forest 90: 612–620.
- Harmsen, B.J., R.J. Foster, S.C. Silver, L.E.T. Ostro & C.P. Doncaster. 2011. Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. *Mamm. Biol.* 76: 320–324.
- IUCN. 2014. IUCN Red List of Threatened Species *Leopardus wiedii*. Version 2013.2. URL www.iucnredlist.org.
- IUCN. 2014. IUCN Red List of Threatened Species *Panthera onca*. Version 2013.2. URL www.iucnredlist.org.
- IUCN. 2014. IUCN Red List of Threatened Species *Puma concolor*. Version 2013.2. URL www.iucnredlist.org.
- IUCN. 2014. IUCN Red List of Threatened Species *Puma yagouaroundi*. Version 2013.2. URL www.iucnredlist.org.
- Karanth, K.U. 1995. Estimating tiger *Panthera tigris* populations from camera-trap data using capture-recapture models. *Biol. Conserv.* 71: 333–338.
- Karanth, K.U. & J.D. Nichols. 1998. Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology* 79: 2852–2862.
- Karanth, K.U. & J.D. Nichols. 2002. *Monitoring Tigers and Their Prey: a Manual for Researchers, Managers and Conservationists in Tropical Asia*. Centre for Wildlife Studies, Bangalore, Karnataka, India
- Kelly, M.J., A.J. Noss, M.S. Di Bitetti, L. Maffei, R.L. Arispe, A. Paviolo, C.D. De Angelo & Y.E. Di Blanco. 2008. Estimating Puma Densities From Camera Trapping Across Three Study Sites: Bolivia, Argentina, and Belize. *J. Mammal.* 89: 408–418.
- Kiltie, R.A. 1984. Size ratios among sympatric neotropical cats. *Oecologia* 61: 411–416.
- Konecny, M.J. 1989. Movement patterns and food habits of four sympatric carnivore species in Belize, Central America. *Adv. Neotrop. Mammal.* 243–264.

- Lindstedt, S.L., B.J. Miller & S.W. Buskirk. 1986. Home range, time, and body size in mammals. *Ecology*.
- Maffei, L., E. Cuellar & A. Noss. 2002. Uso De Trampas-Cámara Para La Evaluación De Mamíferos En El Ecotono Chaco-Chiquitanía . . Using Camera-Traps To Asses Mammals in the Chaco. *Wildl. Conserv.* 11: 55 – 65.
- Maffei, L., A. Noss & C. Fiorello. 2007. The jaguarundi (*Puma yagouaroundi*) - In the Kaa-lyá del Gran Chaco National Park, Santa Cruz, Bolivia. *Mastozool. Neotrop.* 14: 263–266.
- Maffei, L., A.J. Noss, E. Cuéllar & D.I. Rumiz. 2005. Ocelot (*Felis pardalis*) population densities, activity, and ranging behaviour in the dry forests of eastern Bolivia: data from camera trapping. *J. Trop. Ecol.* 21: 349–353.
- Mendoza, E., P.R. Martineau, E. Brenner & R. Dirzo. 2011. A novel method to improve individual animal identification based on camera-trapping data. *J. Wildl. Manage.* 75: 973–979.
- Miller, B. & A. Rabinowitz. 2002. ¿Por qué conservar al jaguar?. In: Medellín, R. A., C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. Sanderson, & A. Taber (eds.). *El Jaguar en el Nuevo Milenio*. Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. México, D. F. pp. 303-315.
- Monroy-Vilchis, O., M.M. Zarco-González, J. Ramírez-Pulido & U. Aguilera-Reyes. 2011a. Diversidad de mamíferos de la Reserva Natural Sierra Nanchititla, México. *Rev. Mex. Biodivers.* 82: 237–248.
- Monroy-Vilchis, O., J. Martínez, L. Soria-Díaz & O. Rosas-Rosas. 2011b. Densidad y patrón de actividad de *Leopardus pardalis* en Tamaulipas, México. I simposio ecología y conservación de pequeños carnívoros (Felidae, Mustelidae, Procyonidae y Mephitidae) en Mesoamérica. *Mastozoología Neotropical* 18:331--338.
- Moreno, R., & Bustamnte, A. 2007. Estatus del jaguar (*Panthera onca*), otros felinos y sus presas, utulizando camaras trampa en la region del Alto Chagres, Panama. *Soc. Mastozologica Panama* 1–28.

- Moreno, R., Kays, R., Giacalone-Willis, J., Aliaga-Rossel, E., Mares, R. & Bustamante, A. 2012. Colorado Island, Panama. Una Publicación Semestral Derechos Reservados Edición Impresa de este número, Cuernavaca, México. 30
- Muñoz-Pedrerros, A, J.R. Rau, M. Valdebenito, V. Quintana & D.R. Martinez. 1995. Densidad relativa de pumas (*Felis concolor*) en un ecosistema forestal del sur de Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 68: 501–507.
- Nilsen, E.B., I. Herfindal & J.D.C. Linnell. 2005. Can intra-specific variation in carnivore home-range size be explained using remote-sensing estimates of environmental productivity? *Ecoscience*.
- Núñez-Pérez, R. 2011. Estimating jaguar population density using camera-traps: A comparison with radio-telemetry estimates. *J. Zool.* 285: 39–45.
- Oliveira, T.G. 1998. *Leopardus wiedii*. *Mamm. Species* 1–6.
- Oliveira-Santos, L.G.R., M.E. Graipel, M.A. Tortato, C.A. Zucco, N.C. Cáceres & F.V.B. Goulart. 2012. Abundance changes and activity flexibility of the oncilla, *Leopardus tigrinus* (Carnivora: Felidae), appear to reflect avoidance of conflict. *Zool.*
- Paviolo, A., Y.E. Di Blanco, C.D. De Angelo & M.S. Di Bitetti. 2009. Protection affects the abundance and activity patterns of pumas in the atlantic forest. *J. Mammal.* 90: 926–934.
- Paviolo A., C. De Angelo, Y. Di Blanco, I. Agostini, E. Pizzio, R. Melzew, C. Ferrari, L. Palacio & M. S. Di Bitetti. 2009. Efecto de la caza y el nivel de protección en la abundancia de los grandes mamíferos del Bosque Atlántico de Misiones. Pp. 237--254, en: Parque Nacional Iguazú, conservación y desarrollo en la Selva Paranaense de Argentina (Carpinetti et al. Eds). Administración de parques Nacionales, Buenos Aires, Argentina.
- Payan, E., E. Eizirik, T. de Oliveira, R. Leite-Pitman, M. Kelly & C. Valderrama. 2008. *Leopardus wiedii*. In: UICN 2014. Lista roja de especies amenazadas. www.iucnredlist.org.
- Pérez-irineo, G. & A. Santos-moreno. 2014. Density , distribution , and activity of the ocelot *Leopardus pardalis* (Carnivora : Felidae) in Southeast Mexican rainforests 62: 1421–1432.

- Powell, R. A. 2000. Animal home ranges and territories and home range estimators. *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*. 65–110.
- Portillo Reyes, H.O. & J. Hernández. 2011. Densidad del jaguar (*Panthera onca*) en Honduras: primer estudio con trampas-camera en la mosquita hondurena. *Rev. Lat. Am. Conserv.* 2: 45–50.
- Rabinowitz, A.R. & B.G. Nottingham, Jr. 1986. Ecology and behaviour of the Jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *J. Zool.* 210: 149–159.
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana. NOM-059-SEMARNAT-2010. D. Of.
- Silva-Opps, M., & Opps, S. B. 2011. Use of Telemetry Data to Investigate Home Range and Habitat Selection in Mammalian Carnivores. INTECH Open Access Publisher.
- Silveira, L., a. T. a Jácomo & J. a F. Diniz-Filho. 2003. Camera trap, line transect census and track surveys: A comparative evaluation. *Biol. Conserv.* 114: 351–355.
- Silver, S.C., L.E.T. Ostro, L.K. Marsh, L. Maffei, A.J. Noss, M.J. Kelly, R.B. Wallace, H. Gómez & G. Ayala. 2004. The use of camera traps for estimating jaguar *Panthera onca* abundance and density using capture/recapture analysis. *Oryx*.
- Sollmann, R., M.M. Furtado, B. Gardner, H. Hofer, A.T. a Jácomo, N.M. Tôrres & L. Silveira. 2011. Improving density estimates for elusive carnivores: Accounting for sex-specific detection and movements using spatial capture-recapture models for jaguars in central Brazil. *Biol. Conserv.* 144: 1017–1024.
- Sunquist M. & F. Sunquist. 2002. *Wild cats of the world*. University of Chicago Press, Chicago.
- Swihart, R.K., N.A. Slade & B.J. Bergstrom. 1988. Relating body size to the rate of home range use in mammals. *Ecology*.
- Terborgh, J. 1990. The role of felid predators in Neotropical Forests. *Vida Silvestre Neotropical* 2: 3–5.
- Tobler, M.W. & G.V.N. Powell. 2013. Estimating jaguar densities with camera traps: Problems with current designs and recommendations for future studies. *Biol. Conserv.* 159: 109–118.

Tummers, B. 2006. DataThief III. <<http://datathief.org/>>

Vanderhoff, E.N., A.-M. Hodge, B.S. Arbogast, J. Nilsson & T.W. Knowles. 2011. Abundance and activity patterns of the margay (*Leopardus wiedii*) at a mid-elevation site in the eastern andes of Ecuador. *Mastozoología Neotrop.* 18: 271–279.

Yoshizaki, J., K.H. Pollock, C. Brownie & R. a. Webster. 2009. Modeling misidentification errors in capture-recapture studies using photographic identification of evolving marks. *Ecology* 90: 3–9.

**CAPITULO II. PATRONES DE ACTIVIDAD ESPACIO-TEMPORAL DE
FELINOS Y SUS PRESAS EN UN BOSQUE TROPICAL MESÓFILO DE
MONTAÑA**

I. RESUMEN

Pocos estudios han analizado los factores que afectan los patrones de actividad espacial y temporal de los felinos tropicales. Dos factores que potencialmente pueden influir estos patrones son las interacciones competitivas interespecíficas y las relaciones presa-depredador. Realizamos foto-trampeo, en cuatro temporadas entre 2011-2014, para analizar los patrones de actividad espacio-temporales del puma (*Puma concolor*), ocelote (*Leopardus pardalis*) y margay (*Leopardus wiedii*) y sus presas potenciales en un hábitat globalmente amenazado: el bosque tropical de montaña de la Reserva de la Biosfera el Triunfo, Chiapas, México. Se encontraron altas probabilidades de encuentro entre las distintas especies de felinos (coeficientes de traslape $\Delta_T > 0.60$) y no se encontraron diferencias entre los patrones de actividad diaria (prueba pareadas de Watson $p > 0.05$). Por otra parte, la probabilidad de presencia de especies pequeñas en estaciones de foto-trampeo no se vio afectada por las de especies de tamaño grande (regresiones logísticas, $p < 0.05$). Se encontraron altas coincidencias en los patrones de actividad diaria entre depredadores y sus presas potenciales en los siguientes casos: 1) puma -- *Mazama temama*, *Tapirus bairdii*, *Didelphis marsupialis*, *Cuniculus paca* y *Urocyon cinereoargenteus*; 2) ocelote -- *M. temama*, *D. marsupialis* y *C. paca* y 3) margay -- *D. marsupialis* y *C. paca* (pruebas de Watson $p > 0.05$ y coeficientes de traslape $\Delta_T > 0.60$). Finalmente, se encontró una probabilidad mayor de presencia de ocelotes y margays en estaciones de foto-trampeo con más registros de sus presas (regresiones logísticas, $p < 0.05$). Estos resultados muestran que existe una coincidencia temporal (a lo largo del día) entre las tres especies de depredadores y sus presas potenciales, y espacial entre dos de las tres especies de depredadores y sus presas. Por otra parte, es posible, que la disponibilidad de presas y la heterogeneidad del hábitat hayan favorecido que no se encontrara una segregación en la actividad temporal y espacial de los depredadores. Este tipo de estudios son de relevancia para avanzar en el entendimiento del papel de la relación presa-depredador en favorecer la co-existencia de especies en regiones de alta diversidad.

Palabras clave: foto-trampeo, presas, actividad diaria, actividad espacial, *Puma concolor*, *Leopardus pardalis* y *Leopardus wiedii*.

ABSTRACT

Few studies have analyzed the factors that affect the temporal and spatial activity patterns in tropical felines. Two of these factors are competitive interspecific interactions and prey-predator interactions. We conducted a camera trapping study during four seasons between 2011 and 2014, to analyze the spatiotemporal activity patterns of the cougar (*Puma concolor*), ocelot (*Leopardus pardalis*) and margay (*Leopardus wiedii*) and their potential prey in a globally endangered habitat: the tropical mountain forest in El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, Mexico. High encounter probabilities were found among the different feline species (overlap coefficients $\Delta_1=0.60$) and no differences were found between the daily activity patterns (Watson's paired tests $p>0.05$). On the other hand, the probability to detect smaller felid species in the camera trapping stations was not affected by the presence of larger felid species (logistic regressions, $p<0.05$). High similarity was found in the daily activity patterns of predators and between the following predators and their potential prey: 1) cougar -- *Mazama temama*, *Tapirus bairdii*, *Didelphis marsupialis*, *Cuniculus paca* and *Urocyon cinereoargenteus*; 2) ocelot -- *M. temama*, *D. marsupialis* and *C. paca* and 3) margay -- *D. marsupialis* and *C. paca* (Watson tests $p>0.05$ and overlap coefficients $\Delta_1=0.60$). Finally, we found a greater probability of ocelots and margays to be present at camera trapping stations with more records of their prey (logistic regressions, $p<0.05$). These results show that there is a temporal coincidence (throughout the day) among the three species of predators and their potential prey, and a spatial coincidence between two of the three predator species and their prey. Moreover, it is possible that the availability of prey and the habitat's heterogeneity favored that no segregation in the predators' spatial and temporal activity was found. These types of studies are relevant to move forward with the understanding of the role prey-predator relations play to favor species coexistence in regions with high diversity.

Keywords: camera trapping, prey, daily activity, spatial activity, *Puma concolor*, *Leopardus pardalis* and *Leopardus wiedii*.

II. INTRODUCCIÓN

La actividad de los depredadores afecta una amplia variedad de procesos en los ecosistemas que habitan (Ripple *et al.* 2014). Estos efectos pueden, entre otras cosas, causar variaciones en la abundancia de presas y mesodepredadores, así como causar modificaciones en la estructura de las comunidades vegetales (Ritchie & Johnson 2009, Beschta & Ripple 2009, Ripple *et al.* 2014). Un grupo de depredadores que juega un importante rol ecológico son los felinos del neotrópico, grupo que incluye un número importante de especies con diferencias en sus atributos de historia de vida (Terborgh 1992, Miller *et al.* 2001, Ripple *et al.* 2014).

Los estudios sobre felinos se han centrado en gran medida en estimar el tamaño de sus poblaciones (Di Bitetti *et al.* 2006, Kelly *et al.* 2008, Urios *et al.* 2010, Negroes *et al.* 2010, Núñez-Pérez 2011, Portillo Reyes & Hernández 2011, Sollmann *et al.* 2011). En comparación, un número menor de estudios se ha enfocado en el análisis de aspectos relacionados con las interacciones bióticas como las presa-depredador, especialmente en felinos de talla menor (Harmsen *et al.* 2009, Di Bitetti *et al.* 2010). Las interacciones depredador-presa son de particular relevancia ya que se ha propuesto que la especialización de los depredadores en distintos tamaños y tipo de presa puede funcionar como un mecanismo para evitar interacciones negativas y minimizar la competencia entre especies con hábitos similares (Paviolo *et al.* 2009, Karanth *et al.* 2004, Carbone *et al.* 2011).

Dada la estrecha relación que se establece entre depredadores y sus presas, se ha propuesto que los patrones de actividad espacial y temporal de los depredadores pueden reflejar los de sus presas (Schoener 1974). Una relación de este tipo se ha documentado en felinos como los leopardos de las nieves (Ross *et al.* 2013), tigres, leopardos (Ramesh *et al.* 2012) y tigres de sumatra (Linkie & Ridout 2011). En el neotrópico, se ha encontrado que el jaguar responde a la actividad del armadillo, paca (Harmsen *et al.* 2011), osos hormigueros y pecarís (Foster *et al.* 2013). En el caso del puma los patrones de actividad temporal se traslapan con pacas, pecarís, zarigüeya (Weckel *et al.* 2006, Harmsen *et al.* 2011), armadillos, capibaras (Foster *et al.* 2013, Weckel *et al.* 2006) y mazama (Weckel *et al.* 2006). Sin embargo, para muchos felinos neotropicales de talla menor, como el ocelote y el margay, los estudios son muy escasos. Por otra parte, en el caso de depredadores menores, otros factores que pueden influir sobre los patrones de actividad de los felinos son la presencia de depredadores mayores (Harmsen *et al.* 2009, Oliveira-Santos *et al.* 2012).

Por lo tanto, es posible que el comportamiento de los felinos de talla menor, tanto a nivel espacial como temporal, esté relacionado con el de sus presas, y con la presencia de otros depredadores de mayor tamaño, sin embargo existe poca información que permita poner a prueba estas hipótesis. En este estudio se analiza la relación entre la actividad espacial y temporal del puma (*Puma concolor*), el ocelote, (*Leopardus pardalis*) y el margay (*Leopardus wiedii*) así como entre cada una de estas especies y sus presas potenciales en un bosque mesófilo del sureste de México. Estas especies son los felinos que presentan los ámbitos de distribución más amplios en el neotrópico (Sunquist & Sunquist 2002, Ceballos & Oliva 2005) pero aun así, se encuentran en riesgo de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana NOM-059 (SEMARNAT 2010) y la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN 2014).

III. MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. Este estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera El Triunfo (REBITRI), localizada en la porción central de la Sierra Madre de Chiapas, entre los 15° 09' 10" y 15° 57' 02" latitud Norte y 92° 34' 04" y 93° 12' 42" longitud Oeste. La REBITRI tiene una superficie total de 19,177.3 hectáreas y está dividida en 5 zonas núcleo y una zona de amortiguamiento. Las zonas núcleo son: 1) El Triunfo (11,549.8 ha), 2) Ovando (2,188.5 ha), 3) Cuxtepeques (1,201.0 ha), 4) El Venado (4,060.9 ha) y 5) La Angostura (6,821.9 ha) (INE & SEMARNAP 1998). La topografía de la REBITRI se caracteriza por ser accidentada, con variación altitudinal marcada por tres tipos principales de relieves: crestas alargadas que están por arriba de los 2,000 m.s.n.m., macizos montañosos de entre los 1,000 y los 2,000 m s.n.m. y laderas con pendientes moderadas a fuerte alrededor de los 1,000 m.s.n.m. (INE & SEMARNAP 1998). Existen cuatro tipos de clima (García 1981) en la REBITRI influenciados por la altitud, entre los que destacan: A(e)gw Semicálido húmedo con abundantes lluvias en verano y una precipitación anual de 2,000-3,000 mm presente entre los 1,000 y los 2,000 m s.n.m y C(m)(w) Templado húmedo con abundantes lluvias en verano y una precipitación anual que varía de los 2,500-4,500 mm, en alturas superiores a los 2,000 m s.n.m. La REBITRI protege diez principales tipos de vegetación, pero dos se destacan por estar altamente amenazados: el bosque de niebla y el bosque lluvioso de montaña (INE & SEMARNAP 1998). La REBITRI protege los remanentes más extensos de bosque de niebla en el país, dado que este ambiente solo se encuentra en menos del 1% de país (Rzedowski & Zárate 1998, INE & SEMARNAP 1998). La REBITRI es una de las reservas más importantes de México ya que alberga

más de 548 especies de vertebrados terrestres, que representan el 45% de total de vertebrados terrestres del estado de Chiapas y el 22% de los reportados en México (INE & SEMARNAP 1998). Esto incluye 22 especies de anfibios (7.5% del país), 63 especies de reptiles (9% del total nacional) y 390 especies de aves (37% del total en el país) (INE & SEMARNAP 1998). Así mismo, la REBITRI es una de las reservas más ricas y diversas en mastofauna del país, con 112 especies de mamíferos (Medinilla *et al.* 2004), lo que representa el 23% de las especies registradas en México. De esta manera, la REBITRI ocupa el segundo lugar entre las áreas naturales protegidas del país en términos de riqueza de especies de mamíferos (INE & SEMARNAP 1998, Medinilla *et al.* 2004).

Diseño de muestreo. Se realizaron 4 muestreos: 1) Diciembre 2010 a Mayo 2011, 2) Agosto a Diciembre de 2012, 3) Noviembre 2013 a Febrero 2014 y 4) Junio a Septiembre de 2014. De esta manera se incluyeron dos temporadas de secas (muestreos 1 y 3) y dos temporadas de lluvias (muestreos 2 y 4). Las cámaras-trampa (marca Stealthcam modelo STC-AC54OIR y STC-U838NXT Digital Scouting) se colocaron en cuatro de los seis senderos principales de la zona núcleo 1 “El Triunfo” de la REBITRI (Fig. 1) y se mantuvieron activas entre 2.5 a 4 meses por muestreo. Las estaciones de foto-trampeo se colocaron sobre el borde de los senderos en el segundo muestreo, mientras que en el resto de los muestreos se colocaron a una distancia perpendicular de 10-50 m fuera de los senderos. Se utilizó un GPS portátil (Garmin 60Csx) para definir la ubicación de las cámaras a una distancia entre sí, que varió entre 300 y 500 m. En cada sitio las cámaras se colocaron a una altura aproximada de 40 cm y fueron programadas para tomar una serie de 3 a 4 fotografías cada vez que eran activadas, para posteriormente mantenerse apagadas durante 5 minutos. Las fotografías obtenidas se organizaron con la ayuda del software gratuito Camera base 1.6 (<http://www.atrium-biodiversity.org/tools/camerabase/>), que se configuró para que las imágenes de una especie, capturadas en un mismo sitio y dentro de un periodo de 60 minutos, se consideraran como un sólo registro. Esto con el propósito de reducir la posibilidad de contar fotos múltiples de un mismo individuo como registros independientes. Para el análisis depredador-presa, tanto temporal como espacial, se consideraron sólo a las presas que contaron con más de 10 registros independientes.

Para definir las presas potenciales de cada depredador se hizo una revisión bibliográfica de estudios de dieta de los felinos analizados en ambientes tropicales y se incluyeron únicamente en los análisis mamíferos que tuvieran más de diez registros totales.

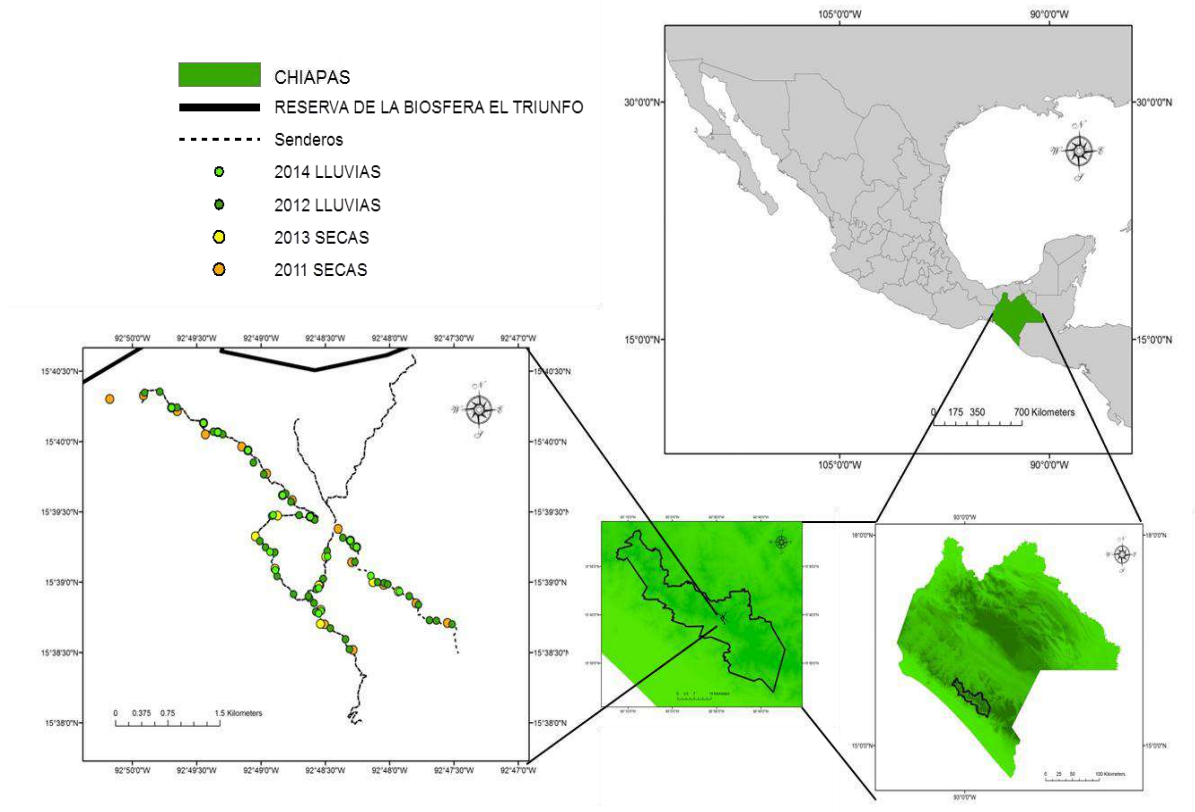


Figura 1. Ubicación de los 88 sitios distribuidos los 4 senderos de la zona núcleo 1 en la Reserva de la Biosfera el Triunfo, donde se colocaron las cámaras-trampa a lo largo de los 4 muestreos realizados.

Caracterización de los patrones de actividad de los felinos. Se agruparon los registros de felinos por temporada (secas y lluvias). Posteriormente, se utilizó el programa R versión 3.0.1 (<http://www.r-project.org/>) para transformar los valores de horas del día en radianes y se realizaron las pruebas de U^2 de Watson para evaluar la hipótesis nula: que la actividad de las especies se distribuye de manera uniforme a lo largo del día dentro de cada temporada (Zar 2010, Jammalamadaka & Sengupta 2001). En estos análisis sólo se incluyeron las especies de felinos que tuvieran más de ocho registros de actividad a lo largo del día en cada temporada. Adicionalmente se agruparon los registros en tres categorías: Diurna (7:00 a 17:00 h), Nocturna (20:00 a 4:00 h) y Crepuscular (5:00 a 6:00 h y 18:00 a 19:00 h). Se aplicaron pruebas de Chi cuadrada para evaluar si la frecuencia de registros era independiente del periodo del día. Los valores esperados para esta prueba se

obtuvieron dividiendo el número de registros totales por especie/temporada entre 24 y multiplicando por el número de horas comprendido en cada periodo del día (p.ej., 4 horas para el crepúsculo). Los horarios de cada periodo del día se definieron consultando las horas de amanecer y anoecer en el área de estudio con el programa SunTimes v7.1 (Kay & Du Croz 2008).

Para comparar los patrones de actividad diaria entre especies de depredadores y entre depredadores y sus presas se aplicaron pruebas de homogeneidad de Watson para dos muestras (W) (Stephens 1970, Jammalamadaka & Sengupta 2001). Estas pruebas permiten evaluar la hipótesis nula de que ambas muestras provienen de una misma distribución de probabilidad. De manera complementaria, se estimó el coeficiente de traslape en la actividad diaria entre depredadores y entre cada depredador y sus presas potenciales con la librería "Overlap" del programa R (Linkie & Ridout 2011). Este paquete permite generar funciones de densidad, con el método de Kernel, a partir de la información del número de registros y la hora a la que fueron obtenidos. Estas funciones de densidad permiten describir el patrón de actividad de una especie a lo largo del día. Además permite comparar patrones de actividad entre pares de especies y calcula un coeficiente de traslape (Δ) que va de 0 (sin traslape en la distribución estimada de la actividad de las dos especies) hasta 1 (traslape completo en las distribuciones estimadas de actividad) (ver Ridout & Linkie 2009). De las tres maneras para calcular el coeficiente de traslape se optó por reportar la función Δ_1 , la cual funciona mejor para tamaños de muestra pequeños (Ridout & Linkie 2009). Para probar si existían diferencias en los patrones de actividad de una misma especie de depredador entre temporadas (secas vs lluvias) se aplicaron las pruebas de Watson para dos muestras (W) y se calculó el coeficiente de traslape (Δ_1).

Análisis de los patrones de actividad espacial. Se evaluó si existía una relación entre la frecuencia de registros de depredadores de tallas relativamente mayores (puma y ocelote) y la probabilidad de detectar depredadores de tallas relativamente menores (ocelote y margay). Así como la relación entre la frecuencia de registros de presas y la probabilidad de detectar a alguno de los tres felinos. Utilizando la frecuencia de registros de cada especie en cada ubicación cámara, se aplicaron modelos de regresión logística usando el programa R. La variable de respuesta fue de tipo Bernoulli (presencia/ausencia del depredador) y la variable independiente los registros de las presas o de los depredadores mayores. Adicionalmente, con los registros por estación de foto-trampeo de las especies y usando la librería "Spaa" en R, se estimó el coeficiente de correlación de

Spearman (ρ), con la finalidad de medir la asociación espacial entre todos los depredadores y para cada depredador con sus presas potenciales en cada temporada (secas y lluvias). El coeficiente (ρ) mide el grado de asociación entre dos variables cuantitativas y produce valores que van de $-1 \leq \rho \leq 1$, donde -1 indica una asociación negativa, 0 significa no asociación y 1 asociación positiva.

IV. RESULTADOS

Se acumuló un esfuerzo de muestreo para temporada de secas de 4,108 días cámara-trampa y de 3,070 días cámara-trampa para la temporada de lluvia, que produjeron un total de 27 registros de puma, 14 de ocelote y 34 de margay. La frecuencia de captura fue de 0.4 registros/100 días cámara-trampa para el puma, 0.2 registros/100 días cámara-trampa para el ocelote y 0.5 registros/100 días cámara-trampa para el margay. En lluvias los registros de puma y margay fueron mayores (0.5 registros/100 días cámara-trampa para ambas especies) que en secas (0.3 registros/100 días cámara-trampa y 0.4 registros/100 días cámara-trampa, respectivamente). En contraste, hubo menos registros de ocelotes en lluvias (0.3 registros/100 días cámara-trampa) que en secas (0.15 registros/100 días cámara-trampa).

Caracterización de los patrones de actividad diaria del *Puma concolor*, *Leopardus pardalis* y *Leopardus wiedii*. La actividad diaria de las tres especies en general tendió a ser mayormente nocturna en lluvias (Fig. 2). Pero solamente el ocelote presentó diferencias significativas entre temporadas (ocelote $W=0.11$, $p<0.05$, $\Delta 1=0.47$, 95%, $IC=0.14-0.82$, pumas $W=0.05$, $p>0.05$, $\Delta 1=0.78$, $IC=0.53-0.91$, margay $W=0.10$, $p>0.05$, $\Delta 1=0.64$, $IC=0.37-0.84$). La actividad del puma se distribuyó de manera uniforme a lo largo de todo el día para la temporada de secas ($U^2=0.16$, $p>0.05$), sin presentar preferencia por alguna categoría del día ($\chi^2=5.6$, $g.l.=2$, $p=0.06$). En contraste, en lluvias no fue uniforme a lo largo del día ($U^2=0.24$, $p<0.05$), ya que la actividad fue mayormente nocturna ($\chi^2=9.8$, $g.l.=2$, $p<0.01$). El ocelote presentó una actividad similar a la del puma, no fue posible aplicar la prueba de uniformidad en la temporada de secas por la reducida cantidad de registros, pero no se encontró alguna preferencia por alguna porción del día ($\chi^2=3.7$, $g.l.=2$, $p=0.07$). En la temporada de lluvias la actividad no fue uniforme ($U^2=0.26$, $p<0.05$) y la actividad se concentró en la noche ($\chi^2=7$, $g.l.=2$, $p<0.03$). No se registró actividad diurna del ocelote en temporada de lluvias, mientras que en secas se obtuvieron sólo dos registros. El margay no presentó variación en

su actividad con respecto a la temporada, con sus registros distribuidos de manera no uniforme a lo largo del día (secas $U^2=0.38$, $p<0.05$, lluvias $U^2=0.30$, $p<0.05$) se comportó como una especie mayormente nocturna (secas $\chi^2=16.0$, $g.l.=2$, $p<0.00$, lluvias $\chi^2=10.9$, $g.l.=2$, $p<0.00$).

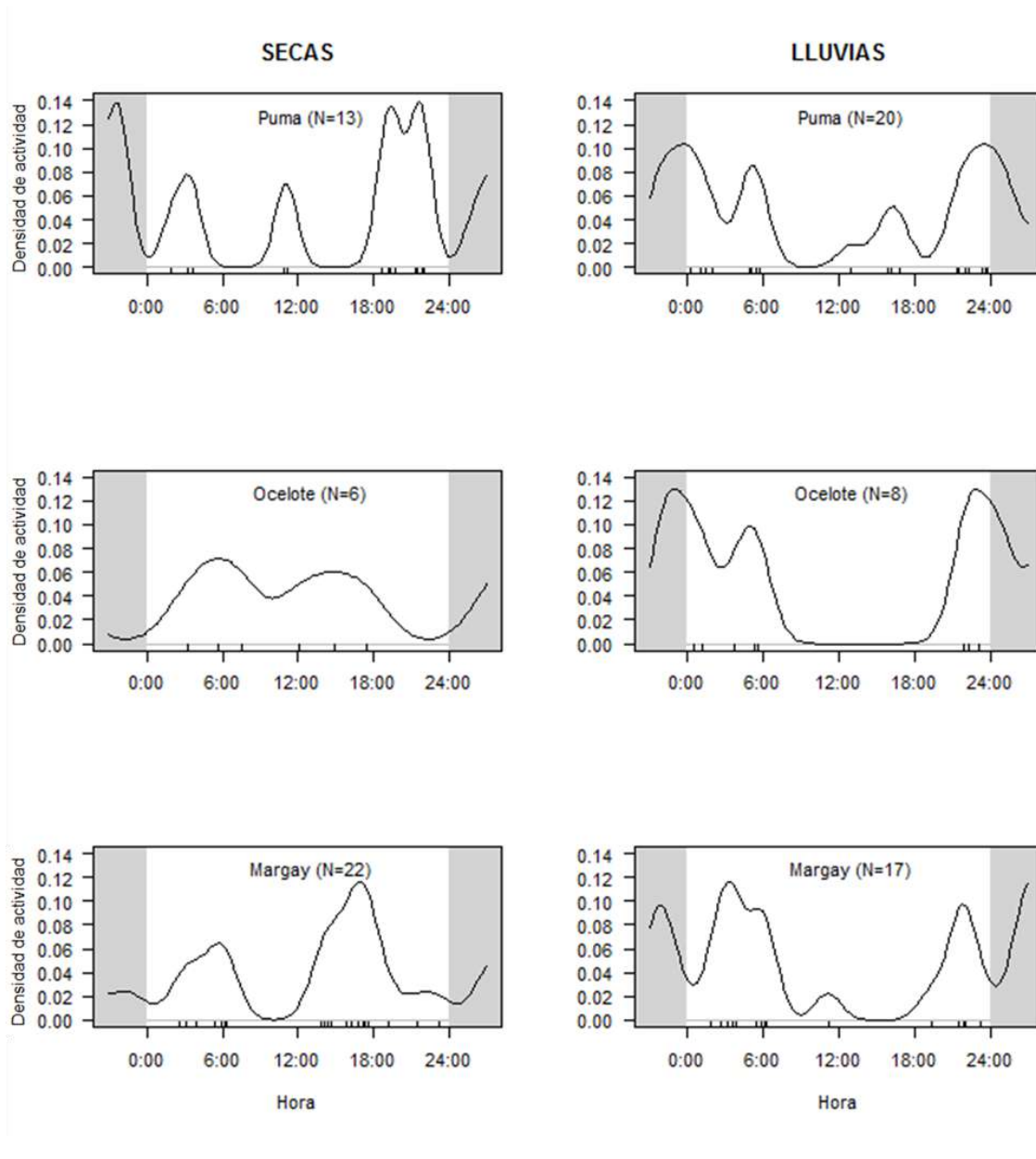


Figura 2. Patrones de actividad diaria de *L. pardalis*, *L. wiedii* y *P. concolor* en la reserva de la biosfera El Triunfo en temporadas de secas y lluvias (N=Número de registros utilizados para generar las distribuciones de probabilidad).

Traslape de los patrones de actividad diaria de los felinos. No se encontraron diferencias significativas en los patrones de actividad del puma con el ocelote en ninguna temporada (secas, $W= 0.092$, lluvias $W= 0.038$, $p>0.05$), ni entre el margay y el puma (secas, $W= 0.081$, lluvias, $W=0.067$, $p>0.05$) o el ocelote y el margay (secas, $W= 0.048$, lluvias, $W=0.095$, $p>0.05$). Los patrones de actividad de todas las especies presentaron altos coeficientes de traslape que variaron entre $\Delta_1=0.71$ el traslape más bajo y $\Delta_1=0.80$ el más alto, IC 95% =0.43-0.88 y IC 95% =0.60-0.91, respectivamente. Los patrones de actividad del puma y el margay presentaron un alto grado de traslape en secas, mientras que el puma y el ocelote se traslaparon más en lluvias, al igual que el ocelote y el margay (Fig. 3).

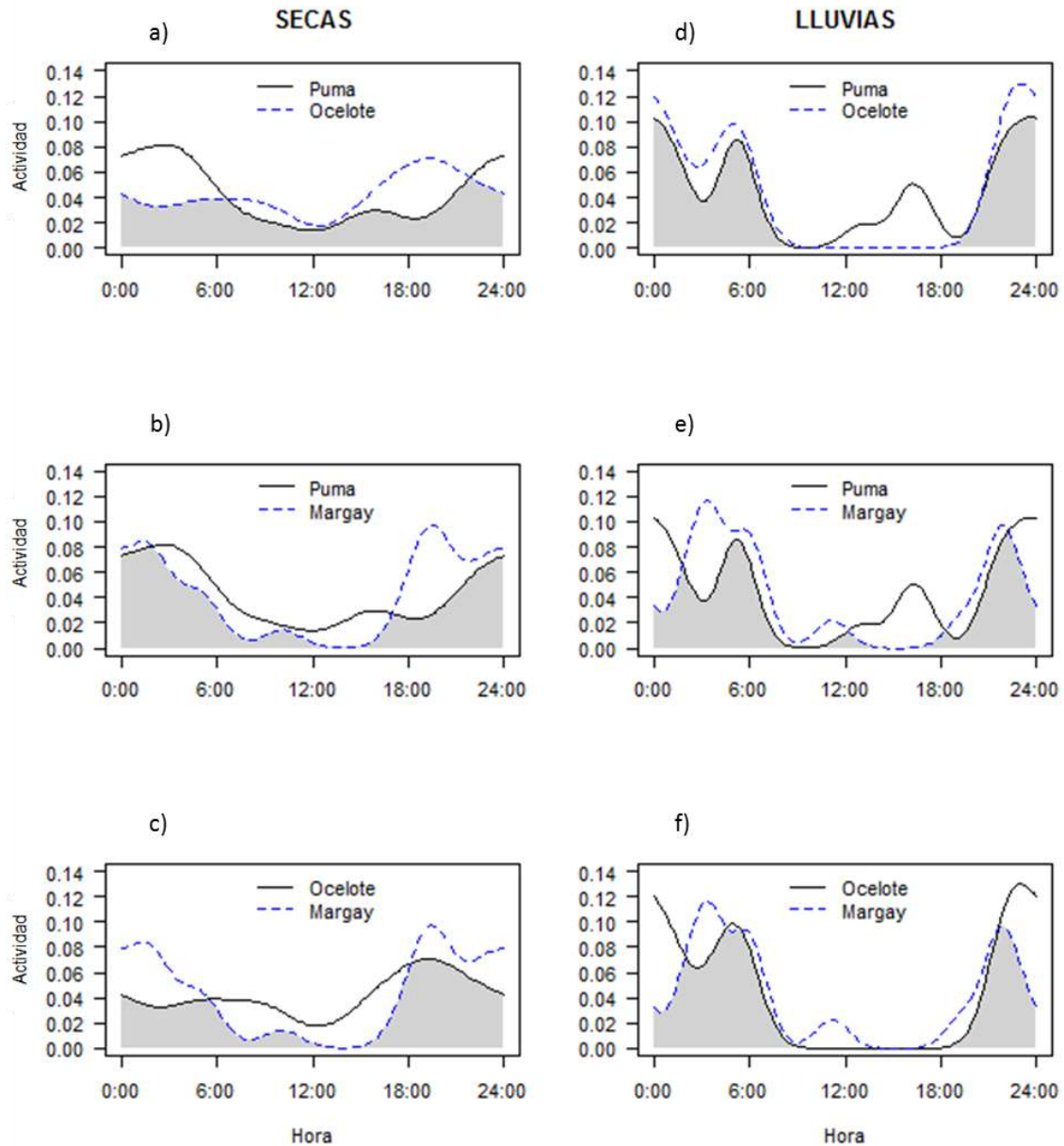


Figura 3. Traslape de los patrones de actividad diaria de *L. pardalis*, *L. wiedii* y *P. concolor* en temporadas de secas y lluvias. El área en gris muestra el traslape en la actividad de las dos especies. Coeficiente de traslape a) $\Delta_1=0.72$, 95%, IC=0.43-0.89, b) $\Delta_1=0.75$, 95%, IC=0.54-0.88, c) $\Delta_1=0.71$, 95%, IC=0.43-0.88, d) $\Delta_1=0.80$, 95%, IC=0.60-0.91, e) $\Delta_1=0.66$, 95%, IC=0.45-0.81 f) $\Delta_1=0.74$, 95%, IC=0.49-0.89.

Traslape en la actividad diaria de los felinos con sus presas potenciales. Se registraron siete presas potenciales para el puma que contaban con más de 10 registros: *Mazama temama*, *Tapirus bairdii*, *Pecari tajacu*, *Nasua narica*, *Didelphis marsupialis*, *Cuniculus paca* y *Urocyon cinereoargenteus*. Cuatro especies fueron clasificadas como presas potenciales del ocelote: *M. temama*, *N. narica*, *D. marsupialis* y *C. paca*. Finalmente, tres especies fueron consideradas presas potenciales del margay: *N. narica*, *D. marsupialis* y *C. paca*.

La actividad diaria del puma fue significativamente distinta a la del pecarí de collar y el coatí ($p < 0.05$), mientras que los patrones de actividad diaria del ocelote y el margay solamente fueron distintos a los del coatí ($p < 0.05$). Por otra parte, un coeficiente de traslape mayor a $\Delta_T > 0.60$ en los patrones de actividad del depredador con la presa, también arrojaron pruebas de Watson significativas. Los patrones de actividad de las presas del puma (Fig. 4), el ocelote (Fig. 5) y el margay (Fig. 6), presentaron coeficientes de traslape alto ($\Delta_T > 0.60$) y pruebas de Watson significativas.

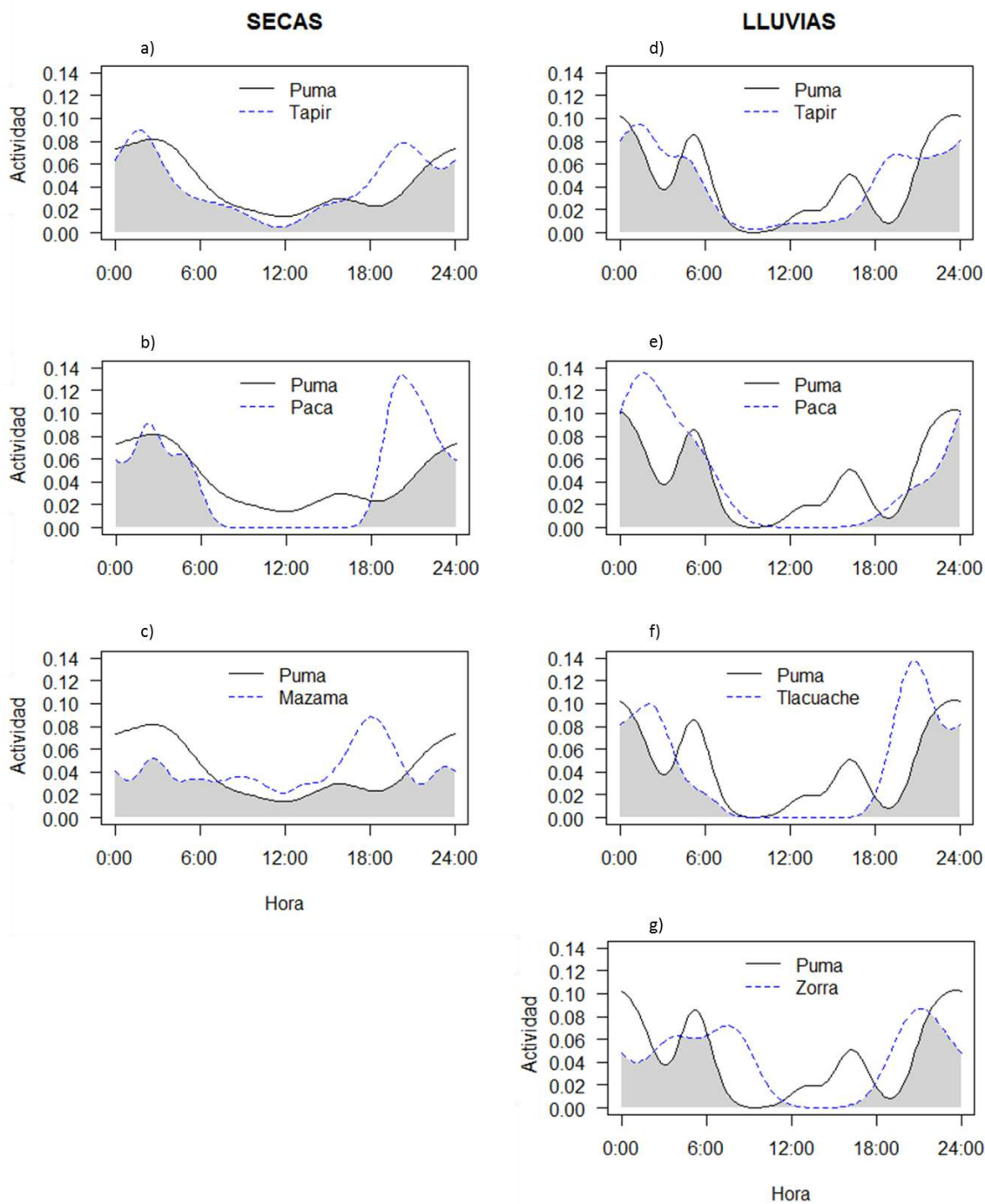


Figura 4. Presas cuyos coeficientes de traslape en los patrones de actividad diaria con el puma fueron altos. a) $\Delta_T=0.69$, 95%, IC=0.49-0.84, b) $\Delta_T=0.82$, 95%, IC=0.66-0.91, c) $\Delta_T=0.68$, 95%, IC=0.48-0.83, d) $\Delta_T=0.75$, 95%, IC=0.60-0.87, e) $\Delta_T=0.68$, 95%, IC= 0.43-0.85, f) $\Delta_T=0.63$, 95%, IC=0.43-0.78 y g) $\Delta_T=0.61$, 95%, IC=0.39-0.79.

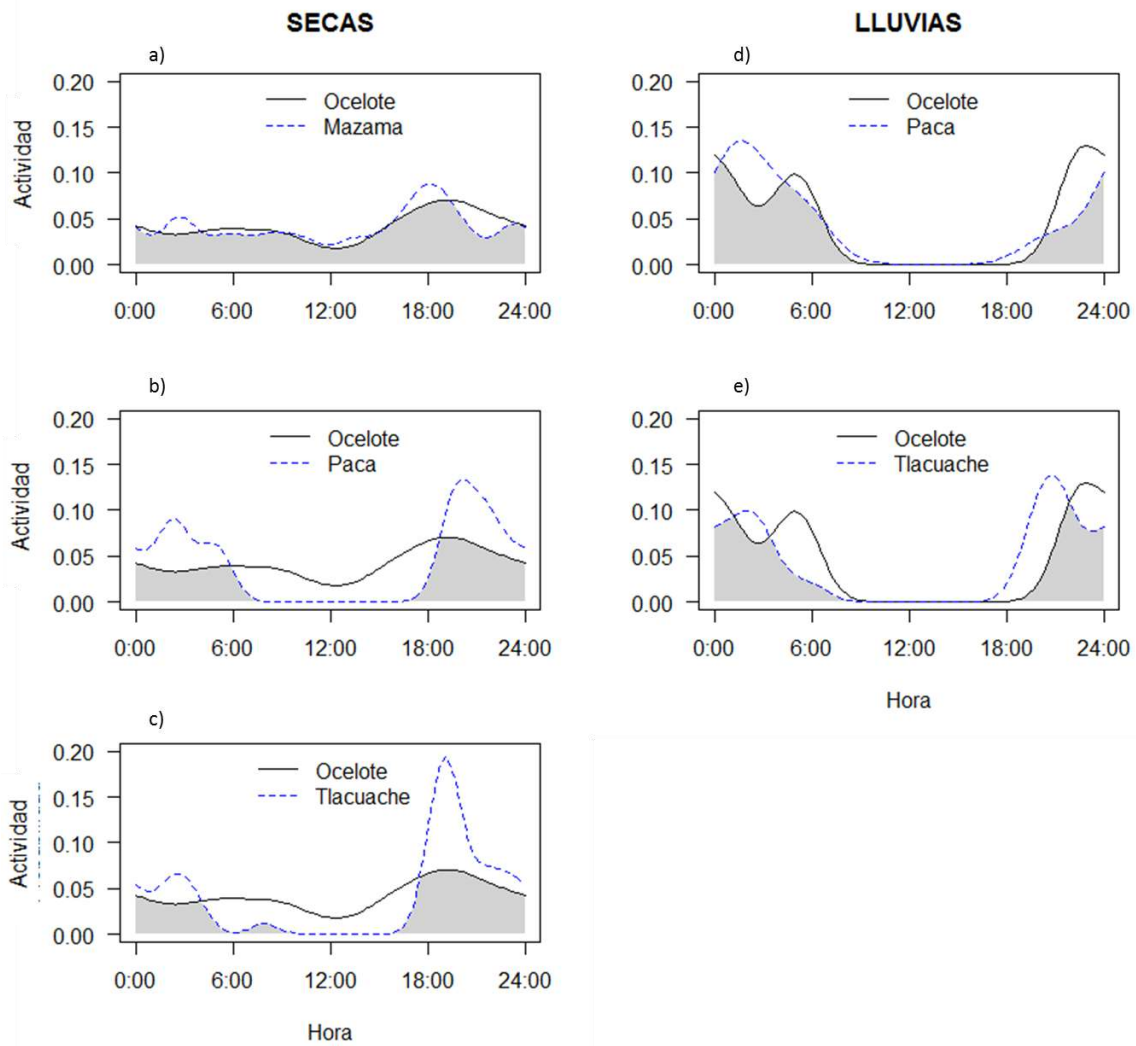


Figura 5. Presas cuyos coeficientes de traslape con los patrones de actividad diaria del ocelote fueron altos a) $\Delta_T=0.89$, 95%, IC=0.73-0.95, b) $\Delta_T=0.60$, 95%, IC=0.30-0.83, c) $\Delta_T=0.61$, 95%, IC=0.32-0.83, d) $\Delta_T=0.77$, 95%, IC=0.48-0.90 y e) $\Delta_T=0.68$, 95%, IC=0.43-0.83.

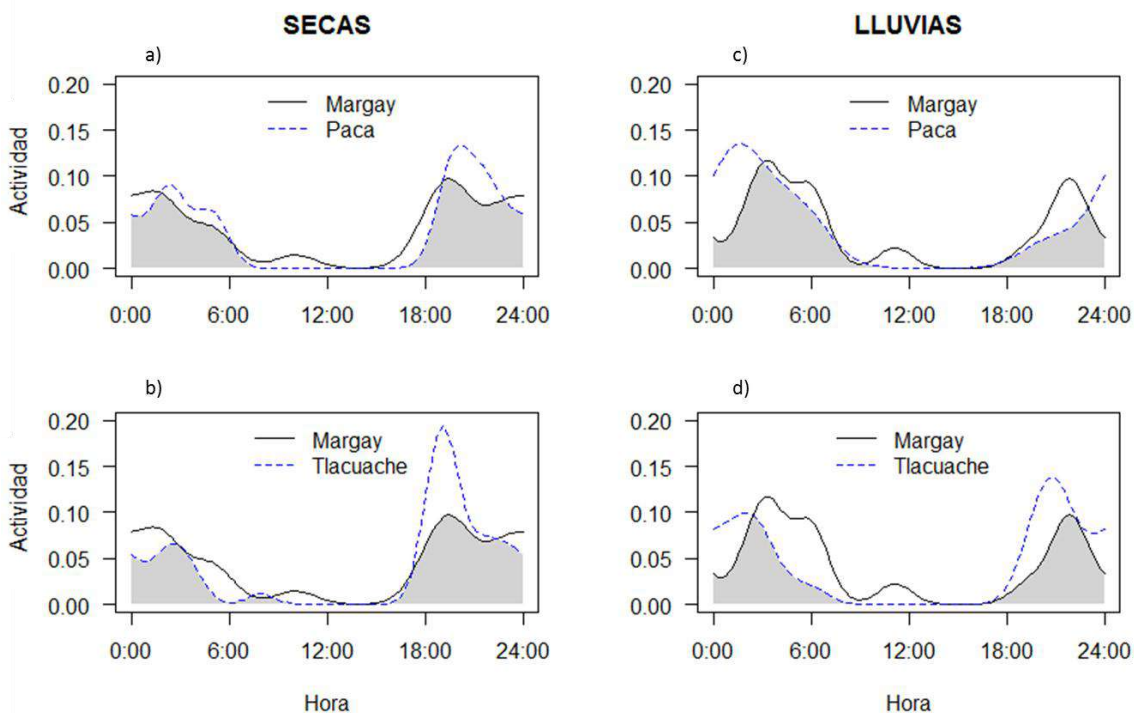


Figura 6. Presas cuyos coeficientes de traslape con los patrones de actividad diaria del margay fueron altos. a) $\Delta_T=0.81$, 95%, IC=0.66-0.90, b) $\Delta_T=0.78$, 95%, IC=0.59-0.89, c) $\Delta_T=0.77$, 95%, IC=0.48-0.90 y d) $\Delta_T=0.68$, 95%, IC=0.44-0.83.

Interacciones en los patrones de actividad espacial de los felinos. No se encontró evidencia que la presencia de puma u ocelote afectara la probabilidad de registrar al margay (puma secas $p=0.3$, puma lluvias $p=0.1$, ocelote secas $p=0.3$, ocelote lluvias $p=0.09$). Tampoco se encontró un efecto de la presencia del puma sobre la del ocelote para ninguna de las temporadas (secas $p=0.6$, lluvias $p=0.3$). En general, los depredadores pequeños (margay y ocelote) presentaron correlaciones negativas ligeras con el puma para ambas temporadas. El margay y el ocelote no tuvieron ningún tipo de relación en secas, y en lluvias presentaron una correlación positiva ligera (Fig. 6a).

Relación espacial entre la presencia de depredadores y sus presas potenciales. No se encontró evidencia de la existencia de una relación entre la presencia de presas potenciales y la probabilidad de registrar puma en secas ni en lluvias (secas $p=0.46$, lluvias $p=0.86$). Por otra parte, si se encontró una relación positiva entre la probabilidad de detectar ocelote y la frecuencia de sus presas en ambas temporadas (secas $p<0.05$, lluvias $p<0.05$). Finalmente, sólo se encontró una relación significativa entre la probabilidad de detectar margay y la frecuencia de sus presas

potenciales en la temporada de secas ($P < 0.05$) (Fig. 7). El coeficiente de correlación entre el puma y sus presas, indico asociaciones positivas ligeras con todas sus presas a excepción del tlacuache para ambas temporadas. El ocelote también presento una asociación positiva con todas sus presas en alguna de las dos temporadas, menos con el tlacuache. El margay solo presentó asociaciones positivas con paca para la temporada de seca y asociaciones negativas para tlacuache y cuatí (Fig. 7a).

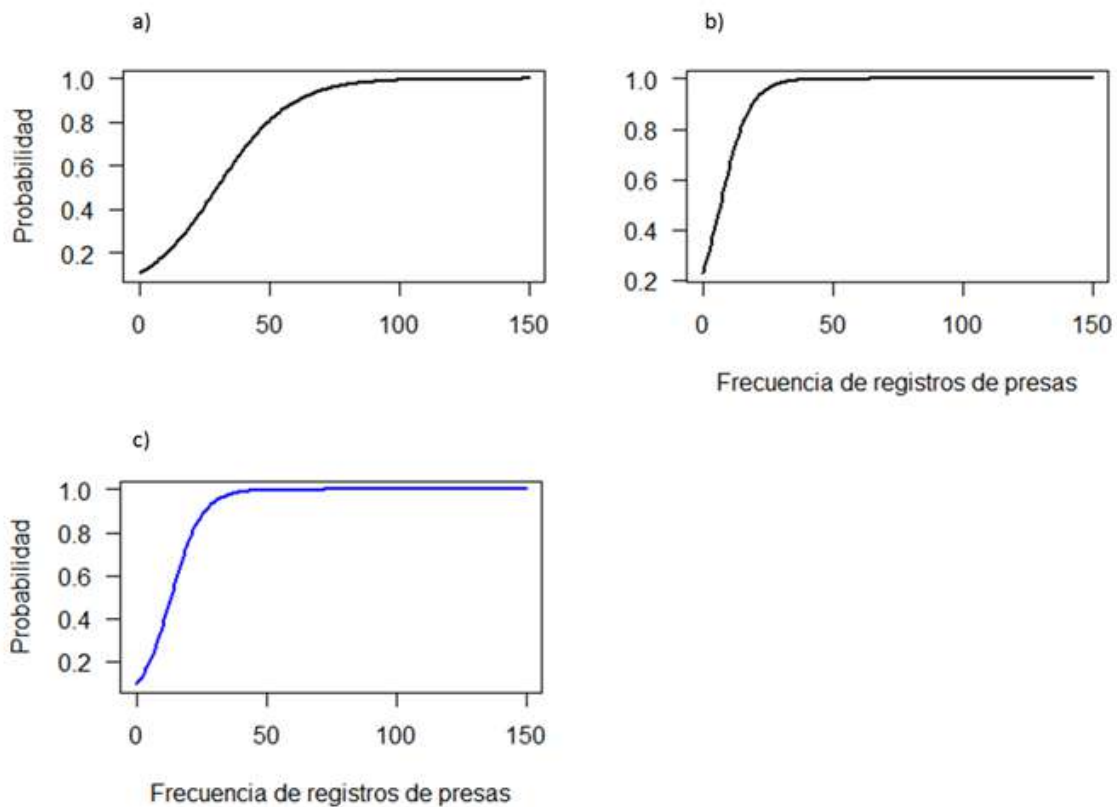


Figura 7. Relación entre la probabilidad de presencia de los depredadores y la frecuencia de registros de sus presas potenciales. a) ocelote en temporada de secas, b) margay en temporada de secas y c) ocelote en temporada de lluvias.

V. DISCUSIÓN

Los altos coeficientes de traslape observados en la actividad de las tres especies, puede indicar que la competencia e interacciones negativas entre estos felinos son de baja intensidad y bastan para funcionar como estrategias para minimizar las confrontaciones y aumentar la probabilidad de encuentro con la presas. Dado que la probabilidad de ver a felinos de menor tamaño no se vio afectada por la presencia de otra especie de felinos de mayor tamaño, es posible que el ocelote y el margay puedan presentar coexistencia con especies más grandes. Aunque se reporta que los ocelotes pueden estar incluidos en la dieta del jaguar (Chinchilla 1997, Gonzalez-Maya *et al.* 2010), los resultados con pumas sugieren que es poco probable que los ocelotes mantengan una relación negativa fuerte en el tiempo y en el espacio con los jaguares.

En la Reserva de la Biosfera el Triunfo, la diversificación en los patrones de actividad de presas sugieren que puede haber un traslape considerable con los patrones de actividad de los depredadores. El traslape de la actividad de los pumas con el ocelote y el margay posiblemente es porque todas ellas compartieron algunas de las presas potenciales de tamaño pequeño en común, tales como pacas y tlacuaches que presentaron actividad mayormente nocturna durante este estudio. El puma y ocelote traslaparon más su actividad en secas, cuando las presas como los venados mazamas fueron mayormente activos durante todo el día, con mayores registros en horas diurnas pero también considerables registros en la noche y el crepúsculo. El ocelote presentó probabilidades más altas que el puma de ser encontrado en las mismas ubicaciones que los mazamas, lo que sugiere que el puma podría no estar siguiendo a una presa en específico, sino que se comporta de manera más generalista eligiendo una alta diversidad de presas, mientras que el ocelote puede tomar presas en función de su abundancia o disponibilidad en el medio (Silva-Pereira *et al.* 2011). Ambas especies pueden traslapar en tiempo y espacio por la actividad diurna y nocturna de varias de sus presas, patrón observado en leopardos generalistas y doholes diurnos, mostrando ambos un traslape espacial con presas en común que estaban activas durante el día (Ramesh *et al.* 2012). Por lo que una alta variedad de especies presas y un consumo mayor de presas pequeñas y abundantes favorece una menor competencia entre depredadores (Taber *et al.* 1997).

Los patrones de actividad diaria del puma no fueron diferentes a los del mazama, zorra, tlacuache, paca y tapir, pero si con pecarí de collar en las dos temporadas. Es posible que los pumas no traslapen considerablemente sus patrones de actividad en el espacio y en el tiempo con el

pecarí de collar, porque esta es una especie que se registra como la más importante para el jaguar (Aranda 1994), con la que además también presenta coincidencia en actividad temporal (Weckel *et al.* 2006). Aunque no se descarta al pecarí como presa potencial del puma, el puma podrían estarla tomando en una menor cantidad que los jaguares o a una determinada hora del día, cuando son más abundantes. Un alto costo de inversión en la cacería y riesgo de daño por parte del pecarí podría implicar que no siempre se encuentre disponible en la dieta de puma, cazándolo sólo como una presa oportunista. Se ha reportado que los jaguares también muestran un traslape temporal moderado con mazamas (Weckel *et al.* 2006), lo que podría beneficiar la convivencia entre puma y jaguar en sus rangos de distribución ya que el mazama se reporta como una especie menos consumida por el jaguar (Foster *et al.* 2009).

Por otro lado, el comportamiento activo durante todo el día de los pumas en ambas temporadas, pero especialmente en secas, puede estar relacionado con la de sus presas, ya que en este estudio las presas de puma también presentaron variabilidad en su actividad en temporada de secas; y según varios autores, cuando el éxito de cacería es menor para los pumas, tienden a moverse más cambiando de sitios aproximadamente seis veces en una sola noche (Beier 1995, Dickson & Beier 2002). En Venezuela los pumas también mostraron ser más activos que jaguares en temporada de seca (Scognamillo *et al.* 2003). Por otro lado, en bosques lluviosos el uso de mamíferos pequeños por parte de los pumas es más alto que en zonas semiáridas (Laundré & Hernández 2010), lo que puede explicar la ausencia de relación espacial con sus presas ya que éstas pueden ser cazadas en varios sitios. La paca por ejemplo, es una especie altamente activa, que presenta una actividad mayormente nocturna lo que le facilita la obtención de sus alimentos pero a su vez un alto grado de depredación por muchas especies (Muñoz *et al.* 2002). Aunque el puma está morfológicamente adaptado para matar grandes presas, puede depender en gran medida de las abundancias de las presas pequeñas y medianas, sobre todo cuando las grandes presas no están disponibles o son menos vulnerables (Iriarte *et al.* 1990).

La actividad de presas y su disponibilidad en la temporada puede modificar patrones espaciales y temporales en los felinos, especialmente en ocelotes, en quienes se observaron diferencias en su actividad para secas y lluvias. En el triunfo, los tlacuaches son mayormente crepusculares en temporada de secas y en lluvias se vuelven más nocturnos, lo que implica que esta presa puede estar disponible en horarios que acostumbran los ocelotes en ambas temporadas. La

paca es más nocturna en ambas temporadas, lo que significa un constante alimento para todas las especies de felinos. En cambio la mazama es una especie que reparte equitativamente su porcentaje de actividad en el día y en la noche en temporada de secas, probablemente como resultado de la escasez de alimento, lo que la lleve a ampliar sus patrones, mientras que en lluvias se vuelve más diurna, lo que pudo resultar en una baja coincidencia temporal con felinos que son de hábitos más nocturnos. El cambio en los patrones de actividad estacional de la mazama coincidió con la actividad del ocelote, quien modificó significativamente su actividad de ser más catemeral en secas, a ser mayormente nocturno en lluvias, sin mencionar que la probabilidad de ver al ocelote aumentó en estaciones con registros de mazama. En bosques semidecíduos los ocelotes consumen subadultos de venado cola blanca (De Villa Meza *et al.* 2002) y en Panamá se asocian al consumo de dos especies de perezosos (Moreno *et al.* 2006), lo que indica que pueden cazar presas más grandes que ellos, como mazamas. Además, se ha observado que el ocelote es el depredador más oportunista, ya que el consumo de la mayoría de sus presas está dado en función de su abundancia en el hábitat (Silva-Pereira *et al.* 2011), favoreciendo este tipo de relación con presas más grandes.

Por otro lado, la convivencia de especies depredadoras puede darse a través de hábitats heterogéneos con gran abundancia de presas (Scognamillo *et al.* 2003). En llanos de Venezuela la distribución de las presas de pumas y jaguares se encuentra ligada a la composición del bosque, a la topografía y presencia de varios hábitats intercalados, la cual permite la presencia de varias presas (Polisar *et al.* 2003). Tener hábitats óptimos podría permitir que los carnívoros grandes puedan no exhibir necesariamente evitación activa en el espacio y en el tiempo, como en el caso de los tigres en India (Ramesh *et al.* 2012). Los resultados de este estudio sugieren que la disponibilidad de presas y la heterogeneidad de la Reserva el Triunfo favorecen la coexistencia entre felinos. Esto puede explicarse mejor a través de la asociación entre los patrones de actividad espacio temporales de las presas, más que a la segregación por parte de los depredadores. Este tipo de estudios son de gran relevancia para avanzar en el entendimiento del papel de la relación presa-depredador para favorecer la co-existencia de especies en regiones de alta diversidad.

VI. CONCLUSIÓN Y RECOMENDACIONES

Los felinos y las presas muestran actividad preferente por ciertos periodos del día. El ocelote presenta variaciones estacionales al igual que algunas de sus presas potenciales, posiblemente por

la abundancia de alimento en temporada húmeda. El traslape alto de actividad diaria entre depredadores y el no encontrar evidencia de evitación espacial, aunado a una asociación negativamente ligada, indica que los patrones de actividad espacio-temporales de los depredadores podrían estar más ligados a la presencia de las presas, que a factores de interacciones entre ellos. La competencia o interacciones negativas podrían estar siendo minimizadas por la heterogeneidad de hábitat y alta abundancia de presas en el área. Los análisis de las relaciones entre la actividad espacio temporal de los depredadores y sus presas potenciales, indican que parece haber una relación más estrecha en los casos que involucran al margay y al ocelote.

Es recomendable ampliar este tipo de estudios para otras especies presentes y áreas geográficas más grandes con el fin de incorporar mayor heterogeneidad ambiental. Se debe explorar más a fondo la variabilidad que la temporada del año puede ejercer sobre la abundancia, los patrones de actividad y uso de hábitat de las distintas especies de felinos y sus presas. Además, sería importante incorporar la caracterización del microhábitat para analizar que otras variables influyen en determinar la presencia o ausencia de los depredadores y las presas. A pesar de que existe información general de la dieta de los felinos analizados, es necesario realizar estudios específicos que permitan determinar cuál es el valor alimenticio para los distintos depredadores en la Reserva de la biosfera el Triunfo.

VII. AGRADECIMIENTOS

Este capítulo se desarrolló bajo la guía de los profesores Eduardo Mendoza, Ileri Suazo y José A. Montoya Laos. Se agradece al Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para la realización de este estudio y al programa de apoyo a proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica de la Universidad Nacional Autónoma de México.

VIII. APÉNDICE

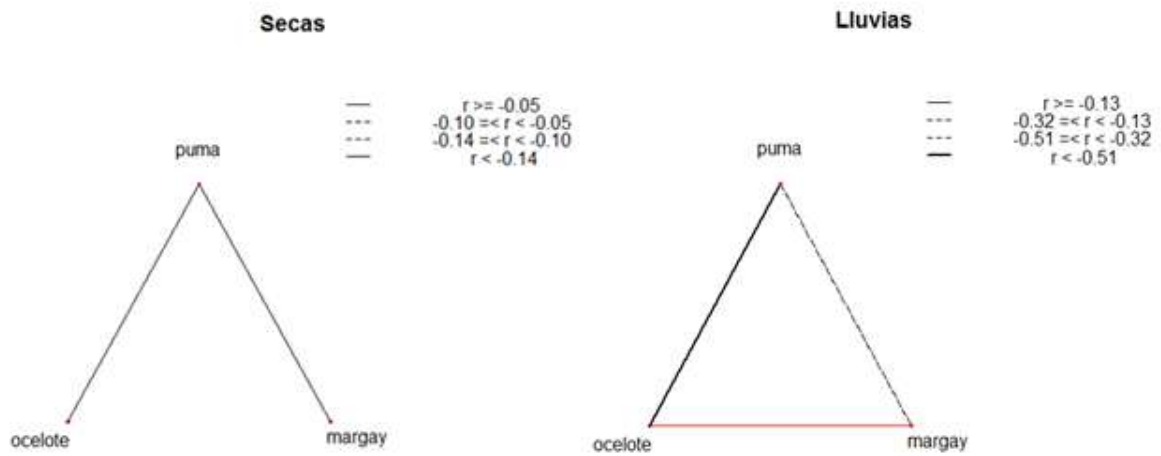
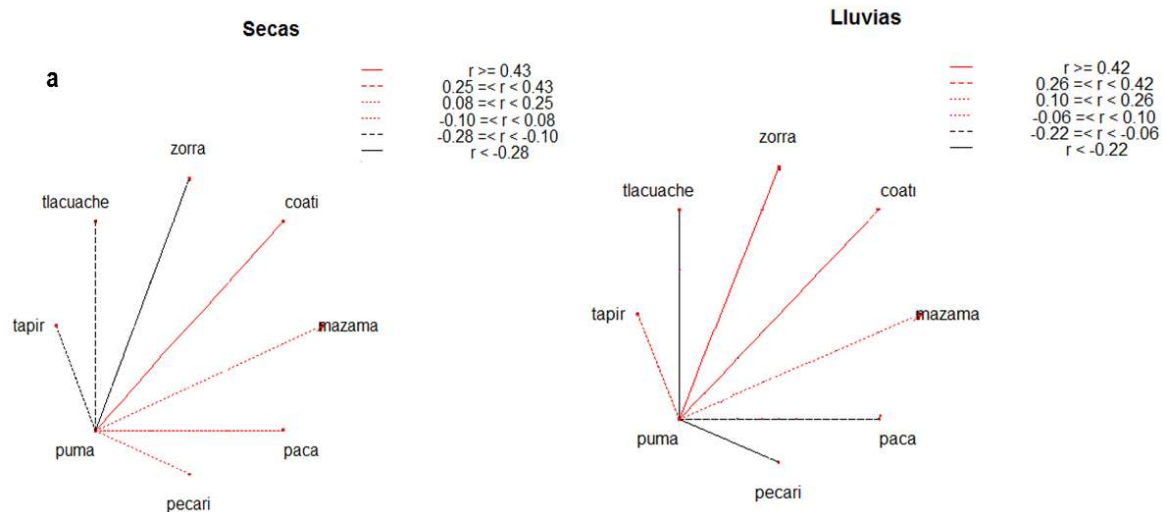


Figura 6a. Coeficientes de asociación entre depredadores para las dos temporadas. Las líneas negras muestran una correlación negativa y entre más continua y oscura más alta es la relación. Ocelote y margay en temporada de lluvia no presentaron ningún tipo de relación.



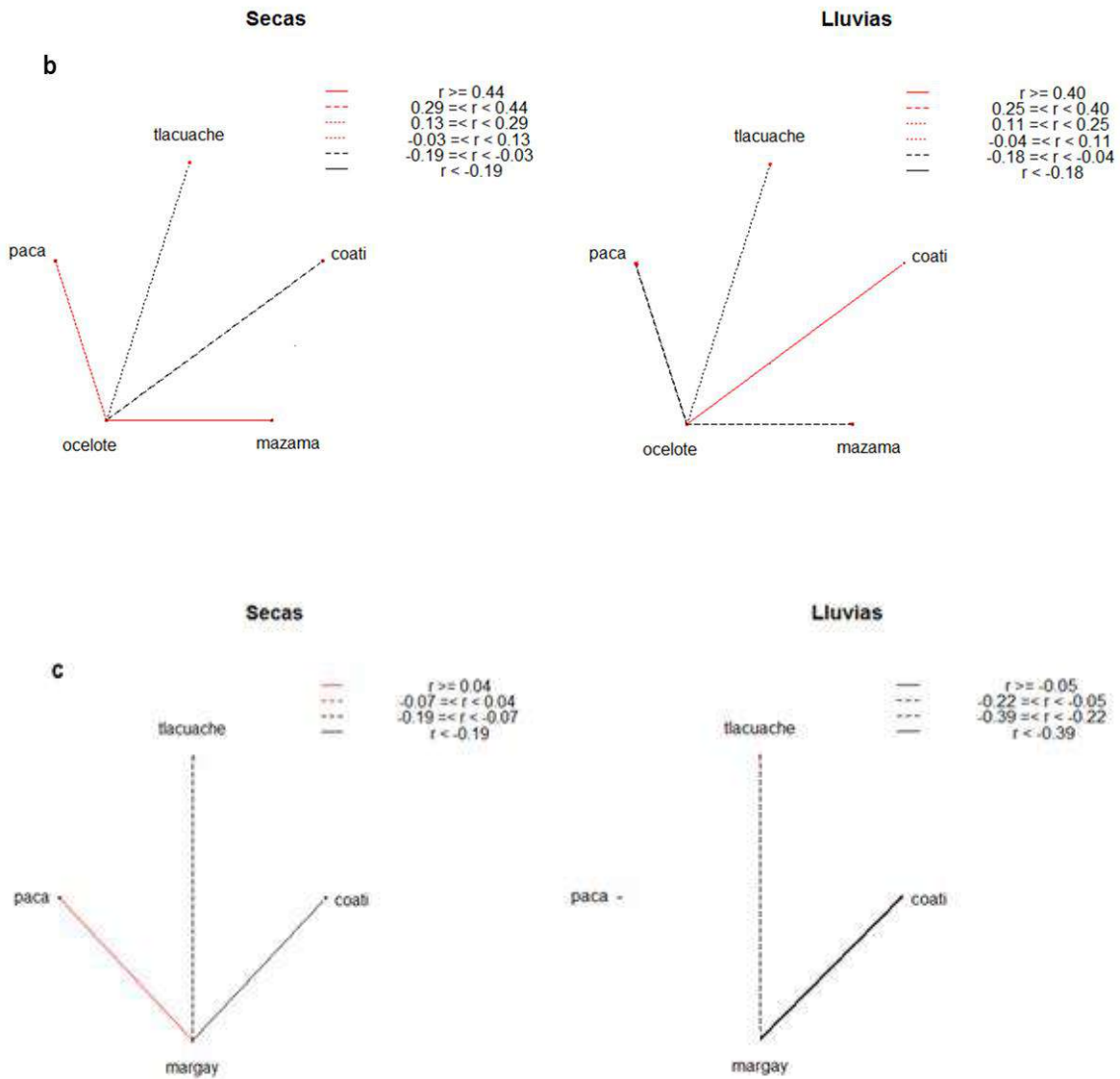


Figura 7a. Coeficientes de asociación entre el depredador y sus presas potenciales. Las líneas rojas muestran una correlación positiva y las líneas negras una correlación negativa. Entre más continua y oscura es el color de la línea más alta es la relación. a) puma-presas, ocelotes-presas y c) margay-presas.

IX. LITERATURA CITADA

- Aranda, M.J. 1994. Importancia de los pecaries (*Tayassu* spp.) en la alimentación del jaguar (*Panthera onca*). *Acta Zool. Mex.* 62: 11–22.
- Beier, P. 1995. Dispersal of juvenile cougars in fragmented habitat. *J. Wildl. Manage.* 59: 228–237.
- Beschta, R.L. & W.J. Ripple. 2009. Large predators and trophic cascades in terrestrial ecosystems of the western United States. *Biol. Conserv.* 142: 2401–2414.
- Carbone, C., N. Pettorelli & P. a Stephens. 2011. The bigger they come, the harder they fall: body size and prey abundance influence predator-prey ratios. *Biol. Lett.* 7: 312–315.
- Ceballos G. & Oliva G. 2005. Los mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) y Comisión nacional de áreas naturales protegidas de la SEMARNAT. México, D.F. Pp. 348-370.
- Chinchilla, F.A. 1997. La dieta del jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Felis concolor*) y el manigordo (*Felis pardalis*) (Carnivora: Felidae) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 45: 1223–1229.
- De Villa Meza, A., E. Martínez Meyer & C. A. López González. 2002. Ocelot (*Leopardus pardalis*) Food Habits in a Tropical Deciduous Forest of Jalisco, Mexico. *Am. Midl. Nat.* 148: 146–154.
- Di Bitetti, M.S., C.D. De Angelo, Y.E. Di Blanco & A. Paviolo. 2010. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica* 36: 403–412.
- Di Bitetti, M.S., a. Paviolo & C. De Angelo. 2006. Density, habitat use and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. *J. Zool.* 270: 153–163.
- Dickson, B.G. & P. Beier. 2002. Home-range and habitat selection by adult cougars in southern California. *J. Wildl. Manage.* 66: 1235–1245.
- Foster, R.J., B.J. Harmsen, B. Valdes, C. Pomilla & C.P. Doncaster. 2009. Food habits of sympatric jaguars and pumas across a gradient of human disturbance. *J. Zool.* 9999: 309–318.

- Foster, V.C., P. Sarmiento, R. Sollmann, N. Tôrres, A.T. a Jácomo, N. Negrões, C. Fonseca & L. Silveira. 2013. Jaguar and Puma activity patterns and predator-prey interactions in four brazilian biomes. *Biotropica* 45: 373–379.
- García de Miranda, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana, 3a. Edición, Enriqueta García, México.
- Gonzalez-Maya, J.F., E. Navarro-Arquez & J. Schipper. 2010. No Ocelots as prey items of jaguars: a case from Talamanca, Costa Rica. *CATnews* 52–54.
- Harmsen, B.J., R.J. Foster, S.C. Silver, L.E.T. Ostro & C.P. Doncaster. 2009. Spatial and temporal Interactions of sympatric jaguars (*panthera onca*) and pumas (*puma concolor*) in a neotropical forest 90: 612–620.
- Harmsen, B.J., R.J. Foster, S.C. Silver, L.E.T. Ostro & C.P. Doncaster. 2011. Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. *Mamm. Biol.* 76: 320–324.
- INE & SEMARNAP. 1998. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera El Triunfo.
- Iriarte, J.A., W.L. Franklin, W.E. Johnson & K.H. Redford. 1990. Biogeographic variation of food habits and body size of the America puma. *Oecologia* 85: 185–190.
- IUCN. 2014. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1. URL www.iucnredlist.org
- Jammalamadaka, S.R. & A. Sengupta. 2001. Topics in circular statistics, *Statistics*.
- Karanth, K.U., J.D. Nichols, N.S. Kumar, W.A. Link & J.E. Hines. 2004. Tigers and their prey: Predicting carnivore densities from prey abundance. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 101: 4854–4858.
- Kay, S. & T. Du Croz. 2008. Sun Times. Version 7.1. <http://www.aptl72.dsl.pipex.com/suntimes.htm>.
- Kelly, M.J., A.J. Noss, M.S. Di Bitetti, L. Maffei, R.L. Arispe, A. Paviolo, C.D. De Angelo & Y.E. Di Blanco. 2008. Estimating Puma Densities From Camera Trapping Across Three Study Sites: Bolivia, Argentina, and Belize. *J. Mammal.* 89: 408–418.

- Laundré, J.W. & L. Hernández. 2010. What we know about pumas in Latin America. *Cougar: ecology and conservation*. In: Hornocker, M. G., & Negri, S. (Eds.). 2010. *Cougar: ecology and conservation*. Chicago, Illinois, USA: University of Chicago Press.
- Linkie, M. & M.S. Ridout. 2011. Assessing tiger-prey interactions in Sumatran rainforests. *J. Zool.* 284: 224–229.
- Medinilla, E.E., E. Cruz, I. Lira & I. Sánchez. 2004. Mamíferos de la reserva de la biosfera “La Sepultura”, Chiapas, México. *Rev. Biol. Trop.* 52: 249–259.
- Miller, B., B. Dugelby, D. Foreman, C.M. del Rio, R. Noss, M. Phillips, R. Reading, M.E. Soule, J. Terborgh & L. Willcox. 2001. The importance of large carnivores to healthy ecosystems. *Endanger. Species Updat.* 18: 202–210.
- Moreno, R.S., R.W. Kays & R. Samudio. 2006. Competitive Release in Diets of Ocelot (*Leopardus Pardalis*) and Puma (*Puma Concolor*) After Jaguar (*Panthera Onca*) Decline. *J. Mammal.* 87: 808–816.
- Muñoz, J., Betancur, O. & Duque, M. 2002. Patrones de hábitat y de actividad nocturna de Agouti paca en el Parque Nacional Natural Utria (Choco, Colombia). *Actual Biol*, 24: 75–85.
- Negroes, N., P. Sarmiento, J. Cruz, C. Eira, E. Revilla, C. Fonseca, R. Sollmann, N.M. Torres, M.M. Furtado, A.T. a Jacomo, L. Silveira, N. Negrões, N.M. Tôrres & A.T. a Jácomo. 2010. Use of Camera-Trapping to Estimate Puma Density and Influencing Factors in Central Brazil. *J. Wildl. Manage.* 74: 1195–1203.
- Núñez-Pérez, R. 2011. Estimating jaguar population density using camera-traps: A comparison with radio-telemetry estimates. *J. Zool.* 285: 39–45.
- Oliveira-Santos, L.G.R., M.E. Graipel, M.A. Tortato, C.A. Zucco, N.C. Cáceres & F.V.B. Goulart. 2012. Abundance changes and activity flexibility of the oncilla, *Leopardus tigrinus* (Carnivora: Felidae), appear to reflect avoidance of conflict. *Zool.*
- Paviolo, A., Y.E. Di Blanco, C.D. De Angelo & M.S. Di Bitetti. 2009. Protection Affects the Abundance and Activity Patterns of Pumas in the Atlantic Forest. *J. Mammal.* 90: 926–934.

- Polisar, J., I. Maxit, D. Scognamillo, L. Farrell, M.E. Sunquist & J.F. Eisenberg. 2003. Jaguars, pumas, their prey base, and cattle ranching: ecological interpretations of a management problem. *Biol. Conserv.* 109: 297–310.
- Portillo Reyes, H.O. & J. Hernández. 2011. Densidad del jaguar (*Panthera onca*) en Honduras: primer estudio con trampas-camera en la mosquita hondurena. *Rev. Lat. Am. Conserv.* 2: 45–50.
- Ramesh, T., R. Kalle, K. Sankar & Q. Qureshi. 2012. Spatio-temporal partitioning among large carnivores in relation to major prey species in Western Ghats. *J. Zool.* 287: 269–275.
- Ripple, W.J., J. a Estes, R.L. Beschta, C.C. Wilmers, E.G. Ritchie, M. Hebblewhite, J. Berger, B. Elmhagen, M. Letnic, M.P. Nelson, O.J. Schmitz, D.W. Smith, A.D. Wallach & A.J. Wirsing. 2014. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science* 343: 1241484.
- Ritchie, E.G. & C.N. Johnson. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecol. Lett.* 12: 982–998.
- Ross, J., A.J. Hearn, P.J. Johnson & D.W. Macdonald. 2013. Activity patterns and temporal avoidance by prey in response to Sunda clouded leopard predation risk. *J. Zool.* 290: 96–106.
- Rzedowski, J. & S. Zárate. 1998. Diversidad y origen de la flora fanerogámica de México, p. 129–145. *In* *Diversidad Biológica de México*.
- Schoener, T.W. 1974. Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science* (80-.).
- Scognamillo, D., I.E. Maxit, M. Sunquist & J. Polisar. 2003. Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. *J. Zool.* 259: 269–279.
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana. NOM-059-SEMARNAT-2010. D. Of.
- Silva-Pereira, J.E., R.F. Moro-Rios, D.R. Bilski & F.C. Passos. 2011. Diets of three sympatric Neotropical small cats: Food niche overlap and interspecies differences in prey consumption. *Mamm. Biol.* 76: 308–312.

- Sollmann, R., M.M. Furtado, B. Gardner, H. Hofer, A.T. a Jácomo, N.M. Tôrres & L. Silveira. 2011. Improving density estimates for elusive carnivores: Accounting for sex-specific detection and movements using spatial capture-recapture models for jaguars in central Brazil. *Biol. Conserv.* 144: 1017–1024.
- Stephens, M.A. 1970. Use of the Kolmogorov-Smirnov, Cramer-Von Mises and Related Statistics Without Extensive Tables. *J. R. Stat. Soc. Ser. B* 32: 115–122.
- Sunquist, M. & Sunquist, F. 2002. *Wild cats of the world*. The University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Taber, A.B., A.J. Novaro, N. Neris & F.H. Colman. 1997. The Food Habits of Sympatric Jaguar and Puma in the Paraguayan Chaco. *Biotropica* 29: 204–213.
- Terborgh, J. 1992. Maintenance of Diversity in Tropical Forests. *Biotropica* 24: 283–292.
- Urios, V., M. Zarco-González, L. Soria-Díaz, C. Rodríguez-Soto & O. Monroy-Vilchis. 2010. Variation of abundance and density of Puma concolor in zones of high and low concentration of camera traps in Central Mexico. *Anim. Biol.* 60: 361–371.
- Weckel, M., W. Giuliano & S. Silver. 2006. Jaguar (*Panthera onca*) feeding ecology: Distribution of predator and prey through time and space. *J. Zool.* 270: 25–30.
- Zar, J.H. 2010. *Biostatistical Analysis*, Prentice Hall New Jersey USA.

V. CONCLUSIÓN GENERAL

A pesar de ser un grupo importante y carismático, los felinos aún no están bien estudiados y el esfuerzo de investigación se encuentra desbalanceado, favoreciendo a las especies de mayor tamaño y dejando de lado a las más pequeñas. Además, los estudios se encuentran enfocados en su mayoría a selvas húmedas, y aunque estos hábitats son importantes desde distintos puntos de vista, es probable que exista una importante variación de los parámetros poblacionales de los felinos que sólo pueda apreciarse mediante estudios que abarcan una mayor proporción de su distribución geográfica. La escasez de la información, más la variabilidad de los resultados, debido a los métodos utilizados, dificulta obtener patrones generales. Los depredadores y las presas en este estudio muestran preferencia por ciertos periodos a lo largo de su actividad diaria. En el caso de los ocelotes y algunas de sus presas estos patrones variaron entre temporadas. Por lo que la incorporación de la caracterización de microhábitat sería interesante para determinar presencia y actividad de especies. En los depredadores no se encontró evidencia de interacciones negativas fuertes entre ellos, posiblemente porque la heterogeneidad de hábitat más la abundancia de presas permite minimizar este tipo de interacciones negativas.

VI. LITERATURA COMPLEMENTARIA

- Bodmer, R.E., J.F. Eisenberg & K.H. Redford. 1997. Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian mammals. *Conserv. Biol.* 11: 460–466.
- Carbone, C., N. Pettorelli & P. a Stephens. 2011. The bigger they come, the harder they fall: body size and prey abundance influence predator-prey ratios. *Biol. Lett.* 7: 312–315.
- Carvajal-Villarreal, S., A. Caso, P. Downey, A. Moreno, M.E. Tewes & L.I. Grassman. 2012. Spatial patterns of the margay (*Leopardus wiedii*; Felidae, Carnivora) at “El Cielo” Biosphere Reserve, Tamaulipas, Mexico. *Mammalia*.
- Ceballos, G., C. Chávez, A. Rivera y C. Manterota. 2002. Tamaño poblacional y conservación del Jaguar (*Panthera onca*) en la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. Pp. 403-481, en: *Jaguares en el nuevo milenio: Una evaluación de su estado, detección de prioridades y recomendaciones para la conservación de los Jaguares en América.* (Medellín, R.A., C. Cherkiewicz, A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E. Sanderson, y A. Tabler. (Eds.). Fondo de Cultura Económica. Universidad Nacional Autónoma de México/Wildlife. Conservation Society. México D.F.
- Di Bitetti, M.S., C.D. De Angelo, Y.E. Di Blanco & A. Paviolo. 2010. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica* 36: 403–412.
- Di Bitetti, M.S., A. Paviolo & C. De Angelo. 2006. Density, habitat use and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. *J. Zool.* 270: 153–163.
- Dillon, A. & M.J. Kelly. 2008. Ocelot home range, overlap and density: Comparing radio telemetry with camera trapping. *J. Zool.* 275: 391–398.
- Di Marco, M., L. Boitani, D. Mallon, M. Hoffmann, A. Iacucci, E. Meijaard, P. Visconti, J. Schipper & C. Rondinini. 2014. A Retrospective Evaluation of the Global Decline of Carnivores and Ungulates. *Conserv. Biol.* 28: n/a–n/a.
- Harmsen, B.J., R.J. Foster, S.C. Silver, L.E.T. Ostro & C.P. Doncaster. 2011. Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. *Mamm. Biol.* 76: 320–324.

- Hornocker, M. G., & Negri, S. (Eds.). 2010. *Cougar: ecology and conservation*. Chicago, Illinois, USA: University of Chicago Press
- Inskip, C. & A. Zimmermann. 2009. Human-felid conflict: a review of patterns and priorities worldwide. *Oryx*.
- Karanth, K.U., J.D. Nichols, N.S. Kumar, W.A. Link & J.E. Hines. 2004. Tigers and their prey: Predicting carnivore densities from prey abundance. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 101: 4854–4858.
- Kelly, M.J., A.J. Noss, M.S. Di Bitetti, L. Maffei, R.L. Arispe, A. Paviolo, C.D. De Angelo & Y.E. Di Blanco. 2008. Estimating Puma Densities From Camera Trapping Across Three Study Sites: Bolivia, Argentina, and Belize. *J. Mammal.* 89: 408–418.
- Maffei, L., A.J. Noss, E. Cuéllar & D.I. Rumiz. 2005. Ocelot (*Felis pardalis*) population densities, activity, and ranging behaviour in the dry forests of eastern Bolivia: data from camera trapping. *J. Trop. Ecol.* 21: 349–353.
- Mendoza, E., P.R. Martineau, E. Brenner & R. Dirzo. 2011. A novel method to improve individual animal identification based on camera-trapping data. *J. Wildl. Manage.* 75: 973–979.
- Oliveira, T.G. 1998. *Leopardus wiedii*. *Mamm. Species* 1–6.
- Paviolo, A., Y.E. Di Blanco, C.D. De Angelo & M.S. Di Bitetti. 2009. Protection Affects the Abundance and Activity Patterns of Pumas in the Atlantic Forest. *J. Mammal.* 90: 926–934.
- Ripple, W.J. & R.L. Beschta. 2004. Wolves and the Ecology of Fear: Can Predation Risk Structure Ecosystems? *Bioscience*.
- Ripple, W.J., J. a Estes, R.L. Beschta, C.C. Wilmers, E.G. Ritchie, M. Hebblewhite, J. Berger, B. Elmhagen, M. Letnic, M.P. Nelson, O.J. Schmitz, D.W. Smith, A.D. Wallach & A.J. Wirsing. 2014. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science* 343: 1241484.
- Schoener, T.W. 1974. Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science* (80-.).

Scognamillo, D., I.E. Maxit, M. Sunkuist & J. Polisar. 2003. Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. *J. Zool.* 259: 269–279.