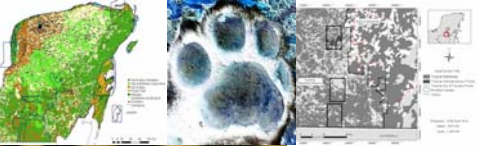


**ECOLOGIA Y CONSERVACION DEL JAGUAR (*Panthera onca*) y  
PUMA (*Puma concolor*) EN LA REGION DE CALAKMUL Y SUS  
IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN  
DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN**

**José Cuauhtémoc Chávez Tovar**



**TESIS DOCTORAL**





TESIS DOCTORAL

**ECOLOGIA Y CONSERVACION DEL JAGUAR (*Panthera onca*) y  
PUMA (*Puma concolor*) EN LA REGION DE CALAKMUL  
Y SUS IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACION  
DE LA PENINSULA DE YUCATÁN**

Memoria presentada por José Cuauhtémoc Chávez Tovar para optar por el grado de Doctor en Biología por la Universidad de Granada.

Fdo. José Cuauhtémoc Chávez Tovar

Vº.Bº. DE LOS DIRECTORES

Dr. Francisco Palomares Fernández  
Profesor de investigación  
del Consejo Superior de  
Investigaciones Científicas en la  
Estación Biológica de Doñana

Dr. Gerardo Ceballos González  
Investigador Titular "C" de F. C.  
Laboratorio de Ecología y  
Conservación de Fauna Silvestre  
Instituto de Ecología-UNAM

Granada, 13 de abril de 2010



**ECOLOGY AND CONSERVATION OF JAGUAR (*Panthera  
onca*) and PUMA (*Puma concolor*) IN THE CALAKMUL  
REGION, AND  
ITS IMPLICATIONS FOR THE CONSERVATION OF THE  
YUCATAN PENINSULA**

**José Cuauhtémoc Chávez Tovar**

**PhD Thesis**

**Granada, 2009**

Editor: Editorial de la Universidad de Granada  
Autor: José Cuauhtémoc Chávez Tovar  
D.L.: En trámite  
ISBN: En trámite

A mi familia



## INDICE

RESUMEN	i
ABSTRACT	ii
INTRODUCCIÓN	1
Antecedentes de la selección de recursos del del jaguar y puma	3
Objetivos	5
Estructura de la tesis	7
Capitulo I. Distribución potencial del hábitat del jaguar y áreas de conflicto humano-jaguar en la Península de Yucatán	8
Capitulo II. Tamaño del área de actividad y selección de hábitat claves por jaguares en un ambiente modificado del sur de la Península de Yucatán	25
Capitulo III. Habitat use, prey use, and coexistence of jaguars ( <i>Panthera onca</i> ) and pumas ( <i>Puma concolor</i> ) in tropical forests of Southern Mexico	52
Capitulo IV. Ecología poblacional del jaguar y sus implicaciones para la conservación en la Península de Yucatán	87
Capitulo V. DISCUSION GENERAL	98
LITERATURA CITADA	106
Anexo I. (EN UN CD) EL LIBRO Chávez, C. y G. Ceballos (eds) 2006. El jaguar mexicano en el Siglo XXI: situación actual y manejo. CONABIO – UNAM – Alianza WWF Telcel. México D. F.	111

## Resumen

La Península de Yucatán mantiene la mayor extensión de selvas en México, y las mayores poblaciones de puma y jaguar en México. Estas selvas enfrentan amenazas severas para su mantenimiento a largo plazo. El objetivo en este trabajo es desarrollar un diagnóstico general de la situación del jaguar y del puma y sus prioridades de conservación en esa región, identificando algunos de los factores que puedan estar mediando la coexistencia de ambas especies a diferentes escalas espaciales. Tomamos como modelo al jaguar y cuando fue posible analizamos su relación con el puma. Como una primera aproximación, modelamos cuales eran los tipos de hábitat que estaban seleccionados los jaguares a nivel Península (selección de recursos de 1er orden) y cuales eran los sitios donde existe un potencial mayor de conflictos con las actividades humanas, medido con la presencia de depredación de ganado. Por otra parte, nos enfocamos a evaluar la selección de recursos de 2do y 3er orden, por parte de los jaguares, desde el enfoque espacial (Regional e individual) a lo largo de 8 años para evaluar cuales eran los hábitats claves que son utilizados por los jaguares a nivel temporal y anual. Por otra parte, nos interesa saber cuales son las presas en la alimentación de los jaguares y pumas, si existe una selección por alguna por parte de ambas especies. Y como los jaguares y pumas usan el hábitat y seleccionan sus presas para su coexistencia. Además de determinar cuales son las amenazas principales para el jaguar en la Península de Yucatán, cuales es el grado de protección del hábitat potencial del jaguar y cuales son las áreas prioritarias para la conservación del jaguar en la Península de Yucatán. El trabajo se basa por lo tanto en estudios llevados a cabo en Península de Yucatán (registros de ocurrencia), la Reserva de la Biosfera Calakmul y en el Ejido Caoba, situados en los estados de Campeche y Quintana Roo, en el sur de la península, cerca de la frontera con Guatemala. Entre las variables usadas, la vegetación demostró ser la variable que mejor explica la distribución potencial del jaguar. En cambio, el modelo de conflictos humano-jaguar muestra que el mayor número de casos de depredación se presenta alrededor de los asentamientos humanos, en ambientes dominados por actividades humanas. Modelar la distribución potencial de las áreas de conflicto humano-jaguar ofrece una gran oportunidad a los biólogos de la conservación y tomadores de decisiones para poder diseñar estrategias regionales para mitigar el conflicto con los depredadores con base en la distribución espacial potencial de los ataques. El área de actividad calculada mediante el estimador de kernel fijo para siete hembras fue de  $204 \pm 203.92 \text{ km}^2$ , y para tres machos fue de  $558 \pm 132 \text{ km}^2$ . Las áreas de actividad no difieren significativamente entre la temporada de secas y la de lluvias para cada sexo. La densidad estimada fue de 1 hembra de jaguar adulta/84  $\text{km}^2$ , lo cual sugiere que en la parte forestal del ejido viven casi 4 hembras y muy probablemente en todo el ejido 6. Hay que tomar en cuenta que el Ejido se encuentra rodeado de otros ejidos forestales los cuales son usados por los jaguares. El análisis composicional y el análisis de selección de hábitat de segundo y tercer orden sugieren que los jaguares utilizan con mayor frecuencia las Selvas altas y medianas (SAM) seguida de la selva baja. Estos resultados, pueden ayudar a formular una estrategia de las necesidades de conservación del jaguar en la región. La densidad del jaguar varió de 3.3 a 6.6 individuos por  $100 \text{ km}^2$ , y la del puma de 1 a 3 individuos por  $100 \text{ km}^2$ . El tamaño de las poblaciones de jaguar y puma en la región de Calakmul es de aproximadamente 900 y 400 animales, respectivamente. Nuestra estimación para toda la península es de no más de 2 000 jaguares y 1 000 pumas. Los jaguares y pumas, generalmente se alimentan de las mismas especies de mamíferos, donde 8 especies de presas son las principales. Sin embargo, existen sustanciales diferencias en el tamaño y en la proporción de la biomasa consumida por cada especie, los jaguares consumen más *Tayassu pecari* y *Dasyopus* y menos *Cuniculus* que los pumas en los hábitats estudiados. Los pumas y los jaguares son sensibles al tipo de vegetación y a la disponibilidad de las presas, utilizándolos en diferentes proporciones. Nosotros encontramos una correlación entre el área de actividad de los jaguares y la disponibilidad de pecaríes y coatíes. Por lo que los jaguares y pumas reducen su traslape de nicho por un uso diferencial de presas y hábitat. La evaluación del efecto de la cacería de subsistencia sobre las presas en Calakmul indicó que se traslapa con las presas del jaguar y el puma, por lo que se estima que tiene efectos negativos severos. Uno de los resultados más importantes de este trabajo, es que aún existe la posibilidad de conservar la mayoría de las selvas remanentes de la Península de Yucatán, pero que se requiere de acciones concretas para su mantenimiento a largo plazo. Estas tendrán que darse a niveles diferentes, desde los pobladores locales hasta las autoridades gubernamentales. El papel de los científicos es proveer de bases sólidas para lograrlo, y darle pertinencia social a nuestro trabajo.



## Abstract

The Yucatan Peninsula maintains the largest extension of tropical forest in Mexico, and the main populations of puma and jaguar in Mexico, these tropical forests facing threats for their long term maintenance. Although the Peninsula has an important jaguar and puma population, there is no updated information about its current situation. The aim in this work is to develop a general diagnostic of the situation of the jaguar and of the puma and his priorities of conservation in this region, identifying some of the factors that can be taking part the coexistence of both species to different spatial scales. We took like model to the jaguar and when it was possible analyzed his relation with the puma. As a first approximation, models which were the types of habitat that were selected the jaguars to level Peninsula (selection of resources of 1st order) and which were the places where exists a main potential of conflicts with the human activities, measured with the presence of depredation livestock. By another part, focused us to evaluate the selection of resources of 2nd and 3er order, by part of the jaguars, from the spatial approach (Regional and individual) along 8 years to evaluate which were the key habitats that are used by the jaguars to seasonal and annual level. By another part, interest us know which are the preys in the food habits of the jaguars and pumas, if it exists a selection by any by part of both species. And as the jaguars and pumas use the habitat and select his preys for his coexistence. In addition to determining which are the main threats for the jaguar in the Yucatan Peninsula? Which is the degree of protection of the potential habitat of the jaguar and which are the priority areas for the jaguar conservation in the Yucatan Peninsula? The work base therefore studies carried out in Peninsula of Yucatan (occurrence data), the Reservation of the Calakmul Biosphere Reserve and in the Ejido Caoba, situated in the states of Campeche and Quintana Roo, in the south of the peninsula, near of the border with Guatemala. Between the variables used the vegetation showed to be the variable than better explains the potential distribution of the jaguar. Instead, the model of human-jaguar conflicts show that the main depredation cases its present around the settlements human, in landscape dominated by human activities. The model potential distribution of the areas of human-jaguar conflict offers a big opportunity to the biologists of the conservation and decisions-makers to can design regional strategies to mitigate the conflict with the predatory with base in the spatial distribution potential of the attacks. The area of activity calculated by means of the kernel fixed estimator for seven females was of  $204 \pm 203.92 \text{ km}^2$ , and for three males was of  $558 \pm 132 \text{ km}^2$ . The areas of activity do not differ significantly between the season of dry and the one of rains for each sex. The density estimated was of one jaguar adult female/84  $\text{km}^2$ , which suggests that in the part forest of the "ejido" live almost 4 females and very probably in all the six adult females. There is that take in account that the "ejido" finds surrounded of other forested ejidos which are used by jaguars. The compositional analysis and the analysis of selection of habitat of second and third order suggest that the jaguars use with main frequency the Medium and highest forest (MHF) followed of the low forest. These results can help to formulate a strategy of the needs of conservation of the jaguar in the region. The jaguar density varied of 3.3 to 6.6 individuals by  $100 \text{ km}^2$  and for the puma of 1 to 3 individuals by  $100 \text{ km}^2$ . The populations sizes of jaguar and puma in the region of Calakmul is of roughly 900 and 400 animals, respectively. Our estimate for all the peninsula is of no more of 2 000 jaguars and 1 000 pumas. Jaguars and pumas generally feed on similar species of mammals, the eight main prey items being shared by the two. However, there are substantial differences in the size and proportion of biomass of each species consumed, the jaguars feeding more on *Tayassu pecari* and *Dasybus* and less on *Cuniculus* than pumas in the three habitats studied. Pumas and jaguars are sensitive to plant community and prey availability, using habitats in different proportions. We found a correlation between the home ranges of jaguars and the availability of peccaries and coatis. Jaguars and pumas may reduce niche overlap by differential use of prey and habitat. The evaluation of the effect of subsistence hunting on the jaguar population of Calakmul showed an overlap with puma and jaguar prey, thus estimating severe negative effects. There is still time to maintain the most of the remnant forest in the Yucatan Peninsula, which requires concrete conservation actions, at all societal levels from local inhabitants to governments. The role of scientists is to provide the scientific basis to achieve it.

### INTRODUCCION

Una de las preguntas fundamentales en biología de la conservación es si existen las cantidades suficientes de recursos para mantener a las poblaciones animales, por lo que el documentar la disponibilidad y el uso de los recursos es especialmente crítico en los esfuerzos para conservar a las especies, sobre todo aquellas que se encuentran en peligro de extinción y bajo un sistema de uso. Si existe una selección de recursos, ésta es una de las principales causas que pueden permitir a las especies coexistir (Rosenzweig 1981). Una especie puede seleccionar los recursos que se encuentran con mayor disponibilidad para satisfacer sus requerimientos y seleccionar a los recursos de alta calidad más que otros de baja calidad. Usualmente la disponibilidad de los recursos no es homogénea y dependiendo de su disponibilidad puede cambiar su uso. Los recursos utilizados pueden ser comparados con los recursos disponibles (o no usados) para validar conclusiones acerca de la selección de recursos. Cuando los recursos son usados desproporcionadamente a su disponibilidad, se dice que el uso es selectivo.

La utilización de un recurso es definido por la cantidad del recurso que esta siendo utilizado por un animal (o una población de animales) en un periodo de tiempo determinado. La disponibilidad de un recurso es la cantidad accesible para un animal (o población de animales) durante el mismo periodo de tiempo. Aunque la selección y la preferencia son utilizadas como sinónimos en la literatura, también han sido definidos en diferentes contextos. Se considerará la selección como el proceso en el cual un animal escoge un recurso, y preferencia como la máxima verosimilitud que un recurso puede ser seleccionado si es ofrecido en la misma base de igualdad que otros (Johnson 1980).

Como la selección de recursos ocurre de un modo jerárquico, desde la distribución geográfica de una especie hasta el área de actividad individual dentro de un intervalo geográfico dado, este puede verse desde el uso de los factores (hábitats) generales hasta la selección a una escala determinada. Es decir, a la selección de un elemento en particular (partícula alimenticia), dentro de factores generales (sitios de alimentación). El criterio para la selección puede ser diferente a cada nivel (Johnson 1980; Wiens 1989; Orians & Wittenberger 1991), cuando hacemos algunas inferencias, hay que saber de

cual nivel de selección se está tratando, ya que si este no es el correcto, algunos de los resultados pueden verse afectados, por lo que la realización de estudios de selección a múltiples escalas tiende a incrementarse y ser más comunes para determinar en cuál de ellas ocurre (Levin 1992; Otis 1997).

Los estudios más comunes de selección son los de hábitat o alimento. La selección de alimento puede ser de varias especies de presas o entre tamaños, colores, formas, etc. de la misma especie. La selección de hábitat puede ser en varias categorías discretas de hábitat (e.g., campo abierto, bosque, roca, campo de cultivo) o entre arreglos continuos de atributos de hábitat tales como densidad de arbustos, porcentaje de cobertura, distancia al agua, altura del dosel, etc. Además las variables observadas en un estudio de selección pueden ser discretas o continuas o alguna combinación de ambas. Muchos factores contribuyen a la selección de recursos (Peek 1986). Estos factores incluyen a la densidad poblacional, la competencia con otras especies, la selección natural, la composición química o la textura del alimento, la herencia, la depredación, el tamaño de los parches de hábitat y la distancia entre parches.

Numerosos modelos y teorías de selección de recursos han sido propuestos, incorporando subconjuntos de estos factores. Estos incluyen modelos de forrajeo (Emlen 1966; Belovsky et al 1989) y modelos de selección de hábitat (Bryant 1973; Rosenzweig 1981). La razón por la que un particular recurso es seleccionado o evitado, no es mostrada directamente por la estimación de la suma de su uso o no. En virtud de esto se han propuesto independientemente del recurso tres órdenes de selección de recursos dependiendo de la escala. La selección de 1er orden, puede ser definida como la selección física o geográfica del área de distribución de una especie. La selección de segundo orden determina la selección de un individuo ó grupo social. La selección de tercer orden pertenece al uso hecho de varios componentes del hábitat dentro del área de actividad. Finalmente, si la selección de 3er orden ocurre en un sitio determinado de alimentación, de aquellos que se encuentran disponibles en el sitio puede ser denominado como selección de cuarto orden.

### **Antecedentes de la selección de recursos del jaguar y puma**

El jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) constituyen un componente importante de la megafauna de los neotrópicos. Estos carnívoros son considerados indicadores de la integridad y salud del ecosistema (Eisenber 1980; Noss 1995), también son consideradas especies paraguas (Lambeck 1997). Las dos especies tienen un valor estético en muchas culturas dentro de toda su área de distribución. En México, América Central y en las comunidades indígenas de América del sur, particularmente los jaguares representan un símbolo ritual de poder y belleza y ha sido incorporado a muchas de las creencias ideológicas y religiosas (Saunders 1991, 1995, 1998). Ambas especies (jaguares y pumas), son especies carismáticas ya que son atractivas para la inmensa mayoría de la población por ser los gatos más grandes del Neotrópico.

Históricamente el jaguar se encontraba distribuido desde el norte de México y suroeste de los Estado Unidos de América, y aunque existen registros recientes en este último país desde 1997, se considera que las poblaciones más norteñas de la especie son las que se encuentran en México. El puma tiene el área de distribución más grande que cualquier otro mamífero terrestre en América, la cual se extiende del oeste de Canadá, pasando por el oeste de Estados Unidos, México, Centroamérica, hasta el sur de Chile, cubriendo todo América del Sur (Sunquist & Sunquist 2002). Por lo que la distribución del puma traslapa completamente a la del jaguar.

Debido a cambios en el uso del suelo y a la subsiguiente degradación del hábitat, el jaguar actualmente se encuentra en el 46% de su área de distribución histórica (Sanderson et al., 2002). Mientras que el puma aunque habita la mayor parte de América, como muchos grandes carnívoros requiere de vastas áreas de hábitat silvestre. La mayoría de las poblaciones de jaguar actualmente se encuentran restringidas a reservas aisladas o áreas remotas inhóspitas donde las poblaciones humanas son bajas (Woodroffe 2001; Hooogestiejn et al 2002).

En México, se mantienen numerosas poblaciones de jaguar en el sureste del país, siendo la más importante la localizada en las Selvas Mayas de la Península de Yucatán, región considerada de alta prioridad de conservación para la especie (Sanderson et al. 2002; Chávez y Ceballos 2006)

y un hotspot por su alta biodiversidad (Myers et al. 2000). Aunque para el puma no existe una evaluación y se desconoce la situación que guardan sus poblaciones a nivel nacional, se piensa que en los estados del Eje Neovolcánico del centro de México, se encuentran en una situación crítica, debido a la fragmentación y destrucción del hábitat (Chávez et al., 2005). Para las Selvas Mayas, no se tiene una evaluación de la situación poblacional.

A pesar de que el conocimiento de la ecología del jaguar ha aumentado desde los primeros estudios de campo a mediados de la década de los 80's, estos se han centrado en patrones de alimentación, y áreas y patrones de actividad, usualmente estudiados por separado (e. g., Schaller y Crawshaw 1980; Rabinowitz y Nottingham 1986; Crawshaw y Quigley 1991; Quigley y Crawshaw 1992; Oliveira 2002). Por otro lado, para el puma en ambientes tropicales, existe información referente a patrones de alimentación, y en menor número sobre áreas y patrones de actividad (Oliveira 2002, Scognamillo et al 2003).

Con respecto a la interacción entre las dos especies, en la región del pantanal y de los llanos se ha documentado que las dos especies se evitan mutuamente, usando los jaguares las áreas con cobertura densa más que los pumas (Schaller y Crawshaw 1980; Emmons 1987; Scognamillo et al 2003). En cuanto a la repartición de presas entre jaguares y pumas, existen estudios en los cuales hay evidencias de que esta ocurre y otros estudios en los cuales no sucede, lo cual es difícil de evaluar ya que la mayoría de los estudios se han basado en métodos poco objetivos para identificar la procedencia de los excrementos (Amín 2004; Novack et al., 2005). Debido a lo anterior, los estudios que han analizado la repartición de presas entre jaguares y pumas tienen resultados contrastantes. Además hay algunos estudios que han documentado que el puma es una especie oportunista-generalista y adaptable, que puede cambiar sus patrones de alimentación dependiendo de la disponibilidad de las presas (Yáñez et al., 1986; Rau y Jiménez 2002) y puede tener una ventaja sobre el jaguar cuando el número de presas es bajo, ya que tiene una amplitud de nicho mayor (Núñez et al., 2000; Scognamillo et al., 2003).

La coexistencia de los jaguares y pumas, puede verse afectada por un incremento de las actividades humanas (e.g., actividades agropecuarias),

contribuyendo negativamente a la imagen de los jaguares. Aunque la muerte de los jaguares a manos de cualquier persona esta legalmente prohibida en México, ésta ocurre ante la amenaza real o imaginaria que pueda provocarles el jaguar a los pobladores locales. El desarrollo de las actividades humanas no compatibles con la conservación del hábitat, muchas veces tienen efectos severos en los carnívoros, de tal manera el establecimiento de medidas tendientes a solucionar este problema es un pre-requisito para la conservación de muchas especies (Nowell and Jackson 1996; Sagør et al. 1997, Linnell et al. 1999).

La creciente mortalidad de jaguares, el aumento de las quejas sobre ellos, además de la cada vez mayor reducción y fragmentación del hábitat requiere de una búsqueda de alternativas para reducir estos impactos. Por lo tanto, el estudiar a una especie como el jaguar desde el enfoque de la selección de recursos nos pueden ayudar a determinar dependiendo de la escala cuales son las prioridades de conservación para la especie.

Por estos motivos, es que a partir de febrero de 1998 iniciamos un estudio sobre la ecología del jaguar y puma en la Reserva de la Biosfera Calakmul, al sur de México, y posteriormente en un ejido con manejo forestal en línea recta a 40 km. al este del sitio en Calakmul. En los dos sitios capturamos jaguares y les pusimos radio collares, y en el primero, también le colocamos radio collares a los pumas. A partir del 2001 se utilizaron collares con Sistema de Posicionamiento Global (GPS), simultáneamente en varios jaguares.

### **Objetivos**

En esta tesis nos enfocamos a determinar cuál es la selección de recursos por parte de jaguares a los tres ordenes de selección espaciales en la Península de Yucatán. Por lo tanto, este estudio se basa en la identificación de algunos factores que pueden estar en la selección de recursos del jaguar a diferentes escalas espaciales, nos enfocamos a las siguientes preguntas:

1) ¿Que tipos de hábitat están seleccionando los jaguares a nivel Península de Yucatán?; ¿Cuales son los sitios donde existe un potencial mayor de conflictos con las actividades humanas, medido por áreas con presencia de depredación de ganado?.

2) ¿Cuál es el tamaño del área de actividad de los jaguares en un ambiente manejado?; ¿Existe una selección de hábitat temporal a largo plazo (8 años) que nos permita identificar hábitats claves?.

3) ¿Cuales son las presas en la alimentación de los jaguares y pumas?; Se muestra una selección de presas por alguna o ambas especies?; Cual es el traslape y amplitud del nicho trófico que estas dos especies tienen?. ¿Como los jaguares y pumas usan el hábitat y seleccionan a sus presas?.

4) ¿Cuáles son las amenazas principales para el jaguar en la Península de Yucatán?; ¿Cuál es el grado de conectividad en la Región de Calakmul, Campeche y el ejido Caoba, Quintana Roo, con otras regiones al este y norte de la Península de Yucatán?; ¿Cuál es el grado de protección del hábitat potencial del jaguar?. Cuales son las áreas prioritarias para la conservación del jaguar en la Península de Yucatán?.

Para el cumplimiento de estos objetivos, bajo el contexto de los cuatro ordenes de selección de recursos (Johnson 1980), realizamos lo siguiente:

Para analizar la selección física o geográfica del área de distribución del jaguar (Selección de primer orden) en la Península de Yucatán, utilizamos la relación de los registros de ocurrencia con las variables ambientales para generar un mapa con el área de distribución potencial, en el cual solo se consideraron aquellas variables que son importantes e influyen en la distribución del jaguar en la Península de Yucatán. Adicionalmente, dado que el jaguar puede presentar conflictos con las actividades humanas, generamos otro mapa con puntos de ocurrencia de depredación de ganado por parte de los jaguares, utilizando las mismas variables ambientales.

Para evaluar la selección de recursos de segundo y tercer orden, utilizamos los datos de collares de GPS-Satelitales-Argos de 10 Individuos durante 8 años, utilizamos las características del paisaje (e. g., la vegetación y el uso de suelo) para ver si hay una selección de recursos (particularmente el hábitat) temporalmente, independientemente del año. Ello nos proporciona la línea base de la situación poblacional e identifica las características del paisaje importantes para los jaguares en una escala regional.

Además, evaluamos de forma indirecta la selección de recursos de 4to orden mediante un análisis de tasas de depredación y de la relación del área de actividad de los individuos con la abundancia de las presas.

Muchos factores, contribuyen a la selección de recursos (Peek 1986). Entre estos factores se incluyen la densidad poblacional, la competencia con otras especies, la selección natural, la composición química o la textura del alimento, la herencia, la depredación, el tamaño de los parches de hábitat y la distancia entre parches.

Dentro de los factores analizados para la selección de recursos de los jaguares, nosotros incluimos la densidad poblacional, la disponibilidad, el tamaño y los patrones conductuales de las presas. Además de la potencial competencia con el puma.

### **Estructura de la tesis**

Desde la perspectiva anterior, se dividió la tesis en los siguientes capítulos:

En el capítulo I, analizamos la selección de recursos de 1er orden, a una escala regional cual es el hábitat potencial de los jaguares y cuales serían los sitios potenciales de conflictos con actividades humanas (e .g., depredación de ganado).

En el capítulo II, analizamos como son los tamaños de las áreas de actividad de los jaguares y su selección de hábitats claves en un ambiente manejado, esto a nivel de la temporalidad climática a través del tiempo y a largo plazo. Para la cual se analizó la selección de recursos de segundo y tercer orden.

En el capítulo III, analizamos la selección espacial, y como esta puede ser relacionada con los patrones de alimentación, analizamos también como las tasas de depredación de los jaguares y pumas pueden afectar la disponibilidad de las presas en un área natural protegida. Dentro del contexto de selección de recursos estaríamos analizando la selección de recursos de tercer y cuarto orden, dado que evaluamos la selección sobre un componente específico del hábitat, y alimentación, como sería lo de las tasas de depredación.

En el capítulo IV, examinamos la ecología poblacional del jaguar y sus implicaciones para la conservación. Aquí resumimos en parte los procesos de selección que están ocurriendo con el jaguar en la Península de Yucatán y en los sitios de estudio, particularmente.

Finalmente en el capítulo V, presentamos una síntesis de los resultados obtenidos.



# CAPITULO I



**Distribución potencial del hábitat del jaguar y áreas de conflicto humano-jaguar en la Península de Yucatán.**

**(Aceptado formato de la Revista Mexicana de Mastozoología Vol. 13)**



# DISTRIBUCIÓN POTENCIAL DEL HÁBITAT DEL JAGUAR Y ÁREAS DE CONFLICTO HUMANO-JAGUAR EN LA PENÍNSULA DE YUCATÁN

CUAUHTÉMOC CHÁVEZ Y HELIOT ZARZA

*Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ecología, 3er Circuito exterior s/n  
Ciudad Universitaria, México, D. F. 04510  
correo electronico: cchavez@ecologia.unam.mx*

**Resumen:** Las Selvas Mayas de la Península de Yucatán, México, mantienen una de las poblaciones más importantes de jaguar (*Panthera onca*) al norte de su distribución. Sin embargo, la región está sujeta a grandes cambios en su cobertura forestal debido al desarrollo humano y agropecuario de los últimos años. Esto ha ocasionado una reducción en el hábitat del jaguar y por consiguiente un incremento en la incidencia de ataques al ganado doméstico por jaguares, debido a ello es necesario contar con información sólida sobre las áreas de conflicto humano-jaguar para ser consideradas durante los planes de manejo y conservación a nivel regional. Nuestro análisis se basó en un grupo de variables (vegetación, uso de suelo, precipitación y clima) y una base de datos georeferenciados tanto de presencia de jaguares como de depredación de ganado domestico en la Península de Yucatán. Nosotros demostramos la posibilidad de modelar la distribución potencial de los sitios de conflicto humano-jaguar usando el método de máxima entropía (MaxEnt). Entre las variables usadas la vegetación demostró ser la variable que mejor explica la distribución potencial del jaguar. En cambio, el modelo de conflictos humano-jaguar muestra que el mayor número de casos de depredación se presenta alrededor de los asentamientos humanos, en ambientes dominados por actividades humanas. Modelar la distribución potencial de las áreas de conflicto humano-jaguar ofrece una gran oportunidad a los biólogos de la conservación y tomadores de decisiones para poder diseñar estrategias regionales para mitigar el conflicto con los depredadores con base en la distribución espacial potencial de los ataques.

**Palabras clave:** Hábitat potencial, jaguar, depredación, Yucatán.

**Abstract:** The Mayan Forest of the Yucatan Peninsula, Mexico, maintain an of the most important populations of jaguar (*Panthera onca*) north of his distribution. However, the region is subject to big changes in this forest coverage because of the human and agriculture-livestock development of the last years. This has caused a reduction in the habitat of the jaguar and therefore an increase in the incidence of attacks to the domestic livestock by jaguars, because of this is necessary to have solid information on the areas of human-jaguar conflict to be considered during the management plans and conservation to regional level. Our analysis based in a group of variable (vegetation, use of soil, precipitation and climate) and a base of georeference data so much of presence of jaguars and of livestock depredation in the Yucatan Peninsula. We showed the possibility of model the potential distribution of the places of



human-jaguar conflict using the method of maximum entropy (MaxEnt). Between the variables used the vegetation showed to be the variable than better explains the potential distribution of the \*jaguar. Instead, the model of human conflicts-jaguar show that the main number of cases of depredation present around the human settlements, in landscape dominated by human activities. Modeling the potential distribution of the areas of human-jaguar conflict- offers a big opportunity to the biologists of the conservation and decisions-makers to can design regional strategies to mitigate the conflict with the predatory with base in the spatial distribution potential of the attacks.

**Key words:** Potencial habitat, jaguar, depredation, Yucatán.

## INTRODUCCION

Las poblaciones de grandes carnívoros han declinado globalmente desde el siglo pasado debido a la expansión de las actividades humanas y/o a los conflictos con el hombre en todas las regiones donde ambos coexisten (Woodroffe, 2000).

Entre los conflictos humano-carnívoro, la depredación del ganado doméstico se ha convertido en un serio problema que amenaza la conservación de los grandes felinos (Treves y Karanth, 2003), como es el caso del león (*Panthera leo*), tigre (*Panthera tigris*), pantera de las nieves (*Uncía uncia*), puma (*Puma concolor*) y jaguar (*Panthera onca*; Kurten y Anderson, 1980; Ceballos *et al.*, 2007). En la mayoría de los casos, la solución inmediata al problema es eliminar al depredador, ante la falta de otras posibles soluciones (Patterson *et al.*, 2004).

México mantiene numerosas poblaciones de jaguar en el sureste del país, siendo la más importante la localizada en las Selvas Mayas de la Península de Yucatán, región considerada de alta prioridad de conservación para la especie (Sanderson *et al.*, 2002; Chávez y Ceballos, 2006) y un "hotspot" por su alta biodiversidad (Myers *et al.*, 2000). Sin embargo, esta región, históricamente ha estado sometida a una intensa actividad humana y transformación de su paisaje a lo largo de su historia y especialmente en el último siglo, provocando grandes cambios en el uso del suelo de la región (Boege, 1995; Roy Chowdhury, 2006; Vester *et al.*, 2007).

El número creciente de quejas sobre la depredación de ganado y la alta mortalidad de jaguares, requiere de soluciones inmediatas. Para ello se necesita identificar los sitios que potencialmente son más susceptibles a sufrir ataques de depredación de ganado por parte de los jaguares y con ello dirigir esfuerzos y recursos para mitigar la depredación de ganado en esta región.

Para cumplir con este objetivo, fue necesario determinar la distribución potencial del jaguar e identificar las áreas con mayor potencialidad a presentar conflicto humano-jaguar y finalmente evaluamos el papel de las áreas protegidas como estrategia de conservación del jaguar en la región en la Península de Yucatán.

### AREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en la Península de Yucatán, comprende los estados de Campeche, Quintana Roo y Yucatán, se delimitó con las siguientes coordenadas geográficas  $21^{\circ} 12'$  a  $17^{\circ} 49'$  N y  $91^{\circ} 00'$  a  $86^{\circ} 40'$  O, cubre una superficie aproximada de  $128,000 \text{ km}^2$  (Figura 1). La Península de Yucatán es prácticamente plana y con una topografía uniforme (0 a 400 m.s.n.m), la principal serranía es el Sierrita de Ticul al sur de Yucatán. Los suelos dominantes de la región son las rendizcas, vertisoles y litosoles. El clima es tropical subhúmedo, la temperatura media anual es de  $24.6^{\circ} \text{ C}$ , con una marcada estacionalidad concentrándose las lluvias en el verano (junio-noviembre). La Península de Yucatán se caracteriza por la ausencia casi total de ríos o arroyos permanentes. El tipo de vegetación dominante es la selva alta y mediana subperennifolia, seguida de la selva mediana caducifolia. En la línea costera, el manglar y las sabanas son la vegetación predominante (SEMARNAP, 2000).

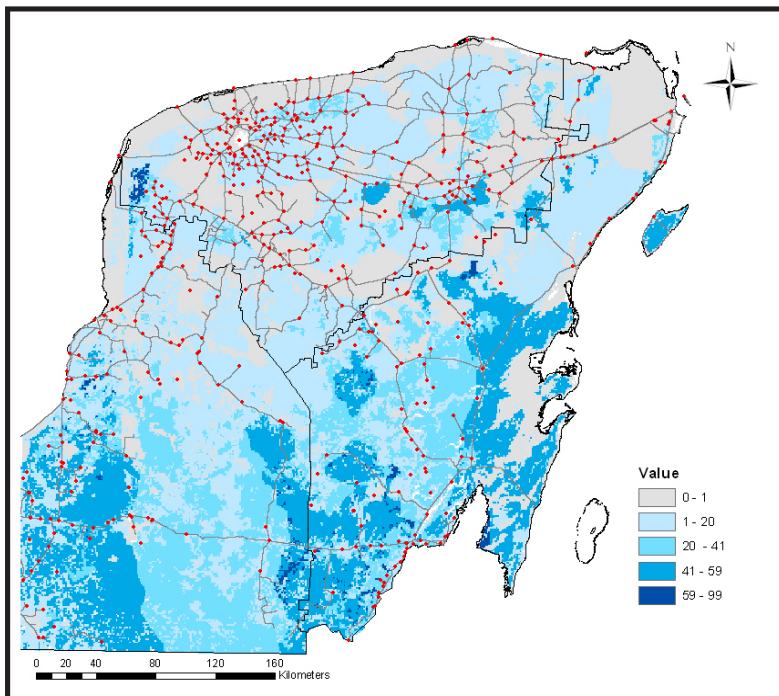


Figura 1. Hábitat potencial del jaguar en la Península de Yucatán generado por Maxent. Los puntos rojos indican los poblados mayores de 200 habitantes.

Los ambientes modificados son todos aquellos que han perdido parcialmente su cobertura vegetal natural y/o que presentan vegetación secundaria. Estos tipos de hábitats se encuentran asociados a los campos agrícolas, pastizales inducidos y por lo general se localizan alrededor de los asentamientos humanos.

Los asentamientos humanos y las áreas agropecuarias ocupan aproximadamente el 24% de la superficie de la Península. La actividad pecuaria asciende a 898,393 cabezas de ganado bovino, de las cuales más del 60% de las existencias están dentro del sistema de producción de libre pastoreo (INEGI, 2009).

## MÉTODOS

### Composición del paisaje

Se determinó la identidad de los principales tipos de vegetación, superficie y número de fragmentos por cada tipo de vegetación, así como el grado de fragmentación de cada uno de ellos, a partir del Inventario Nacional Forestal 2000-2001 (SEMARNAP *et al.*, 2000), utilizando el programa Arcview 3.2 (ESRI, 1996; Cuadro 1).

Cuadro 1. Tipos de vegetación y uso de suelo presente en la Península de Yucatán.

Tipos de vegetación y uso de suelo	Superficie (ha)	Número de Parches
Selva Alta y Mediana	3,870,554	272
Selva Alta y Mediana con vegetación secundaria	884,018	511
Selva Mediana Caducifolia	1,116,698	155
Selva Mediana Caducifolia con vegetación secundaria	1,184,302	378
Selva Baja Subperennifolia	726,242	506
Selva Baja Subperennifolia con vegetación secundaria	211,131	247
Selva Baja Caducifolia	198,293	45
Selva Baja Caducifolia con vegetación secundaria	645,960	108
Popal-tular	321,570	233
Manglar	311,003	193
Otros tipos de vegetación	74,689	107
Pastizal	1,674,941	1,479
Área urbana	77,101	377
Área sin vegetación aparente	36,058	61



### Datos de ocurrencia

Se generó una base de datos con todos los registros de presencia verificada de jaguar a partir de 1990 en la región ( $n = 25$ ) y otra con los registros verificados de ataque de jaguar a ganado domésticos ( $n = 45$ ) entre 1998 al 2004, estos datos provienen de distintas fuentes (Apéndice). En el caso de la base de datos de ataques se usaron solamente 23 registros ya que se descartaron aquellas localidades imprecisas (e.g., Hunucmá).

### Variables ambientales

Empleamos tres coberturas ambientales para la construcción del modelo de distribución potencial del jaguar y de las posibles áreas de conflicto. La cobertura de vegetación y uso de suelo proviene del Inventario Nacional Forestal 2000-2001, a una escala de 1:250,000 (SEMARNAP *et al.*, 2000).

Las coberturas de precipitación y edafología provienen de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), escala de 1:1,000,000. Todos los datos y coberturas se transformaron a formato *raster* con una resolución de 1 km<sup>2</sup>.

### Modelación

Nosotros usamos el método de Máxima Entropía - MaxEnt versión 2.3 (Phillips *et al.*, 2006, software libre disponible en [www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent](http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent)). Porque tiene un mejor comportamiento en la modelación de la distribución del hábitat potencial (Ortega-Huerta y Peterson 2008), es robusto a pesar de tamaños de muestra pequeños (Benito *et al.*, 2009). Maxent es un programa que estima la distribución de probabilidad de ocurrencia de las especies a partir de las limitantes medioambientales (Phillips *et al.*, 2006).

Para correr los modelos distribución potencial del jaguar y las áreas de conflicto humano-jaguar en la Península de Yucatán, se emplearon los valores preestablecidos del programa con un umbral ("threshold") de  $10^{-5}$  y 500 iteraciones. El valor de regularización empleado fue de 0.25 y se utilizó la opción del tipo de distribución Lineal Cuadrática (Feature types: Linear Quadratic) dado que nuestro tamaño de muestra fue pequeño (Phillips *et al.*, 2006).

Utilizamos para la validación y adecuación del modelo el área bajo la curva (AUC), donde se ve el desempeño y ajuste del modelo para predecir las presencias contenidas en la muestra de los datos. Para determinar las variables más importantes en el modelo, se corrió una prueba de jackknife para medir la importancia de cada una de ellas.



## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Composición del paisaje

La vegetación natural conservada se distribuye en gran parte de la Península de Yucatán (46%), y aún se conservan numerosos fragmentos mayores a 100 ha (<10ha = 646; >10 <100ha = 280; >100ha = 52); la vegetación natural con vegetación secundaria ocupa el 23% de la superficie de la Península (1,244 parches). En comparación, los ambientes modificados representan el 25% del área total y a diferencia de la vegetación natural presenta una mayor fragmentación (2,898 parches, <10ha = 928; >10 <100ha = 188; >100ha = 17, Cuadro 1). El uso de suelo dominante en los ambientes modificados es el pecuario (13%) y agrícola (11%).

Nuestros resultados indican que la región todavía mantiene una gran superficie de vegetación natural, en comparación con las estimaciones para Mesoamérica, donde cerca del 80% de la cobertura forestal se ha perdido o modificado a una tasa de deforestación de 1.4 a 2.5% anual (CEPF, 2001).

### Distribución potencial del hábitat del jaguar

El modelo predice una gran extensión de hábitat potencial para el jaguar (> 54 mil km<sup>2</sup>) para la Península de Yucatán, estas áreas en su mayoría están compuestas por selvas altas y medianas, con una precipitación anual promedio de 1,200-1,500 mm y predominantemente en suelo del tipo cambisol y vertisol.

El modelo obtenido indica que la distribución potencial del jaguar en la Península de Yucatán no es aleatoria (área bajo la curva AUC= 0.94, Intervalo de confianza 95%; porcentaje de presencias correctamente clasificadas %PCC = 86%). El análisis de Jackknife nos sugiere que la variable que contribuye más al modelo es la vegetación.

Nuestros resultados indican que el 42% de la superficie de la Península de Yucatán son áreas con una alta probabilidad de condiciones adecuadas para la presencia de jaguar. A nivel estatal, Quintana Roo presenta la mayor superficie (57%) y en promedio los parches de mayor tamaño (Cuadro 2). Sin embargo, estas áreas enfrentan diversos escenarios, por ejemplo, la parte norte de Quintana Roo, afronta serios problemas de conectividad con la parte sur principalmente por la creación, ampliación de infraestructura para el desarrollo turístico (Faller *et al.*, 2007; Navarro *et al.*, 2007). Mientras que la parte sur, enfrenta un avance de la frontera pecuaria y agrícola (Chávez *et al.*, 2007; Zarza *et al.*, 2007).

Más del 60% de la distribución potencial del jaguar predicha está conformada por parches menores a 10 km<sup>2</sup> (Cuadro 2). Existen algunos parches >100 ha que



facilitan la conectividad, en los cuales deben promoverse estrategias de conservación, como el pago de servicios ambientales (i.e. captura de carbono, mantenimiento de la Biodiversidad) o el desarrollo de proyectos productivos compatibles con la conservación de los recursos naturales (i.e. áreas forestales certificadas, apicultura, artesanías), mitigando el impacto del cambio en el uso del suelo en la región (Zarza, 2008). La viabilidad de la población de jaguar en la región, dependerá de su adaptación a los patrones y procesos de fragmentación de su hábitat (Morrison *et al.*, 1992). Sin embargo, estos aún no han podido ser determinados con detalle, por lo que es una prioridad conocer hasta que punto los jaguares pueden sobrevivir en un paisaje dominado por actividades humanas.

### **Distribución potencial del Conflicto Humano-Jaguar**

Las áreas identificadas con mayor probabilidad de conflicto humano-jaguar en la Península de Yucatán son aquellas cercanas a los asentamientos humanos y cuerpos de agua, caracterizadas por una precipitación promedio anual de 1,000-1,200 mm y suelos cambisoles y luvisoles (Figura 2).

El modelo identificó áreas importantes de conflicto ganadero en la Península (AUC= 0.94; IC= 0.95%; %PCC= 88%). En el estado de Quintana Roo, se identificaron dos áreas importantes, una al norte cerca de Cancún y la otra al noroeste de Felipe Carrillo Puerto; para Yucatán, se localiza en la zona de influencia de la Ciudad de Mérida, una segunda área al sureste de Tekax y Peto, y una tercera en la región sur de Ría Largartos; finalmente Campeche, presenta varios puntos de conflicto alrededor de la Reserva de la Biosfera de Calakmul, y de las áreas protegidas Balam kin y Balam ku, otro punto potencial de conflicto es la parte centro del estado, a la altura de Pustunich, Etzna y Pizayal.

Las áreas identificadas como de conflicto humano-jaguar ocupan el 14 % de la superficie total de la Península de Yucatán. El estado con la mayor área potencial de ataques de jaguar es Yucatán, seguido de Campeche (Cuadro 2). Históricamente, la principal actividad económica del estado de Yucatán era la agrícola, actualmente es uno de los estados con mayor producción porcina y bovina del país (Sánchez y Rebollar, 1999). A pesar del gran cambio ambiental en esta región, aún se mantienen grandes extensiones forestales de propiedad ejidal que permanecen en buen estado de conservación (SEMARNAP, 2000).

A pesar de lo anterior, el cambio en la cobertura forestal, provocada por una mayor demanda en espacio y recursos naturales por la población humana, aumenta las posibilidades de contacto con la fauna silvestre y con ello el conflicto con los carnívoros (i.e. jaguar y puma). Debido a ello existe la necesidad de tener un protocolo estandarizado para evaluar el conflicto ganadero-carnívoros para las condiciones existentes en México (Chávez y Ceballos, 2006).



Cuadro 2. Hábitat potencial y ataques de jaguar en la Península de Yucatán por estado. Datos generados por el programa Maxent. El promedio se refiere al tamaño promedio de los parches de hábitat. La superficie total (Km<sup>2</sup>) es la del hábitat potencial o la de los ataques de jaguar según sea el caso.

Tamaño del parche (Km <sup>2</sup> )	Hábitat potencial				Ataques		
	Yucatán	Quintana Roo	Campeche	Yucatán	Quintana Roo	Campeche	
menos 1	128	57	80	113	209	250	
1 a 10	311	237	376	302	537	885	
10 a 100	57	28	57	25	85	99	
mas de 100	16	5	5	8	7	4	
No. de Parches	512	327	518	448	838	1238	
Promedio	15.26	74.65	43.95	16.65	6.46	4.88	
Superficie total	7814.01	24409.18	22763.84	7459.21	5417.33	6035.47	

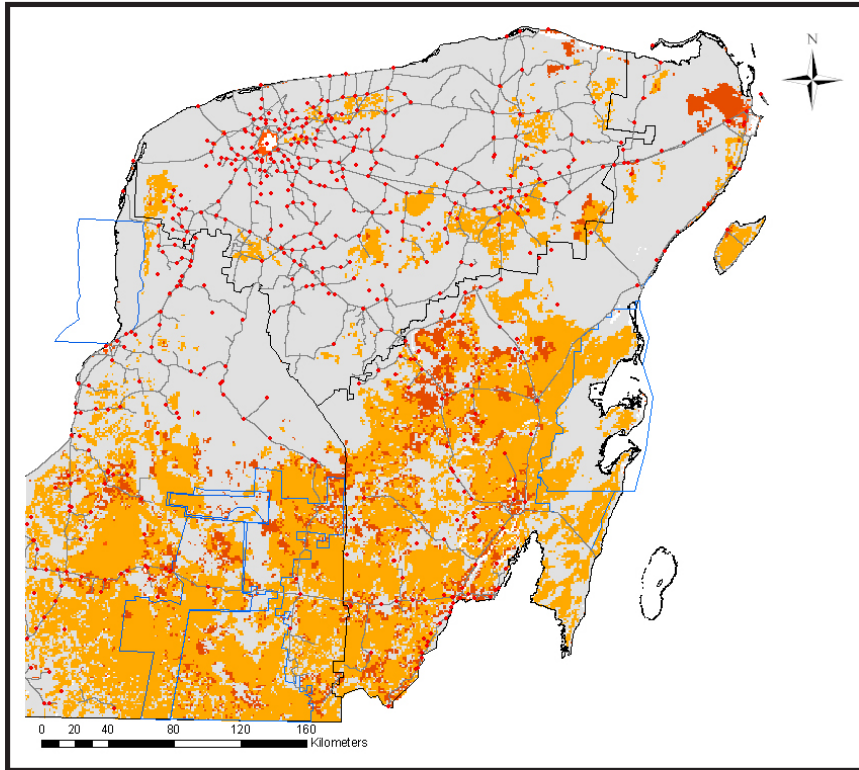


Figura 2. Ataques potenciales del jaguar en la Península de Yucatán generado por Maxent. Los puntos rojos indican los poblados mayores de 200 habitantes.

Existe un protocolo de acción para evaluar la depredación del ganado doméstico (Hoogesteijn, 2003; [www.wcs.org](http://www.wcs.org)), el cual no refleja las condiciones existentes en muchos lugares de México. Se implementó un programa a nivel estatal por Gobierno del Estado de Yucatán, cual fue dirigido específicamente a los rancheros, para compensarlos económicamente si sufrían pérdidas en su ganado doméstico a consecuencia de la depredación por jaguar el cual no tuvo éxito, debido a la falta de asesoría, recursos económicos y humanos (C. Alcerreca y A. González-Terrazas, com. pers.). En Quintana Roo, se realizó un programa piloto de compensación por depredación de ganado en el Ejido Caoba, Municipio de Othón P. Blanco, implementado por Unidos para la Conservación, Sierra Madre, Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México y Ecosafari, donde se elaboró un



protocolo para determinar el origen del ataque, además del personal calificado para la evaluación de los daños (Chávez *et al.*, inédito).

### **Traslape de la distribución espacial del jaguar y conflicto humano-jaguar**

Al traslapar el mapa de hábitat potencial de jaguar y de conflicto humano-jaguar se observa que una parte del hábitat potencial se encuentra en las áreas naturales protegidas, y algunas de ellas están en vías de aislamiento por las actividades humanas, lo que potencia el riesgo de conflicto humano-jaguar en la zona de amortiguamiento y borde de dichas áreas protegidas. Esto es lo que sucede con la Reserva de la Biosfera Calakmul la cual mantiene el mayor hábitat disponible para jaguar (5,146 km<sup>2</sup>), sin embargo en su periferia y área de amortiguamiento se identifican sitios potenciales de conflicto humano-jaguar (893 km<sup>2</sup>, Cuadro 3). Por otra parte, la mayor parte (casi el 80%) del hábitat potencial del jaguar se encuentra fuera de las ANP's, se ubica en tierras ejidales, de ahí resalta la importancia de los ejidos forestales del centro y oeste del sur de la Península de Yucatán, que permiten la conexión entre las grandes reservas de la región (Reserva de la Biosfera de Calakmul y Sian ka'an, Figura 3). Estas reservas y los grandes fragmentos representan en total un área de hábitat base para la conservación del jaguar en la Península de Yucatán (Ceballos *et al.*, 2002; Chávez, 2006; Chávez *et al.*, 2007; Zarza *et al.*, 2007).

Los esfuerzos de conservación deberán ser dirigidos aquellas áreas que puedan complementar el papel de las ANP's existentes, sin excluir a los dueños de la tierra. Será muy importante la generación de mecanismos e incentivos económicos para la conservación de los recursos naturales en general, y en particular para el hábitat del jaguar. Sin embargo, la incertidumbre en la toma de decisiones entre los diferentes niveles de gobierno, pueden hacer que los planes de conservación no se concreten. Adicionalmente, el desarrollo turístico de algunos lugares lleva a la creación de infraestructura y asentamientos humanos, que si no existe una buena planeación disminuirá de manera importante el hábitat del jaguar (Conde *et al.*, 2007). Sin embargo, el gran reto que enfrenta la conservación a este nivel es que se incentiven aquellas áreas fuera de las ANP's, que mantienen una buena proporción de hábitat del jaguar, así como el mantenimiento de procesos ecológicos y de servicios ambientales para un beneficio común de la población humana.

Este estudio muestra que existe la necesidad de desarrollar un plan regional para la conservación de la fauna silvestre en las áreas de hábitat para jaguar identificadas en la Península de Yucatán, involucrando la colaboración de los diversos actores como poseedores de tierra (grupos individuales), inversionistas y desarrolladores, académicos e instancias del gobiernos, lo cual refuerza las estrategias propuestas en el Plan Ecoregional de las Selvas Maya, Zoque y Olmeca (Secaira y Maldonado, 2006).

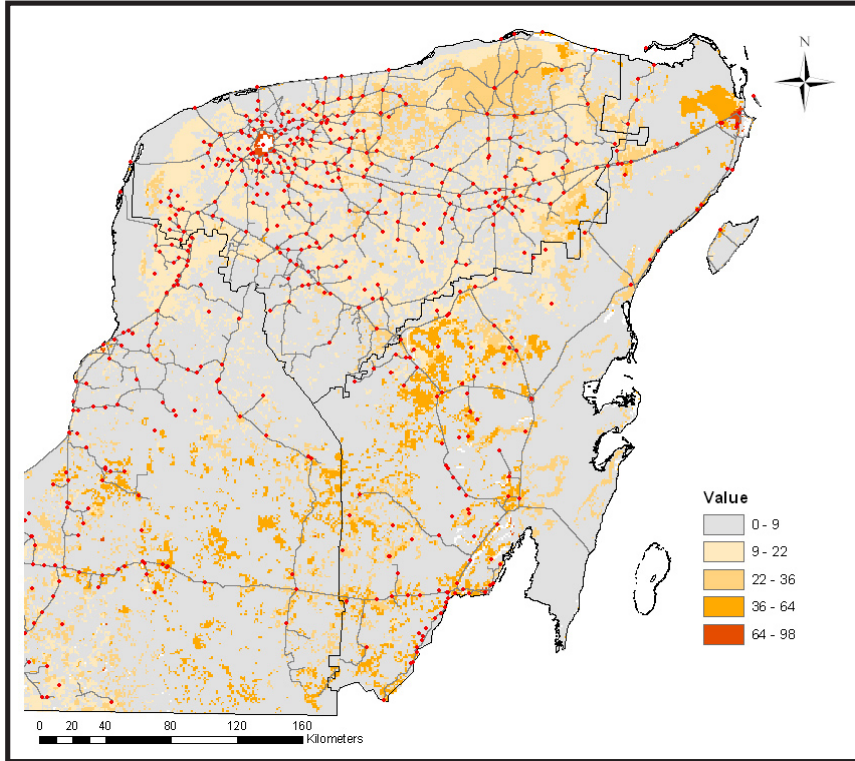


Figura 3. Mapa resultante de la combinación del hábitat y ataques potenciales del jaguar generado por Maxent en la Península de Yucatán. Los puntos rojos indican los poblados mayores de 200 habitantes.

Además de evaluar, las condiciones del paisaje para el jaguar hacia una comprensión mejor de patrones regionales de la biodiversidad y de planes de colaboración para la conservación entre terratenientes (e.g., ganaderos) en la Península de Yucatán. Algunas instituciones y personas están elaborando el protocolo para actuar en casos de depredación de ganado en México. De hecho, recientemente se aprobó un proyecto para tratar de generar un diagnóstico en seis áreas prioritarias para evaluar el conflicto ganadero (O. Ramírez y D. Azuara, com. pers.).

Cuadro 3. Hábitat potencial y ataques de jaguar en las áreas naturales protegidas en Península de Yucatán. Datos generados por el programa Maxent. Todas las áreas están en Km<sup>2</sup>. Entre paréntesis esta puesto el porcentaje que cubre cada uno de la superficie total de la Reserva.

Nombre de la Reserva	Superficie	Hábitat potencial	Ataques
YUM BALAM	1539.54	81.27 ( 5.28)	2.34 ( 0.15)
RIA LAGARTOS	603.73	9.87 ( 1.63)	128.74 (21.32)
PUNTA NIZUC	25.54	0.00	0.21 ( 0.82)
A. DE PUERTO MORELOS	3340.17	0.01 ( 0.00)	0.21 ( 0.01)
RIA CELESTUN	597.06	0.00	2.00 ( 0.33)
LOS PETENES	2832.05	0.23 ( 0.01)	2.78 ( 0.10)
SIAN KAAAN	5279.76	1385.04 (26.23)	301.82 ( 5.72)
UAYMIL	890.75	570.62 (64.06)	90.58 (10.17)
CALAKMUL	7227.33	5146.29 (71.21)	893.82 (12.37)
BALAM KU	4085.48	3143.13 (76.93)	442.07 (10.82)
BALAM KIN	996.06	376.55 (37.80)	58.07 ( 5.83)
BALAM KA'AX	1288.12	632.43 (49.10)	78.57 ( 6.10)
Total	28705.58	11345.43 ( 6.97)	2001.21 (39.52)

Es importante notar que dos terceras partes de estas áreas protegen menos de 10.000 hectáreas; únicamente 38 áreas protegen más de 50.000 hectáreas.

### CONCLUSIONES

Modelar la distribución del hábitat del jaguar puede generar mapas de detalle fino que contribuyan en la toma de decisiones de conservación y manejo de la biodiversidad,



así como dirigir incentivos en las áreas identificadas de conflicto humano-jaguar. Los mapas de distribución de especies pueden ayudar a identificar nuevas áreas que por limitaciones en campo son poco estudiadas y permite implementar alguna estrategia local de conservación. Sin embargo, siempre será necesario la validación en campo a escala local, para no subestimar la información.

Encontrar alternativas de manejo que puedan reducir el conflicto humano-jaguar es imperativo para la conservación del jaguar y especialmente en los ambientes modificados. Una medida relativamente simple como puede ser el manejo ganadero puede reducir sustancialmente la depredación del ganado (Crawshaw, 2004; Sáenz y Carrillo, 2002; Zimmermann *et al.*, 2005). Por ejemplo, evitar el libre pastoreo en el interior de los fragmentos de selva (Azevedo y Murray, 2007).

*"las soluciones que no involucren los intereses de la comunidad serán inútiles, ya que sólo la gente local tiene la posibilidad de mejorar la citación ambiental a través de cambios en su comportamiento o el de los carnívoros"*

Claudio Sillero

#### AGRADECIMIENTOS

A las comunidades locales que se encuentran en la Península de Yucatán. En especial al Dr. Ceballos por su apoyo en las distintas fases de este proyecto. Al Instituto de Ecología de la UNAM, a la CONANP. A la Fundación Banco Bilbao Vizcaya por su apoyo financiero. Antonio Rivera, Francisco Zavala, Melissa López, Marcela Araiza por su ayuda en el trabajo de campo. A las siguientes organizaciones Biocenosis A. C., Reserva Ecológica El Edén A. C., Pronatura Península de Yucatán por facilitarnos información, a Luis Pereyra, Carlos Alcerreca, Alejandro González-Terrazas, Marco Lazcano, y Juan Carlos Faller. A los dos revisores del artículo que con sus comentarios lo enriquecieron. Y en especial el apoyo de Osiris Gaona y Jesús Pacheco.

#### LITERATURA CITADA

- Azevedo, F.C.C., y Murray, D.L. 2007. Evaluation of potential factors predisposing livestock to predation by jaguars. *Journal of Wildlife Management*, 71:2379-2386.
- Benito, B.M., Martínez-Ortega, M.M, Muñoz, L.M., Lorite, J., y J. Peñas. 2009. Assessing extinction-risk of endangered plants using species distribution models: a case study of habitat depletion caused by the spread of greenhouses. *Biodiversity and Conservation*, 18:2509-2520
- Boege, E. 1995. *The Calakmul Biosphere Reserve (Mexico)*. Working Paper No. 13. UNESCO (South-South Cooperation. Programme). Paris, Francia.
- Ceballos G., Chávez, C., Rivera, A., Manterola, C. y W. Wall. 2002. Tamaño poblacional y conservación del jaguar en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México. Pp



- 403-418, *en*: El jaguar en el Nuevo milenio. (Medellín, R.A., C. Equihua., C. Chetkiewics., A Rabinowitz., P. Crawshaw., K. Redford., J.G. Robinson., E. Sanderson y A. Taber, eds). Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society, México D.F.
- Ceballos, G., Chávez, C., List, R. y H. Zarza. 2007. Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas. Conabio - Alianza WWF- Telcel – Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- CEPF. 2001. *Ecosistema forestal de Vilcabamba-Amboró del área prioritaria de conservación de la biodiversidad en los Andes tropicales Perú y Bolivia*. 38 pp.  
[http://www.cepf.net/ImageCache/cepf/content/pdfs/final\\_2spanish\\_2emesoamerica\\_2southernmesoamerica\\_2eep\\_2epdf/vl/final.spanish.mesoamerica.southernmesoamerica.ep.pdf](http://www.cepf.net/ImageCache/cepf/content/pdfs/final_2spanish_2emesoamerica_2southernmesoamerica_2eep_2epdf/vl/final.spanish.mesoamerica.southernmesoamerica.ep.pdf)
- Chávez, C. 2006. Ecología poblacional y conservación del jaguar (*Panthera onca*) en la Reserva de la Biósfera de Calakmul. Campeche. Maestría en Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Chávez, C. y G. Ceballos (eds). 2006. El jaguar mexicano en el Siglo XXI: situación actual y manejo. CONABIO – UNAM – Alianza WWF Telcel. México D. F.
- Chávez, C., Amín, M. y G. Ceballos. 2007. Ecología poblacional del jaguar y sus implicaciones para la conservación en la Península de Yucatán. Pp. 91 -100, *en*: Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas ( G. Ceballos, C. Chávez, R. List y H. Zarza, eds). Conabio - Alianza WWF- Telcel – Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Chávez, C., Araíza, M., Rivera, A., Manterola , C. y G. Ceballos. 2002. *Protocolo de captura y manejo de grandes felinos del "Programa para la Conservación y Manejo del jaguar y puma en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche y ejidos forestales del estado de Quintana Roo"*. Manuscrito inédito.
- CLIMA: García, E. – Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 1998. "Climas" (clasificación de Koppen, modificado por García). Escala 1:1 000 000. México.
- Conde, D., I. Burgues, L.C. Fleck, C. Monterola, yJ. Reid. 2007. Análisis ambiental y económico de proyectos carreteros en la Selva Maya, un estudio regional. Serie Técnica #10, Arcata, California, Conservation Strategy Fund.
- Crawshaw, J. 2004. Depredation of domestic animals by large cats in Brazil. *Human Dimensions of Wildlife*, 9:329-330.
- EDAFOLOGIA: Instituto Nacional de investigaciones Forestales y Agropecuarias (INIFAP) - Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 1995. "Edafología". Escalas 1:250 000 y 1:1 000 000. México.
- Environmental Systems Research Institute. 1996. ArcView GIS. Redlands, CA.
- Faller, J.C., Chávez, C. Johnson, S. y G. Ceballos. 2007. Densidad y tamaño de la población de jaguar en el noreste de la Península de Yucatán. Pp. 111-122, *en*: Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas (G. Ceballos, C. Chávez, R. List y H. Zarza, eds). Conabio - Alianza WWF- Telcel – Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2009. *Censo Agropecuario 2007*. VIII Censo Agrícola, Ganadero y Forestal. Aguascalientes, México.

- Kurtén B y E. Anderson 1980. Jaguar, *Panthera onca*. Studer's Cheetah, *Acinonyx studeri*. American Cheetah, *Acinonyx trumani*. Lake Cat, *Felis lacustris*. Ocelot, *Felis pardalis*. River Cat, *Felis amnicola*. Jaguarundi, *Felis yagouaroundi*. Pp. 192-195, en: *Pleistocene Mammals of North America*. New York: Columbia University Press.
- Martínez, M., y C. Galindo-Leal. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: Clasificación, descripción y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica*, 71:7-32.
- Morrison, M.L., Marcot, B.G. y Mannan, R. W. 1992. *Wildlife-habitat relationships: concepts and applications*. The University of Wisconsin Press, Madison.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, G. d.F. y J. K. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-854.
- Navarro, C.J., Remolina J.F. y J.J. Pérez. 2007. El jaguar en Yum Balam y el Norte de Quintana Roo. Pp. 123-132, en: *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas* (G. Ceballos, C. Chávez, R. List y H. Zarza, editores). Conabio - Alianza WWF- Telcel – Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Ortega-Huerta, M.A. y A.T. Peterson. 2008. Modeling ecological niches and predicting geographic distributions: A test of six presence-only methods. *Revista Mexicana de la Biodiversidad*, 79:205-216
- Patterson, B.D. , S.M. Kasiki, E. Selempo y R.W. Kays. 2004. Livestock depredation by lions (*Panthera leo*) and other carnivores on ranches neighboring Tsavo National Parks, Kenya. *Biological Conservation*, 119:507–516.
- Phillips, S. J., R.P. Anderson, y R.E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190:231–259.
- PRECIPITACION: García, E. – CONABIO, 1998. "Precipitación total anual". Escala 1: 1 000 000. México.
- Roy Chowdhury, R. 2006. Landscape change in the Calakmul Biosphere Reserve, Mexico: Modeling the driving forces of smallholder deforestation in land parcels. *Applied Geography*, 26:129-152.
- Sáenz, J. y E. Carrillo. 2002. Jaguares depredadores en ganado en Costa Rica: ¿un problema sin solución? Pp. 127-137, en: *El jaguar en el nuevo milenio: una evaluación de su condición actual, historia natural y prioridades para su conservación* (R.A. Medellín, C. Equihua, C.L.B. Chetkiewics, P.G. Crawshaw Jr., A. Rabinowitz, K.H. Redford, J.G. Robinson, E.W. Sanderson y A. Taber, eds.). Fondo de Cultura/Universidad Nacional Autónoma de México/Wildlife Conservation Society, México, D.F.
- Sánchez y Rebollar. 1999. Deforestación en la Península de Yucatán, los retos que enfrentar. *Maderas y Bosques*, 5:3-17.
- Sanderson, E.W., K.H. Redford, C. Chetkiewicz, R.A. Medellín, A.R. Rabinowitz, J.G. Robinson y A.B. Taber. 2002. Planning to save a species: the case for the jaguar, *Panthera onca*. *Conservation Biology*, 16:58-72.
- Secaira, F. y O. Maldonado (eds.). 2006. Una agenda para hoy: las acciones que debemos emprender: Plan Ecorregional de las selvas Maya, Zoque y Olmeca. San José: The Nature Conservancy (TNC), 48 p.
- Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP). 2000. Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera de Calakmul. Secretaria del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, Instituto Nacional de Ecología. México D.F.





- Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP)-Subsecretaría de Recursos Naturales, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI)-Dirección General de Geografía (eds.) y Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)-Instituto de Geografía (comp.). 2000. Inventario Forestal Nacional 2000-2001. Escala 1:250 000. Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP), Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Distrito Federal, México.
- TOPOGRAFÍA: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 1998. "Curvas de nivel para la República Mexicana". Escala 1:250 000. Extraído del Modelo Digital del Terreno. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). México.
- Treves, A. y K.U. Karanth. 2003. Human-Carnivore conflict and perspectives on Carnivore management worldwide. *Conservation Biology*, 17:1491-1499.
- Vester, H.F.M., D. Lawrence, J.R. Eastman, B.L. Turner II, S. Calme, R. Dickson, C. Pozo y F. Sangerman. 2007. Land change in the Southern Yucatán and Calakmul Biosphere Reserve: effects on habitat and biodiversity. *Ecological Applications*, 17:989-1003.
- Woodroffe, R. 2000. Predators and people using human densities to interpret declines of large carnivores. *Animal Conservation*, 3:165-173.
- Zarza, H. 2008. *Uso de hábitat del jaguar (Panthera onca) en un paisaje influenciado por actividades humanas en el sur de la Península de Yucatán*. Tesis de Maestría, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Zarza, H., C. Chávez y G. Ceballos. 2007. Uso de hábitat del jaguar a escala regional en un paisaje con actividades humanas en el sur de la Península de Yucatán. Pp. 101-110, en: *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas* (G. Ceballos, C. Chávez, R. List y H. Zarza, eds.). Conabio - Alianza WWF- Telcel - Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Zimmermann, A., M.J. Walpole y N. Leader-William. 2005. Cattle rancher's attitudes to conflicts with jaguar *Panthera onca* in the Pantanal of Brasil. *Oryx*, 39:406-412.



## APÉNDICE

Registros de Depredación en la Península de Yucatán, se consideraron todos los registros verificados de ataque, por los autores, por las autoridades del gobierno (e.g. PROFEPA), personal autorizado de las organizaciones no gubernamentales, Biocenosis A.C. y Amavisi A.C., en el estado de Yucatán, y comunicación personal de informantes con experiencia sobre depredación de carnívoros en la región.

No disponible, cercanías de la Reserva Estatal "Bocas de Dzilam" 21°25' N, 88° 40' W; 2. Mano Poderosa, Ejido Presidente Kennedy, Mpio de Panabá, 21°28'56.6'' N, 88° 29'51.5'' W; 3. San Antonio, Mpio de Hunucmá, 21°06'10.5'' N, 90°01'13.3'' W; 4. Rancho La Monedita de Oro, Mpio. de Celestún, 20°52'29'' N, 90°14'58'' W; 5. Oxpehool, Km77 Carretera Mérida-Celestún, Mpio. de Hunucmá, 20°49'11'' N, 90°13'58'' W; 6 y 7. Reserva de la Biosfera Ría Lagartos, sitio de anidación enfrente del Petén Hu de la Reserva de Ría Lagartos, 20°29'55'' N, 87°38'23'' W, 20°50'47'' N, 87°38'53'' W; 8. Chunchucum, 11.9 Km. al Norte del poblado de Hunucmá, Mpio de Hunucmá, 21°01' N, 89°51'30'' W; 9. Celestún, Km 74, Mpio de Celestún, 20°15' N, 90°24'54'' W; 10. Kinchil-Hunucmá, Reserva de la Biosfera Ría Celestún, 21°09' N, 90°24' W; 11. Becanchen, a 75 Km de Tekax, 20°03' N, 89°13'17'' W; 12. Rancho Yaxkel, carretera a Uxmal, desviación a Unidad López portillo, a 8 Km de la unidad Xmatuy, Mpio de Muna, 20°27'34'' N, 89°49'25'' W; 13. Rancho San Isidro, carretera Panabá Yalsihon, Mpio Dzilam de Bravo, 21°24'17.2'' N, 88°27'56.6'' W; 14 y 15. San Lorenzo, Km. 7 carretera Uxmal San Simón, Mpio de Muna, 20°18'12'' N, 89°48'6'' W; 20°19'5.2'' N, 89°48'11'' W; 16. Nuevo Tezoco, Mpio de Tizimin, 21°14'45.4'' N, 87°32'15'' W; 17. Rancho Santa Clara, Reserva de Dzilam de Bravo, 21°31' N, 88°19' W; 18. Rancho Cuatro Hermanos, Km 67 carretera Mérida - Celestún a 4 km al Sur de la Carretera, 20°49'11.3'' N, 90°13'59'' W; 19. Rancho Xcanageler, Oxcutzcab, tomando la carretera a Xul, 20°07'32'' N, 89°29'07'' W; 20. Hunucmá, aprox. en el Km 10 de la carretera de Hunucma a Sisal, 20°12'39'' N, 89°57' W; 21. Kinchil, 20°52'49'' N, 90°08'58'' W; 22. Aproximadamente a 4 km de Chunchucmil, 20°40'22'' N, 90°13'53'' W; 23. Rancho Cenote Sábalo, Mpio. de Tizimin, 21°25'4.3'' N, 89°35'48.3'' W; 24. CAMPECHE: Ejido El Refugio, Mpio. de Calakmul, 18°48'12'' N, 89°22'39'' W; 25. Al pie de la carretera Dzibalchen-Xpujil, Mpio de Calakmul, 19°04'52'' N, 89°19'69'' W.

## **CAPITULO II**



**Tamaño del área de actividad y selección de hábitats  
claves por jaguares en un ambiente modificado del sur  
de la Península de Yucatán**

**(En español con formato para Animal Conservation)**

### TAMAÑO DEL ÁREA DE ACTIVIDAD Y SELECCIÓN DE HÁBITATS CLAVES POR JAGUARES EN UN AMBIENTE MODIFICADO DEL SUR DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN.

#### RESUMEN

El jaguar es una especie catalogada como en peligro de extinción y existe poco conocimiento acerca de los recursos que necesita para asegurar su conservación a largo plazo en la Península de Yucatán o cuantos individuos de la especie pueden mantenerse en la región. Este estudio utilizó collares de GPS-Satelital para analizar la variación temporal en la selección del hábitat y describir el área de actividad de los jaguares en el Ejido forestal Caoba, Quintana Roo, México. En un periodo de 8 años se registraron 3 654 localizaciones de 10 individuos. El área de actividad calculada mediante el estimador de kernel fijo para siete hembras fue de  $204 \pm 203.92 \text{ km}^2$ , y para tres machos fue de  $558 \pm 132 \text{ km}^2$ . Las áreas de actividad no difieren significativamente entre la temporada de secas y la de lluvias para cada sexo. La densidad estimada fue de 1 hembra de jaguar adulta/84  $\text{km}^2$ , lo cual sugiere que en la parte forestal del ejido viven casi 4 hembras y muy probablemente en todo el ejido 6. Hay que tomar en cuenta que el Ejido se encuentra rodeado de otros ejidos forestales los cuales son usados por los jaguares. El análisis composicional y el análisis de selección de hábitat de segundo y tercer orden sugieren que los jaguares utilizan con mayor frecuencia las Selvas altas y medianas (SAM) seguida de la selva baja. Estos resultados, pueden ayudar a formular una estrategia de las necesidades de conservación del jaguar en la región.

#### INTRODUCCION

El jaguar (*Panthera onca*) es una especie ampliamente distribuida y el felino más grande en América, el cual se encuentra en peligro de extinción. La destrucción del hábitat, la cacería ilegal y la pérdida de sus presas han creado parches discontinuos en la mayor parte de su área de distribución (Sanderson et al. 2002). Estos factores han causado que se encuentre listada en el Apéndice I de la convención internacional para el comercio de especies silvestres de fauna y flora (Cites por sus siglas en ingles).

Un componente esencial de los planes de conservación es identificar que recursos son importantes para la persistencia de una población a largo plazo (Alldredge & Ratti 1992; Marker and Dickman 2005). La “importancia” de los recursos puede ser medida por como estos contribuyen a la supervivencia o reproducción de los animales (Garshelis 2000). Sin embargo, investigar los parámetros demográficos para hábitats específicos lleva un tiempo considerable, sobre todo para animales con historias de vidas largas y con bajas tasas de reproducción como los jaguares. Esta importancia puede ser inferida por la “selección de hábitat” la cual se refiere a la respuesta conductual, que resulta de un desproporcionado uso de los tipos de hábitat que pueden

incrementar la adecuación de los animales (Block & Brennan 1999). La selección de hábitat, puede cambiar por la variación temporal en la disponibilidad de los recursos, algunos estudios han tomado en cuenta esto para identificar los recursos importantes en únicamente ciertas temporadas (Schooley 1994; Chávez et al., aceptado). Aunque la selección del hábitat por los jaguares ha sido cubierto por algunos estudios en ambientes con cobertura forestal menor a 15 metros (Nuñez 2006) o en lugares donde la vegetación dominante es arbustiva con lugares abiertos con árboles esparcidos (Azevedo & Murray 2007; Cavalcanti 2008), para los ambientes forestales existen muy pocos estudios de ese tipo (Rabinowitz & Nottingham 1986; Chávez 2006; Chávez et al., 2007a; Zarza et al 2007), y en los estudios realizados existen lagunas de información sobre el aspecto temporal de esta selección de hábitat (e. g., Chávez 2006; Zarza et al 2007).

El manejo de los jaguares puede beneficiarse con un mejor entendimiento de las áreas de actividad, ya que los individuos pueden restringirse a una o más áreas donde se concentren los movimientos durante sus actividades normales (Harris et al. 1990). Además la información de las áreas de actividad de los jaguares, dará a los manejadores elementos para evaluar el estado poblacional y para modelar los diferentes escenarios de amenaza para la especie. La información con respecto a las necesidades de hábitat y los requerimientos espaciales pueden ser usados con las coberturas satelitales existentes para guiar a los manejadores de las especies a nivel de ecología del paisaje, tal como se ha hecho con el tigre (*Panthera tigris*; Sanderson et al, 2006).

Considerando la naturaleza elusiva de los jaguares y sus bajas densidades, la radio telemetría es probablemente el mejor mecanismo para investigar la selección de hábitat y el tamaño del área de actividad (Bailey 1993). Esta técnica ha sido utilizada en algunos estudios a lo largo del área de distribución del jaguar (e. g., Rabinowitz & Nottingham 1986; Scognamillo et al, 2003; Nuñez 2006; Azevedo & Murray 2007) y recientemente se han utilizado collares de GPS (Chávez et al 2007; Cavalcanti 2008).

Nosotros realizamos este estudio con radio seguimiento y collares de GPS para investigar la variación temporal en: 1) el tamaño del área de actividad y 2) la selección de hábitat, con base en la vegetación y el uso del suelo. Nosotros nos enfocamos a la selección de hábitat de segundo y tercer orden, los cuales reflejan la oportunidad de un animal para seleccionar su hábitat.

En nuestros trabajos previos (Chávez et al., 2007; Zarza et al., 2007) hemos estudiado previamente a los jaguares en el ejido Caoba, Quintana Roo, estableciendo los protocolos para su captura y manejo. Esta investigación incrementa substancialmente la información generada por nuestros primeros trabajos, con la ventaja de tener el tamaño de muestra más grande de este tipo en México, además de ser el estudio que ha tenido más continuidad en toda el área distribución del jaguar, utilizando las técnicas de análisis más avanzadas. Nuestra investigación en esta parte no identifica los factores causales que determinan la dinámica espacial o la densidad, pero nos proporciona la línea base de la situación poblacional e identifica características del paisaje importante para los jaguares que pueden ser utilizados para la planificación de estrategias de conservación en una escala regional ó nacional.

### Área de estudio

El estudio se realizó en el Ejido de Caoba, Quintana Roo, México (18° 14' N, 89° 03' O; Figura 1), con una extensión de 68,553 ha, de las cuales 32,500 ha corresponden a la reserva forestal permanente y al área de conservación de fauna, en donde se hace extracción de madera y chicle (Semarnap 2000). La vegetación dominante en la región es selva alta y mediana, y en menor proporción selva baja y selva baja inundable (Semarnat et al., 2001). Las principales actividades económicas en el ejido son la explotación forestal, la agricultura, la apicultura y la ganadería. La cacería es una práctica común, la cual no es permitida en el área destinada a la explotación forestal. En el ejido habitan 1 322 personas distribuidas en dos poblados (INEGI, 2005). Esta región se caracteriza por mantener el mayor remanente de bosque tropical mexicano (Martínez y Galindo-Leal, 2002). Topográficamente la región es básicamente plana, con un intervalo altitudinal entre los 100 y 300 msnm. El clima es tropical subhúmedo, la temperatura media anual es de 24.6° C, con una marcada estacionalidad. Las lluvias se concentran en el verano (junio-noviembre) siendo la precipitación media anual de 1 076 mm (Turner II et al., 2001). Durante la temporada de lluvias alrededor de un tercio de la región permanece inundada. La región de Calakmul se caracteriza por la ausencia casi total de ríos o arroyos permanentes (Semarnat, 2000).

### Captura de jaguares

Los jaguares fueron capturados con perros durante la temporada seca (febrero-mayo) de 2001 a 2009 el cual es un procedimiento estándar (ver Ceballos et al., 2002 y Chávez 2006; para detalles del método de captura). A los individuos capturados se les colocó un collar con un sistema de posicionamiento geográfico (GPS; Televilt, CA), ó GPS-satelital (Telonics, INC).

### Radio seguimiento y análisis

Obtuvimos ubicaciones de los collares de GPS con un grado alto de precisión (en pruebas de tierra el error mostrado era <15 m). La mayoría de los collares tuvieron un sistema de transferencia de datos por tiempo a una hora programable, además de la bajada directamente del collar. Los collares fueron programados para registrar de 3 a 40 lecturas por semana. Usualmente la mayor proporción de lecturas fue tomada entre 18:30-18:35 horas. Debido a lo plano de la topografía de los dos sitios, incluimos ubicaciones 2-D como 3-D en nuestros análisis. Utilizamos un receptor para descargar remotamente los datos de los collares (RX-900, Televilt Internacional, Suecia). Utilizamos el VHF que regularmente transmite el collar como referencia y como vínculo de radio para la transferencia de los datos del GPS al receptor remoto. Se programó cada collar para una descargar de los datos cada tres meses; sin embargo, la descarga de estos, no siempre fue posible debido al problema de que la potencia de la señal no era lo suficientemente fuerte para poder bajar los datos desde la avioneta ó que la señal se perdiera por el tiempo que la avioneta tiene que volar en elipse.

Cada temporada de captura tratamos de recapturar a los 4 animales con collar; sin embargo, debido a diferentes causas (e.g., fallas en los collares, o muerte de los animales por causa humana), en promedio tuvimos de dos a tres individuos con datos por año. Adicionalmente, la efectividad de los collares en la toma de lecturas fue del 10 al 30%, debido a que la cobertura forestal y otras variables ambientales afectaban la recepción de la señal. El gran número de ubicaciones individuales proporcionó información continua en cuanto a los

movimientos de los animales, independientemente del tiempo, hora del día o temporada. Los collares de Televilt fueron recuperados cada 10-11 meses para remplazar la batería, mediante la recaptura de los jaguares con ayuda de perros sabuesos. Después de que cada jaguar era recapturado, se colocaba un nuevo collar al animal, mientras los datos del collar recuperado eran descargados directamente a un ordenador y la batería reemplazada antes de ponerse en otro individuo. Los collares de Telonics eran enviados a la compañía para el cambio de baterías.

### Análisis de Uso del hábitat

Realizamos análisis de uso del hábitat, utilizando un mapa con la cobertura de la vegetación y uso de suelo proveniente del Inventario Nacional Forestal 2000-2001, a una escala de 1:250,000 (INF 2000; SEMARNAP et al. 2000). El área ocupada por cada tipo de vegetación y uso de suelo fue definida usando Arcview 3.2 (ESRI 1996).

Para examinar la selección de hábitat de segundo orden en los jaguares, utilizamos todas las ubicaciones recogidas por los collares de GPS, excepto ubicaciones dentro de un día de captura. Las áreas de actividad individuales fueron estimadas utilizando el 95% del estimador adaptativo de kernel (Worton 1989), ya que este método tiene ventajas sobre el método del polígono mínimo convexo (PMC; Harris et al. 1990, Seaman y Powell 1996, Kenward et al. 2001, Barg et al. 2005). Se utilizaron los dos estimadores (adaptativo de kernel y PMC) con fines comparativos con otros estudios, estas áreas fueron estimadas usando la extensión de áreas de actividad del programa Arcview vers 3.1 (ESRI).

El promedio de la densidad de las hembras adultas fue calculada utilizando aquellas hembras que tenían más de 50 locaciones por año en cada año, con el cual se construyó el polígono mínimo convexo (PMC) al 100% y el área ocupada por este se dividió entre el número de hembras utilizadas en el cálculo.

Examinamos los patrones de selección de hábitat por los jaguares en dos niveles (Johnson 1980): selección de segundo orden (i.e., uso versus disponibilidad en el área de estudio) y la selección de tercer orden (i.e., uso



versus disponibilidad dentro del área de actividad). Para calcular disponibilidad del hábitat para la población de jaguares (i.e., selección de 2° orden) utilizamos nuestro polígono de área del estudio, definido como el área estimada por el polígono mínimo convexo al 98% que comprendió todas las localizaciones de los jaguares con collar de GPS-radio, esto se hizo con fines comparativos con otros estudios (Cuadro 1; e.g., Cavalcanti 2008). Correspondiendo a 809.30 km<sup>2</sup> en el ejido Caoba, Quintana Roo (calculado con 2624 Puntos). En esta área encontramos representadas 10 clases del INF 2000: selva alta y mediana, selva alta y mediana con vegetación secundaria, selva baja subperennifolia, selva baja subperennifolia con vegetación secundaria, sabana, palmar, agricultura, pastizal, áreas urbanas y cuerpos de agua. Decidimos agrupar los datos ya que algunas de las categorías representaban menos del 2% del área de estudio, así quedaron cuatro categorías: 1) “otros hábitats”, que agrupó a aquellos tipos de vegetación que están presentes en menos del 2% del área de estudio (como la sabana y palmar), 2) “vegetación modificada”, que agrupó a aquellos usos que han modificado sustancialmente la cobertura original (e.g., agricultura, pastizal etc), 3) selva alta y mediana, y 4) selva baja. Esta clasificación está basada en la elaborada para la región de Calakmul por Martínez y Galindo-Leal (2002).

La disponibilidad del hábitat fue estimada como la proporción de cada tipo de hábitat dentro del área de estudio, mientras que se definió como hábitat usado, la proporción de cada tipo de hábitat que se encontrará dentro del área de actividad individual (selección de 2° orden).

Calculamos la disponibilidad de hábitat dentro de las áreas de actividad de cada jaguar (selección de 3<sup>er</sup> orden). Utilizamos las ubicaciones individuales para evaluar si los jaguares demuestran una preferencia para un tipo de hábitat específico dentro de sus áreas de actividad. Para este análisis, utilizamos la prueba de bondad de ajuste de  $\chi^2$ . Para determinar qué hábitats fueron seleccionados, evitados, o utilizados según su disponibilidad, comparamos las proporciones observadas (ubicaciones) y esperadas (hábitat) utilizando los intervalos de confianza de Bonferroni (Neu et al. 1974).

Para evaluar si había diferencias temporales en la preferencia de hábitat, dividimos los registros en lluvias (junio a noviembre) y secas (diciembre-mayo). También usamos una clasificación de cuatro temporadas definidas a partir de la

cantidad de lluvia, la cual puede reflejar mejor lo que sucede en el sitio: primavera (febrero-abril), verano (mayo-julio), otoño (agosto-octubre) e invierno (noviembre-enero). También examinamos si había cualquier tipo de preferencias dependientes del sexo.

### RESULTADOS

Obtuvimos un total de 3 654 localizaciones de 10 jaguares con radio collares (siete hembras y tres machos adultos) capturados y monitoreados desde junio de 2001 a marzo de 2009 en promedio se obtuvieron un número acumulativo de 18 lecturas/jaguar/mes. Cada animal fue seguido en promedio  $673 \pm 645$  días (Cuadro1). Obtuvimos el 22% de las localizaciones programadas para cada collar.

#### Tamaño del área de actividad

Las hembras adultas ( $n=6$ ) tienen anualmente en promedio un área de actividad (kernel 95%) de  $148 \pm 93$  km<sup>2</sup> (Figura 2). En la temporada de lluvias el área promedio es de  $155 \pm 130$  km<sup>2</sup> ( $n=6$ ) y en la temporada de secas de  $113 \pm 54$  km<sup>2</sup> ( $n=7$ ), no existiendo diferencias significativas entre ellas ( $t=-0.73$ ,  $gl = 10$ ,  $p=0.48$ ; Cuadro 2). Se encontró que la temporada con la menor área de actividad fue la temporada 4 (noviembre-enero) con  $61 \pm 44$  km<sup>2</sup> ( $n=4$ ), mientras que la mayor área de actividad se presentó entre los meses de mayo a julio con  $175 \pm 44$  km<sup>2</sup> ( $n=4$ ); sin embargo no hay diferencias significativas entre las temporadas (Anova  $F=1.25$ ;  $gl 3$   $p=0.32$ ;). El área de actividad promedio de los machos fue de  $625 \pm 98$  km<sup>2</sup> (Figura 3); en la temporada de secas estos presentan una menor área de actividad que en la temporada de lluvias, no hay diferencias significativas (Cuadro 2).

Existen diferencias significativas en las áreas de actividad anuales entre machos y hembras ( $t=7.123$ ;  $gl =7$ ;  $p<0.001$ ), en la temporada de lluvias ( $t=3.34$ ,  $gl 7$   $p=0.012$ ), en la temporada de secas (prueba de U =23,  $n=3$   $n=6$   $p=0.048$ ) y en cada una de las estaciones del año. Sin embargo, las áreas de actividad tienden a ser mayores para los machos que para las hembras en la temporada 1 (febrero a abril;  $t=2.43$   $gl= 5$   $p=0.059$ ), temporada 3 (agosto-

octubre; prueba de U=18; n=5 n=3; p=0.250) e temporada 4 (noviembre-enero; prueba de U=11; n=4 n=2; p=0.133).

El promedio del área de actividad estimada mediante el polígono mínimo convexo al 95%, de las hembras en el total, de la temporada de lluvias y de la temporada de secas, fue de  $204 \pm 203 \text{ km}^2$ ,  $202 \pm 189.06 \text{ km}^2$  y  $133 \pm 166 \text{ km}^2$ , respectivamente. Los tres machos combinados tuvieron áreas de actividad de  $558 \pm 132 \text{ km}^2$ ,  $471 \pm 20 \text{ km}^2$  y  $328 \pm 84 \text{ km}^2$ , respectivamente, para las mismas temporadas.

La densidad promedio calculada a partir de 2 a 3 individuos hembras por año en siete años fue de una hembra de jaguar por cada  $85 \text{ km}^2$ .

### Selección de hábitat de 2do orden

El tipo de hábitat más frecuente en el área de estudio fue la selva alta y mediana subperennifolia (SAM) con 61% de cobertura, seguida por la selva baja superennifolia (SB: 22.3%), la vegetación modificada (VM: 14.9%) y otros (1.8%). La distribución de todas las áreas de actividad de los jaguares revela que en general durante el año los jaguares usan más la SAM que su disponibilidad. De hecho en cualquier temporada sucede esto (Cuadros 3 y 4). En cambio, la VM es evitada por los jaguares en general (Cuadro 4). Los machos generalmente usan más la SAM que su disponibilidad en el año, causado por un mayor uso en la temporada de lluvias, es decir, en los meses de junio a diciembre, evitando usar la VM (Cuadro 4). Las hembras utilizan significativamente más la SAM que su disponibilidad, excepto en la temporada del verano (mayo-julio) donde preferentemente usan más la SB, en todos los casos evitan usar la vegetación modificada (Cuadro 4).

### Selección de hábitat de 3er orden

Los jaguares difieren en el uso de los distintos tipos de vegetación disponibles dentro de su área de actividad individual (cuadro 5). Así, de las siete hembras marcadas con radiotransmisores, tres (Melissa, Eugenia y Verónica) utilizan la SAM más allá de su disponibilidad y evitan utilizar la SB. En cambio, las otras

cuatro hembras utilizan todos los hábitats según su disponibilidad a excepción de Paola que sólo usó las dos selvas (SAM y SB).

Temporalmente tres de las hembras (Daniela, Patricia y Dalia) mantuvieron el uso de cada uno de los hábitats según su disponibilidad. Mientras que, la que presento un patrón temporal en su selección de hábitat fue Paola que usó más la SAM en la temporada de secas y prefirió no usar la SB, Mientras que las tres hembras que en general prefirieron usar más que su disponibilidad a la SAM, mantienen un mayor uso en las dos temporadas (secas y lluvias) que su disponibilidad; coincidentemente las tres usan a la SAM más que su disponibilidad en la temporada 3 (agosto-octubre), evitando utilizar la SB.

### Discusión

#### Tamaño de las áreas de actividad

No encontramos diferencias en los tamaños de las áreas de actividad (método de kernel al 95%) de las hembras entre las temporadas analizadas, a pesar de diferir en las condiciones ambientales, que potencialmente pueden afectar la distribución de recursos y su disponibilidad. Tendencias similares han sido encontradas en diversas investigaciones en toda la distribución del jaguar (e. g., Azevedo & Murray 2007; Cavalcanti 2008). Estudios previos sugieren que las áreas de actividad en la temporada seca tienden a ser más pequeñas que las de la temporada de lluvias (Núñez 2006), mientras que otros indican que en la temporada seca son más grandes que en la temporada lluviosa (Crawshaw & Quigley 1991; Scognamillo et al., 2003). Estas diferencias en el área de actividad pueden estar relacionadas con el estado reproductivo o el estatus social de los individuos. Además, se ha sugerido que el cambio en el tamaño del área de actividad de los jaguares es dependiente entre otras cosas de la disponibilidad y dispersión de las presas, así como de la estructura del paisaje (Crawshaw y Quigley 1991; Cavalcanti 2008).

Las grandes áreas de actividad presentadas por los tres machos (191 a 725 km<sup>2</sup>) en alguna temporada, son de las áreas de actividad más grandes registradas para algún estudio de radio seguimiento, las cuales van de 55 a

262 km<sup>2</sup> (eg., Nuñez 2006; Cavalcanti 2008). Las diferencias en los tamaños de las áreas de actividad reflejan la abundancia o densidad de las presas en un hábitat dado y el movimiento necesario de los jaguares para poder encontrar una presa. Además, otros factores pueden ser importantes en la conformación y estructura espacial de la población, tales como el estatus social del macho, la cantidad de hembras disponibles y el área de actividad de las hembras.

Estudios sobre la ecología social de gatos solitarios como los tigres (*Panthera tigris*), leopardos (*Panthera pardus*) y pumas (*Puma concolor*), sugiere que el patrón básico de la organización social de los felinos es aquel en el cual los machos ocupan áreas amplias, exclusivas o traslapadas, que comprenden el área de actividad de distintas hembras (Seidensticker et al. 1973; Sunquist 1981; Sunquist & Sunquist 1989; Bailey 1993). Nuestros datos sugieren que los machos de jaguar no tienen áreas de actividad exclusivas y se traslapan ampliamente a lo largo del año, similar a lo observado por otros estudios con tamaños de muestra similares (Cavalcanti 2008), y documentado en algunos otros con pequeños tamaños de muestra (e.g., Schaller & Crawshaw 1980; Nuñez 2006). Sin embargo, también se ha sugerido que existen áreas exclusivas en las cuales hay un bajo traslape (Azevedo & Murray 2007).

### SELECCIÓN DE HABITAT

Se pueden discernir, en parte, cuales son los requerimientos de recursos de los jaguares por la identificación del tipo de hábitat que están seleccionando, suponiendo que ellos escogen estos para incrementar potencialmente su supervivencia y reproducción. Sin embargo, cuando intentamos caracterizar la selección de recursos puede estar asociada con dos principales suposiciones: que las observaciones registradas pueden ser usadas para inferir la selección de hábitat y que la evidencia de selección es relacionada con la adecuación (fitness) y el crecimiento poblacional (Porter & Church 1987; Alldredge y Ratti 1992; Garshelis 2000). Además, investigar como una especie selecciona las diferentes características de su entorno es un paso esencial para asignar su

importancia a aquellas características que pueden ser necesarias para su supervivencia y reproducción (Garshelis, 2000).

Este estudio se enfocó a la selección del hábitat por parte de los jaguares, y si ellos utilizan de forma diferente los hábitats disponibles dentro de su área de actividad. El análisis de este tipo de datos con los diferentes grupos demográficos, principalmente hembras y machos, nos ayudó a entender en parte los patrones de selección que pueden estar sucediendo, además de una mayor comprensión de cómo estaría estructurada la población de jaguares. Es importante mencionar que aunque se requiere de un mayor número de individuos radio-seguídos simultáneamente y que probablemente la comparación individual sea importante, nuestro objetivo era saber si existe alguna influencia del sexo, ya sea temporal o espacial, en el nivel de selección de hábitat de los jaguares en la duración del estudio. Los jaguares usualmente utilizan los ambientes forestales del área de estudio más de lo esperado, de hecho las selvas altas y medianas son el tipo de vegetación con un mayor uso, evitando generalmente la vegetación modificada por las actividades humanas. La composición del hábitat, dentro de las áreas de actividad fue relativamente similar entre los individuos de jaguares. Los machos y las hembras de jaguar usualmente utilizan la selva mediana alta más que su disponibilidad. Sin embargo, existen algunos individuos, como el macho Pancho (según los ejidatarios éste había consumido más de 10 animales entre vacas, becerros y borregos), que fueron muertos por depredar ganado. Aunque no fueron registrados movimientos de este macho en el área donde se encontraba el ganado, es evidente que el incluir dentro de su área de actividad áreas con vegetación modificada fue determinante en su deceso.

Entre las hembras, nosotros encontramos diferentes resultados en cuanto al uso de las áreas boscosas en los dos niveles de selección (2o y 3er orden). A escala del área de estudio (2o orden de selección) nuestros resultados mostraron que las hembras tienden a usar la SAM y evitan las áreas con vegetación modificada, mientras que, en la temporada donde comienza las lluvias en el año (mayo-julio) usan la SB. Los patrones de selección a nivel individual muestran algunas tendencias interesantes, en el sentido de que la

mitad de las hembras que fueron estudiadas seleccionan la SAM, en donde dos de ellas evitan el uso de la SB. Es interesante mencionar que estas hembras son las que fueron seguidas durante más tiempo (13 a 36 meses), a excepción de la hembra Dalia que fue seguida aproximadamente 40 meses.

Las hembras en Caoba, presentan grandes áreas de actividad anuales y por temporadas, las cuales son de las más grandes registradas. En este sentido, algunos autores han especulado que dentro de las grandes áreas de actividad, existen áreas de actividad pequeñas que pueden presentarse de forma temporal, en las que ocurre un forrajeo en parche de los animales, ya que las presas son menos vulnerables en áreas recientemente cazadas por los depredadores (Brown et al. 1999).

Es interesante mencionar que dependiendo de la escala de selección, y de las áreas de estudio (hábitat disponible) consideradas para los jaguares, existen ciertos hábitats preferidos, como la SAM (Zarza et al 2007), y algunos que son evitados como la VM, por lo menos para el caso de la Península de Yucatán, donde la mayor cantidad de vegetación disponible es la SAM (Chávez & Zarza aceptado).

### Implicaciones para la conservación

Los jaguares ocupan todas las áreas de la Península de Yucatán que tengan vegetación natural, excepto algunas regiones en la parte centro del Estado de Yucatán (Chávez y Zarza, aceptado), donde la vegetación natural (SB y SM) fue históricamente removida para incrementar el área para usos agropecuarios. Este uso humano fragmentó y redujo el área utilizable para los jaguares en un 30%, produciendo la actual conformación del paisaje (Chávez y Zarza, aceptado). Además de esto, la calidad del hábitat ha sido drásticamente reducida a causa de la cacería tradicional o de subsistencia (Escamilla et al 2000); en muchas áreas, sin embargo, al parecer las actividades humanas como la explotación forestal planeada, puede en cierto sentido beneficiar la presencia de los jaguares. El mantenimiento de la estructura, conformación espacial y forestal en la Península de Yucatán, es de importancia capital para la supervivencia humana, ya que además de obtenerse los beneficios por los

servicios ambientales que estos proporcionan (por ejemplo, agua para el norte de la Península de Yucatán), ayudaran a aminorar el impacto del calentamiento global, por el cambio de uso de suelo, si logramos mantener las áreas en las cuales pueden existir poblaciones o subpoblaciones de jaguar.

Las áreas de actividad y selección de hábitat presentados en este estudio pueden se usadas para identificar otras áreas dentro y fuera de la red de Áreas Naturales Protegidas importantes para los jaguares. Esta información, en combinación con conocimiento previo acumulado de los jaguares en la región (Chávez et al 2007a; Faller et al 2007; Zarza et al 2007), puede contribuir a la formulación de un plan de conservación a nivel regional para la especie y ser el antecedente para la conservación de la misma a nivel nacional (e.g., Chávez et al. 2007b).



### Literatura citada

- Allredge, J. R & Ratti, T.J. 1992. Further comparison of some statistical techniques for analysis of resource selection. *The Journal of Wildlife Management*, **56**, 1-9.
- Azevedo, F.C., Murray, D. L., 2007. Evaluation of Potential Factors Predisposing Livestock to Predation by Jaguars. *Journal of Wildlife Management*, **71**, 2379-2386.
- Bailey, T.N., (1993). *The African Leopard. Ecology and behavior of a solitary felid*. Colombia University Press, New York.
- Barg, J. J., Jones, J., & Roberston. R. J. 2005. Describing breeding territories of migratory passerines: Suggestions for sampling, choice of estimator, and delineation of core areas. *Journal of Animal Ecology* **74**, 139–149.
- Block, W.M., & Brennan, L.A., 1999. The habitat concept in ornithology: theory and applications. *Current Ornithology*, **11**, 35–91.
- Brown, J. S., Laundré, J. W., & Gurung. M. 1999. The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy*, **80**, 385-399.
- Cavalcanti, S. 2008. *Predator-prey relationships and spatial ecology of jaguars in the southern Pantanal, Brazil: implications for conservation and management*. PhD. Thesis, Utah State University.
- Ceballos, G., Chávez, C. Rivera, A., Manterola, C., Wall. B. 2002. Tamaño poblacional and conservación del jaguar (*Panthera onca*) en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México. Pp. 403 – 417, en: *El jaguar en el Nuevo Milenio* (Medellín, R.A., C. Equihua, C. Chetkiewicz, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. Sanderson, and A. Taber, eds.). Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México & Wildlife Conservation Society, México D.F.
- Chávez, C. 2006. *Ecología y Conservación del jaguar (Panthera onca) en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias UNAM.
- Chávez, C., Amín, M., Ceballos, G., 2007a. Ecología poblacional del jaguar y sus implicaciones para la conservación de la Península de Yucatán. . In: (eds Ceballos, G., Chávez, C., R. List & H. Zarza. 2007). *Conservación y manejo del Jaguar en México: Estudios de caso y perspectivas*. Conabio-Alianza WWF/Telcel-Universidad Nacional Autónoma de México, México
- Chávez, C., Amín, M.A. & Ceballos, G. (Aceptado) Habitat use, prey use, and coexistence of jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) in tropical forests of Southern Mexico. *Animal Conservation*
- Chávez, C., Ceballos, G., Medellín, R. Zarza, H. 2007b. Primer censo nacional del Jaguar pp.133-142. In (eds Ceballos, G., Chávez, C., Rurik, L. & H. Zarza. 2007). *Conservación y manejo del Jaguar en México: Estudios de caso y perspectivas*. Conabio-Alianza WWF/Telcel-Universidad Nacional Autónoma de México, México
- Chávez, C., Zarza, H. aceptado. Distribución potencial del hábitat del jaguar y áreas de conflicto humano-jaguar en la Península de Yucatán. *Revista Mexicana de Mastozoología*, **13**.

- Communications on International trade in endangered species home page.  
Protected species appendices I and II.  
[www.wcmc.org.uk:80/CITES/english/eappendic.htm](http://www.wcmc.org.uk:80/CITES/english/eappendic.htm)
- Crawshaw, P. G, Jr., & Quigley. H. B., 1991. Jaguar spacing, activity and habitat use in a seasonally flooded environment in Brazil. *Journal of Zoology*, **223**, 357-370.
- Escamilla, A., Sanvicente, M., Sosa, M., & Galindo-Leal., C. 2000. Habitat mosaic, wildlife availability, and hunting in the tropical forest of Calakmul, Mexico. *Conservation Biology*, 14 , 1592–1601.
- Faller, J.C., Chávez, C., Johnson S., Ceballos. G. 2007. Estimación de una población de jaguar en el Norte de la Península de Yucatan Pp., en: *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas* (Chávez, C., Ceballos, G., Rurik, L. & Zarza, H.eds) Conabio-Alianza WWF/Telcel-Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Garshelis, D.L., 2000. Delusions in habitat evaluation: measuring use, selection, and importance. *Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences* (Boitani, L., & Fuller, T.K. Eds.). Columbia University Press, New York, pp. 111–164.
- Harris, J.R., Murray, R. & Hirose., T. 1990. IHS transform for the integration of radar imagery with other remotely sensed data, *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 56(12), 1631-1641.
- INEGI, 2005. *II conteo de población y vivienda 2005*.  
[www.inegi.gob.mx/est/contenidos/espanol/proyectos/conteo/conteo2005](http://www.inegi.gob.mx/est/contenidos/espanol/proyectos/conteo/conteo2005)
- Johnson, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* **61**, 65–71.
- Kenward, R. 2001. *A manual for wildlife radio-tagging*. Academic Press, San Diego, London.
- Marker, L.L., Dickman A.J. 2005. Factors affecting leopard (*Panthera pardus*) spatial ecology, with particular reference to Namibian Farmlands. *South African Journal of Wildlife Research*, **35**, 105–115.
- Martínez, M. y C. Galindo-Leal. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: Clasificación, descripción y distribución. *Boletín de la sociedad Botánica*, 71:7-32.
- Neu, C., Byers, C., Peek, J. 1974. A technique for analysis of utilization available data. *Journal of Wildlife Management*, **38**, 541-545.
- Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo.
- Núñez, R. 2006. *Área de actividad y patrones de actividad y movimiento del Jaguar (Panthera onca) y del puma (Puma concolor) en la "Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala"*, Tesis de Maestría, Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Porter, W. F., & Church. K. E. 1987. Effects of Environmental Pattern on Habitat Preference Analysis. *The Journal of Wildlife Management*, **51**, 681-685.

- Rabinowitz, A.R., & Nottingham, B.G.. 1986. Ecology and behaviour of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *Journal of Zoology* (London), 210, 149-159.
- Sanderson E., Redford, K., Chetkiewicz, C., Medellín, R. A., Rabinowitz, A. Robinson, J., & Taber, A. 2002. Planning to save species: the jaguar as model. *Conservation Biology*, 16, 58-72.
- Sanderson, F.J., Donald, P.F. and I.J. Burfield. 2006. Farmland birds in Europe: from policy change to population decline and back again. In: G. Bota, J. Camprodon, S. Mañosa and M.B. Morales, Editors, *Ecology and Conservation of Steppe-land Birds*, Lynx Edicions, Barcelona, Spain, pp. 209–234.
- Schaller, G. B., & Crawshaw, P. G.. 1980. Movement patterns of jaguar. *Biotrópica*, 12, 161-168.
- Schooley, R.L. 1994 Annual Variation in Habitat Selection: Patterns Concealed by Pooled Data. *The Journal of Wildlife Management*, 58, 367-374.
- Scognamillo, D., Matix, I., Sunquist, M. & Polisar, J. 2003. Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and Puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan Llanos. *Journal of Zoological* (London), 259, 269-279.
- Seaman, D.E., Griffith, B., & Powell. R. A. 1998. KERNELHR: A Program for Estimating Animal Home Ranges. *Wildlife Society Bulletin*, 26(1). 1 pp. 95-100
- Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP) 2000. Programa de Manejo de la reserva de la biosfera de Calakmul., INE, México. 268p.
- Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales y Pesca (Semarnap)- Subsecretaria de recursos naturales, Instituto nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI) –Dirección General de Geografía /eds) y Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)- Instituto de Geografía (comp). 2001. *Inventario Forestal Nacional 2000-2001*. Escala 1:250 000. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales y Pesca (Semarnap)- Subsecretaria de recursos naturales, Instituto nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI) Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México D. F.
- Seidensticker, J. C, IV, Hornocker, M.G., Wiles, W.V., & Messick. J. P. 1973. Mountain Lion Social Organization in the Idaho Primitive Area. *Wildlife Monographs*, 35, pp. 3-60.
- Sunquist, M. E., & Sunquist. F. C. 1989. Ecological Constraints on Predation by Large Felids. Pp. 283-301 In: *Carnivore Behaviour, Ecology, and Evolution* (ed J. L. Gittleman), , Cornell University Press, Ithaca.
- Sunquist, M.E. 1981 The social organization of tigers *Panthera tigris* in Royal Chitan National Park, Nepal, *Smithson. Contrib. Zool.* 336 pp. 1–98.
- Turner II, B.L., Cortina, S., Foster, D., Georg-hegan, J., Keys, E., Klepeis, P., Lawrence, D., Mendoza, P. M., Mamson, S., Ogneva-Himmelberger, Y. Plotkin, A.B., Pérez, D., Chowdhury, R. Savitsky, B., Schneider, L. Scmook, B., Vance, C. 2001. Deforestation in the southern Yucatán peninsula region : an integrative approach. *Forest Ecology and Management*, 154, 353-370.
- Worton, B. J. 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, 70, 164–168.

Zarza, H., Chávez, C., Ceballos, G. 2007. Uso de hábitat del jaguar a escala Regional en un paisaje dominado por actividades humanas en el sur de la Península de Yucatán. Pp. 101-110. In: (eds Ceballos, G., Chávez, C., Rurik, L. & H. Zarza. 2007). *Conservación y manejo del Jaguar en México: Estudios de caso y perspectivas*. Conabio-Alianza WWF/Telcel-Universidad Nacional Autónoma de México, México.

## Jaguar área de actividad y hábitats claves

Cuadro 1. Tiempo de monitoreo y número de localizaciones de GPS, usadas en el análisis de uso de hábitat por 10 jaguares entre junio de 2001 a marzo del 2009, en el sureste de México.

Individuo	Fecha inicio	Fecha fin	meses	Meses efectivos	días prog	días efec	GPS prog	No. de GPS	Días totales
Eugenia	06/06/2001	08/03/2003	21	21	640	640	2357	425	639
Paola	07/06/2001	28/01/2002	7.5	7.5	235	235	713	315	235
Daniela	04/02/2002	09/06/2002	4	4				25	125
Dalia	09/01/2003	15/03/2009	72	40	1876	1260	4187	964	2257
Patricia	16/03/2003	19/02/2004	12	13	340	340	983	77	382
Melissa	04/04/2005	01/05/2006	13	13	1299	1299	1176	545	1299
Verónica	09/04/2005	12/04/2008	36	25	1066	713	1813	373	683
Tony	09/06/2002	31/05/2003	12	12	356	356	992	364	356
Pancho	23/04/2007	01/03/2009	23	13	678	349	1096	55	349
Lico	08/04/2005	01/05/2006	14	14	413	230	1164	148	413

Número de localizaciones utilizadas en el Polígono mínimo convexo 95% y Kernel Adaptativo para estimar el área de actividad.

Cuadro 2A. Tamaños de las áreas de actividad mediante el método de Kernel Adaptativo al 95% para 10 jaguares en el sureste de México.

	todo el año	temporada					
		lluvias	secas	feb-abril	may-jul	ago-oct	nov-ene
Eugenia	280.37	348.37	135.05	174.78	251.61	260.23	10.40
Paola	30.12	27.86	61.84		4.08	15.88	45.74
Daniela	196.92		196.92		196.92		
Dalia	187.73	198.41		212.09	207.60	154.89	114.22
Patricia	101.63	50.90	127.72				
Melissa	81.75	54.54	106.32	123.30	72.26	40.16	75.56
Verónica	209.40	248.73	47.50	43.57	318.29	117.37	
Lico	528.68	411.72	430.75	296.71	471.15	387.72	645.04
Tony	620.98	566.51	711.93	783.25	376.91	679.10	372.89
Pancho	725.19	1139.38	191.91	338.80	3891.58	98.05	
Hembras promedio	155.42	154.80	112.56	138.43	175.13	117.71	61.48
Desviación Estándar.	86.90	130.50	54.21	72.97	116.37	97.57	44.11
Machos promedio	624.95	705.87	444.86	472.92	1579.88	388.29	508.97
Desviación Estándar.	98.32	383.32	260.30	269.57	2002.54	290.52	192.44

Cuadro 2B. Tamaños de las áreas de actividad mediante el método del Polígono mínimo convexo al 95% para 10 jaguares en el sureste de México

	todo el año	temporada					
		lluvias	secas	feb-abril	may-jul	ago-oct	Nov-ene
Eugenia	252.04	259.31	132.35	103.76	146.15	162.80	104.07
Paola	34.70	31.82	12.75		5.56	12.64	35.19
Daniela	63.80						
Dalia	319.17	291.90	463.77	455.78	286.73	101.72	118.92
Patricia	79.76	61.72	48.79				
Melissa	84.00	57.63	77.34	77.41	48.31	30.09	54.28
Veronica	598.70	514.86	64.01	11.91	560.57	67.12	
Lico	458.28	453.76	247.55	178.01	399.93	205.09	182.74
Tony	708.24	493.70	677.28	670.64	236.09	426.37	256.45
Pancho	508.24	466.61	44.27	42.36	347.67	37.03	
Hembras promedio	204.59	202.87	133.17	162.21	209.46	74.88	78.11
Desviación Estándar.	203.92	189.06	166.63	199.48	224.05	59.98	39.78
Machos promedio	558.25	471.35	323.04	297.00	327.90	222.83	219.60
Desviación Estándar.	132.27	20.39	323.18	330.61	83.69	195.27	52.12

## Jaguar área de actividad y hábitats claves

Cuadro 3. Distribución de los puntos de localización de los jaguares en cada una de las diferentes categorías de hábitat en el área de estudio, en el Sureste de México entre junio de 2001 a marzo del 2009. Resultados de la prueba de bondad de ajuste de  $\chi^2$

		todo el año	temporada lluvias	secas	feb-abril 1	may-jul 2	ago-oct 3	nov-ene 4
Todos los jaguares Combinados	$\chi^2$	351.44	199.95	154.3	101.99	106.79	78.88	100.19
	df	3	3	3	3	3	3	3
	P	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Machos	$\chi^2$	13.02	27.52	7.54	13.84	6.69	13.09	6.43
	df	3	3	3	3	3	3	3
	P	0.0046	<0.0001	N.S.	0.0036	N.S.	0.0044	N.S.
Hembras	$\chi^2$	386.63	224.67	158.13	93.08	122.53	96.23	91.96
	df	3	3	3	3	3	3	3
	P	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001



## Jaguar área de actividad y hábitats claves

Cuadro 4. Uso de hábitat por jaguares (n=6 hembras y dos machos) a lo largo de un año durante la temporada de lluvias (junio a noviembre) y secas (diciembre a mayo), y cuatro temporadas (ver texto) entre junio de 2001 a marzo del 2009 en el sureste de México. Los signos negativos (-) indica evasión, el signo positivo (+) indica selección y el signo neutral (0) indica que no hay evasión ó selección, pero se usa de acuerdo a su disponibilidad, de un hábitat particular.

MCP 95% todos	Tipos de Vegetación				Orden de preferencia Composicional
	Selva alta y mediana	Selva baja	Vegetación modificada	Otros	
Todos los jaguares-Año	+	0	-	0	<b>SAM&gt;SB&gt;OT&gt;VM</b>
Todos los jaguares-temporada de lluvias	+	0	-	0	<b>SAM&gt;SB&gt;OT&gt;VM</b>
Todos los jaguares-temporada de secas	+	0	-	0	<b>SAM&gt;SB&gt;OT&gt;VM</b>
Todos los jaguares-temporada 1	+	0	-	0	<b>OT&gt;SAM&gt;SB&gt;VM</b>
Todos los jaguares-temporada 2	+	+	-	0	<b>SB&gt;SAM&gt;OT&gt;VM</b>
Todos los jaguares-temporada 3	+	0	-	0	<b>SAM&gt;SB&gt;OT&gt;VM</b>
Todos los jaguares-temporada 4	+	0	-	0	<b>SAM&gt;SB&gt;OT&gt;VM</b>
Machos-año	+	0	-	0	<b>SAM&gt;SB&gt;OT&gt;VM</b>
Machos-temporada de lluvias	+	-	-	0	<b>SAM&gt;SB&gt;OT&gt;VM</b>
Machos-temporada de secas	0	0	0	0	<b>OT&gt;SAM&gt;SB&gt;VM</b>
Machos-temporada 1	0	0	-	0	<b>OT&gt;SB&gt;SAM&gt;VM</b>
Machos-temporada 2	+	-	0	0	<b>SAM&gt;VM&gt;SB&gt;OT</b>
Machos-temporada 3	+	-	-	0	<b>SAM&gt;SB&gt;VM&gt;OT</b>
Machos-temporada 4	0	0	-	0	<b>SAM&gt;SB&gt;OT=VM</b>
Hembras-año	+	0	-	0	<b>SAM&gt;SB&gt;OT&gt;VM</b>
Hembras-temporada de lluvias	+	+	-	0	<b>SB&gt;SAM&gt;OT&gt;VM</b>
Hembras-temporada de secas	+	0	-	0	<b>SAM&gt;SB&gt;OT&gt;VM</b>
Hembras-temporada 1	+	0	-	0	<b>SAM&gt;OT&gt;SB&gt;VM</b>
Hembras-temporada 2	0	+	-	0	<b>SB&gt;SAM&gt;OT&gt;VM</b>
Hembras-temporada 3	+	0	-	0	<b>SAM&gt;SB&gt;OT&gt;VM</b>
Hembras-temporada 4	+	+	-	0	<b>SAM&gt;SB&gt;OT&gt;VM</b>

## Jaguar área de actividad y hábitats claves

Cuadro 5. Uso de hábitat dentro de su área de actividad Kernel al 95% (3er orden de Selección, Johnson 1980) de 10 jaguares (siete hembras y tres machos), entre junio de 2001 y marzo de 2009 en el sureste de México.

	Selva alta y mediana subperennifolia	Selva baja subperennifolia	Vegetación modificada	Otros	Orden de preferencia Composicional
Melissa	+	-	0	0	SAM>SB>OT>VM
Eugenia	+	0	0	0	SAM>SB>VM>OT
Veronica	+	-	0	-	SAM>SB>VM>OT
Patricia	0	0	0	0	SAM>SB>OT=VM
Paola	0	0	No	No	SB>SAM
Dalia	0	0	0	0	SAM>VM>SB>OT
Daniela	0	0	0	0	VM>SB>SAM>OT
Pancho	0	0	0	No	SB>VM>SAM
Tony	0	0	+	0	VM>SB>SAM>OT
Lico	+	0	0	0	SAM>OT>SB>VM

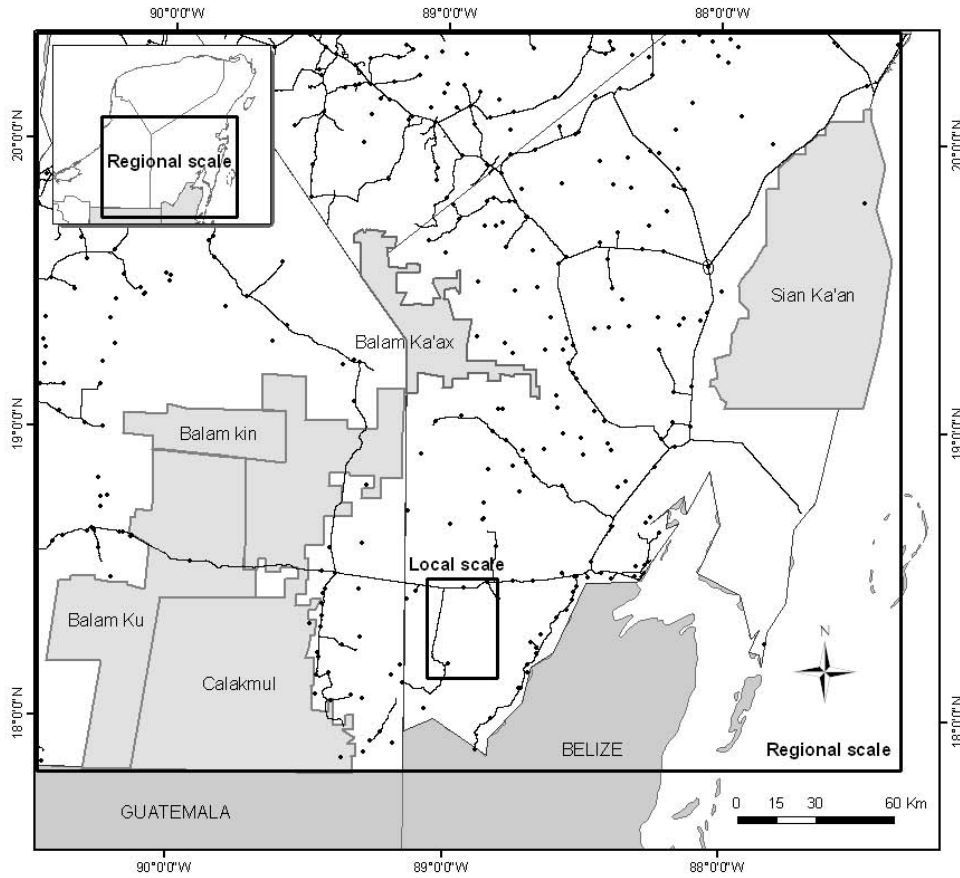


Figura 1. Localización del área de estudio en el Ejido Caoba, Quintana roo

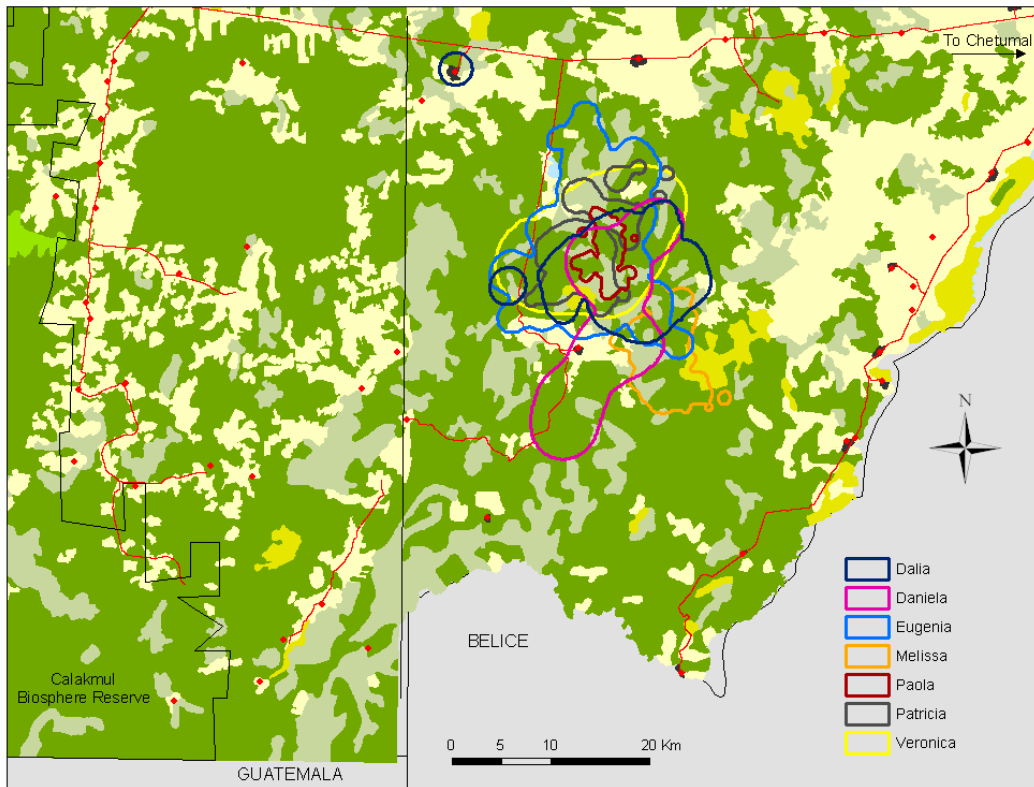


Figura 2. Áreas de actividad mediante el método de Kernel al 95% de siete hembras en el sureste de México.

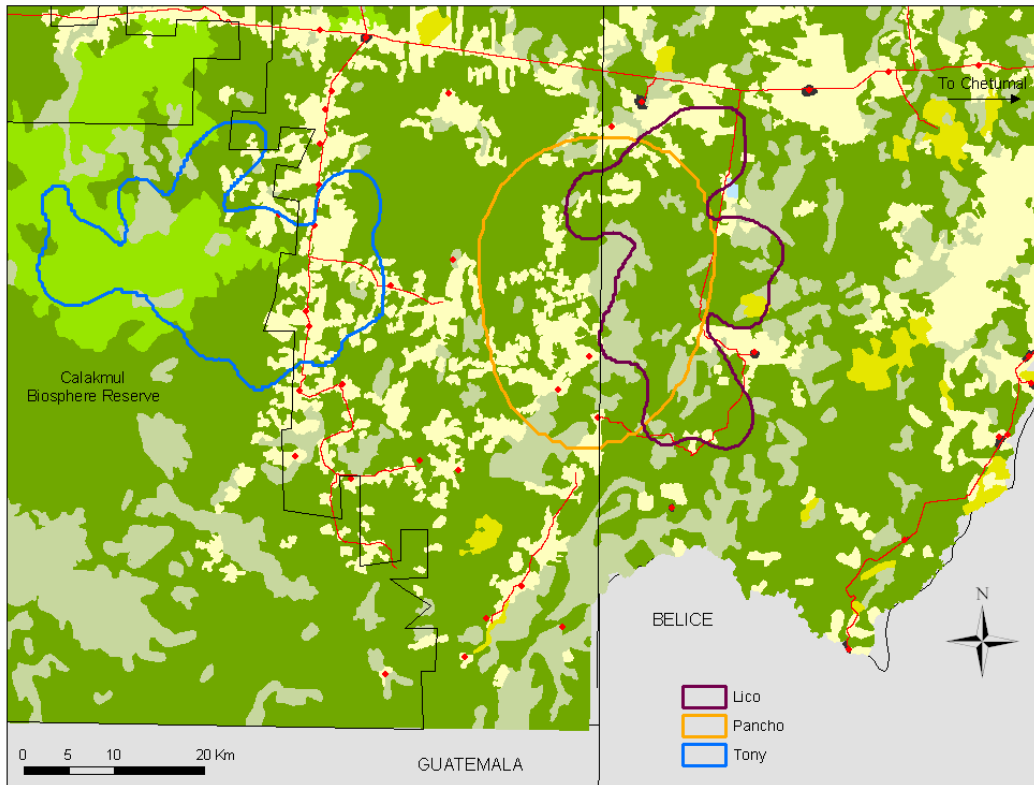


Figura 3. Áreas de actividad mediante el método de Kernel al 95% de tres machos en el sureste de México. El color marrón es el macho lico, el color naranja es el macho Pancho y el color azul es el macho Tony.

## CAPITULO III



Habitat use, prey use, and coexistence of jaguars  
(*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) in tropical  
forests of Southern Mexico

(Aceptado en el Animal Conservation)

1 Send proof to:

2

3 Cuauhtémoc Chávez

4 Instituto de Ecología, UNAM

5 Apartado Postal 70-275

6 04510 México, D. F.

7 MEXICO

8 PHONE: (52-55) 5622-9021

9 FAX: (52) (52-55) 5622-9004

10 e-mail: cchavez@ecologia.unam.mx

11 **Running headline: Jaguar and puma coexistence, predation and habitat use**

12

13

14 **Habitat use, prey use, and coexistence of jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma***  
15 ***concolor*) in tropical forests of Southern Mexico.**

16 Cuauhtémoc Chávez<sup>1,2</sup>, Miguel Amín<sup>1</sup>, and Gerardo Ceballos<sup>1</sup>.

17 <sup>1</sup>Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-275,  
18 04510 México D. F. MÉXICO. <sup>2</sup>Departamento de Biología de la conservación, Estación  
19 Biológica de Doñana, (C.S.I.C.) Américo Vespucio s/n 41092 . Sevilla. ESPAÑA.

20 **Summary**

21 Previous studies have analyzed the interactions between pumas and jaguars living in  
22 sympatry. However, the ecological and behavioural processes that allow coexistence between  
23 the two species have rarely been analyzed. We hypothesize that this coexistence is possible by  
24 niche segregation. To evaluate this hypothesis, we compare the predation rates and habitat use  
25 of both species along a vegetation gradient in the Calakmul Biosphere Reserve, Campeche,  
26 where the two species are sympatric at the macro level. Jaguars in general mainly use the semi  
27 evergreen forest, especially riparian habitats, and avoid akalchés (seasonally flooded forests).  
28 Jaguars and pumas generally feed on similar species of mammals, the eight main prey items  
29 being shared by the two. However, there are substantial differences in the size and proportion  
30 of biomass of each species consumed, the jaguars feeding more on *Tayassu pecari* and

31 *Dasypus* and less on *Cuniculus* than pumas in the three habitats studied. Pumas and jaguars  
32 are sensitive to plant community and prey availability, using habitats in different proportions.  
33 We found a correlation between the home ranges of jaguars and the availability of peccaries  
34 and coatis. Jaguars and pumas may reduce niche overlap by differential use of prey and  
35 habitat.

36 **Key-words:** coexistence, prey choice, jaguar, diet, puma

37

### 38 **Introduction**

39 The importance of inter specific relationships between large sympatric predators has been  
40 recognized for a long time (Rosenzweig 1966). In the last decade, the effects of interspecific  
41 competition have been addressed as mechanism underlying population size, species  
42 distribution, and community structure, with clear implications for conservation of rare and  
43 endangered species (Caro & Stoner 2003). The reintroduction of wolves in Yellowstone  
44 National Park has become one of the best examples of the cascade effects of a dominant  
45 competitive species, on both the density and distribution of other carnivores such as the  
46 coyote and other species such as the elk and beaver (Smith et al 2003).

47 The magnitude of competitive interactions is, however, difficult to evaluate in the  
48 absence of experimental or long term data. Given the number of species that coexist with  
49 wide overlap in geographical distribution, competition has strong potential to be a very  
50 powerful force that determines the density and distribution of mammalian carnivores  
51 (Carbone et al., 1999; Caro & Stoner 2003). Interspecific competition in carnivores can be  
52 caused and expressed in multiple ways. Generally, it has been considered that interspecific  
53 competition can be classified in five types (modified from Creel et al., 2001): (1) Behavioural  
54 avoidance when the individuals come in visual or olfactory contact. (2) Shifts in habitat use



55 as result of avoidance, prey selection, or other factors. (3) Exploitative competition for the use  
56 of the same food resources. (4) Food stealing. (5) Intraguild killing and predation.

57         It has been suggested that niche segregation reduces competition and facilitates the  
58 coexistence between similar species in general and carnivores in particular (Pianka 1973; Sih  
59 *et al.*, 1985; Palomares *et al.*, 1995, 1996; Caro & Stoner 2003; Owen-Smith & Mills 2008).  
60 Different mechanisms have been proposed for predator coexistence, involving complex  
61 interactions of both habitat and prey use, such as differential prey and prey size selection  
62 (Gittleman 1985, Karanth & Sunquist 1995, 2000; Taber *et al.* 1997), habitat selection  
63 (Fedriani *et al.*, 1999), and differential use of space (Hanski 1994; Creel & Creel 1996;  
64 Durant 1998).

65         Jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) are the top mammalian  
66 predators in the Neotropics, and are sympatric throughout the entire jaguars' geographic range  
67 (Scognamillo *et al.* 2003). In the last decade there has been detailed research focused to  
68 understand possible mechanisms that allow the coexistence of these felid species, which are  
69 relatively similar in size. Such studies have focused on the interaction between these two  
70 predators analyzing separately factors such as diet, use of space, and hunting schedule (e.g.,  
71 Emmons 1987; Polisar *et al.* 2003; Scognamillo *et al.* 2003; Novack *et al.* 2005; Azevedo &  
72 Murray 2007). In both the Pantanal region in Brazil and the Llanos region in Venezuela,  
73 jaguars and pumas apparently coexist by using different habitats, with jaguars using more  
74 often areas with dense tree cover than pumas (Schaller y Crawshaw 1980; Scognamillo *et al.*  
75 2003). In contrast, in the dry forest of western Mexico there are not differences in habitat use  
76 by the two species habitat occur (Nuñez *et al.* 2000). Other studies have analysed diet  
77 composition between jaguars and pumas also with contrasting results (Oliveira 2002). In both  
78 the Llanos of Venezuela and Iguazu, Brazil, jaguars feed on larger-size prey species and  
79 pumas on medium-size species (Scognamillo *et al.* 2003; Azevedo & Murray 2007). In

80 contrast, in the Maya Reserve of Guatemala and the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve of  
81 western Mexico, both species have similar prey preferences (Nuñez et al. 2000; Novack et al.  
82 2005).

83         There have not been studies that addressed simultaneously the interaction of  
84 ecological and behavioral mechanisms that allow the coexistence of jaguars and pumas. So,  
85 the goal of this study was to identify mechanisms that that allow the coexistence of jaguars  
86 and pumas in tropical forests of the Calakmul Biosphere Reserve, located in southern  
87 Campeche, México. Understanding the mechanisms of coexistence is crucial component for  
88 designing conservation actions and management plans for these two predators. We  
89 specifically address the following questions: 1) What is the prey species composition of  
90 jaguars and pumas diets?; 2) Do jaguars and pumas show prey selection?; 3) How much  
91 dietary overlap and trophic niche breadth do they have?; 4) How do habitat use and prey  
92 selection interact to allow their coexistence?

### 93 **Materials and methods**

#### 94 **STUDY AREA**

95 This study was carried out in the southern part of the Calakmul Biosphere Reserve, which is  
96 located in the state of Campeche in the Yucatan Peninsula, southeastern Mexico (18° 14' N,  
97 90° 37.5' W, Figure 1). The Calakmul reserve (723,000 ha) is the largest tropical rainforest  
98 reserve in Mexico and Central America (Chávez *et al.*, 2007). The reserve includes core and  
99 buffer zones. Core areas are designated exclusively for conservation and scientific research.  
100 In the buffer zone economic activities by local people such as forestry are allowed under  
101 special permits (Gómez Pompa & Dirzo 1995). There are no people living in the reserve, but  
102 small towns and large scale agricultural and grazing areas are found in the southeastern parts  
103 of the reserve, which has been partly deforested (Figure 1).

104           The climate is tropical, warm and humid, with a marked rainy season. Annual  
105 precipitation varies from 1,000 to 1,500 mm, with rainfall concentrated from June to  
106 November, and a mean annual temperature of 24.9 °C (Gómez Pompa & Dirzo 1995).  
107 The reserve is covered by tropical forests of with different degrees of perturbation mostly  
108 from forestry activities that ended in 1987. Tropical semi evergreen forests, up to 30 m tall,  
109 partially deciduous in the dry season, and with dominant tree species such as *Manilkara*  
110 *zapotae*, *Licaria campechiana*, *Brosimun alicastrum*, cover most of the reserve. Tropical  
111 rainforests, up to 50 m tall and with dominant trees of *Brosimun alicastrum*, *Lonchocarpus*  
112 *castilloi*, *Piscisdia piscipula* and *Pimenta dioica* are found in the southern, along the Mexico -  
113 Guatemala international border. Finally, flooded forest which are seasonally flooded, are up  
114 to 10 m tall, with dominant trees such as *Hametoxylon campechianum* and *Metopium brownie*  
115 (Figure 1)

116           Fieldwork was carried out in three sites of 60 km<sup>2</sup> each one, within the core zone of  
117 the southern half of the reserve (Figure 1). The sites were chosen to represent the different  
118 plant communities. Site 1 (18° 10'15" N, 89° 32'19" W) was located in a semi evergreen  
119 forest, dominated by tree species such as *Manilkara zapota* (chicozapote), *Licaria*  
120 *campechiana* (Laurel), *Brosimun alicastrum* (breadnut), up to 25 m high. Site 2 (17° 57'50"  
121 N, 89° 31'17" W) was a mixture of semievergreen forest rainforest dominated by *Manilkara*  
122 *zapota*, *Aspidosperma cruentus* (malerio), *A. megalocarpon* (Mylady) and *Brosimum*  
123 *alicastrum*, up to 40 m high. Site 3 (17° 51'32" N, 89° 31'50" W) was a rainforest with  
124 dominant trees such as *Brosimun alicastrum*, *Lonchocarpus castilloi* (black cabbage bark),  
125 *Piscisdia piscipula* (Florida fishpoison tree) and *Pimenta dioica* (allspice) , up to 40 m high  
126 (Martínez & Galindo-Leal 2002).

## 127 DATA COLLECTION AND ANALYSES

### 128 *Habitat Use*

129 Jaguars and pumas were captured in site 1 in a 32 km dirty road (an area of ca. 60 km<sup>2</sup>) from  
130 January to May of each year from 1997 to 2000 using trained dogs, which chased the cats  
131 until treed them (see Ceballos *et al.*, 2002, for more details). The captured animals were  
132 anesthetized with 11 to 16 mg/kg of ketamine using darts. Immobilized animals were fitted  
133 with VHF Radio-collars with motion sensors (Telonics, Mesa, AZ). Radio collared animals  
134 were monitored between November 1997 and June 2000. Locations were obtained by three  
135 element yaggi antennas and/or with three fixed-location reception stations (null-peak systems,  
136 with 14 element antennas; Telonics, Mesa, AZ) located in the highest points of Site 1. A total  
137 of 723 valid points and 439 independent data points, 190 for six jaguars (three females and  
138 three males) and 249 for two pumas (one female and one male), were after excluding  
139 locations with error and animals with <10 locations (3 males and 2 females and one juvenile  
140 of jaguar and 2 males of puma). The approximate error of the fixed-location stations was 2  
141 degrees (Chavez *et al.*, 2007, for more details).

142         We obtained data on 6 jaguars and 2 pumas. We have 217 independent radio-locations  
143 points for jaguars, and 253 independent radio-locations points for pumas. Home-range size  
144 was estimated by the minimum convex polygon method (MCP; Mohr 1947). This method was  
145 chosen because, in contrast to other methods, it is not based on any assumptions about the size  
146 of grid cells or the percentage of locations to be included, which makes it straightforward to  
147 interpret and the only method that is strictly comparable between studies (Harris et al.,  
148 1990). The MCP was chosen over more sophisticated statistical techniques because all that is  
149 required for this analysis in this study is an index rather than an absolute estimate of home-  
150 range size. Because of small relocation samples for some of the jaguar or puma, and the  
151 potential influence of small samples on fixed kernel estimations, we used only the MCP  
152 estimates of home range for all comparisons (Downs & Horner 2007).

153           The sizes of the MCP of pumas and jaguars were determined using the *animal*  
154 *movement extension* of the ArcView package. The MCP (90%) was used all fixes to estimate  
155 the size of the available habitat and a 2.24 km buffer was added to, based on individuals'  
156 mean daily movement (Schadt et al., 2002). Habitat availability was considered the number of  
157 cells (size cell of 1 km<sup>2</sup>) featuring a given habitat in the entire available habitat (Weathley *et*  
158 *al.*, 2005; Chávez 2006). To better understand patterns of habitat use, each individual's MCP  
159 (90%) was subdivided, and assigned one habitat to each 1 km<sup>2</sup> cell (Chávez 2006). To  
160 obtained general information on micro-habitat use of sympatric jaguars and pumas, we  
161 grouped the vegetation classes in the following 5 categories: *Rainforest* (RF): evergreen and  
162 semi-evergreen forest with dominant trees more than 25 m high. *Semievergreen forest* (SF):  
163 Semi-evergreen and deciduous rainforest with dominant trees between 15 and 25 m high. *Dry*  
164 *deciduous forest* (DF): Deciduous forest with dominant trees lower than 15 m high. *Seasonal*  
165 *flooded forest* (Akalché in Mayan, FF): Short forest that is flooded up to seven or eight  
166 months per year. *Disturbed habitats* (DH): Areas with sucesional vegetation after being  
167 abandoned from slash-and-burn agriculture.

168           We used Chi-square analysis (Neu et al. 1974) to test the hypothesis that cats used  
169 habitat types in proportion to their availability. When this hypothesis was rejected, Bonferroni  
170 confidence intervals were used to determine which habitat types were used more or less often  
171 than expected.

#### 172 *Diet composition*

173           The determination of the diet compositions for jaguars and pumas was based on scat analysis  
174 (Amin, 2004; Novack et al. 2005). Scats from the two species were differentiated using the  
175 cholic and deoxycholic bile acids technique which has been successfully used to distinguish  
176 these species (Major et al., 1980; Taber et al., 1997). The importance of each prey species in  
177 the diet was quantified as the frequency of occurrence of the estimated biomass in the total

178 sample, adjusting the estimate with a correction factor to avoid under- or over-estimation  
179 given that bone and hair of some species are likely to be detected in the scats (Ackerman et  
180 al., 1984). Prey species were classified into five biomass classes using Sturges' formula:  $k =$   
181  $1+3.33 (\log n)$ ; where  $k$  is the number of classes and  $n$  is sample size (Myers 1999). These  
182 were defined on the basis of the heaviest mammal (kg) and the number of potential prey  
183 mammals in the study area ( $n = 34$ ). The body mass classes were: 1, very small ( $< 0.050$  Kg),  
184 2 small ( $0.051-0.260$  Kg), 3 medium ( $0.261-1.340$  Kg), 4 large ( $1.341-6.870$  Kg) and 5 very  
185 large ( $> 6.871$  Kg.).

186         The analysis of the spatial variation in the diet of both jaguars and pumas was done  
187 using the data of the main prey species during the dry season of 2000 that represented 93% of  
188 the biomass consumed by the two cat species in the three sites. Data from the rainy season  
189 was very limited because the scats deteriorate quickly (e. g., Valenzuela and Ceballos 2000;  
190 Novack et al 2005). The degree of the jaguar and puma diets' overlap was evaluated using  
191 both the Pianka and Czechanowski index, respectively (see Feinsinger et al. 1981), using the  
192 prey biomass by different categories (e.g. species, body mass) using the EcoSim program  
193 (Gotelli and Entsminger 2000). Statistical differences were evaluated using a  $\chi^2$  or G test,  
194 depending on the amount of data.

195 *Prey abundance and prey selectivity*

196         Prey species abundance was estimate in site 1 using five 5-linear km transects km  
197 along a dirt road (Amín 2004). We also used information on density from published studies  
198 carried out relatively close to the other two sites (Escamilla *et al.*, 2000; Novack *et al.*, 2005;  
199 Table 1). To determine prey selectivity, we compare the relative composition of the diet of  
200 each cat species with a null model that assumes no prey selection, using a multinomial  
201 likelihood ratio test (Link & Karanth 1994). The expected proportion of prey in the scats was  
202 calculated using the program Scatman, which uses a parametric bootstrap to correct for

203 overdispersion (Link & Karanth 1994). Differences in the occurrence of particular prey species  
204 among diets were detected by either  $X^2$  analysis of contingency tables or a Fisher exact test  
205 when the percentages of expected values were lower than five in the contingency tables. The  
206 sequential Bonferroni confidence intervals were used in multiple comparisons to control the  
207 experiment wise error. We also compared behavioural and morphological characteristics of  
208 the main prey species to determine if there were associates to prey selectivity by the two  
209 species of wild cats (Table 1).

#### 210 *Predation rates*

211 To estimate predation rates for both jaguars and pumas we determined their density by  
212 constructing a 100% MCP around all adult locations for three years with all radio-collared  
213 animals (see also Chávez *et al.*, 2007). The minimum prey requirements per square kilometre  
214 / per season were calculated using as a basis a 34 g of prey / day per kg of predator (Emmons  
215 1987). We then calculated the number of individuals from the prey species removed per  
216 square kilometre by each predator species, using the following equation (Shultz *et al.*, 2004):

$$217 \quad N_i = \frac{\frac{(m_i * n_i)}{\sum_{i=1}^n (m_i * n_i)} * K}{m_i}$$

218 where  $N_i$  is the number of individuals of prey species  $i$  removed per square kilometre;  $m_i$  is  
219 the mean weight of species  $i$ ;  $n_i$  is the number of individuals of each species in the diet; and  
220  $K$  is the total prey items consumed by each predator per square kilometer per dry season,  
221 obtained by multiplying the food requirements of each predator by its population density. This  
222 value represents the proportion of biomass of each prey species in the diet multiplied by the  
223 consumption per square kilometre, producing a total of biomass removed per square  
224 kilometre.

225 Predation rates for prey species were calculated by dividing the number of individuals  
226 removed by predators and the predators' population density. This was done exclusively in the  
227 dry season. The arcsine-transformed value is a proportion of the estimated predation rate by  
228 each predator and the total predation rate by both predators. The transformed values were  
229 compared with the following behavioural and morphological characteristics of the prey  
230 species: mean group size, body mass (kg), population density (individuals per square  
231 kilometre), activity schedule (nocturnal, diurnal-nocturnal), feeding guild (granivorous-  
232 frugivorous, omnivorous, herbivorous-frugivorous, herbivorous-frugivorous-omnivorous) and  
233 prey biomass (kg/km<sup>2</sup>). Such data for each prey species was obtained from the literature (Reid  
234 1997; Ceballos & Oliva 2005). To ensure relative independence among the various variables,  
235 we used a generalized linear model (GLM) with the categorical variables activity and/or  
236 feeding guild and/or size class as fixed factors and the following continuous variables: ln  
237 (group size) or ln (group density) or ln (population density) and ln (body mass) as covariables.  
238 For each prey species, transformed predation rate was also correlated to *max r*, or the  
239 maximum annual population increase. The values for max r were taken from the literature  
240 (Table 1).

241 *Prey abundance and relationship with jaguar and puma habitat use*

242 To determine if habitat use by jaguars and pumas was correlated with the abundance of the  
243 three main prey species, we quantified habitat use by each predator as the mean percentage of  
244 the area covered by each vegetation type within each home range in cells of 1 km<sup>2</sup>. The  
245 vegetation types considered in this analysis were FF, DH, RF, DF, and SF. For each species,  
246 we calculated Spearman rank correlation coefficients between use by jaguars and pumas and  
247 the abundance of the three main prey species. The abundance of the preys species was  
248 calculated by means of 5 plots with 4 parallel transects of 0.8 Km within each 1 km<sup>2</sup>, in  
249 rainforest, semievergreen forest, dry deciduous forest and akalché (Amín 2004).



250

251 **Results**

252 *Habitat availability and use*

253         The semievergreen forest was the most abundant plant community, covering 53% of  
254 the 400 km<sup>2</sup> of habitat used by the two cat species followed by dry deciduous forest, seasonal  
255 flooded forest, rainforest, and disturbed habitats (Table 2). The total available habitat was  
256 calculated as the MCP with all points. Both jaguar and pumas were found mainly in the same  
257 habitats (semievergreen forest, followed by dry forest), but pumas were also relatively  
258 frequent in the rain forest (Table 2). Frequencies of habitat use were different for the two  
259 species ( $X^2=36$  df= 5,  $p<0.0001$ ) with jaguars using semievergreen forest and dry deciduous  
260 forest more frequently, and using rain forest and seasonal flooded forest less frequently than  
261 pumas.

262 *Prey species composition and selection*

263         Jaguars and pumas consumed 21 prey mammal species that varied in size from a 20 g  
264 Yucatan deer mouse (*Peromyscus yucatanicus*) to a 35 kg white – tailed deer (*Odocoileus*  
265 *virginianus*, Table 3). In relation to the body mass classes, one prey species was very small,  
266 two small, 4 medium, 12 large, and 5 very large. However, eight large and very large species  
267 (3 – 35 kg) represented from 86 to 95% of the prey biomass for both cat species, including the  
268 coati (*Nasua narica*), agouti (*Dasyprocta punctata*), paca (*Cuniculus paca*), collared peccari  
269 (*Tayassu tajacu*), white-lipped peccari (*Tayassu pecari*), nine-banded armadillo (*Dasybus*  
270 *novemcinctus*), brocket deer (*Mazama temama* and *Mazama pandora*), and white-tailed deer  
271 (*Odocoileus virginianus*; Table 3).

272         As we predicted, both cat species selected among the available prey. Our comparisons  
273 of the proportions of estimated prey species found in scats and our estimates of prey  
274 availability, indicated that prey were not killed at random (Multinomial likelihood ratio test;

275  $X^2= 147.03$ ,  $df=7$   $p=0001$  for jaguars;  $X^2= 189.65$ ,  $df=7$   $p=0001$  for pumas; Table 4). This  
276 provides significant evidence of the selectivity of the eight more common prey species by  
277 both cat species. Additionally, both jaguars and pumas selected within these eight prey  
278 species too, consuming some species more or less often than expected from their availability.  
279 Jaguars consumed more *Cuniculus*, *Dasyopus* and *Dasyprocta*, and less *Mazama* and *T. pecari*,  
280 than expected by their availability (Table 4). On the other hand, pumas consumed more  
281 *Cuniculus* and *Dasyopus* than expected by chance, and the other species in the proportion  
282 expected by their availability ( $X_i^2= 123$ ,  $df=7$   $p<0.001$ ; Table 4). Similar patterns of prey  
283 availability and use were found at the site level (e.g. For example, site 3: jaguars:  $X_i^2= 226$ ,  
284  $df=7$   $p<0.001$ ; pumas:  $X_i^2= 123$ ,  $df=7$   $p<0.001$ ) although there were differences in the prey  
285 used by each species (Table 4).

286 Niche breadth indexes suggested a strong overlap in the diet of both species, when  
287 either the prey occurrences or biomass were analyzed. Niche overlap was significantly  
288 higher than expected by random. For example, the probability of the observed values when  
289 compared the biomass of all prey species or prey sizes were significantly higher than  
290 expected (Pianka =0.77 vs 0.19, 0.65 vs 0.70; Czechanowski =0.64 vs 0.19; 0.45 vs 0.65,  
291 respectively).

292

### 293 *Predation rate by jaguars and pumas*

294 Although there was a negative relation between prey body size and predation rate,  
295 there was not a clear pattern among any of the other variables when jaguars and pumas were  
296 considered together (Table 5). However, when analyzed by cat species in a multiple  
297 regression, we found that prey body size was the variable that best described predation rate by  
298 both species (jaguars: slope = 0.32  $r^2 = 0.43$ ,  $F_{1,22} = 16.407$   $p<0.001$ ; pumas: slope = -0.167  $r^2$   
299 = 0.33,  $F_{1,22} = 10.94$   $p=0.003$ ). The variables that best described total predation rate in a

300 multiple regression analysis were prey body mass (slope = -0.27) and group size (slope = -  
301 0.07), ( $r^2 = 0.64$ ,  $F_{2,21} = 16.407$   $p < 0.001$ ). In fact, the regression model with both prey body  
302 mass and total predation rate was the following: total predation =  $1.113 - (0.294 * \ln C_{poKg})$ ,  
303 ( $r^2 = 0.56$ ,  $F_{1,22} = 28.12$   $p < 0.001$ ).

304 When we run in a GLM el body mass and activity schedule, both variables have a  
305 significant effect on predation rate by jaguars (Figure 2; Table 6), predation rate being lightly  
306 significant when prey showed diurnal-nocturnal activity ( $t = -2.60$   $p < 0.017$ ). Furthermore,  
307 feeding guild and prey group size also had important effects on predation rate (Table 6), with  
308 the herbivorous folivorous feeding guild significantly preyed upon ( $t = 4.918$   $p < 0.001$ ).

309 For pumas, the GLM showed a relationship between habitat and feeding guild with  
310 predation rate and prey population density (Table 6), where herbivorous-granivorous prey  
311 were preyed on more than other feeding guilds ( $t$ -test =  $-2.29$   $p = 0.043$ ). In site 1, granivorous-  
312 folivorous and herbivorous folivorous-omnivorous prey were preyed on more than the other  
313 feeding guilds (Table 3).

#### 314 *Combined predation rates*

315 Predation rates of the two predators combined were different between sites, ranging  
316 from 0.3% in *Mazama* spp to nearly 30 % for *Dasypus* in site 2; to 0.2 % for *Odocoileus* to  
317 just over 21 % for *Cuniculus* in site 1; and from 0% in *Mazama* spp to nearly 38% for  
318 *Dasyprocta* in site 3 (Figure 2). The relative impact of the two predators varied among prey  
319 species, with some species preyed upon simultaneously by both predators and others by only  
320 one of the predators. However, the proportions of prey removed from each population by  
321 jaguars and pumas were relatively similar in each of the three habitats.

322 There was a negative relationship between total (All) predation rate and body size,  
323 biomass and group size (Table 5). Adding activity schedule and/or feeding guild to a GLM,  
324 the variables body mass, corrected biomass, group size and population density had a

325 significant effect on total predation rate (Table 6). Therefore, feeding guild, body mass and  
326 activity schedule of the prey may be important variables influencing predation (Table 6).  
327 Group size, on the other hand, was not significantly associated.

328 *Prey abundance and habitat use*

329 Mean percentages of habitat type within jaguars' home ranges (Table 5), were  
330 correlated with the abundance of *Dasyprocta*, *Nasua*, *Tayassu*, and *Mazama*). There was a  
331 high correlation between collared peccary abundance and home ranges for both male ( $r=0.99$   
332  $n=4$ ,  $p=0.0125$ ) and female jaguars ( $r=0.99$ ,  $n=4$ ,  $p=0.008$ ); while abundance of coatis was  
333 slightly correlated with female home ranges for both jaguars ( $r=0.95$   $n=4$ ,  $p=0.049$ ) and  
334 pumas ( $r=0.92$   $n=4$ ,  $p=0.025$ ). There were no correlations with the other two main prey  
335 species (*Dasyprocta punctata* and *Mazama* sp.).

336 **Discussion**

337 Our study revealed that although both jaguars and pumas seem to opportunistic  
338 carnivores at the Calakmul tropical forests, they are indeed specialized in preying upon in a  
339 few species of medium and large size mammals. These results are consistent with other  
340 studies that indicating that both species mainly prey upon mammals (Oliveira, 2002). Jaguars  
341 and pumas clearly have a wide range of prey species throughout their geographic range, and  
342 in that sense they are opportunistic species. However, at a regional level most studies have  
343 found similar trends to our work, indicating that they concentrate in a relatively small number  
344 of prey species, tending to be relatively specialized carnivores. More interesting is perhaps the  
345 fact that although most field studies support the hypothesis that jaguars and pumas show  
346 marked differences in their diet where they coexist (Taber *et al.*, 1997; Nuñez *et al.*, 2000;  
347 Crawshaw & Quigley 2002; Oliveira 2002; Scognamillo *et al.*, 2003; Novack *et al.*, 2005;  
348 Weckel *et al.*, 2006). Our results indicate that, in contrast, the diet of both species is  
349 remarkable similar in Calakmul, suggesting the likelihood of high food competition among

350 the two species, if these analyses are kept at that level of detail. Our data also support the idea  
351 of food competition based on marked spatial differences (i.e. differences among our 3 study  
352 sites) in prey composition and prey size in the diet of both species. Pumas tend to shift their  
353 prey use according to jaguar's preferences in the different sites and jaguars used larger prey  
354 species in general.

355         Jaguars and pumas also showed finer differences in prey use. For example, jaguars use  
356 the largest prey species available (28%), whereas pumas use a larger proportion of prey  
357 smaller than 2 kg (15 %). Similar results have been found in Guatemala (Novack *et al.*, 2005)  
358 and in Venezuela (Scognamillo *et al.*, 2003). This supports the idea that by selecting larger  
359 prey, predators, including jaguars and pumas, maximize available energy (Griffiths 1975;  
360 Owem-Smith & Mills 2008). Using prey of different sizes likely reduces competition among  
361 both species (Gittleman 1985; Owen-Smith & Mills 2008).

362         Similarly, jaguars and pumas apparently reduce niche overlap by the combination of  
363 differential prey and habitat use in Calakmul. Others studies have hinted that both habitat and  
364 diet use likely play a role in the coexistence of both species (Scognamillo *et al.*, 2003;  
365 Azevedo, & Murray 2007). Similar patterns occur between tigers (*Panthera tigris*) and  
366 leopards (*P. pardus*) in India (Karanth & Sunquist 1995). Habitat structure may affect  
367 predation success (Sunquist & Sunquist 1989; Murray *et al.*, 1995) and in complex habitats  
368 may reduce predation efficiency, promoting both predator-predator and predator-prey  
369 coexistence. For example, lynx (*Lynx canadensis*) and coyote (*Canis latrans*) have different  
370 hunting strategies sensitive to changes in plant cover (Murray *et al.*, 1995). In southern Spain  
371 genet (*Genetta genetta*) and mongoose (*Hespestes ichneuman*) avoid zones used by the  
372 Iberian lynx (*Lynx pardinus*) (Seidensticker et al 1990; Palomares et al 1995). It is very likely  
373 that something similar is happening in our study area with jaguars and pumas. Indeed, several  
374 studies in Africa have shown that the density of some predators such as wild dogs and

375 cheetahs have a negative correlation with the densities of lions and hyenas (Caro 1994, Creel  
376 & Creel 1996).

377         Finally, our study provided new insights on mechanisms of coexistence of jaguars and  
378 pumas, ecological aspects such as predation and behaviour, illustrating the highly  
379 opportunistic nature of both predators, in which they appear to take advantage of an  
380 environment changing and where food resources vary spatially in dry season. In addition, our  
381 results illustrate the different use of the home range by jaguars and pumas, suggesting they  
382 have more intricate relationships than previously thought.

383

#### 384 **Conservation implications**

385         Clearly, our study has important ecological and conservation implications. First, the  
386 abundance of both jaguars and pumas probably depends on the abundance of their main prey  
387 species. Second, these carnivores are a major force in regulating the population density of  
388 their main prey species, such as the coati in the dry tropical forests of western Mexico (Hass  
389 & Valenzuela 2002). Third, the disappearances of prey species likely have a strong impact on  
390 jaguars and pumas. In many regions local hunters mostly hunt mammals that happen are also  
391 among the main prey species of jaguars and pumas. For example, in the Once de Mayo ejido,  
392 located in the southern limit of the biosphere reserve, the most hunted species were With-tail  
393 deer, Collared peccary, Brouck deer and Paca, all among the eight most important species for  
394 jaguars and pumas (Escamilla et al 2000). This indicates a strong direct impact of hunting on  
395 the abundance of the prey species and possible of both carnivores. Indeed, there are empirical  
396 data indicating a strong relationship between both prey and jaguar abundances. Similarly,  
397 there's is a strong relationship between tigers and prey abundances in India (Karanth et al  
398 2004). Large scale hunting has converted large track of relatively pristine forests in the

399 Neotropics in empty forests, lacking the hunted species (Dirzo & Miranda, 1990; Redford,  
400 1992).

401 We suggest that in Calakmul, the mixture of the different habitats and the dry season  
402 plays a critical role in the relationships among jaguars and Puma and their preys. Thus,  
403 habitat conservation for jaguar in Calakmul, and Mayan forest goes beyond the conservation  
404 of forested areas. The conservation of other habitat types in their native form is equally  
405 important for the coexistence species, as of his preys and of the biodiversity in general.

406

#### 407 **Acknowledgements**

408 We are grateful for the financial support to this project by the Fondo Mexicano para la  
409 Conservación de la Naturaleza, Semarnat, Conacyt, PAPIIT (UNAM), Sierra Madre S. C.,  
410 National Fish and Wildlife Foundation, Safari Club Foundation, Conabio, Conanp, Corredor  
411 Biológico Mesoamericano, Mattel, and Kimberly Clark de México, a la Fundación Banco  
412 Bilbao Bizcaya. We are grateful with Carlos Manterola and Antonio Rivera for carrying out  
413 with us the jaguar study in Calakmul. Their logistical support was fundamental for our study.  
414 We also thank Joaquín Arroyo, Aurelio Ocaña and Javier Navarro, (INAH), for the  
415 microscopic and macroscopic analysis of the scats; Martha Romano and her team, especially  
416 Beatriz Gallo, (CINVESTAV-IPN) for their help in the biochemical analysis of samples; and  
417 Francisco Zavala, Melissa López, Marcela Araiza for their help in fieldwork. Francisco  
418 Palomares, Heliot Zarza and Héctor Gómez, provided valuable review and comments. Iliana  
419 Pérez, Osiris Gaona and Jesús Pacheco for their help in logistics.

#### 420 **References**

421 Ackerman, B. B., Lindzey, F. & Hemker, T. (1984) Cougar food habits in Southern Utah.  
422 *Journal of Wildlife Management*, **48**, 147-155.

- 423 Amín, M. (2004). *Patrones de alimentación y disponibilidad de presas del jaguar (Panthera*  
424 *onca) and del puma (Puma concolor) en la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche,*  
425 *México*. Master of Science thesis, Instituto de Ecología, UNAM. México, 63 pp.
- 426 Azevedo, F. C. & Murray, D. L. (2007). Spatial organization and food habits of jaguars  
427 (*Panthera onca*) in a floodplain forest. *Biological Conservation*, **137**, 391–402.
- 428 Carbone, C., Mace, G.M., Roberts, S.C. & Macdonald, D.W. (1999) Energetic constraints on  
429 the diet of terrestrial carnivores. *Nature*, **402**, 286–288.
- 430 Caro, T. M. & Stoner, C. J. (2003). The potential for interspecific competition among African  
431 carnivores. *Biological Conservation*, **110**, 67-75.
- 432 Ceballos, G. & Oliva, G. 2005. *Los mamíferos silvestres de México*. Fondo de Cultura  
433 Económica, Mexico D.F. 986 pp.
- 434 Ceballos, G., Chávez, C. Rivera, A. Manterola, C. & Wall. B. (2002) Tamaño poblacional y  
435 conservación del jaguar (*Panthera onca*) en la Reserva de la Biosfera de Calakmul,  
436 Campeche, México. *El jaguar en el Nuevo Milenio* (eds., Medellín, R. A., C. Equihua,  
437 C. Chetkiewicz, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. Sanderson, & Taber,  
438 A.), Pp. 403 – 417. Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de  
439 México & Wildlife Conservation Society, México D.F.
- 440 Chávez, C. (2006) *Ecología y Conservación del jaguar (Panthera onca) en la Reserva de la*  
441 *Biosfera de Calakmul, Campeche*. Unpublished Msc Thesis, Facultad de Ciencias,  
442 Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- 443 Chávez, C., Ceballos, G. & Amín, M. (2007). Ecología poblacional del jaguar y sus  
444 implicaciones para la conservación en la Península de Yucatán. *Conservación y manejo*  
445 *del Jaguar en México: Estudios de caso y perspectivas* (eds. Ceballos, G., Chávez, C.,  
446 Rurik, L. & H. Zarza). Pp. 91-100. Conabio-Alianza WWF/Telcel-Universidad Nacional  
447 Autónoma de México, México.



- 448 Crawshaw, P.G., Jr. & Quigley, H. B. (2002) Hábitos alimentarios del jaguar y puma en el  
449 Pantanal, Brasil. *El jaguar en el Nuevo Milenio* (eds., Medellín, R. A., C. Equihua, C.  
450 Chetkiewicz, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. Sanderson, & A. Taber).  
451 Pp. 223-236. Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México  
452 and Wildlife Conservation Society, México, D.F.
- 453 Creel, S. & Creel, N.M. (1996) Limitation of African wild dogs by competition with large  
454 carnivores. *Conservation Biology* **10**, 526-538.
- 455 Creel, S., Spong, G. & N.M. Creel. (2001). Interspecific competition and the population  
456 biology of extinction-prone carnivores. Pp. 35–59. In: *Conservation of Carnivores* (D.  
457 Macdonald, J. Gittleman, R. Wayne & S. Funk, Editors). Cambridge University Press,  
458 Cambridge.
- 459 Dayan, T. & D. Simberloff (1996) Patterns of size separation in carnivore communities. Pp.  
460 243-266. In: *Carnivore behavior, ecology and evolution* (J.L. Gittleman editors).  
461 Cornell University Press, London.
- 462 Dirzo, R & A. Miranda. (1990). Contemporary Neotropical defaunation and forest structure,  
463 function, and diversity: a sequel to J.W. Terborgh. *Conservation Biology* 4:444-447.
- 464 Downs, J. A. & M.W. Horner (2007). Effects of point pattern shape on home range estimates.  
465 *The Journal of Wildlife Management*, **72**, 1813-1818.
- 466 Durant, S. (1998). Competition refuges and coexistence: an example from Serengeti  
467 carnivores. *Journal of Animal Ecology*, **67**, 370-386.
- 468 Ecological Software Solutions, 2004. Biotas, ver. 1.03 Biotas™. Ecological Software  
469 Solutions LLC. Hegymagas, Hungary .
- 470 Emmons, L. H. (1987) Comparative feeding ecology of felids in a Neotropical rainforest.  
471 *Behavioral Ecology and Sociobiology* , **20**, 271-283.

- 472 Escamilla, A., Sanvicente, M., Sosa M., & Galindo-Leal., C. (2000) Habitat mosaic, wildlife  
473 availability, and hunting in the tropical forest of Calakmul, Mexico. *Conservation*  
474 *Biology*, **14**, 1592–1601.
- 475 Fedriani J., Palomares F. & Delibes, M. (1999) Niche relations among three sympatric  
476 Mediterranean carnivores. *Oecologia*, **121**, 138-148.
- 477 Feinsinger, P., E.E. Spears & R.W. Poole. (1981) A simple measure of niche breadth.  
478 *Ecology* 62: 27-32.
- 479 Gittleman, J.L. (1985) Carnivore body size: ecological and taxonomical correlates.  
480 *Oecologia*, (Berl) **67**, 540-554.
- 481 Gómez-Pompa, A. & Dirzo, R. (1995) Reservas de la Biosfera y otras áreas protegidas de  
482 México. SEMARNAP and CONABIO. México D.F.. 159 pp.
- 483 Gotelli, N.J. and G.R. Graves. (1996) Null models in ecology. Smithsonian Institution Press,  
484 Washington, DC.
- 485 Griffiths, D. (1975) Prey availability and the food of predators. *Ecology*, **56**, 1209-1214.
- 486 Hanski, I. (1994) Spatial scale, patchiness and population dynamic on land. Philosophical  
487 Trans. Royal Society of London, B. *Biological Science*, **343**, 19-25.
- 488 Harris, S., Cresswell, W. J., Forde, P.G., Trehwella, W.J., Woollard, T. & Wray. S. (1990)  
489 Home-range analysis using radiotracking data - a review of problems and techniques  
490 particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review*, **20**,97-123.
- 491 Holt, R. D. & G. A. Polis (1997) A theoretical framework for intraguild predation. *American*  
492 *Naturalist* **149**, 745-764
- 493 Karanth, K.U. & Sunquist, M.E. (1995) Prey selection by tigers, leopard, and dhole in tropical  
494 forest. *Journal of Animal Ecology*, **64**, 439-450

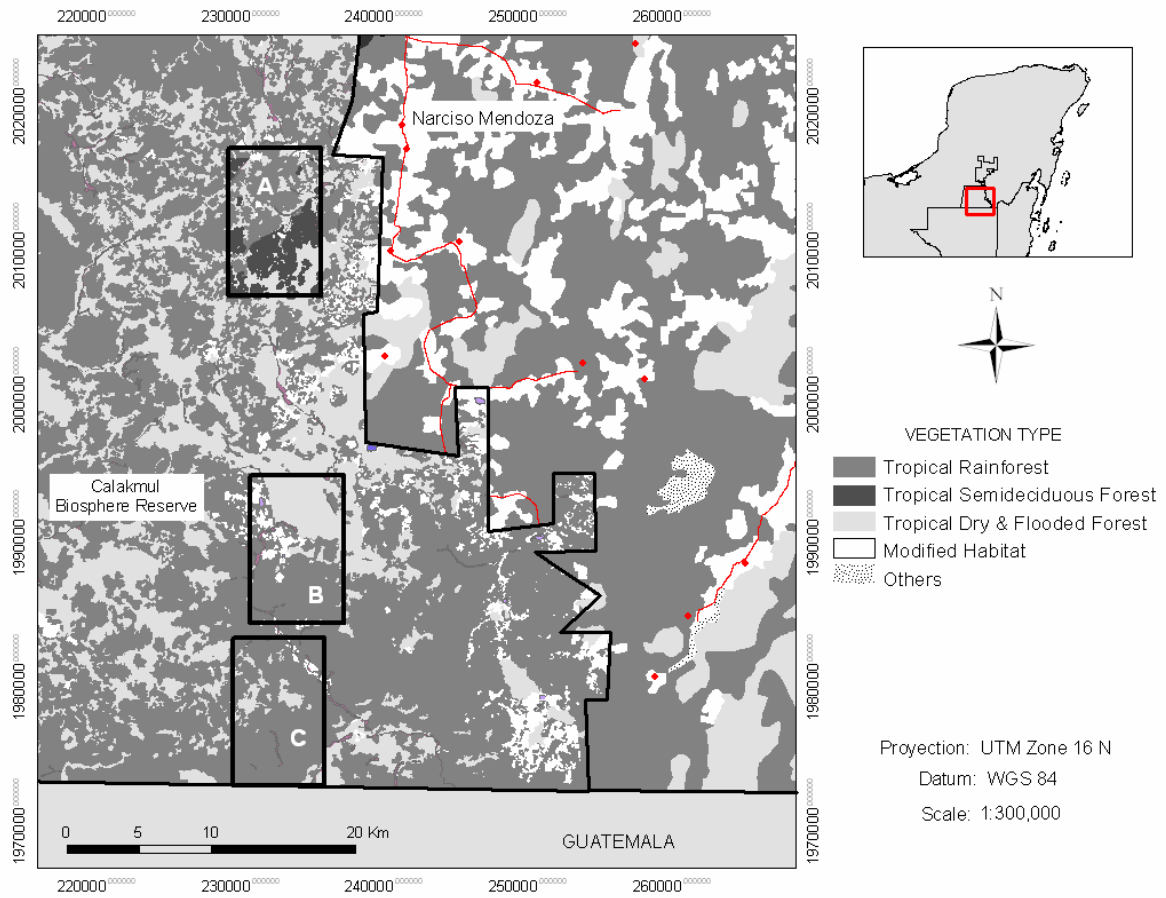
- 495 Karanth, K.U. & Sunquist, M.E. (2000) Behavioural correlates of predation by tiger  
496 (*Panthera tigris*), leopard (*Panthera pardus*) and dhole (*Cuon alpinus*) in Nagarahole,  
497 India. *Journal of Zoology*, **250**, 255-265.
- 498 Link, W.A. & Karanth, U.K. (1994) Correcting for overdispersion in tests of prey selectivity.  
499 *Ecology*, **75**, 2456–2459.
- 500 Major, J.T., Johnson, M.K., Davis, W.S. & Kellog, T.F. (1980) Identifying scats by recovery  
501 bile acids. *Journal of Wildlife Management*, **44**, 290-293.
- 502 Martínez, E. & Galindo-Leal, C. (2002) La vegetación de Calakmul, Campeche, México:  
503 clasificación, composición and distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de*  
504 *México*, **71**, 7-32 + 1 mapa
- 505 Mills, M.G.L. & M. L. Gorman (1997) Factors affecting the density and distribution of wild  
506 dogs in the Kruger National Park. *Conservation Biology*, **11**, 1397-1406.
- 507 Mohr, C.O. 1947. Table or equivalent populations of north american small mammals.  
508 *American Naturalist*, **37**, 223-249.
- 509 Murray, D.L., Boutin, S., O'Donoghue, M. & Nams, V.O. (1995) Hunting behavior of a  
510 sympatric felid and canid in relation to vegetation cover. *Animal Behavior*, **50**, 1203-  
511 1210.
- 512 Myers, S. (1999) Probabilidad y estadística para ingenieros. Sexta edición. Editorial Prentice  
513 Hall, hispanoamericana, S.A. Mexico.
- 514 Neu, C., Byers, C, & Peek, J. (1974) A technique for analysis of utilization availably data.  
515 *Journal of Wildlife Management*, **38**, 541-545.
- 516 Novack, A.J., Main, M.B., Sunquist, M.E. & Labisky, R.F. (2005) Foraging ecology of jaguar  
517 (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in hunted and non-hunted sites within the  
518 Maya Biosphere Reserve, Guatemala. *Journal of Zoology*, **267**, 167-178.

- 519 Nuñez, R., Miller, B. & Lindzey, F. (2000) Food habits of jaguars and pumas in Jalisco,  
520 Mexico. *Journal of Zoology* **252**, 373-379.
- 521 Oliveira, T. G. (2002) Ecología comparativa de la alimentación del jaguar y del puma en el  
522 neotrópico. Pp. 265-288, in: *El jaguar en el Nuevo Milenio* (eds., Medellín, R. A., C.  
523 Equihua, C. Chetkiewicz, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. Sanderson,  
524 & A. Taber). Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México  
525 and Wildlife Conservation Society. México, D.F.
- 526 Owen-Smith N. & Mills (2008). Predator-prey size relationships in African large-mammal  
527 food web. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 173-183
- 528  
529 Palomares, F. & Caro, T.M. (1999) Interspecific killing among mammalian carnivores.  
530 *American Naturalist*, **153**, 492-508.
- 531 Palomares, F. Gaona, P., Ferreras, P., & Delibes, M. (1995) Positive effects on game species  
532 of top predators by controlling smaller predator populations: an example with lynx,  
533 mongoose and rabbits. *Conservation Biology*, **9**, 295-305.
- 534 Palomares, F., Ferreras, P., Fedriani, J.M. & Delibes, M. (1996) Spatial relationships between  
535 Iberian lynx and other carnivores in an area of south-western Spain. *Journal of Applied*  
536 *Ecology*, **33**, 5-13.
- 537 Pianka, E.R. (1973) The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and*  
538 *Systematics*, **4**, 53-74.
- 539 Pimm, S.L. & J.L. Gittleman (1990) Carnívoros and ecologists on the road to Damascus.  
540 *Trends in Ecology and Evolution*, **5**, 70-73.
- 541 Polisar, J., Maxit, I., Scognamillo D., Farrell, L., Sunquist, M.E. & Eisenberg, J. F. (2003)  
542 Jaguars, pumas, their prey base, and cattle ranching: ecological interpretations of a  
543 management problem. *Biological Conservation*, **109**, 297-310
- 544 Redford, K H 1992. The empty forest. *BioScience* 42:412-422.

- 545 Reid, F.A. (1997) *A Field Guide to the Mammals of Central America and Southeast Mexico*.  
546 Oxford University Press, New York, 334 pp.
- 547 Rosenzweig, M.L. (1966) Community structure in sympatric carnivora. *Journal of*  
548 *Mammology*, **47**, 602-612.
- 549 Schadt, S., Revilla, E., Wiegand, T., Knauer, F., Kaczensky, P., Breitenmoser, U., Bufka, L.,  
550 Cerveny, J., Koubek, P., Huber, T., Stanisa, C. & Trepl, L. (2002) Assessing the  
551 suitability of central European landscapes for the reintroduction of Eurasian lynx.  
552 *Journal of Applied Ecology*, **39**, 189–203.
- 553 Schaller, G.B., & Crawshaw, P.G. Jr. (1980) Movement patterns of jaguar. *Biotrópica*, **12**,  
554 161-168.
- 555 Scognamillo, D., Matix, I., Sunquist, M., & Polisar, J. (2003) Coexistence of jaguar (*Panthera*  
556 *onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan Llanos.  
557 *Journal of Zoological*, **259**, 269-279.
- 558 Seidensticker, J., Sunquist, M. & C. McDougal (1990) Leopards living at the edge of the  
559 Royal Chitwan National Park Nepal. Pp. 415-423. In. *Conservation in developing*  
560 *countries, problems and prospects*. (J. C. Daniel & J.J. Serrao) Oxford University Press  
561 Bombay.
- 562 Shultz, S., Noe, R., McGraw, W. S. & Dunbar, R. I. M. (2004). A community-level  
563 evaluation of the impact of prey behavioural and ecological characteristics on predator  
564 diet composition. *Proceedings of the Royal Society serie B* **271**, 725–732.
- 565 Sih, A., Crowley, P.H., McPeck, M.A., Petranka, J.W. & Strohmeir, K. (1985) Predation,  
566 competition and prey communities: a review of field experiments. *Annual Reviews of*  
567 *Ecology and Systematics*, **16**, 269-311.
- 568 Smith, D.W., Peterson, R. O & Houston, D. B. (2003) Yellowstone after wolves. *BioScience*  
569 **53**, 330-340.

- 570 Sunquist, M.E. & Sunquist, F.C. (1989) Ecological constraints on predation by large felids.  
571 Pp. 283-301 In: Carnivore Behaviour, Ecology, and Evolution (J. L. Gittleman, ed).  
572 Cornell University Press, Ithaca.
- 573 Taber, A.B., Novaro A.J., Neris, N., & Colman, F.H. (1997) The food habits of sympatric  
574 jaguar and puma in the Paraguayan Chaco. *Biotropica*, **29**, 204-213.
- 575 Weckel M., W. Giuliano, S. Silver. 2006. Jaguar (*Panthera onca*) feeding ecology:  
576 distribution of predator and prey through time and space. *Journal of Zoology*, **270**, 25-  
577 30.
- 578 Wheatley, M., Fisher, J. T., Larsen, K., Litke, J., and Boutin, S. (2005). Using GIS to relate  
579 small mammal abundance to landscape structure at multiple spatial extents: northern  
580 flying squirrels in Alberta, Canada. *Journal of Applied Ecology* **42**, 577–586.
- 581 Wiens, J.A. (1993) Fat times, lean times and competition among predators. *Trends Ecology*  
582 *Evolution*, **8**, 348-349.

583 Figure . 1. Location of the sampling sites and study area in the Calakmul Biosphere Reserve,  
584 Campeche.  
585



586

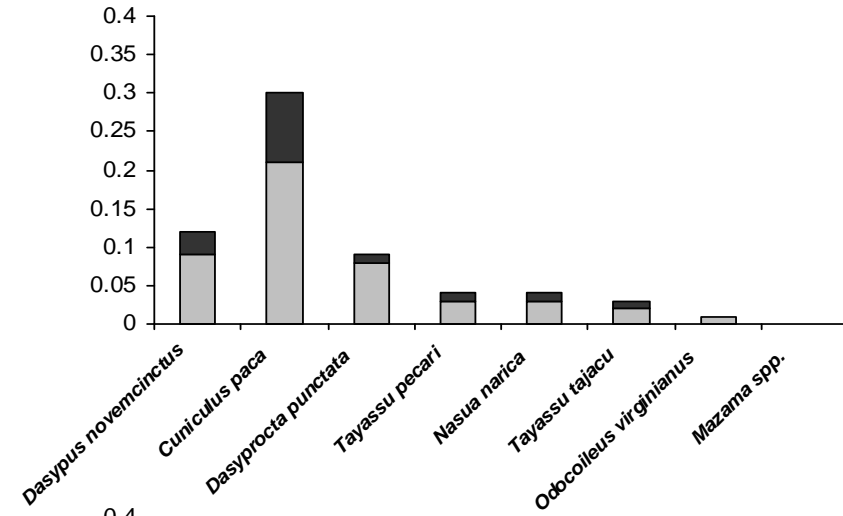
587 Figure 2. Total predation rate of all prey species in the Calakmul Biosphere Reserve,  
588 Campeche in three different sites.

589

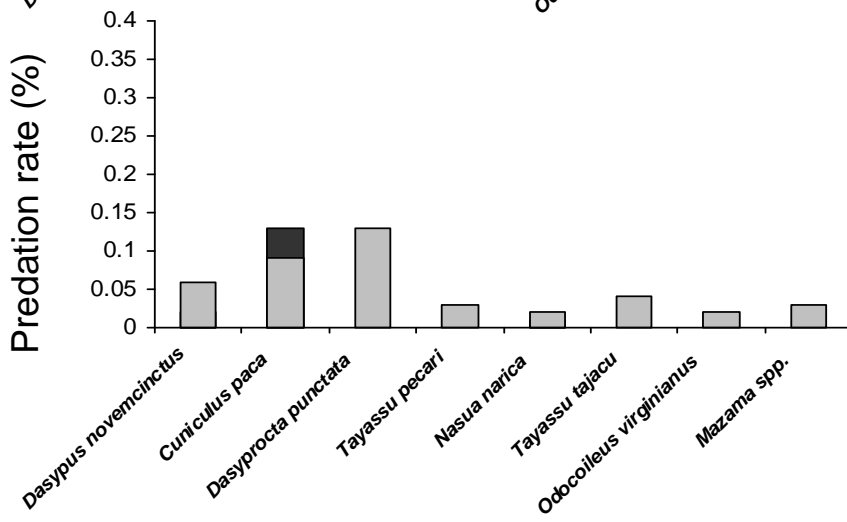
590



### Site 3



### Site 2



### Site 1

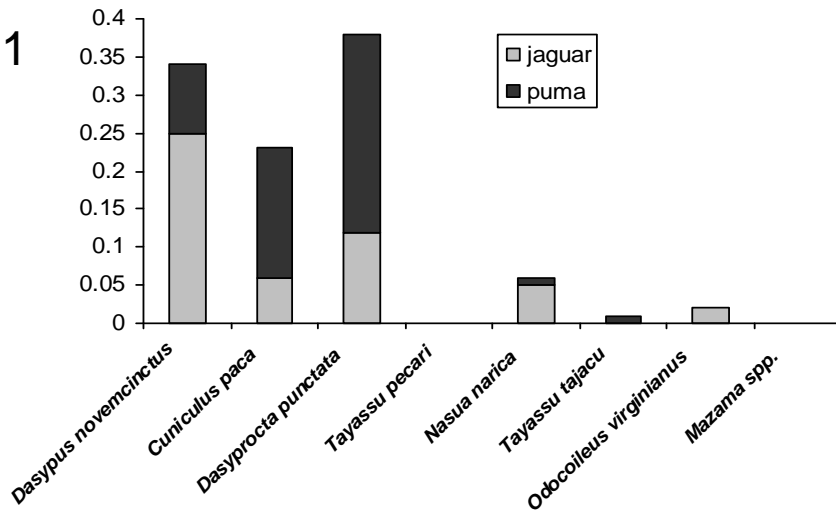


Table 1. Mammal prey most frequently consumed by jaguars and pumas in three sites (see text) in Calakmul, Campeche and their ecological characteristics.

Species	Population density (Inds/Km <sup>2</sup> )			Group size			Group density (km <sup>2</sup> )			Biomass (kg/km <sup>2</sup> )			Body size (Kg)	r <sub>Max</sub>	*Activity schedule	*Home range (km <sup>2</sup> )
	Site 1	Site 2	Site 3	Site 1	Site 2	Site 3	Site 1	Site 2	Site 3	Site 1	Site 2	Site 3				
<i>Cuniculus paca</i>	2.72	3.65	2.37	1	1	1	2.72	3.65	2.37	17.71	23.73	15.39	6.5	0.67	Noc	0.023
<i>Dasyops novemcinctus</i>	0.91	9.49	1.13	1	1	1	0.91	9.49	1.13	3.25	33.97	4.04	3.58	0.69	Noc	0.040
<i>Nasua narica</i>	36.33	52.89	6.76	20	20	30	1.82	2.64	0.23	169.64	247.00	31.59	4.67	0.23	Diu-noc	0.224
<i>Dasyprocta punctata</i>	6.36	7.52	0.79	1	1	1	6.36	7.52	0.79	21.17	25.04	2.63	3.33	1.1	Diu-noc	0.064
<i>Mazama spp.</i>	12.71	1.76	1.80	1	1	1	12.71	1.76	1.80	181.18	25.08	25.71	14.25	0.4	Diu-noc	0.52
<i>Tayassu tajacu</i>	13.62	2.38	9.02	7.5	7.5	10	1.82	0.32	0.90	247.66	43.27	163.97	18.18	1.25	Diu-noc	2.43
<i>Tayassu pecari</i>	1.00	1.00	10.15	16.3	16.3	28	0.06	0.06	0.36	29.60	29.60	300.35	29.6	0.84	Diu-noc	109.00
<i>Odocoileus virginianus</i>	6.36	1.32	0.68	1	1	1	6.36	1.32	0.68	248.82	51.66	26.48	39.14	0.4	Diu-noc	3.65

\* Data from Reid (1997) Ceballos & Oliva (2005) and

Site 1: Amin (2004) and Chavez et al., (2007)

Site 2: Escamilla et al., (2000); Novack et al., (2005); McDonough (2000); Jorge & Peres (2005); Reina (2001); Weber (2005);

Site 3: Escamilla et al., (2000); Novack et al., (2005); Jorge y Peres 2005; Reina (2001) Weber (2005)

## Jaguar and puma coexistence, predation and habitat use

Table 2. Habitat use by males and females. Availability habitat is considered the percentage within the nearly 400 km<sup>2</sup>. In boldface, the habitat most used with respect to its availability; in italics, the habitat least used with respect to its availability.

Habitat type*	availability (%)	Jaguar		Pumas	
		males	females	males	females
FF	5.79	<i>2.82</i>	<i>2.31</i>	<b>10.22</b>	6.42
DH	3.96	<i>0.70</i>	2.89	<i>0.73</i>	1.83
RF	2.74	4.93	4.05	5.84	3.67
DF	26.22	<i>15.49</i>	<i>16.76</i>	<i>16.79</i>	<i>11.93</i>
SF	61.28	<b>76.06</b>	<b>73.99</b>	66.42	<b>76.15</b>

\*Micro-habitat Type: Rainforest (RF): evergreen and semi-evergreen forest with dominant trees more than 25 m high. Semievergreen forest (SF): Semi-evergreen and deciduous rainforest with dominant trees between 15 and 25 m high. Dry deciduous forest (DF): Semi-evergreen forest with dominant trees lower than 15 m high. Seasonal flooded forest (FF): low forest that is flooded up to seven or eight months per year. Disturbed habitats (DH): Areas with succesional vegetation (whether herbaceous, shrubby or treed) produced by slash-and-burn agriculture.

Table 3. Relative biomass (%) of prey consumed by jaguars and pumas in three sites (see text) in Calakmul, Campeche, Mexico. Prey items were classified into five biomass classes using Sturges' formula:  $k = 1 + 3.33 (\log n)$ ; where  $k$  is the number of classes and  $n$  is sample size (Myers 1999). These were defined based on the heaviest mammal (kg) and the number of potential prey mammals in the study area ( $n = 34$ ). The size classes were: 1, very small (<0.050 Kg.), 2 small (0.051-0.260 Kg.), 3 medium (0.261 a 1.340 Kg.), 4 large (1.341-6.870 Kg.) and 5 very large (>6.871 Kg.).

SPECIES	Size		Jaguar			Puma		
	class	body weight	SA	SM-SA	SM	SA	SM-SA	SM
<i>Odocoileus virginianus</i>	5	35.28	7.86	5.25	10.37	0.00	0.00	0.00
<i>Tayassu pecari</i>	5	29.60	4.91	4.92	4.86	0.00	0.00	5.54
<i>Tayassu tajacu</i>	5	18.18	10.66	8.54	19.68	11.05	0.00	19.23
<i>Mazama sp.</i>	5	14.25	0.00	4.05	0.00	0.00	0.00	9.11
<i>Canis sp.</i>	5	13.00	0.00	3.98	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Ateles geoffroyi</i>	4	6.70	1.80	0.00	1.19	0.00	0.00	0.00
<i>Cuniculus paca</i>	4	6.50	16.18	10.81	14.24	32.62	45.21	20.28
<i>Tamandua Mexicana</i>	4	5.42	0.00	0.00	0.00	0.00	11.11	0.00
<i>Crocodylus sp.</i>	4	5.00	0.00	3.52	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Nasua narica</i>	4	4.67	26.19	31.50	17.28	4.52	21.95	15.75
<i>Eira Barbara</i>	4	4.58	1.74	0.00	1.15	0.00	10.96	0.00
<i>Potos flavus</i>	4	3.60	1.72	0.00	1.13	8.89	0.00	0.00
<i>Dasypus novemcinctus</i>	4	3.58	17.15	10.31	10.18	4.44	10.78	11.60
<i>Agriocharis ocellata.</i>	4	3.58	0.00	0.00	2.26	0.00	0.00	0.00
<i>Dasyprocta punctata</i>	4	3.33	8.54	17.12	6.76	13.28	0.00	3.85
<i>Conepatus semistriatus</i>	4	2.72	0.00	0.00	1.12	0.00	0.00	0.00
<i>Didelphis sp.</i>	4	2.48	0.00	0.00	3.33	0.00	0.00	0.00
<i>Bassariscus sumichastri</i>	3	1.20	0.00	0.00	0.00	4.27	0.00	0.00
<i>Sylvilagus sp</i>	3	0.88	1.64	0.00	2.16	0.00	0.00	3.69
<i>Rhinoclemmys areolata</i>	3	0.50	0.00	0.00	3.22	0.00	0.00	0.00
<i>Philander opossum</i>	3	0.35	0.00	0.00	1.07	4.21	0.00	3.66
<i>Ototylomys phyllotis</i>	2	0.10	0.00	0.00	0.00	4.19	0.00	0.00
<i>Heteromys desmarestianus</i>	2	0.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.64
<i>Peromyscus yucatanicus</i>	1	0.02	1.61	0.00	0.00	8.36	0.00	3.64
<i>Cnemidophorus sp.</i>	1	0.01	0.00	0.00	0.00	4.18	0.00	0.00
<i>Bstat</i>			0.500	0.511	0.479	0.350	0.619	0.489
<i>PPPV</i>			9.18	12.84	6.67	4.02	5.23	2.52

Table 4. Results of prey selectivity test based on scat data from Calakmul, Campeche, México. “prey freq” = number of scats containing the specified prey items. Expected frequencies were derived from point estimates of the number of collected scats ( $\lambda_i$ ) and prey density ( $d_i$ ) with no selectivity assumed. Adjusted p-values are the significance levels of  $X_i^2$  statistics based on 1000 bootstrap replicates with correction for over-dispersion.

	<i>Cuniculus paca</i>	<i>Dasyopus novemcinctus</i>	<i>Nasua narica</i>	<i>Dasyprocta punctata</i>	<i>Mazama spp</i>	<i>Pecari tajacu</i>	<i>Tayassu pecari</i>	<i>Odocoileus virginianus</i>
<b>Jaguar</b>								
Scat freq	15.200	12.490	24.740	7.530	0.500	12.700	3.000	4.660
Exp freq	2.680	1.980	21.920	2.460	9.510	17.660	13.980	10.630
$X_i^2$	60.601	57.101	0.499	10.794	9.678	1.786	10.422	3.862
Adjusted P-value	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	0.605	<b>0.002</b>	<b>0.018</b>	0.301	<b>0.032</b>	0.132
Se	0.000	0.000	0.004	0.000	0.001	0.004	0.002	0.004
<b>Puma</b>								
Scat freq	14.080	3.250	3.910	2.830	1.830	3.750	0.830	0.500
Exp freq	1.030	0.760	8.400	0.940	3.650	6.770	5.360	4.080
$X_i^2$	171.776	8.366	3.295	3.901	1.026	1.725	4.626	3.612
Adjusted P-value	<b>0.000</b>	<b>0.005</b>	0.111	0.052	0.364	0.239	0.079	0.093
Se	0.000	0.000	0.002	0.000	0.002	0.002	0.002	0.002
$\lambda_i$	2.945	1.655	2.188	1.606	5.610	6.772	11.026	12.175
sd ( $\lambda_i$ )	1.178	0.662	0.875	0.643	2.244	2.709	4.410	4.870
$d_i$	2.914	3.842	31.994	4.889	5.426	8.341	4.049	2.785
Sd ( $d_i$ )	0.662	4.893	23.366	3.598	6.312	5.652	5.281	3.111

## Jaguar and puma coexistence, predation and habitat use

---

Table 5. Correlation coefficients ( $r^2$ ) between the arcsine of predation rate and the natural logarithm of prey characteristics. Significance values are in parentheses.

predation rate	body size	group density	group size	biomass	Population density
Jaguar	-0.654** 0.000	0.397 0.055	- 0.360 0.084	-0.438* 0.032	0.056 0.794
Puma	-0.576** 0.003	0.221 0.300	- 0.335 0.109	- 0.556** 0.005	- 0.131 0.542
Total	-0.749** 0.000	0.360 0.084	-0.426* 0.038	- 0.627** 0.001	- 0.068 0.750

\*\* significance = 0.01 (two-tailed test)

\* significance = 0.05 (two-tailed test)

## Jaguar and puma coexistence, predation and habitat use

Table 6. Results of the generalized linear models (GLM) of the arcsine of predation rate as a function of activity schedule, feeding guild and/or prey habitat plus the different co variables (group size, body size, population density).

Species	Covariable	Df	Ms	F	P	Fixed factor	df	MS	F	p	r <sup>2</sup>	power		
Jaguar	Body size	1.000	0.114	7.417	<b>0.013</b>	Activity	2.000	0.061	3.991	<b>0.035</b>	0.591	0.992		
						[activity_diurnal-nocturnal]	<b>-0.173</b>	<b>0.066</b>	<b>-2.599</b>	<b>0.017</b>			0.736	t-test
						[activity=Diurnal ]	-0.035	0.117	-0.296	0.771			0.696	t-test
	Group size	1.000	0.156	11.357	<b>0.003</b>	feeding guid	3.000	0.130	9.428	<b>0.000</b>	0.650	0.892		
						[Feeding guild=gf ]	-0.158	0.082	-1.930	0.069			0.449	t-test
						<b>[feeding guild=hf ]</b>	<b>-0.402</b>	<b>0.082</b>	<b>-4.918</b>	<b>0.000</b>			<b>0.997</b>	t-test
						[feeding guild=hfo]	-0.127	0.073	-1.734	0.099				
						[feeding guild=o ]	0.000							
	Puma	Body size	1.000	0.146	3.662	0.070	Activity	2.000	0.150	3.775	0.041	0.515	0.445	
[activity=diurnal-nocturnal]							-0.285	0.107	-2.663	<b>0.015</b>	0.717			t-test
prey biomass		1.000	0.125	3.074	0.095	Activity	<b>2.000</b>	<b>0.159</b>	<b>3.898</b>	<b>0.037</b>	0.503			
						[activity=diurnal-nocturnal]	<b>-0.268</b>	<b>0.111</b>	<b>-2.406</b>	<b>0.026</b>			0.629	t-test
						<b>[activity=Diurnal ]</b>	<b>-0.324</b>	<b>0.123</b>	<b>-2.631</b>	<b>0.016</b>			0.706	t-test
						[activity=nocturnal]	0.000							
density		1.000	0.219	7.832	<b>0.017</b>	feeding guid	3.000	0.296	10.580	<b>0.001</b>	0.813	0.722		
						Site	2.000	0.040	1.421	0.283				
						feeding guid * site	6.000	0.067	2.404	0.098				
						<b>[feeding guild =hf ]</b>	<b>-0.400</b>	<b>0.174</b>	<b>-2.291</b>	<b>0.043</b>				t-test
						<b>[site =1]</b>	<b>0.612</b>	<b>0.202</b>	<b>3.025</b>	<b>0.012</b>				t-test
						<b>[feeding guild =gf ] * [site =1 ]</b>	<b>-0.730</b>	<b>0.240</b>	<b>-3.044</b>	<b>0.011</b>				t-test
						<b>[feeding guild=hfo] * [Site= 1 ]</b>	<b>-0.774</b>	<b>0.319</b>	<b>-2.427</b>	<b>0.034</b>				t-test
All		body size	1.000	0.516	19.570	0.000	Activity	<b>2.000</b>	<b>0.401</b>	<b>15.182</b>	<b>0.000</b>	0.825	0.988	
							[actividad=diurnal-nocturnal]	<b>-0.458</b>	<b>0.087</b>	<b>-5.250</b>	<b>0.000</b>			0.999
	[activity=Diurnal ]						-0.168	0.154	-1.089	0.289	0.179			t-test
						[activity=nocturnal ]	0.000							
	group size	<b>1.000</b>	<b>0.717</b>	<b>36.951</b>	<b>0.000</b>	feeding guild	<b>3.000</b>	<b>0.704</b>	<b>36.264</b>	<b>0.000</b>	0.878	1.000		

**Jaguar and puma coexistence, predation and habitat use**

					<b>[feeding guild=gf ]</b>	<b>-0.228</b>	<b>0.097</b>	<b>-2.347</b>	<b>0.030</b>		0.605	t-test
					<b>[feeding guild=hf ]</b>	<b>-0.879</b>	<b>0.097</b>	<b>-9.067</b>	<b>0.000</b>		1.000	t-test
					<b>[feeding guild=hfo]</b>	<b>-0.266</b>	<b>0.087</b>	<b>-3.049</b>	<b>0.007</b>		0.824	t-test
					[feeding guild=o ]	0.000	.	.	.	.	.	.
<b>Biomass</b>	<b>1.000</b>	<b>0.276</b>	<b>6.492</b>	<b>0.020</b>	<b>feeding guild</b>	<b>3.000</b>	<b>0.343</b>	<b>8.051</b>	<b>0.001</b>	0.733	0.972	
					[feeding guild=gf ]	-0.014	0.128	-0.107	0.916		0.051	t-test
					<b>[feeding guild=hf ]</b>	<b>-0.515</b>	<b>0.120</b>	<b>-4.291</b>	<b>0.000</b>		0.982	t-test
					<b>[feeding guild=hfo]</b>	<b>-0.388</b>	<b>0.124</b>	<b>-3.145</b>	<b>0.005</b>		0.847	t-test
					[feeding guild=o ]	0.000	.	.	.	.	.	.
Density	1.0000	0.2462	5.5714	0.0291	<b>feeding guild</b>	<b>3.0000</b>	<b>0.7248</b>	<b>16.4033</b>	0.0000	<b>0.7230</b>	0.9999	
					[feeding guild=gf ]	-0.0207	0.1320	-0.1567	0.8771		0.0525	t-test
					<b>[feeding guild=hf ]</b>	<b>-0.6956</b>	<b>0.1362</b>	<b>-5.1088</b>	<b>0.0001</b>		0.9980	t-test
					<b>[feeding guild=hfo]</b>	<b>-0.5701</b>	<b>0.1284</b>	<b>-4.4416</b>	<b>0.0003</b>		0.9877	t-test
					[feeding guild=o ]	0.0000	.	.	.	.	.	.



## **CAPITULO IV**



**Ecología poblacional del jaguar y sus implicaciones  
para la conservación en la Península de Yucatán.**

**(En Ceballos, G., C. Chávez, R. List y H. Zarza. 2007. Conservación y Manejo del  
Jaguar en México estudios de caso y perspectivas. CONABIO-UNAM-Alianza  
WWF Telcel. México D. F.)**

# ECOLOGÍA POBLACIONAL DEL JAGUAR Y SUS IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN EN LA PENÍNSULA DE YUCATÁN

CUAUHTÉMOC CHÁVEZ, GERARDO CEBALLOS Y MIGUEL AMÍN

## Resumen

El jaguar está en peligro de extinción en México. La Península de Yucatán mantiene la mayor extensión de selvas en el país, que enfrentan amenazas severas para su mantenimiento a largo plazo. Aunque se estima que las selvas de la península mantienen una población de jaguar numerosa, no existe información actualizada sobre su situación actual. El objetivo en este trabajo fue desarrollar un diagnóstico general de la situación del jaguar y sus prioridades de conservación en la Península de Yucatán, con base en estudios llevados a cabo en la Reserva de la Biosfera Calakmul en Campeche y en el Ejido Caoba en Quintana Roo. El área de actividad del jaguar fue de 56 km<sup>2</sup>, pero los machos fue de hasta 1 000 km<sup>2</sup>. La densidad varió de 3.3 a 6.6 individuos por 100 km<sup>2</sup>. El tamaño de la población en Calakmul es de cerca de 900 jaguares, y el de toda la península probablemente mayor de 2 000 ejemplares. La evaluación del efecto de la cacería de subsistencia sobre las presas en Calakmul indicó que se traslapa con las presas del jaguar y el puma, por lo que se estima que tiene efectos negativos severos. Aún existe la posibilidad de mantener la mayoría de las selvas remanentes de la Península de Yucatán, que requiere de acciones concretas para su mantenimiento a largo plazo. Estas tendrán que darse a diferentes niveles, desde los pobladores locales hasta las autoridades gubernamentales. El papel de los científicos es proveer de bases sólidas para lograrlo, y darle pertinencia social a nuestro trabajo.

Palabras clave: jaguar, uso del hábitat, conservación, reservas, Calakmul, Península de Yucatán.

## Abstract

*The jaguar is an endangered species in Mexico. The Yucatan Penninsula maintains the largest extension of tropical forests in the country, facing threats for their long term maintenance. Although the Penninsula has an important jaguar population, there is no updated information about its current situation. The objective of this work was to develop a general diagnostic of the jaguar status and their conservation priorities in the Yucatan Penninsula, based on the studies conducted in the Calakmul Biosphere Reserve in Campeche, and in the Ejido Caoba in Quintana Roo. The jaguar's home range was 56 km<sup>2</sup>, some males ranged up to 1 000 km<sup>2</sup>. Density ranged from 3.3 to 6.6 individuals per 100 km<sup>2</sup>. The population size in Calakmul*

is closet o 900 jaguars, and for the whole Peninsula was greater than 2000 individuals. The evaluation of the effect of subsistence hunting on the jaguar population of Calakmul showed an overlap with puma and jaguar prey, thus estimating severe negative effects. There is still time to maintain the most of the remnant forest in the Yucatan Peninsula, which requires concrete conservation actions, at all societal levels from local inhabitants to governments. The role of scientists is to provide the scientific basis to achieve it.

*Keywords:* jaguar, hábitat use, conservation, reserves, Calakmul, Yucatan Peninsula.

## **Introducción**

El jaguar (*Panthera onca*) esta en peligro de extinción en Mexico por factores como la destrucción de los ecosistemas naturales y cacería ilegal, lo que ha ocasionado una disminución de sus poblaciones y de su área distribución (Medellín *et al.*, 2002; Quigley y Crashaw, 1992; Sanderson *et al.*, 2002c). En un esfuerzo por proteger a esta y otras especies tropicales que enfrentan problemas de conservación, el gobierno Mexicano decretó a la Reserva de la Biosfera Calakmul en Campeche y el Área de Protección de Flora y Fauna Balam Ka ax, y el gobierno de Campeche decretó dos Reservas Estatales Balam Kim y Balam ku adyacentes a Calakmul. Estas reservas protegen a más de un millón de hectáreas de selvas tropicales relativamente bien conservadas. Afuera de las reservas existen cientos de miles, tal vez millones, de hectáreas adicionales que son relevantes para la conservación del jaguar y la diversidad biológica regional. Sin embargo, la destrucción y modificación del hábitat son una amenaza para el jaguar y miles de especies más. Es necesario diseñar una estrategia para su conservación, que se base en un diagnóstico por una parte, de las variables biológicas y ecológicas que afectan su supervivencia, mientras que por el otro de la realidad social de la Selva Maya del sur de Campeche y Quintana Roo. El objetivo en este trabajo es presentar un diagnóstico general de la situación del jaguar y sus prioridades de conservación en la Selva Maya.

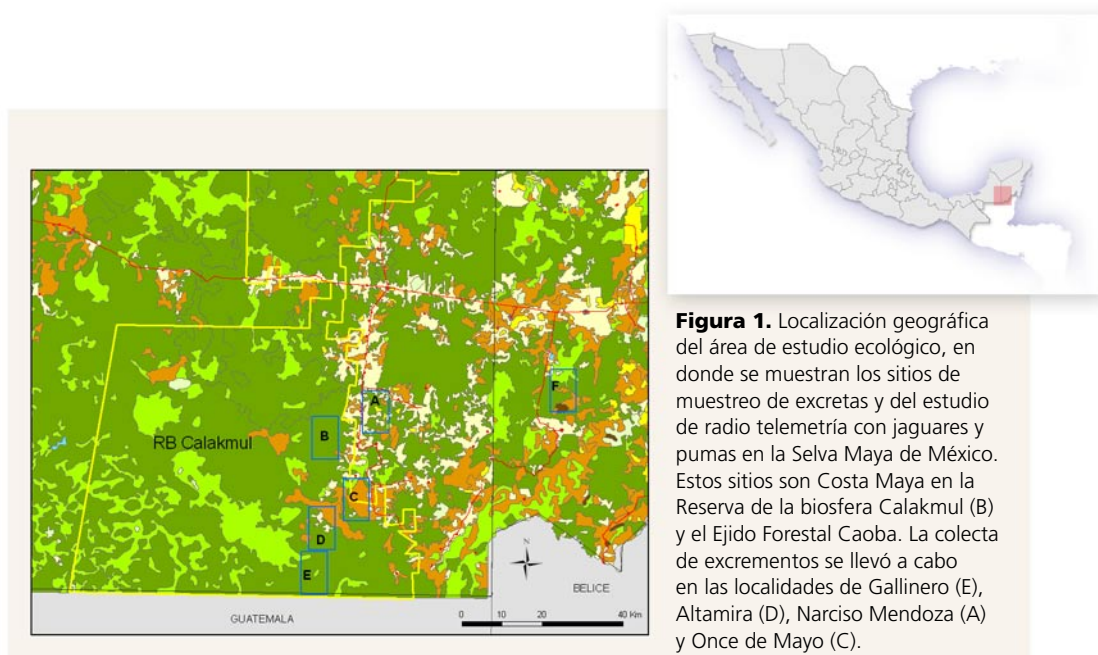
## **Métodos**

El trabajo se realizó en la parte sur de la Península de Yucatán en la Reserva de la biosfera Calakmul en Campeche, y en el Ejido Caoba en Quintana Roo (Figura 1). La vegetación dominante de esta región es selva alta y mediana, y en menor proporción selva baja y selva baja inundable (Semarnat *et al.*, 2001). Las principales actividades económicas en el ejido son la explotación forestal, la agricultura y la ganadería. La cacería es una práctica común, la cual no es permitida en el área destinada a la explotación forestal. En el ejido habitan 1322 pobladores distribuidos en dos poblados (INEGI, 2005). La región de Calakmul tiene uno de los mayores remanentes de bosque tropical mexicano (Martínez y Galindo-Leal, 2002). Es básicamente plana, con un intervalo altitudinal entre los 100 y 300 msnm. El clima es tropical subhúmedo, la temperatura media anual es de 24.6° C, con una marcada estacionalidad. Las lluvias se concentran de junio a noviembre, con una precipitación media anual es de 1076.2 mm (Turner II *et al.*, 2001). En la temporada de

lluvias alrededor de un tercio de la región permanece inundada. La región de Calakmul se caracteriza por la ausencia casi total de ríos o arroyos permanentes (Semarnap, 2000).

Adicionalmente se evaluó la conectividad de la región de Caobas y Calakmul con otras regiones al este y norte de la Península de Yucatán. Esa región incluye 7 áreas prioritarias terrestres por la Conabio: Petenes-Ría Celestum, Dzilam-Ría Lagartos-Yum Balam, Río Hondo, Silvituc-Calakmul, Sur del Punto PUT, Zonas forestales de Quintana Roo, y Sian Ka'an-Uaymil-Xcalak (Arriaga *et al.*, 2000). Se caracteriza por la ausencia casi total de ríos o arroyos permanentes. Durante la estación de lluvias que alrededor de un tercio de la región permanece inundada, mientras que en la estación secas el agua disponible sólo se localiza en pequeños cuerpos llamados “aguadas” (Gómez-Pompa y Dirzo, 1995; Semarnat, 1995).

La captura del jaguar se realizó en la temporada de secas, entre enero y junio de 1997 a 2006. Los animales capturados fueron anesteciados utilizando un rifle de aire (Teleinject Inc) y se les puso un radio-collar VHF o de GPS, con transmisores VHF. Para más detalles de los métodos en Ceballos *et al.* (2002) y Chávez (2006). Para evaluar la densidad del jaguar y sus presas se usaron 20 cámaras fotográficas de 35 mm (Cam-Trakker™). Los muestreos se realizaron únicamente durante la temporada seca, para evitar las fuertes lluvias y problemas de accesibilidad. En los meses de mayo a junio de 2002, se pusieron las cámaras cada 2 kilómetros en cuatro trayectos de 8 kilómetros cada uno, con lo que se cubrió un área de 48 km<sup>2</sup>. Las cámaras permanecieron activas 30 días en cada sitio (en el Ejido Caoba y en la Reserva de la Biosfera Calakmul). Durante abril



a junio de 2003 se establecieron ocho cuadros al azar, en una superficie de 49 km<sup>2</sup>. En cada cuadro se colocaron cinco cámaras fotográficas en un cuadro de 1 km<sup>2</sup>; las cámaras se localizaron en los vértices del cuadro con una en el centro, separadas por una distancia de 333 m. Las cámaras permanecieron activas 14 días en cada estación.

Los patrones de alimentación y su relación con la disponibilidad de presas del jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*) se evaluaron Calakmul y Caoba. En Calakmul se colectaron excretas en Costa Maya de 1997 al 2000 y en Costa Maya, Altamira-Villa hermosa y el Gallinero) en 2000 (Figura 1). En el Ejido Caoba se colectaron excretas del 2001 al 2004, en el pueblo de Caoba, San José y la zona forestal. Se determinó la procedencia de cada excreta mediante un análisis de ácidos biliares fecales, la cual es una técnica bastante precisa, ya que se pueden separar por la mancha de ácido deoxycólico dejada en las placas de cromatografía por las excretas de puma (Amin, 2004; Cazon y Suhring, 1998).

En el área de Costa Maya se estimó la disponibilidad de presas mediante trayectos recorridos a pie en dos diseños de muestreo durante 1999-2000. En el primer diseño consistió de un rectángulo de 60 km<sup>2</sup>, dividido en 60 cuadros de 1 km<sup>2</sup>, de los cuales se seleccionaron 5 al azar. El segundo diseño se ubicó en un camino para auto de 32 km. de largo, donde se seleccionaron cinco tramos de 5 km. lineales cada uno. Los muestreos en los trayectos se llevaron a cabo al amanecer entre las 05:00 y las 7:00 h y al atardecer entre las 17:00 y las 19:00 h, durante las fases de luna nueva y cuarto menguante que son las horas de mayor actividad de los mamíferos. Para más detalle de los métodos consultar Amín (2004).

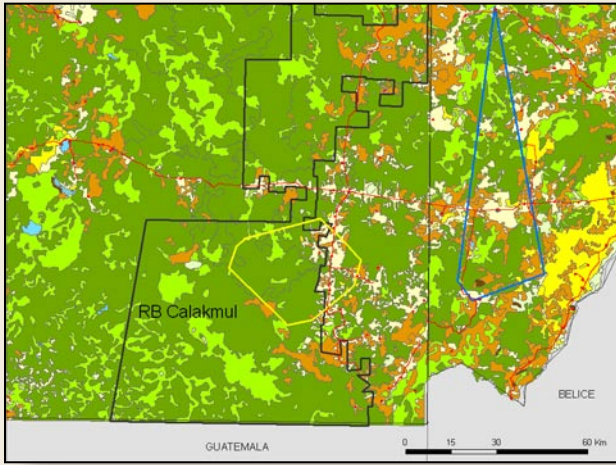
## Resultados y discusión

### Movimientos y densidad poblacional

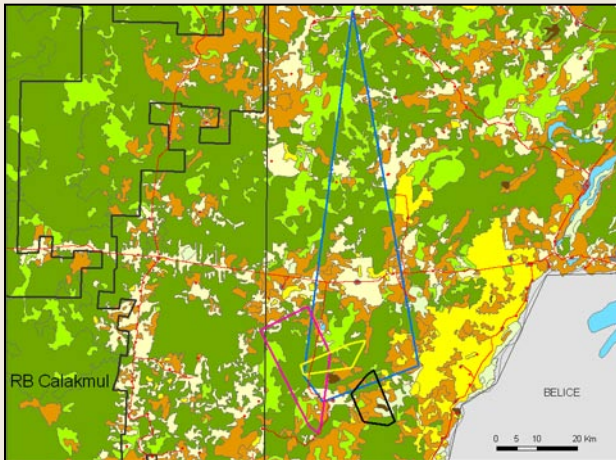
Se capturaron 34 jaguares y 8 pumas de marzo de 1997 a junio del 2006. En 2001, se puso el primer collar de GPS a un jaguar en el mundo, en el Ejido Caoba. Posteriormente se colocaron un total de 12 collares de GPS. Se han obtenido entre 20 y 350 lecturas al año. En 2005, se colocaron los 4 primeros collares GPS-satelitales, con los que se recabaron más de 1 000 datos, distribuidos en 6 o más meses.

El área de actividad que se registró fue muy variable y esto probablemente se debe a una mezcla de la logística para poder seguir a los animales y sus requerimientos de hábitat. En la reserva de la biosfera Calakmul el área mínima determinada por medio de radiocollares de VFH fue de 56 km<sup>2</sup> en promedio para el jaguar y de 133 km<sup>2</sup> para el puma. Con collares satelitales el área de dos machos (Tony y Lico) fue de más de 1 000 km<sup>2</sup> Costa Maya y Caoba, respectivamente (Figura 2). Las áreas de actividad de los machos fueron más grandes que las de las hembras. La del macho Lico abarcó la de varias hembras, que en promedio se movieron 133 km<sup>2</sup> (Figura 3).

Con las trampas-cámara se registraron un jaguar para Costa Maya y 2 para Caoba (Figura 4). La frecuencia de captura para cada sitio fue de 4.6 jaguares para Costa Maya y



**Figura 2.** Áreas de actividad de dos machos, uno en la Reserva de la Biosfera de Calakmul (Tony, en amarillo) y en el Ejido Forestal Caoba (Lico, en azul).



**Figura 3.** Áreas de actividad de un macho Lico (azul) y tres hembras (Melissa, Dalia y Verónica) en capturados en el Ejido Forestal Caoba.

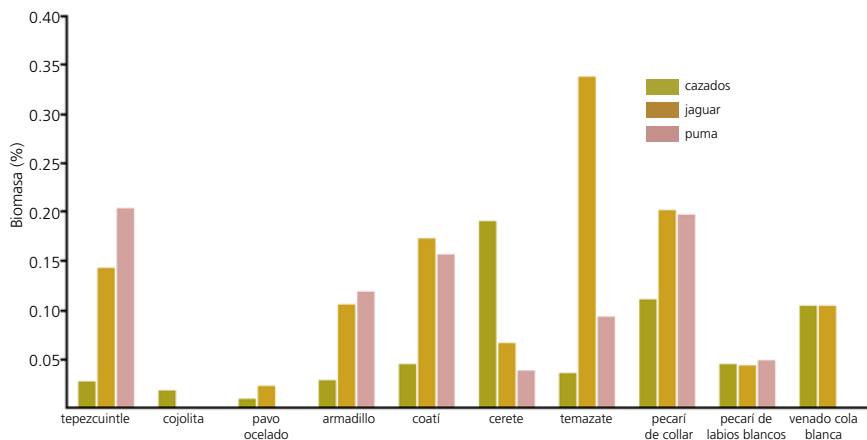
**Figura 4.** Jaguar fotografiado con una trampa-cámara en el Ejido Forestal Caoba.



3.3 jaguares para Caoba. Con base en los resultados de los dos métodos (radio telemetría y trampas-cámara), se ha estimado en el área de estudio una densidad del jaguar de 3.33 a 6.67 individuos por 100 km<sup>2</sup>. Los resultados iniciales de un individuo por cada 15 a 30 km<sup>2</sup> en la misma región han sido apoyados por los datos obtenidos recientemente (Chávez *et al.*, aceptado). Esto indica que la densidad del jaguar en Calakmul esta dentro de los intervalos registrados en otras regiones de la Península de Yucatán como el Cockscomb Basin en Belice, donde la densidad es de 13 a 16 km<sup>2</sup> (Rabinowitz y Nottingham, 1986), y de México como la reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala en la vertiente del Pacífico, donde la densidad estimada es de 1 jaguar por cada 33 km<sup>2</sup> (Nuñez *et al.*, 2000, 2002).

### Presas del jaguar y la cacería furtiva

Los patrones de alimentación y la disponibilidad de las presas de los jaguares. De las 354 excretas colectadas se determinó que la mayor proporción (72%) fue de jaguar, 20% de puma y 8% no pudieron determinarse. Las dos especies consumieron el 76% de las especies de mamíferos que han sido registradas en la literatura como presas y que se encuentran presentes en la zona (Amín, 2004). Se identificaron 17 especies de mamíferos en las muestras de jaguar, pertenecientes a siete órdenes. En contraste sólo se registraron 12 especies en las muestras de puma. Las especies que se solo se encontraron en el jaguar fueron el viejo de monte (*Eira barbara*), el oso hormiguero (*Tamandua mexicana*), temazate rojo (*Mazama temama*), cacomixtle (*Bassariscus sumichrasti*) y conejo (*Sylvilagus floridanus*). La predominancia de especies de mamíferos en los patrones de alimentación de jaguares y pumas ha sido documentada en diversos estudios (Aranda y Sánchez-Cordero, 1996; Chinchilla, 1997; Dalponte, 2002; Emmons, 1987; Kuroiwa y Ascorra, 2002; Oliveira 2002; Perovic, 2002; Polisar *et al.*, 2003; Quigley y Crawshaw, 2002).



**Figura 5.** Biomasa de las diez especies de aves y mamíferos más importantes para los cazadores en el sur de la Península de Yucatán en el Ejido de Cristóbal Colón (Escamilla *et al.*, 2000). Los datos del jaguar y puma corresponden al análisis de 45 y 15 excretas respectivamente.

El traslape entre presas de ambas especies ha sido documentado en toda el área de la simpatria de ambas especies (Oliveira, 2002). Sin embargo, aunque se ha postulado que el puma tiene una dieta más amplia que el jaguar (e.g. Nuñez *et al.*, 2000), los resultados de Calakmul indican que por lo menos en la Selva Maya el jaguar tiene una dieta más amplia, y que aunque ambos felinos son oportunistas, hay preferencias por alguna categoría de tamaño (Amín, 2004). El jaguar fue más selectivo y consumió a especies el pecarí de collar (*Tayassu tajacu*), tepezcuintle (*Cuniculus paca*) y armadillo (*Dasyus novemcinctus*). En contraste el puma sólo seleccionó al tepezcuintle (*C. paca*) y usó al serete (*D. punctata*) pero en proporciones cercanas a su ocurrencia (Amín, 2004). Las especies más grande como el venado cola blanca y temazate (*O. virginianus* y *M. americana*) no mostraron grandes diferencias entre lo consumido y lo observado (Amín, 2004).

La cacería de subsistencia en la región de Calakmul tiene efectos severos en las presas del jaguar y el puma, ya que existe un traslape importante entre las presas más usadas por los felinos y los cazadores (Figura 5). Se ha documentado en jaguar y otras especies que la desaparición de las presas puede tener impactos directos en la densidad y tamaño de la población (Bodmer, 1995; Johns, 1988; Peres, 1990). En casos extremos hay selvas en donde la vegetación se encuentra en buen o excelente estado de conservación, pero no tienen poblaciones de las especies preferidas por los cazadores, y por ende de los grandes carnívoros. Este síndrome se la ha llamado el síndrome de los bosques vacíos (Redford, 1992).

### Patrones de actividad y uso de hábitat

En Calakmul el jaguar es principalmente crepuscular y nocturno, parte de su actividad la realiza al amanecer, antes de que los primeros rayos del sol aparezcan entre las hojas de los árboles. Se encontraron diferencias entre los hábitat que utilizan los jaguares y pumas, de hecho los jaguares prefieren en general aquellas áreas con una mayor cobertura forestal y que estén cerca de cuerpos de agua o hábitat ripario, mientras que, los pumas usan en la misma proporción el hábitat disponible. Presentan un uso diferente en temporada de lluvias y secas, ocasionado principalmente por la disponibilidad de cuerpos de agua, lo que afecta a la disponibilidad de las presas (Chávez, 2006; Chávez *et al.*, aceptado).

Con el uso de un sistema de información geográfica y los datos de radiotelemetría, se registró el uso de hábitat. En el sitio Costa Maya de la Reserva de la Biosfera Calakmul hubo una mayor preferencia de la selva mediana subperennifolia (60%), seguida de la selva baja (25%), los porcentajes son muy similares entre machos y hembras. En el Ejido Caoba seleccionó las selvas altas y medianas subperennifolias (49%) y las selvas bajas subperennifolias (40%). El jaguar prefirió sitios con una buena disponibilidad de agua (hábitat ripario) y el puma no presentó selección del hábitat (Chávez, 2006). A nivel regional las relaciones de uso de hábitat de jaguar y puma son similares (Zarza *et al.*, este volumen).



## Tamaño de la población y áreas prioritarias para la conservación

En la región de Calakmul, que abarcan una superficie de 13 717 km<sup>2</sup>, e incluyen a las reservas de Calakmul, Bala'an ka'an, Balam Ku y Balam kin existe una población mayor de 700 individuos. Estos resultados indican que esta es la población protegida de jaguar más grande en México y una de las más grandes en todo el continente (Cuadro 1; Figura 6). Reservas adicionales en el noreste de la península, como Ría Lagartos y Yum Balam, protegen a una población pequeña de jaguares, Sin embargo, existe una cantidad considerable de hábitat fuera de esas reservas, por lo que en conjunto la región probablemente mantiene todavía más de 200 jaguares (Faller *et al.*, este volumen; Navarro-Servent *et al.*, este volumen). Por lo tanto, las reservas de la Península de Yucatán podrían albergar hasta 890 jaguares (Cuadro 1).

Existe una enorme extensión de hábitat disponible entre las áreas naturales protegidas del noreste (e.g., Yum Balam), este (Sian Ka án) y el sur (Calakmul) que mantiene una población adicional probable de cerca de 1 000 jaguares. La conversión de selva con fines agropecuarios es la mayor amenaza para esa región (Brown *et al.*, 2003; Zarza *et al.*, este volumen). Es necesario proteger todas esas selvas para mantener el jaguar, la diversidad biológica y las actividades productivas. Existen mecanismos de conservación

**Cuadro 1.** Áreas naturales protegidas (ANP's) de la Selva Maya de Campeche, Quintana Roo y Yucatán

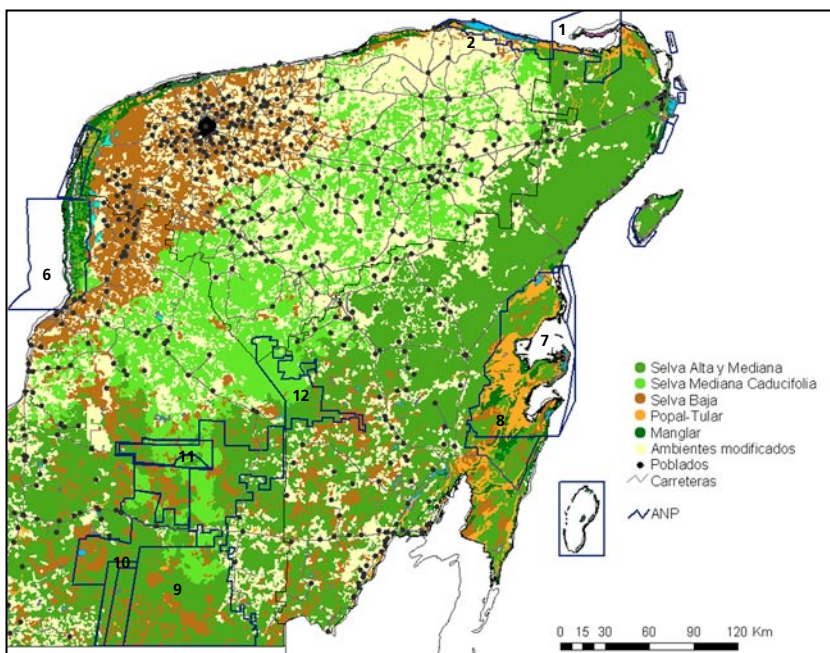
Nombre de la Reserva	Superficie (km <sup>2</sup> )	Hábitat potencial (km <sup>2</sup> )	Tamaño poblacional*	
			6.67	3.33
Yum Balam (1)	1540	84	5.6	2.8
Ría Lagartos (2)	604	139	9.3	4.6
Punta Nizuc (3)	26	-	-	-
A. de Puerto Morelos (4)	3340	-	-	-
Ría Celestún (5)	597	2	0.1	-
Los Petenes (6)	2832	3	0.2	0.1
Sian Ka'an (7)	5280	1687	112.5	56.2
Uaymil (8)	891	661	44.1	22.0
Calakmul (9)	7227	6040	402.9	201.1
Balam Ku (10)	4086	3585	239.1	119.4
Balam Kin (11)	996	435	29.0	14.5
Balam Ka'ax (12)	1288	711	47.4	23.7
Total	28707	13347	890	444

El hábitat potencial fue tomado y modificado de Zarza *et al.* (este volumen), el cual corresponde a la vegetación con cobertura forestal. \*El tamaño poblacional se refiere al número de individuos utilizando 6.67 y 3.33 por 100 km<sup>2</sup>.

complementarios a las áreas naturales protegidas ya instrumentados en diferentes regiones de la Península de Yucatán, que deben aplicarse a otras áreas para incrementar la superficie forestada protegida. Por ejemplo, Amigos de Calakmul A. C. ha desarrollado convenios con varios ejidos en el área sur del área de amortiguamiento de la Reserva de la biosfera Calakmul, en donde se paga a más de 200 familias de ejidatarios servicios de conservación para mantener sus selvas (G. Ceballos, obs. pers). Otro ejemplo son los ejidos forestales como Caoba, en donde la explotación forestal ha permitido mantener a las selvas y su fauna y flora.

Es claro que aun existe la posibilidad de mantener la mayoría de las selvas remanentes de la Península de Yucatán. Sin embargo, las amenazas son severas y la ventana de tiempo para actuar corta. La presencia de la población de jaguar en la Selva Maya del sureste de México, norte de Guatemala y Belice, es un signo esperanzador, que requiere de acciones para su mantenimiento a largo plazo. Estas tendrán que darse a diferentes niveles, desde los pobladores locales hasta las autoridades gubernamentales. El papel de los científicos es proveer de bases sólidas para lograrlo, y darle pertinencia social a nuestro trabajo.

**Figura 6.** Áreas naturales protegidas y tipos de vegetación de la Selva Maya de la Península de Yucatán según el inventario nacional forestal (Semarnat et al., 2001). Los nombres de las áreas naturales protegidas se presentan en el Cuadro 1.



## **Agradecimientos**

Hacemos patente nuestro agradecimiento el apoyo de diversas instituciones y personas que han contribuido al desarrollo exitoso del proyecto. A Unidos para la Conservación, Sierra Madre, National US Fish and Wildlife Foundation, Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza, Safari Club Internacional, Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) de la UNAM, a través del proyecto IN-246602, y al Consejo Nacional de Ciencia y tecnología mediante el proyecto 34855-V. Semarnat-Conacyt 1424 por su financiamiento y apoyo logístico. A las autoridades de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (Semarnat, INE, Profepa), a la dirección de la reserva por proporcionarnos los permisos para trabajar con los jaguares y ayudarnos a supervisar el proyecto. En diversas etapas del proyecto han proporcionado apoyo y consejo en diferentes aspectos nuestros colegas Carlos Manterola, Antonio Rivera, Francisco Zavala, Patricio Robles-Gil. Felipe Ramírez, José de la Gala, Ignacio March y Gerardo García Gil. Al Ejido Caoba por dejarnos trabajar en sus propiedades. Finalmente queremos darle las gracias al apoyo continuo de Unidos para la Conservación, Ecosafaris y la Universidad Nacional Autónoma de México.

## CAPITULO V



## DISCUSIÓN GENERAL

### DISCUSION GENERAL

Nuestro estudio aporta nuevos datos sobre aspectos ecológicos importantes para la conservación de los jaguares y pumas, en temas claves como la selección de recursos a diferentes niveles. Además, ilustra y contrasta algunos de los mecanismos por los cuales pueda ocurrir la coexistencia de ambas especies en los distintos ordenes de selección de recursos. Aunque las dos especies tienen naturaleza oportunista, ésta les confiere una ventaja en un ambiente estacional con cambios contrastantes e impredecibles, tal y como lo que sucede en la Península de Yucatán. El poder determinar cual es el efecto de estos cambios sobre las poblaciones de jaguares y pumas es de vital importancia para la supervivencia de estas especies a largo plazo, y muy probablemente sobre los servicios ambientales que proporcionan las selvas tropicales al ser humano.

En la introducción nos marcábamos como objetivo principal el identificar algunos de los factores que pueden estar mediando la coexistencia del jaguar y del puma a diferentes ordenes de selección de recursos, utilizando al jaguar como la especie central para análisis de la selección de recursos. Por lo tanto, partimos de la base de conocer la distribución potencial del jaguar en la Península de Yucatán (**1er orden de selección de recursos; Capítulo I**).

No utilizamos a los pumas a nivel Península de Yucatán, ya que por una parte no se tenían suficiente información acerca de su distribución y también a que se ha documentado que los pumas se puede encontrar en la mayoría de los hábitats a nivel regional presentes en la Península de Yucatán, y que los procesos de selección de recursos entre los jaguares y pumas suceden a escalas finas (**2do y 3er orden de selección de recursos; Capítulos II a IV**). Sin embargo, hay que probar esta hipótesis a escalas regionales (Península de Yucatán).

Partiendo de la selección de recursos de 1er orden, podemos dilucidar que existen patrones de selección a escala regional por parte de los jaguares y su ocurrencia en la Península de Yucatán se encuentra asociada a determinadas características de hábitat, tales como las selvas altas y medianas, lejanas a núcleos poblacionales, en los que las actividades humanas

tienen un severo impacto sobre esta distribución. Una parte muy interesante que fue medida indirectamente pero que tiene serias implicaciones para la conservación de los jaguares y pumas en la Península de Yucatán, es la referente al modelado de las áreas potencialmente susceptibles de sufrir ataques por parte de jaguares y pumas en la Península y que requieren una mayor atención debido a esto. Además la Península de Yucatán ha sido considerada como un área de importancia clave para la permanencia del jaguar a largo plazo (Sanderson et al 2002).

La selección de hábitat vista desde la selección de recursos de segundo y tercer orden (**capítulos II a IV**), es muy similar para los jaguares, ya sea en general como especie o como sexo, en los cuales la selva alta y mediana, son seleccionadas, evitando usar la vegetación modificada, este ha sido un patrón encontrado en ambientes con coberturas contrastantes como los llanos Venezolanos y El Pantanal, Brasil (Scognamillo et al., 2003; Cavalcanti 2008). Nosotros encontramos que existe un patrón interesante en la selección de recursos de segundo orden en los machos en la temporada seca del año, donde no presentan una selección ni evitación por algún tipo de vegetación, mientras que en la temporada de lluvias, los machos presentan una selección en la selva alta y mediana, algo diferente a lo encontrado en El Pantanal de Brasil donde en la temporada de lluvias no ocurre selección en los ambientes forestales (Cavalcanti 2008).

Existen algunas alternativas que pudieran estar operando para que los resultados sean un poco contrastantes entre los ambientes en los cuales se ha estudiado la selección. Una de ellas, son cambios temporales en los hábitats, como lo es la sequía que existió en el estudio de El Pantanal, Brasil, lo cual hizo probablemente que los machos de jaguar no seleccionaran en particular los ambientes forestales, ya que estos son usados como corredores secos durante la temporada de lluvias (Crawshaw y Quigley 1991) y al no haber esa reducción de la disponibilidad en los otros hábitats, los machos pueden usarlos de manera similar. También la diferencia interanual que puede haber entre cada uno de los hábitats puede dar algunos patrones de uso diferentes. Lo interesante de todos los estudios sobre selección, es que esta ocurre más a nivel de las hembras, y que dependiendo muy probablemente de la jerarquía de éstas y su relación con las otras hembras existentes, pueden seleccionar

determinadas áreas para mantenerse (**Capítulo II-IV**). Al parecer el tamaño de su área de actividad dependerá de su situación reproductiva y de su jerarquía social, dando por resultado que algunas hembras puedan seleccionar algunos hábitats con mayor intensidad que las otras hembras. Dado el número tan bajo de hembras seguidas simultáneamente durante las mismas temporadas por la mayoría de los estudios, solo podemos sugerir que un proceso de selección este ocurriendo a nivel individual entre las hembras y si podemos saber de las relaciones y estructura social de los jaguares, podremos proponer medidas más realistas sobre la conservación de estos.

La repartición del hábitat entre jaguares y pumas es uno de los procesos menos estudiados y más difíciles de determinar como mecanismo de coexistencia, en general aunque el área de distribución del puma se traslapa completamente con la del jaguar, existen algunas evidencias de diferencias en los tamaños corporales en los mismos sitios, donde el jaguar usualmente es más grande que los pumas (Sunquist & Sunquist 2002; C. Chávez obs) y similar en tamaño en un bosque seco (Nuñez et al 2002). Aunado a eso, también se ha especulado que a escalas locales, la captura de pumas es más bien ocasional, por ejemplo, en el Ejido Caoba, Quintana Roo, en 8 años de capturas sólo se capturaron 3 individuos, los cuales por diversos motivos no pudieron seguirse. En la otra zona de estudio, Costa Maya, en la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, se capturaron 4 pumas en 5 años de captura, dos de los cuales eran subadultos y no pudieron seguirse, mientras que los otros dos individuos estuvieron presentes la mayoría de ese tiempo. En otro sitio en la misma Reserva de Calakmul, capturamos 4 pumas y seis jaguares, durante dos años consecutivos.

En los individuos de jaguar y puma que han podido seguirse simultáneamente, se ha establecido que en lugares donde existe una proporción dos jaguares a un puma, existe una mutua evitación de ambas especies, en donde los pumas evitan los sitios que utilizan los jaguares (Schaller y Crawshaw 1980). Mientras que, en una proporción similar de jaguares y pumas seguidos (5 jaguares y 6 pumas), los jaguares usan más las áreas de cobertura forestal que los pumas, y atribuyen estas diferencias a una mutua repulsión entre las dos especies a escala de microhábitat en un paisaje heterogéneo. También en Perú en un ambiente forestal se ha sugerido que los

jaguares (dos individuos) y los pumas (un individuo) se evitan, y los primeros utilizan áreas más cercanas a cuerpos de agua. Los individuos que nosotros pudimos seguir en ambientes forestales (dos pumas y 6 jaguares) durante el mismo tiempo y por lo menos tres años, indican que los jaguares están utilizando aquellos ambientes con una mayor y mejor cobertura forestal, de hecho existe una selección de hábitat de parte de los jaguares, existiendo diferencias a nivel espacial entre las dos especies **(Capítulos III y IV)**.

La selección de recursos alimentarios de los jaguares y pumas (selección de segundo grado), se ha determinado usualmente por medio de las evidencias dejadas por el depredador, en este sentido un factor clave para este tipo de análisis es la identificación correcta del depredador (e.g., la carcasa, excremento etc.) y que esta evidencia provenga de la población a analizar. La mayoría de los estudios con jaguares y pumas se basan en colectas sistemáticas y ocasionales de las evidencias de alimentación de los jaguares y pumas, en un área o región específica, en las cuales usualmente no existen tamaños de muestra lo suficientemente grande para dilucidar los patrones alimentarios que puedan estar ocurriendo en el sitio de estudio (Oliveira 2002).

La mayoría de los estudios sobre selección de recursos alimentarios se han realizado con excrementos, y aunque potencialmente uno podría encontrar las carcasas como producto de la depredación de jaguares asociadas con individuos que tenían collares de GPS (Cavalcanti 2008), en general, el costo, su baja probabilidad de encontrarlas, así como la determinación de cual depredador fue el causante de la muerte es poco confiable, por lo tanto, la mejor forma de estimar los patrones alimentarios entre ambas especies es utilizar los excrementos (Oliveira 2002), por lo que una identificación correcta de estos es de vital importancia.

Al realizar una revisión de los diferentes estudios, ya sea por su posición geográfica, por su área de estudio, por el método de análisis o los tamaños de muestra, se encuentran dos tendencias, una indica que sí existe repartición de recursos y otros en la que no ocurre. Debido a este conflicto, nuestro estudio en cierto sentido aportó nuevas evidencias para la separación de recursos entre jaguares y pumas a una escala geográfica regional, utilizando un análisis bioquímico para la determinación de la procedencia de la muestra, y una colecta sistemática en áreas de tamaños similares **(Capítulos III y IV)**.



Encontramos que existen una segregación en los patrones de alimentación a escalas puntuales y regionales, en donde los jaguares usualmente utilizan un grupo de especies presas compuesta de mamíferos, que comparten otras con los pumas y otras son usadas particularmente por los pumas (**Capítulos III y IV**), esta tendencia ha sido un poco explorada en la mayoría de los estudios y aunque en Guatemala se presentan algunos indicios al respecto, para ellos el tamaño como categoría logarítmica tiene una mayor influencia, la cual fue tomada de otros estudios en otros continentes donde la disponibilidad de especies de tamaños muy grandes es mucho mayor que en la distribución del jaguar (Novack et al., 2003; Amín 2004). Visto de esta forma el oportunismo por cada una de las especies es diferente y puede estar mediado por el tipo de ambiente, en donde los ambientes netamente tropicales con modificaciones estructurales mínimas tienen una mayor presencia de los jaguares; relacionado con la disponibilidad y abundancia de las presas en esos sitios.

Muy probablemente los jaguares estén depredando especies que tengan una relación muy directa con los ambientes neotropicales (e.g., pecaríes, armadillos, pacas).

Cuando relacionamos los aspectos de selección de recursos espaciales y alimentarios, además de las tasas a las cuales pueden ser depredados los organismos, encontramos evidencias que los jaguares están seleccionando algunas especies de presas más allá de su disponibilidad y que estas además no se encuentran homogéneamente distribuidas en el ambiente, además de que su abundancia puede cambiar temporalmente (**Capítulo III**). Aunque, nuestras evidencias se ven limitadas en parte a que fueron realizadas una temporada específica del año, hay que tomar en cuenta que esta es la temporada más crítica del año, para jaguares y pumas, los cuales se ven en la necesidad de utilizar los recursos de una forma más eficiente ante su escasez, por lo tanto, puede haber una mayor selección.

Se ha mencionado en general que los jaguares pueden hacer un uso más intensivo en regiones que son exclusivas (Azevedo y Murray 2007), por lo que puede aumentar la tasa de depredación en esas áreas. A nivel de las especies podemos determinar que los jaguares presentan áreas que utilizan diferencialmente con respecto a los pumas, pero la carencia de datos sobre

como los jaguares y pumas pueden estar utilizando los diferentes parches de vegetación existentes en una área dada, sobre todo en temporadas críticas para ambas o alguna de las especies limita nuestras inferencias, además de tener un tamaño muy pequeño de muestra.

Adicionalmente un factor más que está incidiendo en la selección de recursos, por parte de jaguares y pumas y del cual es muy difícil de medir el impacto, es el efecto de la cacería de subsistencia sobre las poblaciones de las especies de presas, la mayoría de los estudios coinciden en que existe un alto traslape entre las especies de presas consumidas por los jaguares y pumas (Jorgerson y Redford 1993), sobre todo en aquellas áreas en las que se carece de algún tipo de protección. En este aspecto se ha especulado si el decremento de las especies de presas de gran tamaño contra las especies de presas de tamaño mediano, pueden incidir de forma determinante en los patrones de reproducción y viabilidad de las poblaciones de los jaguares (Novack et al 2003).

Por una parte nuestros datos apoyan que el traslape entre felinos y humanos, ocurre en los sitios que analizamos, además de que existen cambios muy importantes en la disponibilidad dependiendo del sitio y tipo de vegetación (**Capítulos III y IV**), aunque los jaguares pueden compensar la baja abundancia de una especie, con otra, esta tendrá que tener algunas características que permitan la selección por parte de los jaguares, por lo que al parecer los jaguares estén dependiendo básicamente de especies de presas de distribución Neotropical.

Hay que enfatizar que los cambios provocados por la cacería de subsistencia, pueden tener efectos profundos en la biomasa disponible de las presas principales para los jaguares y pumas. Si la disponibilidad de las presas se ve grandemente afectada puede incidir negativamente en las poblaciones de jaguares. Sin embargo, no sabemos cuáles son los niveles críticos de biomasa de presas para que exista la presencia ó ausencia de los jaguares.

En esta tesis doctoral hemos intentado demostrar la necesidad de entender los distintos mecanismos que actúan en los distintos niveles de selección de recursos para entender la coexistencia de jaguares y pumas. Gracias a este y a otros trabajos publicados sobre la selección de recursos, historia natural y ecología del jaguar y puma, disponemos en gran parte de la

Península de Yucatán de la base de conocimiento necesaria para elaborar planes de conservación que aseguren la viabilidad de sus poblaciones.

### Nuevas preguntas

Este trabajo resuelve algunas dudas sobre la biología y selección de recursos por parte de jaguares y pumas a diferentes ordenes de selección e igualmente plantea nuevas interrogantes y futuras líneas de investigación, tanto a nivel de especie como a nivel de las especies con las cuáles interactúa el jaguar. Uno de los primeros escenarios es sobre la relación de parentesco de los individuos que coexisten. A nivel de población, los muestreos no invasivos abren nuevas puertas para estudiar dinámicas poblacionales, patrones de ocupación, sin necesidad de capturar a los individuos. Por ejemplo, el genotipado de individuos permitirá describir la organización social en cada uno de los sitios, además se puede saber el sistema de reproducción mediante análisis de paternidades. La combinación del genotipado de individuos junto a las capturas-recapturas realizadas permitirá corregir los posibles sesgos de las estimas de distancias y tasas de dispersión debidos a los métodos de estimación. Es claro que cualquier tipo de estimación poblacional para los jaguares y pumas, requiere siempre de un gran esfuerzo y conocimiento de la especie, debido a ello, existen distintos métodos que nos permitan saber mas sobre como se encuentran las poblaciones o individuos, lo cual depende en gran medida de la pregunta a contestar. ¿Cuales serían las áreas mínimas para la supervivencia de las especies a las distintas escalas del paisaje?, es una pregunta que será muy difícil de responder si no tenemos conocimientos acerca de los diferentes niveles de selección de recursos por parte de los jaguares. Además, de los diferentes escenarios a los que los jaguares y pumas se enfrentan, tales como: cambio de uso de suelo, cambio climático global, cambios en las políticas públicas, etc. El poder o tratar de minimizar el impacto de esos cambios, para que exista una mayor y mejor coexistencia entre los humanos y los jaguares y pumas, redundará en una mejor calidad de vida para los pobladores locales y para la región en general. Como biólogos de la conservación una de nuestras misiones es el poder acercar este conocimiento que generamos a las personas que toman las decisiones, aquellas que son dueñas de la tierra y aquellas personas que puedan incidir de distintas formas en el mantenimiento de la biodiversidad.

## LITERATURA CITADA

- Amín, M. (2004). *Patrones de alimentación y disponibilidad de presas del jaguar (Panthera onca) and del puma (Puma concolor) en la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México*. Master of Science thesis, Instituto de Ecología, UNAM. México, 63 pp.
- Azevedo, F. C. & Murray, D. L. (2007). Spatial organization and food habits of jaguars (*Panthera onca*) in a floodplain forest. *Biological Conservation*, **137**, 391–402.
- Belovsky, G.E., Ritchie, M.E. and Moorehead, J. (1989) Foraging in complex environments: When prey availability varies over time and space. *Theoretical Population Biology* **36**, 144–160.
- Boege, E. (1995) *The Calakmul biosphere reserve, Mexico. Working paper No. 13. Paper presented at international conference; UNESCO South-South Cooperation Programme, Paris*
- Bryant, D. M. (1973) The Factors Influencing the Selection of Food by the House Martin (*Delichon urbica* (L.)) *Journal of Animal Ecology*, **42**, 539-564
- Cavalcanti, S. (2008) *Predator-prey relationships and spatial ecology of jaguars in the Southern Pantanal, Brazil: implications for conservation and management*. Tesis de Doctorado (no publicada), Utah State University, Logan, UTA, USA.
- Ceballos, G., Chávez, C. Rivera, A. Manterola, C. & Wall. B. (2002) Tamaño poblacional y conservación del jaguar (*Panthera onca*) en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México. *El jaguar en el Nuevo Milenio* (eds., Medellín, R. A., C. Equihua, C. Chetkiewicz, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. Sanderson, & Taber, A.), Pp. 403 – 417. Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México & Wildlife Conservation Society, México D.F.
- Chávez, C. y G. Ceballos (eds). 2006. *El jaguar mexicano en el Siglo XXI: situación actual y manejo*. CONABIO – UNAM – Alianza WWF Telcel. México D. F.

- Chávez, C., Aranda, M. & Ceballos, G. (2005) Jaguar (*Panthera onca*). En: *Los mamíferos silvestres de México* (eds, G. Ceballos y G. Oliva). Pp 367-370. CONABIO – UNAM – Fondo de Cultura Económica, México D.F.
- Crawshaw, P. G., Jr. & Quigley, H.B. (1991) Jaguar spacing, activity and habitat use in a seasonally flooded environment in Brazil. *Journal of Zoology* (London) **223**, 357-370.
- Crawshaw, P.G., Jr. & Quigley, H. B. (2002) Hábitos alimentarios del jaguar y puma en el Pantanal, Brasil. *El jaguar en el Nuevo Milenio* (eds., Medellín, R. A., C. Equihua, C. Chetkiewicz, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. Sanderson, & A. Taber). Pp. 223-236. Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México and Wildlife Conservation Society, México, D.F.
- Eisenberg, J. F. (1980) The density and biomass of tropical mammals. *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. (Editors M. E. Soulé and B. A. Wilcox). Pp 35-55. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Emlen, J. M. (1966) The role of time and energy in food preference. *American Naturalist*, **100**, 611-617.
- Emmons, L. H. (1987) Comparative feeding ecology of felids in a Neotropical rainforest. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **20**, 271-283.
- Hoogesteijn R., E. O. Boede y E. Mondolfi (2002) Observaciones de la depredación de bovinos por jaguares en Venezuela y los problemas gubernamentales de control. *El jaguar en el Nuevo Milenio* (eds., Medellín, R. A., C. Equihua, C. Chetkiewicz, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. Sanderson, & A. Taber). Pp. 183-198. Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México and Wildlife Conservation Society, México, D.F.
- Johnson, D.H. (1980) The Comparison of Usage and Availability Measurements for Evaluating Resource Preference. *Ecology*, **61**, 65-71.
- Lambeck, R.J. (1997) Focal Species: A Multi-Species Umbrella for Nature Conservation. *Conservation Biology*, **11**, 849-856
- Levin, S.A. (1992) The problem of pattern and scale in ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, **73**, 1943-1967.

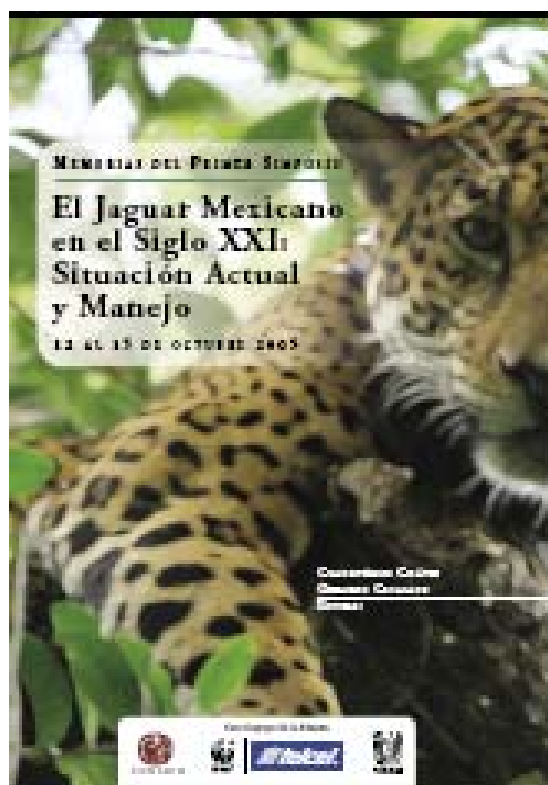
- Linnell, J.D.C., Odden, J., Smith, M.E., Aanes, R. & Swenson J.E. (1999) Large Carnivores That Kill Livestock: Do "Problem Individuals" Really Exist?. *Wildlife Society Bulletin*, **27**, 698-705 .
- Myers, N., Mittermeier, R.A. Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A..B. & Kent. J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* **403**,853–858.
- Noss, R.F., (1995) *Maintaining Ecological Integrity in Representative Reserve Networks*. World Wildlife Fund, Toronto, Ont./Washington, DC, 77 pp.
- Novack, A.J., Main, M.B., Sunquist, M.E. & Labisky, R.F. (2005) Foraging ecology of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in hunted and non-hunted sites within the Maya Biosphere Reserve, Guatemala. *Journal of Zoology*, **267**, 167-178.
- Nowell, K. & P. Jackson (1996) *Wild Cats: Status Survey and Conservation Action Plan*, IUCN.
- Núñez, R., Miller, B. & Lindzey, F. (2000) Food habits of jaguars and pumas in Jalisco, Mexico. *Journal of Zoology* **252**, 373-379.
- Oliveira, T. G. (2002) Ecología comparativa de la alimentación del jaguar y del puma en el neotrópico. Pp. 265-288, *El jaguar en el Nuevo Milenio* (eds., Medellín, R. A., C. Equihua, C. Chetkiewicz, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. Sanderson, & A. Taber). Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México and Wildlife Conservation Society. México, D.F.
- Orians, G.H. & Wittenberger, J.F. (1991) Spatial and temporal scales in habitat selection. *The American Naturalist*, **137**, Supplement: Habitat Selection, pp. S29-S49.
- Otis, D.L. (1997) Analysis of Habitat Selection Studies with Multiple Patches within Cover Types. *The Journal of Wildlife Management*, **61**, 1016-1022.
- Peek, J.M. 1986. *A review of wildlife management*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jearsey, USA 486pp.
- Quigley, H.B. & Crawshaw. P.G. (1992) A conservation plan for the jaguar (*Panthera onca*) in the Pantanal region of Brazil. *Biological Conservation*, **1**, 149-157.

- Rabinowitz, A.R. & Nottingham, B.G. (1986) Ecology and behaviour of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. **Journal of Zoology**, **210**, 149-159.
- Rau, J.R. & Jiménez, J.E. (2002) Diet of Puma (*Puma concolor*, Carnivora: Felidae) in coastal and andean ranges of Southern Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **37**, 201–205.
- Redford, K H 1992. The empty forest. *BioScience* **42**, 412-422.
- Rosenzweig, M.L. (1981) A Theory of Habitat Selection. *Ecology*, **62**, 327-335.
- Roy-Chowdhury R. (2006) Landscape change in the Calakmul Biosphere Reserve, Mexico: Modeling the driving forces of smallholder deforestation in land parcels. *Applied Geography*, **26**, 129-152.
- Sagør JT, Swenson JE & Røskaft E (1997) Compatibility of brown bear *Ursus arctos* and free-ranging sheep in Norway. *Biological Conservation*, **81**, 91–95.
- Sanderson, E., Chetkiewicz, C., Medellín, R., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J., & Taber, A. (2002) Un análisis geográfico de conservación y distribución de los jaguares a través de su área de distribución. *El jaguar en el Nuevo Milenio* (eds., Medellín, R. A., C. Equihua, C. Chetkiewicz, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. Sanderson, & A. Taber). Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México and Wildlife Conservation Society. México, D.F.
- Saunders, N. 1991. *The cult of the cat*. Thames and Hudson Ltd., London, United Kingdom.
- Saunders, N. 1995. *Animal spirits*. Duncan Baird Publishers, London, United Kingdom.
- Saunders, N. 1998. *Icons of Power – Feline Symbolism in the Americas*. Routledge, New York, New York, USA.
- Schaller, G.B., & Crawshaw, P.G. Jr. (1980) Movement patterns of jaguar. *Biotrópica*, **12**, 161-168.
- Scognamillo, D., Matix, I., Sunquist M., & Polisar, J. (2003) Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan Llanos. *Journal of Zoology*, **259**, 269-279.
- Sunquist, M. & Sunquist, F. (2002) *Wild cats of the World*. The University of Chicago Press. 452 p.

- Vester, H. F. M., D. Lawrence, J. R. Eastman, B. L. Turner II, S. Calme, R. Dickson, C. Pozo & Sangerman. F. (2007) Land change in the Southern Yucatán and Calakmul Biosphere Reserve: effects on habitat and biodiversity. *Ecological Applications*, **17**, 989-1003.
- Wiens, J.A. (1981) Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, **3**, 385-397.
- Woodroffe, R. (2001). Strategies for carnivore conservation: Lessons from contemporary extinctions. *Carnivore Conservation* (Eds J.L. Gittleman, R.K. Wayne, D.W. Macdonald & S.M. Funk). Cambridge: Cambridge University Press.
- Yañez, J.L., Cárdenas, J.C., Gezelle, P. & Jaksic, F.M. (1986) Food habits of the southernmost mountain lions (*Felis concolor*) in South America: natural versus livestocked ranges. *Journal of Mammalogy* **67**, 604-606



# ANEXO I



**Cd con el LIBRO: Chávez, C. y G. Ceballos (eds)  
2006. El jaguar mexicano en el Siglo XXI: Situación  
actual y manejo. CONABIO – UNAM – Alianza  
WWF Telcel. México D. F.**

## **AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES**

Agradezco el financiamiento del instituto de Ecología, UNAM, en especial al Laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre, a Unidos para la Conservación A. C. y Ecosafaris, Sierra Madre, Al Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza, A. C, al PAPIIT, UNAM, Safari club Internacional, CONACyT, SEMARNAT, PAPIIT-UNAM, fondos sectoriales (SEMARNAT- CONACYT), National Fish and Wildlife Foundation, , Corredor Biológico Mesoamericano, Mattel, Kimberly Clark de México, A la Fundación Banco Bilbao Vizcaya Argentaria, el programa de Apoyo a Estudiantes de Postgrado de la División de Estudios de Postgrado, UNAM..

## AGRADECIMIENTOS

Esta tesis es el producto de un reto y de la interacción e intervención de varias personas que han contribuido sustancialmente en la realización de la misma, quienes merecen mis más sinceros agradecimientos. Esta también es la continuación y el reflejo que de un trabajo que empezamos en 1997, que denominamos “Proyecto Jaguar en la Reserva de la Biosfera de Calakmul” y que actualmente se ha extendido a otros lugares de la Península de Yucatán.

Como todo buen comienzo siempre es difícil a aventurarse en aspectos que son poco conocidos (de hecho los primeros tres años fueron los más complicados del proyecto) pero siempre la constancia y el apoyo de las personas que tenían fe en el proyecto ayudaron a salvar todo tipo de dificultades. En primer lugar al Gerardo Ceballos por haber confiado en mí para empezar el proyecto “jaguar” y haber contribuido a través de todos estos años en mi formación, ya son algunos años de entrañable colaboración, además de haberme dado un espacio en este laboratorio para poder escribir la última parte de esta tesis, pero sobre todo por sus enseñanzas y amistad. A Paco Palomares, por haberme aceptado como alumno sin conocerme, para después sugerirme donde podría hacer el doctorado. Gracias a ello pude combinar las dos cosas más importantes de este documento: el seguir tomando los datos de Campo y tomar los cursos de Doctorado y sobre todo por su amistad durante este tiempo.

Agradezco al Instituto de Ecología, UNAM, en especial al Laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre, a Unidos para la Conservación A. C., Ecosafaris, A.C. y Sierra Madre, por aventurarse y colaborar enormemente para que se realizar el comienzo del presente estudio. En especial a Gerardo Ceballos, Carlos Manterola, Tony Rivera y Patricio Robles Gil, que creyeron en el proyecto. A todo el personal del instituto que siempre me han apoyado para realizar los trámites administrativos, académicos y de cualquier índole, que sin su ayuda todavía probablemente estaríamos haciendo algunos trámites.

A la Estación Biológica de Doñana del CSIC, España y sus autoridades que me dieron un espacio para trabajar, en especial a Paco Palomares, Sofia, Miguel Delibes, Alex Rodríguez, Eloy Revilla, y a todos los del Grupo de

Carnívoros que con su apoyo hicieron mas agradable mi estancia en ese sacrosanto lugar en el Pabellón del Perú, y que ahora tiene nuevas instalaciones. Y a todos los que alguna vez nos tomamos un cervecita y/ó una tapita en el Chile o en algún otro lugar Sevillano.

A mis compañeros de doctorado en Evolución: la base de la Biología, que tiene muy buen “rollito” y de tener buena “marcha”, y que a todos ellos debo de agradecer siempre algo: Inma (“la niña de los Chapulines”), María, Marian, Caro, Javy, Miguel, Alex Centeno y uno que otro aviador que también tomo las clases de Verano con nosotros. Por esas discusiones un poco armoniosas y musicales que se armaron cada vez que se podía en el cual siempre la fraternidad era lo común. Además de su conocimiento Granadino que hicieron más amena la estancia en los cursos. A Manolo soler por haber abierto el Doctorado y haberme ayudado siempre que lo necesite, sobre todo con eso de recordar cosas de evolución. En una de esas tantas etapas de ir y regresar a España de México, Alex me dio asilo en su departamento, gracias por ello.

Vivir en la Selva Tropical Maya y hacer el trabajo de campo, en innumerables situaciones, fue una experiencia placentera, a pesar de los múltiples contratiempos a los que se enfrenta uno y que hacen que cada dato que se tomo tenga un valor especial. En diversas etapas del proyecto, y en la toma de los datos de campo fue muy valiosa la ayuda de Antonio “Tony” Rivera y Francisco Zavala (Don Panchito), que con su experiencia de “tigreros” contribuyeron de forma muy importante a este proyecto. Además del apoyo de los hermanos Javier y Valentín Díaz. En el campamento Costa Maya fue muy importante la presencia de las cocineras Graciela y Doña Martha Hernández, y sus hijas Angela y Lorena, así como de nuestros ayudantes Lolo y Chepe, Pepe, Isidro, Gabriel, y demás personal que vivía en el Ejido Narciso Mendoza y ejidos circunvecinos. A Miguel Amín, Valentín Díaz, Isidro Jiménez que contribuyeron a obtener los datos de los gatos durante los tres primeros años en las míticas sesiones de radio telemetría en donde la compañía de los mosquitos y de los alacranes, eran cotidianos en cada estación de radio seguimiento. Ya en una segunda etapa el apoyo logístico, académico y hasta administrativo del buen Heliot Zarza contribuyo de manera importante al proyecto, pero sobre todo por su amistad y compañerismo. El apoyo brindando

por el Ejido Caoba, en Quintana Roo, ya sea sus ejidatarios y autoridades, que creyeron en un principio en el proyecto, y que lo apoyaron durante 8 años, dejándonos trabajar en la parte forestal. Entre las personalidades que estuvieron en el campamento de la Aguada Nueva España (que coincidencias no?), a Amparito (nuestra Concintera de cabecera), a Pedro Salas y familia, que con su amistad y conocimiento del sitio nos brindaron siempre apoyo cuando lo necesitamos, y por su conocimiento de la fauna local. A julio, y muchos otros del comité de vigilancia del ejido que siempre tuvieron disposición para colaborar con nosotros. Y a todos los trabajadores del ejido Caoba, que fueron empleados por el proyecto para limpieza de caminos, reparación del campamento y toma de muestras, etc.

Gracias a Javier Ojeda, Flor, Marcela Araiza, Mariana Díaz, Mauro San Vicente y Sandra Ortiz, todos ellos veterinarios del proyecto que su colaboración ha sido de vital importancia, para la toma de muestras y el buen estado de salud de los animales capturados. ya que su profesionalismo y amistad ha sido invaluable.

A mas de diez años de haber iniciado la aventura del jaguar en Calakmul, y no se que tantos más desde sus orígenes, han pasado diversas personas por el otrora Laboratorio de Mamíferos, actualmente Ecología y Conservación de Fauna Silvestre, que aunque la línea base siguen siendo principalmente en Mamíferos, su enfoque y trabajo diario son pos de la conservación en general. A los vecinos del laboratorio de a lado, Ecología y Conservación de Vertebrados, en especial al Doctor Medellín que siempre con su dedicación y entusiasmo, han contribuido en parte a mi formación.

Después de tantos años y de tantas caras y personalidades que han pasado por esos dos laboratorios y algunos más que eran como cometas que de vez en cuando se aparecían. Ya a estas alturas, por lo tanto es más fácil cometer el error de omisión que el de inclusión, por lo que si omito alguna de ellas no es por mala "onda" o "gacho", si no por un error involuntario.

Así es que ahí va la lista desde principio, sin orden alguno para no herir susceptibilidades, así es que: a Giselle, a Lupita, al Chucho, a Chucho Ramírez (†), Ella, Pilar, Angeles, Yola, Bety, Federico Chinchilla, los guacamayos, el mayor (Gerardo Carreón) y el menor (Cesar Loza), al Gerardo Suzán, Erika, al Dr. Tejón David Valenzuela, David Vázquez, Rurik List, Paty Manzano, Miguel

Amín, Heliot Zarza, Osiris Gaona, Claudia Galicia, Blanca Gamboa, Eduardo Espinosa, Héctor Gómez de T. (por su contribución en el lenguaje de Shakespear y demás platicas sobre las curvas de acumulación), Rafael Avila, Ale de Villa, al Bachiller Bernal Rodríguez, Ragde, Javier el TW, Georgina Santos, Alejandro G., Edmundo Huerta, Ana soler, Memo, Fernando, Dalia, Blanca Gamboa, Leonor Solís, Raúl de la Cueva, Jorge Vargas, a Melissa (por su contribución en los análisis iniciales de los datos de Costa Maya y por su ayuda en el campo en el ejido Caoba), a los demás trópicos: Alejandro, Vivian, María, Andrea, Felipe, Marina, Juan Cruzado, Segundo B., Luli, Ana, Paulina, Emanuel, Jazmín,.Sandra, Fernanda Bernardez e Iliana Pérez,(que colaboraron con la organización de datos del proyecto del FBBVA, para que yo tuviera tiempo de escribir el ultimo capitulo)....a los nuevos y nuevas vecinas, por el cafecito, que ahora si por ser nuevos y demás es complicado acordase del nombre de cada uno de ellos, pero bueno ellos tienen un lugar en este apartado. Uff el final pues es tan largo, tanto como la lista de las personas que se han omitido involuntariamente y que en algún momento ha tolerado a este elemento.

Diversas instituciones han financiado esta tesis y el proyecto en general en sus distintas etapas, Unidos para la Conservación A. C. , Sierra Madre, Safari club Internacional, Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza, A. C. CONACyT, SEMARNAT, PAPIIT-UNAM, fondos sectoriales (SEMARNAT- CONACYT), el programa de Apoyo a Estudiantes de Postgrado de la División de Estudios de Postgrado, UNAM, la National Fish and Wildlife Foundation, , Corredor Biológico Mesoamericano, Mattel, Kimberly Clark de México, y en especial en esta última parte del proceso a la Fundación del Banco Bilbao Bizcaya que con su apoyo al proyecto “Selección del hábitat, genética, y tamaño de las poblaciones de jaguares en ambientes fragmentados y continuos de Brasil y México, centro y límite de su área de distribución, respectivamente” contribuyo con una beca para que yo pudiera terminar algunos la mitad de esta tesis.

A la fundación Chávez Tovar que ha tolerado aún Biólogo en la familia, pero sobre todo a su apoyo incondicional ya sea moral, física y económicamente, para que me fuera como ellos dicen a los “Campeches” o a la Selva. Por lo que les agradezco infinitamente.

A la Dirección General de Vida Silvestre y a la Dirección de la Reserva de la por los permisos otorgados para la realización del proyecto. En especial al MVZ Felipe Ramírez y al Ing. Pepe de la Gala. Así como a la SEMARNAT, PROFEPA y Secretaria de Ecología de los Estados de Campeche y Quintana Roo por las facilidades otorgadas para realizar la investigación, en especial a Pablo Navarro y Carlos Llorens en Quintana Roo. Y ahora al personal de la Conanp, que han apoyado de manera determinante la conservación del Jaguar en México.

No quiero que la lista de agradecimientos sea interminable, pero esta probablemente pueda ser mas larga que la propia tesis. Por lo que siempre existirán omisiones involuntarias y a cada una de ellas les reservo un espacio en la parte de atrás de cada una de las hojas que viene en blanco para que puedan poner todo lo que deseen, que como siempre serán bien recibidas

Y por último pero no menos importante en un proyecto de este tipo, es un agradecimiento especial a los perros, a los gatos, y a las comunidades que han estado involucradas en el estudio, que sin su contribución, esta tesis no se hubiera realizado. Además del pueblo de México, que con el apoyo a los diversos proyectos que se han realizado por las diversas instituciones nacionales, hacen que este sea casi en su totalidad un Proyecto hecho en México.