

Traslape en patrones de actividad entre grandes felinos y sus principales presas en el norte de Quintana Roo, México

Overlap in activity patterns between big cats and their main prey in northern Quintana Roo, Mexico

Dulce María Ávila-Nájera¹, Cuauhtémoc Chávez², Marco Antonio Lazcano-Barrero³, Germán David Mendoza¹ y Sergio Perez-Elizalde^{4*}

¹ Departamento de Producción Agrícola y Animal, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco. Calzada del Hueso 1100, Xochimilco, 04960. Ciudad de México, México. E-mail: dul.avna@gmail.com (DMAN)

² Departamento de Ciencias Ambientales, CBS Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Lerma. Hidalgo Pte. 46, Lerma 52006. Estado de México, México. E-mail: j.chavez@correo.ler.uam.mx (CC)

³ Reserva Ecológica El Edén A. C. Teocaltiche 207, SM 45, M4, L3, Fraccionamiento Villas del Sol, 77506. Cancún, Quintana Roo, México. E-mail: mlazcanobarrero@hotmail.com (MALB).

⁴ Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. Carretera México-Texcoco km 36.5, 56230. Montecillo, Estado de México, México. E-mail: pe.sergio1112@gmail.com (SPE).

* Corresponding author

Activity patterns have been explained as one of the axes that allow the niche segregation, which helps explain the coexistence of species, researchers have overlooked the relevance of these and their effects on the community dynamics. At northern Quintana Roo, Mexico, activity patterns of jaguar (*Panthera onca*), puma (*Puma concolor*) and 18 potential preys were evaluated by camera trapping in 2008, 2010 - 2012. The objectives were determining the overlap in circadian cycles between pumas, jaguars and potential prey to know if their activity patterns change over time. For the study only independent records of all species were considered, the overlap in activity patterns was evaluated using the coefficient of overlap (d). Bootstrap confidence intervals for coefficient of overlap were calculated at 95 % level based on 1,000 bootstrap replicates of the observed overlap coefficient. It is assumed that the activity data are generated by a circular distribution; thus activity patterns between pairs of species were compared by the nonparametric statistical test of Watson and Wheeler. Both predators were active throughout the day but are primarily nocturnal-twilight with estimated overlap coefficient of 0.87, their activity patterns changed over the years, factors like human activity and fair near to the reserve affect the activity, this factors modified the activity of both cats. Both cats had a temporal association with seven potential preys. The temporal segregation was given by the peaks of activity and spatial evasion. This study allows us understand temporal segregation strategies between felines and the factors that influencing changes in their activity patterns, although both cats have a high overlap in time. A detailed analysis shows that they modified their activity patterns through the years, this resulted after changes in the environment (human activity, fair near to the reserve, distribution and abundance prey), and this in turn causes a change in activity patterns of both felines evading each other.

Key words: felidae; overlap coefficient; potential prey; time.

La conformación de los patrones de actividad se ha considerado como uno de los factores que determinan la segregación de nicho y contribuye a explicar la coexistencia de las especies. No obstante, se ha subestimado la importancia de sus efectos en la dinámica de la comunidad. En el norte de Quintana Roo, México, se evaluaron los patrones de actividad del jaguar (*Panthera onca*), puma (*Puma concolor*) y 18 presas potenciales por medio de trampeo fotográfico en 2008, 2010-2012. Los objetivos del estudio fueron determinar la superposición de los ciclos circadianos entre pumas, jaguares y sus presas potenciales y saber si sus patrones de actividad cambian a través del tiempo. Se consideraron sólo los registros independientes de todas las especies, la superposición en los patrones de actividad se evaluó mediante el coeficiente de traslape (d). Se calcularon intervalos de confianza *bootstrap* para el coeficiente de traslape al 95 % con base en 1,000 repeticiones *bootstrap* del coeficiente de traslape observado. Se asume que los datos de actividad son generados por una distribución circular, de modo que los patrones de actividad entre pares de especies se compararon mediante la prueba estadística no paramétrica de Watson y Wheeler. Ambos depredadores estuvieron activos durante todo el día, principalmente nocturnos-crepusculares con una estimación del coeficiente de traslape de 0.87, sus patrones de actividad cambiaron a lo largo de los años, factores como la actividad humana e incendios forestales cerca de la reserva afectaron su actividad y la modificaron. Ambos felinos tuvieron una asociación temporal con siete presas potenciales. La segregación temporal fue dada por los picos de actividad y la evasión espacial. Este trabajo nos permite comprender las estrategias de segregación temporal entre felinos y los factores que influyen en los cambios en sus patrones de actividad. Aunque ambos gatos tienen una alto traslape en los patrones de actividad, un análisis detallado muestra que

estos los modifican a través de los años, como respuesta en cambios en el ambiente (la actividad humana, incendios forestales, distribución y abundancia de presas), y esto a su vez provoca un cambio en los patrones de actividad de ambos felinos como una estrategia de evasión.

© 2016 Asociación Mexicana de Mastozoología, www.mastozoologiamexicana.org

Introducción

Los mecanismos que permiten la coexistencia de las especies han sido entendidos a través del análisis de la segregación en el uso de los recursos y es un aspecto fundamental en el estudio de la ecología de comunidades. Los tres ejes que han sido descritos como fundamentales para explicar la segregación de nicho son comida, espacio y tiempo ([Schoener 1974](#); [Gordon 2000](#)), considerados factores mediadores de las interacciones ecológicas ([Kronfeld-Schor y Dayan 2003](#)). Generalmente la comida y el espacio han sido estudiados para explicar la coexistencia de especies, mientras que ha sido subestimada la relevancia que tienen los patrones de actividad y sus efectos sobre la dinámica de la comunidad ([Morgan 2004](#)).

Cada especie hace uso del tiempo de acuerdo a diferentes factores, como son patrones de alimentación ([Scognamillo et al. 2003](#)), temperatura ([Estrada 2008](#); [Hernández-Saint Martín et al. 2013](#)), disturbios naturales y perturbaciones humanas ([Van Dyke et al. 1986](#); [Paviolo et al. 2009](#)), depredadores, codepredadores ([Scognamillo et al. 2003](#)), presas ([Emmons 1987](#); [Karanth y Sunquist 2000](#); [Carrillo et al. 2009](#)) e inclusive algunos estudios han encontrado modificaciones en los patrones de actividad de algunas poblaciones de felinos de acuerdo a la disponibilidad de presas ([Sunquist y Sunquist 2002](#)).

En el caso de los grandes depredadores, la segregación de nicho se ha explicado como un uso diferencial de los recursos entre los que se encuentra una segregación temporal, sugerida como un medio para evitar la depredación entre gremios ([Fedriani et al. 2000](#)). Los felinos de gran tamaño, como es el caso del jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) cuya distribución es simpátrica ([Scognamillo et al. 2003](#)), se encuentran activos tanto de noche como de día y presentan un alto traslape en sus patrones de actividad ([Sunquist y Sunquist 2002](#); [Foster et al. 2013](#); [Hernández-Saint Martín et al. 2013](#)). Sin embargo, la diferencia parece radicar en los picos de actividad dentro de cada una de las categorías (diurno, nocturno y crepuscular) dentro del ciclo circadiano ([Hernández-Saint Martín et al. 2013](#)) o en la asociación con sus presas; no obstante, estos factores no son constantes a lo largo de su distribución ([Sunquist 1981](#); [Emmons 1987](#); [Foster et al. 2010](#)).

Considerando lo anterior, los objetivos del presente trabajo fueron estimar los patrones de actividad de jaguares, pumas y sus presas para determinar el grado de traslape en los patrones de actividad, y poder conocer si estos varían a lo largo de los años y definir si existe una relación temporal entre depredadores y sus presas.

Materiales y métodos

Área de estudio. El estudio fue realizado en la Reserva Ecológica El Edén (REEE) y sus alrededores, en el municipio de Lázaro Cárdenas, Quinta Roo, al noreste de la Península de Yucatán, México (21° 36' 00" a 20° 34' 00" N y -87° 6' 00" a -87° 45' 00" W). La altitud se encuentra entre 5 y 10 m ([Lazcano-Barrero et al. 1992](#)). La Reserva abarca un total de 3,077 ha que pertenecen a la región biológica de Yalahau ([Gómez-Pompa et al. 2011](#)) que cuenta con cinco tipos de vegetación, de los que destacan por su extensión la selva mediana subcaducifolia y los acahuales y la zona forma parte de las selvas tropicales localizadas más al norte ([Navarro et al. 2007](#)).

Diseño de muestreo y selección de sitios. El estudio se realizó en cuatro periodos, de julio a septiembre del 2008, de octubre a diciembre del 2010, de mayo a julio del 2011 y de agosto a noviembre del 2012. Se empleó el método de trampeo fotográfico y se utilizaron cámaras de las marcas Cuddeback Expert, Capture, Capture IR, Moultrie y Wildview. Para la ubicación de éstas en el área de estudio, se siguió el diseño del CENJAGUAR ([Chávez et al. 2007](#)), el cual consiste en seleccionar dos o tres estaciones (sitios donde se colocan las cámaras) en una parcela de 9 km². Se establecieron al menos nueve de éstas, contiguas, y en cada una de las parcelas por lo menos una estación fue “doble” (es decir, en ella se montaron dos cámaras, una frente a la otra). En el 2008 se dispusieron 27 estaciones que estuvieron activas 65 días; en el 2010, 24 por 48 días; en el 2011, 22 por 82 días y en el 2012, 24 que funcionaron durante 72 días. Las estaciones fueron ubicadas en senderos, brechas corta fuego y caminos de terracería. Las estaciones fueron situadas a una distancia de 1.5 a 3 km una de otra. Las cámaras operaron las 24 horas y fueron revisadas cada 15 días.

Uso de información. En todos los análisis se utilizaron registros (eventos) independientes de cada especie, considerándose como tal a individuos: 1) en fotografías consecutivas de ejemplares de la misma especie plenamente identificables, 2) en fotografías con una separación de 3 horas en las que no fue posible identificar a cada animal de la misma especie y 3) en fotografías de múltiples individuos. Se consideraron los registros de ardilla (*Sciurus* spp.), armadillo (*Dasybus novemcinctus*), cereque (*Dasyprocta punctata*), coatí (*Nasua narica*), coyote (*Canis latrans*), eira (*Eira barbara*), jaguar (*P. onca*), hocofaisán (*Crax rubra*), mapache (*Procyon lotor*), mono araña (*Ateles geoffroyi*); oso hormiguero (*Tamandua mexicana*), pavo ocelado (*Meleagris ocellata*), pecarí de collar (*Pecari tajacu*), puma (*P. concolor*), tepezcuintle (*Cuniculus paca*), tlacuache (*Didelphis* spp.), temazate (*Mazama temama*), venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), zorrillo bilineado (*Conepatus semistriatus*), zorrillo manchado (*Spilogale angustifrons*).

Patrones de actividad. Se clasificaron en tres categorías los patrones de actividad, nocturno (20:00 - 6:00), diurno (8:00 - 18:00) y crepuscular (6:00 - 8:00 y 18:00 - 20:00). Además, se consideraron periodos consecutivos de dos horas para conocer los picos de actividad. Las especies fueron clasificadas de acuerdo a su patrón de actividad, según el criterio de [Gómez et al. \(2005\)](#), en diurnas (< 15 % de las observaciones fueron en la noche), principalmente diurnas (15 % - 35 % de las observaciones fueron en la noche), nocturnas (> 85 % de las observaciones fueron en la noche) y principalmente nocturna (65 - 85 % de las observaciones fueron en la noche). Otras categorías consideradas son la catameral (individuos que se encuentran intermitentemente activos tanto de noche como de día) y la de los organismos crepusculares (que se encuentran activos en las primeras horas del amanecer como del atardecer).

Traslape en los patrones de actividad. Para evaluar el traslape en los patrones de actividad, y la variación a lo largo de los años así como la relación temporal entre depredadores y presas, se estimó el coeficiente de traslape (Δ), el cual varía de 0 (no traslape) a 1 (traslape completo) ([Ridout y Linkie 2009](#)). Definiendo el estimador del coeficiente de traslape como $d = \int_0^1 \min\{\hat{f}(t), \hat{g}(t)\} dt$, donde $\hat{f}(t)$ y $\hat{g}(t)$ son las estimaciones de las dos funciones de actividad en el tiempo t que se comparan. Se calcularon intervalos de confianza al 95 % para coeficiente de traslape través los percentiles 2.5 y 97.5 de 1,000 repeticiones de *bootstrap*. El análisis estadístico se realizó con la librería *overlap* del paquete estadístico R (versión 3.1.0).

Se asume que los datos de actividad son generados por una distribución de probabilidad circular; así, se compararon los patrones de actividad entre pares de especies a través de la prueba estadística no paramétrica de Watson y Wheeler ([Zar 1999](#)). El estadístico de prueba W sigue, asintóticamente, una distribución de χ^2 con dos grados de libertad y se utilizó un nivel de significancia $\alpha = 0.05$ para probar la hipótesis nula de igualdad en patrones de actividad. Se compararon los patrones de actividad entre pumas, jaguares y las especies con más de 10 registros y cuyo valor estimado del coeficiente de traslape fue mayor a 0.50.

Resultados

Los pumas y los jaguares se consideran catamerales ya que se encuentran activos tanto de noche como de día; sin embargo, el 74 % de los registros de pumas y 69 % de los registros del jaguar se encuentran en la categoría nocturna y crepuscular (Tabla 1, Figura 1). El 44 % de los registros del jaguar fueron nocturnos con picos de actividad entre 20:00 - 22:00 y 2:00 - 4:00 h. Dentro del patrón de actividad crepuscular (25 % de los registros) la mayoría se encuentran entre las 18:00 y 20:00 h. En el horario diurno se obtuvo el 31 % de los registros, de los cuales el menor número de estos se encuentran entre las 8:00 y las 14:00 h (Figura 1). La proporción de registros de jaguares por categoría de patrón de actividad cambió anualmente, las proporciones anuales observadas fueron: en el crepúsculo, 22 %, 23 %, 14 % y 37 %; en el patrón diurno, 43 %, 46 %, 0 % y 6 %; y en el patrón nocturno 35 %, 31 %, 86 % y 57 %.

Los pumas dentro de la REEE se mantienen activos durante todo el día. El 49 % de las observaciones fueron nocturnas con picos de actividad entre las 20:00 y 2:00 h. en el crepúsculo (25 % de los registros) el mayor número de ellas fueron por la tarde (6:00 - 8:00 h). El 31 % de los registros fueron diurnos de los cuales el menor número fueron entre las 10:00 y las 16:00 h (Figura 1). El porcentaje de registros de pumas por categoría varió a lo largo de los años. El patrón de actividad nocturno fue donde se obtuvieron el mayor número de registros durante los cuatro años (48.9 %, 31.2 %, 46.6 % 36.5 %), seguido por el diurno (23 %, 37.5 %, 26.6 % y 7.3 %), y por último el patrón crepuscular (27.6 %, 31.2 %, 26.6 % y 19.5 %).

El coeficiente de traslape entre jaguares y pumas fue de 0.87 cuando se consideran los registros de los cuatro años en conjunto; sin embargo, en el análisis anual, este patrón varió (Figura 1) ya que modifican sus patrones de actividad a lo largo de los años. Cuando se compararon los patrones de actividad de cada felino en años distintos, el coeficiente de traslape estimado (*d*) tomó valores entre 0.52 y 0.77 para el jaguar, con el menor coeficiente entre 2010 y 2011; mientras que para pumas varió de 0.72 a 0.78, con el menor valor obtenido entre los años 2011 y 2012 (Tabla 2).

De las 18 especies presas del jaguar y del puma consideradas en el análisis, se describe el patrón de actividad de solo siete de ellas (*Didelphis* spp, *D. novemcinctus*, *N. narica*, *M. ocellata*, *M. temama*, *O. virginianus* y *P. tajacu*) en el Tabla 1, ya que presentaron un traslape temporal superior a 0.5 (Tabla 3), de éstas, cinco se consideran diurnas y solamente *Didelphis* spp. y *D. novemcinctus* principalmente nocturnas. De las especies consideradas, la asociación más alta, de acuerdo al coeficiente de traslape, fue entre el jaguar y puma con el armadillo, ambas con un valor de $\Delta = 0.74$ (Tabla 3).

Tabla 1. Número de registros independientes, porcentaje de eventos por patrón de actividad y su clasificación para pumas (*Puma concolor*), jaguares (*Panthera onca*) y las especies asociadas cuyo valor del coeficiente de traslape (*d*) fue superior a 0.5 y con más de 10 registros independientes en la Reserva Ecológica el Edén, Quintana Roo, México.

| Especies | % de eventos independientes | | | | Clasificación |
|-------------------------------|-----------------------------|-----------|---------|---------------|-------------------------|
| | Número de registros | Nocturnos | Diurnos | Crepusculares | |
| <i>Dasyopus novemcinctus</i> | 10 | 80.0 | 0 | 20.0 | Principalmente nocturna |
| <i>Didelphis</i> spp. | 24 | 84.0 | 8.0 | 8.0 | Principalmente nocturna |
| <i>Meleagris ocellata</i> | 221 | 4.0 | 70.0 | 26.0 | Diurna |
| <i>Mazama temama</i> | 15 | 20.0 | 47.0 | 33.0 | Diurna |
| <i>Nasua narica</i> | 77 | 6.0 | 77.0 | 17.0 | Diurna |
| <i>Puma concolor</i> | 134 | 49.0 | 31.0 | 25.0 | Catameral |
| <i>Panthera onca</i> | 142 | 44.0 | 31.0 | 25.0 | Catameral |
| <i>Odocoileus virginianus</i> | 48 | 8.5 | 79.0 | 12.5 | Diurna |
| <i>Pecari tajacu</i> | 40 | 7.0 | 75.5 | 17.5 | Diurna |

De acuerdo con la prueba de Watson y Wheeler, jaguares y pumas tienen estadísticamente el mismo patrón de actividad ($W = 2.83$, g. l. = 2, $P > 0.25$; Tabla 4). Entre jaguares y las siete presas consideradas, solamente con *D. novemcinctus* se observa que no hay diferencia estadísticamente significativa en sus patrones de actividad ($W = 3.75$, g. l. = 2, $P > 0.15$). En el caso de los pumas y las especies para las que el coeficiente de traslape es mayor a 0.5, solo existe evidencia significativa de igualdad en los patrones de actividad con dos de ellas, *D. novemcinctus* ($W = 3.02$, g. l. = 2, $P > 0.22$) y temazate ($W = 5.64$, g. l. = 2, $P > 0.06$; Tabla 4).

Discusión

Este estudio permitió evaluar los tres objetivos planteados. Se definieron los patrones de actividad de ambos depredadores y sus presas potenciales en una selva mediana del norte de Quintana Roo, así como, el grado de traslape. Además, por ser un estudio de mediano plazo se conocieron los cambios en sus patrones de actividad a lo largo del tiempo y se observaron los efectos que tienen las perturbaciones naturales en las poblaciones silvestres y su actividad.

La coexistencia entre grandes depredadores se ha estudiado principalmente en tres ejes, alimentación, espacio y tiempo. La segregación temporal es generalmente menos significativa que la segregación en los otros dos ejes para explicar la coexistencia. Esto es explicado por las restricciones propias del reloj biológico de cada especie y al costo de cambiar los patrones de actividad de un ciclo circadiano a otro (Kronfeld-Schor y Dayan 2003). Entre jaguares y pumas, a lo largo de su distribución, la segregación temporal como estrategia de evasión no ha sido plenamente identificada (Romero-Muñoz et al. 2010). Factores como la densidad, estacionalidad, tipo y densidad de presas juegan factores importantes que median dicha interacción entre ambos depredadores y su tolerancia en el traslape de los ciclos circadianos.

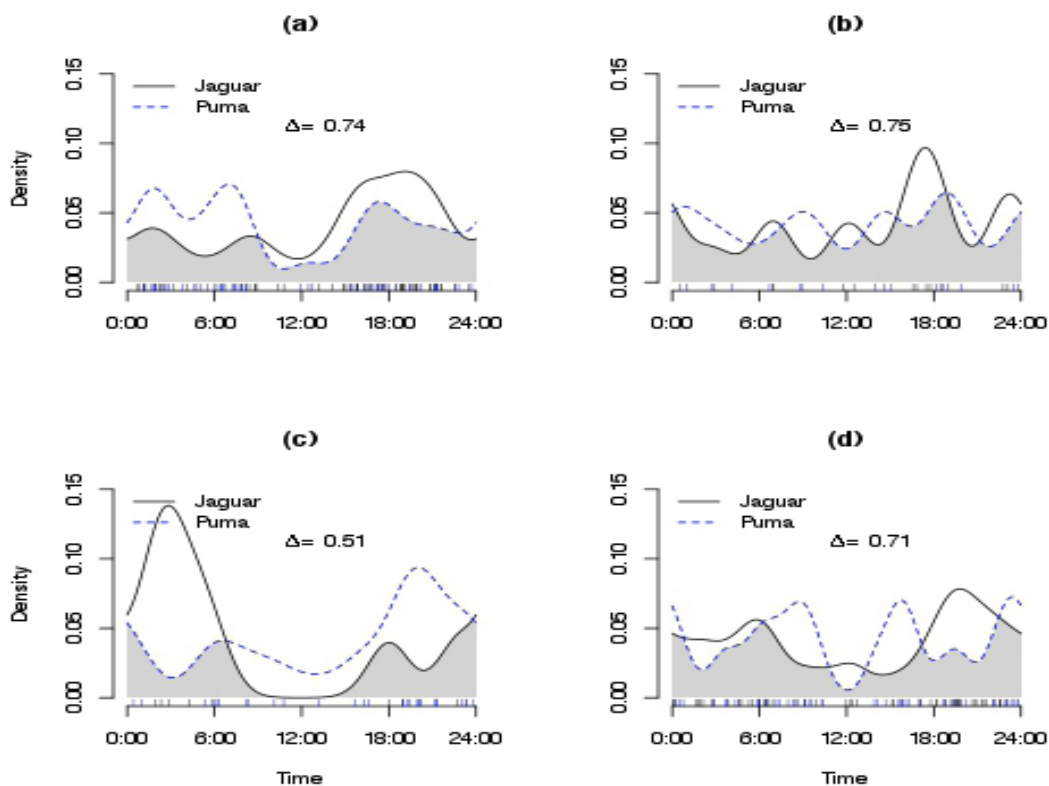


Figura 1. Horarios de actividad de jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) con coeficiente de traslape estimada por año de estudio en la Reserva Ecológica El Edén, Quintana Roo, México, durante 4 años de estudio: a) 2008, b) 2010, c) 2011, d) 2012.

Tabla 2. Coeficiente de traslape estimado (d) en los patrones de actividad del jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) entre pares de años (2008, 2010-2012) en la Reserva Ecológica el Edén.

| | Años | Índice de traslape (d) | Intervalo de confianza 95 % | |
|----------------------|-----------|----------------------------|-----------------------------|------|
| <i>Panthera onca</i> | 2008-2010 | 0.77 | 0.61 | 0.90 |
| | 2010-2011 | 0.51 | 0.32 | 0.86 |
| | 2011-2012 | 0.62 | 0.41 | 0.88 |
| | 2008-2012 | 0.80 | 0.70 | 0.89 |
| <i>Puma concolor</i> | 2008-2010 | 0.78 | 0.66 | 0.91 |
| | 2010-2011 | 0.76 | 0.65 | 0.91 |
| | 2011-2012 | 0.71 | 0.55 | 0.85 |
| | 2008-2012 | 0.75 | 0.56 | 0.85 |

Los jaguares y pumas presentan actividad catameral dentro de la REEE, y aunque el traslape en sus patrones de actividad es alto ($d = 0.87$, $W = 2.83$, g. l. = 2, $P > 0.25$). La diferencia estriba en los picos de actividad dentro de cada categoría. Lo que se ha definido como un proceso de evasión de depredación entre gremios (Fedriani *et al.* 2000).

El porcentaje de registros por cada categoría (nocturno, diurno y crepuscular), así como el grado de traslape entre los depredadores y entre ellos y sus presas potenciales varía a lo largo de su distribución y a la temporalidad (Emmons 1987; Carrillo 2009; Harmsen *et al.* 2011; Scognamillo *et al.* 2003). Por ejemplo, en el centro de México los jaguares son más activos entre 0:00 y 6:00 y los pumas entre 4:00 - 6:00 y 18:00 - 22:00 h. En los bosques homogéneos del noroeste de México ambas especies presentan un alto traslape en sus patrones de actividad, ambas especies están activas principalmente entre 19:00 - 22:00 y 5:00 - 08:00 h, asociadas a arroyos secos donde se facilita el desplazamiento (Núñez *et al.* 2002).

En la REEE ambos depredadores son activos durante todo el día, lo que se ha asociado a tener una mayor posibilidad de encontrar diferentes tipos de presa y a un nicho trófico más amplio (Lima 2002). Sin embargo, el mayor número de registros se encuentran durante la noche similar a lo que ocurre en Llanos, Venezuela (Sunquist 1981; Emmons 1987; Scognamillo *et al.* 2003) y en algunos sitios de Bolivia (Lima 2002). Así mismo, presentan un decremento en su actividad en las horas de mayor temperatura 10:00 - 16:00. Esto ha sido relacionado a tres factores; en primer lugar a que la noche les proporciona ventajas de caza ya que pueden acercarse más a sus presas sin ser detectados (Hernández *et al.* 2008), en la noche sus presas son más detectables o vulnerables (Sunquist 1981; Emmons 1987); además, estas horas son más frescas ayudando a su desplazamiento y a un menor gasto energético a la hora de cazar (Hernández *et al.* 2008).

Las mayores diferencias en sus patrones de actividad en el área de estudio se observan en el crepúsculo donde pumas presentan un importante pico de actividad de 6:00 - 8:00 h y jaguares de 18:00 a 20:00 h similar a lo ocurrido en la Reserva de la Biosfera Abra-Tanchipa en San Luis Potosí México (Hernández-Saint Martín *et al.* 2013), y la Selva Maya en el Sur de Quintana Roo (Hernández 2008). Se ha definido que la actividad durante dichos periodos es importante para ambos depredadores ya que se asocia con la actividad de la mayor parte de las especies presa (Romero-Muñoz *et al.* 2010). El pico de actividad crepuscular de los pumas podría estar asociado a algunas de sus principales presas como *M. temama* o *M. ocellata*, además de la evasión entre gremios como se ve en las modificaciones en los patrones de actividad a lo largo del tiempo dentro de la Reserva.

Al igual que lo que ocurre en otras áreas de distribución tanto jaguares como pumas modifican sus patrones de actividad durante las diferentes temporadas del año, debido a las diferentes

adaptaciones; por ejemplo, hay evidencia que los pumas están mejor adaptados a zonas secas y jaguares a zonas húmedas y esto también se refleja en la densidad de ambos depredadores. Esto directamente puede influir en el traslape de los patrones de actividad (Romero-Muñoz et al. 2010); así, en los Llanos, Venezuela los jaguares se encuentran más activos durante el día en la época lluviosa y los pumas son más activos durante la noche tanto en época seca como en lluvias (Emmons 1987). Estas diferencias tan marcadas se encuentran asociadas a la actividad y abundancia de las presas en espacios determinados (Sunquist 1981; Emmons 1987; Romero-Muñoz et al. 2010; Scognamillo et al. 2003). En la REEE las diferencias se observan a través de los años y la temporada de lluvias. Por ejemplo, una modificación importante ocurrió en el 2011 donde se registró un incendio en las afueras de la Reserva en la parte norte afectando profundamente la actividad y distribución de los animales. En este año el jaguar fue notoriamente más activo durante la noche con un picos de actividad entre las 0:00 - 6:00 h y el puma durante las horas diurnas y las primeras horas nocturnas 20:00 - 0:00 h. Ésta modificación en sus patrones de actividad nos indican la poca tolerancia de los jaguares a las perturbaciones mientras que pumas son más tolerantes a ellas y cambian sus patrones de actividad para evadir al jaguar.

El traslape en los patrones de actividad de acuerdo al coeficiente de traslape varía entre depredadores y sus presas, ambas especies de félidos presentan un alto traslape en los patrones de actividad con las especies más importantes en su dieta (*D. novemcinctus*, *Didelphis* spp, *N. narica*, *M. ocellata*, *M. temama*, *O. virginianus* y *T. tajacu*; datos obtenidos de cámaras trampa y análisis de dieta) y con las cuales mantienen una asociación espacial (datos obtenidos de

Tabla 3. Coeficiente de traslape (d) en el patrón de actividad del jaguar (*Panthera onca*), puma (*Puma concolor*) y presas potenciales en la Reserva Ecológica el Edén durante cuatro años (2008, 2010-2012).

| | Especie | Índice de traslape (Δ) | Intervalo de confianza 95% | |
|----------------------|-------------------------------|---------------------------------|----------------------------|------|
| <i>Panthera onca</i> | <i>Dasybus novemcinctus</i> | 0.74 | 0.59 | 0.92 |
| | <i>Didelphis</i> spp. | 0.63 | 0.44 | 0.75 |
| | <i>Crax rubra</i> | 0.51 | 0.21 | 0.62 |
| | <i>Nasua narica</i> | 0.57 | 0.44 | 0.64 |
| | <i>Mazama temama</i> | 0.60 | 0.43 | 0.80 |
| | <i>Meleagris ocellata</i> | 0.52 | 0.42 | 0.59 |
| | <i>Odocoileus virginianus</i> | 0.52 | 0.37 | 0.60 |
| | <i>Puma concolor</i> | 0.87 | 0.78 | 0.93 |
| | <i>Pecari tajacu</i> | 0.46 | 0.30 | 0.55 |
| <i>Puma concolor</i> | <i>Dasybus novemcinctus</i> | 0.74 | 0.59 | 0.91 |
| | <i>Didelphis</i> spp. | 0.64 | 0.44 | 0.76 |
| | <i>Crax rubra</i> | 0.58 | 0.46 | 0.68 |
| | <i>Nasua narica</i> | 0.60 | 0.48 | 0.69 |
| | <i>Meleagris ocellata</i> | 0.56 | 0.45 | 0.62 |
| | <i>Mazama temama</i> | 0.67 | 0.53 | 0.84 |
| | <i>Odocoileus virginianus</i> | 0.57 | 0.42 | 0.67 |
| | <i>Panthera onca</i> | 0.87 | 0.79 | 0.93 |
| | <i>Pecari tajacu</i> | 0.52 | 0.52 | 0.65 |

Tabla 4. Traslape en los patrones de actividad entre jaguares y pumas y siete presas potenciales en la Reserva Ecológica el Edén, durante cuatro años de estudio (2008, 2010-2012). Prueba estadística no paramétrica de Watson y Wheeler (Zar 1999) para datos circulares.

| Especie | Jaguar | | Puma | |
|-------------------------------|--------|------|-------|------|
| | W | P | W | P |
| <i>Puma concolor</i> | 2.84 | 0.24 | | |
| <i>Dasyus novemcinctus</i> | 3.76 | 0.15 | 3.03 | 0.22 |
| <i>Didelphis spp.</i> | 15.04 | 0.00 | 13.57 | 0.00 |
| <i>Meleagris ocellata</i> | 93.34 | 0.00 | 75.04 | 0.00 |
| <i>Mazama temama</i> | 9.23 | 0.01 | 5.65 | 0.06 |
| <i>Nasua narica</i> | 54.31 | 0.00 | 46.42 | 0.00 |
| <i>Odocoileus virginianus</i> | 42.82 | 0.00 | 38.25 | 0.00 |
| <i>Pecari tajacu</i> | 41.18 | 0.00 | 37.40 | 0.00 |

cámaras trampa). Sin embargo, de acuerdo con la prueba de Watson y Wheeler son significativas las diferencias en los patrones de actividad, con excepción de armadillo con jaguar y armadillo y temazate con puma. Se ha sugerido que cuando ambos depredador y presa se encuentran activos es cuando ocurre la caza (Lima 2002; Romero-Muñoz et al. 2010). No obstante, se sabe que los depredadores también cazan de manera oportunista (Emmons 1987). Por otro lado, existe la posibilidad de que los felinos casen cuando la presa no esté activa o cuando los animales se encuentran activos en diferentes horarios (Romero-Muñoz et al. 2010). Algunos estudios inclusive sugieren que ambos depredadores no rigen sus patrones de actividad de acuerdo al de sus presas potenciales y presentan variaciones más notorias en sus ciclos circadianos (Romero-Muñoz et al. 2010; Hernández-Saint Martín et al. 2013) lo cual ocurre en la REEE.

Agradecimientos

A la Reserva Ecológica el Edén, el centro de Investigaciones del Trópico de la Universidad Veracruzana y a K. Cabrero por el apoyo en la realización de la investigación, E. J. Torres, J. Castillo, A. Pacheco, B. Hollingsworth, al personal de la Reserva, a los voluntarios de *Global Vision Internacional* por su apoyo en la logística y trabajo de campo. A CONACyT por la beca 211454 y al Financiamiento del Proyecto Promep 54310009 (UAM-PTC-333).

Literatura Citada

- CARRILLO, E., T. K. FULLER, AND J. SAENZ. 2009. Jaguar (*Panthera onca*) hunting activity: effects of prey distribution and availability. *Journal of Tropical Ecology* 25: 563–567.
- CHÁVEZ, C., H. ZARZA, G. CEBALLOS, AND M. AMÍN. 2007. Ecología poblacional del jaguar y sus implicaciones para la conservación en la Península de Yucatán, Análisis de viabilidad de poblaciones y hábitat del jaguar en México. Pp. 101- 110, in *Conservación y Manejo del Jaguar en México estudios de caso y Perspectivas* (Ceballos, G., C. Chávez, R. List, and H. Zarza, eds.). México, Alianza WWF/telcel, CONABIO, CONANP, EcoCiencias S. C. Ciudad de México, México.
- EMMONS, L. H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20:271-283.
- ESTRADA, G. 2008. Dieta, uso de hábitat y patrones de actividad del puma (*Puma concolor*) y el jaguar (*Panthera onca*) en la selva Maya, Centroamerica. *Revista Mexicana de Mastozoología* 12:113-130.
- FEDRIANI, J. M., T. K. FULLER, R. M. SAUVAJOT, AND E. C. YORK. 2000. Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. *Oecología* 125:258-270.

- FOSTER, R., B. HARMSEM, AND P. DONCASTER.** 2010. Habitat use by sympatric jaguar and puma across a gradient of human disturbance in Belize. *Biotropica* 42:724-731.
- FOSTER, V., P. SARMENTO, R. SOLLMANN, N. TORRES, A. JÁCOMO, N. NEGROES, C. FONSECA, AND L. SILVEIRA.** 2013. Jaguar and puma activity patterns and predator-prey interaction in four Brazilian Biomes. *Biotropica* 45:373-379.
- GÓMEZ, H., R. B. WALACE, G. AYALA, AND R. TEJADA.** 2005. Dry season activity periods of some Amazonian mammals. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40:91-95.
- GÓMEZ-POMPA, A., M. A. LAZCANO BARRERO, A. GÓMEZ-BARRERO, AND C. MACSWINEY.** 2011. La Reserva Ecológica El Edén: Proyecto de Conservación Privada. Pp.92-93 in *Patrimonio Natural de México: Cien Casos de Éxito* (Carabias, J., J. Sarukhán, J. de la Maza, and C. Galindo, eds.). CONABIO. Ciudad de México, México.
- GORDON, C.** 2000. The coexistence of species. *Revista Chilena de Historia Natura* 73:175-198.
- HARMSSEN, B., R. FOSTER, S. SILVER, L. OSTRO, AND P. DONCASTER.** 2011. Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. *Mammalian Biology*. 76:320-324.
- HERNÁNDEZ, C.** 2008. Dieta, Uso de Hábitat y patrones de actividad del Puma (*Puma concolor*) y el jaguar (*Panthera onca*) en la Selva Maya, Centro América. *Revista Mexicana de Mastozoología* 12:113-130.
- HERNÁNDEZ-SAINT MARTIN, A., O. ROSAS-ROSAS, J. PALACIOS-NÚÑEZ, L. TARANGO-ÁRAMBULA, F. CLEMENTE-SÁNCHEZ, AND A. HOOGESTEIJN.** 2013. Activity patterns of jaguar, puma and their potential prey in San Luis Potosi, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 29:520-533.
- KARANTH, K. U., AND M. E. SUNQUIST.** 2000. Behavioural correlates of predation by tiger (*Panthera tigris*), leopard (*Panthera pardus*) and dhole (*Cuon alpinus*) in Nagarahole, India. *Journal of Zoology* 250:255-265.
- KRONFELD-SCHOR, N., AND T. DAYAN.** 2003. Partitioning of time an ecological resources. *Annual Review of Ecology Evolution Systematics* 34:153-81.
- LAZCANO-BARRERO, M. A., J. MARCH, H. NÚÑEZ, E. RUELAS, A. MUÑOZ-ALONSO, AND R. MARTÍNEZ.** 1992. Inventario faunístico de la Reserva El Edén, Quintana Roo: Una prospección. ECOSFERA A. C. Tuxtla Gutierrez, México.
- LIMA, S. L.** 2002. Putting predators back into behavioral predator-prey interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 17:70-75.
- MORGAN, E.** 2004. Ecological significance of biological clocks. *Biological Rhythm Research* 35:3-12.
- NAVARRO, C. J., J. F. RAMOLINA, AND J. J. PÉREZ.** 2007. El jaguar en Yum Balam y el Norte de Quintana Roo. Pp.123-132, in *Conservación y manejo del jaguar en México: estudio de caso y perspectivas* (Ceballos, G., C. Chávez, R. List, and H. Zarza, eds.). CONABIO-Alianza WWF- Telcel- Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- NÚÑEZ R., B. MILLER, AND F. LINDSEY.** 2002. Ecología del jaguar en la reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. Pp. 107-126, in *Conservación y manejo del jaguar en México: estudio de caso y perspectivas* (Ceballos, G., C. Chávez, R. List, and H. Zarza eds.). CONABIO-Alianza WWF-Telcel- Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- PAVILO, A., Y. DI BLANCO, C. DE ANGELO, AND M. DI BITETTI.** 2009. Protection affects the abundance and activity patterns of puma in the Atlantic forest. *Journal of Mammalogy* 90:963-964.
- RIDOUT, M. S., AND M. LINKIE.** 2009. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural Biological Environmental Statistics* 14:322-337.
- ROMERO-MUÑOZ, A., L. MAFFEI., E. CUÉLLAS, AND A. NOSS.** 2010. Temporal separation between jaguar and puma in the dry forests of southern Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 26:303-311.
- SCHOENER, T. W.** 1974. Resources Partitioning in Ecological Communities. *Science* 185:27-39.
- SCOGNAMILLO, D., E. I. MAXIT, M. SUNQUIST, AND J. POLISAR.** 2003. Coexistence of Jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuela Llanos. *Journal of Zoology* 259:269-279.
- SUNQUIT, M. E.** 1981. The social organization of tigers (*Panthera tigris*) in Royal Chitawan National Park, Nepal. *Smithsonian Contributions of Zoology* 339:1-98.
- SUNQUIST, M. E., AND F. SUNQUIST.** 2002. *Wild cats of the world*. University of Chicago Press. Chicago, U. S. A.

- VAN DYKE F. G., R. H. BROCKE, H. G. SHAW, B. B. ACKERMAN, T. P. HEMKER, AND F. G. LINDZEY.** 1986. Reactions of mountain lions to logging and human activity. *Journal of Wildlife Management* 50:95–102.
- ZAR, J. H.** 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall. New Jersey, U. S. A.

Submitted: February 11, 2016

Reviewed: July 17, 2016

Accepted: September 15, 2016

Associated editor: Jesús Maldonado