

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

CHRISTIAN GIOVANNI ESTRADA HERNÁNDEZ

*Departamento de Zoología, Genética y Vida Silvestre, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala, Zona 12, Ciudad Universitaria, Ciudad de Guatemala. Teléfono: (502) 247-69856.  
correo electrónico: crissestrada2001@yahoo.com*

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

**PALABRAS CLAVE:** Felidae, *Panthera onca*, *Puma concolor*, coexistencia, nicho ecológico, Selva Maya, segregación ecológica.

**ABSTRACT:** The Mayan Forest is the largest tropical broad-leaf forest remainder in Central America which extends between Mexico, Guatemala and Belize. Jaguar and puma are the biggest American wild cats. In this area both live sympatric which suggest segregation in at least one of its ecological niche components. In this study I analyzed and compared three of the principal niche components: diet, habitat use and activity patterns, with the main objective of assess if occurs ecological segregation among jaguar and puma. To obtain the data it was collected jaguar and puma's scats in an opportunistic way, and was used automatic camera

---

traps in four protected areas. I analyzed the study area by geographic information system (GIS) to determine proportions of different habitat types, and also I used previous collected prey abundance data. I analyzed patterns in diet, in habitat use and temporal activity. I found that jaguar had a wider prey spectrum than puma; jaguar took (in average) smallest preys, consequently, diets were significantly different. Puma preferred deer, brocket deer and paca as main prey; in contrast, jaguar preferred collared pecari, coati and armadillo. Both predator species presented a similar pattern in habitat usage, in which "highland forest" was used accordingly with its availability and puma avoided "lowland forest". About activity patterns, both were more active in the night time, however, puma was more variable in this aspect. Both species did not show segregation spatially or temporally.

**KEYWORDS:** Felidae, *Panthera onca*, *Puma concolor*, coexistence, ecologic niche, Mayan forest, ecologic segregation.

## INTRODUCCIÓN

Las interacciones ecológicas y los mecanismos que permiten la coexistencia entre especies simpátricas han sido estudiadas y debatidas desde hace varias décadas (MacArthur y Levins, 1967; Schoener, 1974). El enfoque tradicional ha sido que las especies simpátricas se dividen los recursos (Schoener, 1974), especialmente en los ejes: dieta, espacio y tiempo. Dependiendo de las diferencias cuantitativas en estos ejes, se ha sugerido que la coexistencia está relacionada con la selección de una o mas variables, incluyendo diferentes presas (Karanth y Sunquist, 1995), diferentes tamaños de presas (Karanth y Sunquist, 1995; Taber *et al.*, 1997), diferentes patrones de actividad (Karanth y Sunquist, 1995), diferentes hábitat (Thornton *et al.*, 2005) y diferente uso del espacio (Scognamillo *et al.*, 2003). El puma y jaguar son simpátricos a través de la distribución del jaguar en el Neotrópico (Scognamillo *et al.*, 2003). Varios estudios han sido realizados con estas dos especies, pero pocos han examinado las interacciones ecológicas entre ambos. La separación trófica ha sido frecuentemente estudiada (Aranda y Sánchez-Cordero, 1996; Crawshaw y Quigley, 1991; Oliveira, 2002; Novack *et al.*, 2005; Jorgenson y Redford, 1993; Sanderson *et al.*, 2002; Taber *et al.*, 1997), pero muy pocos han considerado otras variables además de dieta (Emmons, 1987; Nuñez *et al.*, 1998; Scognamillo *et al.*, 2003).

El objetivo de este estudio fue identificar los factores ecológicos que favorecen la coexistencia del jaguar y el puma en la Selva Maya. El entendimiento de estos mecanismos es esencial para el desarrollo de planes de conservación y manejo de estos dos depredadores.

---

## ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio fue llevado a cabo en la Reserva de Biosfera Calakmul (RBC), México y Reserva de Biosfera Maya (RBM), Guatemala; que se encuentran dentro de la denominada Selva Maya (Sanderson *et al.*, 2002; Figura 1). Esta área se localiza entre las fronteras de Guatemala, México y Belice 17°10' - 19° N, 89°-90° W. El clima es clasificado como cálido y húmedo, caracterizado por una marcada estacionalidad en las lluvias y una media anual de 24.9° C. La temporada lluviosa se concentra de junio a noviembre, y la temporada seca de diciembre a mayo. La precipitación promedio anual va de 1,000 en el norte a 1,500 mm en el sur. Se encuentra casi completamente cubierta de bosque maduro, clasificado como Húmedo Subtropical (Holdridge *et al.*, 1971). Se han reconocido hasta 11 diferentes tipos de hábitat basados en variables como posición topográfica, pendiente, composición de arcilla y rocas en el suelo (Schulze y Whitacre, 1999). Estos tipos de hábitat pueden simplificarse en tres categorías. "bosque alto", "bosque bajo" y "bosque transicional". El bosque alto es encontrado en áreas con mayor relieve, y está caracterizado por un dosel alto y cerrado. El bosque bajo es de menor altura y a menudo con el dosel abierto y sotobosque espeso. Y, en algunas partes, estacionalmente inundado. El bosque transicional consiste en estados intermedios entre bosque alto y bajo, para los propósitos de este estudio, y a la dificultad de su delimitación, este tipo de bosque se omitió.

## MÉTODOS

Este estudio consistió en el análisis de datos obtenidos por el autor y datos publicados de trabajos realizados en el área. Los datos de dieta fueron obtenidos mediante el análisis de excrementos de ambos felinos, colectados de manera oportunista en el Parque Nacional Laguna del Tigre, Parque Nacional Tikal (RBM; este estudio); Parque Nacional Mirador-Río Azul-Dos Lagunas (RBM; Novack *et al.*, 2005) y RBC (Aranda y Sánchez-Cordero, 1996). Los excrementos fueron colectados de manera oportunista en senderos o veredas dentro de las distintas áreas protegidas. Y fueron identificadas a través de huellas asociadas y/o análisis de ADN (Novack *et al.*, 2005). Los restos de las especies presa fueron identificados por medio de pelos y huesos presentes en los excrementos. La disponibilidad de presas fue obtenida de Baur (1998); y Novack, *et al.* (2005) y Radachowsky (2004).

Los datos de uso de hábitat y patrones de actividad fueron obtenidos de trampeos con cámara de cuatro estudios diferentes (García y Radachowsky, 2004; Novack *et al.*, 2005; Miller y Miller, 2005 y este estudio), conducidos en nueve sesiones de trapeo separadas desde marzo de 2001 a noviembre de 2005.

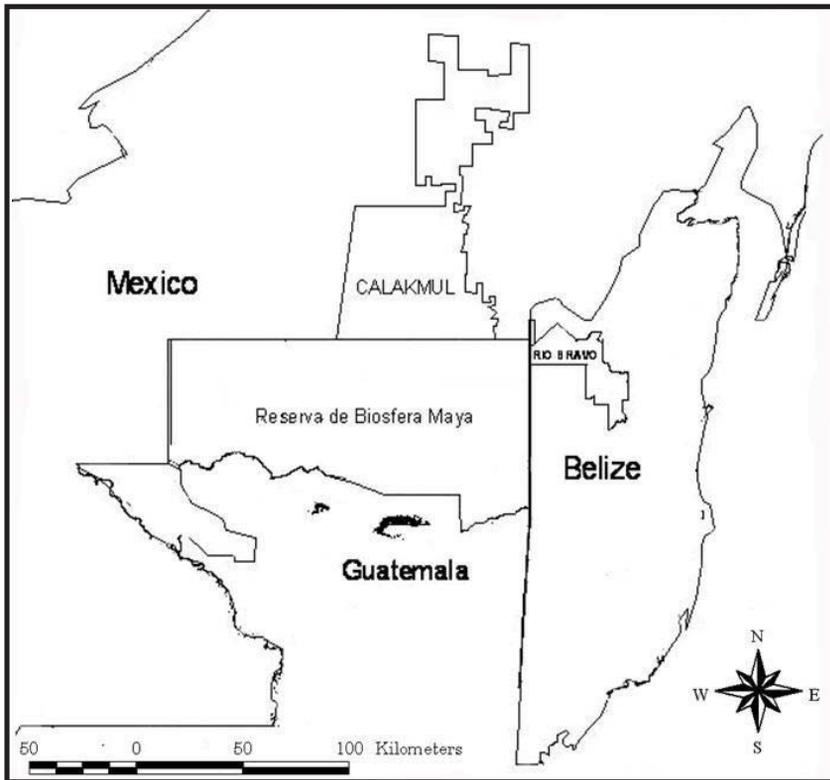


Figura 1. Área denominada Selva Maya, la cual incluye la Reserva de la Biosfera Maya (Guatemala), Reserva de Biosfera Calakmul (México) y Área de Protección Especial Río Bravo (Belize).

### Composición de la dieta

La biomasa consumida de las diferentes presas fue calculada utilizando la ecuación desarrollada por Ackerman, *et al.* (1984). El peso medio de la presa vertebrada fue calculado como la media geométrica, obtenida de la suma del producto del número de individuos y su frecuencia por su peso (g) transformado logarítmicamente (logaritmo natural) y dividido entre el número total de presas individuales (Scognamillo *et al.*, 2003). El valor de disponibilidad de presas en el medio, está dado en valores abundancia (densidad ind/km<sup>2</sup>). Para determinar la preferencia de presas, basada en las muestras aleatorias de excrementos de los depredadores, se utilizó el programa SCATMAN

---

(Hines y Link, 1995) el cual pone a prueba la hipótesis de que la frecuencia de presas en la dieta del depredador es proporcional a su disponibilidad en el medio.

### **Uso de hábitat**

Se analizó el número eventos (fotografías) independientes (no son independientes las fotografías de la misma especie, en la misma estación, en la misma noche/trampa cámara depuma y jaguar en cada tipo de hábitat. Se calculó un índice de preferencia de tipo de hábitat, dividiendo la proporción de hábitat usado dentro de la proporción de hábitat disponible las estaciones de las trampas de cámara (Manly *et al.*, 1993; Thornton *et al.*, 2005). Este índice se transformó logarítmicamente para reducir la varianza.

### **Patrones de Actividad**

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

### **Amplitud y traslape de nicho**

La amplitud de nicho para el jaguar y el puma en la Selva Maya se determinó con el índice de Smith (1982), ya que permite considerar dentro del cálculo la disponibilidad de cada recurso. Esto para las tres dimensiones del nicho: "dieta", "horario" y "hábitat". Se utilizó el programa EcoSim7.0 (Gotelli y Entsminger, 2001), el cual utiliza el índice de Pianka (1973) como índice de traslape, el cual es remuestreado en un número dado de aleatorizaciones (*Bootstrap*), con el objetivo de obtener un intervalo de confianza (Winemiller y Pianka, 1990).

## **RESULTADOS Y DISCUSION**

### **Disponibilidad de presas**

Las especies más abundantes fueron los pizotes (*Nassua narica*) y dos especies de monos (*Ateles geoffroyi* y *Alouatta pigra*). Entre las especies más escasas están el grupo formado por las tres especies de venados (*Odocoileus virginianus*, *Mazama temama* y *M. pandora*) (Cuadro 1). Los micoleones (*Potos flavus*), tamandúas (*Tamandua mexicana*) y zorros (*Urocyon cinereoargenteus*), así como los reptiles, fueron excluidos de los análisis posteriores porque carecían de datos de abundancia.

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

Especie	Peso (Kg)	densidad (d) ind/km <sup>2</sup>	d DE	Frecuencia <sup>1</sup> en dieta de puma	Frecuencia <sup>1</sup> en dieta de jaguar	Biomasa <sup>2</sup> consumida (Kg)	Biomasa consumida por puma (Kg)	Biomasa consumida por jaguar (Kg)
Cotuja	2.81	9.01	2.71	39	6	2.08	81.06	12.47
Pizote	3.18	37.73	9.62	22	41	2.09	46.01	85.74
Venados	25.99	1.84	0.49	110	17	2.89	317.86	49.12
Jabalí	29.38	4.79	7.38	2	7	3.01	6.02	21.06
Coche	17.53	5.25	1.75	21	54	2.59	54.46	140.05
Monos	7.30	29.34	9.61	18	2	2.24	40.24	4.47
Armadillo <sup>2</sup>	4.69	9.49	7.68	8	50	2.14	17.15	107.21
Tepe <sup>2</sup>	6.04	3.65	3.03	40	8	2.19	87.66	17.53
Aves	2.30	2.52	1.42	16	13	2.06	32.97	26.79
Puercoespín	2.00	***	***	2	0	2.05	4.10	0.00
Tamandua	6.15	8.61	1.01	0	3	2.20	0.00	6.59
Micoleón	3.30	***	***	8	1	2.10	16.76	2.10
Zorro	2.56	***	***	1	0	2.07	2.07	0.00

<sup>1</sup>-Frecuencia de la especie presa presente en el excremento <sup>2</sup>-Ackerman, *et al.* 1984

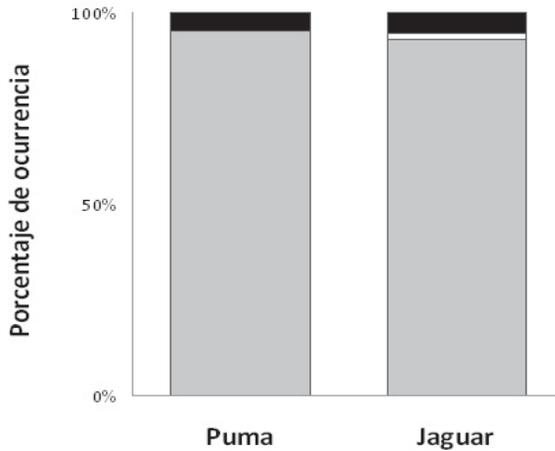


Figura 2. Porcentaje de ocurrencia de presas por taxa a partir de 206 excrementos de jaguar y 292 excrementos de puma colectadas en la Reserva de Biosfera Maya, Guatemala y Reserva de Biosfera Calakmul, México, entre 1994 y 2005. Mamífero (gris), reptil (blanco) y ave (negro).

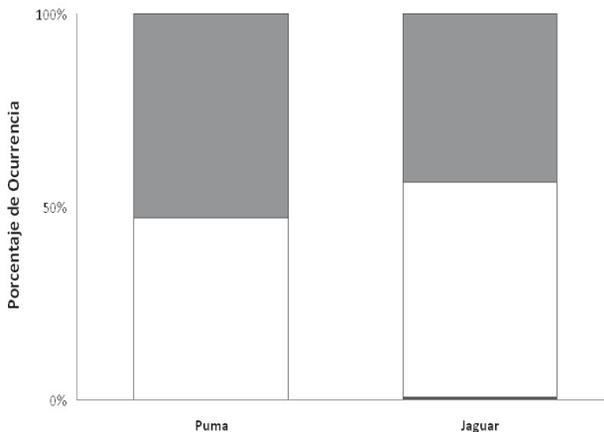


Figura 3. Porcentaje de ocurrencia de presas por tamaño a partir de 206 excrementos de jaguar y 292 excrementos de puma colectadas en la Reserva de Biosfera Maya, Guatemala y Reserva de Biosfera Calakmul, México, entre 1994 y 2005. Pequeñas <1 kg (negro), mediana 1-15kg (blanco) y grande >15 kg (gris).

## Análisis de Dieta

Se obtuvieron 206 excrementos de jaguar (n=37 Aranda y Sánchez-Cordero, 1996; n=76 Novack *et al.*, 2005; n=93 este estudio) y 292 excrementos de puma (n=15 Aranda y Sánchez-Cordero, 1996; n=145 Novack *et al.*, 2005; n=132 este estudio) colectados en diferentes áreas protegidas de la Reserva de la Biosfera Maya y Reserva de Biosfera Calakmul, desde 1994 hasta 2005.

Los Pumas consumieron al menos 17 especies de presas diferentes, de las cuales los mamíferos corresponden al 95% y las aves el 5% (Figura 2). Las presas grandes (> 15 kg) componen el 53%, las presas medianas (1-14 kg) el 47% de biomasa consumida (Figura 3). No se encontraron restos de presas pequeñas en los excrementos analizadas. El grupo venados compone el 44% de biomasa consumida, seguida en orden de importancia por el tepezcuintle (*Cuniculus paca*; Tepe en Cuadro 1), que compone el 12% (Figura 4). El peso promedio de presas vertebradas para el puma fue de 9.12 kg. Las presas preferidas, fueron los venados, tepezcuintle, cotuza (*Dasyprocta punctata*) y las aves (*Meleagris ocellata*, *Crax rubra* y *Tinamus major*), lo cual sugiere que el puma no escogió sus presas de una manera aleatoria ( $\chi^2 = 947.08$ ,  $g.l. = 8$ ,  $P < 0.0001$ ). Las especies menos consumidas fueron los monos, el jabalí (*Tayassu pecari*) y el armadillo (*Dasyurus novemcinctus*). La amplitud de nicho trófico fue de 0.69.

Los jaguares también consumieron al menos 17 especies de presas diferentes, de las cuales los mamíferos correspondieron el 93%, las aves el 5% y los reptiles el 2% de la biomasa consumida (Figura 2). Por tamaño, las presas grandes componen el 43%, las presas medianas el 56% y las presas pequeñas componen tan solo el 1% de la biomasa consumida (Figura 3). El peso medio de presas vertebradas para el jaguar fue de 8.89 kg. El jaguar presentó un patrón de dieta selectiva (Figura 4), en la cual en orden de uso, las presas principales fueron, coche de monte (*Tayassu tajacu*), pizote (*Nassua narica*) y el armadillo, las cuales fueron cazadas en una mayor proporción a su abundancia. ( $\chi^2 = 189.1$ ,  $g.l. = 8$ ,  $P < 0.0001$ ). Las especies menos consumidas fueron los monos y el jabalí. La dieta del jaguar fue significativamente diferente a la del puma ( $\chi^2 = 172.01$ ,  $g.l. = 8$ ,  $P < 0.0001$ ). La amplitud de nicho para el jaguar, fue de 0.80. El índice para el traslape de nicho trófico entre el jaguar y el puma fue de 0.51 (DE 0.19).

## Uso de Hábitat y Patrones de Actividad

En los cuatro estudios diferentes (García y Radachowsky, 2004; Novack *et al.*, 2005; Miller y Miller, 2005 y este estudio), conducidos en nueve sesiones de trampeos separadas, con un promedio de cuatro semanas por sesión, desde marzo de 2001 a noviembre de 2005, se utilizaron 82 puntos de trampas cámara, distribuidas en un total de 66,282 ha, durante 3,116 días/trampas-cámara (24 horas). De estos puntos, 62.6% se

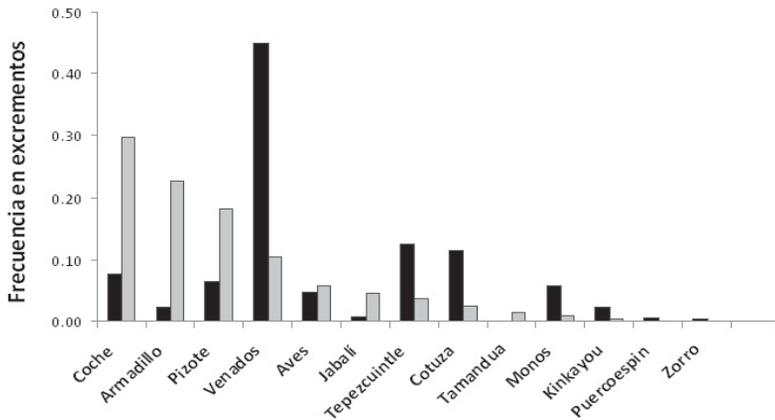


Figura 4. Proporción de consumo de presas encontrada en 206 excrementos de jaguar (barras grises) y 292 excrementos de puma (barras negras) colectadas en la Reserva de Biosfera Maya, Guatemala y Reserva de Biosfera Calakmul, México. Entre 1994 y 2005. Grupo venados (*Odocoileus virginianus*, *Mazama americana* y *M. pandora*), Grupo Aves (*Meleagris ocellata*, *Crax rubra* y *Tinamus major*).

instaló en bosque alto y 37.4% en bosque bajo. Estos porcentajes se calcularon en base a fotografías satelitales analizadas por el centro de información geográfica SEMEC/CONAP.

La abundancia relativa fue de 2.18 jaguares y 2.31 pumas por cada 100 días/trampas-cámara. Se obtuvieron 72 y 68 registros fotográficos de pumas y jaguares respectivamente. Se obtuvieron 19 foto-capturas de jaguares y pumas en el mismo punto, de los cuales cuatro se foto-capturaron en los mismos días/trampas-cámara.

Los pumas presentaron un patrón de actividad diaria principalmente, crepuscular, donde el 48.9% de actividad ocurrió entre 6:00-8:00, y 18:00-20:00 horas. Fueron especialmente activos durante la mañana, presentando una diferencia significativa con relación a la actividad diaria en períodos de dos horas ( $\chi^2=27.30$ ,  $g.l.=11$ ,  $P=0.004$ ). En la amplitud de nicho horario, obtuvo un valor de 0.86. El puma utilizó el bosque alto de acuerdo a su disponibilidad y evitó el bosque bajo (Bonferroni =0.85,  $P < 0.05$ ) (Cuadro 2).

Los jaguares fueron significativamente más activos durante las horas nocturnas (en intervalos de dos horas) ( $\chi^2 = 27.25$ ,  $g.l. = 11$ ,  $P=0.004$ ), donde el 70.9% de su actividad diaria ocurrió entre las 19:00 y 2:00 horas. El valor de amplitud de nicho fue de 0.86. El jaguar utiliza el bosque alto y bajo de acuerdo a su disponibilidad (Cuadro 2).

En general, ambos, pumas y jaguares fueron más activos en la noche (Figura 5). No se encontró diferencia significativa en el patrón de actividad en el uso de horarios entre ambos ( $\chi^2=14.54$ ,  $g.l.=11$ ,  $P=0.25$ ). No existió diferencia en el patrón de distribución entre pumas y jaguares. Ambos se distribuyeron de una manera similar entre los parches de bosque bajo y alto. El traslape de nicho "hábitat" obtuvo un valor de (Pianka 0.93, DE 0.02). Este valor sugiere que ambos, puma y jaguar están ocupando los dos tipos de hábitat disponible y no se presenta segregación en esta dimensión del nicho.

A pesar del traslape considerable en las presas, el jaguar y el puma tuvieron dietas significativamente diferentes donde al contrario de lo presentado en otros estudios (Emmons, 1987; Irriarte *et al.*, 1991; Oliveira, 2002; Polisar *et al.*, 2003; Scognamillo *et al.*, 2003; Taber *et al.*, 1997), el puma prefirió en promedio presas ligeramente mas grandes que el jaguar, principalmente venados; observaciones que

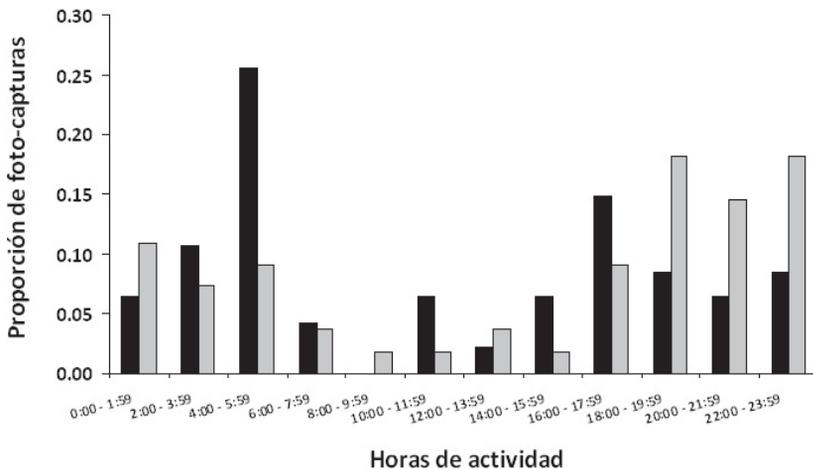


Figura 5. Proporción de fotografías de cada una de las especies, jaguar (n=55; barras grises) y puma (n=57; barras negras) por periodos de dos horas, basado en la Reserva de la Biosfera Maya, durante 1999 al 2005.

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

Tipo de Hábitat	Períodos de muestreo Cámara	Índice de Selección	
		Puma	Jaguar
Bosque Alto	1951	1.07	0.99
Bosque Bajo	1165	0.85 (-)	1.01

concuerdan con lo reportado por Novack y colaboradores (2005). Esto se puede explicar en parte a que en la Selva Maya, los jaguares son relativamente más pequeños comparados con los de Sur América (Hoogestein y Mondolfi, 1996), siendo en algunas ocasiones incluso más pequeños que los pumas (obs. pers.). A través de las foto capturas y animales en cautiverio provenientes de el área de estudio). Aunque la diferencia en el tamaño de presas consumidas pudo estar ligeramente exagerada por el hecho de haber promediado el peso de los cabritos con el de los venados de cola blanca, la tendencia, coincide con lo observado, donde los pumas consumieron una gran cantidad de venados (el tercer animal mas pesado en la Selva Maya solo después de el tapir y el jabalí), los cuales estuvieron muy poco representados en la dieta de ambos felinos.

La importancia de presas grandes en la dieta no concordó con su disponibilidad en el medio (Novack *et al.*, 2005; Radachowsky, 2004), por lo que se evidencia la preferencia hacia este grupo. En el Neotrópico existen pocas especies que puedan considerarse como realmente grandes y solamente el tapir y jabalí adulto podrían sobrepasar el límite de una presa de fácil sometimiento para ambos depredadores. De hecho, los jaguares atacan tapires, pero en muchas ocasiones no consiguen derribarlos o matarlos (Emmons, 1987 y obs. pers). En contraste las especies sujetas a mayor depredación poseen un tamaño adecuado para ser sometidos y caen en el área de traslape entre ambos depredadores; en este caso los coches de monte y pizotes estuvieron en esta clase. Jaguares y pumas cazaron un numero similar de especies de presas (17, aunque no todas iguales), la amplitud de nicho trófico del jaguar (0.80) indica que estuvo cazando una mayor variedad de especies de presas en contraste a como lo hizo el puma (0.69). La selectividad del puma a venados y tepezcuintle podría explicar esta diferencia.

Los niveles más altos de traslape de nicho se han observado en varias especies de carnívoros (Major y Sherburne, 1987; Ray, 1996; Wasser, 1980), lo cual

---

indica que los traslapes altos no son raros. Pimm (1991) señaló que puede haber un traslape extensivo entre depredadores en la explotación de presas comunes y abundantes, y en este caso la segregación ocurriría a través de la selección de presas diferentes, más raras y menos comunes. Este puede ser el caso entre el jaguar y el puma en la Selva Maya, donde el puma prefirió a los venados (1.84 ind/km<sup>2</sup>) y el jaguar a los coches de monte (5.25 ind/km<sup>2</sup>).

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

La diferencia en la dieta entre los dos carnívoros parece ser lo suficientemente amplia para permitir la simpatría espacial y temporal, limitando la competencia intraespecífica. Este patrón se á observado también en otros estudios, como el reportado para el jaguar y puma en los Llanos de Venezuela (Polisar, 2000; Scognamillo *et al.*, 2003) y para tigre (*Panthera tigris*), leopardo (*Panthera pardus*) y perro salvaje (*Cuon alpinus*) en India (Karanth y Sunquist, 1995). Ambos felinos son generalistas y siguen un patrón de alimentación oportunista, sin embargo cada uno tiene tendencia a determinado tipo de preseas. Como depredadores eficientes, aceptan las presas potenciales que encuentran cuando el alimento es escaso o impredecible, y presentan una gran selectividad cuando el alimento es común (Emler, 1966; MacArthur y Pianka, 1966; Sunquist y Sunquist, 1989).

La dieta en la Selva Maya tiende a ser menos especializada que la observada en el Hato Piñero en Venezuela (Scognamillo, *et al.*, 2003) y similar a la encontrada en la selva lluviosa de Perú y Belice (Emmons, 1992; Rabinowitz y Nottingham, 1986). En contraste con lo observado, por ejemplo, en la comunidad de felinos de la pradera africana, donde existen felinos oportunistas como los leopardos y otros especializados adaptados para la persecución cursorial de pequeñas presas (*Acinonyx jubatus* y *Felix caracal*) y persecución comunal de grandes presas (*Panthera leo*) (Schaller, 1972), la Selva Maya puede soportar únicamente felinos solitarios altamente oportunistas, debido a la menor productividad de presas de ésta frente a las praderas africanas.

---

Se ha sugerido que cuando dos especies de carnívoros simpátricos son muy parecidas en términos de tamaño corporal, puede ocurrir la competencia por explotación de recursos (Park, 1962) y que la respuesta más común para facilitar la coexistencia es la división del hábitat (Jonson *et al.*, 1996). Sin embargo, en la Selva Maya la división en el nicho parece ocurrir en un mayor grado en la dimensión trófica que en las otras dos dimensiones (hábitat y horario). El traslape en el hábitat entre el jaguar y el puma fue casi completo (Pianka=0.93), en muchas ocasiones ambas especies traslapan sus ámbitos hogareños, de igual forma ambos utilizan las mismas sendas de desplazamiento y áreas de caza. Sin embargo las trampas cámara no dan información detallada en este sentido, para formular conclusiones definitivas y se pueden comprobar con la ayuda telemetría.

Los patrones de uso de horario de actividad, son muy similares, siendo ambos, mas activos durante la noche que durante el día. Esta preferencia puede deberse a que la noche les proporciona cierta ventaja sobre sus presas, ya que pueden acercarse mas a ellas sin ser detectados. Una segunda explicación podría ser que los felinos están aprovechando las horas más frescas para desplazarse y cazar, de esta manera evitan el esfuerzo extra que conlleva realizar actividades físicas durante las horas más cálidas del día. Esta explicación se ve apoyada por el hecho de que las principales presas del jaguar y del puma, es decir los venados, pizotes y los coches de monte, presentan una mayor actividad (analizado a través de las trampas de cámara) en las horas diurnas, especialmente al medio día. Esto podría ser una estrategia para evitar a los depredadores. Otra explicación más podría ser una combinación de las dos anteriores. Tal como lo sugiere Sunquist, (1981) y Emmons (1987), el alto nivel de actividad que presenta el puma y el jaguar durante la noche, probablemente está asociado a los patrones de actividad de sus presas así como al tipo de actividades de sus presas que son más detectables y/o vulnerables.

El uso del "bosque bajo" que ambos, jaguares y pumas presentaron (Cuadro 2) puede estar relacionado al hecho de que en este tipo de hábitat, generalmente, se encuentran los reservorios de agua conocidos como "aguadas". Por lo que presas y por consiguiente depredadores se congregan en estas áreas, especialmente en la época seca (obs. pers.). En algunos estudios se ha observado que existe segregación espacial entre el jaguar y el puma (Crawshaw y Quigley, 1991; Schaller y Crawshaw, 1980) sin embargo, en este estudio al igual que en Nuñez *et al.* (2002) en Jalisco, México y Scognamillo *et al.* (2003) en los llanos de Venezuela, no existe segregación espacial entre ambos felinos, aún así, existe segregación en la dieta (Figura 4), al igual que en Jalisco (Nuñez *et al.*, 2002).

Con base en evidencia de estudios de campo, registros paleontológicos y comparaciones con otros depredadores de otras partes del mundo, Oliveira (2002) sugiere que la dominancia de los jaguares sobre los pumas (en términos de segregación espacial, donde los jaguares ocupan las mejores zonas de caza y los pumas son

---

desplazados a las áreas menos productivas) es el resultado de la mayor masa corporal del jaguar. Las observaciones de Jalisco y ahora de la Selva Maya apoyan esta idea ya que en estos lugares, donde, el tamaño corporal de ambos felinos estuvo dentro del mismo rango, no se observó segregación espacial. Aunque la selección de hábitat a esta escala, no es un factor determinante que facilite la coexistencia entre el jaguar y el puma en la Selva Maya, puede ser posible que la segregación a pequeña escala si lo sea.

Es posible que estos depredadores utilicen diferentes partes del bosque en diferente momento, tal como sugieren Emmons (1987), y Aranda y Sánchez-Cordero (1996). Núñez y colaboradores (2002) reportaron que los ámbitos hogareños de los jaguares y los pumas se traslapan; que ambas especies están activas a las mismas horas del día, que no comen las mismas presas y que utilizan los mismos hábitats, es decir resultados muy similares a los obtenidos en este estudio. Sin embargo advierten que estos patrones conductuales y ecológicos pudieran estar en gran medida influenciados por la perturbación humana histórica de la región de Chamela-Cuixmala (México). Estos autores sugieren que, históricamente, pumas y jaguares pudieron segregarse espacialmente. Aunque la selva Maya posee perturbaciones de origen antropogénico, no presenta el mismo patrón de perturbación que estos autores mencionan.

La Selva Maya es muy extensa, está cubierta por bosque original casi en su totalidad, muchas zonas son remotas y con presencia humana casi inexistente y con cambios en la estructura vegetal mínimos, por lo que la segregación histórica que el autor ha sugerido, no parece ser el caso en la Selva Maya. Muchos autores y este estudio sugieren que los pumas evitan zonas muy húmedas y/o pantanosas, aun así observaciones personales durante este estudio y otros realizados en la costa del Caribe de Guatemala y Nicaragua (donde existen gran cantidad de humedales y pantanos) demuestran que los pumas también habitan las áreas más húmedas, como lo son los bajos, bosques costeros estacionalmente inundables y el bosque de manglar. Según lo anteriormente expuesto, se puede considerar que la división de hábitat observada en otros lugares es el resultado de la preferencia de los felinos a determinadas presas y a la abundancia de éstas, las cuales a su vez prefieren determinados hábitat sobre otros. El factor más probable que facilita la coexistencia de jaguares y pumas en la Selva Maya es la adecuada disponibilidad de presas medianas y grandes, que podría estarse dando en combinación con una segregación espacial a escala final.

### **Implicaciones para la conservación**

Es clara la probable consecuencia de la competencia entre los depredadores y los habitantes locales, de hecho las principales presas de los humanos en el área de la

---

Selva Maya son: venados, coches de monte, armadillos y tepezcuintles, exactamente los mismos que prefieren el puma y el jaguar (Balas 2002; Baur, 1998; Morales y Morales, 1997). Por lo que la cacería de subsistencia sin regulación podría impactar negativamente a las densidades de estas presas, las cuales se ven afectadas por humanos y depredadores. Los depredadores, al contar con una base de presas adecuada rara vez atacaran al ganado (Hoogesteijn, 2001), es por ello que la mejor manera de evitar los posibles conflictos entre depredadores y animales domésticos es mantener un número adecuado de las presas principales para estos depredadores.

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

### AGRADECIMIENTOS

El apoyo financiero y logístico para la realización de este trabajo fue proporcionado por Wildlife Conservation Society Guatemala. Agradecemos especialmente a R. Balas, por haber facilitado la obtención de los datos para este estudio. A IdeaWild por haber donado equipo. A A. Novack por compartir, desinteresadamente, sus datos y realizar importantes sugerencias. Así también este trabajo se benefició sustancialmente con los comentarios de: J.E. López, J. Polisar, E. Núñez, D. Thornton, y J. Soto.

### LITERATURA CITADA

- Ackerman, B., E. Lindzey y T. Hempker. 1984. Cougar food habits in southern Utah. *Journal Wildlife Management*, 48:147-155.
- Aranda, M y V. Sánchez-Cordero. 1996. Prey spectra of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in tropical forests of México. *Studies Neotropical Fauna and Environment*, 31:65-67

- 
- Balas, R. 2002. *Impactos secundarios de las industrias extractivas en la Reserva de la Biosfera Maya*. Documento interno, Wildlife Conservation Society, Peten Guatemala.
- Baur, E. 1998. *Final report: Study of subsistence hunting in the forestry concesión of Carmelita, San Andres, Peten*. Propeten/Conservation International.
- Crawshaw, P. y H. Quigley. 1991. Jaguar spacing, activity, and habitat use in a seasonally flooded environment in Brazil. *Journal of Zoology*, 223:357-370.
- Emler, J. 1966. The role of time and energy in food preference. *The American Naturalist*, 100:611-617.
- Emmons, L. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a Neotropical rainforest. *Behavior Ecology and Sociobiology*, 20:271-283
- Emmons, L. 1992. Tamaño corporal y estrategias de alimentación. Pp. 62-63, en: *Felinos*. (J., Seidensticker y S. Lumpkin, eds.) Encuentro Editorial S.A. Barcelona, España.
- García, R. y J. Radachowsky. 2004. *Evaluación ecológica rápida del Parque Nacional Mirador-Río Azul*. En *CD Monitoreo de la integridad ecológica en las Áreas Protegidas de tres bioregiones en Guatemala*. WCS, CONAP, FIPA y USAID.
- Gotelli, N. y G. Entsminger. 2001. *EcoSim: Null models software for ecology*. Version 7.0. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>, [8 de noviembre de 2005]
- Hines J. y W. Link, 1995. Program "SCATMAN". USGS (Biological Resources Division Patuxent Wildlife Research Center, en: <http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software>, [8 de noviembre de 2005]
- Holdridge, L.W. Genke, W. Hatheway, T. Liang y J. Tosi. 1971. *Forest environment in tropical life zones: a pilot study*. Oxford: Pergamon Press.
- Hoogesteijn, R. 2001. *Manual on the problems of depredation caused by jaguars and pumas on cattle ranches*. New York: Jaguar Conservation Program, Wildlife Conservation Society.
- Hoogesteijn, R. y E. Mondolfi. 1996. *El jaguar. Tigre americano*. Armitaño Editores, Caracas, Venezuela.
- Iriarte, J., W. Franklin, y W. Jhonson. 1991. Feeding ecology of the Patagonian puma in Southernmost Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 64:145-156.
- Johnson, W., T.K., Fuller y W.L., Franklin. 1996. Sympatry in canids: a review and assessment. Pp.189-219, en: *Carnivore behaviour, ecology and evolution* (J.L., Gittleman, ed.). Vol. 2. Cornell University Press, U.S.A.
- Jorgerson, J. y K. Redford. 1993. *Humans and big cats as predators in neotropics*. Pp. 314-338, en: *Mammals as predators*. Symposium of Zoological Society of London (N. Dunstone y M. Gorman, eds.) Clarendon Press, Oxford.
- Karant, K. y M. Sunquist. 1995. Prey selection by tigre, leopard and dhole in tropical forest. *Journal of Animal Ecology*, 64:439-450.
- MacArthur, R. y R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergent and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101:377-385
- MacArthur, R.H., y E.R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100:603-609.
- Major, M. y J. Shernurne. 1987. Interspecific relationship of coyotes, bobcats and red foxes in Western Maine. *Journal of Wildlife Management*, 51:606-616.

- 
- Manly, B., L. McDonald, y D. Thomas. 1993. *Resource selection by animals*. Chapman and Hall, London, United Kingdom.
- Miller, C. y B. Miller. 2005. *Jaguar density in La Selva Maya*. Reporte para Wildlife Conservation Society.
- Morales, J. y C. Morales. 1997. *Registro de la actividad de cacería en temporada de extracción de resina de chicle en Uaxactún, Reserva de la Biosfera Maya, Petén, Guatemala. Fase I*. Informe final. ONCA. Flores, Petén, Guatemala.
- Novack, A., M. Main, M. Sunquist y R. Labsky. 2005. Foraging ecology of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in hunted and non-hunted sites within the Maya Biosphere Reserve, Guatemala. *Journal of Zoology (London)*, 267:167-178.
- Núñez, R. B. Miller, y F. Lindzey. 1998. *Home Range, activity and habitat use by jaguars and pumas in a neotropical dry forest of Mexico*. Seventh International Congress (Abstracts). Acapulco, Mexico.
- Núñez, R., B. Miller y F. Lindzey. 2002. Ecología del jaguar en la reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. Pp. 107–126, en: *El Jaguar en el Nuevo Milenio*, Ediciones Científicas Universitarias, Universidad Nacional Autónoma de México/Wildlife Conservation Society, México, D.F.
- Oliveira, T. 2002. Ecología comparativa de la alimentación del jaguar y el puma en el Neotrópico. Pp. 265-288, en: *Jaguars en el Nuevo Milenio*. Universidad Nacional Autónoma de México and Wildlife Conservation Society. México, D.F.
- Park, T. 1962. Beetles, competition and populations. *Science*, 138:1369-1375.
- Pianka, E. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 53-74.
- Pimm, S. 1991. *The balance of nature: Ecological issues in the conservation of species and communities*. Universidad of Chicago Press, Chicago.
- Polisar, J.D. 2000. *Jaguars, pumas, their prey base, and cattle ranching: ecological perspectives of a management issue*. PhD dissertation, University of Florida.
- Polisar, J., I. Maxit, D. Scognamillo, L. Farell, M. Sunquist y J. Eisenberg. 2003. Jaguars, pumas, their prey base, and cattle ranching: ecological interpretation of a management problem. *Biological Conservation*, 109:297-310.
- Rabinowitz A. y B. Nottingham. 1986. Ecology and behavior of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *Journal of the Zoological Society of London*, 210:149-159.
- Radachowsky, J. 2004. *Efectos ecológicos del aprovechamiento de madera certificada en las concesiones forestales en el norte de Guatemala*. En CD Monitoreo de la integridad ecológica en las Áreas Protegidas de tres bioregiones en Guatemala. WCS, CONAP, FIPA y USAID.
- Ray, J. 1996. *Resource use patterns among mongooses and other carnivores in Central Africa rainforest*. Tesis de doctorado, Universidad de Florida, Gainesville.
- Reyna-Hurtado, R. y W. Tanner. 2005. Habitat preference of ungulates in hunted and nonhunted areas in the Calakmul forest (Southern Mexico). *Biodiversity and Conservation*, 16:743-756.
- Sanderson, W., C. Chetkiewicz; R. Medellín, A. Rabinowitz, K. Redford, J. Robinson y A. Taber. 2002. *Un análisis geográfico del estado de conservación y distribución de los*

- 
- jaguars a través de su área de distribución*. Pp 551, en: *El Jaguar en el Nuevo Milenio*. Universidad Nacional Autónoma de México/Wildlife Conservation Society. México, D. F.
- Schaller, G. 1972 *The Serengeti Lion*. University of Chicago Press.
- Schaller, G. y P. Crawshaw. 1980. Movement patterns of jaguars. *Biotropica*, 12:161-68.
- Schoener, T. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185:27-39.
- Schulze, M. y D. Whitacre. 1999. A classification and ordination of the tree community of Tikal National Park, Peten, Guatemala. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 41:169-297.
- Scognamillo, D., I. Maxit, M. Sunquist y J. Polisar. 2003. Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuela llanos. *Journal of Zoology (London)*, 259:269-279.
- Smith, E. 1982. Niche breadth, resource availability and inference. *Ecology*, 63:1675-1681.
- Sunquist, M. 1981. The Social organization of tigers (*Panthera tigris*) in Royal Chitawan National Park, Nepal. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 336:1-98.
- Sunquist, M y F. Sunquist. 1989. Ecological constraints on predation by large felids. *Carnivore behavior, ecology and evolution*, 1:283-301.
- Taber, A., A. Navarro, N. Neris y F. Colman. 1997. The food habits of sympatric puma and jaguar in the paraguayan Chaco. *Biotropica*, 29:204-213.
- Thornton, D., M. Sunquist y M. Main. 2005. Ecological separation within newly sympatric populations of coyotes and bobcats in South-Central Florida. *Journal of Mammalogy*, 85:973-982.
- Wasser, P. 1980. Small nocturnal carnivores: Ecological studies in the Serengeti. *African Journal of Ecology*, 18:167-185.
- Winemiller, K. y E. Pianka. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs*, 60:27-55.