



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD

GANADERÍA

**PREFERENCIAS ALIMENTARIAS Y SU RELACIÓN
CON LA BIOENERGÉTICA DEL JAGUAR (*Panthera
onca*) EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA SIERRA
DEL ABRA TANCHIPA, SAN LUIS POTOSÍ, MÉXICO**

LUIS ADRIÁN SILVA CABALLERO

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

2019

**CARTA DE CONSENTIMIENTO DE USO DE LOS DERECHOS DE AUTOR Y
DE LAS REGALIAS COMERCIALES DE PRODUCTOS DE INVESTIGACION**

En adición al beneficio ético, moral y académico que he obtenido durante mis estudios en el Colegio de Postgraduados, el que suscribe LUIS ADRIÁN SILVA CABALLERO, Alumno (a) de esta Institución, estoy de acuerdo en ser partícipe de las regalías económicas y/o académicas, de procedencia nacional e internacional, que se deriven del trabajo de investigación que realicé en esta institución, bajo la dirección del Profesor OCTAVIO C. ROSAS ROSAS, por lo que otorgo los derechos de autor de mi tesis

PROPRIEDADES ALIMENTARIAS Y SU RELACIÓN CON LA DIOXIBERÉTICA DEL CAJAL (Nombre en reserva)

SIERRA DEL ABRA TANCHIPA, SAN LUIS POTOSÍ, MÉXICO

y de los productos de dicha investigación al Colegio de Postgraduados. Las patentes y secretos industriales que se puedan derivar serán registrados a nombre del colegio de Postgraduados y las regalías económicas que se deriven serán distribuidas entre la Institución, El Consejero o Director de Tesis y el que suscribe, de acuerdo a las negociaciones entre las tres partes, por ello me comprometo a no realizar ninguna acción que dañe el proceso de explotación comercial de dichos productos a favor de esta Institución.

Montecillo, Mpio. de Texcoco, Edo. de México, a 22 de JULIO de 2019

Firma del
Alumno (a)

Vo. Bo. del Consejero o Director de Tesis

La presente tesis, titulada: **Preferencias alimentarias y su relación con la bioenergética del jaguar (*Panthera onca*) onca en la Reserva de la Biosfera Sierra del Abra Tanchipa, San Luis Potosí, México**, realizada por el alumno: **Luis Adrián Silva Caballero**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

DOCTOR EN CIENCIAS
RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD
GANADERÍA

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO:



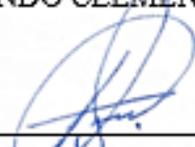
DR. OCTAVIO CÉSAR ROSAS ROSAS

ASESOR:



DR. FERNANDO CLEMENTE SÁNCHEZ

ASESOR:



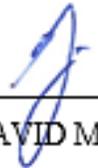
DR. LUIS ANTONIO TARANGO ARÁMBULA

ASESOR:



DR. JOSÉ LUIS ALCÁNTARA CARBAJAL

ASESOR:



DR. GERMÁN DAVID MENDOZA MARTÍNEZ

Montecillo, Texcoco, México, 22 de julio de 2019

PREFERENCIAS ALIMENTARIAS Y SU RELACIÓN CON LA BIOENERGÉTICA DEL JAGUAR (*Panthera onca*) EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA SIERRA ABRA TANCHIPA, SAN LUIS POTOSÍ, MÉXICO

Luis Adrián Silva Caballero, Dr.
Colegio de Postgraduados, 2019

RESUMEN

Las interacciones de los animales silvestres, como lo es la depredación, tienen consecuencias a diversos niveles de los ecosistemas, aquellas que involucran a los grandes carnívoros, llegan a generar profundas repercusiones en su composición y funcionamiento. La depredación contribuye notablemente al flujo y conservación de energía, asimismo interviene de manera importante en la regulación de poblaciones. Generalmente, el consumo de presas por parte de los depredadores se ve regulado por la abundancia y disponibilidad de éstas, así como por las necesidades energéticas de los primeros. El jaguar (*Panthera onca*) es el felino más grande del continente y el único representante del género *Panthera* en América, no obstante, se considera que existe muy poca información cuantitativa sobre aspectos importantes de su ecología de poblaciones, historia de vida y patrones de actividad. En particular, respecto a la ecología alimentaria existen muchas suposiciones y conjeturas en cuanto a la obtención y uso de la energía por estos depredadores. El presente estudio analiza, mediante el uso de equipo de telemetría GPS los requerimientos energéticos de los jaguares que habitan la Reserva de la Biosfera Sierra del Abra Tanchipa. Durante 2016, se capturaron 3 individuos de *P. onca*, un adulto (JM01) y 2 subadultos (JM02, JH01) en dicha Reserva, los cuales fueron dotados de collares satelitales. Mediante el seguimiento exhaustivo de dichos individuos y el análisis de sus sitios de caza ($n = 29$) se registraron 37 presas muertas, siendo el *Pecari tajacu*, *Bos taurus* y *Odocoileus virginianus* las presas mayormente consumidas. Estas presas representaron un consumo total de 1,790.54 kg de biomasa por parte de los individuos monitoreados, los cuales, a su vez, tuvieron ámbitos hogareños de entre 62.05 y 440.0 km². Con base en estos datos se construyó un modelo aditivo de los requerimientos energéticos del jaguar en la Reserva de la Biosfera Sierra del Abra Tanchipa.

Palabras clave: alimentación, bioenergética, carnívoro, ecología, *Panthera onca*, México.

**FOOD PREFERENCES AND THEIR RELATIONSHIP WITH THE BIOENERGETICS
OF JAGUAR (*Panthera onca*) IN THE SIERRA DEL ABRA TANCHIPA BIOSPHERE
RESERVE, SAN LUIS POTOSI, MEXICO.**

Luis Adrián Silva Caballero, Dr.
Colegio de Postgraduados, 2018

ABSTRACT

The interactions of wild animals, such as predation, have consequences at various levels of ecosystems, those that involve large carnivores, have profound repercussions on the composition and functioning of these. Predation contributes notably to the flow and conservation of energy while at the same time intervening in an important way in the regulation of populations. Generally, the consumption of prey by predators is regulated by the abundance and availability of the first ones as well as the energy needs of the predators. The jaguar (*Panthera onca*) is the largest feline on the continent and the only representative of the genus *Panthera* in America, however it is considered that there is very little quantitative information on important aspects of its population ecology, life history and activity patterns. In particular, in respect to food ecology, there are many assumptions and conjectures regarding the obtaining and use of energy by these predators. The present study analyzes, through the use of telemetry equipment, the energy requirements of the jaguars that inhabit the Sierra del Abra Tanchipa Biosphere Reserve. During 2016, 3 individuals of *P. onca*, one adult (JM01) and 2 subadults (JM02, JH01) were captured in that Reserve, which were equipped with satellite collars. Through the exhaustive monitoring of these individuals and the analysis of their hunting sites ($n = 29$), 37 dead prey have been recorded, with *Pecari tajacu* and *Odocoileus virginianus* being the most consumed prey. These prey represented a total consumption of 1,790.54 kg of biomass by the monitored individuals, who, in turn, had home ranges of between 62.05 and 440.0 km². Based on these data, an additive model of the jaguar's energy requirements was built in the Sierra del Abra Tanchipa Biosphere Reserve.

Keywords: feeding, bioenergetics, carnivore, ecology, *Panthera onca*, Mexico

DEDICATORIA

A mi madre, Soledad Caballero, que con su ejemplo y tenacidad me enseñó a luchar por aquellas cosas que valen la pena... con toda el alma

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el financiamiento otorgado durante el programa doctoral, significó un apoyo invaluable para la realización de este trabajo de investigación. Igualmente, al Programa de Especies Prioritarias de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) por los fondos para el desarrollo del proyecto en campo a través del Programa de Conservación de Especies en Riesgo (PROCER) durante 2015 y 2016. A la Dirección General de Vida Silvestre (DGVS) de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) por los permisos para la captura de los ejemplares. Al Colegio de Postgraduados (COLPOS), al Campus Montecillo y Campus San Luis Potosí, por el apoyo con vehículos para el trabajo de campo así como por el soporte en temas administrativos y de logística. Asimismo al Departamento de Medicina Veterinaria de Africam Safari por su apoyo en campo para las contenciones químicas, en particular a los Médicos Veterinarios Zootecnistas Marco Benítez, Osvaldo Martínez y Alejandra Hernández; igualmente el parque apoyo con fondos, materiales e insumos para el trabajo de campo.

Al Dr. Octavio C. Rosas-Rosas por darme la oportunidad de seguir formándome como un investigador, pero sobre todo como manejador de fauna silvestre, por enseñarme con su ejemplo y liderazgo como llevar a buen puerto una investigación científica a pesar de toda la ‘entropía’ en el sistema. Agradezco todo el apoyo y la confianza durante todo el tiempo que duró el proyecto, en el cual siempre estuvo involucrado. Esta investigación no hubiera tenido los mismos resultados sin la orientación y sugerencias de los miembros de mi consejo particular: Dr. Fernando Clemente Sánchez, Dr. Luis Antonio Tarango Arámbula, Dr. José Luis Alcántara Carbajal y Dr. Germán David Mendoza Martínez.

Un agradecimiento especial a la dirección del Reserva de la Biosfera Sierra del Abra Tanchipa (RBSAT), a su director el M en C. Alejandro Durán Fernández y a todo el equipo de técnicos, por su asistencia, apoyo logístico y acceso seguro al área de estudio. De la misma manera, al Desarrollo Ganadero “El Peñón” por permitirnos hacer uso de sus instalaciones y desplegar nuestro aparato de capturas durante varias temporadas. A las autoridades de los Ejidos Laguna del Mante, Los Sabinos Núm. 2, Las Palmas en San Luis Potosí y El Olímpico en Tamaulipas.

A los colegas, compañeros y amigos que desinteresadamente participaron en el trabajo de campo, es especial a Anuar Hernández-SaintMartín, Elizabeth J. Painter, Mauricio Sánchez y María Margalef. Asimismo, agradezco a los miembros del Comité de Vigilancia Ambiental del Ejido Laguna del Mante por su apoyo en las labores extenuantes en la Sierra, principalmente a Hermelindo Guzmán, Lorenzo Rodríguez, Javier Castillo y Agustín Hernández. También agradezco a Tony Rivera, Isidro Morales, Javier Ramírez y Amado Aradillas, su experiencia y entrega en campo fue insuperable.

A mi familia, mi madre y hermanos, quienes siguen creyendo en mí y siempre me han apoyado incondicionalmente en todas mis empresas, por descabelladas que parezcan. Por los sacrificios, esfuerzos y consejos.

A Tatiana, mi compañera de vida, te has convertido en mi pilar y mi fortaleza en los momentos más aciagos. Te agradezco todo el impulso, el inmenso amor y la comprensión que me das y sin los cuales no hubiera podido concluir esta etapa.

“In wildness is the salvation of the world”

Henry David Thoreau



CONTENIDO

| | |
|--|------|
| RESUMEN | iv |
| ABSTRACT | v |
| LISTA DE TABLAS | xiii |
| LISTA DE FIGURAS | xiv |
| INTRODUCCIÓN GENERAL | 1 |
| PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA | 4 |
| OBJETIVOS | 5 |
| General | 5 |
| Específicos | 5 |
| HIPÓTESIS | 6 |
| REVISIÓN DE LITERATURA | 6 |
| Jaguar (<i>Panthera onca</i> Linnaeus, 1758) | 8 |
| Descripción | 8 |
| Distribución y hábitat | 9 |
| Historia natural y ecología | 10 |
| Hábitos alimentarios | 11 |
| Bioenergética en felinos silvestres | 13 |
| Área de estudio | 14 |
| MATERIALES Y MÉTODOS | 16 |
| Captura de felinos silvestres | 16 |
| Monitoreo de felinos silvestres | 19 |
| LITERATURA CITADA | 20 |
| CAPÍTULO I. PREFERENCIAS ALIMENTARIAS DEL JAGUAR EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA SIERRA DEL ABRA TANCHIPA, SAN LUIS POTOSÍ | 34 |
| 1.1 INTRODUCCIÓN | 35 |
| 1.2 MATERIALES Y MÉTODOS | 43 |

| | | |
|---|--|-----|
| 1.3 | RESULTADOS | 46 |
| 1.4 | DISCUSIÓN | 52 |
| 1.5 | CONCLUSIONES | 67 |
| 1.6 | LITERATURA CITADA | 69 |
| CAPÍTULO II. ÁMBITOS HOGAREÑOS DEL JAGUAR EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA SIERRA DEL ABRA TANCHIPA, SAN LUIS POTOSÍ | | 86 |
| 2.1 | INTRODUCCIÓN | 87 |
| 2.2 | MATERIALES Y MÉTODOS | 94 |
| 2.3 | RESULTADOS | 95 |
| 2.4 | DISCUSIÓN | 103 |
| 2.5 | CONCLUSIONES | 110 |
| 2.6 | LITERATURA CITADA | 111 |
| CAPÍTULO III. MODELO ENERGÉTICO DEL JAGUAR..... | | 124 |
| 3.1 | INTRODUCCIÓN | 125 |
| 3.2 | MATERIALES Y MÉTODOS | 129 |
| | Modelo energético | 129 |
| 3.3 | RESULTADOS | 134 |
| 3.4 | DISCUSIÓN | 135 |
| 3.5 | CONCLUSIONES | 138 |
| 3.6 | LITERATURA CITADA | 140 |
| CONCLUSIONES GENERALES | | 146 |
| ANEXOS | | 148 |
| A..... | Temporadas de trampeo mediante el uso de lazos (MARGO Supplies Ltd.) dentro y en zonas aledañas a la RBSAT | 149 |
| B..... | Detalles de las capturas de los tres individuos de <i>Panthera onca</i> capturados con perros entrenados dentro y en zonas aledañas a la RBSAT | 150 |

C....Evidencia fotográfica de los restos de presas encontrados en los sitios de caza de *Panthera onca*..... 154

LISTA DE TABLAS

| | |
|---|----|
| Tabla 1. Estudios previos de las preferencias alimentarios de <i>Panthera onca</i> a lo largo de su distribución | 36 |
| Tabla 2. Compendio de los datos provenientes de los collares satelitales (GPS) y de las búsquedas exhaustivas en campo que se usaron para el análisis de las preferencias alimentarias de <i>Panthera onca</i> en la RBSAT y zonas aledañas entre 2016 y 2017 | 47 |
| Tabla 3. Presas localizadas en los sitios de caza de <i>Panthera onca</i> identificados mediante el uso de collares satelitales (GPS) en la RBSAT y zonas aledañas entre 2016 y 2017..... | 49 |
| Tabla 4. Estudios previos de los ámbitos hogareños (AH) de <i>Panthera onca</i> a lo largo de su distribución | 92 |
| Tabla 5. Compendio de las estimaciones de los ámbitos hogareños de <i>Panthera onca</i> en la RBSAT y zonas aledañas entre 2016 y 2017 mediante la metodología del Polígono Mínimo Convexo (MCP) al 95% | 95 |
| Tabla 6. Compendio de las estimaciones de los ámbitos hogareños de <i>Panthera onca</i> en la RBSAT y zonas aledañas entre 2016 y 2017 mediante el Estimador Kernel Adaptativo al 95% | 96 |

LISTA DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Figura 1. Esquema del flujo de energía de una población animal | 2 |
| Figura 2. <i>Panthera onca</i> | 9 |
| Figura 3. Mapa de la distribución potencial de <i>Panthera onca</i> en la República Mexicana | 10 |
| Figura 4. Mapa de la ubicación de la Reserva de la Biosfera Sierra del Abra Tanchipa | 15 |
| Figura 5. Localización de lazos dentro y en zonas aledañas a la Reserva de la Biosfera Sierra del Abra Tanchipa | 17 |
| Figura 6. Tasa mensual de consumo de biomasa por parte de los individuos de <i>Panthera onca</i> (JM01, JM02) monitoreados a través de collares satelitales (GPS) en la RBSAT y zonas aledañas entre 2016 y 2017 | 48 |
| Figura 7. Frecuencia de consumo de acuerdo a la especie presa por parte de los individuos de <i>Panthera onca</i> (JM01, JM02) monitoreados a través de collares satelitales (GPS) en la RBSAT y zonas aledañas entre 2016 y 2017 | 50 |
| Figura 8. Presas consumidas de acuerdo al mes del año correspondiente a los individuos de <i>Panthera onca</i> (JM01, JM02) monitoreados a través de collares satelitales (GPS) en la RBSAT y zonas aledañas entre 2016 y 2017 | 51 |
| Figura 9. Biomasa consumida de acuerdo a la estación del año por parte de los individuos de <i>Panthera onca</i> (JM01, JM02) monitoreados a través de collares satelitales (GPS) en la RBSAT y zonas aledañas entre 2016 y 2017 | 51 |
| Figura 10. Puntos de localización del individuo JM01 (puntos en amarillo) y distancias entre estos (líneas amarillas) dentro y en zonas aledañas a la RBSAT | 97 |
| Figura 11. Ámbito hogareño total del individuo JM01 mediante el método MCP 95% el cual abarcó la RBSAT y zonas aledañas | 98 |
| Figura 12. Ámbito hogareño total del individuo JM01 mediante el Estimador Kernel Adaptativo al 95% el cual abarcó la RBSAT y zonas aledañas | 99 |

| | |
|--|-----|
| Figura 13. Puntos de localización del individuo JM02 (puntos en amarillo) y distancias entre estos (líneas amarillas) mayoritariamente en áreas fuera de la RBSAT..... | 100 |
| Figura 14. Ámbito hogareño total del individuo JM02 mediante el método MCP 95% el cual abarcó mayoritariamente áreas fuera de la RBSAT | 101 |
| Figura 15. Ámbito hogareño total del individuo JM02 mediante el Estimador Kernel Adaptativo al 95% el cual abarcó mayoritariamente áreas fuera de la RBSAT..... | 102 |
| Figura 16. Captura, contención y manejo del individuo JM01 (04/02/2016) | 150 |
| Figura 17. Captura, contención y manejo del individuo JM02 (23/09/2016) | 151 |
| Figura 18. Captura, contención y manejo del individuo JH01 (25/09/2016) | 152 |
| Figura 19. Cráneo de <i>P. tajacu</i> (14/07/2016)..... | 153 |
| Figura 20. Esqueleto parcial de <i>O. virginianus</i> (11/11/2016)..... | 153 |
| Figura 21. Fragmentos de cráneo depredado de <i>P. onca</i> (02/12/2016)..... | 154 |
| Figura 22. Restos de <i>B. taurus</i> (21/02/2017)..... | 154 |
| Figura 23. Cráneo de <i>P. tajacu</i> (14/06/2017)..... | 155 |
| Figura 24. Mandíbulas y fragmento de maxilar de <i>Didelphis</i> sp. (18/06/2017)..... | 155 |

INTRODUCCIÓN GENERAL

Dentro de todas las interacciones que se dan entre animales silvestres cabe resaltar las existentes entre los grandes felinos y sus ecosistemas ya que estos mamíferos carnívoros desempeñan un papel preponderante en la dinámica de poblaciones y los servicios ambientales que éstas brindan (Miller *et al.*, 2001; Miller y Rabinowitz, 2002; Chávez y Ceballos, 2006; Ripple *et al.*, 2014), ya sea de forma directa, como es el caso de las presas que consumen, o indirecta, como las poblaciones vegetales que se ven influenciadas por su presencia o ausencia (Morrison *et al.*, 2007).

Se ha referido como control “de arriba hacia abajo” (*top-down*) y “de abajo hacia arriba” (*bottom-up*) la manera en la cual los ecosistemas terrestres están regulados a través de los niveles tróficos. En el primer caso, la abundancia de cada nivel trófico está controlado por los organismos del nivel trófico superior inmediato, de esta manera los depredadores limitan las poblaciones de los herbívoros y por tanto previenen un sobreuso de la vegetación (Mengue, 1992; Miller y Rabinowitz, 2002; Terborgh, 2005); siendo así, la presencia de los carnívoros es muy relevante ya que reduce la presión que los herbívoros pudiesen ejercer sobre la biomasa vegetal, lo que potencialmente podría implicar fuertes interacciones entre los tres niveles: plantas, herbívoros y carnívoros (Miller *et al.*, 2001; Terborgh, 2005). En cambio, el segundo tipo de regulación se refiere a que estos mismos factores están controlados por el nivel inmediatamente inferior, esta forma de control ocurre cuando la disponibilidad de los recursos es el proceso clave y en este caso las poblaciones de un nivel trófico están afectadas mayormente por la competencia y no por la depredación (Mengue, 1992; Miller y Rabinowitz, 2002; Terborgh, 2005).

Los procesos antes mencionados, contribuyen notablemente a la transferencia y utilización de la energía en los sistemas biológicos, es decir, la bioenergética (Church *et al.*, 2006); generalmente, la energía pasa en el sentido presa a depredador, de productores a consumidores primarios, secundarios o terciarios (Begon *et al.*, 1999; De la Llata-Loyola, 2003). La energía es, desde el punto de vista más cuantitativo, el renglón más importante de la dieta de un animal y se define como la capacidad de realizar trabajo; se trata de una *abstracción* que teóricamente puede medirse respecto a condiciones estándar (Church *et al.*, 2006).

El flujo de energía, materia y nutrientes a través de un individuo o población animal engloba los elementos básicos de la bioenergética animal, y arranca de la energía potencial

(alimento) disponible en el hábitat (Ojasti y Dallmeier, 2000). El consumidor capta una porción de esta energía utilizándola por completo o dejando un remanente (Fig. 1). De la energía consumida se digiere una parte y el resto retorna al ambiente en forma de heces; de la energía digerida se pierde una parte en la orina y el resto constituye la energía asimilada y disponible para las actividades vitales (energía metabolizable). La asimilación se reparte entre el metabolismo de mantenimiento (calor), que se mide usualmente como respiración (McNab, 2000, 2002), y la producción (energía neta o retenida). Una fracción de esta energía, llamada eliminación, restituye las mudas de plumaje, pelaje, astas y otras estructuras perecederas; el resto conforma la producción neta que se reparte a su vez entre el crecimiento individual y la reproducción (Ojasti y Dallmeier, 2000; Church *et al.*, 2006).

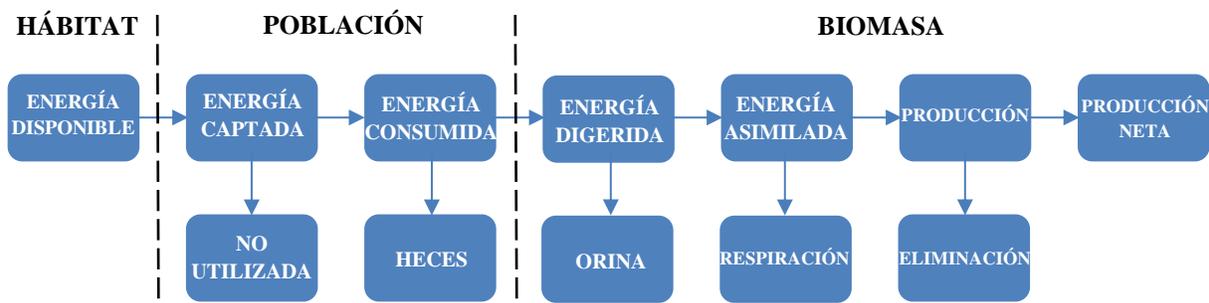


Figura 1. Esquema del flujo de energía de una población animal (modificado de Petruszewicz, 1967).

En fauna silvestre generalmente se han hecho estudios nutricionales y de ecología alimentaria (Ojasti y Dallmeier, 2000), usualmente centrados en identificar la frecuencia de ocurrencia de las presas en la dieta y su contribución a la biomasa (Gómez-Ortiz *et al.*, 2011). Estos estudios permiten evaluar y comparar dietas, así como en algunos casos la asociación existente con la disponibilidad de las presas (Taber *et al.*, 1997; Núñez *et al.*, 2000; Azevedo, 2008; Rosas-Rosas *et al.*, 2008; Hernández-SaintMartín *et al.*, 2015). No obstante, menos común ha sido el acercamiento para determinar la importancia de los valores y requerimientos energéticos de los actores involucrados (Sunkuist, 2002; Knopff *et al.*, 2010). Dicha aproximación puede ayudar a entender cómo se lleva a cabo la selección de presas, así como la dinámica de las

interacciones ecológicas, lo que puede proveer información importante en lo concerniente a la bioenergética con relación a la productividad del ecosistema (Robbins, 1993; Ojasti y Dallmeier, 2000; Gómez-Ortiz *et al.*, 2011).

Debido a sus requerimientos energéticos y de hábitat, la supervivencia a largo plazo del jaguar depende fuertemente de la existencia de grandes áreas con una base de presas diversa y abundante (Taber *et al.*, 2002; Hernández-SaintMartín *et al.*, 2015) por lo cual, pueden ser utilizados como “especie sombrilla”, ya que su conservación asegura la protección de muchas otras especies de plantas y animales (Miller *et al.*, 1999; Miller y Rabinowitz, 2002). A nivel nacional e internacional recibe cierto grado de protección debido a que se le ha catalogado como una especie en peligro de extinción o casi amenazada (DOF, 2010; CITES, 2017; IUCN, 2019).

A pesar de la protección legal y de su mencionada importancia ecológica, se cree que las poblaciones de jaguares han decrecido en todo el continente, considerándolo extirpado de El Salvador y Uruguay (Nowell y Jackson, 1996; Quigley *et al.*, 2017), se estima que actualmente sólo ocupan el 46% de su distribución histórica (Sanderson *et al.*, 2002). En México sus poblaciones se han reducido y fragmentado desde hace décadas (Swank y Teer, 1989), se considera que el área de distribución actual es sólo una tercera parte de la original y que su población es cercana a los 5 mil individuos (Chávez *et al.*, 2005; Chávez y Ceballos, 2006; Ceballos *et al.*, 2016). La destrucción de hábitat, con la pérdida de conectividad que conlleva, junto con la cacería furtiva son las mayores amenazas para la especie (Chávez *et al.*, 2016). Por si esto fuera poco, en muchos lugares la gente compite directamente con el jaguar por sus presas naturales, se calcula que en el 27% de la distribución del jaguar ha habido pérdidas significativas de sus presas naturales (WCS, 2008), lo que aunado a prácticas no adecuadas de manejo del ganado doméstico han orillado al jaguar a consumir este tipo de presas que son más accesibles (Hoogesteijn y Hoogesteijn, 2005; Palmeira *et al.*, 2008; Rosas-Rosas, 2015; Quigley *et al.*, 2017) resultando frecuentemente en interacciones antagonistas entre humanos y felinos (Treves y Karanth, 2003; Hoogesteijn y Hoogesteijn, 2008).

La Reserva de la Biosfera Sierra del Abra Tanchipa (RBSAT) es considerada como uno de los últimos reductos de flora y fauna con características neotropicales en el noreste del país debido a que en ésta se encuentran presentes relevantes elementos bióticos y abióticos. Lo que hace a la RBSAT poseer ecosistemas únicos, en los cuales habitan especies de flora y fauna endémicas, algunas de ellas amenazadas o en peligro de extinción (CONANP, 2014). Más aún, esta reserva

se encuentra localizada en la Sierra Madre Oriental, la cual ha sido reconocida como una región prioritaria para la conservación del jaguar a diversas escalas (Sanderson *et al.*, 2002; Ceballos *et al.*, 2016; Chávez *et al.*, 2016) y que además se piensa es parte importante de un corredor que conecta con algunas poblaciones de jaguares en el sur del país (Rodríguez-Soto *et al.*, 2013; Dueñas-López *et al.*, 2015; Hernández-SaintMartín *et al.*, 2015).

El desarrollo de estrategias de conservación exitosas para especies en peligro de extinción, como es el caso del jaguar, depende en gran parte de la evaluación de sus requerimientos ecológicos y del análisis de las causas de amenaza. Para poder comprender los factores causales de la variación de la densidad en las poblaciones de jaguares es indispensable determinar su estado de salud, las especies que conforman su dieta, la cantidad de biomasa que consumen (por día, por semana, estacionalmente, anualmente), las necesidades de alimentación por clase de edad, además de la disponibilidad de presas así como el papel que juegan en el proceso bioenergético (Garla *et al.*, 2001; Amín, 2004; Amín *et al.*, 2006; Ceballos *et al.*, 2007, Knopff *et al.*, 2010) con relación a factores ambientales naturales como el tipo de hábitat o estación del año (Novack *et al.*, 2005; Weckel *et al.*, 2006), o antropogénicos como la fragmentación del hábitat o la cacería de subsistencia (Escamilla *et al.*, 2000). El presente estudio tiene como meta principal estimar las preferencias en la dieta de los jaguares así como la relación existente entre las presas consumidas, sus ámbitos hogareños y el papel que juegan en el proceso bioenergético.

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

El jaguar es un carnívoro estricto especializado al cual se le ha catalogado como generalista-oportunista, al mismo tiempo es un consumidor terciario en la cadena alimenticia; tiene un rol ecológico muy importante en la regulación de las poblaciones de animales en niveles más bajos de dicha cadena (Miller y Rabinowitz, 2002; Morrison *et al.*, 2007). El tipo y la cantidad de presas que los jaguares consuman dependerá directamente de la abundancia y disponibilidad de éstas, así como de las necesidades energéticas propias de los felinos y los aportes nutricionales que las presas puedan generarles (Sunquist y Sunquist, 1989; Ullrey, 2006). A pesar de que hay varios estudios de los hábitos alimentarios de la especie a lo largo de su rango de distribución, en México se han realizado pocos estudios formales respecto a este tema (Aranda, 1994; Aranda y Sánchez-

Cordero, 1996; Núñez *et al.*, 2000; Amín, 2004; Cruz *et al.* 2007; Rosas-Rosas *et al.*, 2008; Gómez-Ortiz y Monroy-Vilchis, 2013; Rueda *et al.*, 2013; Hernández-SaintMartín *et al.*, 2015; Cassaigne *et al.*, 2016; Ávila-Nájera *et al.*, 2018). El conocimiento es mínimo en cuanto a la relación que guardan las comunidades de presas que consume el jaguar respecto a sus procesos bioenergéticos, más aun tratándolos como individuos que de acuerdo a sexo y edad (juveniles, subadultos, adultos) teóricamente tienen diferentes demandas energéticas las cuales potencialmente cubrirán con una cantidad o variedad distinta de presas (Anderson y Lindzey, 2003; Knopff *et al.*, 2010).

OBJETIVOS

General

Estimar los requerimientos energéticos de los jaguares que habitan la Reserva de la Biosfera Sierra del Abra Tanchipa con base en sus preferencias alimentarias.

Específicos

1. Determinar las preferencias alimentarias y la biomasa consumida por los jaguares en la RBSAT.
2. Analizar las preferencias alimentarias y la biomasa consumida estacional (secas-lluvias) y anualmente por parte los jaguares en la RBSAT.
3. Determinar los ámbitos hogareños de los jaguares en la RBSAT y comprobar si existe una relación entre estos últimos y la biomasa consumida.
4. Desarrollar un modelo aditivo de los requerimientos energéticos para el jaguar en la RBSAT.

HIPÓTESIS

- H1. Si la selección y el consumo de presas por los jaguares en la RBSAT depende directamente de sus requerimientos energéticos con relación a la edad, entonces se espera que individuos adultos consuman mayor número de presas de más de 10 kg.
- H2. Si la selección y el consumo de presas por los jaguares en la RBSAT son influenciados por la vulnerabilidad y disponibilidad de sus presas, entonces se espera que anualmente haya fluctuaciones en las frecuencias de depredación de distintas especies animales con relación a la estacionalidad (secas-lluvias).
- H3. Si el ámbito hogareño de los jaguares en la RBSAT tiene relación directa con la selección y el consumo de presas, entonces se espera que los individuos con los ámbitos hogareños de mayor tamaño tengan requerimientos energéticos mayores.

REVISIÓN DE LITERATURA

La depredación, definida en el campo de la ecología, es una interacción biológica en la que un individuo de una especie (depredador) caza a otro individuo (presa) para subsistir; el depredador daña a la presa, por lo general, más débil y de menor tamaño (Begon *et al.*, 1999; De la Llata-Loyola, 2003). Se cree que esta interacción desempeña un papel preponderante en la selección natural (Errington, 1946). La depredación involucra varios niveles de las cadenas tróficas en un ecosistema, siendo así que los individuos que son depredadores de algunos otros pueden llegar a ser presas de terceros (De la Llata-Loyola, 2003). El proceso de depredación se ve envuelto directamente en la regulación tanto de poblaciones animales como vegetales, siendo un proceso recíproco, ya que tanto los depredadores controlan el número de individuos que componen la especie presa como las presas controlan el número de individuos que componen la especie depredadora (Begon *et al.*, 1999).

La dinámica presa-depredador se ve regulada por las habilidades de caza de este último y su relación con las estrategias de la presa de escape, defensa o ambas; los depredadores maximizan

la rentabilidad de la caza aprovechando los momentos más vulnerables de las presas para atacar (Robbins, 1993; De la Llata-Loyola, 2003; Harmsen *et al.*, 2011). El consumo de dichas presas dependerá de diversos factores intrínsecos al depredador así como a la misma presa, entre los cuales destacan el tamaño, etapa fisiológica, condición corporal, estado de salud, entre otros (Sunquist y Sunquist, 1989; Anderson y Lindzey, 2003). Un factor importante por considerar es el requerimiento energético del depredador con relación a los aportes de energía que potencialmente le puede brindar cada presa, factor relacionado a la calidad y cantidad de la biomasa de cada individuo cazado, lo que finalmente regulará la frecuencia y elección del tipo de presa por el depredador (McNab, 1989; Sunquist y Sunquist, 1989; Robbins, 1993; Ullrey, 2006).

Las actividades necesarias para obtener los recursos alimenticios por parte de los depredadores como lo son la búsqueda, encuentro, persecución, ataque, manipulación y consumo son agrupadas bajo el concepto de “forrajeo” cuyo fin último es la adquisición de energía (Pyke *et al.*, 1977; Krebs y Davies, 1997; Servín, 2000). Para los depredadores, en la naturaleza existe una gran variedad de recursos alimenticios, de los cuales solo elegirán aquellos recursos que le permitan obtener la mayor cantidad de energía con el menor esfuerzo o riesgo (Krebs y Davies, 1997). La presa más conveniente es aquella que esta medida por el rango de ganancia de energía en el tiempo del manejo de la presa, lo que se traduce en que la presa más conveniente será aquella lo suficientemente grande para que pueda proveer una comida completa y lo suficientemente pequeña para no causar un daño mayor y lastimar al depredador (Stephens y Krebs, 1986; Sunquist y Sunquist, 1989; Hernández-SaintMartín, 2006).

Existen dos estrategias básicas de forrajeo de acuerdo con la forma en que el depredador utiliza la energía con relación al tiempo que invierte en obtenerla: a) los minimizadores de tiempo, quienes invierten la menor cantidad de tiempo en las actividades de forrajeo con el fin de obtener una cantidad de energía fija, y b) los maximizadores de energía, quienes obtienen la mayor cantidad posible de energía en un intervalo de tiempo fijo (Schoener, 1971; Krebs y Davies, 1997; Servín, 2000). Todos estos planteamientos se han agrupado en la *Teoría del Forrajeo Óptimo* que postula que cada tipo de alimento puede caracterizarse por la cantidad promedio de energía (E) que proporciona y por el tiempo (t) promedio gastado en su persecución. Por lo que se considerarán alimentos con un alto valor energético a aquellos en los cuales la relación E/t presente valores altos (Servín, 2000; Hernández-SaintMartín, 2006).

Como se mencionó con anterioridad, esta interacción se ve involucrada estrechamente con los patrones de bioenergética dentro de los ecosistemas y entre los componentes de estos, sean productores, consumidores primarios, secundarios o terciarios (Begon *et al.*, 1999; De la Llata-Loyola, 2003; Church *et al.*, 2006). Los procesos metabólicos en los animales, como lo son el crecimiento, mantenimiento y reproducción, dependen principalmente de la energía obtenida a través de la alimentación. Esta adquisición de energía influye determinantemente en el éxito reproductivo individual y en la sobrevivencia de los organismos (Fuller y Sievert, 2001; Ullrey, 2006).

Mediante el estudio de la depredación se pueden obtener datos sumamente relevantes acerca de la dinámica de poblaciones, comunidades y ecosistemas, así como competencia entre especies de depredadores (Beschta y Ripple, 2009). En el caso de los grandes carnívoros la comprensión de sus intrincados patrones de depredación, selección de hábitat y segregación ecológica proporciona información muy valiosa para la conservación y manejo de estas especies y en última instancia, de la conservación de las comunidades naturales (Karanth y Sunquist, 1995; Núñez *et al.*, 2000; Crawshaw y Quigley, 2002; Miller y Rabinowitz, 2002; Knopff *et al.*, 2010).

JAGUAR (*Panthera onca* Linnaeus, 1758)

Descripción

Es un felino grande, el más grande de América y el único representante del género *Panthera* en el continente (Leopold, 1959; Nowell y Jackson, 1996; Quigley *et al.*, 2017); de cuerpo muy musculoso, piernas cortas y cabeza grande la cual incluye poderosos colmillos (Macdonald, 2009). De color generalmente pardo amarillento o café rojizo en el dorso y los costados, y blanco en el pecho, vientre y partes internas de las extremidades; todo el cuerpo está cubierto por pintas negras que en los costados forman rosetas con una o varias manchas pequeñas en su interior (Fig. 2) (Leopold, 1959; Chávez *et al.*, 2005; Sunquist y Sunquist, 2009).

Los animales adultos pesan entre 30 y 160 kg, se cree que en México el rango varía entre 35 y 80 kg (Reid, 2009; Aranda, 2012). En el noroeste del país el promedio de peso de los machos de acuerdo con entrevistas con cazadores y tramperos es de aproximadamente 50-60 kg y hembras de 35-45 kg, mientras que en el occidente los machos pesan entre 40 y 65 kg y las hembras entre 25 y 40 kg (SEMARNAT, 2006; Rosas-Rosas y Núñez, 2014). Su longitud total de la cabeza a la

base de la cola varía entre 1.10 y 1.80 m, la cola mide entre 0.43 y 0.80 m. Formula dentaria I 3/3, C 1/1, PM 3/2, M 1/1 (Chávez *et al.*, 2005; Reid, 2009; Sunquist y Sunquist, 2009).

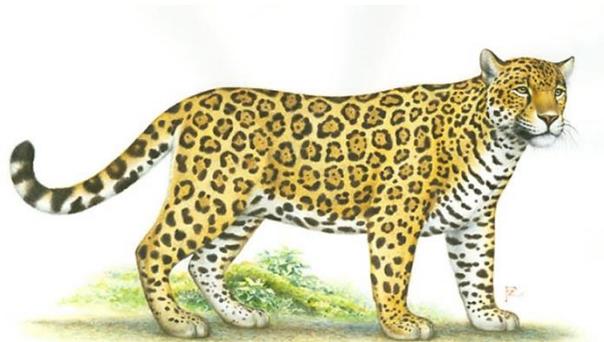


Figura 2. *Panthera onca* (Dibujo de Fernando Zeledón).

Distribución y hábitat

Su distribución abarca desde el Noroeste de México hasta el Norte de Argentina (ocasionalmente se encuentran algunos individuos en el sur de los Estados Unidos); desde tierras bajas hasta cerca de los 3,000 msnm (Reid, 2009; Aranda, 2012). En la República Mexicana se le encuentra desde la península de Yucatán hasta el Istmo de Tehuantepec, al llegar a Oaxaca su distribución se bifurca por ambas llanuras costeras y las estribaciones de las montañas, llegando hasta Sonora y Chihuahua por el lado del Pacífico y hasta Tamaulipas y Nuevo León por el lado del Golfo de México (Fig. 3); estudios recientes acotan su distribución en el país únicamente a los grandes macizos de bosques tropicales de Chiapas, Campeche, Quintana Roo y Yucatán, y en algunas regiones relativamente aisladas y de difícil acceso de Oaxaca, Guerrero, Michoacán, Colima, Jalisco, Nayarit, Sinaloa, Sonora, Querétaro, San Luis Potosí, Veracruz, Tamaulipas y Nuevo León (Ceballos *et al.*, 2006; Rodríguez-Soto *et al.*, 2011; Chávez *et al.*, 2016; Quigley *et al.*, 2017).

Habita todos los tipos de bosques tropicales y subtropicales (incluso manglar y bosque mesófilo de montaña), bosques de encinos y pino-encino, matorral xerófilo (chaparral), entre otros (Leopold, 1959; Aranda, 2012; Quigley *et al.*, 2017). Ocupan ámbitos hogareños que van desde

los 5 hasta más de 1,000 km² (Crawshaw y Quigley, 1991; Morato *et al.*, 2016) y llegan a desplazarse diariamente entre 3-20 km, siendo comúnmente registrados desplazamientos de entre 2.7 y 5.1 km/día (Hernández-Santín, 2007); los ámbitos hogareños de los machos, generalmente más grandes, llegan a traslaparse con el de una o varias hembras (Macdonald, 2009; Sunquist y Sunquist, 2009; Quigley *et al.*, 2017). En estudios recientes se ha registrado que los jaguares llegan a tener tasas de movimiento de hasta 0.27 km/h entre al crepúsculo y el amanecer, mientras que en horas con luz solar generalmente sólo registran 0.10 km/h (Cavalcanti y Gese, 2009).



Figura 3. Mapa de la distribución potencial de *Panthera onca* en la República Mexicana, en verde se observan las áreas donde ocurre la especie (modificado de SEMARNAT, 2009).

Historia natural y ecología

Utiliza como refugios cuevas y zonas con cobertura vegetal densa, generalmente se le encuentra en lugares cercanos a ríos, lagos o áreas inundables como pantanos y manglares (Chávez *et al.*, 2005; Sunquist y Sunquist, 2009). Es un cazador solitario, activo de día y de noche,

mayoritariamente terrestre, hábil nadador y trepa con facilidad a los árboles (Macdonald, 2009; Aranda, 2012). Las densidades poblacionales de este felino son notablemente similares a lo largo de su distribución, oscilando entre 1 y 11 individuos/100 km² (Maffei *et al.*, 2004; Maffei *et al.*, 2011; Silver *et al.*, 2004; Soisalo y Cavalcanti 2006). Algunas estimaciones conservadoras sugieren que en México las densidades varían desde 0.75 en bosques mesófilos y matorrales del norte, hasta 3.3 individuos/100 km² en selvas medianas y altas del sureste (Chávez *et al.*, 2016). En específico en el noreste del país, por medio de trampeo fotográfico se ha estimado una densidad de 1.56 jaguares/100 km² en Tamasopo, San Luis Potosí (Ávila-Nájera, 2009) y 2.3 jaguares/100 km² en la RBSAT (Hernández-SaintMartín, 2014).

En la RBSAT mediante evidencia fotográfica se tiene registro de 13 jaguares los cuales mostraron hábitos catemerales, es decir, fueron activos tanto de día como de noche lo cual ha sido raramente registrado (Hernández-SaintMartín *et al.*, 2013). Que esta clase de mamíferos tengan actividad importante en horas diurnas puede ser reflejo de la poca o nula perturbación de su hábitat dentro de esta reserva en particular. No obstante, se ha reportó que el mayor pico de actividad ocurrió en el periodo que comprende de las 18:00 a las 00:00 horas, es decir, tiene un patrón mayoritariamente crepuscular-nocturno (Hernández-SaintMartín *et al.*, 2013).

Hábitos alimentarios

Como se mencionó anteriormente, el jaguar es considerado un carnívoro estricto y oportunista, que al mismo tiempo se ha clasificado como generalista. Tiene un espectro de presas amplio, su dieta básicamente depende de la abundancia y disponibilidad de éstas (Seymour, 1989). Sin embargo, se ha sugerido que la selección de presas está relacionada con el grado de fragmentación del área, ya que en hábitats mínimamente fragmentados se ha observado que las dietas consisten en un menor número de especies de presas, dominadas por una o dos especies (Foster *et al.*, 2010). Por el contrario, en paisajes con fragmentación considerable, la diversidad de la dieta así como el consumo de especies domésticas es mayor (Novack *et al.*, 2005; Foster *et al.*, 2010).

Se ha reportado que más de 85 especies son parte de su alimentación, llegando a cazar mamíferos, aves, reptiles, peces, crustáceos e incluso anfibios (Leopold, 1959; Seymour, 1989; Macdonald, 2009; Reid, 2009; Aranda, 2012; Rosas-Rosas y Núñez, 2014; Hayward *et al.*, 2016).

En México, los ungulados (*Odocoileus virginianus* y *Pecari tajacu*) constituyen las presas más importantes, aunque otras especies de menor talla llegan a ser componentes importantes de su dieta, como lo son el armadillo (*Dasybus novemcinctus*), el coatí de nariz blanca (*Nasua narica*) y el tepezcuintle o tuza real (*Cuniculus paca*—Aranda, 1994; Núñez *et al.*, 2000; Amín, 2004; Hernández, 2006; Cruz *et al.*, 2007; Rosas-Rosas *et al.*, 2008; Gómez-Ortiz y Monroy-Vilchis, 2013; Rueda *et al.*, 2013; Hernández-SaintMartín *et al.*, 2015; Cassaigne *et al.*, 2016; Ávila-Nájera *et al.*, 2018).

Sin embargo, aunque los elementos en su dieta son variados, el jaguar ha mostrado una preferencia por presas de tamaño mediano a grande (López-González y Miller, 2002; Miller y Rabinowitz 2002; Oliveira, 2002; Chávez *et al.*, 2005; Sunquist y Sunquist, 2009). En particular, se ha postulado que debido a la frecuencia de aparición de los pecaríes (*P. tajacu* y *Tayassu pecari*) en las dietas de distintas poblaciones de jaguares a lo largo del continente, estos pudiesen tener un rol de suma importancia en la evolución de los felinos debido a que existe un traslape casi total entre las distribuciones de las tres especies (Aranda, 1994; Aranda, 2002). Más aún, esta hipótesis argumenta que los Tayasuidos son los ungulados más abundantes en los bosques tropicales de América y que la complejión extremadamente robusta del jaguar puede ser el resultado de una adaptación a una depredación preferente hacia los pecaríes (Aranda, 1994; Aranda, 2002).

Evidencia reciente, basada en un metaanálisis de estudios de la ecología alimentaria de la especie, apunta a que el jaguar no es generalista como durante años se le catalogó, en cambio la teoría de que hace uso de las poblaciones de presas de acuerdo con su disponibilidad parece ser la más probable (Hayward *et al.*, 2016). Asimismo, se considera que el tamaño de los grupos de las especies presa está positivamente asociado a las preferencias del jaguar y que el radio de la *presa ideal* para el jaguar es de 1:0.53-0.84, es decir, caza presas de menor tamaño de lo esperado para un felino en el ápice de la cadena alimenticia (Hayward *et al.*, 2016). Diversos autores sugieren que esto probablemente se deba a que los jaguares, al igual que otros carnívoros, redujeron el tamaño de sus presas preferidas así como su propio tamaño corporal durante el Holoceno como una estrategia para sobrevivir las extinciones en masa del final del Pleistoceno (Lambert y Holling, 1998; Van Valkenburgh y Hertel, 1998; Hayward *et al.*, 2016).

BIOENERGÉTICA EN FELINOS SILVESTRES

Mucho del conocimiento que se tiene de este tema ha sido con base en aportes hechos mediante estudios llevados a cabo en zoológicos o con animales en cautiverio (Robbins, 1993; Barboza *et al.*, 2009). En animales silvestres han sido pocos los estudios que se han podido realizar (Church *et al.*, 2006) debido a las complicaciones logísticas que esto implica, sobre todo tratándose de estudios nutricionales en los cuales las observaciones deben ser muy puntuales para poder tener resultados significativos (McNab, 2000).

Sin embargo, se han hecho esfuerzos por tener las mayores aproximaciones acerca de los requerimientos energéticos de especies silvestres, la principal herramienta para este fin ha sido la tasa de metabolismo basal (TMB). La TMB es una medida repetible de la tasa mínima de gasto de energía en condiciones estándar por endotermos y se mide en términos de consumo de oxígeno en un sistema cerrado (McNab, 2000, 2002). En los mamíferos, las tasas de gasto energético en campo se han correlacionado con la TMB (Ricklefs *et al.*, 1996) a pesar de que el impacto de los hábitos alimentarios en las TMB de los mamíferos es complejo.

Aunque se cree que el análisis de los gastos energéticos de los felinos puede ayudar a la comprensión de cómo los hábitos carnívoros y el tamaño corporal contribuyen a las TMB, aún hoy en día el conocimiento del metabolismo de los felinos es muy limitado, ya que se han realizado pocos estudios en estos mamíferos carnívoros (McNab, 2000). Se han llevado a cabo estudios respecto a factores energéticos y su relación con la locomoción en cheetahs (*Acinonyx jubatus*—Taylor y Rowntree, 1973), leones (*Panthera leo*—Chassin *et al.*, 1976), pumas (*Puma concolor*—Corts y Lindzey, 1984) y servales (*Leptailurus serval*—Downs *et al.*, 1991) en condiciones controladas. En felinos de vida silvestre se han hecho estudios con cheetahs (Scantlebury *et al.*, 2014), lince ibérico (*Lynx pardinus*—Aldama *et al.*, 1991), pumas (Ackerman *et al.*, 1986; Laundré 2005; Williams *et al.*, 2014) y tigres (*Panthera tigris altaica*—Miller *et al.*, 2014), llegando a estimar unas TMB con valores entre 123 y 180% más altos de lo esperado para su masa corporal. Estos datos sugieren que algunos felinos se caracterizan por altas TMB, pero la diversidad dentro de los felinos en cuanto a tamaño, conductas, hábitats y climas donde habitan, sin mencionar los tipos de dieta, es bastante vasta como para postular conclusiones generales con tan pocos datos acerca de estos mamíferos (Downs *et al.*, 1991; McNab, 2000).

Estudios previos han mostrado que las TMB del orden Carnivora están relacionadas tanto cualitativa (McNab, 1989) como cuantitativamente (McNab, 1992) con la masa corporal, hábitos alimentarios, clima y niveles de actividad (McNab, 2000). Sin embargo, estos factores muestran grandes interacciones lo que sugiere que una simple relación “causa-efecto” no puede ser establecida para las mismas (McNab, 2002).

Un estudio relevante fue el realizado por McNab (2000), quien analizó los tres principales parámetros de los estándares energéticos para endotermos (*i.e.* TMB, mínima conductancia térmica y temperatura corporal) enfocado en las familias Felidae y Hyaenidae. Reportando que la TMB para el jaguar es de $0.222 \text{ cm}^3 \text{ O}_2/(\text{g}\cdot\text{h})$, lo que equivale a 144% del valor esperado para un mamífero con ese tamaño corporal (*ca.* 50.4 kg). Igualmente sugiere que, aunque muchos factores pueden influenciar la TMB en los endotermos, la masa corporal es cuantitativamente el más importante; de la misma manera los datos presentados comprueban la idea de que las TMB en la mayoría de los felinos son altas en comparación a lo esperado respecto a su masa corporal, registrando hasta 181% del valor esperado para sus tamaños corporales.

ÁREA DE ESTUDIO

La RBSAT al noreste del estado de San Luis Potosí y colindando con Tamaulipas, se encuentra ubicada en la región de La Huasteca Potosina dentro de los municipios de Ciudad Valles y Tamuín, en la porción media este de la Sierra Madre Oriental (Fig. 4) (INE, 2007; CONANP, 2014; Durán-Fernández, 2018). Tiene una superficie 21,464 ha, dentro de la cual se localiza una zona núcleo de 16,758 ha, geográficamente se ubica entre las coordenadas $22^{\circ}05'00''$ y $22^{\circ}24'22''$ de Latitud Norte, $98^{\circ}52'46''$ y $99^{\circ}01'00''$ de Longitud Oeste (CONANP, 2014).

Comprende altitudes que van desde los 120 hasta los 820 msnm (CONANP, 2014). La mayor parte de la zona está caracterizada por un clima cálido subhúmedo Aw1(x') con lluvias en verano, de acuerdo con la clasificación de Köppen modificada por García (1981), y aproximadamente 1,070 mm de precipitación promedio por año (INE, 2007). Presenta un período de ausencia de lluvias que va de diciembre a mayo, en los últimos años dicho período se ha extendido, abarcando incluso 1 o 2 meses antes y/o después (*obs. pers.*), este período favorece notablemente las condiciones para que las sequías se vean intensificadas (CONANP, 2014). La temperatura promedio anual es de 24.5°C , las temperaturas mínima y máxima promedio son 18.5

°C y 30.5 °C, respectivamente; llegando a registrar una temperatura máxima *maximorum* de 51°C (CONANP, 2014; Durán-Fernández, 2018).

Se encuentra dividida en dos grandes regiones hidrológicas, la parte norte que corresponde a la cuenca del río Guayalejo, que se encuentra conformada por el río Tantoán, y la parte centro-sur, incluida la cuenca del río Pánuco y constituida por los ríos del Puerco, Valles y Tamuín (INEGI, 2002; Sánchez-Ramos *et al.*, 1993; Durán-Fernández, 2018). Se caracteriza por tener rocas de plataforma sobrepuestas a las de cuenca en zonas muy alteradas, tectonizadas y fracturadas (Sánchez-Ramos *et al.*, 1993). El área se localiza dentro del frente oriental de la plataforma Valles-San Luis Potosí, que se ubica en la porción centro-oriental del altiplano mexicano y parte de la Sierra Madre Oriental (INEGI, 2002; INE, 2007).

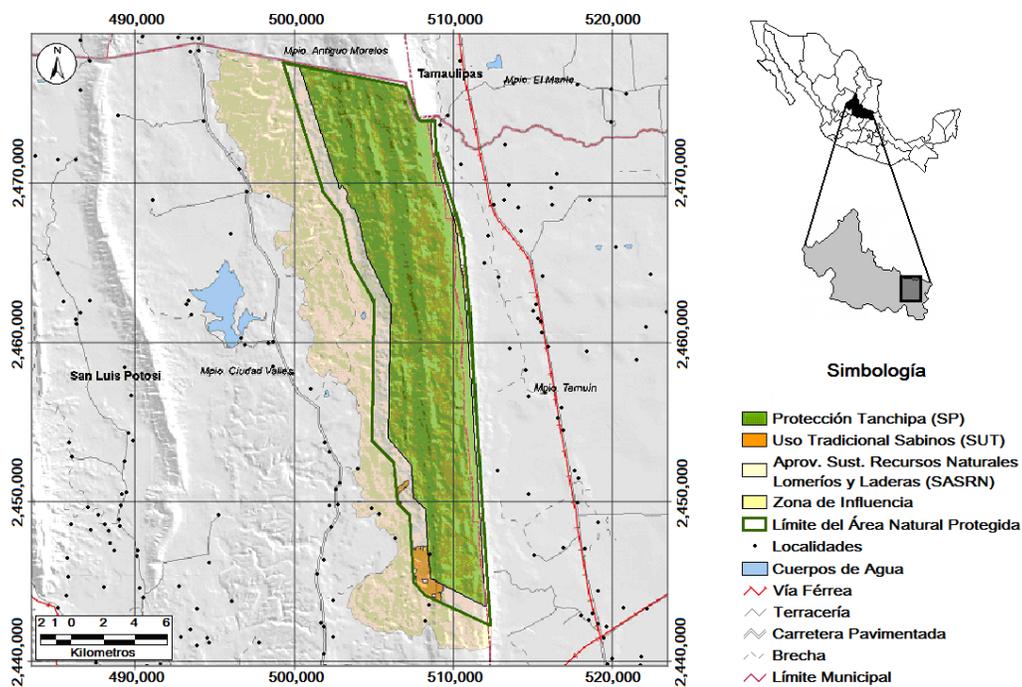


Figura 4. Mapa de la ubicación de la Reserva de la Biosfera Sierra del Abra Tanchipa (modificado de CONANP, 2014).

Las condiciones climáticas y edáficas, predominan los leptosoles y regosoles calcáricos (INEGI, 2002), favorecen el desarrollo presentando los siguientes tipos de vegetación: 1) selva baja subperennifolia, 2) selva mediana subperennifolia, 3) selva baja caducifolia, 4) encinar tropical, 5) palmar y 6) vegetación secundaria (CONANP, 2014; de Nova-Vázquez *et al.*, 2018). Dentro del área de estudio se tienen registradas 420 especies de plantas vasculares, además de 459 especies de aves, 83 de reptiles, 48 de mamíferos, 25 de anfibios y tres especies de peces (IEA, 1992; de Nova-Vázquez *et al.*, 2018). Destaca la presencia de las siguientes especies: jaguar (*P. onca*), ocelote (*Leopardus pardalis*), margay (*Leopardus wiedii*), tayra (*Eira barbara*), guacamaya verde (*Ara militaris*), loro tamaulipeco (*Amazona viridigenalis*), todas especies en peligro de extinción; yaguarundi (*Herpailurus yagouaroundi*), hocofaisán (*Crax rubra*) y pava cojolita (*Penelope purpurascens*), especies categorizadas como amenazadas (DOF, 2010).

La RBSAT es la única área federal protegida en el ecosistema tropical de San Luis Potosí (Hernández-SaintMartín *et al.*, 2013), asimismo se erige como una de las Reservas de la Biosfera más pequeñas de México (Vargas y Escobar, 2000), rodeada por áreas altamente fragmentadas principalmente por plantaciones de caña de azúcar (*Saccharum* spp.) al oeste, sorgo (*Sorghum* spp.) y potreros de ganado bovino al este (Chapa-Vargas y Monzalvo-Santos, 2012; Hernández-SaintMartín *et al.*, 2013). Nueve asentamientos humanos rodean la RBSAT con un total de 3,860 habitantes (Hernández-SaintMartín *et al.*, 2013).

MATERIALES Y MÉTODOS

Captura de felinos silvestres

Se llevaron a cabo mediante varias temporadas de trampeo, entre octubre de 2015 y noviembre de 2016 (Anexo A). Para este fin se utilizaron lazos (MARGO Supplies Ltd.) los cuales se colocaron en sitios donde se encontraron rastros y hubo registro fotográfico reciente de la especie (mediante el uso de trampas-cámara equipadas con sensores de calor y movimiento—Browning Trail Cam[®], Prometheus Group LLC; Bushnell Trophy Cam[®], Bushnell Outdoor Products; Cuddeback Digital[®], Non Typical, Inc.). Este tipo de lazos son fabricados con cable de acero de diferentes calibres, los cuales atrapan a los animales de alguna extremidad, y han sido

utilizados para capturar osos, jaguares, pumas y otros mamíferos medianos (Furtado *et al.*, 2008; González-Romero, 2012).

Los lazos se colocaron de forma estratégica para abarcar la mayor área posible y de esa manera maximizar la probabilidad de éxito de captura de los jaguares, a lo largo de las temporadas de trampeo se tuvieron diversos arreglos tanto dentro como en zonas aledañas a la RBSAT (Anexo A), llegando a registrar hasta 12 lazos activos las cuales abarcaron un polígono máximo de 4 km² y una extensión lineal máxima de 10.14 km (Fig. 5). Dichos lazos se monitoreaban bajo un esquema de revisiones matutinas y vespertinas, se inspeccionaba cada trampa-lazo físicamente a las 06:30 y 17:30 horas; asimismo se hizo uso de sensores remotos (radiotelemetría–Wildlife Materials, Inc.) los cuales se colocaron en las trampas-lazo a modo de que una vez activada la trampa emitieran una señal que indicaba la probable captura de un individuo, dichos aparatos se monitorearon continuamente a lo largo del día y parte de la noche en intervalos de una o dos horas.

Paralelamente se hizo uso oportunista de perros entrenados para la persecución de felinos silvestres. El uso de esta técnica en estudios de biología y manejo de vida silvestre es cada vez más común; se considera que la búsqueda y localización de excretas, madrigueras, así como en la captura de diferentes organismos es mucho más eficiente cuando se usan perros entrenados (Hidalgo-Mihart y Olivera-Gómez, 2012). Para la captura de grandes felinos, en particular del jaguar, algunos autores postulan que la persecución con perros entrenados es la opción más segura, selectiva y eficiente, además de menos estresante (Mc Bride Jr y McBride, 2007; Furtado *et al.*, 2008; Silvy, 2012). Este procedimiento, generalmente comprende la liberación de entre 4 y 25 perros entrenados sobre el rastro fresco de un jaguar, acto seguido la jauría rastrea al felino, lo persiguen y forzan a que trepe un árbol o que se detenga a nivel de piso (Mc Bride Jr y McBride, 2007; Furtado *et al.*, 2008). En el presente estudio se utilizaron 10 perros entrenados durante 49 días efectivos, abarcando 2 temporadas distintas (enero-febrero y octubre de 2016).

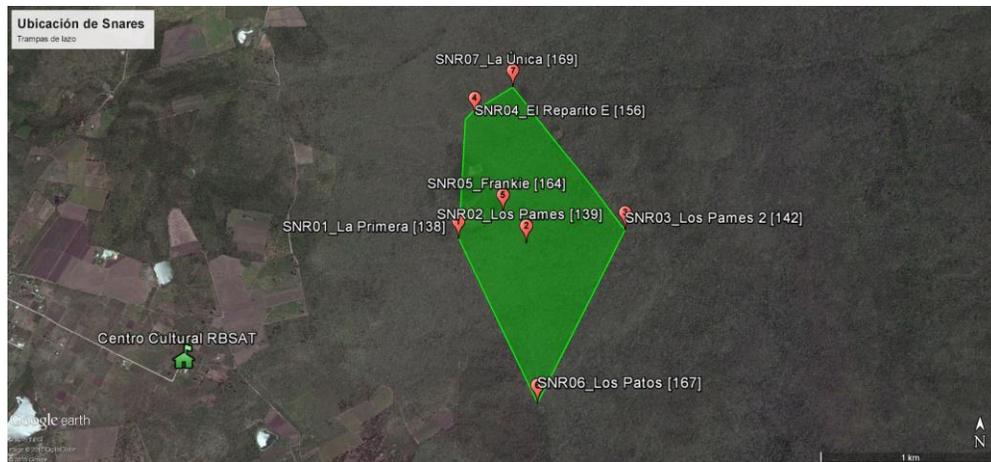


Figura 5. Localización de lazos (MARGO Supplies Ltd) dentro y en zonas aledañas a la Reserva de la Biosfera Sierra del Abra Tanchipa, arreglo utilizado durante la primera temporada de trampeo en octubre de 2015 (Google Earth Pro © Digital Globe 2018).

Una vez que los individuos fueron acorralados y/o capturados, se realizó su contención química mediante el uso de 3 mg/kg del anestésico Tilatamina-Zolacepam (Zoletil 100®, Virbac México S.A. de C.V.) en combinación con 1.3 mg/kg de Xilacina (Procin® Equus, Pisa Agropecuaria S.A. de C.V), los cuales fueron administrados intramuscularmente por medio de un dardo disparado con una pistola de CO₂ (DAN-INJECT ApS). Se ha reportado que la mezcla de estos fármacos es apropiada para anestesiarse, relajar la musculatura y que proporciona aproximadamente 20-30 min de analgesia en jaguares (Morato *et al.*, 2002; Deem y Karesh, 2005; Gunkel y Lafortune, 2007); lo que resulta muy conveniente para realizar un examen físico general, tomar muestras de sangre y biopsias de piel, muestreo de ectoparásitos, cistocentesis, obtención de muestras fecales por palpación rectal y colocación de aretes, entre otros procedimientos (Morato *et al.*, 2002; Gunkel y Lafortune, 2007). Para revertir los anestésicos se utilizó Atipamizole (Antisedan®, Zoetis México S. de R.L. de C.V.) a una dosis de 0.35 mg/kg o en su defecto, Yohimibina (Antagonil®, Wildlife Pharmaceuticals México Inc.) a una dosis de 0.125 mg/kg (Deem y Karesh, 2005).

Los individuos fueron liberados en el mismo sitio donde fueron capturados poco tiempo después de la aplicación del fármaco revertidor. Para llevar a cabo el procedimiento arriba mencionado se contó con el permiso necesario otorgado por la Secretaría del Medio Ambiente y

Recursos Naturales, Subsecretaría de Gestión para la Protección Ambiental y la Dirección General de Vida Silvestre (SGPA/DGVS/07159/15 y SGPA/DGVS/06011/16). De la misma manera, para las contenciones de los felinos silvestres se contó con el apoyo del departamento de Medicina Veterinaria del Parque Africam Safari (Africam S.A. de C.V.) durante diversas temporadas de trampeo.

Monitoreo de felinos silvestres

Se capturaron y colocaron collares satelitales a tres jaguares, un macho adulto (JM01), un macho y una hembra subadultos (JM02, JH01; Anexo B), todos con la ayuda de los perros entrenados. Al momento de la captura a cada uno de estos individuos se le realizó una evaluación física general (edad, peso, medidas morfométricas, condición corporal, estado fisiológico, etc.) y se monitorearon sus constantes fisiológicas en intervalos de 5 minutos (frecuencia cardíaca, frecuencia respiratoria, saturación de oxígeno, temperatura, tiempo de llenado capilar, entre otros). Se calculó la edad con base en la morfología y dentición de cada felino (Gay y Best, 1996) y fueron clasificados por edades como: adultos (>24 meses de edad), subadultos (10-24 meses de edad) y juveniles (<10 meses de edad—modificado de Cavalcanti y Gese, 2010).

Se usaron collares satelitales GPS PLUS (VECTRONIC Aerospace GmbH) para animales adultos y subadultos, y Vertex (VECTRONIC Aerospace GmbH) para los subadultos. Se considera que la telemetría mediante el sistema de posicionamiento global (GPS, por sus siglas en inglés) provee una recolección continua de datos sobre extensas áreas con un alto grado de exactitud y precisión (Frair *et al.*, 2004; Harmsen *et al.*, 2011), lo cual es de suma utilidad para animales como los jaguares que son notoriamente difíciles de estudiar debido a sus hábitos y la orografía de las áreas donde regularmente suelen ser encontrados (McCain *et al.*, 2006; Knopff *et al.*, 2009; Martins *et al.*, 2011). Con ayuda del servicio GLOBALSTAR SIMPLEX (Globalstar Inc.) se monitorearon los movimientos de los individuos capturados entre febrero de 2016 y julio de 2017, se recolectaron datos de los collares cada 3 horas (Hernández-Santín, 2007; Knopff *et al.*, 2009; Ruth *et al.*, 2010) en el caso de los collares GPS PLUS y cada 12 horas para los Vertex (Sand *et al.*, 2005). Todos los registros de los individuos con collares fueron cargados en un visualizador cartográfico Google Earth Pro v.7.1.2.2600 (Google LLC) para posteriormente ser analizados en un programa de sistema de información geográfica (GIS, por sus siglas en inglés).

LITERATURA CITADA

- Ackerman, B.B. 1986, "Predictive energetics model for cougars." in *Cats of the world: biology, conservation, and management.*, eds. Miller S.D. & D.D. Everett, National Wildlife Federation, Washington, DC, pp. 333–352.
- Aldama, J.J., Beltran, J.F. & Delibes, M. 1991, "Energy expenditure and prey requirements of free-ranging Iberian Lynx in southwest Spain.", *Journal of Wildlife Management*, vol. 55, no. 4, pp. 635–641.
- Amín, M.A. 2004, *Patrones de alimentación y disponibilidad de presas de jaguar (Panthera onca) y puma (Puma concolor) en Calakmul*. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Amín, M., Menéndez, J.C.F., Cabrales, J.A., Chávez, C., Ceballos, G., Núñez, R., Aldán, E.C., Mendoza, M.G.P. & de la Torre, A. 2006, "Ecología Alimentaria." in *El jaguar mexicano en el siglo XXI: Situación actual y manejo. Memorias del primer simposio.*, eds. Chávez, C. & G. Ceballos, CONABIO-Alianza WWF Telcel-UNAM, México, D.F., pp. 36–42.
- Anderson, C.R. & Lindzey, F.G. 2003, "Estimating cougar predation rates from GPS location clusters.", *Journal of Wildlife Management*, vol. 67, pp. 307–316.
- Aranda, M. 1994, "Importancia de los pecaríes (*Tayassu* spp.) en la alimentación del jaguar (*Panthera onca*).", *Acta Zoológica Mexicana*, vol. 62, pp. 11–22.
- Aranda, M. 2002, "Importancia de los pecaríes para la conservación del jaguar en México." in *El Jaguar en el Nuevo Milenio.*, eds. Medellín R.A., Equihua C., Chetkiewicz C.L.B., Crawshaw P.G., Rabinowitz A., Redford K.H., Robinson J.G., Sanderson E.W. & A. Taber, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 101–105.
- Aranda, M. 2012, *Manual para el rastreo de mamíferos silvestres de México*. 1ª edn, CONABIO, México, D.F.
- Aranda, M. & Sánchez-Cordero, V. 1996, "Prey spectra of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in tropical forests of Mexico.", *Acta Zoológica Mexicana*, vol. 62, pp. 11–22.

- Ávila-Nájera, D.M. 2009, *Estimación de la abundancia del jaguar y sus presas en el municipio de San Nicolás de los Montes, San Luis Potosí*. Tesis de maestría, Colegio de Postgraduados, Texcoco, México.
- Ávila-Nájera, D.M., Palomares, F., Chávez, C., Tigar, B. & Mendoza, G.D. 2018, “Jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) diets in Quintana Roo, Mexico.”, *Animal Biodiversity and Conservation*, vol. 41.2, pp. 257–266.
- Azevedo, F.C.C. 2008, "Food habits and livestock depredation of sympatric jaguars and pumas in the Iguaçu National Park Area, South Brazil.", *Biotropica*, vol. 40, no. 4, pp. 494–500.
- Barboza, P.S., Parker, K.L. & Hume, I.D. 2009, *Integrative Wildlife Nutrition*. Springer, Berlín, Alemania.
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1999, *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. 3ª edn, Omega, Barcelona, España.
- Beschta, R.L. & Ripple, R.J. 2009, “Large predators and trophic cascades in terrestrial ecosystems of the western United States.”, *Biological Conservation*, vol. 142, pp. 2401–2414.
- Cassaigne, I., Medellín, R.A., Thompson, R.W., Culver, M., Ochoa, A., Vargas, K., Childs, J.L., Sanderson, J., List, R. & Torres-Gómez, A. 2016, “Diet of pumas (*Puma concolor*) in Sonora, Mexico, as determined by GPS kill sites and molecular identified scat, with comments on jaguar (*Panthera onca*) diet.”, *The Southwestern Naturalist*, vol. 61, no. 2, pp. 125–132.
- Cavalcanti, S.M.C. & Gese, E.M. 2009, “Spatial ecology and social interactions of jaguars (*Panthera onca*) in the southern Pantanal, Brazil.”, *Journal of Mammalogy*, vol. 90, no. 4, pp. 935–945.
- Cavalcanti, S.M.C. & Gese, E.M. 2010, “Kill rates and predation patterns of jaguars (*Panthera onca*) in the southern Pantanal, Brazil.”, *Journal of Mammalogy*, vol. 91, no. 3, pp. 722–736.
- Ceballos, G., Chávez, C., Blanco, S., Jiménez, R., López, M., Moctezuma, O., Támez, V. & Valdez M. 2006, “Áreas prioritarias para la conservación.” in *El jaguar mexicano en el siglo XXI: Situación actual y manejo. Memorias del primer simposio.*, eds. Chávez, C. & G. Ceballos, CONABIO-Alianza WWF Telcel-UNAM, México, D.F., pp. 13–19.
- Ceballos, G., Chávez, C., List, R. & Zarza, H. 2007, *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas*. CONABIO-Alianza WWF/Telcel-UNAM, México, D.F.

- Ceballos, G., Zarza, E., Chávez, C. & González-Maya, J.F. 2016, "Ecology and conservation of jaguars in Mexico: state of knowledge and future challenges." in *Tropical Conservation. Perspectives on local and global priorities.*, eds. Aguirre, A.A. & R. Sukumar, Oxford University Press, New York, NY, pp. 273–289.
- Chapa-Vargas, L. & Monzalvo-Santos, K. 2012, "Natural protected areas of San Luis Potosi, Mexico: ecological representativeness, risks, and conservation implication across scales.", *International Journal of Geographical Information Science*, vol. 1, pp. 1–17.
- Chassin, P.S., Taylor, C.R., Heglund, N.C. & Seeherman, H.J. 1976, "Locomotion in lions: energetic cost and maximum aerobic capacity.", *Physiological Zoology*, vol. 49, pp. 1–10.
- Chávez, T.C.J., Aranda, M. & Ceballos, G. 2005, "Jaguar, tigre" in *Los mamíferos silvestres de México.*, coords. Ceballos G. & G. Oliva, CONABIO-Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 367–370.
- Chávez, C., Zarza, E., de la Torre, J.A., Medellín, R.A. & Ceballos, G. 2016, "Distribución y estado de conservación del jaguar en México." in *El jaguar en el siglo XXI. La perspectiva continental.*, coords. Medellín, R.A., de la Torre, J.A., Zarza, E., Chávez, C., & G. Ceballos, Fondo de Cultura Económica-Universidad Nacional Autónoma de México-Instituto de Ecología, México, D.F., pp. 47–92.
- Chávez, C. & Ceballos, G. 2006, *El jaguar mexicano en el siglo XXI: Situación actual y manejo. Memorias del primer simposio.* CONABIO-Alianza WWF Telcel-UNAM, México, D.F.
- Church, D.C., Pond, W.G. & Pond, K.R. 2006, *Fundamentos de nutrición y alimentación de animales.* 2ª edn, Limusa-Wiley, Mexico, D.F.
- CITES 2017, *Apéndices I, II y III de la Convención Sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres.* [Homepage of CITES], [Online]. Available: <https://www.cites.org/esp/app/appendices.php> [2019, 01/Abril].
- CONANP 2014, *Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Sierra del Abra Tanchipa.*, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México, D.F.
- Corts, K.E. & Lindzey, F.G. 1984, "Basal metabolism and energetic cost of walking in cougars.", *Journal of Wildlife Management*, vol. 48, pp. 1456–1458.
- Crawshaw, P.G. & Quigley, H.B. 1991, "Jaguar spacing, activity and habitat use in a seasonally flooded environment in Brazil.", *Journal of Zoology*, vol. 223, pp. 357–370.

- Crawshaw, P.G. & Quigley, H.B. 2002, "Hábitos alimentarios del jaguar y el puma en el Pantanal, Brasil, con implicaciones para su manejo y conservación." in *El Jaguar en el Nuevo Milenio.*, eds. Medellín R.A., Equihua C., Chetkiewicz C.L.B., Crawshaw P.G., Rabinowitz A., Redford K.H., Robinson J.G., Sanderson E.W. & A. Taber, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 223–235.
- Cruz, E., Palacios, G., & Guiris, M. 2007, "Situación actual del jaguar en Chiapas." in *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas.*, eds. Ceballos, G., Chávez, C., List, R. & H. Zarza, CONABIO-Alianza WWF/Telcel-UNAM, México, D.F., pp. 81–89.
- De la Llata-Loyola, M.D. 2003, *Ecología y medio ambiente*. 1ª edn, Progreso, México, D.F.
- de Nova-Vázquez, J.A., Castillo-Lara P., Salinas-Rodríguez, M.M., Fortanelli-Martínez J, y Mora-Olivo, A. 2018, "Los bosques tropicales estacionales." in *Reserva de la Biosfera Sierra del Abra Tanchipa. Biodiversidad y acciones para su conservación.*, coords. Reyes-Hernández, H., de Nova-Vázquez, J.A. y A. Durán-Fernández, Universidad Autónoma de San Luis Potosí, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. San Luis Potosí, S.L.P., pp. 59–77.
- Deem, S.L. & Karesh, W.B. 2005, *The jaguar health program manual*. Wildlife Conservation Society, New York, NY.
- DOF 2010, *NOM-059-SEMARNAT-2010, 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.*, Diario Oficial de la Federación (30/12/2010), Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, D.F.
- Downs, C.T., Bowland, J.M., Bowland, A.E. & Perrin, M.R. 1991, "Thermal parameters of serval *Felis serval* (Felidae) and blackbacked jackal *Canis mesomelas* (Canidae).", *Journal of Thermal Biology*, vol. 16, pp. 277–279.
- Dueñas-López, M., Rosas-Rosas, O., Chapa-Vargas, L., Bender, L.C., Tarango-Arámbula, L.A., Martínez-Montoya, J.F. & Alcántara-Carbajal, J.L. 2015, "Connectivity among jaguar populations in the Sierra Madre Oriental, México.", *Therya*, vol. 6, no. 2, pp. 169–188.
- Durán-Fernández, A. 2018, "Antecedentes de la Reserva de la Biosfera Sierra del Abra Tanchipa." in *Reserva de la Biosfera Sierra del Abra Tanchipa. Biodiversidad y acciones para su*

- conservación.*, coords. Reyes-Hernández, H., De-Nova, V.J.A. & A. Durán-Fernández, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, México, pp. 11–42.
- Errington, P.L. 1946, "Predation and vertebrate populations.", *Quarterly Review of Biology*, vol. 21, pp. 144–177.
- 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*, vol. 14, pp. 1592–1601.
- Frair, J.L., Nielsen, S.E., Merrill, E.H., Lele, S.R., Boyce, M.S, Munro, M.H, Stenhouse, G.B. & Beyer, H.L. 2004, "Removing GPS collar bias in habitat selection studies.", *Journal of Applied Ecology*, vol. 41, pp. 201–212.
- Fuller, T. & Sievert, P. 2001, "Carnivore demography and consequences of changes in prey availability." in *Carnivore conservation.*, eds. Gittleman J.L., Funk S., Macdonald D. & R. Wayne, Cambridge University Press, Cambridge, MA, pp. 163–178.
- Furtado, M.M., Carrillo-Percestequi, S.E., Jácomo, A.T.A., Powell, G. Silveira, L., Vynne, C. & Sollmann, R. 2008, "Studying jaguars in the wild: past experiences and future perspectives.", *CAT News, IUCN/SSC Cat Specialists Group*, vol. 4, pp. 41–47.
- García, E. 1981, *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Apuntes de Climatología*. Talleres Larios, México, D.F.
- Garla, R.C., Setz, E.Z.F. & Gobbi, N. 2001, "Jaguar (*Panthera onca*) food habits in Atlantic rain forest of Southeastern Brazil.", *Biotropica*, vol. 33, no. 4, pp. 691–696.
- Gay. S.W. & Best, T.L. 1996, "Age-related variation in skulls of the puma (*Puma concolor*).", *Journal of Mammalogy*, vol. 77, no. 1, pp. 191–198.
- Gómez-Ortiz, Y., Monroy-Vilchis, O., Fajardo, V., Mendoza, G.D. & Urios, V. 2011, "Is food quality important for carnivores? The case of *Puma concolor*.", *Animal Biology*, vol. 61, pp. 277–288.
- González-Romero, A. 2012, "Métodos de captura y contención de mamíferos." in *Manual de técnicas para el estudio de la fauna.*, eds. Gallina-Tessaro, S. & C. López-González, Instituto de Ecología, A.C., Universidad Autónoma de Querétaro, INE-SEMARNAT. México, D.F., pp. 117–126.

- Gunkel, C. & Lafortune, M. 2007, "Felids." in *Zoo animal and wildlife immobilization and anesthesia.*, eds. West G., Heard D. & N. Caulkett, 1^a edn, Blackwell Publishing, Ames, IA, pp. 443–457.
- Harmsen, B.J., Foster, R.J., Silver, S.C., Ostro, L.E.T. & Doncaster, C.P. 2011, "Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey.", *Mammalian Biology*, vol. 76, pp. 320–324.
- Hayward, M.W., Kamler, J.F. Montgomery, R.A., Newlove, A., Rostro-García, S., Sales, L.P. & Van Valkerburgh, B. 2016, "Prey preferences of the jaguar *Panthera onca* reflect the post-Pleistocene demise of large prey.", *Frontiers in Ecology and Evolution*, vol. 3:148.
- Hernández, C.G.E. 2006, *Dieta, uso de hábitat y patrones de actividad del puma (Puma concolor) y el jaguar (Panthera onca) en la Selva Maya*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
- Hernández-SaintMartín, A.D. 2006, *Hábitos alimentarios del Puma (Puma concolor) en la Sierra de Nanchititla*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, México.
- Hernández-SaintMartín, A.D. 2014, *Ecología del jaguar (Panthera onca) y el puma (Puma concolor) en la Reserva de la Biosfera Sierra del Abra-Tanchipa, México*. Tesis de doctorado, Colegio de Postgraduados, San Luis Potosí, México.
- Hernández-SaintMartín, A.D., Rosas-Rosas, O.C., Palacio-Núñez, J., Tarango-Arambula, L.A., Clemente-Sánchez, F. & Hoogesteijn, A.L. 2013, "Activity patterns of jaguar, puma and their potential prey in San Luis Potosi, Mexico.", *Acta Zoológica Mexicana*, vol. 29, no. 3, pp. 520–533.
- Hernández-SaintMartín, A.D., Rosas-Rosas, O.C., Palacio-Núñez, J., Tarango-Arambula, L.A., Clemente-Sánchez, F. & Hoogesteijn, A.L. 2015, "Food habits of jaguar and puma in a protected area and adjacent fragmented landscape of Northeastern Mexico.", *Natural Areas Journal*, vol. 35, no. 2, pp. 308–317.
- Hernández-Santín, L. 2007, *Movements and range sizes of jaguars in Paraguay based on GPS-telemetry*. Tesis de maestría, Sul Ross State University, Alpine, TX.
- Hidalgo-Mihart, M.G. & Olivera-Gómez, L.D. 2012, "Radio telemetría de vida silvestre." in *Manual de técnicas para el estudio de la fauna.*, eds. Gallina-Tessaró, S. & C. López-González, Instituto de Ecología, A.C., Universidad Autónoma de Querétaro, INE-SEMARNAT. México, D.F., pp. 165–202.

- Hoogesteijn, R. & Hoogesteijn, A. 2005, *Manual sobre problemas de depredación causados por grandes felinos en hatos ganaderos*. Programa de Extensión para Ganaderos/Programa de Conservación del Jaguar-Wildlife Conservation Society, Campo Grande, Brasil.
- Hoogesteijn, R. & Hoogesteijn, A. 2008, “Conflicts between cattle ranching and large predators in Venezuela: could use of water buffalo facilitate felid conservation?”, *Oryx*, vol. 42, pp. 132–138.
- IEA 1992, *Estudio de declaratoria como reserva ecológica de la sierra del Abra Tanchipa, San Luis Potosí, México*. Instituto de Ecología y Alimentos-Universidad Autónoma de Tamaulipas, Ciudad Victoria, Tamps.
- INE 2007, 15 de noviembre de 2007-last update, *Reserva de la Biosfera Sierra del Abra Tanchipa*. [Homepage of Instituto Nacional de Ecología], [Online]. Available: <http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones/libros/2/abratan.html> [2017, 01/Agosto].
- INEGI 2002, *Síntesis de información geográfica del estado de San Luis Potosí*. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática, Aguascalientes, Ags.
- IUCN 2019, 22 de marzo de 2019-last update, *International Union for Conservation of Nature, Red List of Threatened Species. Version 2019-1*. [Homepage of International Union for Conservation of Nature], [Online]. Available: <https://www.iucnredlist.org/> [2019, 01/Abril].
- Karanth, K.U. & Sunquist, M.E. 1995, “Prey selection by tiger, leopard and dhole in tropical forests.”, *Journal of Animal Ecology*, vol. 64, pp. 439–50.
- Knopff, K.H., Knopff, A.A., Warren, M.B. & Boyce, M.S. 2009, “Evaluating global positioning system telemetry techniques for estimating cougar predation parameters.”, *Journal of Wildlife Management*, vol. 73, no. 4, pp. 586–597.
- Knopff, K.H., Knopff, A.A., Kortello, A. & Boyce, M.S. 2010, “Cougar kill rate and prey composition in a multiprey system.”, *Journal of Wildlife Management*, vol. 74, no. 7, pp. 1435–1447.
- Krebs, J. & Davies, N. 1997, *Behavioral ecology an evolutionary approach.*, 4^a edn, Blackwell Science, Oxford, UK.
- Lambert, W.D. & Holling, C.S. 1998, “Causes of ecosystem transformation at the end of the Pleistocene: evidence from mammal body-mass distributions”, *Ecosystems*, vol. 1, pp. 157–175.

- Laundré, J.W. 2005, "Puma energetics: a recalculation.", *Journal of Wildlife Management*, vol. 69, no. 2, pp. 723–732.
- Leopold, A.S. 1959, *Wildlife of Mexico: Game birds and mammals*. University of California Press, Berkeley, CA.
- López-González, C.A. & Miller, B.J. 2002, "Do jaguars (*Panthera onca*) depend on large prey?", *Western North American Naturalist*, vol. 62, no. 2, pp. 218–222.
- Macdonald, D.W. 2009, *The Princeton Encyclopedia of Mammals*. The Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Maffei, L., Cuellar, E. & Noss, A. 2004, "One thousand jaguars (*Panthera onca*) in Bolivia's Chaco? Camera trapping in the Kaa-Iya National Park.", *Journal of Zoology*, vol. 262, pp. 295–304.
- Maffei, L., Polisar, J., Garcia, R., Moreira, J. & Noss, A.J. 2011, "Perspectives from ten years of Jaguar (*Panthera onca*) camera trapping in Mesoamerica.", *Mesoamericana*, vol. 15, pp. 49–59.
- Martins, Q., Horsnell, W.G.C., Titus, W., Rautenbach, T. & Harris, S. 2011, "Diet determination of the Cape Mountain leopards using global positioning system location clusters and scat analysis.", *Journal of Zoology*, vol. 283, pp. 81–87.
- McBride Jr, R.T. & McBride, R.T. 2007, "Safe and selective capture technique for jaguars in the Paraguayan Chaco.", *The Southwestern Naturalist*, vol. 52, pp. 570–577.
- McCain, E.B., Childs, J.L., Childs, A.M., Hansen, K., Haynes, K., Swann, D., Colvin, M. & Snow T. 2006, *Research recommendations for the Arizona–New Mexico Jaguar Conservation Team*. Research Committee—Arizona–New Mexico Jaguar Conservation Team, Lordsburg, New Mexico.
- McNab, B.K. 1989, "Basal rate of metabolism, body size, and food habits in the order Carnivora." in *Carnivore Behaviour, Ecology and Evolution.*, ed. Gittleman J.L., Cornell University Press, Ithaca, NY, pp. 335–354.
- McNab, B.K. 1992, "A statistical analysis of mammalian rates of metabolism.", *Functional Ecology*, vol. 6, pp.672–679.
- McNab, B.K. 2000, "The standard energetics of mammalian carnivores: Felidae and Hyaenidae.", *Canadian Journal of Zoology*, vol. 78, pp. 2227–2239.

- McNab, B.K. 2002, "Short-term energy conservation in endotherms in relation to body mass, habits, and environment.", *Journal of Thermal Biology*, vol. 27, pp. 459–466.
- Mengue, B. 1992, "Community regulation: under what conditions are bottom up factors important on rocky shores.", *Ecology*, vol. 73, pp. 755–765.
- Miller, B., Reading, R., Strittholt, J., Carroll, C., Noss, R., Soulé, M., Sánchez, O., Terborgh, J., Brightsmith, D., Cheeseman, T. & Foreman, D. 1999, "Using focal species in the design of nature reserve networks.", *Wild Earth*, vol. 8, pp. 81–92.
- Miller, B., Dugelby, B., Foreman, D., Martínez del Río, C., Noss, R., Phillips, M., Reading, R., Soulé, M.E., Terborgh, J. & Willcox, L. 2001, "The importance of large carnivores to healthy ecosystems.", *Endangered Species UPDATE*, vol. 18, pp. 202–210.
- Miller, B. & Rabinowitz, A. 2002, "¿Por qué conservar al jaguar?" in *El Jaguar en el Nuevo Milenio.*, eds. Medellín R.A., Equihua C., Chetkiewicz C.L.B., Crawshaw P.G., Rabinowitz A., Redford K.H., Robinson J.G., Sanderson E.W. & A. Taber, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 303–315.
- Miller, C.S., Hebblewhite, M., Petrunenko, Y.K., Seryodkin, I.V., Goodrich, J.M. & Miquelle, D.G. 2014, "Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) energetic requirements: Implications for conserving wild tigers.", *Biological Conservation*, vol. 170, pp. 120–129.
- Mills, M.G.L., Broomhall, L.S. & du Toit, J.T. 2004, "Cheetah *Acinonyx jubatus* feeding ecology in the Kruger National Park and a comparison across African savanna habitats: is the cheetah only a successful hunter on open grassland plains?", *Wildlife Biology*, vol. 10, no. 3, pp. 177–186.
- Morato, R.G., Moura, C.A. & Crawshaw, P.G. 2002, "Inmovilización química de jaguares libres con una combinación de Tiletamina y Zolacepam." in *El Jaguar en el Nuevo Milenio.*, eds. Medellín R.A., Equihua C., Chetkiewicz C.L.B., Crawshaw P.G., Rabinowitz A., Redford K.H., Robinson J.G., Sanderson E.W. & A. Taber, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 91–99.
- Morato, R.G., Stabach, J.A., Fleming, C.H., Calabrese, J.M., De Paula, R.C., Ferraz, K.M.P.M., Kantek, D.L.Z., Miyazaki, S.S., Pereira, T.D.C., Araujo, G.R., Paviolo, A., De Angelo, C., Di Bitetti, M.S., Cruz, P., Lima, F., Cullen, L., Sana, D.A., Ramalho, E.E., Carvalho, M.M.,

- Soares, F.H.S., Zimbres, B., Silva, M.X., Moraes, M.D.F., Vogliotti, A., May Jr, J.A., Haberfeld, M., Rampim, L., Sartorello, L., Ribeiro, M.C. & Leimgruber, P. 2016, "Space use and movement of a Neotropical Top Predator: the endangered jaguar.", *PLoS ONE*, 11(12): e0168176.
- Morrison, J.C., Sechrest, W., Dinerstein, E., Wilcove, D.S. & Lamoreux, J.F. 2007, "Persistence of large mammal faunas as indicators of global human impacts.", *Journal of Mammalogy*, vol. 88, no. 6, pp. 1363–1380.
- Novack, A.J., Main, M.B., Sunquist, M. & 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*, vol. 267, pp. 167–178.
- Nowell, K. & Jackson, P. 1996, *Wild Cats. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Cat Specialist Group, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Núñez, R., Miller, B. & Lindzey, F. 2000, "Food habits of jaguars and pumas in Jalisco México.", *Journal of Zoology*, vol. 252, pp. 373–379.
- Ojasti, J. & Dallmeier, F. 2000, *Manejo de Fauna Silvestre Neotropical*. Smithsonian Institution/MAB Biodiversity Program, Washington, DC.
- Oliveira, T.G. 2002, "Ecología comparativa de la alimentación del jaguar y el puma en el Neotrópico." in *El Jaguar en el Nuevo Milenio.*, eds. Medellín R.A., Equihua C., Chetkiewicz C.L.B., Crawshaw P.G., Rabinowitz A., Redford K.H., Robinson J.G., Sanderson E.W. & A. Taber, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 265–288.
- Palmeira, F.B.L., Crawshaw, P.G., Haddad, C.M., Ferraz, K.M. & Verdade, L.M. 2008, "Cattle depredation by puma (*Puma concolor*) and jaguar (*Panthera onca*) in central-western Brazil.", *Biological Conservation*, vol. 141, pp. 118–125.
- Pyke, G.H., Pullman, H.R. & Charnov, E.L. 1977, "Optimal foraging, a selective review of theory and tests.", *The Quarterly Review of Biology*, vol. 52, no. 2, pp. 137–154.
- Quigley, H., Foster, R., Petracca, L., Payan, E., Salom, R. & Harmsen, B. 2017, 05 de agosto de 2017-last update, "*Panthera onca*". En: *IUCN 2017. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-3*. Available: <http://www.iucnredlist.org/species/15953/123791436> [2019, 01/Abril].

- Reid, F.A. 2009, *A field guide to the mammals of Central America and Southeast of Mexico*. 2^a edn, Oxford University Press, New York, NY.
- Ricklefs, R.E, Konarzewski, M. & Daan, S. 1996, "The relationship between basal metabolic rate and daily energy expenditure in birds and mammals.", *The American Naturalist*, vol. 147, pp. 1047–1071.
- Ripple, W.J., Estes, J.A., Beschta, R.L., Wilmers, C.C., Ritchie, E.G., Hebblewhite, M., Berger, J., Elmhagen, B., Letnic, M., Nelson, M.P., Schmitz, O.J., Smith, D.W., Wallach, A.D. & Wirsing, A.J. 2014, "Status and ecological effects on the world's largest carnivores.", *Science*, vol. 343, no. 6167, pp. 1241484.
- Robbins, C.T. 1993, *Wildlife feeding and nutrition*. 2^a edn, Academic Press, San Diego, CA.
- Rodríguez-Soto, C., Monroy-Vilchis, O., Maiorano, L., Boitani, L., Faller, J.C., Briones, M.Á., Núñez, R., Rosas-Rosas, O., Ceballos, G. & Falcucci, A. 2011, "Predicting potential distribution of the jaguar (*Panthera onca*) in Mexico: identification of priority áreas for conservation.", *Diversity and Distributions*, vol. 17, pp. 350–361.
- Rodríguez-Soto, C., Monroy-Vilchis, O., & Zarco-González, M. 2013, "Corridors for jaguar (*Panthera onca*) in Mexico: Conservation strategies.", *Journal for Nature Conservation*, vol. 21, no. 6, pp. 438–443.
- Rosas-Rosas, O.C. 2015, "Identificación de depredadores y depredaciones en la Sierra Madre Oriental." in *Manual de prácticas ganaderas para regiones con grandes carnívoros en la Sierra Madre Oriental.*, eds. Rosas-Rosas O.C., Guerrero Rodríguez J.D. & A.D. Hernández-SaintMartín, Colegio de Postgraduados-Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Puebla, México, pp. 40–52.
- Rosas-Rosas, O.C., Bender, L.C. & Valdez, R. 2008, "Jaguar and Puma predation on cattle calves in Northeastern Sonora, Mexico.", *Rangeland Ecology & Management*, vol. 61, pp. 554–560.
- Rosas-Rosas, O.C. & Núñez, P.R. 2014, "Jaguar y puma." in *Ecología y Manejo de Fauna Silvestre en México.*, eds. Valdéz R. & J.A. Ortega-S, Colegio de Postgraduados, Texcoco, México, pp. 331–352.
- Rueda, P., Mendoza, G.D., Martínez, D. & Rosas-Rosas, O.C. 2013, "Determination of the jaguar (*Panthera onca*) and Puma (*Puma concolor*) diet in a tropical forest in San Luis Potosi, Mexico.", *Journal of Applied Animal Research*, vol. 41, no. 4, pp. 484–489.

- Ruth, T.K., Boutte, P.C. & Quigley, H.B. 2010, "Comparing ground telemetry and global positioning system methods to determine cougar kill rates.", *Journal of Wildlife Management*, vol. 74, no. 5, pp. 1122–1133.
- Sánchez-Ramos, G., Hernández S.L., Mora O.A., Vargas-Contreras J., Lara V.M., Zamora T.C. & Cardona E.A. 1993, "Sierra del Abra Tanchipa. Estudio de caso." in *Proyecto de evaluación de áreas naturales protegidas de México.*, eds. Gómez-Pompa A., Dirzo, R. & et al., SEDESOL. México. SEDUE. Estudio de Declaratoria como Reserva Ecológica de la Sierra del Abra Tanchipa, San Luis Potosí, México. Instituto de Ecología y Alimentos. Universidad Autónoma de Tamaulipas., Tamaulipas, México.
- Sand, H., Zimmermann, B., Wabakken, P., Andrèn, H. & Pedersen, H.C. 2005, "Using GPS technology and GIS cluster analyses to estimate kill rates in wolf-ungulate ecosystems.", *Wildlife Society Bulletin*, vol. 33, no. 3, pp. 914–925.
- Sanderson, E.W., Redford, K.H., Chetkiewicz, C.B., Medellin, R.A., Rabinowitz, A.R., Robinson, J.G. & Taber, A.B. 2002, "Planning to save a species: the jaguar as a model.", *Conservation Biology*, vol. 16, no. 1, pp. 58–72.
- Scantlebury, D.M., Mills, M.G.L., Wilson, R.P., Wilson, J.W., Mills, M.E.J., Durant, S.M., Bennett, N.C., Bradford, P., Marks, N.J. & Speakman, J.R. 2014, "Flexible energetics of cheetah hunting strategies provide resistance against kleptoparasitism.", *Science*, vol. 346, no. 6205, pp. 79–81.
- Schoener, T.W. 1971, "Theory of feeding strategies.", *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 2, pp. 369–404.
- SEMARNAT 2006, *Proyecto para la conservación y manejo del jaguar en México.*, Serie Proyectos de Recuperación de Especies Prioritarias, número 14. Subcomité Técnico Consultivo Nacional para la Conservación y Manejo del Jaguar. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales., México, D.F.
- Servín, J. 2000, *Ecología conductual del coyote en el sureste de Durango.* Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Seymour, K.L. 1989, "*Panthera onca*." *Mammalian Species*, vol. 340, pp 1–9.
- Silver, S.C., Ostro, L.E.T., Marsh, L.K., Maffei, L., Noss, A J., Kelly, M.J., Wallace, R.B., Gomez, H. & Ayala, G. 2004, "The use of camera traps for estimating jaguar *Panthera onca* abundance and density using capture/recapture analysis.", *Oryx*, vol. 38, pp. 148–154.

- Silvy, N. 2012, *The wildlife techniques manual*. 7^a edn, The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD.
- Soisalo, M.K. & Cavalcanti, S.M.C. 2006, "Estimating the density of a jaguar population in the Brazilian Pantanal using camera-traps and capture-recapture sampling in combination with GPS radio-telemetry.", *Biological Conservation*, vol. 129, pp. 487–496.
- Stephens, D.W. & Krebs, J.R. 1986, *Foraging theory. Monographs in behavior and ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Sunquist, M. 2002, "Historia de la investigación sobre el jaguar en el continente americano." in *El Jaguar en el Nuevo Milenio.*, eds. Medellín R.A., Equihua C., Chetkiewicz C.L.B., Crawshaw P.G., Rabinowitz A., Redford K.H., Robinson J.G., Sanderson E.W. & A. Taber, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 535–549.
- Sunquist, M.E. & Sunquist, F. 1989, "Ecological constraints on predation by large felids." in *Carnivore behavior, ecology and evolution.*, ed. Gittleman J.L., Cornell University Press, Ithaca, NY, pp. 283–301.
- Sunquist, M.E. & Sunquist, F. 2009, "Family Felidae." in *Handbook of the mammals of the world, Vol. 1 Carnivores.*, eds. Wilson D.E. & R.A. Mortimer, Lynx Editions, Barcelona, España, pp. 54–168.
- Swank, W.G. & Teer, J.G. 1989, "Status of the Jaguar-1987.", *Oryx*, vol. 23, no. 1, pp. 14–21.
- Taber, A.B. 1997, "The food habits of sympatric jaguar and puma in the Paraguay Chaco.", *Biotropica*, vol. 29, no. 2, pp. 204–213.
- Taber, A.B., Cherkiewicz, C.B., Medellín, R., Rabinowitz, A. & Redford, K.H. 2002, "La conservación del jaguar en el nuevo milenio." in *El Jaguar en el Nuevo Milenio.*, eds. Medellín R.A., Equihua C., Chetkiewicz C.L.B., Crawshaw P.G., Rabinowitz A., Redford K.H., Robinson J.G., Sanderson E.W. & A. Taber, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 629–640.
- Taylor, C.R. & Rowntree, V.J. 1973, "Temperature regulation and heat balance in running cheetahs: a strategy for sprinters?", *American Journal of Physiology*, vol. 224, pp. 848–851.

- Terborgh, J. 2005, "The green world hypothesis revisited." in *Large carnivores and conservation of the biodiversity.*, eds. Ray J.C., Redford K.H., Steneck R.S. & J. Berger, Island Press, Washington, DC, pp. 82–99.
- Treves, A. & Karanth, K.U. 2003, "Human-carnivore conflict and perspectives on carnivore management worldwide.", *Conservation Biology*, vol. 17, pp. 1491–1499.
- Ullrey, D.E. 2006, "Animales salvajes." in *Fundamentos de nutrición y alimentación de animales.*, eds. Church D.C., W.G. Pond & K.R. Pond, 2ª edn, Limusa-Wiley, Mexico, D.F., pp. 585–594.
- Van Valkenburgh, B. & Hertel, F. 1998, "The decline of North American predators during the late Pleistocene." in *Quaternary Paleozoology in the Northern Hemisphere.*, eds. Saunders J.J., B.W. Styles & G.F. Baryshnikov. Illinois State Museum Scientific Papers, Springfield, IL, pp. 357–374.
- Vargas, F. & Escobar, S. 2000, *Áreas naturales protegidas de México con decretos federales 1899-2000*. Instituto Nacional de Ecología-Secretaría de Medio Ambiente Recursos Naturales y Pesca., México, D.F.
- WCS 2008, 15 de febrero de 2008-last update, *All about jaguars: Threats*. [Homepage of Wildlife Conservation Society], [Online]. Available: <http://savethejaguar.com/jag-index/jag-allabout/jag-aboutthreats> [2008, 09/Mayo]
- Weckel, M., Giuliano, W. & Silver, S. 2006, "Jaguar (*Panthera onca*) feeding ecology: distribution of predator and prey through time and space.", *Journal of Zoology*, vol. 270, pp. 25–30.
- Williams, T.M., Wolfe, L., Davis, T., Kendall, T., Richter, B., Wang, Y., Bryce, C., Elkaim, G.H. & Wilmers, C.C. 2014, "Instantaneous energetics of puma kills reveal advantage of felid sneak attacks.", *Science*, vol. 346, no. 6205, pp. 81–85.

**CAPÍTULO I. PREFERENCIAS ALIMENTARIAS DEL JAGUAR EN LA RESERVA DE
LA BIOSFERA SIERRA DEL ABRA TANCHIPA, SAN LUIS POTOSÍ**

1.1 INTRODUCCIÓN

Como la mayoría de los felinos silvestres, el jaguar es un cazador solitario y oportunista, carnívoro estricto el cual depreda sobre sus presas con base en la disponibilidad, abundancia y vulnerabilidad de éstas (Seymour, 1989; Sunquist y Sunquist, 1989; Macdonald, 2009; Sunquist y Sunquist, 2009). Generalmente caza a sus presas acechándolas, las embosca de cerca subyugándolas con una mordida fatal en la nuca, cabeza o nariz (Schaller y Vasconcelos, 1978; Crawshaw y Quigley, 2002; Hoogesteijn y Hoogesteijn, 2005; Rosas-Rosas, 2015). Por lo regular, los jaguares empiezan a consumir a sus presas por la parte delantera prefiriendo la carne de la garganta, la parte baja del cuello, el pecho y la carne que recubre las costillas y las paletas o escápulas, posteriormente consumen algunos órganos internos como corazón, hígado y pulmones (Crawshaw y Quigley, 2002; Hoogesteijn y Hoogesteijn, 2005; Rosas-Rosas, 2015). Estos felinos pueden arrastrar a sus presas largas distancias, a veces hasta más de un kilómetro, por terrenos boscosos y accidentados; algo que debe tenerse en cuenta es que no “tapa” a su presa, es decir, no la recubre con hojas ni material vegetal suelto (Schaller y Crawshaw, 1980; Hoogesteijn y Hoogesteijn, 2005). Casi siempre, se mantienen cerca o al lado de su presa muerta para protegerla de animales carroñeros (*p.ej. Cathartes aura, Coragyps atratus*) y consumir la mayor parte de ésta, lo cual puede ocurrir entre uno y tres días dependiendo del tamaño de la presa (Schaller y Vasconcelos, 1978; Schaller y Crawshaw, 1980; Jędrzejewski *et al.*, 2014; Rosas-Rosas, 2015).

Los jaguares tienen preferencia por animales de tamaño de mediano a grande, venados, pecaríes, capibaras, armadillos, coatíes, caimanes, cocodrilos, tortugas y algunas aves constituyen las presas más comunes en gran parte de su rango de distribución (López-González y Miller, 2002; Oliveira, 2002; Chávez *et al.*, 2005; Sunquist y Sunquist, 2009; Hayward *et al.*, 2016). A través de los años se han hecho diversos estudios relacionados con la alimentación de esta especie, dependiendo el enfoque del investigador y las características propias de la zona de estudio se han encontrado diversos resultados (Tabla 1).

En particular, en la región de la Huasteca Potosina se han realizado dos estudios, el primero en Tamosopo, San Luis Potosí, México (Rueda *et al.*, 2013), en el cual mediante el análisis de heces ($n = 11$) e implementando identificación mediante material genético, registraron que 9 especies de presas en la dieta del jaguar. El pecarí de collar (*P. tajacu*) fue la presa mayormente consumida representando el 39.64% de la biomasa relativa consumida, seguida por el tlacuache–

Tabla 1. Estudios previos de las preferencias alimentarios de *Panthera onca* a lo largo de su distribución. Los valores que aparecen entre paréntesis junto a la(s) técnica(s) corresponden al tamaño de muestra, por su parte valores que aparecen entre paréntesis junto a los principales componentes de la dieta corresponden a frecuencia de ocurrencia.

| Autor | Núm. | Área de estudio | Técnica(s) | Principales componentes dieta |
|--|------|--|------------------------------------|---|
| Schaller y Vasconcelos (1978) | 1 | Rancho Acurizal, Matto Grosso, Brasil | ID carcasas (n=59) | <i>Hydrochaeris hydrochaeris</i> (100%)* |
| Rabinowitz y Nottingham (1986) | 2 | Cuenca de Cockscomb, Belice | ID presas en heces (n=228) | <i>Dasyus novemcinctus</i> (54%) <i>Cuniculus paca</i> (9.3%) <i>Tamandua mexicana</i> (9.3%) |
| Emmons (1987) | 3 | Estación Biológica de Cocha Cashu, Perú | ID presas en heces (n=25) | Reptiles (33%) Mamíferos (23%) Grandes roedores (15%) |
| Aranda (1994); Aranda y Sánchez-Cordero (1996) | 4 | Reserva de la Biosfera de Calakmul, México | ID presas en heces (n=37) | <i>Pecari tajacu</i> (42%) <i>Nasua narica</i> (18%) <i>Dasyus novemcinctus</i> (12%) |
| Chinchilla (1997) | 5 | Parque Nacional El Corcovado, Costa Rica | ID presas en heces (n=22) | <i>Iguana iguana</i> (23%) <i>Tayassu pecari</i> (18%) <i>Choloepus hoffmanni</i> (18%) |
| Taber <i>et al.</i> (1997) | 6 | Chaco, Paraguay | ID presas en heces (n=106) | <i>Mazama gouazoubira</i> (23%) Lagomorfos (23%) Dasipódidos (7%) |
| Farrell <i>et al.</i> (2000) | 7 | Hato Piñero, Venezuela | ID presas en heces (n=3) | <i>Pecari tajacu</i> (33%) <i>Sylvilagus floridanus</i> (33%) <i>Sus scrofa</i> (33%)† |
| Núñez <i>et al.</i> (2000) | 8 | Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala, México | ID presas en heces/carcasas (n=50) | <i>Odocoileus virginianus</i> (50%) <i>Nasua narica</i> (22%) <i>Pecari tajacu</i> (20%) |
| Garla <i>et al.</i> (2001) | 9 | Reserva Forestal Linhares, Brasil | ID presas en heces (n=101) | Dasipódidos (41%) <i>Tayassu pecari</i> (21%) Prociónidos (12%) |

| | | | | |
|----------------------------------|----|---|---------------------------------------|---|
| Crawshaw y Quigley (2002) | 10 | Pantanal, Brasil | ID carcasas + radiocollares (n=59) | <i>Bos taurus</i> (48%) <i>Tayassu pecari</i> (22%) <i>Hydrochaeris hydrochaeris</i> (14%) |
| Dalponete (2002) | 11 | Área de Jofre, Área de Paraguaizinho y Parque Nacional El Pantanal, Brasil | ID presas en heces/carcasas (n=35/44) | <i>Hydrochaeris hydrochaeris</i> (60%/20%) <i>Bos indicus</i> (34%/41%) <i>Nasua nasua</i> (17%)/ <i>Caiman</i> sp. (14%) |
| Kuriowa y Ascorra (2002) | 12 | Reserva Tambopata-Candamo, Perú | ID presas en heces (n=13) | <i>Tayassu</i> spp. (14%) <i>Proechimys</i> spp. (13%) <i>Cuniculus paca</i> (10%) |
| Leite y Galvão (2002) | 13 | Área de protección ambiental Guaraqueçaba y área turística Marumbi, Brasil | ID presas en heces (n=32) | <i>Bos</i> spp. (29%) <i>Pecari tajacu</i> (26%) <i>Mazama</i> sp. (24%) |
| Perovic (2002) | 14 | Noroeste de Argentina | ID presas en heces (n=246) | <i>Bos</i> sp. (22%) Micromamíferos (15%) <i>Dasyprocta punctata</i> (9%) |
| Polisar <i>et al.</i> (2003) | 15 | Los Llanos, Venezuela | ID presas en heces/carcasas (n=42/30) | <i>Pecari tajacu</i> (22%) <i>Hydrochaeris hydrochaeris</i> (21%) <i>Bos</i> spp. (18%) |
| Scognamillo <i>et al.</i> (2003) | 16 | Hato Piñero, Venezuela | ID presas en heces/carcasas (n=42/30) | <i>Pecari tajacu</i> (26%/16%) <i>Hydrochaeris hydrochaeris</i> (21%/20%) <i>Tayassu pecari</i> (12%)/ <i>Bos</i> sp. (33%) |
| Amín (2004) | 17 | Reserva de la Biosfera de Calakmul, México | ID presas en heces (n=84) | <i>Nasua narica</i> (25%) <i>Cuniculus paca</i> (15%) <i>Dasypus novemcinctus</i> (14%) |
| Novack <i>et al.</i> (2005) | 18 | Reserva de la Biosfera Maya, Guatemala | ID presas en heces (n=76) | <i>Dasypus novemcinctus</i> (39-55%) <i>Nasua narica</i> (28-35%) <i>Tayassu pecari</i> (9-30%) |
| Hernández (2006; 2008) | 19 | Reserva de la Biosfera de Calakmul, México/ Reserva de la Biosfera Maya, Guatemala | ID presas en heces (n=206) | <i>Pecari tajacu</i> (27%) <i>Dasypus novemcinctus</i> (25%) <i>Nasua narica</i> (20%) |

| | | | | |
|--|----|---|---|--|
| Ramalho (2006) | 20 | Reserva Ecológica Mimirauá, Brasil | ID presas en heces/carcasas (n=29/10) | <i>Caiman crocodilus</i> (32.5%) <i>Bradypus variegatus</i> (30%) <i>Allouata seniculus</i> (7.5%) |
| Weckel <i>et al.</i> (2006a; 2006b) | 21 | Santuario de Vida Silvestre de la Cuenca de Cockscomb, Belice | ID presas en heces (n=34) | <i>Dasyopus novemcinctus</i> (33%) <i>Pecari tajacu</i> (23%) <i>Cuniculus paca</i> (23%) |
| Azevedo y Murray (2007) | 22 | Pantanal, Brasil | ID presas en heces/carcasas (n=149/114) | <i>Hydrochaeris hydrochaeris</i> (21-32%) <i>Caiman yacare</i> (6-20%) <i>Bos spp.</i> (11-28%) <i>Pecari tajacu</i> (27%) |
| Cruz <i>et al.</i> (2007) | 23 | Sierra Madre de Chiapas, México | ID presas en heces (n=45) | <i>Cuniculus paca</i> (11%) <i>Tapirus bairdii</i> (11%) <i>Pecari tajacu</i> (35%) |
| Azevedo (2008) | 24 | Parque Nacional Iguaçu, Brasil | ID presas en heces (n=51) | <i>Nasua nasua</i> (27%) <i>Mazama sp.</i> (18%) |
| Palmeira <i>et al.</i> (2008) | 25 | Fazenda Ouro Branco, Goiás, Brasil | ID carcasas (n=242) | <i>Bos taurus</i> (100%)* <i>Bos taurus</i> (58%) |
| Rosas-Rosas <i>et al.</i> (2008) | 26 | Sonora, México | ID presas en heces (n=27) | <i>Odocoileus virginianus</i> (24%) Lagomorfos (6%) |
| Trovati <i>et al.</i> (2008) | 27 | Área de Protección Ambiental de Lajeado y del Rio Tocantins, Brasil | ID presas en heces (n=1) | Tayasuidos (100%)‡ |
| Carrillo <i>et al.</i> (2009) | 28 | Parque Nacional El Corcovado, Costa Rica | ID presas en heces/carcasas (n=18/20) | <i>T. pecari</i> (89%)/ <i>L. olivacea</i> (70%) <i>P. tajacu</i> (39%)/ <i>T. pecari</i> (20%) <i>C. hoffmanni</i> (89%)/ <i>C. mydas</i> (70%) |
| Márquez (2009) | 29 | Parque Nacional Laguna del Tigre, Guatemala | ID presas en heces (n=73) | <i>Tayassu pecari</i> § <i>Cuniculus paca</i> § <i>Conepatus sp.</i> § |
| Perilli (2009); Perilli <i>et al.</i> (2016) | 30 | Pantanal, Brasil | ID presas en heces/carcasas + collares satélite (n=125/431) | <i>Bos taurus</i> (36%/32%) Tayasuidos (20%)/ <i>C. yacaré</i> (25%) <i>C. yacaré</i> (16%)/Tayasuidos (22%) |

| | | | | |
|--|----|---|---|--|
| Porfirio (2009) | 31 | Pantanal, Brasil | ID presas en heces (n=134) | <i>Dasyprocta azarae</i> (26%) <i>Bos taurus</i> (20%) Cervidae (13%) |
| Cavalcanti y Gese (2010) | 32 | Pantanal, Brasil | ID carcasas + collares satélite (n=438) | <i>Bos</i> spp. (32%) <i>Caiman yacare</i> (24%) Tayasuidos (21%) |
| Foster <i>et al.</i> (2010) | 33 | Santuario de Vida Silvestre de la Cuenca de Cockscumb, Belice | ID presas en heces (n=322) | <i>Dasypus novemcinctus</i> (46%) <i>Nasua narica</i> (11%) <i>Tayassu pecari</i> (9%) |
| González-Maya <i>et al.</i> (2010) | 34 | Talamanca, Costa Rica | ID presas en heces (n=15) | <i>Pecari tajacu</i> (56%) <i>Leopardus pardalis</i> (31%) |
| McBride <i>et al.</i> (2010) | 35 | Chaco, Paraguay | ID presas en heces (n=41) | <i>Tayassu pecari</i> (56%) <i>Pecari tajacu</i> (22%) <i>T. terrestris</i> (12%)/ <i>M. tridactyla</i> (12%) |
| Sollmann (2011); Sollmann <i>et al.</i> (2013) | 36 | Parque Nacional de las Emas, Brasil | ID presas en heces (n=35) | <i>Myrmecophaga tridactyla</i> (26%) <i>Tapirus terrestris</i> (2%)/Tayasuidos (2%) <i>Dasyprocta</i> sp. (1%) |
| Azevedo y Verdade (2012) | 37 | Pantanal, Brasil | ID carcasas (n=114) | <i>Caiman yacare</i> (62%)* |
| Garrote (2012) | 38 | Llanos Orientales, Colombia | Información de entrevistas (n=60) | Porcinos (90%) Equinos (8%) Vacunos (2%) |
| Veríssimo <i>et al.</i> (2012) | 39 | Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica | ID carcasas (n=676) | <i>Chelonia mydas</i> (99%) <i>Dermodochelys coriacea</i> (<1%) <i>Eretmodochelys imbricata</i> (<1%) |
| Gómez-Ortiz y Monroy-Vilchis (2013) | 40 | Parque Natural Sierra Nanchititla, México | ID presas en heces (n=13) | <i>Dasypus novemcinctus</i> (29%) <i>Capra hircus</i> (18%) <i>N. narica</i> / <i>S. floridanus</i> (12%) |
| Rueda <i>et al.</i> (2013) | 41 | Tamasopo, San Luis Potosí, México | ID presas en heces (n=11) | <i>Pecari tajacu</i> (35%) <i>Didelphis virginiana</i> (17%) <i>Nasua narica</i> (13%) |

| | | | | |
|--|----|--|--|--|
| Hernández-SaintMartín <i>et al.</i> (2015) | 42 | Reserva de la Biosfera Sierra del Abra Tanchipa, San Luis Potosí, México | ID presas en heces (n=43) | <i>Pecari tajacu</i> (41%) <i>Odocoileus virginianus</i> (24%) <i>Nasua narica</i> (22%) |
| Cassaigne <i>et al.</i> (2016) | 43 | Sonora, México | ID presas en heces/carcasas + collares satélite (n=5/23) | <i>Bos taurus</i> (60%/17%) <i>D. virginiana</i> (20%/9%)/ <i>Odocoileus virginianus</i> (--/13%) <i>N. narica</i> (--/13%) |
| Ávila-Nájera <i>et al.</i> (2018) | 44 | Reserva Ecológica El Edén, Q, Roo, México. | ID presas en heces (n=23) | <i>Mazama temama</i> (39%) <i>P. tajacu</i> (39%) <i>D. novemcinctus</i> (17%)/ <i>P. flavus</i> (17%) |

* Estudio de depredación enfocado en dicha(s) especie(s).

† Usado como carnada.

‡ Resultado relacionado directamente al tamaño de muestra.

§ Frecuencias no reportadas.

(*Didelphis virginiana*) con el 15.48%. La mayoría de las presas registradas fueron presas de medianas a grandes (1-15 kg), pero de igual manera se registraron diversas especies de menor porte en la dieta del jaguar. El segundo, dentro de la RBSAT, determinó mediante el análisis de heces e identificación a nivel molecular que la dieta del jaguar se compone de 9 especies de presas siendo tres, pecaríes de collar (*P. tajacu*), venados cola blanca (*O. virginianus*) y coatíes de nariz blanca (*N. narica*), las que de manera conjunta constituyen el 78.9% de la biomasa relativa consumida. Complementariamente, se estimó que el peso promedio de las presas consumidas por los individuos presentes en la reserva es de 18.5 kg (Hernández-SaintMartín *et al.*, 2015).

Como se puede apreciar en la compilación de estudios referentes a la alimentación de la especie, la metodología más recurrentemente utilizada ha sido el análisis de excretas para identificar restos de presas, principalmente restos óseos y pelos, lo cual es un patrón comúnmente observado en estudios de ecología alimentaria de carnívoros (Klare *et al.*, 2011) debido a que es una técnica de muestreo indirecto, de bajo costo y logísticamente sencilla en comparación a otras (Marucco *et al.*, 2008).

A pesar de todo, dicha metodología puede llegar a presentar sesgos, primero, si no se tiene una correcta identificación de la especie de la cual proviene la materia fecal (Farrel *et al.*, 2000;

Klare *et al.*, 2011; Morin *et al.*, 2016). Segundo, algunos autores sugieren que se sobreestima la biomasa consumida al mismo tiempo que subestima el consumo de presas de tamaño pequeño (Karanth y Sunquist, 1995; Marker *et al.*, 2003), aunque para algunas especies se han propuesto factores de corrección para estos sesgos (Ackerman *et al.*, 1984). Tercero, se llega a presentar autocorrelación cuando grupos de excretas (*i.e.* letrinas) son producidos por carnívoros sociales que consumen presas de mayor tamaño que sus propios cuerpos (Marucco *et al.*, 2008; Tambling *et al.*, 2012).

En las últimas décadas y con el advenimiento de mejoras tecnológicas, el uso de collares satelitales ha permitido monitorear animales silvestres mediante la colección de datos de geolocalización a una escala lo suficientemente fina para proveer una buena aproximación a los patrones de movimientos a nivel individual (Furtado *et al.*, 2008; Getz y Saltz, 2008; Ruth *et al.*, 2010; Pitman *et al.*, 2012; Tambling *et al.*, 2012; Blecha y Alldredge, 2015). Esta herramienta ha sido útil para determinar sitios de caza de depredadores de distintas especies mediante el análisis de clústers de puntos de localización, de manera particular de aquellos que habitan en lugares con cubierta vegetal densa, a bajas densidades poblacionales, con conductas crípticas o limitada accesibilidad (Anderson y Lindzey, 2003; Knopff *et al.*, 2009; Ruth *et al.*, 2010; Martins *et al.*, 2011; Tambling *et al.*, 2012; Miller *et al.*, 2013, Gese *et al.*, 2016).

Sin embargo, la identificación de sitios de caza con base en puntos de localización GPS tiene algunos inconvenientes, es probable que los carnívoros se mantengan en un determinado sitio pero los datos de localización transferidos vía satélite no formen clústers, o que maten presas pero no pasen tiempo considerable en la manipulación e ingesta de las mismas (<3 horas), pudiendo deberse a: a) cleptoparasitismo; b) tamaño de la presa, presas pequeñas llegan a ser consumidas en su totalidad (subestimadas en la dieta); c) eventos de carroñeo, por parte del depredador o por parte de carroñeros sobre los sitios de caza; d) efecto del collar satelital en el individuo (afectación de la conducta predatoria); e) efectos indirectos del ambiente (perturbación antropogénica); f) fallas en la obtención de los puntos de localización o en el registro de presas en campo, entre otros (Anderson y Lindzey, 2003; Power, 2002; Sand *et al.*, 2005; Webb *et al.*, 2008; Knopff *et al.*, 2009; Fröhlich *et al.*, 2012; Tambling *et al.*, 2012; Blecha y Alldredge, 2015; Elbroch *et al.*, 2018).

No obstante lo anteriormente expuesto, la telemetría GPS mediante el uso de collares satelitales sigue representando una aproximación bastante eficiente si se le compara con los métodos tradicionales como el rastreo (principalmente en nieve) o la radiotelemetría convencional

o de muy alta frecuencia (VHF, por sus siglas en inglés), debido a las inherentes complicaciones originadas por las condiciones climáticas, topográficas, así como aquellas relacionadas al tipo y distribución de la vegetación (Sand *et al.*, 2005; Knopff *et al.*, 2009, 2010b; Ruth *et al.*, 2010; Blecha y Alldredge, 2015; Gese *et al.*, 2016; Elbroch *et al.*, 2018). Tamaños de muestra reducidos pueden conducir a subestimar los eventos de depredación (Marshall y Boutin, 1999), de la misma manera que períodos cortos de monitoreo desembocan en pequeños intervalos de confianza respecto a los parámetros involucrados (Hebblewhite *et al.*, 2004). La telemetría GPS ha permitido incrementar notablemente los tamaños muestrales y la duración de los monitoreos biológicos, mejorando sustancialmente la eficiencia para estimar las tasas de depredación de los grandes carnívoros (Anderson y Lindzey, 2003; Knopff *et al.*, 2009; Elbroch *et al.*, 2018).

La premisa fundamental del análisis de clústers de puntos de localización provenientes de collares satelitales es la identificación de patrones espacio-temporales (Anderson y Lindzey, 2003; Sand *et al.*, 2005; Webb *et al.*, 2008) debido a que los grandes felinos gastan tiempo considerable en cada sitio de caza (hasta 184 horas—Schaller y Vasconcelos, 1978; Schaller y Crawshaw, 1980; Cavalcanti y Gese, 2010; Martins *et al.*, 2011; Gese *et al.*, 2016), es decir, tiempo para manipular y consumir a sus presas (Webb *et al.*, 2008; Knopff *et al.*, 2009, 2010b; Fröhlich *et al.*, 2012; Elbroch *et al.*, 2018). Individuos que porten collares satelitales con intervalos adecuados para la generación de los puntos de localización proyectarán un espectro de estos puntos alrededor de los sitios de caza, los cuales pueden ser identificados al ser inspeccionados mediante el uso de software especializado (Anderson y Lindzey, 2003; Knopff *et al.*, 2009).

En las últimas décadas, con el uso de esta metodología se han logrado dilucidar los patrones de actividad, depredación y dieta de distintas especies de grandes felinos, tales como cheetas (*A. jubatus*—Vorster, 2011; Scantlebury *et al.*, 2014), jaguares (*P. onca*—Perilli *et al.*, 2009; Cavalcanti y Gese, 2010; Gese *et al.*, 2016; Perilli *et al.*, 2016), leones (*P. leo*—Vorster, 2011; Tambling *et al.*, 2012), leopardos (*Panthera pardus*—Martins *et al.*, 2011, Fröhlich *et al.*, 2012; Pitman *et al.*, 2012; Stein *et al.*, 2015), leopardos de las nieves (*Panthera uncia*—Grönberg, 2011), pumas (*P. concolor*—Anderson y Lindzey, 2003; Knopff *et al.*, 2009, 2010b; Ruth *et al.*, 2010; Elbroch y Wittmer, 2013; Williams *et al.*, 2014; Smith *et al.*, 2015; Cassaigne *et al.*, 2016) y tigres (*P. tigris altaica*—Miller *et al.*, 2013). Los objetivos del presente capítulo son: a) determinar las preferencias alimentarias y la biomasa consumida por los jaguares en la RBSAT y, b) analizar las

preferencias alimentarias y la biomasa consumida estacional (secas-lluvias) y anualmente por parte los jaguares en la RBSAT.

1.2 MATERIALES Y MÉTODOS

Mediante el uso de los datos obtenidos del servicio satelital provenientes de los individuos capturados (ver *Monitoreo de felinos silvestres*) y con la ayuda de guías locales se hizo un seguimiento exhaustivo de los jaguares dentro y en zonas aledañas a la RBSAT para determinar sus preferencias alimentarias, así como sus áreas de actividad. Se identificaron clústers de puntos de localización que potencialmente pudieran ser sitios de caza para los jaguares, es decir, sitios donde se registraron 2 o más puntos de localización consecutivos dentro de un diámetro de 100 m en un período mínimo de 6 o 24 horas dependiendo el modelo del collar (Sand *et al.*, 2005; Martins *et al.*, 2011; Tambling *et al.*, 2012), haciendo cortes en los datos satelitales cada 15 días para su análisis (modificado de Knopff *et al.*, 2009).

Del total de clústers de puntos de localización se hizo una estratificación para su búsqueda exhaustiva (Miller *et al.*, 2013; Blecha y Alldredge, 2015), este sistema se basó en la probabilidad relativa (*i.e.* alta, media o baja) de que cada clúster fuese un sitio de caza de acuerdo a: 1) número de horas continuas invertidas en cada clúster; 2) horario en que se desarrolló la actividad en el clúster, es decir, amanecer (03:00-05:59 hrs), diurno (06:00-17:59 hrs), crepúsculo (18:00-20:59 hrs) o nocturno (21:00-02:59 hrs); 3) número de puntos de localización dentro del clúster; 4) traslape con otro clúster (dentro del mismo corte de 15 días).

Se le otorgó una probabilidad alta cuando la actividad en el clúster incluyó dos o más de los siguientes factores: un lapso ≥ 24 horas (Ruth *et al.*, 2010; Martins *et al.*, 2011; Fröhlich *et al.*, 2012; Gese *et al.*, 2016; Elbroch *et al.*, 2018), que se haya realizado durante el período nocturno y/o amanecer (Anderson y Lindzey, 2003; Ruth *et al.*, 2010; Pitman *et al.*, 2012; Hernández-SaintMartín *et al.*, 2013; Elbroch *et al.*, 2018), cuando el clúster se formó por ≥ 8 puntos de localización y si es que tenía traslape con otro clúster (Knopff *et al.*, 2009). Una probabilidad media comprendió dos o más de los siguientes factores: un lapso ≥ 12 horas (Martins *et al.*, 2011; Gese *et al.*, 2016), que se haya realizado durante el período del crepúsculo o amanecer (Elbroch *et al.*, 2018) y cuando el clúster se formó por ≥ 5 puntos de localización. Con probabilidad baja se

clasificó a los clústers con: lapsos <12 horas, que se hayan realizado durante el período diurno (Elbroch y Wittmer, 2013) y cuando el clúster se formó por <5 puntos de localización (Sand *et al.*, 2005; Gese *et al.*, 2016). La existencia de diferencias significativas entre el hallazgo de sitios de caza en clústers con distintas probabilidades relativas se corroboró mediante la prueba de Chi cuadrada (Pearson, 1900).

Con base en varias búsquedas exhaustivas preliminares y a lo reportado por estudios previos en grandes felinos, los clústers que comprendían exclusivamente puntos de localización dentro del horario diurno fueron descartados debido a que se catalogaron como zonas de descanso (echaderos) o inactividad (Anderson y Lindzey, 2003; Sand *et al.*, 2005; Ruth *et al.*, 2010; Elbroch y Wittmer, 2013; Smith *et al.*, 2015). Los posibles sitios de caza se visitaron hasta después de que el felino abandonó el área, como mínimo se dejó pasar un lapso de 5 días de ocurrido el probable evento de depredación para no interferir o modificar sus actividades dentro de su territorio (Sand *et al.*, 2005; Pitman *et al.*, 2012; Miller *et al.*, 2013; Blecha y Alldredge, 2015; Cassaigne *et al.*, 2016).

Las coordenadas de los clústers de locaciones seleccionados fueron transferidas a un dispositivo de GPS manual (GPSMAP® 62s, GARMIN Ltd.), eligiendo el punto de localización central de cada clúster como punto de referencia y de partida para la búsqueda (Martins *et al.*, 2011). Se visitaron e inspeccionaron los posibles sitios de caza, buscando sistemáticamente en el área a pie en un diámetro de 100 m siguiendo los procedimientos reportados por Knopff *et al.* (2009), la duración de la búsqueda en cada sitio dependió de la cobertura vegetal del área, pero se estableció como máximo un lapso de 30 minutos (Martins *et al.*, 2011; Tambling *et al.*, 2012).

En cada sitio de caza se hizo una identificación de las presas cazadas por los jaguares mediante la inspección de carcasas y despojos presentes, para lo cual se analizó el tamaño y forma de huesos largos, cráneo, dentadura, pelo, pezuñas, astas, entre otros. Cuando la integridad de la carcasa lo permitió, se realizó un análisis de los órganos y tejidos para tratar de determinar el tiempo estimado de la muerte; de la misma manera, para corroborar que el jaguar mató a la presa se analizó la presencia de huellas, heces, marcas de dientes, tipo de herida causante de la muerte, patrón de consumo y si la presa estaba o no oculta (Núñez *et al.*, 2000; Crawshaw y Quigley, 2002; Dalponte, 2002; Scognamillo *et al.*, 2003; Rosas-Rosas *et al.*, 2008). La identificación de los restos se realizó mediante el uso de guías de identificación (García y Ceballos, 1994; Calderón-Mandujano *et al.*, 2006; Elbroch, 2006; Van Perlo, 2006; Reid, 2009; Aranda, 2012), la base de

datos en línea de la Colección Nacional de Mamíferos del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y la Colección Mastozoológica de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (IPN).

Para determinar la biomasa consumida por cada individuo con collar satelital, de cada presa muerta encontrada en los sitios de caza se registraron datos de sus características (edad aproximada, peso aproximado, sexo, medidas morfométricas y condición corporal) así como datos de los sitios de caza (tipo de vegetación, elevación, latitud, altitud). La estimación de las edades de las presas consumidas por los jaguares se realizó con base en el sexo (cuando fue posible determinarlo) y dentición (Slaughter *et al.*, 1974; Gay y Best, 1996; Knight, 2001; Faísca *et al.*, 2002; Greenfield y Arnold, 2008; Olifiers *et al.*, 2010; Villa *et al.*, 2013). Para la determinación del peso se retomó la edad estimada para cada presa encontrada y se contrastó con curvas de crecimiento disponibles para las especies presa o en su defecto con pesos promedios para especies similares (Ackerman *et al.*, 1986; Leberg *et al.*, 1992; Aranda, 2012; Garnero *et al.*, 2013; Cueto-Mares, 2014; GTM, 2017).

Las presas se clasificaron de acuerdo con su peso en: a) presas pequeñas <1 kg, b) presas medianas entre 1-10 kg, y c) presas grandes de >10 kg (López-González y Miller, 2002). Se llevó a cabo un registro puntual de que jaguar mató y consumió a cada presa para poder determinar la cantidad de kilogramos de biomasa que cada felino consumió durante el período que fue monitoreado. Para la estimación de la biomasa consumida se utilizaron los pesos calculados de cada presa y se consideró una porción comestible por presa de 0.79 (Ackerman *et al.*, 1986; Laundré, 2005), cuando se consideró que la presa no fue matada por el portador del collar y solamente fue un evento de carroñeo únicamente se tomó en cuenta la mitad de la biomasa potencialmente consumida (*i.e.* porción comestible de 0.395).

Posteriormente se calculó la tasa de matanza (*kill rate*—Taylor, 1984; Vucetich *et al.*, 2011), es decir, el número de presas subyugadas por jaguar durante el período de monitoreo (Anderson y Lindzey, 2003; Cavalcanti y Gese, 2010, Miller *et al.*, 2013; Smith *et al.*, 2015). De la misma manera se calculó la tasa de consumo (Holling, 1959; Marshall y Essington, 2011), es decir, la cantidad de biomasa que cada depredador obtuvo de las presas subyugadas por día, por mes y estacionalmente (Knopff *et al.*, 2010b; Miller *et al.*, 2013), teniendo en cuenta que la época de secas comprende del 1 de noviembre al 31 de mayo y la época de lluvias del 1 de junio al 31 de octubre.

Con base en el registro de biomasa consumida por individuo monitoreado se infirió la existencia de relaciones entre la selección-consumo de presas (por categoría de peso y especie) y la edad. Se hicieron comparaciones con el uso de estadística no paramétrica mediante la aplicación de la prueba exacta de Fisher (Fisher, 1934), las tablas de contingencia incluyeron la categoría de peso de la presa (grandes, medianas y pequeñas) versus la edad del jaguar, la especie presa (aquellas que se compartieron) versus la edad del jaguar, el número de presas consumidas en cada estación del año versus la edad del jaguar y la cantidad de biomasa consumida en cada estación del año versus la edad del jaguar, asumiéndose una significancia estadística con un nivel de $P < 0.05$. Todas las pruebas estadísticas se corrieron en el programa SAS v.9.0 (SAS Institute Inc.).

1.3 RESULTADOS

Se colectaron datos de los tres jaguares (JM01, JM02 y JH01) con collares satelitales en períodos con un promedio de 231.67 días (rango 24–420; D.E. = 198.71—Tabla 2). Debido al período tan corto que portó el collar (24 días) y por ende la escasez de datos del individuo JH01, se decidió dejarlo fuera de este estudio. El número total de puntos de localización fue 2,170 (rango 258–1,912; D.E. = 1,169.55) con una tasa de éxito (proporción de veces que un dispositivo GPS intentó registrar un punto de localización y tuvo éxito) de 53.58% (rango 50.20–56.95%) y una dilución de la precisión (DOP, por sus siglas en inglés) de 3.8 (rango 1.2–24.8, D.E. = 2.05). Se identificaron 363 clústers (rango 30–333, D.E. = 214.25), de los cuales se clasificaron 31 (8.54%) con alta probabilidad relativa de que fuesen sitios de caza, 24 (6.61%) con mediana probabilidad relativa y 77 (21.21%) con baja probabilidad relativa.

Del total de clústers se investigaron 54, dando prioridad a los clústers clasificados con alta ($n = 26$) y mediana ($n = 20$) probabilidad relativa de que fuesen un sitio de caza, en 29 de estos (53.7%) se encontraron restos de presas (Anexo C). De los clústers investigados en 19 (73.08%) de alta y 6 (30.0%) de mediana probabilidad relativa se encontraron sitios de caza. Se encontraron diferencias significativas en cuanto al hallazgo de sitios de caza entre los clústers de alta y mediana probabilidad ($X^2 = 6.807$, g.l. = 1, $P < 0.05$), mostrando ser 6.33 (OR) veces más probable el hallazgo de sitios de caza en los clústers clasificados con alta probabilidad relativa (IC_{95%} 1.74–

23.02). En 7 de los clústers investigados (12.96%) se encontraron restos de más de una presa, siendo 3 el mayor número de presas registrado en el mismo sitio.

Los clústers fueron investigados en promedio 112.5 días (rango 5–453; D.E. = 128.43) después del potencial evento de depredación. Cuando se hallaron restos de presas, estos se encontraron en promedio a 21.30 m del centro del clúster investigado (rango 2.5–200; D.E. = 32.84). La tasa de matanza para el adulto JM01 fue de 14.0 días/presa (considerando restos de 30 presas, excluyendo un evento de carroñeo), mientras que la tasa de consumo durante el período de monitoreo ($n = 420 \text{ d}^{-1}$) tuvo un valor de 3.43 kg/día. Debido a que la mayoría de las presas que se hallaron en los clústers del subadulto JM02 fueron presas que por su tamaño muy probablemente no hayan sido matadas por dicho individuo, se consideraron como eventos oportunistas de carroñeo, por tanto, no fue posible calcular su tasa de matanza. La tasa de consumo del JM02 ($n = 251 \text{ d}^{-1}$) fue de 1.39 kg/día (Tabla 2).

Tabla 2. Compendio de los datos provenientes de los collares satelitales (GPS) y de las búsquedas exhaustivas en campo que se usaron para el análisis de las preferencias alimentarias de *Panthera onca* en la RBSAT y zonas aledañas entre 2016 y 2017.

| ID Jaguar | Datos de collares satelitales | | | | Búsquedas en campo | | | |
|-----------|-------------------------------|------------------------|----------------|------------------|-----------------------|-----------------|------------------------------|---------------------------------------|
| | Días monitoreado | Puntos de localización | Tasa éxito (%) | DOP ^a | Clústers investigados | Matadas | Tasa de matanza (días/presa) | Tasa de consumo (kg/día) ^b |
| JH01 | 24 | N/A | N/A | N/A | N/A | N/A | N/A | N/A |
| JM01 | 420 | 1,912 | 56.95 | 3.7 | 47 | 30 ^c | 14 | 3.43 |
| JM02 | 251 | 258 | 50.20 | 4.4 | 7 | 1 ^d | N/A | 1.39 |
| TOTAL | 694 | 2,170 | N/A | N/A | 54 | 31 | | |
| \bar{x} | 231.67 | 1,085 | 53.58 | 3.8 | 27 | 15.5 | N/A | 2.27 |
| D.E. | 198.71 | 1,169.55 | 4.77 | 2.05 | 28.28 | 20.51 | N/A | 1.24 |

^a Dilución de la precisión.

^b Consumo teniendo en cuenta únicamente la porción comestible.

^c Sin considerar los restos de una presa carroñada.

^d Considerando que 5 de las de las 6 presas encontradas en dichos clústers muy probablemente no fueron matadas por el individuo JM02, solamente se alimentó de ellas (carroñeo).

Considerando solamente los meses en los que se registraron eventos de depredación, la tasa de consumo por mes para el individuo JM01 tuvo un promedio de 4.39 kg/día (rango 0.26–15.36; D.E. = 4.97—Fig. 6), en tanto que en la época de lluvias fue de 1.93 kg/día (rango 0.43–5.55; D.E. = 2.12) y en la de secas 6.44 kg/día (rango 0.26–15.36; D.E. = 5.89). Para el JM02 la tasa de consumo por mes en promedio fue 5.69 kg/día (rango 3.96–7.41; D.E. = 2.44—Fig. 6), todos los meses que se monitoreo a este individuo comprendieron meses de la época de secas.

Se hallaron evidencias de la depredación y/o consumo de 37 presas de 9 especies diferentes en los clústers investigados (Tabla 3), de estas el 83.78% correspondió a presas grandes (>10 kg), 10.81% a presas medianas (1-10 kg) y 2.70% a presas pequeñas (<1 kg). Cuando la cantidad de presas se desglosó por individuo que las consumió se observó que el adulto JM01 depredó sobre 8 especies diferentes, comprendiendo 26 presas grandes, 4 presas medianas y 1 presa pequeña, mientras que el subadulto JM02 se alimentó de 4 especies distintas de las cuales 3 fueron presas grandes y 1 presa pequeña (Fig. 7).

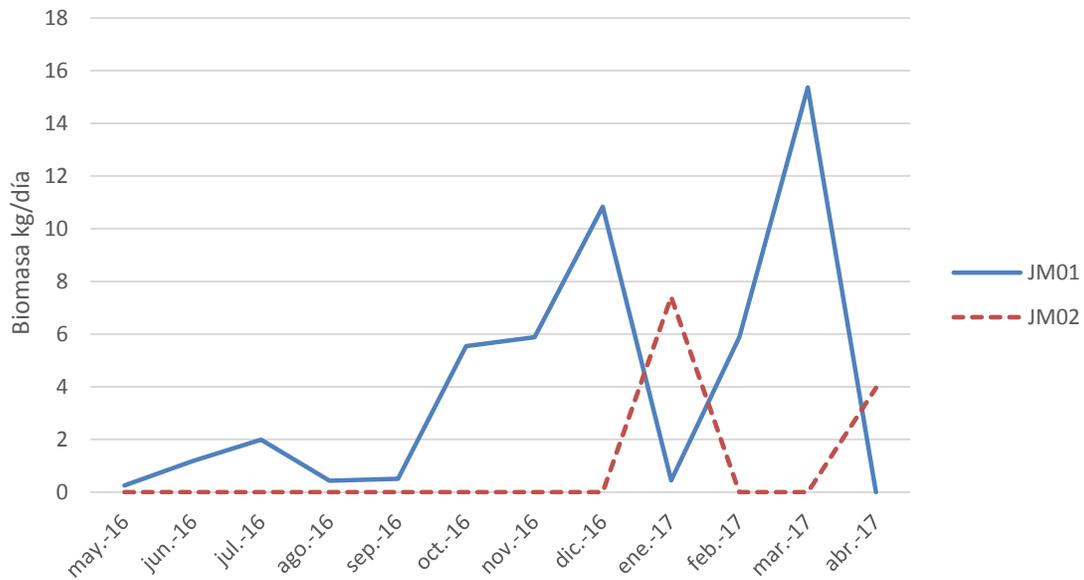


Figura 6. Tasa mensual de consumo de biomasa por parte de los individuos de *Panthera onca* (JM01, JM02) monitoreados a través de collares satelitales (GPS) en la RBSAT y zonas aledañas entre 2016 y 2017.

No se registraron diferencias significativas en cuanto al consumo de presas grandes entre los jaguares ($p = 0.429$, g.l. = 1, $P > 0.05$). Del total de las especies de presas, 8 correspondieron a mamíferos y sólo una a reptiles, la tortuga de caja (*Terrapene carolina mexicana*). Se registraron 30 individuos de 4 especies de ungulados, lo que equivale al 81.08% de las presas, de estos, 21 individuos pertenecieron a 2 especies de ungulados silvestres (*P. tajacu* y *O. virginianus*) representando el 56.76%. Cuando el total de presas se analizó por mes en el cual fueron consumidas, se observó que los ungulados estuvieron presentes en la dieta del jaguar en todos los meses de monitoreo con excepción de uno y que el ganado solamente fue consumido durante los meses de sequías (Fig. 8).

Tabla 3. Presas localizadas en los sitios de caza de *Panthera onca* identificados mediante el uso de collares satelitales (GPS) en la RBSAT y zonas aledañas entre 2016 y 2017. El porcentaje del total de biomasa está calculado teniendo en cuenta la biomasa consumida (porción comestible de la carcasa).

| Especie presa | Frecuencia ocurrencia | Rango de peso (kg) | Peso promedio (kg)^a | % total de matadas | % total biomasa |
|-------------------------------|------------------------------|---------------------------|---------------------------------------|---------------------------|------------------------|
| <i>Pecari tajacu</i> | 14 | >10 | 19.02 | 37.84 | 11.79 |
| <i>Bos taurus</i> | 8 | >10 | 256.88 | 21.62 | 66.29 |
| <i>Odocoileus virginianus</i> | 7 | >10 | 64.33 | 18.92 | 18.73 |
| <i>Nasua narica</i> | 2 | 1-10 | 6.00 | 5.40 | 0.53 |
| <i>T. carolina mexicana</i> | 2 | <1 | 0.33 | 5.40 | 0.03 |
| <i>Panthera onca</i> | 1 | >10 | 40.00 | 2.70 | 1.76 |
| <i>Capra hircus</i> | 1 | >10 | 25.00 | 2.70 | 0.13 |
| <i>Conepatus</i> sp. | 1 | 1-10 | 3.00 | 2.70 | 0.18 |
| <i>Didelphis</i> sp. | 1 | 1-10 | 4.00 | 2.70 | 0.55 |
| TOTAL | 37 | | | 100 | 100 |

^a Con base en lo reportado por Ackerman *et al.* (1986), Leberg *et al.* (1992), Aranda (2012), Garnero *et al.* (2013), Cueto-Mares (2014), GTM (2017) y teniendo en cuenta la edad estimada de cada presa (Slaughter *et al.*, 1974; Gay y Best, 1996; Knight, 2001; Faisca *et al.*, 2002; Greenfield y Arnold, 2008; Olifiers *et al.*, 2010; Villa *et al.*, 2013).

La presa que más frecuentemente se encontró fue el *P. tajacu* (37.84%), seguido de *B. taurus* (21.62%) y *O. virginianus* (18.92%—Tabla 3). Respecto a las presas compartidas por ambos jaguares, únicamente dos especies entraron en esta categoría (Fig. 7), al adulto JM01 consumió 5 *B. taurus* (una probable carroñero) mientras que el subadulto JM02 únicamente 3 (todas carroñero), no existiendo diferencias significativas en la depredación de los individuos sobre la especie ($p = 0.101$, g.l. = 1, $P > 0.05$); seis individuos de *O. virginianus* fueron consumidos por el JM01, mientras que el JM02 únicamente consumió uno (carroñero), no existiendo diferencias significativas en cuanto a la depredación de los individuos sobre la especie ($p = 0.429$, g.l. = 1, $P > 0.05$).

El consumo de presas en la época de secas registró un valor de 27 presas, de las cuales 21 correspondieron al adulto JM01 y 6 al subadulto JM02, en tanto que en la época de lluvias solo se registraron 10 presas consumidas por el JM01, no hubo diferencias significativas en cuanto a la depredación de los individuos y las estaciones del año ($p = 0.162$, g.l. = 1, $P > 0.05$).

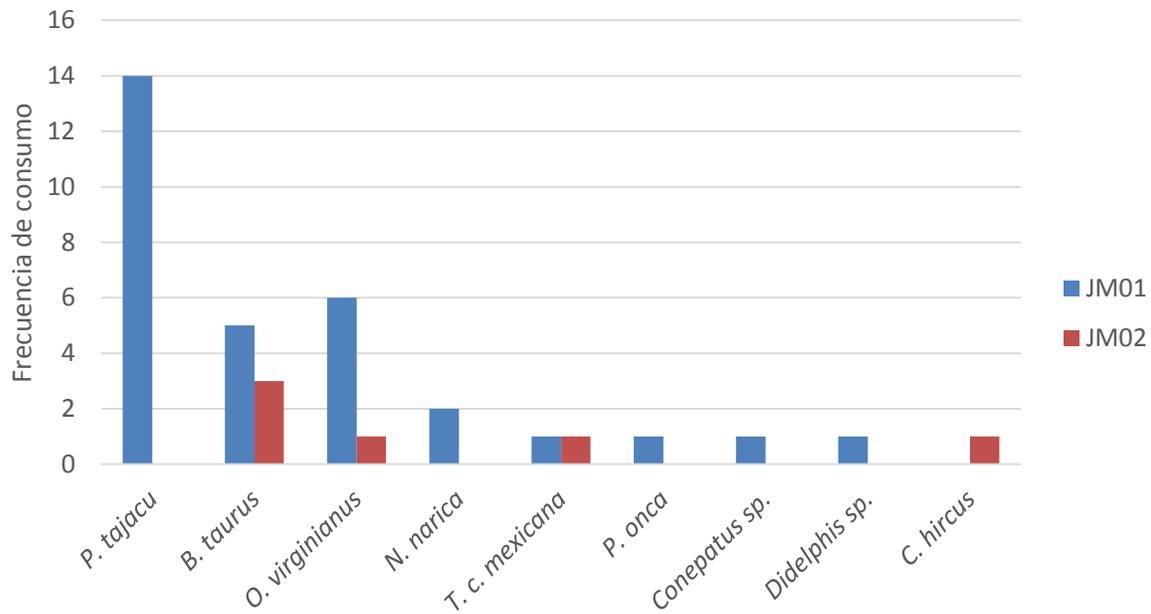


Figura 7. Frecuencia de consumo de acuerdo a la especie presa por parte de los individuos de *Panthera onca* (JM01, JM02) monitoreados a través de collares satelitales (GPS) en la RBSAT y zonas aledañas entre 2016 y 2017.

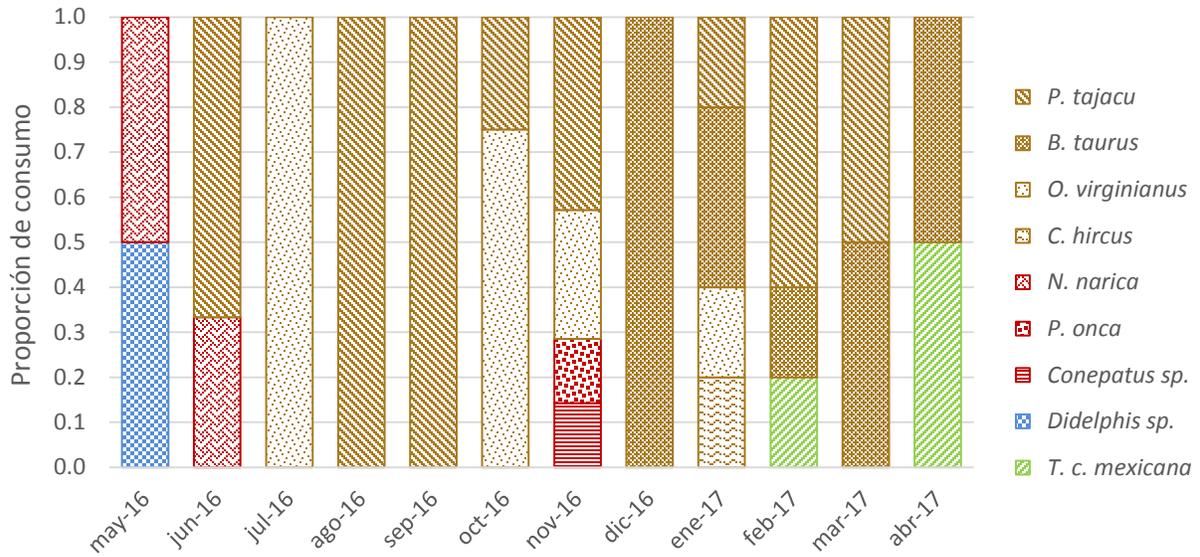


Figura 8. Presas consumidas de acuerdo al mes del año correspondiente a los individuos de *Panthera onca* (JM01, JM02) monitoreados a través de collares satelitales (GPS) en la RBSAT y zonas aledañas entre 2016 y 2017. Las especies se agruparon por colores: carnívoros (rojo), marsupiales (azul), ungulados (café) y reptiles (verde).

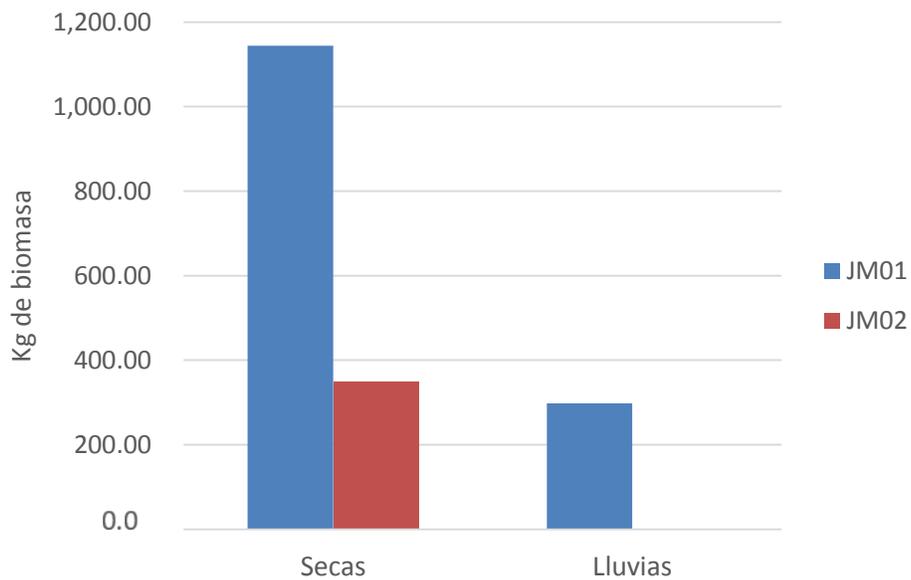


Figura 9. Biomasa consumida de acuerdo a la estación del año por parte de los individuos de *Panthera onca* (JM01, JM02) monitoreados a través de collares satelitales (GPS) en la RBSAT y zonas aledañas entre 2016 y 2017.

Con base en el peso calculado de cada presa se registró que los jaguares monitoreados consumieron 1,790.54 kg de biomasa, el adulto JM01 contribuyó a este monto con el 80.54%, es decir, 1,442.09 kg, mientras que el subadulto JM02 consumió el 19.45%, o sea, 348.45 kg. En lo concerniente a las temporadas, el JM01 consumió 1,144.02 kg durante las secas y 298.07 kg durante las lluvias, en tanto que para el JM02 únicamente se registraron 348.45 kg consumidos en las secas (Fig. 9); no se registraron diferencias significativas en cuanto al consumo de biomasa entre los jaguares y la época del año ($p = 1.00$, g.l. = 1, $P > 0.05$).

1.4 DISCUSIÓN

Mediante el uso de telemetría GPS se lograron identificar los sitios de caza de los jaguares que habitan la RBSAT. A pesar de que no se ha logrado establecer un nivel óptimo de esfuerzo de monitoreo para estimar las tasas de matanza en carnívoros con collares satelitales, se estima que deben de emplearse datos al menos de 100 días consecutivos de monitoreo para tener resultados con errores menores al 20% (Knopff *et al.*, 2009, 2010b). Paralelamente, se ha comprobado que solo las tasas de éxito (de registro de puntos de localización) con valores menores a 30% sesgan significativamente las tasas de matanza (Knopff *et al.*, 2009) y que el porcentaje de errores en la asignación de matadas mediante el uso de telemetría GPS es ínfimo (3.5%—Ruth *et al.*, 2010).

De la misma manera, se considera que valores de DOP entre 2 y 3 son excelentes, mientras que entre 4 y 6 son buenos, dichos valores representan la precisión geométrica de las señales de los dispositivos GPS y varían en función del número de satélites disponibles para triangular la posición del dispositivo (Yuen, 2009). En este proyecto se emplearon datos de individuos que fueron monitoreados al menos 250 días consecutivos cuyos collares satelitales emitieron puntos de localización con tasas de éxito por arriba del 50% y valores promedio de DOP de entre 3.7 y 4.4, lo cual da certeza de los resultados obtenidos.

Se ha postulado que uno de los principales retos cuando se buscan sitios de caza de depredadores con metodologías basadas en telemetría GPS es el uso adecuado de los recursos tanto de tiempo, monetarios y de personal (Knopff *et al.*, 2009; Pitman *et al.*, 2012; Elbroch *et al.*, 2018). Es decir, identificar de manera eficaz los potenciales sitios de caza, lo que repercute directamente

en cuales clústers buscar y cuáles no, particularmente cuando existen limitantes logísticas, lo cual reduce el número potencial de clústers que pueden ser visitados (Webb *et al.*, 2008; Gese *et al.*, 2016).

La logística adecuada favorece el uso racional y adecuado de los recursos antes mencionados, ya que la paradoja de la tecnología satelital es la gran cantidad de datos que se pueden obtener por dispositivo desplegado, lo cual se puede convertir en una desventaja si no se tiene la capacidad de analizarlos y requisarlos (Webb *et al.*, 2008; Blecha y Alldredge, 2015; Gese *et al.*, 2016). Más aún, aproximadamente la mitad de los clústers de puntos de localización provenientes de telemetría GPS no están asociados con eventos de depredación (Cavalcanti y Gese, 2010), sino que pertenecen a otras actividades (*p.ej.* echaderos, cubiles, interacciones sociales). En el presente estudio mediante la estratificación se comprobó este argumento ya que, el 63.64% de los clústers identificados no fueron asignados a ninguna categoría de probabilidad y el 21.21% fueron clasificados con baja probabilidad de contener un sitio de caza, de estos, en los que se llevó a cabo una búsqueda exhaustiva solamente en el 50% se registraron rastros de felino.

Igualmente, el método por estratificación utilizado en este estudio demostró ser efectivo para la clasificación de los clústers con mayor probabilidad de contener un sitio de caza de jaguar, ya que, los sitios de caza encontrados en los clústers clasificados con alta probabilidad relativa fueron significativamente mayores ($X^2 = 6.807$, g.l. = 1, $P < 0.05$). Adicionalmente, el porcentaje de éxito en el hallazgo de sitios de caza registrado en el presente trabajo (53.7%) es, en algunos casos ligeramente más alto y en otros hasta 3.3 veces mayor que en estudios previos que han determinado la composición de la dieta de grandes carnívoros mediante telemetría GPS sin usar estratificación (37.5%—Cavalcanti & Gese, 2010; 40.8%—Knopff *et al.*, 2010b; 52.5%—Martins *et al.*, 2011; 36%—Pitman *et al.*, 2012; 16.3%—Tambling *et al.*, 2012; 38.9%—Smith *et al.*, 2015; 48%—Gese *et al.*, 2016) y usándola (28.84%—Miller *et al.*, 2013).

Se ha comprobado que las variables que más influyen en la probabilidad de que un clúster contenga un sitio de caza de grandes carnívoros son (Anderson y Lindzey, 2003; Martins *et al.*, 2011; Miller *et al.*, 2013; Blecha y Alldredge, 2015; Gese *et al.*, 2016): a) duración, horas, noches o puntos de localización, depende como se mida y, b) dispersión que los individuos muestran en cada clúster, generalmente entre 60 y 150 m, lo que demuestra una alta fidelidad al sitio (Webb *et al.*, 2008; Knoff *et al.* 2009; Ruth *et al.*, 2010). En la RBSAT, dichas aseveraciones se corroboraron, ya que los restos de presas en los sitios de caza de los jaguares se encontraron en

promedio a 21.30 m del centro del clúster investigado (rango 2.5–200; D.E. = 32.84), en comparación a los 42.6 m registrados para pumas por Anderson y Lindzey (2003); y la duración promedio de los individuos con collares satelitales en cada sitio de caza fue de 44.2 horas (rango 6–165; D.E. = 33.93), a diferencia de las 3.5 noches registradas en los pumas de Wyoming (± 84 horas—Anderson y Lindzey, 2003) o las 23.3 horas de los jaguares en Pantanal (Perilli *et al.*, 2016).

En décadas pasadas se han propuesto diversos modelos que pretenden estimar y predecir los eventos de depredación así como las tasas de matanza o consumo de grandes felinos, basados principalmente en telemetría GPS o valores bioenergéticos obtenidos mediante telemetría convencional o GPS (Ackerman *et al.*, 1986; Anderson y Lindzey, 2003; Laundré, 2005; Webb *et al.*, 2008; Pitman *et al.*, 2012; Miller *et al.*, 2013; Blecha y Alldredge, 2015; Gese *et al.*, 2016; entre otros). Estos modelos tienen algunas debilidades, como la incapacidad de diferenciar entre sitios de descanso y sitios de caza, predicciones de depredación con poca exactitud en sistemas donde los carnívoros depredan sobre presas de diferentes tamaños así como predicciones poco confiables respecto a las especies presa presentes en los sitios de caza (Miller *et al.*, 2013; Elbroch *et al.*, 2018). Lo anterior hace evidente que la búsqueda y validación en campo de los eventos de depredación son indispensables para tener valores más apegados a la realidad en cuanto a la descripción de las tasas de matanza y la composición de las dietas de los grandes felinos, toda vez que los modelos generalmente subestiman los eventos de depredación (Knopff *et al.*, 2009, 2010b; Ruth *et al.*, 2010; Elbroch *et al.*, 2018).

Así pues, a mayor tiempo gastado en campo buscando sitios de caza, mayor exactitud se tendrá en las estimaciones de los parámetros de depredación (tasa de matanza/tasa de consumo), lo que redundará en una mejor comprensión de la dinámica presa-depredador (Knopff *et al.*, 2010b; Elbroch *et al.*, 2018). Más aún, algunos autores señalan que la identificación de los sitios de caza o eventos de carroñeo depende de que tan rápido se visiten los clústers de puntos de localización (Knopff *et al.*, 2009; Ruth *et al.*, 2010). Teniendo todo lo anterior en consideración es que en este proyecto se abocó por realizar búsquedas en campo en lugar de desarrollar un modelo predictivo de los eventos de depredación; asimismo, los tiempos de búsqueda después de ocurrido el probable evento y en cada clúster, fueron establecidos con base en lo registrado en estudios previos de grandes carnívoros para garantizar el mayor éxito posible (Sand *et al.*, 2005; Martins *et al.*, 2011; Tambling *et al.*, 2012; Miller *et al.*, 2013).

En los clústers de puntos de localización, sitios de caza o en áreas próximas a estos comúnmente fueron hallados rastros de los felinos y sus presas (echaderos, huellas, heces, rascaderos, entre otros). En los sitios de caza fueron evidentes los signos de la presencia de los individuos con collar durante varias horas, tales como letrinas (sitios donde se encontraron dos o más excretas) y múltiples echaderos y/o rascaderos, lo cual también ha sido previamente registrado para otros grandes felinos (Anderson y Lindzey, 2003; Bauer *et al.*, 2005; Swanepoel, 2009; Gese *et al.*, 2016) y corrobora la premisa fundamental del análisis de clústers de puntos de localización, que los felinos pasan tiempo considerable en el sitio de caza lo que les permite matar, consumir y hasta defecar (Beier *et al.*, 1995; Bank y Franklin, 1998; Knopff *et al.*, 2009; Fröhlich *et al.*, 2012; Elbroch *et al.*, 2018).

Es importante mencionar que, como en otros sitios de estudio (Cavalcanti y Gese, 2010; Ruth *et al.*, 2010; Pitman *et al.*, 2012; Elbroch *et al.*, 2018), la accesibilidad limitó pero no condicionó totalmente el poder llegar a las distintas ubicaciones de los clústers. En la RBSAT se tienen pocos o nulos caminos y veredas en la mayor parte del área natural protegida, si además se considera que durante la estación de lluvias la precipitación anega algunos de estos, entonces la complejidad aumenta. Un factor que igualmente ralentizó la búsqueda en los clústers ($\bar{x} = 112.5$ días; rango 5–453; D.E. = 128.43) fue el que en algunas ocasiones se trató de propiedades privadas y el permiso para traspasar dichos límites no siempre se obtuvo de la manera más ágil o sencillamente no se obtuvo. Empero, se sabe que búsquedas en clústers de puntos de localización han sido exitosas hasta 38 semanas después del evento de depredación (270 d^{-1} —Anderson y Lindzey, 2003).

En la mayoría de las ocasiones que la búsqueda en campo condujo a un sitio de caza, el hallazgo de los restos de las presas ocurrió en los primeros 5–10 minutos de iniciada la búsqueda, cuando el equipo se aproximaba al centro del clúster o a escasos metros de este, sin siquiera tener que implementar el sistema de búsqueda. Usualmente la mayor inversión de tiempo se realizó para llegar a los clústers de puntos de localización. Ambas situaciones han sido previamente reportadas en otras áreas de estudio (Knopff *et al.*, 2009).

Por lo regular, los jaguares seleccionaban sitios con vegetación densa y con cubierta baja, resultado de la presencia de bejucos o lianas (*Urvillea ulmacea*), para cazar y consumir a sus presas, muy probablemente esta conducta mantenía a la presa muerta resguardada de las especies carroñeras por más tiempo (*p.ej. Canis latrans, C. aura, C. atratus, Urocyon cinereoargenteus*).

Se estima que el 15% de cada presa cazada por un felino se pierde a manos de los carroñeros (Yudakov y Nikolaev, 1987), hecho que justificaría la conducta de los jaguares en la RBSAT. En biomas abiertos, como las llanuras de El Pantanal de Brasil, El Tortuguero en Costa Rica y Hato Piñero en Venezuela, se ha registrado una conducta similar, ya que los jaguares que habitan dichas áreas arrastran a sus presas a cubiertas espesas de vegetación después de cazarlas (Crawshaw y Quigley, 2002; Jędrzejewski *et al.*, 2014; Guilder *et al.*, 2015); en Limpopo, Sudáfrica, concordantemente se ha registrado que los leopardos prefieren cazar en sitios con poca visibilidad asociados a comunidades arbóreas con múltiples ramificaciones (Pitman *et al.*, 2012).

En pocas ocasiones los restos se hallaron en zonas abiertas, cuando esto ocurrió es muy probable que fuesen removidas algunos o hasta decenas de metros del sitio de caza original por la intervención de carroñeros en la zona (Krofel *et al.*, 2012). Aunque se ha documentado que el cleptoparasitismo afecta comúnmente a los grandes felinos (Krofel *et al.*, 2012; Elbroch y Wittmer, 2013; Scantlebury *et al.*, 2014; Elbroch *et al.*, 2018), es poco probable que esta conducta afecte a los jaguares en la RBSAT ya que es el depredador tope de la zona. Más aún, si se tiene en consideración que el jaguar, como otros felinos solitarios que cazan presas grandes, tiene períodos de consumo prolongados (hasta 3 o 4.5 días—Schaller y Vasconcelos, 1978; Schaller y Crawshaw, 1980; Jędrzejewski *et al.*, 2014; Guilder *et al.*, 2015; Rosas-Rosas, 2015; Gese *et al.*, 2016), la probabilidad de que otro carnívoro lo desplace de su fuente de alimento es mínima.

Respecto a los restos de presas que se registraron, se descubrieron algunos patrones de acuerdo a la especie presa, cuando se trató de *P. tajacu* generalmente se encontró el cráneo, mandíbula(s) o ambos, además de la mayor parte de pelos del individuo y ocasionalmente los dentros (estómago, intestinos); al tratarse de *B. taurus* y *O. virginianus* se encontró igualmente el cráneo, mandíbula(s) o ambos, el esqueleto parcial y ocasionalmente mechones de pelos; de las otras especies registradas los restos encontrados fueron muy variables. El encontrar mechones de pelos en los sitios de caza muy probablemente obedece a una conducta de “pelar” a las presas, lo cual seguramente hizo el jaguar para acceder a la carne en la carcasa (Jędrzejewski *et al.*, 2014). Se ha registrado que el jaguar como otros félidos no tiende a consumir huesos (Del Moral Sachiatti *et al.*, 2011) y algunos autores han sugerido que llegan a consumir los intestinos de sus presas (Jędrzejewski *et al.*, 2014), contrario a lo que comúnmente se encontró en la RBSAT.

Lo previamente descrito guarda estrecha relación con lo que se ha visto de como depreda a sus presas esta especie de felino (Schaller y Vasconcelos, 1978; Seymour, 1989; Crawshaw y

Quigley, 2002; Hoogesteijn y Hoogesteijn, 2005; Rosas-Rosas, 2015), ya que, todos los cráneos de *P. tajacu* encontrados en este estudio presentaban la ‘mordida fatal’ en la bóveda craneana y guardaban una similitud inequívoca en la disposición (ángulo) de los colmillos en el mencionado resto óseo (Anexo C). Por su parte, los fragmentos óseos hallados de *O. virginianus* (en ocasiones con astas) también evidencian que fueron objeto del mismo tipo de mordida, el encontrar solo partes de la bóveda craneana de esta especie supone una menor resistencia a la fuerza de compresión de las mandíbulas del jaguar en comparación a los Tayasuidos (Del Moral Sachetti *et al.*, 2011).

Las especies identificadas en la dieta de los jaguares tienen similitudes cuantitativas y cualitativas con lo registrado en estudios previos mediante el uso de telemetría (Crawshaw y Quigley, 2002; Cavalcanti y Gese, 2010), análisis de excretas e identificación de carcasas (Aranda, 1994; Núñez *et al.*, 2002; Leite y Galvão, 2002; Polisar *et al.*, 2003; Scognamillo *et al.*, 2003; Cruz *et al.*, 2007; Azevedo, 2008; Rosas-Rosas *et al.*, 2008; Carrillo *et al.*, 2009; González-Maya *et al.*, 2010; McBride *et al.*, 2010; Rueda *et al.*, 2013; Hernández-SaintMartín *et al.*, 2015; Ávila-Nájera *et al.*, 2018) o una combinación de estos métodos (Cassaigne *et al.*, 2016; Perilli *et al.*, 2016). En la RBSAT, como en la mayoría de estudios (Tabla 1), los mamíferos fueron el grupo que más especies aportó a la composición de la dieta (88.88%), lo que concuerda con lo postulado por Aranda (1994) respecto a que el jaguar es básicamente un cazador de mamíferos.

Los ungulados fueron los que mayor número de especies aportaron a la dieta (81.08%), en particular los ungulados silvestres conformaron la mayoría de las presas consumidas (56.76%), su depredación se registró prácticamente todo el año, coincidiendo con lo establecido por Emmons (1992), Aranda (1994) y Hoogesteijn y Hoogesteijn (2008) respecto a que los ungulados representan una gran parte de la dieta de los grandes felinos. Este hecho también se ha registrado en poblaciones de jaguares en Calakmul (Aranda, 1994; Ávila-Nájera *et al.*, 2018), Chaco Paraguayo (McBride *et al.*, 2010), Chamela-Cuixmala (Núñez *et al.*, 2000), Corcovado (Carrillo *et al.*, 2009), Guaraqueçaba-Marumbi (Leite y Galvão, 2002), Hato Piñero (Scognamillo *et al.*, 2003), Iguazu (Azevedo, 2008), Sierra Madre de Chiapas (Cruz *et al.*, 2007), Talamanca (González-Maya *et al.*, 2010) y para otros felinos silvestres como cheetahs (Mills *et al.*, 2004; Vorster, 2011), leones (deBoer *et al.*, 2010; Vorster, 2011; Tambling *et al.*, 2012), leopardos (Martins *et al.*, 2011; Fröhlich *et al.*, 2012; Stein *et al.*, 2015), leopardos de las nieves (Grönberg, 2011), pumas (Ackerman *et al.*, 1984; Anderson y Lindzey, 2003; Laundré, 2005; Knopff *et al.*,

2010b; Ruth *et al.*, 2010; Elbroch y Wittmer, 2013; Cassaigne *et al.*, 2016; Elbroch *et al.*, 2018) y tigres (Miller *et al.*, 2013; Kerley *et al.*, 2015).

La similitud con los estudios en relación a la dieta realizados en La Huasteca Potosina es notable, ya que se comparte el número total de especies presa registradas ($n = 9$), con la salvedad que la metodología usada previamente se basó en el análisis de excretas (Rueda *et al.*, 2013; Hernández-SaintMartín *et al.*, 2015). En ambos estudios previos, la especie que con más frecuencia se registró fue el *P. tajacu* (34.78–41.30%), al igual que lo encontrado mediante telemetría GPS y seguimiento exhaustivo (37.84%). En lo concerniente a la biomasa, tanto Rueda *et al.* (2013) como Hernández-SaintMartín *et al.* (2015) reportan que el *P. tajacu* fue la presa que más aportó al consumo de los jaguares (35.20–39.64%), no obstante, en el presente estudio *B. taurus* fue la especie con el valor más alto de biomasa consumida (66.29%), cabe aclarar que ninguno de los dos autores anteriores había registrado el consumo de ganado en la región.

De la misma manera, es importante mencionar que se corroboró lo que se había establecido respecto a que *O. virginianus* es uno de los componentes principales de la dieta de los jaguares en la RBSAT (Hernández-SaintMartín *et al.*, 2015), hecho que igualmente se ha registrado en Chamela-Cuixmala (Núñez *et al.*, 2000), una ‘selva seca’ del occidente de México con características similares a la RBSAT. La depredación de una sola especie de reptil (*T. c. mexicana*) concuerda con el registro de *Sceloporus* sp. en la dieta de los individuos de Tamasopo (Rueda *et al.*, 2013); por otra parte, no hubo evidencia alguna del consumo de aves, contrastando con el registro de *Ortalis vetula* de Hernández-SaintMartín *et al.* (2015), lo cual sugiere que aunque existe una cantidad considerable de especies de reptiles y aves en la región (Luna *et al.*, 2004; CONANP, 2014) aparentemente estos recursos son poco utilizados por los jaguares.

A pesar de las posibles fuentes de error de la telemetría GPS aplicada a la depredación por parte de grandes felinos (Power, 2002; Anderson y Lindzey, 2003; Sand *et al.*, 2005; Knopff *et al.*, 2009; Fröhlich *et al.*, 2012; Tambling *et al.*, 2012; Blecha y Alldredge, 2015; Elbroch *et al.*, 2018), en la RBSAT fue posible hallar restos de presas pequeñas (<1 kg) y medianas (1-10 kg), incluso cuando se trató de sitios en los cuales la búsqueda exhaustiva en campo se llevó a cabo varias semanas posteriores al evento de depredación (hasta 409 días), la presencia de este tipo de presas en la dieta del jaguar ha sido igualmente registrado con anterioridad en la región (Rueda *et al.*, 2013; Hernández-SaintMartín *et al.*, 2015). Estudios basados en telemetría GPS han demostrado que los grandes carnívoros utilizan cantidades insospechadas de presas pequeñas

(Sand *et al.*, 2008; Metz *et al.*, 2012; Latham *et al.*, 2013; Allen *et al.*, 2015; Perilli *et al.*, 2016), por lo que no es de extrañar su hallazgo en la dieta de los jaguares de la RBSAT. Inclusive se ha registrado que el sesgo hacia las presas grandes llega a excluir neonatos o juveniles de especies de presas medianas y grandes, una fuente potencial de presas durante ciertas épocas del año (Sand *et al.*, 2008; Elbroch *et al.*, 2018).

Debido a la proporción de presas pequeñas y medianas en comparación a presas grandes (>10 kg), es razonable pensar que el depredador consumió la presa en su totalidad, que la descomposición de los restos a causa de las condiciones medioambientales, la actividad de especies carroñeras o la capacidad del personal en campo para encontrar dichos restos infirió de manera determinante en su hallazgo (Jędrzejewski *et al.*, 2014; Blecha y Alldredge, 2015; Elbroch *et al.*, 2018). Incluso en otros sitios de estudio con condiciones climáticas y de vegetación menos agrestes, es decir, climas templados, con cobertura de nieve (la cual facilita el rastreo) y/o con presas de ≥ 50 kg de peso (lo que facilita su hallazgo), varios autores mencionan que las complejidades para acceder a los sitios de caza, destacando vegetación y topografía, son las principales causantes de que las búsquedas sean infructuosas (Anderson y Lindzey, 2003; Webb *et al.*, 2008; Ruth *et al.*, 2010; Pitman *et al.*, 2012; Miller *et al.*, 2013).

El hallazgo de múltiples presas es un fenómeno que se ha reportado en sitios de caza de otros grandes felinos (Knopff *et al.*, 2009; Gese *et al.*, 2016), por ende su registró en la RBSAT no es un hecho aislado. Sin embargo, los sitios de caza que tiene esta particularidad no son extremadamente comunes (2.2–3.3%—Knopff *et al.*, 2009; Gese *et al.*, 2016), por lo que el número de sitios de caza con varias presas encontrados en la RBSAT (12.7%) es notorio. Dichos sitios comúnmente incluyen a ungulados con sus crías o algún ungulado con un mesocarnívoro (Knopff *et al.*, 2009), en el presente estudio las presas que se hallaron en el mismo sitio de caza incluyeron a uno o varios ungulados (*P. tajacu*, *O. virginianus*), sin crías, o junto a restos de algún carnívoro (*Conepatus* sp., *P. onca*). El hallazgo de estas presas probablemente sea el resultado de los hábitos gregarios de las presas (*O. virginianus*—Weber, 2014; *P. tajacu*—Reyna-Hurtado *et al.*, 2014), la preferencia por parte del depredador de determinados sitios para llevar a cabo sus cacerías (*memoria espacial*—Bures y Buresova, 1990; Fagan *et al.*, 2013) o eventos de carroñeo dentro de los sitios de caza del jaguar (Jędrzejewski *et al.*, 2014; Guilder *et al.*, 2015), con el posterior enfrentamiento con el cazador y muerte del intruso (Cavalcanti y Gese, 2010).

La tasa de matanza del adulto JM01 (14.0 días/presa) comprendió, mayoritariamente, valores por encima del rango que se han reportado para este parámetro en jaguares (4.3 días/presa—Cavalcanti y Gese, 2010; 1.5 días/presa—Jędrzejewski *et al.*, 2014), otros grandes felinos (7 días/presa—Anderson y Lindzey, 2003; 12–14.3 días/presa—Laundré, 2008; 4–21.8 días/presa—Ruth *et al.*, 2010; 4.0 días/presa—Pitman *et al.*, 2012; 5.7–7.4 días/presa—Miller *et al.*, 2013; 5.42–8.35 días/presa—Smith *et al.*, 2015) o grandes carnívoros (5.26 días/presa—Sand *et al.*, 2008). Esto se ve igualmente reflejado en la tasa de consumo, la cual es considerablemente más alta en otros estudios (5.6–6.6 kg/día—Sand *et al.*, 2008; 8.28 kg/día—Knopff *et al.*, 2010b; 6.14 kg/día—Miller *et al.*, 2013) en comparación con lo encontrado para los jaguares de la RBSAT (1.39–3.43 kg/día).

Inclusive cuando únicamente se consideraron los meses en los cuales se registraron eventos de depredación en la RBSAT la tasa de consumo (4.39–5.69 kg/día) no alcanzó los valores registrados en otros estudios, esto probablemente resultado de las diferencias en los sistemas presa-depredador, condiciones medioambientales, requerimientos energéticos, especie del depredador y manera en que cazan (grupal, acecho o persecución). Se considera que los parámetros de depredación obtenidos en el presente estudio son estimadores confiables, ya que son el resultado del seguimiento exhaustivo de los individuos con collares satelitales por períodos ≥ 4 semanas (28 d^{-1} —Knopff *et al.*, 2010b).

Al analizar el consumo estacional de los jaguares en la RBSAT (1.93 kg/día en lluvias; 5.69–6.44 kg/día en secas), se observó una variación temporal que igualmente se ha registrado en lobos *Canis lupus* (5.8–8.5 kg/día en invierno; 4.1 kg/día en verano—Metz *et al.*, 2012), pumas (7.79 kg/día en invierno; 8.6 kg/día en verano—Knopff *et al.*, 2010b) y tigres (10.3 kg/día en invierno; 7.89 kg/día en verano—Miller *et al.*, 2013); aunque la estacionalidad considerada en esos estudios no se acopla perfectamente a la temporalidad considerada para la RBSAT, los períodos son equiparables.

La estacionalidad puede ser una fuente de variación en el proceso de depredación, sin embargo, ha sido poco documentada (Knopff *et al.*, 2010b). En grandes carnívoros, léase jaguares, leones, lobos, pumas y tigres (Laundré, 2008; Owen-Smith, 2008; Sand *et al.*, 2008; Knopff *et al.*, 2010b; Metz *et al.*, 2012; Miller *et al.*, 2013; Perilli *et al.*, 2016), se ha reportado una diferencia estacional (verano/invierno) en cuanto a la frecuencia de presas cazadas, involucrando generalmente a los ungulados y no ungulados. Se piensa que este patrón se debe a la vulnerabilidad

estacional de las presas, en algunos sitios se registra un pico en las tasas de matanza durante el verano poco después de la época de nacimientos, probablemente debido a una mayor disponibilidad de crías, lo cual igualmente guarda relación con una vulnerabilidad reproductiva en hembras gestantes (último tercio) o durante el período de postparto; dicha vulnerabilidad reproductiva también afecta a los machos, ya que es frecuente encontrar animales con pobre condición nutricional (emaciados) después de la época de apareamiento o grupos pequeños y más vulnerables de machos solteros (Hornocker, 1970; Fitzgibbon, 1990; Murphy, 1998; Laundré, 2008; Owen-Smith, 2008; Sand *et al.*, 2008; Metz *et al.*, 2012).

Se ha abordado el mismo punto desde otra perspectiva, estableciendo que una mayor abundancia de las presas conduce a una mayor tasa de encuentro lo que finalmente resulta en una mayor vulnerabilidad por parte de la presa, lo cual lleva a cambios en la intensidad de la búsqueda (o lugares para esta) por parte del depredador contribuyendo a una mayor tasa de matanza durante el verano (Knopff *et al.*, 2010b). Otros autores han señalado que la variación en los costos energéticos debido a la termorregulación en invierno (Miller *et al.*, 2013) así como la descomposición acelerada de las carcasas en meses más cálidos (Knopff *et al.*, 2010a, 2010b) pueden ser las principales causas de las diferencias estacionales en la depredación.

Si bien es cierto que las presas pueden llegar a ser más vulnerables dependiendo su edad y etapa reproductiva, no debemos pasar por alto la marcada estacionalidad de la región (CONANP, 2014). Durante la época de secas los cuerpos de agua naturales presentes en la reserva prácticamente desaparecen (*obs. pers.*), lo cual muy probablemente contribuye a que tanto presas como depredadores modifiquen sus patrones de actividad y territorios por donde transitan. Este hecho, junto con la existencia de cuerpos de agua artificiales debido a la vocación agropecuaria de las zonas aledañas al área natural protegida (Chapa-Vargas y Monzalvo-Santos, 2012; Hernández-SaintMartín *et al.*, 2013; Painter *et al.*, *en prensa*), incrementa la presencia de las presas y depredadores en dichos sitios (DeStefano *et al.*, 2000; O'Brien *et al.*, 2006). Aunque se cree que los cuerpos de agua artificiales no incrementan las tasas de matanza (DeStefano *et al.*, 2000; O'Brien *et al.*, 2006; Simpson *et al.*, 2011), algunas especies modifican sus conductas o el tiempo transcurrido en estos sitios, tal vez como una respuesta antidepredatoria (Krausman *et al.*, 2006; Owen-Smith, 2008; Simpson *et al.*, 2011).

Aunado a esto, existe una hipótesis acerca de que las tasas de matanza de los grandes felinos están relacionadas a la experiencia y no únicamente a las necesidades metabólicas de estos

(Murphy, 1998). Así, se tiene que individuos adultos tienden a tener mayores tasas de matanza que juveniles o subadultos; que los subadultos consistentemente cazan con menos frecuencia y cuando lo hacen consumen mayoritariamente no ungulados, teniendo por ende aportes de biomasa menores que los adultos (Anderson y Lindzey, 2003; Knopff *et al.*, 2010b). Igualmente, se ha postulado que los machos adultos cazan mayoritariamente ungulados de gran tamaño debido a que estos representan un menor riesgo para ellos (Sunquist y Sunquist, 1989; Ross *et al.*, 1995; Carbone *et al.*, 2007), evitando al mismo tiempo, la competencia intraespecífica con las hembras, las cuales se ha registrado dependen más de los pequeños ungulados (Knopff *et al.*, 2010b). Más aún, se ha sugerido que la selección de presas está fuertemente relacionado al tamaño del depredador y la manera en que cazan (Carbone *et al.*, 2007; Owen-Smith y Mills, 2008).

A pesar de lo que se ha registrado respecto a que la edad y el sexo, tanto de las presas como de los depredadores, contribuyen notablemente a la selección de estas últimas (Anderson y Lindzey, 2003; Laundré, 2008; Cavalcanti y Gese, 2010; Knopff *et al.*, 2010b; Wittmer *et al.*, 2014; Lowrey *et al.*, 2016; Elbroch *et al.*, 2017), tratándose de presas grandes no se encontraron diferencias significativas en cuanto a la selección de las mismas entre el adulto JM01 y el subadulto JM02 ($p = 0.429$, g.l. = 1, $P > 0.05$). No obstante, la composición de la dieta de ambos individuos fue disímil, ya que la totalidad de *P. tajacu* así como la mayoría de *B. taurus* (5/8) y *O. virginianus* (6/7) que se registraron correspondieron a presas consumidas por el adulto JM01, lo que sugiere que la capacidad física o habilidades necesarias para subyugar a este tipo de presas solamente son poseídas por animales adultos (Schaller y Vasconcelos, 1978; Aranda, 1994), recordando que todas las presas grandes consumidas por el subadulto JM02 se consideraron eventos de carroñeo.

En este sentido, la cantidad de individuos de *P. tajacu* hallados en la dieta del adulto JM01, da soporte a la hipótesis propuesta por Aranda (1994, 2002) acerca de que los Tayasuidos son presas de suma importancia para los jaguares. Dicha hipótesis se sustenta en el argumento de que la complexión robusta del felino es producto de una adaptación evolutiva hacia el consumo de pecaríes así como a la abundancia de esta especie en los bosques tropicales (Aranda, 1994; Aranda, 2002). Algunos autores han señalado que la evolución de la morfología y mecánica craneodentaria del jaguar efectivamente se debe principalmente al tipo de presas que cazan así como a las características óseas de éstas (Meachen-Samuels y Van Valkenburgh, 2009; Del Moral Sachetti *et al.*, 2011), no obstante señalan que dichas adaptaciones no solamente sirven para perforar el cráneo de un Tayasuido sino que igualmente sirven para romper los integumentos extremadamente duros

de otras especies como armadillos (*Dasyopus spp.*), capibaras (*Hydrochaeris hydrochaeris*), tortugas (*C. mydas*, *Chelonoidis denticulata*) y cocodrilianos (*Caiman spp.*—Emmons, 1989, Meachen-Samuels y Van Valkenburgh, 2009; Del Moral Sachetti *et al.*, 2011). Probablemente la tendencia en el consumo de Tayasuidos en diversas áreas a lo largo del rango de distribución de la especie obedezca a lo propuesto por deBoer *et al.* (2010), quienes establecen que la disponibilidad de las presas es más importante que su vulnerabilidad.

Los tópicos expuestos respecto a la estacionalidad, vulnerabilidad y selección de las presas se relacionan con la tendencia de consumo, es decir, la variación en la tasa de matanza y el tipo de presa cazada acorde a la época del año por los jaguares en la RBSAT, lo cual tiene un origen multifactorial. La depredación sobre el ganado (*i.e.* *B. taurus*, *C. hircus*) solamente se registró en la época de secas (Fig. 8), lo cual se vio reflejado en un aumento considerable en la tasa de consumo de los jaguares debido al tamaño de la presa misma (*B. taurus*) y a la biomasa potencialmente disponible para el depredador (Fig. 6). No obstante, la depredación por parte de los jaguares sobre este tipo de presa en la RBSAT no es tan elevado (24.3%) como en otros sitios (46%—Crawshaw y Quigley, 2002; 32%—Cavalcanti y Gese, 2010;).

Este hecho emana de dos vertientes, la primera, la ya mencionada marcada estacionalidad, permanencia de cuerpos de agua artificiales alrededor de la reserva y sus efectos. Y la segunda, el tipo de producción pecuaria, en el lado oeste en su mayoría son producciones de “traspatio” y agostaderos, mientras que en el este mayoritariamente son sistemas más intensivos, incluyendo semi-estabulación y rotaciones de praderas (*obs. pers.*).

A pesar de que los tipos de producción son contrastantes, comparten algunas carencias en sus prácticas ganaderas, el más importante, el manejo de cadáveres y el descuido, en algunas zonas y en ciertas temporadas, de becerros y vaquillas principalmente. Se ha reportado que los bovinos entre 1 y 3 años son los más vulnerables a la depredación por grandes felinos (Mondolfi y Hoogesteijn, 1986; Dalponte, 2002; Perovic, 2002). Todo lo anterior, predispone a que el ganado sea depredado, mayormente en época de estiaje, debido a que al buscar el poco alimento que queda en los potreros se convierte en presa fácil para los jaguares, factor que probablemente aprovechó el adulto JM01. O en su defecto, que las carcasas mal desechadas sean carroñadas por los jaguares (López-González y Lorenzana-Piña, 2002; Peña-Mondragón *et al.*, 2017), lo cual se comprobó principalmente con el consumo del subadulto JM02. Esta conducta igualmente se ha reportado en

leopardos y tigres, los cuales depredan sobre el ganado predominantemente durante los meses de invierno (Martins *et al.*, 2011; Miller *et al.*, 2013).

Los eventos de carroñeo observados en los individuos con collares satelitales en la RBSAT, no son hechos aislados, este mismo comportamiento se ha registrado en otros estudios tanto en jaguares (López-González y Lorenzana-Piña, 2002; Cavalcanti y Gese, 2010; Castañeda *et al.*, 2013; Guilder *et al.*, 2015; Escobar-Lasso *et al.*, 2016) como en otros grandes felinos (Ackerman *et al.*, 1984; Murphy, 1998; Bauer *et al.*, 2005; Sand *et al.*, 2008; Knopff *et al.*, 2010a; DeVault *et al.*, 2013; Pereira *et al.*, 2013). Se ha observado que esta conducta ha sido desarrollada por individuos desde los 11 meses de edad y hasta los 9 años, los cuales en promedio consumen los despojos entre 10 horas y 15 días, inclusive tratándose de carcasas pútridas, no importándoles la toxicidad potencial (López-González y Lorenzana-Piña, 2002; Bauer *et al.*, 2005; Knopff *et al.*, 2010a; Castañeda *et al.*, 2013; Guilder *et al.*, 2015).

El carroñeo por parte de los grandes felinos no solamente es practicado por individuos con bajas reservas de energía o por sobrevivencia, sino que es una estrategia de forrajeo exitosa, practicada incluso por animales sanos pero oportunistas (López-González y Lorenzana-Piña, 2002; Knopff *et al.*, 2010a; Castañeda *et al.*, 2013; Guilder *et al.*, 2015; Escobar-Lasso *et al.*, 2016). Dicho comportamiento permite a los felinos tomar ventaja de oportunidades de forrajeo al mismo tiempo que evitan los riesgos asociados con la depredación (Ross *et al.*, 1995; Knopff *et al.*, 2010a), algunos autores lo definen como carroñeo facultativo e inclusive lo han tipificado como una conducta estacional (DeVault *et al.*, 2013; Pereira *et al.*, 2013; Guilder *et al.*, 2015; Escobar-Lasso *et al.*, 2016).

Se ha registrado que algunos individuos visitan frecuentemente “cementeros” de ganado (lugares donde los productores desechan los cadáveres de animales domésticos), ya que saben que ahí encontrarán recursos alimenticios continuamente, estas visitas ocurren con mayor frecuencia durante el invierno, debido a la menor descomposición de los restos (Bauer *et al.*, 2005; Knopff *et al.*, 2010a). Se sabe que los subadultos carroñan de manera más frecuente, hasta 4 veces más que los adultos, debido a que son cazadores menos eficientes y pasan más tiempo en la búsqueda de alimento, lo que a su vez eleva la tasa de encuentro de carcasas (Murphy, 1998; Guilder *et al.*, 2015).

En el caso del subadulto JM02, al tener su ámbito hogareño en el lado este de la reserva y transitar frecuentemente entre los límites de ranchos ganaderos, las visitas a los cementeros fueron

la principal fuente de alimento. El 83.3% de las presas que consumió este individuo fueron producto del carroñeo (*B. taurus*, *C. hircus* y *O. virginianus*), en una ocasión 3 de estas presas se hallaron en el mismo sitio, muy cerca del “lienzo” que colindaba con las faldas de la Sierra y al mismo tiempo el más alejado de la casa del vaquero que cuidaba el rancho, donde comúnmente iban a depositar los animales que fallecían en la propiedad. En otra ocasión, buscando los sitios de caza del mismo jaguar en un predio con vegetación densa y que colindaba con varios ranchos, encontramos sobre la misma vereda restos de más de 7 animales domésticos en un lapso de menos de 500 metros, 4 de estos se encontraban depositados en el mismo punto junto con varias bolsas y restos de basura quemados. Ya que el subadulto JM02 pasó mucho del tiempo que portó el collar satelital en zonas aledañas a estos sitios y con la evidencia que se recuperó de las presas consumidas, es muy probable que se halla alimentado de más carroña de la que se registró debido a la disponibilidad de este tipo de recurso en su ámbito hogareño a causa de un mal manejo de desechos por parte no solamente de los productores de ganado sino de la comunidad en general (Peña-Mondragón *et al.*, 2017).

Se ha postulado que el carroñeo puede ser una fuente de error en las parámetros de depredación si es mal clasificado, es decir, como un falso positivo de depredación (Knopff *et al.*, 2010b; Ruth *et al.*, 2010). El evitar este tipo de error llega a ser complicado ya que se ha observado que jaguares y pumas suelen manejar de manera muy similar (arrastre, cobertura de la presa, rascaderos, letrinas) las carcasas carroñadas que las presas cazadas (Anderson y Lindzey, 2003; Bauer *et al.*, 2005; Sand *et al.*, 2008; Knopff *et al.*, 2010a; Guilder *et al.*, 2015; Escobar-Lasso *et al.*, 2016), lo cual puede tener efectos variables dependiendo del sistema presa-depredador (Ruth *et al.*, 2010). En la RBSAT se tiene certeza, con base en las características de los restos encontrados y rastros asociados, que las presas encontradas y la manera en que se clasificaron, depredación o carroñeo, son un reflejo fiable de las preferencias alimentarias de los jaguares.

A la par de este consumo estacional de ganado, se observó un repunte en el consumo de presas silvestres a finales de la época de secas (mayo) y comienzo de la de lluvias (junio), lo cual seguramente refleja la abundancia de este tipo de presas después de la época de nacimientos en primavera y su conjugación con el cambio en la vegetación de la región producto de las precipitaciones. Este patrón de consumo de ganado en la época de secas y consumo de presas naturales durante las lluvias se ha registrado con anterioridad en El Pantanal (Cavalcanti y Gese, 2010; Perilli *et al.*, 2016), una región que igualmente presenta marcada estacionalidad y una gran

número de cabezas de ganado conviviendo con los felinos. Los investigadores que realizaron el monitoreo de jaguares se percataron que en los meses que imperaron condiciones climáticas de lluvia los jaguares prefirieron depredar sobre presas naturales, es decir Tayasuidos, por el contrario, durante la época de estiaje la depredación recayó sobre el ganado, debido a una mayor disponibilidad y dispersión de becerros en el área (Perilli *et al.*, 2016). De la misma forma, se piensa que la vegetación densa, producto de las mismas condiciones climáticas, favorece las emboscadas por parte de los depredadores, permitiéndoles acercarse y atacar exitosamente inclusive a presas sanas; la misma vegetación puede jugar otro papel de suma importancia, ya que puede obstaculizar la huida de las presas, lo cual potencialmente puede conducir a mortalidades aditivas (Funston *et al.*, 2001; Owen-Smith, 2008).

Las diferencias en el consumo estacional no sólo se vieron en cuanto al tipo de presa consumida sino también a la cantidad de biomasa potencialmente aprovechable para los jaguares en la RBSAT. En la época de secas los jaguares consumieron 27 presas, mientras que durante la época de lluvias solo se registraron 10 presas, todas en sitios de caza del adulto JM01, dichos registros obedecen en gran medida a que el subadulto JM02 portó el collar satelital prácticamente durante la época de secas. A pesar de esto, no hubo diferencias significativas en cuanto a la depredación de los individuos y las estaciones del año ($p = 0.162$, g.l. = 1, $P > 0.05$).

En lo concerniente a la biomasa consumida, se registró un consumo total de 1,790.54 kg, cuando se analizó por temporadas se observó una marcada diferencia en los montos, siendo la época de secas la que mayor cantidad aportó con 1,492.02 kg. Sin embargo, no se apreciaron diferencias significativas en cuanto al consumo de biomasa entre los jaguares y la época del año ($p = 1.00$, g.l. = 1, $P > 0.05$). En estudios previos se ha reportado que grandes felinos llegan a consumir entre 1,441 y 4,280 kg biomasa/año, lo que equivale a entre 24 y 67 ungulados/año o entre 49 y 56 presas/año (Knopff *et al.*, 2010b; Miller *et al.*, 2013). En la RBSAT, para el adulto JM01 se registraron 26 ungulados/año y 31 presas/año, lo cual coincide con el rango más bajo de ungulados consumidos anualmente y de la misma forma, la biomasa total consumida por el mismo individuo (1,442.09 kg) encaja con lo descrito previamente.

La variación estacional en la cantidad de biomasa consumida en la época de secas en la RBSAT es producto de varios factores: a) variación en el tipo y cantidad de presas consumidas, mayor número de presas consumidas durante las secas; b) el aporte del subadulto JM02 únicamente durante ésta estación; c) durante esta época fue que se registraron todas las depredaciones sobre el

ganado, en el caso específico de *B. taurus* se llegaron a registrar presas de hasta 300 kg, lo que potencialmente supuso entre 118.5 y 237 kg de biomasa consumible por carcasa. Dicha variación igualmente se ha reportado en otros carnívoros (Metz *et al.*, 2012; Tambling *et al.*, 2012).

1.5 CONCLUSIONES

La depredación es simultáneamente uno de los más importantes, más controversiales y menos entendidos aspectos de la ecología y manejo de los grandes felinos. El conocimiento de la dinámica presa-depredador es fundamental para la toma de decisiones efectivas en cuanto al manejo de fauna, sin embargo, la adquisición de observaciones detalladas de la depredación de grandes carnívoros con conductas secretivas es sumamente complicado. Dichas interacciones que envuelven a la depredación pueden influenciar la estructura demográfica tanto de presas como de depredadores, es por esto que la comprensión de como el sexo, la edad y la reproducción dan forma a los esquemas de depredación tiene tanta importancia.

Los resultados de ese capítulo son el primer esfuerzo en México por documentar las preferencias alimentarias de la especie mediante el uso de telemetría GPS en un hábitat altamente antropizado del noreste del país. Se logró determinar y analizar de manera eficaz y con alto grado de certeza las preferencias alimentarias de los jaguares que habitan la RBSAT con base en la identificación de sus sitios de caza a través de un sistema de estratificación que demostró ser altamente efectivo, aun cuando las búsquedas en campo se llevaron a cabo semanas posteriores al evento de depredación. Asimismo, fue posible estimar la biomasa consumida por los jaguares de manera estacional y anual, lo cual llevó a identificar una variación estacional en el consumo, siendo la época de secas cuando dicho consumo registró los valores más altos. A pesar de que se podría criticar el tamaño de muestra limitado, los resultados obtenidos se revisten de importancia debido a su importancia ecológica; no obstante, se necesitan más datos de más individuos para una mejor comprensión de las tasa de matanza y consumo de esta población de jaguares y sus potenciales diferencias en cuanto a clases de edad y estado fisiológico (hembras, gestantes y con crías).

Se comprobó la primer hipótesis (H1) planteada, ya que el individuo adulto (JM01) seleccionó y consumió mayor número de presas de más de 10 kg. No obstante, no se registraron diferencias significativas en comparación al consumo de este tipo de presas por parte del subadulto

(JM02), principalmente debido a los hábitos de carroñeo y las limitadas capacidades de caza de este último individuo. En cuanto a la segunda hipótesis (H2), igualmente se comprobó debido a que, como se estableció en el párrafo anterior, existió una fluctuación en el consumo de biomasa acorde a las estaciones, la cual se relacionó con el marcado estiaje y las prácticas ganaderas subóptimas imperantes en la región, lo cual influyó determinadamente en la vulnerabilidad y disponibilidad del ganado, lo que se vio reflejado en la selección y consumo de este tipo de presa en la época de secas. Los resultados demuestran que, a pesar del grado de perturbación en el hábitat, principalmente debido a actividades agropecuarias, la dieta de los jaguares recae fundamentalmente sobre las especies silvestres aún con la disponibilidad de ganado en el área de estudio. Lo anterior, desvela algunas de las claves para el manejo y conservación de la especie en la región, el fomento de mejores prácticas ganaderas para evitar el consumo de ganado por parte de los jaguares, así como la concientización de la población para una mejor coexistencia humano-depredador.

1.6 LITERATURA CITADA

- Ackerman, B.B. 1986, "Predictive energetics model for cougars." in *Cats of the world: biology, conservation, and management.*, eds. Miller S.D. & D.D. Everett, National Wildlife Federation, Washington, DC, pp. 333–352.
- Ackerman, B.B., Lindzey, F.G. & Hemker, T.P. 1984, "Cougar food habits in southern Utah.", *Journal of Wildlife Management*, vol. 48, no. 1, pp. 147–155.
- Allen, M.L., Elbroch, L.M., Casady, D.S. & Wittmer, H. U. 2015, "The feeding and spatial ecology of mountain lions in the Mendocino National Forest, California.", *California Fish and Game*, vol. 101, pp. 51–65.
- Amín, M.A. 2004, *Patrones de alimentación y disponibilidad de presas de jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) en Calakmul*. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Anderson, C.R. & Lindzey, F.G. 2003, "Estimating cougar predation rates from GPS location clusters.", *Journal of Wildlife Management*, vol. 67, pp. 307–316.
- Aranda, M. 1994, "Importancia de los pecaríes (*Tayassu* spp.) en la alimentación del jaguar (*Panthera onca*).", *Acta Zoológica Mexicana*, vol. 62, pp. 11–22.
- Aranda, M. 2002, "Importancia de los pecaríes para la conservación del jaguar en México." in *El Jaguar en el Nuevo Milenio.*, eds. Medellín R.A., Equihua C., Chetkiewicz C.L.B., Crawshaw P.G., Rabinowitz A., Redford K.H., Robinson J.G., Sanderson E.W. & A. Taber, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 101–105.
- Aranda, M. 2012, *Manual para el rastreo de mamíferos silvestres de México*. 1ª edn, CONABIO, México, D.F.
- Aranda, M. & Sánchez-Cordero, V. 1996, "Prey spectra of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in tropical forests of Mexico.", *Acta Zoológica Mexicana*, vol. 62, pp. 11–22.
- Ávila-Nájera, D.M., Palomares, F., Chávez, C., Tigar, B. & Mendoza, G.D. 2018, "Jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) diets in Quintana Roo, Mexico.", *Animal Biodiversity and Conservation*, vol. 41.2, pp. 257–266.

- Azevedo, F.C.C. 2008, "Food habits and livestock depredation of sympatric jaguars and pumas in the Iguazu National Park Area, South Brazil.", *Biotropica*, vol. 40, no. 4, pp. 494–500.
- Azevedo, F.C.C. & Murray, L. 2007, "Spatial organization and food habits of jaguars (*Panthera onca*) in floodplain forest.", *Biological Conservation*, vol. 137, pp. 391–402.
- Azevedo, F.C.C. & Verdade, L.M. 2012, "Predator–prey interactions: jaguar predation on caiman in a floodplain forest.", *Journal of Zoology*, vol. 286, pp. 200–207.
- Beier, P., Choate, D. & Barrett, R.H. 1995, "Movement patterns of mountain lions during different behaviors.", *Journal of Mammalogy*, vol. 76, pp. 1056–1070.
- Bacon, M.M., Becic, G.M., Epp, M.T. & Boyce, M.S. 2011, "Do GPS clusters really work? Carnivore diet from scat analysis and GPS telemetry methods.", *Wildlife Society Bulletin*, vol. 35, no. 4, pp. 409–415.
- Bank, M.S. & Franklin, W.L. 1998, "Puma (*Puma concolor patagonica*) feeding observations and attacks on guanacos (*Lama guanicoe*).", *Mammalia*, vol. 62, no 4, pp. 599–605.
- Bauer, J.W., Logan, K.A., Sweanor, L.L. & Boyce, W.M. 2005, "Scavenging behavior in puma.", *The Southwestern Naturalist*, vol. 50, no. 4, pp. 466–471.
- Blecha, K.A. & Alldredge, M.W. 2015, "Improvements on GPS location cluster analysis for the prediction of large carnivore feeding activities: ground-truth detection probability and inclusion of activity sensor measures.", *PLoS ONE*, 10(9): e0138915.
- Bures, J. & Buresova, O. 1990, "Spatial memory in animals." in *Machinery of the Mind.*, eds. John E.R., Harmony T., Prichep L.S., Valdés-Sosa M. & P.A. Valdés-Sosa, Birkhäuser, Boston, MA, pp. 291–310.
- Calderón-Mandujano, R.R., Pozo, C. & Cedeño-Vázquez, J.R. 2006, *Guía Rústica de los Reptiles de la Región de Calakmul, Campeche, México*. El Colegio de la Frontera Sur-CONABIO. Chetumal, Q. Roo, México.
- Carbone, C., Teacher, A. & Rowcliffe, J.M. 2007, "The costs of carnivory.", *PLoS Biology*, 5(2): e22.
- Carrillo, E., Fuller, T.K. & Saenz, J.C. 2009, "Jaguar (*Panthera onca*) hunting activity: effects of prey distribution and availability.", *Journal of Tropical Ecology*, vol. 25, pp. 563–567.
- Cassaigne, I., Medellín, R.A., Thompson, R.W., Culver, M., Ochoa, A., Vargas, K., Childs, J.L., Sanderson, J., List, R. & Torres-Gómez, A. 2016, "Diet of pumas (*Puma concolor*) in Sonora, Mexico, as determined by GPS kill sites and molecular identified scat, with

- comments on jaguar (*Panthera onca*) diet.”, *The Southwestern Naturalist*, vol. 61, no. 2, pp. 125–132.
- Castañeda, F.E., Herrera, L.A. & Pereira, S.C. 2013, “Behaviour of two male jaguars scavenging on a marine dolphin in Honduras.”, *CATnews*, vol. 58, pp. 11–12.
- Cavalcanti, S.M.C. & Gese, E.M. 2010, “Kill rates and predation patterns of jaguars (*Panthera onca*) in the southern Pantanal, Brazil.”, *Journal of Mammalogy*, vol. 91, no. 3, pp. 722–736.
- Chapa-Vargas, L. & Monzalvo-Santos, K. 2012, “Natural protected areas of San Luis Potosi, Mexico: ecological representativeness, risks, and conservation implication across scales.”, *International Journal of Geographical Information Science*, vol. 1, pp. 1–17.
- Chávez, T.C.J., Aranda, M. & Ceballos, G. 2005, "Jaguar, tigre." in *Los mamíferos silvestres de México.*, coords. Ceballos G. & G. Oliva, CONABIO-Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 367–370.
- Chinchilla, F.A. 1997, "La dieta del jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Felis concolor*) y el manigordo (*Felis pardalis*) (Carnivora: Felidae) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica.", *Revista de Biología Tropical*, vol. 45, no. 3, pp. 1223–1229.
- CONANP 2014, *Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Sierra del Abra Tanchipa.*, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México, D.F.
- Crawshaw, P.G. & Quigley, H.B. 2002, “Hábitos alimentarios del jaguar y el puma en el Pantanal, Brasil, con implicaciones para su manejo y conservación." in *El Jaguar en el Nuevo Milenio.*, eds. Medellín R.A., Equihua C., Chetkiewicz C.L.B., Crawshaw P.G., Rabinowitz A., Redford K.H., Robinson J.G., Sanderson E.W. & A. Taber, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 223–235.
- Cruz, E., Palacios, G., & Guiris, M. 2007, “Situación actual del jaguar en Chiapas.” in *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas.*, eds. Ceballos, G., Chávez, C., List, R. & H. Zarza, CONABIO-Alianza WWF/Telcel-UNAM, México, D.F., pp. 81–89.

- Cueto-Mares, M.A. 2014, *Revisión Bibliográfica del Género Terrapene (Testudinoidea: Emydidae); estado actual de la investigación en México*. Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco, México.
- Dalponte, J.C. 2002, "Dieta del jaguar y depredación de ganado en el norte del Pantanal, Brasil." in *El Jaguar en el Nuevo Milenio.*, eds. Medellín R.A., Equihua C., Chetkiewicz C.L.B., Crawshaw P.G., Rabinowitz A., Redford K.H., Robinson J.G., Sanderson E.W. & A. Taber, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 209–221.
- deBoer, W.F, Vis, M.J.P., de Knegt, H.J., Rowles, C., Kohi, E.M., van Langevelde, F., Peel, M., Pretorius, Y., Skidmore, A.K., Slotow, R., Van Wieren, S.E. & Prins, H.H.T. 2010, "Spatial distribution of lion kills determined by the water dependency of prey species.", *Journal of Mammalogy*, vol. 91, no. 5, pp. 1280–1286.
- Del Moral Sachetti, S.J.F., Lameda Camacaro, F.I., Vázquez, J.S. & Zenteno Cárdenas, R. 2011, "Fuerza de mordedura y estrés mandibular en el jaguar (*Panthera onca*) durante la depredación de pecaríes (Artiodactyla: Tayassuidae) mediante la fractura de sus cráneos.", *Acta Zoológica Mexicana*, vol. 27, no. 3, pp. 757–776.
- DeStefano, S., Schmidt, S.L. & deVos, J.C. 2000, "Observations of predator activity at wildlife water developments in southern Arizona.", *Journal of Range Management*, vol. 53, pp. 255–258.
- DeVault, T.L., Rhodes, O. E. & Shivik, J.A. 2003, "Scavenging by vertebrates: behavioral, ecological, and evolutionary perspectives on an important energy transfer pathway in terrestrial ecosystems.", *Oikos*, vol. 102, pp. 225–234.
- Elbroch, L.M., Feltner, J. & Quigley, H.B. 2017, "Stage-dependent puma predation on dangerous prey.", *Journal of Zoology*, vol. 302, no. 3, pp. 164–170.
- Elbroch, L.M., Lowrey, B. & Wittmer, H.U. 2018, "The importance of fieldwork over predictive modeling in quantifying predation events of carnivores marked with GPS technology.", *Journal of Mammalogy*, vol. 99, no.1, pp. 223–232.
- Elbroch, L.M. & Wittmer, H.U. 2013, "The effects of puma prey selection and specialization on less abundant prey in Patagonia.", *Journal of Mammalogy*, vol. 94, no. 2, pp. 259–268.
- Elbroch, M. 2006, *Animal Skulls. A guide to North American Species*. Stackpole Books, Mechanicsburg, PA.

- Emmons, L.H. 1987, “Comparative feeding ecology of felids in a Neotropical rainforest.”, *Behavior, Ecology and Sociobiology*, vol. 20, pp. 271–283.
- Emmons, L.H. 1989, “Jaguar predation on chelonians.”, *Journal of Herpetology*, vol. 23, pp. 311–314.
- Emmons, L.H. 1992, “Tamaño corporal y estrategias de alimentación.” in *Felinos.*, eds. Seidensticker J. & S. Lumpkin, Encuentro Editorial S.A., Barcelona, España, pp. 62–63.
- Escobar-Lasso, S., Gil-Fernández, M., Herrera, H., Fonseca, L.G., Carrillo-Jiménez, E., Sáenz, J. & Wong, G. 2016, “Scavenging on sea turtle carcasses by multiple jaguars in Northwestern Costa Rica.”, *Therya*, vol. 7, no. 2, pp. 231–239.
- Fagan, W.F., Lewis, M.A., Auger-Méthe, M., Avgar, T., Benhamou, S., Breed, G., LaDage, L., Schlägel, U.E., Tang, W., Papastamatiou, Y.P., Forester, J. & Mueller, T. 2013, “Spatial memory and animal movement.”, *Ecology Letters*, vol. 16, pp. 1316–1329.
- Faísca, J.C., Pires, G.A. & Jorge, L.M. 2002, “Elementos para diagnose do sexo e idade em carcaças de bovinos.”, *Revista Portuguesa de Ciências Veterinárias*, vol. 97, no. 543, p. 111–118.
- Farrell, L., Roman, J. & Sunquist, M.E. 2000, “Dietary separation of sympatric carnivores identified by molecular analysis of scats.”, *Molecular Ecology*, vol. 9, pp. 1583–1590.
- Fisher, R.A. 1934, *Statistical Methods for Research Workers*, 5^a ed., Oliver and Boyd, Edimburgo, Escocia.
- Fitzgibbon, C.D. 1990, “Why do hunting cheetahs prefer male gazelles?”, *Animal Behavior*, vol. 40, pp. 837–845.
- Fröhlich, M., Berger, A., Kramer-Schadt, S., Heckmann, I. & Martins, Q. 2012, “Complementing GPS clusters analysis with activity data for studies of leopard (*Panthera pardus*) diet.”, *South African Journal of Wildlife Research*, vol. 42, no. 2, pp. 104–110.
- Foster, R.J., Harmsen, B.J., Valdes, B., Pomilla, C. & Doncaster, C.P. 2010, “Food habits of sympatric jaguars and pumas across a gradient of human disturbance.”, *Journal of Zoology*, vol. 280, pp. 309–318.
- Funston, P.J., Mills, M.G.L. & Biggs, H.C. 2001, “Factors affecting the hunting success of male and female lions in the Kruger National Park.”, *Journal of Zoology*, vol. 253, pp. 419–431.

- Furtado, M.M., Carrillo-Percestequi, S.E., Jácomo, A.T.A., Powell, G. Silveira, L., Vynne, C. & Sollmann, R. 2008, "Studying jaguars in the wild: past experiences and future perspectives.", *CAT News, IUCN/SSC Cat Specialists Group*, vol. 4, pp. 41–47.
- García, A. & Ceballos, G. 1994, *Guía de Campo de los Reptiles y Anfibios de la Costa de Jalisco, México*. Fundación Ecológica Cuixmala, A.C.-Instituto de Biología-UNAM, México, D.F.
- Garla, R.C., Setz, E.Z.F. & Gobbi, N. 2001, "Jaguar (*Panthera onca*) food habits in Atlantic rain forest of Southeastern Brazil.", *Biotropica*, vol. 33, no. 4, pp. 691–696.
- Garnero, A.D.V., Marcondes, C.R., Albuquerque, N.I., Araújo, R.O., Pendu, Y. & Guimarães, D.A. 2013, "Growth curve of female collared peccaries (*Pecari tajacu*) raised in captivity in the Brazilian Amazon Region.", *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, vol. 65, no. 4, pp. 961–966.
- Garrote, G. 2012, "Depredación del jaguar (*Panthera onca*) sobre el ganado en los Llanos Orientales de Colombia.", *Mastozoología Neotropical*, vol. 19, no. 1, pp. 139–145.
- Gay, S.W. & Best, T.L. 1996, "Age-related variation in skulls of the puma (*Puma concolor*).", *Journal of Mammalogy*, vol. 77, no. 1, pp. 191–198.
- Gese, E.M., Terletzky, P.A. & Cavalcanti, S.M.C. 2016, "Identification of kill sites from GPS clusters for jaguars (*Panthera onca*) in the southern Pantanal, Brazil.", *Wildlife Research*, vol. 43, pp. 130–139.
- Getz, W.M. & Saltz, D. 2008, "A framework for generating and analyzing movement paths on ecological landscapes.", *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, vol. 105, pp. 19066–19071.
- Gómez-Ortiz, Y. & Monroy-Vilchis, O. 2013, "Feeding ecology of *Puma concolor* in Mexican montane forests with comments about *Panthera onca*.", *Wildlife Biology*, vol. 19, pp. 179–187.
- González-Maya, J.F., Navarro-Arquez, E. & Schipper, J. 2010, "Ocelots as prey items of jaguars: a case from Talamanca, Costa Rica.", *CATnews*, vol. 53, pp. 11–12.
- Greenfield, H.K. & Arnold, E.R. 2008, "Absolute age and tooth eruption and wear sequences in sheep and goat: determining age-at-death in zooarchaeology using a modern control sample.", *Journal of Archaeological Science*, vol. 35, pp. 836–849.

- Grönberg, E. 2011, *Movement patterns of snow leopard (Panthera uncia) around kills based on GPS location clusters*. Tesis de licenciatura, Swedish University of Agricultural Sciences SLU, Uppsala, Suecia.
- GTM 2017, 01 de abril de 2018-last update, *Tabla de pesos fictos, Ganadería Tres Millones*. [Homepage of GTM], [Online]. Available: <http://www.gtm.org.uy/tablapesosfictos.html> [2018, 03/Abril].
- Guilder, J., Barca, B., Arroyo-Arce, S., Gramajo, R. & Salom-Pérez, R. 2015, "Jaguars (*Panthera onca*) increase kill utilization rates and share prey in response to seasonal fluctuations in nesting green turtle (*Chelonia mydas mydas*) abundance in Tortuguero National Park, Costa Rica.", *Mammalian Biology*, vol. 80, pp. 65–72.
- Hayward, M.W., Kamler, J.F. Montgomery, R.A., Newlove, A., Rostro-García, S., Sales, L.P. & Van Valkerburgh, B. 2016, "Prey preferences of the jaguar *Panthera onca* reflect the post-Pleistocene demise of large prey.", *Frontiers in Ecology and Evolution*, vol. 3:148.
- Hebblewhite, M., Paquet, P.C., Pletscher, D., Lessard, R.B. & Callaghan, C.J. 2004, "Development and application of a ratio estimator to estimate wolf kill rates and variance in a multiple-prey system.", *Wildlife Society Bulletin*, vol. 31, pp. 933–946.
- Hernández, C.G.E. 2006, *Dieta, uso de hábitat y patrones de actividad del puma (Puma concolor) y el jaguar (Panthera onca) en la Selva Maya*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia, Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
- Hernández, C.G.E. 2008, "Dieta, uso de hábitat y patrones de actividad del puma (*Puma concolor*) y el jaguar (*Panthera onca*) en la Selva Maya, Centroamérica.", *Revista Mexicana de Mastozoología*, vol. 12, pp. 113–130.
- Hernández-SaintMartín, A.D., Rosas-Rosas, O.C., Palacio-Núñez, J., Tarango-Arámbula, L.A., Clemente-Sánchez, F. & Hoogesteijn, A.L. 2013, "Activity patterns of jaguar, puma and their potential prey in San Luis Potosi, Mexico.", *Acta Zoológica Mexicana*, vol. 29, no. 3, pp. 520–533.
- Hernández-SaintMartín, A.D., Rosas-Rosas, O.C., Palacio-Núñez, J., Tarango-Arámbula, L.A., Clemente-Sánchez, F. & Hoogesteijn, A.L. 2015, "Food habits of jaguar and puma in a protected area and adjacent fragmented landscape of Northeastern Mexico.", *Natural Areas Journal*, vol. 35, no. 2, pp. 308–317.

- Holling, C.S. 1959, "The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European Pine Sawfly.", *The Canadian Entomologist*, vol. 91, no. 5, pp. 234–261.
- Hoogesteijn, R. & Hoogesteijn, A. 2005, *Manual sobre problemas de depredación causados por grandes felinos en hatos ganaderos*. Programa de Extensión para Ganaderos/Programa de Conservación del Jaguar-Wildlife Conservation Society, Campo Grande, Brasil.
- Hoogesteijn, R. & Hoogesteijn, A. 2008, "Conflicts between cattle ranching and large predators in Venezuela: could use of water buffalo facilitate felid conservation?", *Oryx*, vol. 42, pp. 132–138.
- Hornocker, M.G. 1970, "An analysis of mountain lion predation upon mule deer and elk in the Idaho Primitive Area.", *Wildlife Monographs*, vol. 21, pp. 1–39.
- Jędrzejewski, W., Cerda, H., Vilorio, A., Gamarra, J.G. & Schmidt, K. 2014, "Predatory behavior and kill rate of a female jaguar (*Panthera onca*) on cattle.", *Mammalia*, vol. 78, no. 2, pp. 235–238.
- Karant, K.U. & Sunquist, M.E. 1995, "Prey selection by tiger, leopard and dhole in tropical forests.", *Journal of Animal Ecology*, vol. 64, pp. 439–50.
- Kerley, L.L., Muckhacheva, A.S., Matyukhina, D.S., Salmanova, E., Salkina, G.P. & Miquelle, D.G. 2015, "A comparison of food habits and prey preference of Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) at three sites in the Russian Far East.", *Integrative Zoology*, vol. 10, pp. 354–364.
- Klare, U.J., Kamler, F. & Macdonald, D.W. 2011, "A comparison and critique of different scat-analysis methods for determining carnivore diet.", *Mammal Review*, vol. 41, pp. 294–312.
- Knight, J.E. 2001, *Determining the age of a deer*. Montana State University, Extension Service, Bozeman, MT.
- Knopff, K.H., Knopff, A.A., Warren, M.B. & Boyce, M.S. 2009, "Evaluating global positioning system telemetry techniques for estimating cougar predation parameters.", *Journal of Wildlife Management*, vol. 73, no.4, pp. 586–597.
- Knopff, K.H., Knopff, A.A. & Boyce, M.S. 2010a, "Scavenging makes cougars susceptible to snaring at wolf bait stations.", *Journal of Wildlife Management*, vol. 74, no. 4, pp. 644–653.

- Knopff, K.H., Knopff, A.A., Kortello, A. & Boyce, M.S. 2010b, "Cougar kill rate and prey composition in a multiprey system.", *Journal of Wildlife Management*, vol. 74, no. 7, pp. 1435–1447.
- Krausman, P.R., Rosenstock, S.S. & Cain, J.W. 2006, "Developed waters for wildlife: science, perception, values, and controversy.", *Wildlife Society Bulletin*, vol. 34, no. 3, pp. 563–569.
- Krofel, M., Kos, I. & Jerina, K. 2012, "The noble cats and the big bad scavengers: effects of dominant scavengers on solitary predators.", *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 66, pp. 1297–1304.
- Kuriowa, A. & Ascorra, C. 2002, "Dieta y densidad de posibles presas de jaguar en las inmediaciones de la zona de reserva Tambopata-Candamo, Perú." in *El Jaguar en el Nuevo Milenio.*, eds. Medellín R.A., Equihua C., Chetkiewicz C.L.B., Crawshaw P.G., Rabinowitz A., Redford K.H., Robinson J.G., Sanderson E.W. & A. Taber, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 199–207.
- Latham, A.D., Latham, M.C., Knopff, K.H., Hebblewhite, M. & Boutin, S. 2013, "Wolves, white-tailed deer, and beaver: implications of seasonal prey switching for woodland caribou declines.", *Ecography*, vol. 36, pp. 1276–1290.
- Laundré, J.W. 2005, "Puma energetics: a recalculation.", *Journal of Wildlife Management*, vol. 69, no. 2, pp. 723–732.
- Laundré, J.W. 2008, "Summer predation rates on ungulate prey by a large keystone predator: how many ungulates does a large predator kill?", *Journal of Zoology*, vol. 275, pp. 341–348.
- Leberg, P.L. Smith, M.H. & Brisbin Jr., I.L. 1992, "Influence of sex, habitat, and genotype on the growth patterns of white-tailed deer" in *The Biology of Deer.*, ed. Brown, R.D., Springer Verlag, Berlín, Alemania, pp. 343–350.
- Leite, M.R.P. & Galvão, F. 2002, "El jaguar, el puma y el hombre en tres áreas protegidas del bosque atlántico costero de Paraná, Brasil." in *El Jaguar en el Nuevo Milenio.*, eds. Medellín R.A., Equihua C., Chetkiewicz C.L.B., Crawshaw P.G., Rabinowitz A., Redford K.H., Robinson J.G., Sanderson E.W. & A. Taber, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 303–315.

- López-González, C.A. & Lorenzana-Piña, G. 2002, “Carrion use by jaguars (*Panthera onca*) in Sonora, Mexico.”, *Mammalia*, vol. 66, no. 4, pp. 603–605.
- López-González, C.A. & Miller, B.J. 2002, “Do jaguars (*Panthera onca*) depend on large prey?”, *Western North American Naturalist*, vol. 62, no. 2, pp. 218–222.
- Lowrey, B., Elbroch, L.M. & Broberg, L. 2016, “Is individual prey selection driven by chance or choice? A case study in cougars (*Puma concolor*).”, *Mammal Research*, vol. 61, pp. 353–359.
- Luna, I., Morrone, J.J. & Espinosa, D. 2004, *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*. Las Prensas de Ciencias, CONABIO, UNAM, México, D.F.
- Macdonald, D.W. 2009, *The Princeton Encyclopedia of Mammals*. The Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Marker, L.L., Muntifering, J.R., Dickman, A.J., Mills, M.G.L. & Macdonald, D.W. 2003, “Quantifying prey preferences of free-ranging Namibian cheetas.”, *South African Journal of Wildlife Research*, vol. 33, pp. 43–53.
- Márquez, J. 2009, *Disponibilidad, uso de hábitat y estado de salud del jaguar (*Panthera onca*) en los Parques Nacionales Laguna del Tigre y Sierra de Lacandón*. Informe Final Proyecto Fodecyt No. 058-2006/Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Guatemala.
- Marshal, J.P. & Boutin, S. 1999, “Power analysis of wolf–moose functional responses.”, *Journal of Wildlife Management*, vol. 63, pp. 396–402.
- Marshall, K.N. & Essington, T.E. 2011, “Energetic conditions promoting top-down control of prey by predators.”, *PLoS ONE*, 6(12): e29723.
- Martins, Q., Horsnell, W.G.C., Titus, W., Rautenbach, T. & Harris, S. 2011, “Diet determination of the Cape Mountain leopards using global positioning system location clusters and scat analysis.”, *Journal of Zoology*, vol. 283, pp. 81–87.
- Marucco, F., Pletscher, D.H. & Boitani, L. 2008, “Accuracy of scat sampling for carnivore diet analysis: wolves in the Alps as a case study.”, *Journal of Mammalogy*, vol. 89, pp. 665–673.
- McBride, R., Giordano, A. & Ballard, W.B. 2010, “Note on the winter diet of jaguars *Panthera onca* in the Paraguayan Transitional Chaco.”, *Bellbird*, vol.4, pp. 1–4.

- Meachen-Samuels, J. & Van Valkenburgh, B. 2009, "Craniodental indicators of prey size preference in the Felidae.", *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 96, pp. 784–799.
- Metz, M.C., Smith, D.W., Vucetich, J.A., Stahelr, D.R. & Perterson, R.O. 2012, "Seasonal patterns of predation for gray wolves in the multi-prey system of Yellowstone National Park.", *Journal of Animal Ecology*, vol. 81, pp. 553–563.
- Miller, C.S., Hebblewhite, M., Petrunenko, Y.K., Seryodkin, I.V., DeCesare, N.J., Goodrich, J.M. & Miquelle, D.G. 2013, "Estimating Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) kill rates and potential consumption rates using global positioning system collars.", *Journal of Mammalogy*, vol. 94, pp. 845–855.
- Mills, M.G.L., Broomhall, L.S. & duToit, J.T. 2004, "Cheetah *Acinonyx jubatus* feeding ecology in the Kruger National Park and a comparison across African savanna habitats: is the cheetah only a successful hunter on open grassland plains?", *Wildlife Biology*, vol. 10, no. 3, pp. 177–186.
- Mondolfi, E. & Hoogesteijn, R. 1986, "Notes on the biology and status of the jaguar in Venezuela." in *Cats of the world: biology, conservation and management.*, eds. Miller, S.D. and D. Everett, National Wildlife Federation, Washington, D.C., pp. 85–123.
- Morin, D.J., Kelly, M.J. & Waits, L.P. 2016, "Bias in carnivore diet analysis resulting from misclassification of predator scats based on field identification.", *Wildlife Society Bulletin*, vol. 40, no. 4, pp. 669–677.
- Murphy, K.M. 1998, *The ecology of the cougar (Puma concolor) in the northern Yellowstone ecosystem: interactions with prey, bears and humans*. Tesis de doctorado, University of Idaho, Moscow, ID.
- Novack, A.J., Main, M.B., Sunquist, M. & 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*, vol. 267, pp. 167–178.
- Núñez, R., Miller, B. & Lindzey, F. 2000, "Food habits of jaguars and pumas in Jalisco México.", *Journal of Zoology*, vol. 252, pp. 373–379.
- O'Brien, C.S., Waddell, R.B., Rosenstock, S.S. & Rabe, M.J. 2006, "Wildlife use of water catchments in Southwestern Arizona.", *Wildlife Society Bulletin*, vol. 34, no. 3, pp. 582–591.

- Olifiers, N., Bianchi, R.C., D'Andrea, P.S., Mourão, G. & Gompper, M.E. 2010, "Estimating age of carnivores from the Pantanal region of Brazil.", *Wildlife Biology*, vol. 16, pp. 389–399.
- Oliveira, T.G. 2002, "Ecología comparativa de la alimentación del jaguar y el puma en el Neotrópico." in *El Jaguar en el Nuevo Milenio.*, eds. Medellín R.A., Equihua C., Chetkiewicz C.L.B., Crawshaw P.G., Rabinowitz A., Redford K.H., Robinson J.G., Sanderson E.W. & A. Taber, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 265–288.
- Owen-Smith, N. 2008, "Changing vulnerability to predation related to season and sex in an African ungulate assemblage.", *Oikos*, vol. 117, pp. 602–610.
- Owen-Smith, N. & Mills, G.L. 2008, "Predator-prey size relationships in an African large-mammal food web.", *Journal of Animal Ecology*, vol. 77, pp. 173–183.
- Palmeira, F.B.L., Crawshaw, P.G., Haddad, C.M., Ferraz, K.M. & Verdade, L.M. 2008, "Cattle depredation by puma (*Puma concolor*) and jaguar (*Panthera onca*) in central-western Brazil.", *Biological Conservation*, vol. 141, pp. 118–125.
- Pearson, K. 1900, "On the criterion that a given system of deviations from the probable in the case of a correlated system of variables is such that it can be reasonably supposed to have arisen from random sampling.", *Philosophical magazine*, vol. 5, pp. 157–175.
- Peña-Mondragón, J.L., Castillo, A., Hoogesteijn, A. & Martínez-Meyer, E. 2017, "Livestock predation by jaguars *Panthera onca* in south-eastern Mexico: the role of local peoples' practices.", *Oryx*, vol. 51, no. 2, pp. 254–262.
- Pereira, L.M., Owen-Smith, N. & Moleon. M., 2013, "Facultative predation and scavenging by mammalian carnivores: seasonal, regional and intra-guild comparisons.", *Mammal Review*, vol. 44, pp. 44–55.
- Perilli, M.L.L. 2009, *Ecologia alimentar da onça-pintada (*Panthera onca*) na região sul do Pantanal utilizando análise de fezes—uma comparação como método direto de rádio-telemetria GPS*. Tesis de maestría, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande, Brasil.
- Perilli, M.L.L., Lima, F., Rodrigues, F.H.G. & Cavalcanti, S.M.C. 2016, "Can scat analysis describe the feeding habits of big cats? A case study with jaguars (*Panthera onca*) in southern Pantanal, Brazil.", *PLoS ONE*, 11(3): e0151814.

- Perovic, P.G. 2002, "Conservación del jaguar en el noroeste de Argentina." in *El Jaguar en el Nuevo Milenio.*, eds. Medellín R.A., Equihua C., Chetkiewicz C.L.B., Crawshaw P.G., Rabinowitz A., Redford K.H., Robinson J.G., Sanderson E.W. & A. Taber, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 465–475.
- Pitman, R.T., Swanepoel, L.H. & Ramsay, P.M. 2012, "Predictive modelling of leopard predation using contextual Global Positioning System cluster analysis.", *Journal of Zoology*, vol. 288, no. 3, pp. 222–230.
- Polisar, J., Maxit, I., Scognamillo, D., Farrell, L., Sunkuist, M.E. & Eisenberg, J.F. 2003, "Jaguars, pumas, their prey base, and cattle ranching: ecological interpretations of management problem.", *Biological Conservation*, vol. 109, pp. 297–310.
- Porfirio, G.E.O. 2009, *Ecologia alimentar da onça-pintada (Panthera onca) na sub-região do Pantanal de Miranda, MS*. Tesis de maestría, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande, Brasil.
- Power, R.J. 2002, "Prey selection of lions *Panthera leo* in a small, enclosed reserve.", *Koedoe*, vol. 45, pp. 67–75.
- Ramalho, E.E. 2006, *Uso do habitat e dieta da onça-pintada (Panthera onca) em uma área de várzea, Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá, Amazônia Central, Brasil*. Tesis de maestría, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Universidade Federal do Amazonas, Manaus, Brasil.
- Rabinowitz, A. & Nottingham, B.G. 1986, "Ecology and behaviour of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America.", *Journal of Zoology*, vol. 210, pp. 149–159.
- Reid, F.A. 2009, *A field guide to the mammals of Central America and Southeast of Mexico*. 2^a edn, Oxford University Press, New York, NY.
- Reyna-Hurtado, R.A., March, I., Naranjo, E. & Mandujano, S. 2014, "Pecaríes en México." in *Ecología y Manejo de Fauna Silvestre en México.*, eds. Valdéz R. & J.A. Ortega-S, Colegio de Postgraduados, Texcoco, México, pp. 353–375.
- Rosas-Rosas, O.C. 2015, "Identificación de depredadores y depredaciones en la Sierra Madre Oriental." in *Manual de prácticas ganaderas para regiones con grandes carnívoros en la Sierra Madre Oriental.*, eds. Rosas-Rosas O.C., Guerrero Rodríguez J.D. & A.D.

- Hernández-SaintMartín, Colegio de Postgraduados-Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Puebla, México, pp. 40–52.
- Rosas-Rosas, O.C., Bender, L.C. & Valdez, R. 2008, "Jaguar and Puma predation on cattle calves in Northeastern Sonora, Mexico", *Rangeland Ecology & Management*, vol. 61, pp. 554–560.
- Ross, P.I., Jalkotzy, M.G. & Daoust, P.Y. 1995, "Fatal trauma sustained by cougars, *Felis concolor*, while attacking prey in southern Alberta.", *Canadian Field Naturalist*, vol. 109, pp. 261–263.
- Rueda, P., Mendoza, G.D., Martínez, D. & Rosas-Rosas, O.C. 2013, "Determination of the jaguar (*Panthera onca*) and Puma (*Puma concolor*) diet in a tropical forest in San Luis Potosi, Mexico.", *Journal of Applied Animal Research*, vol. 41, no. 4, pp. 484–489.
- Ruth, T.K., Boutte, P.C. & Quigley, H.B. 2010, "Comparing ground telemetry and global positioning system methods to determine cougar kill rates.", *Journal of Wildlife Management*, vol. 74, no. 5, pp. 1122–1133.
- Sand, H., Wabakken, P., Zimmermann, B., Johansson, Ö., Pedersen, H.C. & Liberg, O. 2008, "Summer kill rates and predation pattern in a wolf–moose system: can we rely on winter estimates?", *Oecologia*, vol. 156, pp. 53–64.
- Sand, H., Zimmermann, B., Wabakken, P., Andrèn, H. & Pedersen, H.C. 2005, "Using GPS technology and GIS cluster analyses to estimate kill rates in wolf-ungulate ecosystems.", *Wildlife Society Bulletin*, vol. 33, no. 3, pp. 914–925.
- Scantlebury, D.M., Mills, M.G.L., Wilson, R.P., Wilson, J.W., Mills, M.E.J., Durant, S.M., Bennett, N.C., Bradford, P., Marks, N.J. & Speakman, J.R. 2014, "Flexible energetics of cheetah hunting strategies provide resistance against kleptoparasitism.", *Science*, vol. 346, no. 6205, pp. 79–81.
- Schaller, G.B. & Crawshaw, P.G. 1980, "Movement patterns of jaguar", *Biotropica*, vol. 12, no. 3, pp. 161–168.
- Schaller, G.B. & Vasconcelos, J. 1978, "Jaguar predation on capybara.", *Zeitschrift für Säugetierkunde*, vol. 43, pp. 296–301.
- Scognamillo, D., Maxit, I.E., 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*, vol. 259, pp. 269–279.

- Seymour, K.L. 1989, "*Panthera onca*." *Mammalian Species*, vol. 340, pp 1–9.
- Simpson, N.O., Stewart, K.M. & Bleich, V.C. 2011, "What have we learned about water developments for wildlife? Not enough!", *California Fish and Game*, vol. 97, no. 4, pp. 190–209.
- Slaughter, B.H., Pine, R.H. & Pine, N.E. 1974, "Eruption of cheek teeth in insectivore and carnivora.", *Journal of Mammalogy*, vol. 55, no. 1, pp. 115–125.
- Smith, J.A., Wang, Y. & Wilmers, C.C. 2015, "Top carnivores increase their kill rates on prey as a response to human-induced fear.", *Proceedings of the Royal Society B*, vol. 282, no. 1802, pp. 20142711.
- Sollmann, R. 2011, *Ecology and Conservation of the Jaguar (*Panthera onca*) in the Cerrado Grasslands of Central Brazil*. Tesis de doctorado, Freien Universität Berlin, Alemania.
- Sollmann, R., Betsch, J., Furtado, M.M., Hofer, H., Jácomo, A.T.A., Palomares, F., Roques, S. Tôrres, N.M., Vynne, C. & Silveira, L. 2013, "Note on the diet of the jaguar in central Brazil.", *European Journal of Wildlife Research*, vol. 59, pp. 445–448.
- Stein, A.B., Bourquin, S.L. & McNutt, J.W. 2015, "Avoiding intraguild competition: Leopard feeding ecology and prey caching in Northern Botswana.", *African Journal of Wildlife Research*, vol. 45, no. 2, pp. 247–257.
- Sunquist, M.E. & Sunquist, F. 1989, "Ecological constraints on predation by large felids." in *Carnivore behavior, ecology and evolution.*, ed. Gittleman J.L., Cornell University Press, Ithaca, NY, pp. 283–301.
- Sunquist, M.E. & Sunquist, F. 2009, "Family Felidae." in *Handbook of the mammals of the world, Vol. 1 Carnivores.*, eds. Wilson D.E. & R.A. Mortimer, Lynx Editions, Barcelona, España, pp. 54–168.
- Swanepoel, L.H. 2009, *Ecology and conservation of leopards *Panthera pardus* on selected game ranches in the Waterberg region, Limpopo, South Africa*. Tesis de maestría, Centre of Wildlife Management, University of Pretoria, Sudáfrica.
- Taber, A.B. 1997, "The food habits of sympatric jaguar and puma in the Paraguay Chaco.", *Biotropica*, vol. 29, no. 2, pp. 204–213.
- Tambling, C.J., Laurence, S.D., Bellan, S.E., Cameron, E.Z., Du Toit, J.T. & Getz, W.M. 2012, "Estimating carnivoran diets using a combination of carcass observations and scats from GPS clusters.", *Journal of Zoology*, vol. 286, pp. 102–109.

- Taylor, R.J. 1984, *Predation*, Chapman Hall, New York, NY.
- Trejo, B.S. 2012, *Comparison of two methods used to characterize the summer diet of gray wolves (*Canis lupus*)*. Tesis de maestría, Humboldt State University, Arcata, CA.
- Trovati, R.G., Campos, C. & Brito, B. 2008, “Nota sobre convergencia e divergencia alimentar de canídeos e felídeos (Mamalia: Carnivora) simpátricos no Cerrado brasileiro.”, *Neotropical Biology and Conservation*, vol. 3, no. 2, pp. 95–100.
- Van Perlo, B. 2006, *Birds of Mexico and Central America*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Veríssimo, D., Jones, D.A., Chaverri, R. & Meyer, S.R. 2012, “Jaguar *Panthera onca* predation of marine turtles: conflict between flagship species in Tortuguero, Costa Rica.”, *Oryx*, vol. 46, no. 3, pp. 340–347.
- Villa, M., Miranda-Chumacero, G. & Wallace, R. 2013, “Estimación de edades mediante análisis dentales en individuos de *Tayassu pecari* y *Pecari tajacu* (Artiodactyla: Tayassuidae).”, *Revista Mexicana de Biodiversidad*, vol. 84, pp. 1167–1178.
- Vorster, P.H. 2011, *The feeding and spatial ecology of cheetahs (*Acinonyx jubatus*) and lions (*Panthera leo*) in the Little Karoo, South Africa*. Tesis de maestría, Rhodes University, Grahamstown, Sudáfrica.
- Vucetich, J.A., Hebblewhite, M., Smith, D.W. & Peterson, R.O. 2011, “Predicting prey population dynamics from kill rate, predation rate and predator–prey ratios in three wolf-ungulate systems.”, *Journal of Animal Ecology*, vol. 80, pp. 1236–1245.
- Webb, N.F., Hebblewhite, M. & Merrill, E.H. 2008, “Statistical methods for identifying wolf kill sites using Global Positioning System locations.”, *Journal of Wildlife Management*, vol. 72, no. 3, pp. 798–807.
- Weber, M. 2014, “Temazates y venados cola blanca tropicales.” in *Ecología y Manejo de Fauna Silvestre en México.*, eds. Valdéz R. & J.A. Ortega-S, Colegio de Postgraduados, Texcoco, México, pp. 435–466.
- Weckel, M., Giuliano, W. & Silver, S. 2006a, “Cockscomb revisited: jaguar diet in the Cockscomb Basin Wildlife Sanctuary, Belize.”, *Biotropica*, vol. 38, pp. 687–690.
- Weckel, M., Giuliano, W. & Silver, S. 2006b, “Jaguar (*Panthera onca*) feeding ecology: distribution of predator and prey through time and space.”, *Journal of Zoology*, vol. 270, pp. 25–30.

- Williams, T.M., Wolfe, L., Davis, T., Kendall, T., Richter, B., Wang, Y., Bryce, C., Elkaim, G.H. & Wilmers, C.C. 2014, “Instantaneous energetics of puma kills reveal advantage of felid sneak attacks.”, *Science*, vol. 346, no. 6205, pp. 81–85.
- Wittmer, H.U., Hasenbank, M., Elbroch, M. & Marshall, A.J. 2014, “Incorporating preferential prey selection and stochastic predation into population viability analysis for rare prey species.”, *Biological Conservation*, vol. 172, pp. 8–14.
- Yudakov, A.G. & Nikolaev, I.G. 1987, *Ecology of the Amur tiger. Winter long-term observations in the western part of the middle Sikhote-Alin, 1970–1973*. Nauka Press, Moscú, Rusia.
- Yuen, M.F. 2009, *Dilution of precision (DOP) calculation for mission planning purposes*. Tesis de maestría, Naval Postgraduate School, Monterey, CA.

**CAPÍTULO II. ÁMBITOS HOGAREÑOS DEL JAGUAR EN LA RESERVA DE LA
BIOSFERA SIERRA DEL ABRA TANCHIPA, SAN LUIS POTOSÍ**

2.1 INTRODUCCIÓN

Los depredadores, en especial los grandes felinos como el jaguar, ocupan grandes extensiones de terreno con una base de presas diversa y abundante (Taber *et al.*, 2002; Hernández-SaintMartín *et al.*, 2015). Debido a lo anterior, llegan a tener extensos ámbitos hogareños, los cuales usualmente se componen de hábitat continuo y bien conservado, lo que les permite reproducirse y dispersarse (Powell y Mitchell, 2012; González-Borrajo *et al.*, 2016; Núñez y Miller, 2019). Burt (1943), definió el ámbito hogareño de los mamíferos como “el área recorrida por un individuo en sus actividades normales de alimentación, apareamiento y cuidado parenteral”, agregando que “las salidas ocasionales de esta área, tal vez de naturaleza exploratoria, no deben ser consideradas como parte del ámbito hogareño”. Esta definición, aunque completa, tiene términos un tanto ambiguos (Powell, 2000), los cuales algunos otros autores han tratado de complementar a través de los años con temas relacionados a la cognición animal, el monitoreo constante del status de los recursos (*i.e.* alimento, parejas potenciales, sitios seguros, entre otros) y los movimientos que realizan en búsqueda de cubrir la totalidad de sus requerimientos (Bures y Buresova, 1990; Chittka *et al.*, 2009; Powell y Mitchell, 2012; Spencer, 2012; Fagan *et al.*, 2013).

Paralelamente, existen otros dos términos los cuales deben tomarse en cuenta para comprender la ecología espacial de los mamíferos. El primero, muchas veces confundido con el ámbito hogareño (Burt, 1943), el territorio, el cual llegó a ser definido de manera llana como “cualquier área defendida” (Noble, 1939; Nice, 1941). Dicha defensa puede darse con uñas y dientes (Powell, 2000), pero por lo general se hace a través de métodos más seguros, económicos y evolutivamente estables como marcas olfativas, vocalizaciones o “despliegues” (*displays*) (Rabinowitz y Nottingham, 1986; Sunkuist y Sunkuist, 2009; Towns *et al.*, 2017). El territorio es fundamental dentro del ámbito hogareño de cualquier individuo ya que es donde se distribuyen los recursos limitantes del hábitat (Powell, 2000), pudiendo abarcar todo el ámbito hogareño o sólo una parte de este (Burt, 1943). El segundo término es el área núcleo (*core area*), definida como un área de uso más concentrado (Seaman y Powell, 1990) o intensivo (Samuel *et al.*, 1985), la cual no depende del tamaño del ámbito hogareño (Seaman y Powell, 1990).

Los ámbitos hogareños de los grandes felinos generalmente son determinados por diversos factores como el tamaño corporal y el sexo (Gittleman y Harvey, 1982; Carbone *et al.*, 2007; Macdonald *et al.*, 2010), conductas de forrajeo y disponibilidad espacio-temporal de presas

(Herfindal *et al.*, 2005; Schmidt, 2008), idoneidad del hábitat (Conde *et al.*, 2010; Morato *et al.*, 2016), estacionalidad climática (Logan y Sweanor, 2001), sociabilidad (Azevedo y Murray, 2007; Cavalcanti y Gese, 2009) y búsqueda de pareja sexual (Jędrzejewski *et al.*, 2002). Además de estos factores, la interacción con otros grandes carnívoros puede influenciar los patrones de movimiento y el uso del espacio. Se sabe de la existencia de segregación espacio-temporal entre grandes carnívoros, lo cual permite la coexistencia, no obstante, trae consigo un incremento en los patrones de movimiento, así como un mayor tamaño de los ámbitos hogareños (Núñez y Miller, 2019). Se ha registrado que los felinos llegan a evitar activamente a otros congéneres o que llegan a concentrar sus actividades en horarios específicos, como parte de esta segregación (Scognamillo *et al.*, 2003; Harmsen *et al.*, 2009; Noss *et al.*, 2012; Foster *et al.*, 2013).

Algunos autores han teorizado respecto a que el ámbito hogareño es el resultado de una toma de decisiones a nivel individual, la cual es definida por la selección natural en búsqueda de incrementar el bienestar basado en la distribución de recursos en el medio (Mitchell y Powell, 2004, 2012; Powell y Mitchell, 2012; Spencer, 2012). Luego entonces, el ámbito hogareño representa la interacción entre el medio ambiente y el entendimiento de ese medio por parte del individuo, es decir, “mapas cognitivos” (Powell y Mitchell, 2012). Se cree que los mamíferos crean estos mapas cognitivos usando el hipocampo, una estructura cerebral y parte del sistema límbico, el cual varía en tamaño dependiendo de las presiones de selección en habilidades de mapeo cognitivo y memoria espacial (Krebs *et al.*, 1989; Jacobs y Spencer, 1994). Los mapas cognitivos se actualizan constantemente debido a su naturaleza (Powell, 2000), ya que son una representación mental que permite a un individuo adquirir, codificar, almacenar, recordar y manipular la información sobre las ubicaciones relativas y los atributos de los objetos o fenómenos en su entorno espacial cotidiano y con base en esto hacer elecciones a voluntad de cómo y cuándo usar dichos recursos (Tolman, 1948; Downs y Stea, 1973).

Que un individuo aprenda un ámbito hogareño requiere tiempo, lo que lleva a generar fidelidad a un sitio, lo cual finalmente define cuando un animal ha establecido su ámbito hogareño (Spencer *et al.*, 1990). En general, los grandes felinos son individuos solitarios y es por esto que emigran de su territorio natal antes de que nazca la siguiente generación (Kitchener, 1991; Macdonald *et al.*, 2010). En los jaguares se cree que esta dispersión ocurre entre los 1.5 y los 2 años de edad (Guggisberg, 1975; Mondolfi y Hoogesteijn, 1986; Seymour, 1989), por lo regular los machos emigran antes que las hembras. Durante este período previo a la dispersión los

cachorros dependen totalmente de la madre (Rosas-Rosas y Núñez, 2014), tiempo durante el cual aprenden lo necesario para ser un depredador exitoso en su hábitat: habilidades para la captura de presas, ubicación de los recursos en el medio (áreas de caza, sitios con agua, sitios de descanso, sitios de vigilancia, cubiles, entre otros) y las rutas para llegar a ellos (Kitchener, 1991).

En diversas especies de felinos silvestres se han registrado dispersiones con magnitudes de entre 3 y hasta 450 km en línea recta (Sweaner *et al.*, 2000; Tryjanowski *et al.*, 2002; Rueness *et al.*, 2003). Se considera que la decisión de cuándo y como ocurre la dispersión varía de acuerdo con una evaluación individual de los costos marginales y los beneficios de hacerlo (Macdonald y Carr, 1989), lo cual se ve influido por el sexo, los recursos en el medio y la presencia de congéneres u otras especies de felinos. Es por esto que algunas especies o individuos en particular, se dispersan en territorios contiguos o traslapados con los de sus parientes y otros marchan grandes distancias en busca de nuevos territorios (Sweaner *et al.*, 2000; Macdonald *et al.*, 2010).

Los jaguares tienen una organización social basada en el mantenimiento de sus ámbitos hogareños y territorios (Rosas-Rosas y Núñez, 2014). Estos felinos tienen un sistema de tenencia de la tierra que aparentemente se basa en “el primero que llega” a un área determinada, cuando el poseedor muere o es incapaz de defender su territorio es desplazado o reemplazado por otro (Rabinowitz y Nottingham, 1986). No obstante, se sabe que diversos individuos pueden frecuentar la misma área, sobre todo en la época de apareamiento o cuando las hembras cuidan de sus crías (Perry, 1970; Seymour, 1989; Kitchener, 1991). Inclusive, en ocasiones se ha registrado que jóvenes emparentados llegan a viajar juntos (Emmons, 1987). Usualmente los ámbitos hogareños así como los territorios o áreas núcleo de las hembras son más pequeñas en comparación a los de los machos y llegan a traslaparse entre hembras, así como entre machos y hembras (Macdonald, 2009; Sunquist y Sunquist, 2009; Quigley *et al.*, 2017). Es por esto que se ha postulado que los ámbitos hogareños de machos y hembras cumplen distintas funciones, los de los machos deben ser áreas que provean suficiente comida y varias parejas sexuales para maximizar su progenie, en tanto que los de las hembras deben proveer suficientes presas y cubiles seguros para criar a sus cachorros en cada camada (Kitchener, 1991).

Los jaguares adultos no migran regularmente, sin embargo, no es raro encontrar que los machos deambulan a través de cientos de kilómetros (Perry, 1970). Este comportamiento probablemente esté fuertemente relacionado con la “estrategia móvil” de caza de felinos silvestres, la cual incluye movimientos en búsqueda de las presas, como el patrullaje periódico de su ámbito

hogareño (Kitchener, 1991). Lo que concuerda con lo registrado para los jaguares, quienes comúnmente permanecen dentro de áreas pequeñas, aproximadamente 2.5 km² por lapsos de 4–14 días, antes de cambiar a otra área dentro de su mismo ámbito hogareño (Rabinowitz y Nottingham, 1986). Generalmente los felinos mantienen un ámbito hogareño de manera anual (Kitchener, 1991), no obstante, en los jaguares, como en otros felinos, se ha registrado la existencia de ajustes en los ámbitos hogareños de acuerdo a la estacionalidad del hábitat (Husson, 1978; Rabinowitz y Nottingham, 1986; Crawshaw y Quigley, 1991; Núñez *et al.*, 2002; Scognamillo *et al.*, 2003; Cavalcanti y Gese, 2009; Núñez y Miller, 2019).

Los estudios respecto a los ámbitos hogareños generalmente registran el uso del espacio y lo presentan como una distribución de probabilidad, esta “distribución del uso” (*utilization distribution*) representa la utilización del espacio en relación al tiempo. En otras palabras, la distribución del uso muestra las probabilidades de donde se puede encontrar un animal en un tiempo determinado (Powell y Mitchell, 2012). Es bien sabido que los ámbitos hogareños son dinámicos y que existen cambios que involucran diferentes escalas temporales, lo que hace compleja su documentación. Por ello, las estimaciones de ámbitos hogareños, por lo regular, asumen que el tiempo pasado en un determinado sitio es igual a la importancia para el individuo que posee dicho ámbito hogareño (Mitchell y Powell, 2004; Powell y Mitchell, 2012).

Los datos obtenidos a partir de las estimaciones de ámbitos hogareños constituyen los cimientos de la investigación ecológica del uso y preferencia del hábitat (Seaman y Powell, 1996), lo que da pie a la comprensión de cómo y por qué los animales usan el espacio disponible, así como los factores subyacentes de los movimientos animales, lo cual es esencial para el manejo y conservación tanto de las especies como de los ecosistemas donde habitan (Allen y Singh, 2016). Los métodos más ampliamente usados para realizar estas estimaciones son el Polígono Mínimo Convexo (MCP, por sus siglas en inglés) y el Estimador Kernel Fijo o Adaptativo (González-Borrajo *et al.*, 2016; de la Torre y Rivero, 2019).

El método del MCP es el más antiguo y común para estimar el ámbito hogareño (Núñez, 2006). Este método determina la distribución espacial basada en la formación de un polígono el cual incluye todos los puntos de localización exteriores de los individuos, dichas localizaciones son conectadas a través de líneas para formar el polígono más pequeño posible sin lados cóncavos (Mohr, 1947; Hayne, 1949; Kie *et al.*, 1996). El MCP es conceptualmente simple debido a que puede determinarse a partir de un número relativamente “bajo” de puntos de localización, no

existen supuestos que se deban ajustar a una distribución estadística determinada y además, es considerado como el método más comparable entre diferentes estudios (Núñez, 2006). A pesar de esto, el MCP es limitado debido a que no refleja el patrón de uso en una escala espacial fina dentro del ámbito hogareño (Seminoff *et al.*, 2002), aparentemente los animales usan toda el área con la misma intensidad y preferencia, lo cual es prácticamente imposible que ocurra en la naturaleza (Núñez, 2006).

Por otra parte, el Estimador Kernel da como resultado el ámbito hogareño de los individuos calculando la intensidad de uso con base en la distribución de la densidad probabilística de un evento (Worton, 1989; Seaman *et al.*, 1998; Powell, 2000). Las estimaciones de densidad son representadas como curvas suaves construidas mediante conteos determinados por el valor de ancho de banda (radio de búsqueda), es decir, la varianza del error en las localizaciones de la distancia existente entre cada punto (Worton, 1989; Powell, 2000). Este método ofrece ventajas en comparación al MCP, estadísticamente produce una mejor estimación del tamaño y forma del ámbito hogareño, así como, un reflejo más preciso del uso del terreno (Powell, 2000; Núñez, 2006).

En general, el ámbito hogareño de los individuos se obtiene del contorno con un 95% de la densidad de probabilidades, mientras que el contorno del 50% es usado para determinar las áreas núcleo (Núñez, 2006; González-Borrajo *et al.*, 2016; de la Torre *et al.*, 2017; Núñez y Miller, 2019). La variación en los valores que se han registrado a lo largo del continente para los ámbitos hogareños de los jaguares (Tabla 4), es reflejo de la variedad de hábitats en los que están presentes y de cómo interactúan con ellos, amén de todas las variables que se expusieron líneas arriba.

Como se mencionó anteriormente, el advenimiento de los avances en el campo de la telemetría, primero la radiotelemetría y posteriormente la telemetría GPS, ha vuelto más expedito el estudio de animales secretivos o crípticos, como los grandes felinos, lo que ha permitido a los investigadores de fauna silvestre observar cómo y dónde es que estos animales se mueven (Knopff *et al.*, 2009; Ruth *et al.*, 2010; Powell y Mitchell, 2012; Gese *et al.*, 2016), lo que finalmente ha repercutido en el entendimiento de la ecología espacial de estas especies (González-Borrajo *et al.*, 2016; de la Torre y Rivero, 2019; Núñez y Miller, 2019). El objetivo del presente capítulo es determinar los ámbitos hogareños de los jaguares en la RBSAT y comprobar si existe una relación entre estos últimos y la biomasa consumida.

Tabla 4. Estudios previos de los ámbitos hogareños (AH) de *Panthera onca* a lo largo de su distribución. Las técnicas de muestreo son radiotelemetría de muy alta frecuencia (VHF, por sus siglas en inglés) y telemetría satelital (GPS). Los métodos reportados son el Polígono Mínimo Convexo (MCP) y el Estimador Kernel, ambos con sus porcentajes respectivos. Los valores de AH están dados en kilómetros cuadrados (km²), para machos (♂) y hembras (♀), los valores que aparecen entre paréntesis junto al AH corresponden al tamaño de muestra

| Autor | Núm. | Área de estudio | Tipo de hábitat | Técnica de rastreo | Método de estimación | AH ♂ | AH ♀ |
|----------------------------------|------|---|-------------------------------------|--------------------|-----------------------|-------------------------------|------------------------------|
| Schaller y Crawshaw (1980) | 1 | Pantanal, Brasil | Sabana tropical | VHF | MCP 100% | 80.0 (n = 1) | 31.5 (n = 2) |
| Rabinowitz y Nottingham (1986) | 2 | Cuenca de Cockscomb, Belice | Selva alta perennifolia | VHF | MCP* | 33.4 (n = 4) | 10.5 (n = 2) |
| Crawshaw y Quigley (1991) | 3 | Pantanal, Brasil | Sabana tropical, pastizal inundable | VHF | MCP 100% | 152.4 (n = 1) | 139.6 (n = 4) |
| Crawshaw (1995) | 4 | Parque Nacional Iguazu, Brasil y Argentina (Iguazú) | Selva alta perennifolia | VHF | MCP 95% | 88.7 (n = 4) | 70.0 (n = 1) |
| Ceballos <i>et al.</i> (2002) | 5 | Reserva de la Biosfera de Calakmul, México | Selva alta perennifolia | VHF | MCP* | 36.9 (n = 2) | 45.5 (n = 2) |
| Núñez <i>et al.</i> (2002) | 6 | Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala, México | Selva baja caducifolia | VHF | MCP 95% | N/A | 42.5 (n = 2) |
| Scognamillo <i>et al.</i> (2003) | 7 | Hato Piñero, Venezuela | Sabana tropical | GPS | MCP 95% Kernel 95% | 99.5 (n = 2) 100.5 (n = 2) | 65.5 (n = 1) 65.3 (n = 2) |
| Crawshaw <i>et al.</i> (2004) | 8 | Parque Nacional Iguazu, Brasil | Selva alta perennifolia | VHF | MCP* | 57.0 (n = 7) | 39.4 (n = 2) |
| Silveira (2004) | 9 | Parque Nacional de las Emas, Brasil | Sabana tropical | VHF | MCP 80% | 271.6 (n = 3) | 174.9 (n = 1) |
| Ceballos <i>et al.</i> (2005) | 10 | Reserva de la Biosfera de Calakmul, México | Selva alta perennifolia | VHF | MCP 100% | 39.3 (n = 3) | 58.7 (n = 3) |

| | | | | | | | |
|--|----|---|--|---------|------------------------|--|--|
| Cullen Jr. <i>et al.</i> (2005) | 11 | Parque Estatal Morro do Diabo, Brasil | Selva alta perennifolia | VHF/GPS | MCP* | 102.0 (<i>n</i> = 2) | 87.3 (<i>n</i> = 5) |
| Azevedo (2006); Azevedo y Murray (2007) | 12 | Pantanal, Brasil | Sabana tropical, pastizal inundable | VHF | Kernel 95% | 67.4 (<i>n</i> = 3) | 38.2 (<i>n</i> = 5) |
| Cullen Jr. (2006) | 13 | Parque Estatal Morro do Diabo y Parque Estatal Ivinhema, Brasil | Selva alta perennifolia | VHF/GPS | Kernel 95% | 286.3 (<i>n</i> = 3) | 135.6 (<i>n</i> = 7) |
| Núñez (2006); Núñez y Miller (2019) | 14 | Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala, México | Selva baja caducifolia | VHF | MCP 95% | 100.3 (<i>n</i> = 2) | 42.5 (<i>n</i> = 4) |
| Soisalo y Cavalcanti (2006) | 15 | Pantanal, Brasil | Sabana tropical, pastizal inundable | GPS | MCP 95% | 116.5 (<i>n</i> = 5) | 58.6 (<i>n</i> = 2) |
| Cavalcanti y Gese (2009) | 16 | Pantanal, Brasil | Sabana tropical, pastizal, matorral | GPS | MCP 98% Kernel 90% | 161.4 (<i>n</i> = 5) 152.9 (<i>n</i> = 5) | 63.1 (<i>n</i> = 4) 62.95 (<i>n</i> = 4) |
| Chávez (2009) | 17 | Reserva de la Biosfera de Calakmul, México | Selva alta perennifolia | GPS | MCP 95% Kernel 95% | 558 (<i>n</i> = 3) 148 (<i>n</i> = 3) | 204 (<i>n</i> = 7) 625 (<i>n</i> = 3) |
| Figuroa (2013) | 18 | Centro de Belice | Selva alta perennifolia | GPS | MCP 100% Kernel 95% | 257 (<i>n</i> = 6) 264 (<i>n</i> = 6) | 111 (<i>n</i> = 1) 169 (<i>n</i> = 1) |
| de la Torre <i>et al.</i> (2017) | 19 | Selva Lacandona, Chiapas, México | Selva alta perennifolia | GPS | MCP 95% Kernel 95% | 288.2 (<i>n</i> = 2) 431.6 (<i>n</i> = 2) | 144.8 (<i>n</i> = 2) 181.4 (<i>n</i> = 2) |
| González-Gallina <i>et al.</i> (2017) | 20 | Playa del Carmen, Q. Roo, México | Selva alta perennifolia | GPS | MCP 95% Kernel 95% | 131.1 (<i>n</i> = 1) 65.4 (<i>n</i> = 1) | N/A N/A |

* Porcentaje no reportado.

2.2 MATERIALES Y MÉTODOS

Se determinaron los ámbitos hogareños con base en los datos obtenidos mediante el uso del proveedor satelital (ver *Monitoreo de felinos silvestres*) tomando en cuenta únicamente a los jaguares machos (JM01 y JM02) debido a que fueron los individuos que portaron los collares satelitales durante varios meses. Se estimó el ámbito hogareño mediante la metodología del MCP al 95% (Mohr, 1947) y el Estimador Kernel Adaptativo al 50 y 95% (Worton, 1989) mediante el uso del programa Arcview 3.3 (ESRI, Inc.) y el complemento *Home Range Extension* (Rodgers y Carr, 1998). Los ámbitos hogareños se estimaron al 95% ya que es el área donde se espera que un animal se encuentre el 95% del tiempo y excluye correctamente áreas extremas donde la probabilidad de uso se espera que se prediga pobremente (error de muestreo), incluyendo algunas salidas ocasionales (Powell y Mitchell, 2012). Los ámbitos hogareños se calcularon de manera total, es decir, todo el tiempo que los animales portaron el collar satelital, así como de manera estacional, en las temporadas de lluvias y secas; la existencia de diferencias significativas entre el tamaño del ámbito por estación se corroboró mediante la prueba de Chi cuadrada (Pearson, 1900). Se definió el área núcleo dentro del ámbito hogareño como el área que abarcó el 50% de las isopletas (Worton, 1989; Seaman y Powell, 1996; Núñez, 2006; Cavalcanti y Gese, 2009).

Asimismo, se estimó la distancia promedio entre puntos de localización, las distancias promedio recorridas por hora, por día y la distancia total durante todo el tiempo que los individuos portaron los collares satelitales; con base en estas distancias se calculó la velocidad promedio de los jaguares durante el período de monitoreo de los animales. Las estimaciones de las distancias y velocidad promedio se obtuvieron mediante el uso del visualizador cartográfico Google Earth Pro v.7.1.2.2600 (Google LLC), así como de los complementos *Animal Movement Extension* (Hooge y Eichenlaub, 1997) y *Tracking Analyst* (McCain *et al.*, 2006) en Arcview.

A la par, se evaluó la relación entre el tamaño del ámbito hogareño y el peso corporal de los jaguares (JM01 = 56 kg, JM02 = 22 kg; ver *Anexo 2*) la biomasa consumida por los jaguares portadores de los collares satelitales (JM01 = 1,442.09 kcal, JM02 = 348.45 kcal; ver *Resultados del Capítulo I*) mediante el cálculo del coeficiente de correlación de Spearman (Spearman, 1904) comparando los km² del ámbito hogareño total (Estimador Kernel Adaptativo al 95%) versus las kilocalorías ingeridas por los individuos con collares satelitales. Se asumió una significancia

estadística con un nivel de $P < 0.05$. Todas las pruebas estadísticas se corrieron en el programa SAS v.9.0 (SAS Institute Inc.).

2.3 RESULTADOS

Las estimaciones de los ámbitos hogareños de los jaguares en la RBSAT se hicieron con base en un monitoreo continuo entre 2016 y 2017, comprendiendo un período de 17 meses (febrero 2016-julio 2017), con un monitoreo promedio por individuo de 11 meses (rango 8–14; D.E. = 4.24). El ámbito hogareño promedio de los jaguares en la RBSAT mediante la metodología del MCP al 95% fue de 329 km² (rango 170–440; D.E. = 159.98; Tabla 5), en comparación con los 205.05 km² (rango 111.82–298.28; D.E. = 131.85; Tabla 6) calculados mediante el Estimador Kernel Adaptativo al 95%.

Tabla 5. Compendio de las estimaciones de los ámbitos hogareños de *Panthera onca* en la RBSAT y zonas aledañas entre 2016 y 2017 mediante la metodología del Polígono Mínimo Convexo (MCP) al 95%. El tamaño de muestra (N) es igual al número de puntos de localización con los que se hicieron las estimaciones, el área está dada en kilómetros cuadrados (km²).

| ID Jaguar | Ámbito hogareño total | | Temp. Secas 2016 ^a | | Temp. Lluvias 2016 ^b | | Temp. Secas 2017 ^c | |
|-----------|-----------------------|--------|-------------------------------|-------|---------------------------------|-------|-------------------------------|-------|
| | N | Área | N | Área | N | Área | N | Área |
| JM01 | 1,912 | 440.0 | 585 | 240.0 | 601 | 380.0 | 726 | 210.0 |
| JM02 | 258 | 170.0 | N/A | N/A | N/A | N/A | 206 | 110.0 |
| \bar{x} | 1,085 | 329.0 | | | | | 484 | 160.0 |
| D.E. | 1,169.55 | 159.98 | | | | | 393.15 | 70.71 |

^a De febrero a mayo de 2016.

^b De mayo a noviembre de 2016.

^c De noviembre de 2016 hasta mayo de 2017.

El individuo JM01, un jaguar macho adulto (Anexo B), fue monitoreado desde principios de febrero de 2016 hasta finales de marzo de 2017 ($n = 420 \text{ d}^{-1}$), período durante el cual el collar satelital que portaba registró 1,912 puntos de su localización, con una tasa de éxito promedio del 56.95% y un DOP promedio de 3.7. Dicho individuo recorrió un total de 1,791.69 km durante el período que portó el collar, con una distancia promedio entre puntos de localización de 0.94 km, con desplazamientos por hora de 0.188 km en promedio y desplazamientos diarios de 4.27 km en promedio. La mayor distancia recorrida en un día por este jaguar fue de 20.6 km. El JM01 se desplazó en áreas tanto dentro como fuera de la RBSAT, de hecho, menos del 18% de puntos de localización ($n = 336$) se registraron dentro del área natural protegida (Fig. 10). Asimismo, se registró que el JM01 cruzó 18 veces la Carretera Federal 85 México-Nvo. Laredo, en todas las ocasiones usando arroyos secos y los puentes construidos encima de ellos como una suerte de paso de fauna.

Tabla 6. Compendio de las estimaciones de los ámbitos hogareños de *Panthera onca* en la RBSAT y zonas aledañas entre 2016 y 2017 mediante el Estimador Kernel Adaptativo al 95%. El tamaño de muestra (N) es igual al número de puntos de localización con los que se hicieron las estimaciones, el área está dada en kilómetros cuadrados (km^2).

| ID Jaguar | Ámbito hogareño total | | Temp. Secas 2016 ^a | | Temp. Lluvias 2016 ^b | | Temp. Secas 2017 ^c | |
|-----------|-----------------------|--------|-------------------------------|--------|---------------------------------|--------|-------------------------------|-------|
| | N | Área | N | Área | N | Área | N | Área |
| JM01 | 1,912 | 298.28 | 585 | 133.34 | 601 | 318.69 | 726 | 89.61 |
| JM02 | 258 | 111.82 | N/A | N/A | N/A | N/A | 206 | 62.05 |
| \bar{x} | 1,085 | 205.05 | | | | | 484 | 75.83 |
| D.E. | 1,169.55 | 131.85 | | | | | 393.15 | 19.49 |

^a De febrero a mayo de 2016.

^b De mayo a noviembre de 2016.

^c De noviembre de 2016 hasta mayo de 2017.

De acuerdo a la metodología del MCP al 95% el ámbito hogareño total del individuo JM01 cubrió una extensión de 440.0 km^2 (Fig. 11), teniendo un promedio de 225 km^2 (rango 210–240;

D.E. = 21.21) durante las épocas de secas, mientras que en la época de lluvias registró un valor de 380 km² (Tabla 5); se encontraron diferencias significativas en cuanto al tamaño del ámbito hogareño y las temporadas ($X^2 = 59.517$, g.l. = 2, $P < 0.05$). Por su parte, el Estimador Kernel Adaptativo al 95% arrojó un ámbito hogareño total de 298.28 km² (Fig. 12), teniendo un promedio de 111.48 km² (rango 89.61–133.34; D.E. = 30.92) durante las épocas de secas, mientras que en la época de lluvias registró un valor de 318.69 km² (Tabla 6) para el mismo individuo; se encontraron diferencias significativas en cuanto al tamaño del ámbito hogareño y las temporadas ($X^2 = 163.843$, g.l. = 2, $P < 0.05$). La zona núcleo del individuo JM01 se calculó en 22.04 km².

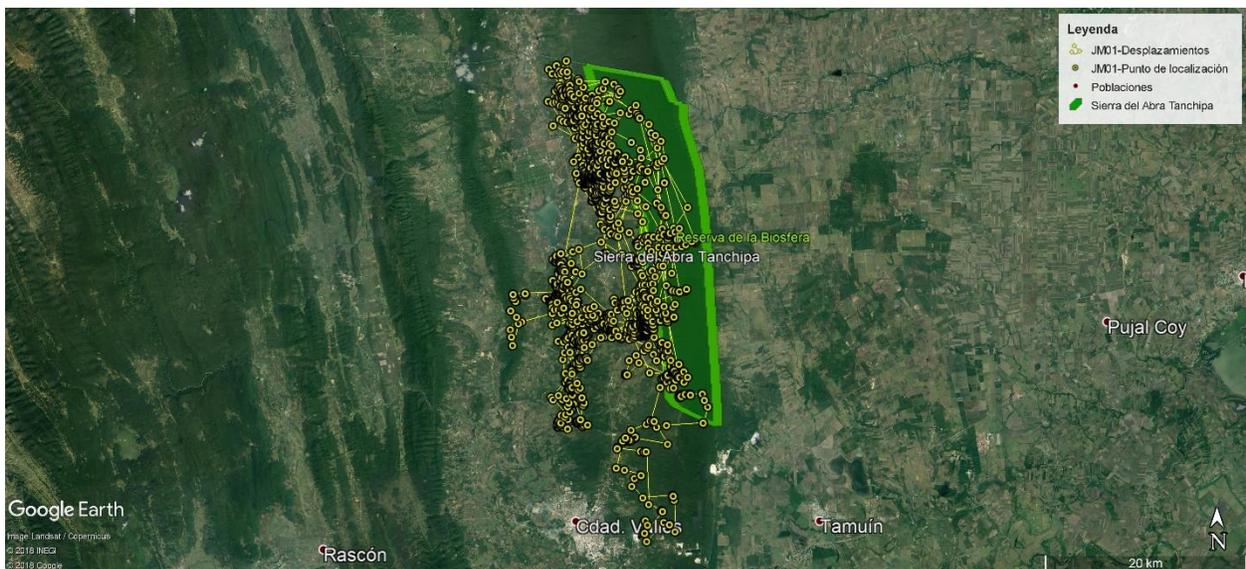


Figura 10. Puntos de localización del individuo JM01 (puntos en amarillo) y distancias entre estos (líneas amarillas) dentro y en zonas aledañas a la RBSAT (Google Earth Pro © Digital Globe 2018).

Por su parte, el individuo JM02, un jaguar subadulto (Anexo B), fue monitoreado desde finales de octubre de 2016 hasta principios de julio de 2017 ($n = 251 \text{ d}^{-1}$), período durante el cual el collar satelital que portaba registró 258 puntos de su localización, con una tasa de éxito promedio del 50.20% y un DOP promedio 4.4. Dicho individuo recorrió un total de 240.85 km durante el período que portó el collar, con una distancia promedio entre puntos de localización de 1.01 km, comprendiendo desplazamientos por hora de 0.05 km en promedio y desplazamientos diarios de

1.13 km en promedio. La mayor distancia recorrida en un día por este jaguar fue de 9.12 km. El JM02 se desplazó casi en su totalidad en áreas fuera de la RBSAT, registrando solamente el 2.3% de puntos de localización ($n = 6$) dentro del área natural protegida (Fig. 13). De igual manera, se registró que el JM02 cruzó 4 veces la Carretera Estatal 40 Tamuín-Sta. Marta, mediante el uso de un puente (alcantarilla) construido encima de un pequeño arroyo.

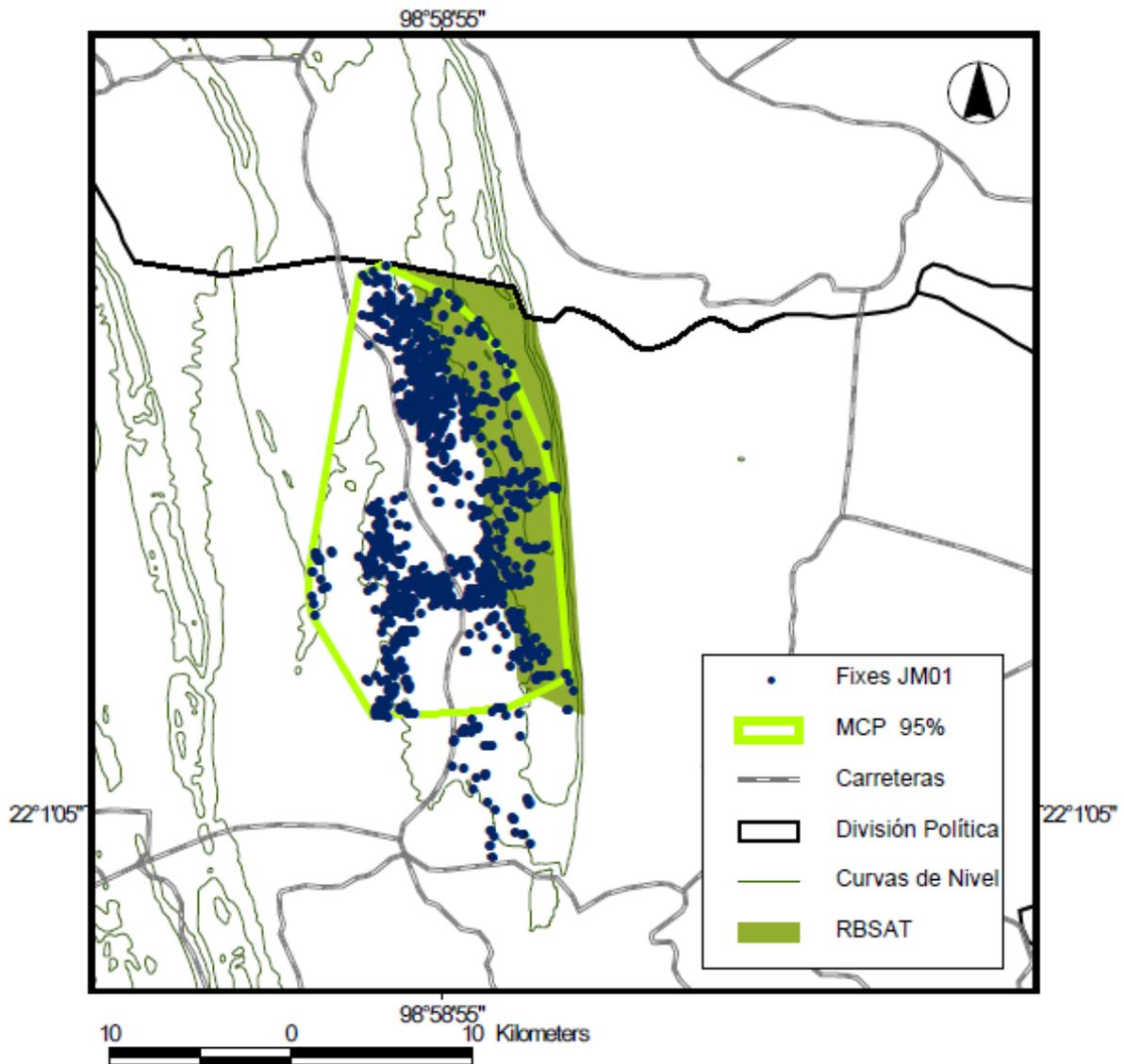


Figura 11. Ámbito hogareño total del individuo JM01 mediante el método MCP 95% el cual abarcó la RBSAT y zonas aledañas.

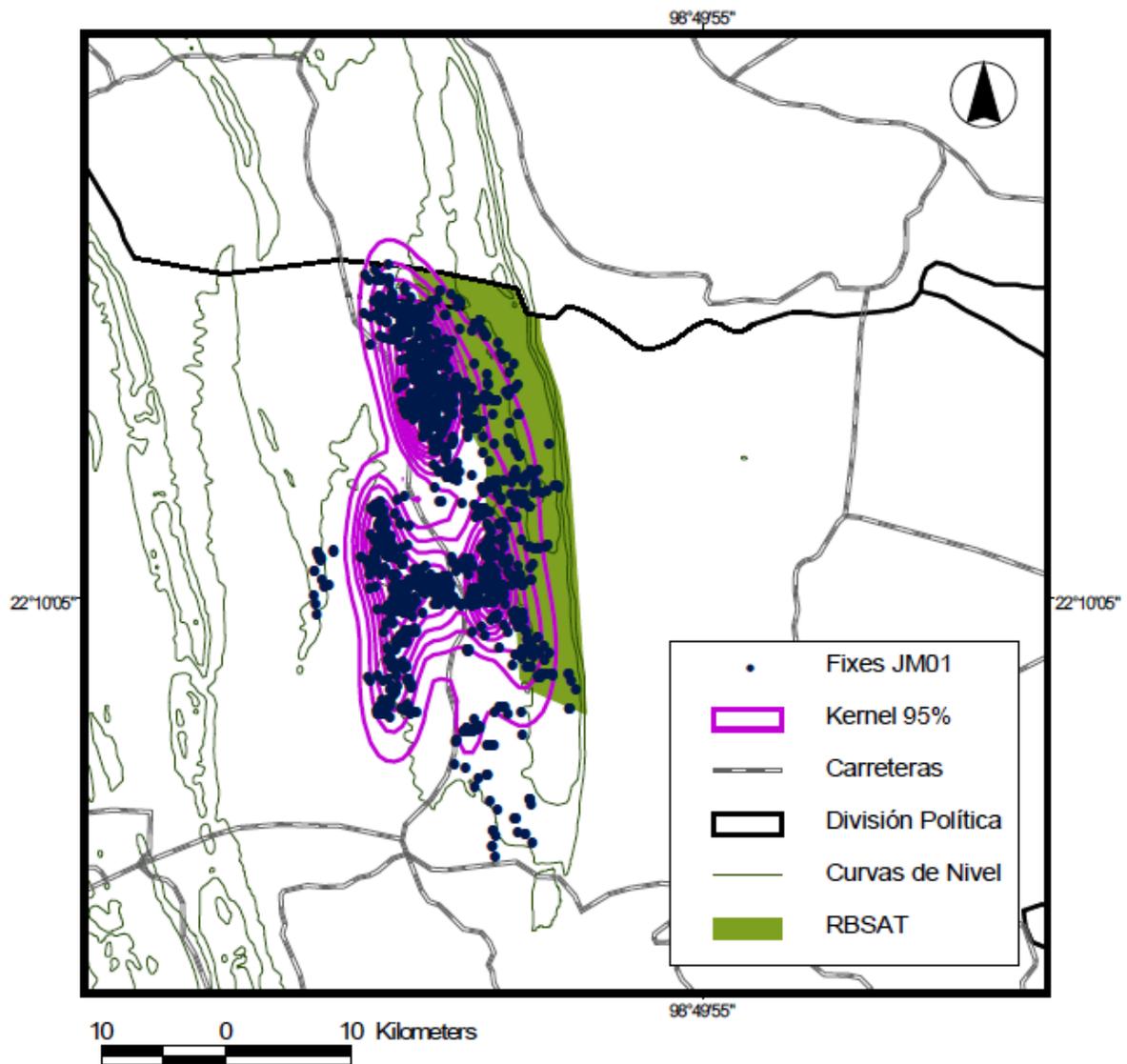


Figura 12. Ámbito hogareño total del individuo JM01 mediante el Estimador Kernel Adaptativo al 95% el cual abarcó la RBSAT y zonas aledañas.



Figura 13. Puntos de localización del individuo JM02 (puntos en amarillo) y distancias entre estos (líneas amarillas) mayoritariamente en áreas fuera de la RBSAT (Google Earth Pro © Digital Globe 2018).

De acuerdo a la metodología del MCP al 95% el ámbito hogareño total del individuo JM02 cubrió una extensión de 170 km² (Fig. 14), durante la época de secas registró un valor de 110.0 km² (Tabla 5). En cambio, el Estimador Kernel Adaptativo al 95% arrojó un ámbito hogareño total de 111.82 km² (Fig. 15), durante la época de secas registró un valor de 62.05 km² (Tabla 6) para este jaguar subadulto. La zona núcleo del individuo JM02 se calculó en 14.71 km².

No se encontró correlación ni entre el tamaño del ámbito hogareño total y el peso corporal ($\rho = 0.65, P > 0.05$), ni entre el tamaño del ámbito hogareño total y la cantidad de biomasa consumida por los jaguares con collares satelitales en la RBSAT jaguares ($\rho = 0.80, P > 0.05$).

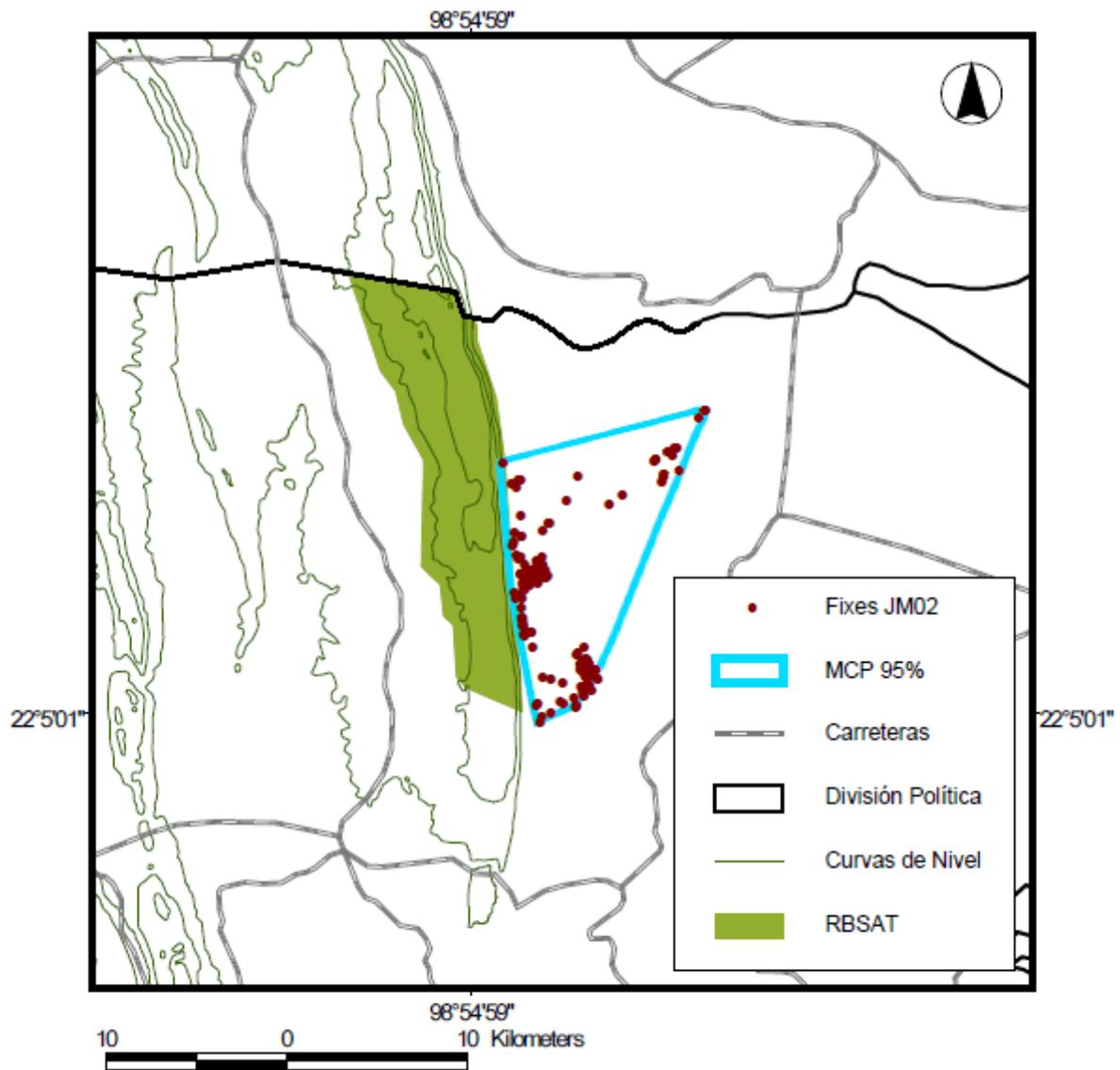


Figura 14. Ámbito hogareño total del individuo JM02 mediante el método MCP 95% el cual abarcó mayoritariamente áreas fuera de la RBSAT.

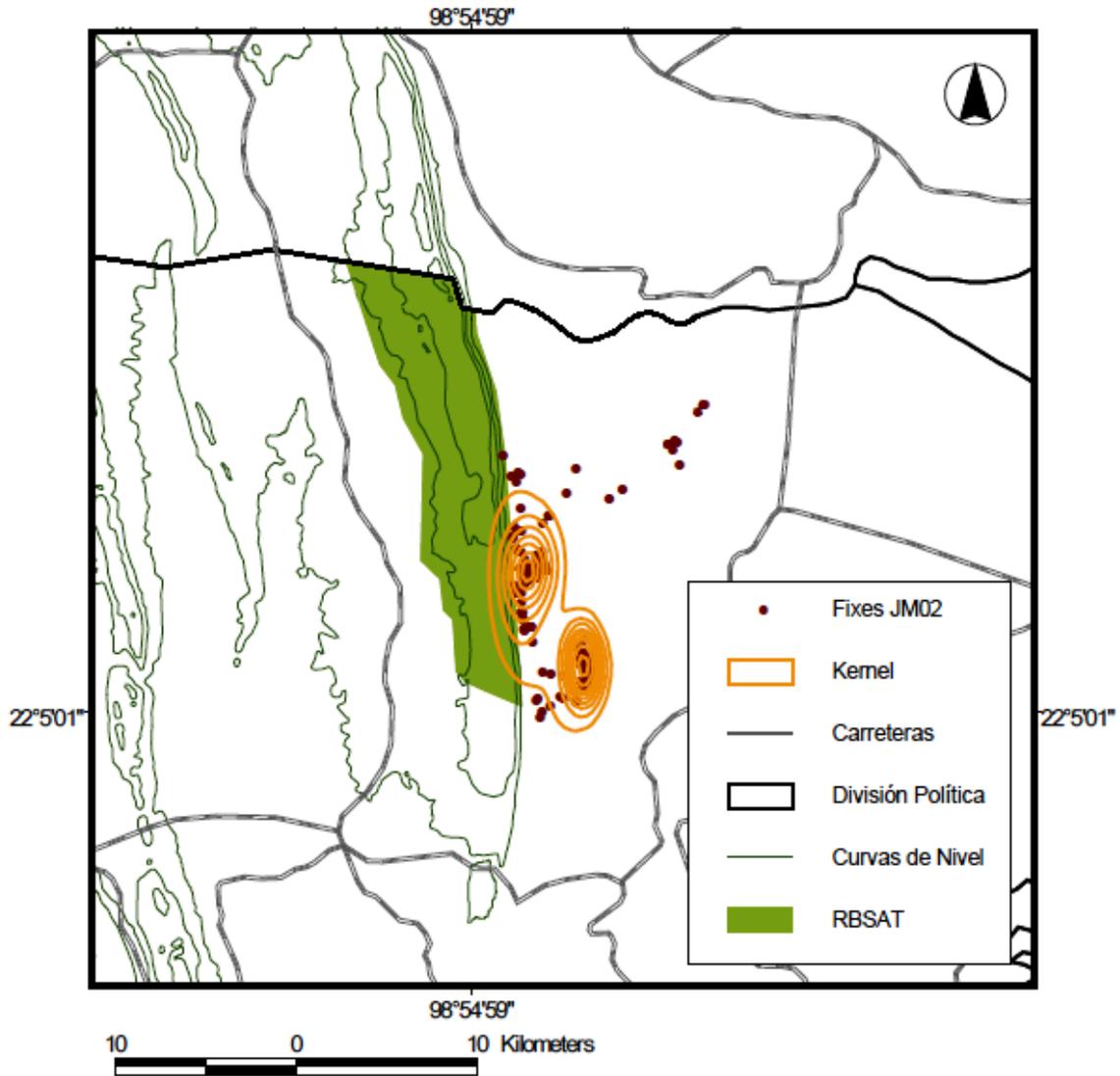


Figura 15. Ámbito hogareño total del individuo JM02 mediante el Estimador Kernel Adaptativo al 95% el cual abarcó mayoritariamente áreas fuera de la RBSAT.

2.4 DISCUSIÓN

Los ámbitos hogareños reportados para los jaguares en la RBSAT, tanto con el método MCP ($\bar{x} = 329.0 \text{ km}^2$) como con el Estimador Adaptativo Kernel ($\bar{x} = 205.05 \text{ km}^2$), son considerablemente más grandes que los reportados para jaguares machos en la Cuenca de Cockscomb (33.4 km^2 —Rabinowitz y Nottingham, 1986) o en la Reserva de la Biosfera de Calakmul (36.2 km^2 —Ceballos *et al.*, 2002; 39.3 km^2 —Ceballos *et al.*, 2005). Contrastantemente, dichos ámbitos hogareños son pequeños en comparación a las estimaciones reportadas para jaguares del Cerrado Brasileño ($1,268.6 \text{ km}^2$ —Morato *et al.*, 2016) o el Chaco Paraguayo ($2,909 \text{ km}^2$ —McBride y Thompson, 2018). La disparidad con los ámbitos hogareños antes mencionados se relaciona directamente con el tipo de instrumentos de telemetría utilizados, la metodología que se utilizó para realizar dichas estimaciones, así como el tipo de hábitat, los recursos disponibles en éste y la dispersión de los mismos.

A pesar de que existen varios estudios de los ámbitos hogareños de la especie, se considera que aún es poco lo que se sabe de la ecología espacial de este felino, particularmente en el norte de su rango de distribución (Conde *et al.*, 2010; González-Borrajo *et al.*, 2016; McBride y Thompson, 2018; de la Torre y Rivero, 2019), ya que dichos estudios generalmente han estado focalizados en algunas áreas de estudio y con tamaños de muestra limitados (Tabla 4). Más aún, tratándose de México y en particular de sitios donde el tipo de vegetación dominante es la Selva Baja Caducifolia, solo se encuentran 3 estudios, todos realizados en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (Núñez *et al.*, 2002; Núñez, 2006; Núñez y Miller, 2019). En comparación con lo reportado en dichos estudios (42.5 – 100.3 km^2), los ámbitos hogareños de los jaguares en la RBSAT mediante el mismo estimador, MCP 95%, mostraron valores hasta 4.3 veces más grandes (170 – 440 km^2). Ambas áreas de estudio comparten algunas características como el que incluyen una reserva natural de tamaño pequeño (de entre 131 y 214 km^2), una marcada estacionalidad y cuerpos de agua efímeros a lo largo del año, salvo aquellos cuerpos de agua artificiales (*i.e.* presas y bordos). Es por esto que el registro de que los individuos monitoreados frecuentemente salieron de estas reservas, a pesar de que se erigen como un refugio, no es sorprendente, debido principalmente a los tamaños de los ámbitos hogareños de cada individuo y la disponibilidad de espacio-temporal de recursos.

El mayor tamaño de los ámbitos hogareños en la RBSAT en comparación a los de Chamela-Cuixmala aparentemente también obedece a una presión más severa debido a la fragmentación del hábitat y actividades antropogénicas (Painter, 2018). Si bien es cierto que la Selva Baja Caducifolia es el tipo de bosque tropical más común en México (INEGI, 2005), también es el más amenazado con una tasa de deforestación anual que ronda el 2% (Maser *et al.*, 1997; Trejo y Dirzo, 2000). En los últimos 30 años el cambio de uso de suelo en las áreas adyacentes a la RBSAT ha sido notorio, siendo la agricultura y los asentamientos humanos los que más han disminuido las comunidades vegetales naturales (Peralta-Rivero *et al.*, 2014; Painter, 2018).

Como se expuso líneas arriba, se considera que aún hoy existen vacíos en el conocimiento de diversos aspectos de la ecología del jaguar y hasta se le ha catalogado como la especie menos estudiada entre los grandes felinos (Brodie, 2009; Conde *et al.*, 2010; González-Borrajo *et al.*, 2016; McBride y Thompson, 2018; de la Torre y Rivero, 2019). Es aún menos lo que se sabe de cómo los jaguares se enfrentan a paisajes altamente perturbados (Conde *et al.*, 2010; Zeilhofer *et al.*, 2013; Zanin *et al.*, 2015; Boron *et al.*, 2016; González-Gallina *et al.*, 2017). A pesar de que es ampliamente reconocido que los grandes felinos son sensibles a las perturbaciones en sus hábitats (Núñez *et al.*, 2000; Crooks, 2002; Zanin *et al.*, 2015), se ha reportado que varias especies tienen la capacidad de sobrevivir en paisajes dominados por las actividades del hombre (Athreya *et al.*, 2013; Athreya *et al.*, 2014; Smith *et al.*, 2015; Boron *et al.*, 2016; González-Gallina *et al.*, 2017; Hidalgo-Mihart *et al.*, 2018).

En el caso específico del jaguar, aparentemente ocupa de manera oportunista los recursos en paisajes agrícolas, áreas suburbanas o áreas naturales protegidas adyacentes a ranchos ganaderos, desde la cobertura vegetal hasta las fuentes alimenticias subsidiadas por el hombre (Azevedo y Murray, 2007; Azevedo, 2008; Rosas-Rosas *et al.*, 2008; Cavalcanti y Gese, 2010; Foster *et al.*, 2010; Colchero *et al.*, 2011; Zeilhofer *et al.*, 2013; Boron *et al.*, 2016; González-Gallina *et al.*, 2017; Hidalgo-Mihart *et al.*, 2018). En la RBSAT, esto parece corroborarse, ya que los jaguares ocuparon grandes extensiones de terreno fuera del área natural protegida, en su mayoría agropaisajes con vegetación secundaria (Painter, 2018), en los cuales aprovecharon los manchones de vegetación remanentes para transitar en búsqueda de presas y ocasionalmente, hacer uso específico de fuentes de agua construidas por el hombre y consumir ganado, carroñeo en varias ocasiones. Esto explicaría igualmente el tamaño de los ámbitos hogareños de los jaguares en la RBSAT, ya que se ha postulado que cuanto más fragmentación y pérdida de hábitat haya en un

ecosistema mayor será el espacio requerido (*i.e.* ámbitos hogareños) por parte de los grandes felinos (Macdonald, 1983; Crooks, 2002; Machado *et al.*, 2017; McBride y Thompson, 2018).

De la misma manera, se ha registrado que los movimientos de los grandes felinos a través de sus áreas de actividad se ven favorecidos por la fisiografía del área, principalmente por la presencia de pendientes moderadas y valles planos (de la Torre y Rivero, 2009), sobre todo cuando estos últimos han sido limpiados para terrenos con vocación agropecuaria, como praderas o pastizales (Morato *et al.*, 2014); lo que influye tanto en los movimientos de los grandes felinos como en los de sus presas. Asimismo se ha documentado que los caminos de terracería así como los cañadas, arroyos y aguadas, generalmente asociados a cobertura vegetal (Riparia o Selva Baja), juegan un papel preponderante en los movimientos de los grandes felinos, llegando a fungir como rutas de viaje o sitios de emboscada durante la cacería de sus presas (Dickson *et al.*, 2005; Núñez y Miller, 2019). Estas características las reúne, tanto el valle intermontano que se encuentra al oeste de la RBSAT como la planicie al este, y donde ambos jaguares monitoreados desarrollaron casi en su totalidad sus actividades.

La cobertura vegetal tiene una gran influencia en la ecología espacial de los grandes felinos, diversos estudios han registrado que prefieren moverse y realizar la mayoría de sus actividades en áreas boscosas o selváticas de altura considerable (Dickson *et al.*, 2005; Conde *et al.*, 2010; Colchero *et al.*, 2011; de la Torre y Rivero, 2019). La cobertura vegetal incluso ha llegado a ser parte fundamental de estudios que analizan la distribución y viabilidad de las poblaciones de grandes felinos con base en la conectividad entre las áreas donde habitan (Sanderson *et al.*, 2002; Rabinowitz y Zeller, 2010; Rodríguez-Soto *et al.*, 2011, 2013; Dueñas-López *et al.*, 2015; Errejón Gómez *et al.*, 2018). La RBSAT es considerada parte del Corredor Ecológico Sierra Madre Oriental (CESMO), el cual conecta diversas áreas naturales y potencialmente diversas poblaciones animales, en particular poblaciones de jaguares (Rodríguez-Soto *et al.*, 2013; Dueñas-López *et al.*, 2015). Dicha conectividad ha sido evaluada en diversos estudios, algunos han desestimado la importancia tanto de la RBSAT como del corredor mismo (Grigione *et al.*, 2009; Rabinowitz y Zeller, 2010; Petracca *et al.*, 2013), sin embargo, otros han propuesto que la fisiografía así como la vegetación podrían permitir el flujo de individuos (Dueñas-López *et al.*, 2015; Errejón Gómez *et al.*, 2018).

Análisis recientes sugieren que la vegetación, principalmente la Selva Baja Caducifolia, tiene un valor alto de conectividad entre San Luis Potosí y Tamaulipas (42 parches—Reyes

Hernández *et al.*, 2016), lo que permitiría potencialmente al tránsito de jaguares a través de al menos 3 corredores que conectan a la RBSAT con áreas al oeste y norte (Errejón Gómez *et al.*, 2018) así como más de 61 rutas de dispersión hacia el sur de la misma reserva (Dueñas-López *et al.*, 2015). A pesar de que los individuos monitoreados en este estudio no salieron de un buffer de 20 km alrededor de la RBSAT, los movimientos de los mismos sugieren el uso de algunos de estos corredores o rutas. Particularmente el individuo JM01 se movió constantemente entre la reserva y el área aledaña al oeste de ésta, llegando incluso a los límites de la Sierra de Cerro Alto (Fig. 10).

En la RBSAT la cobertura es muy contrastante estacionalmente, debido al tipo de vegetación más extendida, la Selva Baja Caducifolia (Durán-Fernández, 2018). Este tipo de formación vegetal, dominada en el área de estudio por especies como el “soyate” (*Beaucarnea inermis*), el rajador (*Lysiloma divaricatum*), la chaca (*Bursera simaruba*), el mocoque (*Pseudobombax ellipticum*) y el aquiche o guazima (*Guazuma ulmifolia*), se caracteriza por una altura de entre 4 y 15 m, copas poco densas y muy abiertas, y por la pérdida del follaje en más del 75% de las especies presentes durante períodos de entre 5 y 7 meses, lo cual provoca un enorme contraste en la fisonomía de la vegetación entre la temporada seca y la lluviosa (Pennington y Sarukhán, 2005; Challenger y Soberón, 2008).

Lo anteriormente expuesto guarda estrecha relación con las diferencias registradas en cuanto a los tamaños de ámbitos hogareños para el individuo JM01 en relación a las épocas del año, lluvias (89.61–240 km²) y secas (318.69–380 km²). Se cree que los ámbitos hogareños de los felinos se reducen entre 30 y 45% durante la época de secas (Núñez y Miller, 2019), principalmente en respuesta al cambio en la distribución y abundancia de sus presas (Sandell, 1989; Grigione *et al.*, 2002). Durante el estiaje, las potenciales presas se concentran cerca de las fuentes de agua (Mandujano *et al.*, 2002; Valenzuela y Ceballos, 2000), lo que hace que los felinos gasten menos tiempo y energía en su búsqueda al mantenerse en las inmediaciones de dichas fuentes (Wolff, 2001). Más aún, la cubierta ofrecida por la vegetación durante la época de secas es mínima, debido a la pérdida de follaje previamente mencionada, influyendo en la conducta exploratoria de los felinos, la cual se ve suprimida ante la falta de la seguridad que les provee la cobertura vegetal (Sunquist, 1981; Quigley, 1987; Beier, 1995).

Complementariamente, el incremento en el ámbito hogareño por parte de los jaguares en respuesta a la época de lluvias es el resultado de una mayor movilidad por parte de las potenciales

presas debido a que las fuentes de agua dejan de estar concentradas en puntos específicos (González-Gallina *et al.*, 2017; Núñez y Miller, 2019). Asimismo, la densa vegetación producto de la precipitación favorece de manera importante los movimientos y las incursiones de los felinos en otras áreas (Sunquist, 1981; Quigley, 1987; Beier, 1995). Este incremento estacional, tanto en movimientos como en ámbitos hogareños se ha registrado en jaguares de sitios como Chamela-Cuixmala (Núñez, 2006; Núñez y Miller, 2019), Calakmul (Chávez, 2009) y Playa del Carmen (González-Gallina *et al.*, 2017).

En la región los incendios forestales representan un riesgo constante el cual anualmente llega a afectar de manera significativa el área de influencia de la RBSAT debido a las características de la región y a su marcada estacionalidad. Estos incendios, son provocados en el 90% de los casos (CONAFOR, 2010). En la región, la mayoría están asociados al uso inadecuado del fuego en actividades agropecuarias, principalmente a la quema de parcelas para eliminar rastrojo o “limpiar” los predios, así como al proceso de la zafra, es decir, la quema y corte de la caña de azúcar, cultivo que es una de las principales actividades económicas en la región y que comprende miles de hectáreas (Ayuntamiento de Ciudad Valles, 2010). Las perturbaciones asociadas con dichos incendios probablemente influenciaron las variaciones estacionales en el ámbito hogareño del individuo JM01, ya que en marzo de 2016 se registró un incendio dentro del área de influencia de la RBSAT, en el lado oeste de la Sierra. Dicho incendio consumió alrededor de 30 ha de terreno (O. Godínez-Vizuet, *com. pers.*), en una de las áreas que a la postre se observó que más frecuentó el JM01, en los meses siguientes al incendio se observó que este individuo se movió más al norte y al sur de la zona afectada.

Tanto los desplazamientos por hora (0.05–0.18 km) como las distancias diarias (1.13–4.27 km) recorridas por los jaguares en la RBSAT guardan similitud con lo registrado en otros estudios, los cuales reportan desplazamientos por hora de entre 0.10 y 0.27 km (Cavalcanti y Gese, 2009) y desplazamientos diarios entre 1.7 y 2.8 km (Crawshaw y Quigley, 1991; Núñez y Miller, 2019). En cuanto a los recorridos exploratorios o de patrullaje de sus territorios, los jaguares en la RBSAT recorrieron distancias diarias máximas de entre 9.12 y 20.6 km, patrón similar al reportado en los jaguares de Chamela-Cuixmala (15–17 km—Núñez y Miller, 2019). En el caso particular del individuo JM02, debido a su edad era un individuo que estaba en dispersión, cuando se le capturó para colocarle el collar satelital aún compartía territorio con su madre; llegó a dispersarse 18.4 km del lugar donde se le capturó, se movió principalmente entre manchones de vegetación secundaria

(Painter, 2018) entre explotaciones ganaderas extensivas en el lado este de la Sierra, lamentablemente a los 8 meses de estarlo siguiendo fue hallado muerto, lo que limitó el ver hasta donde se dispersaba y si es que hubiese alcanzado a llegar a otra área con abundante vegetación tal vez en Tamaulipas o Veracruz.

Como se mencionó, ambos jaguares monitoreados en la RBSAT se desplazaron frecuentemente fuera de la reserva, inclusive llegando a cruzar carreteras estatales y federales (camino pavimentados de dos carriles). Lo cual concuerda con lo reportado para machos residentes de otras áreas como Calakmul (Conde *et al.*, 2010; Colchero *et al.*, 2011), donde se ha visto que, aunque el cruzar estas áreas con menor cobertura y probabilidad de colisión con algún vehículo representa un mayor peligro, debido a las conductas de los machos de patrullaje, búsqueda de presas y parejas sexuales (Kitchener, 1991), asumen este riesgo.

Se ha señalado que el tamaño de los ámbitos hogareños de los felinos está relacionado proporcionalmente a su tamaño corporal (Machado *et al.*, 2017), sin embargo, en la RBSAT no fue posible encontrar dicha relación ($\rho = 0.65$, $P > 0.05$). Dicho resultado probablemente se deba a los pesos reportados en la región (35–60 kg—SEMARNAT, 2006; Rosas-Rosas y Núñez, 2014) en comparación al máximo registrado en el continente (160 kg—Reid, 2009; Aranda, 2012), así como al número de muestra. No obstante, existen autores que argumentan que no existen pruebas concluyentes de esta correlación entre el ámbito hogareño y el peso corporal (González-Borrajo *et al.*, 2016). En cuanto a la falta de correlación entre el tamaño del ámbito hogareño y la cantidad de biomasa consumida ($\rho = 0.80$, $P > 0.05$), probablemente se deba a los comportamientos de los jaguares en la RBSAT, particularmente el individuo JM02, el cual era un subadulto el cual se estaba dispersando y que en repetidas ocasiones se registró se alimentó mediante carroñeo en explotaciones ganaderas, lo que incrementó sustancialmente la cantidad de biomasa que consumió.

En las últimas décadas se ha polemizado respecto a los procesos de memoria espacial y su influencia en los movimientos animales (Bures y Buresova, 1990; Fagan *et al.*, 2013), se ha planteado que algunos factores genéticos, experiencias propias o derivadas de la comunicación social influyen determinadamente en la toma de decisiones y conductas de individuos o grupos sociales (Fagan *et al.*, 2013). Esto podría ser el reflejo de lo registrado en cuanto a los movimientos y ámbitos hogareños de los jaguares en la RBSAT, pudiendo ser que los individuos seleccionen las áreas fuera de la reserva no solamente por la distribución espacio-temporal de los recursos, presas, caminos y fuentes de agua, sino también por aprendizaje o predilección. Sin embargo, no

debemos de perder de vista que es probable que lo registrado pueda ser el reflejo de solo una parte de la dinámica social en la RBSAT, es decir, que los jaguares que se capturaron no sean los individuos dominantes en la zona y por subordinación estén ocupando áreas de “menor calidad”.

En cuanto a la metodología para estimar los ámbitos hogareños, se ha argumentado que el tiempo pasado en un determinado sitio no necesariamente refleja su importancia o debería ser tomado como principal parámetro para estimar los ámbitos hogareños, ya que éste no siempre explica por completo el uso del espacio por parte de los individuos (Powell y Mitchell, 2012). Se considera que los métodos del MCP y el Estimador Kernel llegan a tener ciertas deficiencias (Morato *et al.*, 2016; de la Torre y Rivero, 2019), debido a que llegan a subestimar el ámbito hogareño real al no considerar la irregularidad del paisaje (Powell, 2000; Núñez y Miller, 2019) o la autocorrelación de los puntos de localización (Morato *et al.*, 2016). Igualmente se ha señalado que datos extensivos de pocos individuos no son adecuados para responder preguntas a nivel poblacional (Fieberg y Börger, 2012), sin embargo, a pesar del tamaño de muestra, los resultados son relevantes debido a la cantidad de jaguares que se han registrado recientemente en la RBSAT y su área de influencia ($n = 8$ —O. Rosas-Rosas, *com. pers.*). En ejercicios futuros se deben redoblar esfuerzos para tener mayor número de animales capturados y por ende una imagen más completa de las interacciones espaciales de los felinos en el área. Asimismo, se sabe que el estimar y comparar ámbitos hogareños calculados con diferentes estimadores provee un acercamiento más crítico a las contribuciones de como el bienestar varía de acuerdo al espacio y recursos disponibles (Powell y Mitchell, 2012). Finalmente, la importancia y uso del espacio de un individuo en particular puede llegar a requerir datos de otros individuos, tanto congéneres como de especies simpátricas, pero no hay que perder de vista que la interpretación biológica se debe anteponer a la interpretación estadística de los ámbitos hogareños.

Como en otras áreas de estudio, se comprobó que las áreas naturales protegidas no son suficientes para garantizar la preservación de los recursos naturales, en este caso del jaguar, ya que los individuos no tienen conciencia de las barreras geopolíticas y continuamente las traspasan. Es imperativo el emprender y fomentar prácticas de manejo del paisaje así como de manejo de la fauna silvestre y métodos alternativos de producción en colaboración con las comunidades y productores agropecuarios en búsqueda de una convivencia basada en la prevención del conflicto humano-jaguar.

2.5 CONCLUSIONES

La comprensión del cómo y por qué los grandes felinos usan el espacio disponible es piedra angular para que los planes de manejo y conservación de cualquier especie sean efectivos, ya que solo así se pueden identificar áreas y corredores prioritarios para la conservación a largo plazo, así como delinear estrategias que incluyan tanto el bienestar de los recursos naturales como el de las comunidades que de primera mano conviven con ellos.

Los resultados de ese capítulo muestran una imagen de como los jaguares aparentemente se han adaptado a sobrevivir entre un agropaisaje altamente fragmentado pero que aún conserva características que les permiten subsistir, como la vegetación y la cantidad de presas naturales. Se lograron estimar los ámbitos hogareños de dos jaguares machos, los cuales ocuparon extensas áreas fuera de la reserva natural más próxima, sus ámbitos hogareños nunca se traslaparon ya que la Sierra presente en la misma reserva fungió como una aparente barrera. A pesar de que los resultados obtenidos son relevantes para la comprensión de la ecología espacial de la especie en el noreste de México, debido al tamaño de muestra se debe ser cauteloso con la interpretación de los mismos.

Se falló al comprobarse la tercer hipótesis (H3) planteada, ya que no hubo una correlación entre el tamaño de los ámbitos hogareños y la cantidad de biomasa que consumieron los jaguares. Los resultados demostraron que el consumo de ganado por parte de los jaguares en la RBSAT, aunque ocasional, jugó un papel determinante en la cantidad de biomasa consumida. A pesar de que los ámbitos hogareños de los jaguares estuvieron predominantemente entre potreros y cañaverales, los felinos no tuvieron interacciones negativas importantes con los pobladores o sus bienes. Esto, al igual que el capítulo pasado, vuelve a sustentar que el manejo y conservación de la especie en la región dependerá en gran medida, de un cambio en la manera en cómo los productores agropecuarios y la población en general desarrollan sus actividades, así como la manera en que perciben la presencia y actividades de los jaguares en la RBSAT.

2.6 LITERATURA CITADA

- Allen, A.M. & Singh, N.J. 2016, "Linking movement ecology with wildlife management and conservation.", *Frontiers in Ecology and Evolution*, vol. 3, pp. 1–13.
- Athreya, V., Odden, M., Linnell, J.D.C., Irishnaswamy, J. & Karanth, U. 2013, "Big cats in our backyards: persistence of large carnivores in a human dominated landscape in India.", *PLoS One* 8: e57872.
- Athreya, V., Navya, R., Punjabi, G.A., Linnell, J.D.C., Odden, M., Khetarpal, D. & Karanth, U. 2014, "Movement and activity pattern of a collared tigress in a human-dominated landscape in central India.", *Tropical Conservation Science*, vol. 7, pp. 75–86.
- Ayuntamiento de Ciudad Valles, 2010, *Actualización del Plan de Centro de Población de Ciudad Valles*, S.L.P. H. Ayuntamiento de Ciudad Valles, Gobierno del Estado de San Luis Potosí, Secretaría de Desarrollo Agrario, Territorial y Urbano, Ciudad Valles, S.L.P., México.
- Azevedo, F.C.C. 2006, *Predation patterns of jaguars (Panthera onca) in a seasonally flooded forest in the southern region of Pantanal, Brazil*. Tesis de doctorado, University of Idaho, Moscow, ID.
- Azevedo, F.C.C. 2008, "Food habits and livestock depredation of sympatric jaguars and pumas in the Iguazu National Park Area, South Brazil.", *Biotropica*, vol. 40, pp. 494–500.
- Azevedo, F.C.C. & Murray, L. 2007, "Spatial organization and food habits of jaguars (Panthera onca) in floodplain forest.", *Biological Conservation*, vol. 137, pp. 391–402.
- Beier, P. 1995, "Dispersal of juvenile cougars in fragmented habitat.", *Journal of Wildlife Management*, vol. 59, pp. 228–337.
- Boron, V., Tzanopoulos, J., Gallo, J., Barragan, J., Jaimes-Rodriguez, L., Schaller, G. & Payán, E. 2016, "Jaguar densities across human-dominated landscapes in Colombia: the contribution of unprotected areas to long term conservation.", *PLoS ONE*, 11(5): e0153973.
- Brodie, J.F. 2009, "Is research effort allocated efficiently for conservation? Felidae as a global case study.", *Biodiversity Conservation*, vol. 18, pp. 2927–2939.
- Bures, J. & Buresova, O. 1990, "Spatial memory in animals." in *Machinery of the Mind.*, eds. John E.R., Harmony T., Prichep L.S., Valdés-Sosa M. & P.A. Valdés-Sosa, Birkhäuser, Boston, MA, pp. 291–310.

- Burt, W.H. 1943, "Territoriality and home range concepts as applied to mammals.", *Journal of Mammalogy*, vol. 24, no. 3, pp. 346–352.
- Carbone, C., Teacher, A. & Rowcliffe, J.M. 2007, "The costs of carnivory.", *PLoS Biology*, 5(2): e22.
- Cavalcanti, S.M.C. & Gese, E.M. 2009, "Spatial ecology and social interactions of jaguars (*Panthera onca*) in the southern Pantanal, Brazil.", *Journal of Mammalogy*, vol. 90, no. 4, pp. 935–945.
- Cavalcanti, S.M.C. & Gese, E.M. 2010, "Kill rates and predation patterns of jaguars (*Panthera onca*) in the southern Pantanal, Brazil.", *Journal of Mammalogy*, vol. 91, no. 3, pp. 722–736.
- Ceballos, G., Chávez, C., Rivera, A. & Manterola, C. 2002, "Tamaño poblacional y conservación del jaguar en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México." in *El Jaguar en el Nuevo Milenio.*, eds. Medellín R.A., Equihua C., Chetkiewicz C.L.B., Crawshaw P.G., Rabinowitz A., Redford K.H., Robinson J.G., Sanderson E.W. & A. Taber, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 403–418.
- Ceballos, G., Chávez, C., Zarza, H. & Manterola, C. 2005, "Ecología y conservación del jaguar en la región de Calakmul." *Biodiversitas*, vol. 62, pp. 1–7.
- Challenger, A., & Soberón, J. 2008, *Los ecosistemas terrestres, en Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad.* CONABIO, México, D.F. pp. 87–108.
- Chávez, C. 2009. *Ecología y conservación del jaguar (Panthera onca) y puma (Puma concolor) en la región de Calakmul y sus implicaciones para la conservación de la Península de Yucatán.* Tesis de doctorado, Universidad de Granada, Granada, España.
- Chittka, L., Skorupski, P. & Raine, N.E. 2009, "Speed–accuracy tradeoffs in animal decision making.", *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 24, pp. 400–407.
- Conde, D.A., Colchero, F., Zarza, H., Christensen Jr, N.L., Sexton, J.O., Manterola, C., Chávez, C., Rivera, A. Azuara, D. & Ceballos, G. 2010, "Sex matters: Modeling male and female habitat differences for jaguar conservation.", *Biological Conservation*, vol. 143, pp. 1980–1988.

- Colchero, F., Conde, D.A., Manterola, C., Chávez, C., Rivera, A. & Ceballos, G. 2011, “Jaguars on the move: modeling movement to mitigate fragmentation from road expansion in the Mayan Forest.”, *Animal Conservation*, vol. 14, pp. 158–166.
- CONAFOR, 2010, *Incendios forestales. Guía práctica para comunicadores*. Comisión Nacional Forestal. Zapopan, Jal., México.
- Crawshaw, P.G. 1995, *Comparative ecology of ocelot (*Felis pardalis*) and jaguar (*Panthera onca*) in a protected subtropical forest in Brazil and Argentina*. Tesis de doctorado, University of Florida, Gainesville, FL.
- Crawshaw, P.G. & Quigley, H.B. 1991, “Jaguar spacing, activity and habitat use in a seasonally flooded environment in Brazil.”, *Journal of Zoology*, vol. 223, pp. 357–370.
- Crawshaw, P.G., Mahler, J.K., Indrusiak, C., Cavalcanti, S.M., Leite-Pitman, M.R.P. & Silvius, K.M. 2004, “Ecology and conservation of the jaguar (*Panthera onca*) in Iguazu National Park, Brazil.” in *People in nature: wildlife conservation in South and Central America.*, eds. Silvius, K.M., Bodmer, R.E. & J.M.V. Fragoso, Columbia University Press, New York, NY, pp. 271–285.
- Crooks, K.R. 2002, “Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation.”, *Conservation Biology*, vol. 16, pp. 488–502.
- Cullen Jr, L. 2006, *Jaguars as landscape detectives for the conservation of Atlantic Forests in Brazil*. Tesis de doctorado, University of Kent, Canterbury, UK.
- Cullen Jr, L., Abreu, K.C., Sana, D. & Nava, A.F.D. 2005, “Jaguars as landscape detectives for the upper Paraná River corridor, Brazil.”, *Natureza e Conservação*, vol. 3, pp. 124–146.
- de la Torre, J.A., Núñez, J.M. & Medellín, R.A. 2017, “Spatial requirements of jaguars and pumas in Southern Mexico.”, *Mammalian Biology*, vol. 84, pp. 52–60.
- de la Torre, J.A. & Rivero, M. 2019, “Insights of the movements of the jaguar in the Tropical Forest of Southern Mexico.” in *Movement Ecology of Neotropical Forest Mammals. Focus on Social Animals.*, eds. Reyna-Hurtado, R. & C.A. Chapman, Springer, Cham, Switzerland, pp. 217–241.
- Dickson, B.G., Jenness, J.S. & Beier, P. 2005, “Influence of vegetation, topography, and roads on cougar movement in Southern California.”, *Journal of Wildlife Management*, vol. 69, no. 1, pp. 264–275.

- Downs, R.M. & Stea, D. 1973, *Image and environment: cognitive mapping and spatial behavior*. Aldine Publishing Company, Chicago, IL.
- Dueñas-López, M., Rosas-Rosas, O., Chapa-Vargas, L., Bender, L.C., Tarango-Arámbula, L.A., Martínez-Montoya, J.F. & Alcántara-Carbajal, J.L. 2015, “Connectivity among jaguar populations in the Sierra Madre Oriental, México.”, *Therya*, vol. 6, no. 2, pp. 169–188.
- Durán-Fernández, A. 2018, “Antecedentes de la Reserva de la Biosfera Sierra del Abra Tanchipa.” in *Reserva de la Biosfera Sierra del Abra Tanchipa. Biodiversidad y acciones para su conservación.*, coords. Reyes-Hernández, H., De-Nova, V.J.A. & A. Durán-Fernández, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, México, pp. 11–42.
- Emmons, L.H. 1987, “Comparative feeding ecology of felids in a Neotropical rainforest.”, *Behavior, Ecology and Sociobiology*, vol. 20, pp. 271–283.
- Errejón Gómez, J. C., Vila Subirós, J., Flores Flores, J. L., Reyes Hernández, H. & Muñoz-Robles, C. A. 2018, “Conectividad de los ecosistemas entre las reservas de la biosfera ‘El Cielo’ y ‘Sierra del Abra Tanchipa’ en México.”, *Investigaciones Geográficas*, vol. 70, pp. 181–196.
- Fagan, W.F., Lewis, M.A., Auger-Méthe, M., Avgar, T., Benhamou, S., Breed, G., LaDage, L., Schlägel, U.E., Tang, W., Papastamatiou, Y.P., Forester, J. & Mueller, T. 2013, “Spatial memory and animal movement.”, *Ecology Letters*, vol. 16, pp. 1316–1329.
- Fieberg, J. & Börger, L. 2012, “Could you please phrase ‘home range’ as a question?”, *Journal of Mammalogy*, vol. 93, no. 4, pp. 890–902.
- Figuroa, O. 2013, *The ecology and conservation of jaguars (Panthera onca) in Central Belize: conservation status, diet, movement patterns and habitat use*. Tesis de doctorado, University of Florida, Gainesville, FL.
- Foster, R.J., Harmsen, B.J. & Doncaster, C.P. 2010, “Habitat use by sympatric jaguars and pumas across a gradient of human disturbance in Belize.”, *Biotropica*, vol. 42, no. 6, pp. 724–731.
- Foster, V.C., Sarmiento, P., Sollmann, R., Torres, N., Jacomo, A., Negroes, N., Fonseca, C. & Silveira, L. 2013, “Jaguar and puma activity patterns and predator-prey interactions in four Brazilian biomes.”, *Biotropica*, vol. 45, no. 3, pp. 373–379.

- Gese, E.M., Terletzky, P.A. & Cavalcanti, S.M.C. 2016, "Identification of kill sites from GPS clusters for jaguars (*Panthera onca*) in the southern Pantanal, Brazil.", *Wildlife Research*, vol. 43, pp. 130–139.
- Gittleman, J.L. & Harvey, P.H. 1982, "Carnivore home range size, metabolic needs and ecology.", *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 10, pp. 57–63.
- González-Borrajo, N., López-Bao, J.V. & Palomares, F. 2016, "Spatial ecology of jaguars, pumas, and ocelots: a review of the state of knowledge.", *Mammal review*, vol. 47, no. 1, pp. 62–75.
- Grigione, M.M., Beier, P., Hopkins, R.A., Neal, D., Padly, W.D., Schonewald, C.M. & Johnson, M.L. 2002, "Ecological and allometric determinants of home-range size for mountain lions (*Puma concolor*).", *Animal Conservation*, vol. 5, pp. 317–324.
- Grigione, M.M., Menke, K., López-González, C., List, R., Banda, A., Carrera, J., Carrera, R., Giordano, A.J., Morrison, J., Sternberg, M., Thomas, R. & Van Pelt, B. 2009, "Identifying potential conservation areas for felids in the USA and Mexico: integrating reliable knowledge across an international border.", *Oryx*, vol. 43, no. 1, pp. 78–86.
- Guggisberg, C.A.W. 1975, *Wild cats of the world*. Taplinger Publ. Co., New York, NY.
- Harmsen, B.J., Foster, R.J., Silver, S.C., Ostro, L.E.T. & Doncaster, C.P. 2009, "Spatial and temporal interactions of sympatric jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) in a Neotropical forest.", *Journal of Mammalogy*, vol. 90, no. 3, pp. 612–620.
- Hayne, D.W. 1949, "Calculation of size of home range.", *Journal of Mammalogy*, vol. 30, pp. 1–18.
- Herfindal, I., Linnell, J., Odden, J., Nilsen, E. & Andersen, R. 2005, "Prey density, environmental productivity and home-range size in the Eurasian lynx (*Lynx lynx*).", *Journal of Zoology*, vol. 265, pp. 63–71.
- Hernández-SaintMartín, A.D., Rosas-Rosas, O.C., Palacio-Núñez, J., Tarango-Arambula, L.A., Clemente-Sánchez, F. & Hoogesteijn, A.L. 2015, "Food habits of jaguar and puma in a protected area and adjacent fragmented landscape of Northeastern Mexico.", *Natural Areas Journal*, vol. 35, no. 2, pp. 308–317.
- Hidalgo-Mihart, M.G., Contreras-Ramírez, F.M., De la Cruz, A.J. & Juárez-López, R. 2018, "Validation of the Calakmul–Laguna de Terminos corridor for jaguars *Panthera onca* in south-eastern Mexico.", *Oryx*, vol. 52, pp. 292–299.

- Hooge, P.N. & Eichenlaub, B. 1997, *Animal Movement Extension to Arcview ver. 1.1*. Alaska Biological Science Center, U.S. Geological Survey, Anchorage, AK.
- Husson, A.M. 1978, *The mammals of Suriname*. E.J. Brill, Leiden, Holanda.
- INEGI 2005, *Conjunto de datos vectoriales de la carta de uso del suelo y vegetación: escala 1:250 000. Serie III (continuo nacional)*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes, Ags.
- Jacobs, L.F. & Spencer, W.D. 1994, “Natural space-use patterns and hippocampal size in kangaroo rats.”, *Brain, Behavior and Evolution*, vol. 44, no. 3, pp. 125–132.
- Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Okarma, H. & Kowalczyk, R. 2002, “Movement pattern and home range use by the Eurasian lynx in Białowieża Primeval Forest (Poland).”, *Annales Zoologici Fennici*, vol. 39, pp. 29–41.
- Kie, J.G., Baldwin, J.A., Evans, C.J. 1996, “CALLHOME: a program for estimating animal home ranges.”, *Wildlife Society Bulletin*, vol. 24, no. 2, pp. 342–344.
- Kitchener, A. 1991, *The Natural History of the Wild Cats*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Knopff, K.H., Knopff, A.A., Warren, M.B. & Boyce, M.S. 2009, “Evaluating global positioning system telemetry techniques for estimating cougar predation parameters.”, *Journal of Wildlife Management*, vol. 73, no.4, pp. 586–597.
- Krebs, J.R., Sherry, D.F., Healy, S.D., Perry, V.H. & Vaccarino, A.L. 1989, “Hippocampal specializations of food-storing birds.”, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 86, no. 4, pp. 1388–1392.
- Logan, K.A. & Sweanor, L.L. 2001, *Desert Puma: evolutionary ecology and conservation of an enduring carnivore*. Island Press, Washington, D.C.
- Macdonald, D.W. 1983, “The ecology of carnivore social behaviour.”, *Nature*, vol. 1, pp. 379–384.
- Macdonald, D.W. 2009, *The Princeton Encyclopedia of Mammals*. The Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Macdonald, D.W., Mosser, A. & Gittleman, J.L. 2010, “Felid society.” in *Biology and conservation of wild felids.*, eds. Macdonald, D.W. & A.J. Loveridge, Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 125–160.

- Macdonald, D.W. & Carr, G.M. 1989, “Food security and the rewards of tolerance.” in *Comparative Socioecology: The Behavioural Ecology of Humans and Other Mammals.*, eds. Standen, V. & R.A. Folley, Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK, pp. 75–99.
- Machado, R.F., Cerezer, F.O., Hedges, C.D. & Cáceres, N.C. 2017, “Factors affecting the home range size of felids (Mammalia, Carnivora) with emphasis on three American species.”, *Ecología Austral*, vol. 27, pp. 232–241.
- Mandujano. S., Gallina. S., Arceo. G., Sánchez-Rojas. G. & Silva-Villalobos, G. 2002, “Venado Cola Blanca (*Odocoileus virginianus sinaloae* J.A. Allen).” in *Historia Natural de Chamela.*, eds. Noguera, F., García, A. & M. Quesada, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., pp. 415–422.
- Masera, O., Ordóñez, M.J. & Dirzo, R. 1997, “Carbon emissions from mexican forests: current situation and long-term scenarios.”, *Climatic Change*, vol. 35, pp. 256–295.
- McBride, R.T., & Thompson, J.J. 2018, “Space use and movement of jaguar (*Panthera onca*) in western Paraguay.”, *Mammalia*, vol. 82, no. 6, pp. 540–549.
- McCain, E.B., Childs, J.L., Childs, A.M., Hansen, K., Haynes, K., Swann, D., Colvin, M. & Snow T. 2006, *Research recommendations for the Arizona–New Mexico Jaguar Conservation Team*. Research Committee—Arizona–New Mexico Jaguar Conservation Team, Lordsburg, New Mexico.
- Mitchell, M.S. & Powell, R.A. 2004, “A mechanistic home range model for optimal use of spatially distributed resources.”, *Ecological Modelling*, vol, 177, no. 1-2, pp. 209–232.
- Mitchell, M.S. & Powell, R.A. 2012, “Foraging optimally for home ranges.”, *Journal of Mammalogy*, vol. 93, no. 4, pp. 917–928.
- Mohr, C.O. 1947, “Table of equivalent populations of North American small mammals.”, *American Midland Naturalist*, vol. 37, pp. 223–249.
- Mondolfi, E. & Hoogesteijn, R. 1986, “Notes on the biology and status of the jaguar in Venezuela.” in *Cats of the world: biology, conservation and management.*, eds. Miller, S.D. and D. Everett, National Wildlife Federation, Washington, D.C., pp. 85–123.
- Morato, R.G., Ferraz, K.M.P.M., de Paula R.C., & De Campos, C.B. 2014, “Identification of priority conservation areas and potential corridors for jaguars in the Caatinga Biome, Brazil.”, *PLoS One* 9:e92950.

- Morato, R.G., Stabach, J.A., Fleming, C.H., Calabrese, J.M., De Paula, R.C., Ferraz, K.M.P.M., Kantek, D.L.Z., Miyazaki, S.S., Pereira, T.D.C., Araujo, G.R., Paviolo, A., De Angelo, C., Di Bitetti, M.S., Cruz, P., Lima, F., Cullen, L., Sana, D.A., Ramalho, E.E., Carvalho, M.M., Soares, F.H.S., Zimbres, B., Silva, M.X., Moraes, M.D.F., Vogliotti, A., May Jr, J.A., Haberfeld, M., Rampim, L., Sartorello, L., Ribeiro, M.C. & Leimgruber, P. 2016, “Space use and movement of a Neotropical Top Predator: the endangered jaguar.”, *PLoS ONE*, 11(12): e0168176.
- Nice, M.M. 1941, “The role of territory in bird life.”, *American Midland Naturalist*, vol. 26, pp. 441–487.
- Noble, G.K. 1939, “The role of dominance in the life of birds.”, *Auk*, vol. 56, pp. 263–273.
- Noss, A.J., Gardner, B., Maffei, L., Cuéllar, E., Montaña, R., Romero-Muñoz, A., Sollman, R. & O’Connell, A.F.O. 2012, “Comparison of density estimation methods for mammal populations with camera traps in the Kaa-Iya del Gran Chaco landscape.”, *Animal Conservation*, vol. 15, pp. 527–535.
- Núñez, R. 2006, *Área de actividad, patrones de actividad y movimiento del jaguar (Panthera onca) y del puma (Puma concolor), en la Reserva de la Biosfera “Chamela-Cuixmala”, Jalisco*. Tesis de Maestría, Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Núñez, R., Miller, B. & Lindzey, F. 2000, “Food habits of jaguars and pumas in Jalisco México.”, *Journal of Zoology*, vol. 252, pp. 373–379.
- Núñez, R., Miller, B. & Lindzey, F. 2002, “Ecología del Jaguar en la reserva de la bioserfa Chamela-Cuixmala, Jalisco, México.” in *El Jaguar en el Nuevo Milenio.*, eds. Medellín R.A., Equihua C., Chetkiewicz C.L.B., Crawshaw P.G., Rabinowitz A., Redford K.H., Robinson J.G., Sanderson E.W. & A. Taber, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 107–126.
- Núñez, R. & Miller, B. 2019, “Movements and home range of jaguars (*Panthera onca*) and mountain lions (*Puma concolor*) in a tropical dry forest of western Mexico.” in *Movement Ecology of Neotropical Forest Mammals. Focus on Social Animals.*, eds. Reyna-Huttado, R. & C.A. Chapman, Springer, Cham, Switzerland, pp. 243–262.
- Painter, E.J. 2018. *Land use change and cattle ranching in a mixed-use landscape and its relationship to jaguar (Panthera onca) conservation: the case of the Reserva De La*

- Biosfera Sierra del Abra Tanchipa in San Luis Potosí, Mexico*. Tesis de maestría, Colegio de Postgraduados, San Luis Potosí, México.
- Pearson, K. 1900, “On the criterion that a given system of deviations from the probable in the case of a correlated system of variables is such that it can be reasonably supposed to have arisen from random sampling.”, *Philosophical magazine*, vol. 5, pp. 157–175.
- Pennington, T.D., & Sarukhán, J. 2005, *Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies*. 3a. ed., Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Peralta-Rivero, C., Contreras-Servín, C., Galindo-Mendoza, M.G., Mas Caussel, J.F. & Algarsiller, M. 2014, “Analysis of land use and land cover changes and evaluation of natural generation and potential restoration areas in the Mexican Huasteca Region.”, *Open Journal of Forestry*, vol. 4, no. 2, pp. 124–135.
- Perry, R. 1970, *The world of the jaguar*. David and Charles Ltd., Newton Abbot, UK.
- Petracca, L.S., Ramírez-Bravo, E. & Hernández-Santín, L. 2014, “Occupancy estimation of jaguar *Panthera onca* to assess the value of east-central Mexico as a jaguar corridor.”, *Oryx*, vol. 48, no. 1, pp. 133–140.
- Powell, R.A. 2000, “Home ranges, territories, and home range estimators.” In *Techniques in Animal Ecology: Uses and Misuses.*, eds. Boitani, L. & T. Fuller, Columbia University Press, New York, NY, pp. 65–110.
- Powell, R.A. & Mitchell, M.S. 2012, “What is a home range?”, *Journal of Mammalogy*, vol. 93, no. 4, pp. 948–958.
- Quigley, H.B. 1987. *Ecology and conservation of the jaguar in the Pantanal region, Mato Grosso do Sul, Brazil*. Tesis de doctorado, University of Idaho, Moscow, ID.
- Quigley, H., Foster, R., Petracca, L., Payan, E., Salom, R. & Harmsen, B. 2017, 05 de agosto de 2017-last update, “*Panthera onca*”. En: *IUCN 2017. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-3*. Available: <http://www.iucnredlist.org/species/15953/123791436> [2019, 01/Abril].
- Rabinowitz, A. & Nottingham, B.G. 1986, “Ecology and behaviour of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America.”, *Journal of Zoology*, vol. 210, pp. 149–159.

- Rabinowitz, A. & Zeller, K.A. 2010, “A range-wide model of landscape connectivity and conservation for the jaguar, *Panthera onca*.”, *Biological Conservation*, vol. 143, pp. 939–945.
- Reyes Hernández, H., de Nova Vázquez, J.A., Galarza Rincón, E., Torres García, D.E. & Vázquez Villa, M. 2016, *Actualización del estudio sobre el cambio de uso de suelo en la Reserva de la Biosfera Sierra del Abra Tanchipa y su área de influencia y su relación con los componentes socioeconómicos y productivos. Informe Final*. Programa de Conservación para el Desarrollo Sostenible (PROCOCODES 2016)-CONANP, San Luis Potosí, S.L.P.
- Rodgers, A.R. & Carr, A.P. 1998, *HRE: The Home Range Extension for ArcView*. Centre for Northern Forest Ecosystem Research, Ontario Ministry of Natural Resources, Peterborough, Canadá.
- Rodríguez-Soto, C., Monroy-Vilchis, O., Maiorano, L., Boitani, L., Faller, J.C., Briones, M.Á., Núñez, R., Rosas-Rosas, O., Ceballos, G. & Falcucci, A. 2011, “Predicting potential distribution of the jaguar (*Panthera onca*) in Mexico: identification of priority áreas for conservation.”, *Diversity and Distributions*, vol. 17, pp. 350–361.
- Rodríguez-Soto, C., Monroy-Vilchis, O., & Zarco-González, M. 2013, “Corridors for jaguar (*Panthera onca*) in Mexico: Conservation strategies.”, *Journal for Nature Conservation*, vol. 21, no. 6, pp. 438–443.
- Rosas-Rosas, O.C., Bender, L.C. & Valdez, R. 2008, “Jaguar and Puma predation on cattle calves in Northeastern Sonora, Mexico.”, *Rangeland Ecology & Management*, vol. 61, pp. 554–560.
- Rosas-Rosas, O.C. & Núñez, P.R. 2014, "Jaguar y puma." in *Ecología y Manejo de Fauna Silvestre en México.*, eds. Valdéz R. & J.A. Ortega-S, Colegio de Postgraduados, Texcoco, México, pp. 331–352.
- Rueness, E.K., Jorde, P.E., Hellborg, L., Stenseth, N.C., Ellegren, H. & Jakobsen, K.S. 2003, “Cryptic population structure in a large, mobile mammalian predator: the Scandinavian lynx.”, *Molecular Ecology*, vol. 12, pp. 2623–2633.
- Ruth, T.K., Boutte, P.C. & Quigley, H.B. 2010, “Comparing ground telemetry and global positioning system methods to determine cougar kill rates.”, *Journal of Wildlife Management*, vol. 74, no. 5, pp. 1122–1133.

- Samuel, M.D., Pierce, D.J. & Garton, E.O. 1985, "Identifying areas of concentrated use within the home range.", *Journal of Animal Ecology*, vol 54, pp. 711–719.
- Sandell, M. 1989, "The mating tactics and spacing behavior of solitary carnivores." in *Carnivore Behaviour, Ecology and Evolution.*, ed. Gittleman J.L., Cornell University Press, Ithaca, NY, pp. 164–182.
- Sanderson, E.W., Redford, K.H., Chetkiewicz, C.B., Medellin, R.A., Rabinowitz, A.R., Robinson, J.G. & Taber, A.B. 2002, "Planning to save a species: the jaguar as a model.", *Conservation Biology*, vol. 16, no. 1, pp. 58–72.
- Schaller, G.B. & Crawshaw, P.G. 1980, "Movement patterns of jaguar", *Biotropica*, vol. 12, no. 3, pp. 161–168.
- Schmidt, K. 2008, "Behavioural and spatial adaptation of the Eurasian lynx to a decline in prey availability.", *Acta Theriologica*, vol. 53, no, 1, pp. 1–16.
- Scognamillo, D., Maxit, I.E., 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*, vol. 259, pp. 269–279.
- Seaman, D.E., Griffith, B. & Powell, R.A. 1998, "KERNERLHR: a program for estimating animal home ranges.", *Wildlife Society Bulletin*, vol. 26, no. 1, pp. 95–100.
- Seaman, D.E. & Powell, R.A., 1990, "Identifying patterns and intensity of home range use." *International Conference on Bear Research and Management*, vol. 8, pp. 243–249.
- Seaman, D.E. & Powell, R.A. 1996, "An evaluation of the accuracy of kernel density estimators for home range.", *Ecology*, vol. 77, pp. 2075–2085.
- SEMARNAT 2006, *Proyecto para la conservación y manejo del jaguar en México.*, Serie Proyectos de Recuperación de Especies Prioritarias, número 14. Subcomité Técnico Consultivo Nacional para la Conservación y Manejo del Jaguar. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales., México, D.F.
- Seminoff, J.A., Resendiz, A. & Nichols, W.J. 2002, "Home range of green turtles *Chelonia mydas* at a coastal foraging area in the Gulf of California, Mexico.", *Marine Ecology Progress Series*, vol. 242, pp. 253–265.
- Seymour, K.L. 1989, "*Panthera onca*." *Mammalian Species*, vol. 340, pp 1–9.
- Silveira, L. 2004, *Ecologia comparada da onca-pintada (*Panthera onca*) e onca-parda (*Puma concolor*) no cerrado e pantanal*. Tesis de doctorado, Universidade de Brasilia, Brasil.

- Smith, J.A., Wang, Y. & Wilmers, C.C. 2015, “Top carnivores increase their kill rates on prey as a response to human-induced fear.”, *Proceedings of the Royal Society B*, vol. 282, no. 1802, pp. 20142711.
- Soisalo, M.K. & Cavalcanti, S.M.C. 2006, “Estimating the density of a jaguar population in the Brazilian Pantanal using camera-traps and capture-recapture sampling in combination with GPS radio-telemetry.”, *Biological Conservation*, vol. 129, pp. 487–496.
- Spearman C. 1904, “The proof and measurement of association between two things.”, *The American Journal of Psychology*, vol. 15, pp. 72–101.
- Spencer, A.R., Cameron, G.N. & Swihart, R.K. 1990, “Operationally defining home range: temporal independence exhibited by hispid cotton rats.”, *Ecology*, vol. 71, no. 5, pp. 1817–1822.
- Spencer, W.D. 2012, “Home ranges and the value of spatial information.”, *Journal of Mammalogy*, vol 93, no. 4, pp. 929–947.
- Sunquist, M. 1981, *The social organization of tiger (Panthera tigris) in Royal Chitawan National Park, Nepal*, Smithsonian Contribution to Zoology No. 336. Smithsonian Institution Press, Washington, DC
- Sunquist, M.E. & Sunquist, F. 2009, "Family Felidae." in *Handbook of the mammals of the world, Vol. 1 Carnivores.*, eds. Wilson D.E. & R.A. Mortimer, Lynx Editions, Barcelona, España, pp. 54–168.
- Sweaner, L.L., Logan, K.A. & Hornocker, M.G. 2000, “Cougar dispersal patterns, metapopulation dynamics, and conservation.”, *Conservation Biology*, vol. 14, pp. 798–808.
- Taber, A.B., Cherkiewicz, C.B., Medellín, R., Rabinowitz, A. & Redford, K.H. 2002, “La conservación del jaguar en el nuevo milenio.” in *El Jaguar en el Nuevo Milenio.*, eds. Medellín R.A., Equihua C., Cherkiewicz C.L.B., Crawshaw P.G., Rabinowitz A., Redford K.H., Robinson J.G., Sanderson E.W. & A. Taber, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, Fondo de Cultura Económica, México, D.F., pp. 629–640.
- Tolman, E.C. 1948, “Cognitive maps in rats and men.”, *Psychological Review*, vol. 55, pp. 189–208.
- Towns, V, León, R., de la Maza, J. & de la Torre, J.A. 2017, “Marking behaviours of jaguars in a tropical rainforest of southern Mexico.”, *CATnews*, vol. 66, pp. 33–35.

- Trejo, I. & Dirzo, R. 2000, “Deforestation of seasonally dry tropical forest: A national and local analysis in Mexico.”, *Biological Conservation*, vol. 94, pp. 133–142.
- Tryjanowski, P., Antczak, M., Hromada, M., Kuczynski, L. & Skoracki, M. 2002, “Winter feeding ecology of male and female European wildcats *Felis silvestris* in Slovakia.”, *Zeitschrift Fur Jagdwissenschaft*, vol. 48, pp. 49–54.
- Valenzuela, D. & Ceballos, G. 2000, “Habitat selection, home range and activity of the white-nosed coati (*Nasua narica*) in a Mexican tropical dry forest.”, *Journal of Mammalogy*, vol. 81, no. 3, pp. 810–819.
- Wolff, F. 2001. *Vertebrate ecology in Caatinga: A. Distribution of wildlife relation to water. B. Diet of pumas (Puma concolor) and relative abundance of felids*. Tesis de maestría, University of Missouri, St. Louis, MO.
- Worton, J.B. 1989. “Kernel methods for estimating the utilization distribution in home range studies.”, *Ecology*, vol. 70, pp. 164–168.
- Zanin, M., Palomares, F. & Brito, D. 2015, “What we (don’t) know about the effects of habitat loss and fragmentation on felids.”, *Oryx*, vol. 9, pp. 96–106.
- Zeilhofer, P., Cesar, A., Tôrres, N.M., de Almeida Jácomo A.T. & Silveira, L. 2013, “Jaguar *Panthera onca* habitat modeling in landscapes facing high land-use transformation pressure—findings from Mato Grosso, Brazil.”, *Biotropica*, vol. 46, pp. 98–105.

CAPÍTULO III. MODELO ENERGÉTICO DEL JAGUAR

3.1 INTRODUCCIÓN

El conocimiento de la bioenergética de las especies de fauna silvestre es la base para comprender las intrincadas estrategias de las historias de vida de estas especies (Calder, 1984; Nagy, 1987), lo que redundará en el entendimiento de su rol ecológico (Talbot, 1978; Calow, 1987). En el caso de los depredadores, este rol se reviste de importancia debido a que son un enlace importante en el ciclo de nutrientes (Schmitz *et al.*, 2010), además de que su presencia en los ecosistemas afecta de manera significativa la composición genética, morfología, fisiología y el comportamiento de las especies presa, es decir, son una poderosa fuerza de la selección (Talbot, 1978). Los depredadores influyen de manera determinante en la dinámica de poblaciones (Errington, 1946), ya que mediante las interacciones presa-depredador llegan a regular el tamaño poblacional de las comunidades de presas (Miller *et al.*, 2001; Beschta y Ripple, 2009), esto a su vez influye en las comunidades vegetales y en diversos niveles de la cadena alimenticia, lo que en última instancia se refleja en cascadas tróficas y en la estabilidad de las comunidades naturales (Bodini, 1991; Pace *et al.*, 1999; Beschta y Ripple, 2009).

Como se mencionó anteriormente (ver *Bioenergética en felinos silvestres*), la mayoría del conocimiento que se tiene de la bioenergética de las especies de fauna silvestre ha sido con base en estudios hechos en zoológicos o con animales en cautiverio (Robbins, 1993). Pocos han sido los estudios que se han realizado en animales en vida silvestre debido a las complicaciones inherentes (Church *et al.*, 2006), más aún tratándose de grandes carnívoros (Miller *et al.*, 2014). Algunas de las estimaciones de los gastos energéticos obtenidas a partir de los estudios en animales en cautiverio han sido empleadas para predecir los requerimientos energéticos potenciales de sus similares en vida silvestre (Oftedal y Gittleman, 1989; Barboza *et al.*, 2009).

Una de las primeras aproximaciones que buscó el responder la interacción del medio, las características propias del animal así como sus hábitos con la bioenergética fue la propuesta por Moen (1973), quien definió el costo energético de vida de los animales silvestres incluyendo todas las funciones de mantenimiento, actividad y producción a través del ciclo anual como “metabolismo ecológico”. Posterior a esto, basado en ecuaciones derivadas de datos fisiológicos obtenidos a través de telemetría en venados cola blanca (*O. virginianus*) se desarrolló un modelo predictivo del metabolismo ecológico para venados de vida silvestre (Moen, 1978). Poco tiempo después, Powell (1979) desarrolló un modelo general para estimar los requerimientos energéticos

de carnívoros solitarios de vida silvestre con base en hábitos alimentarios y observaciones directas. La metodología incluyó experimentación en animales entrenados (laboratorio) y observaciones en campo de animales de vida silvestre, considerando las actividades más importantes: descanso (tiempo dormido), carrera (cacería) y captura de presas (Powell, 1979). Este modelo fue primeramente utilizado para estimar los requerimientos energéticos y de presas en martas pescadoras (*Martes pennanti*—Powell, 1979), después en hurones de patas negras (*Mustela nigripes*—Powell *et al.*, 1985) y lince (*Lynx rufus*—Gustafson, 1984).

Posteriormente Ackerman *et al.* (1984), mediante pruebas de alimentación en pumas (*P. concolor*) en cautiverio relacionaron el tamaño de la presa con la cual eran alimentados y el número de excretas producidas. Utilizando una regresión lineal de la biomasa consumida por excreta producida contra el peso vivo (PV) de las presas, desarrollaron un factor de corrección para convertir la frecuencia de ocurrencia en estimados de biomasa consumida [$\hat{Y} = 1.98 + 0.035X$ ($r=0.77$, $P < 0.05$)]. Paralelamente, mediante observaciones de eventos de depredación de pumas silvestres, comprobaron que la estimación de la biomasa mediante el uso de este factor de corrección arrojaba estimados más precisos en cuanto al consumo de biomasa en comparación al uso únicamente de la frecuencia de ocurrencia.

Más adelante, el mismo grupo de investigadores (Ackerman *et al.*, 1986), estimaron los requerimientos energéticos y las presas consumidas para pumas silvestres (*P. concolor*). Postulando requerimientos de 5,500 kcal/día (23,100 kJ/día) para machos adultos, 3,000 kcal/día (12,600 kJ/día) para hembras adultas y de 3,000 hasta 14,000 kcal/día (12,600–58,800 kJ/día) para hembras con una camada de 2.6 crías en promedio. Basados en dichos requerimientos llegaron a la conclusión de que los machos adultos tenían una tasa de consumo de 2.2–2.7 kg/día, mientras que la tasa de consumo para hembras adultas fue de 3.4–4.3 kg/día.

Tiempo después Aldama *et al.* (1991) desarrollaron un modelo aditivo para estimar los requerimientos energéticos estacionales del lince ibérico (*Lynx pardinus*) considerando los costos energéticos de descanso, locomoción, cacería y alimentación. Mediante pruebas de alimentación en animales en cautiverio, radiotelemedría en individuos de vida silvestre y considerando únicamente el consumo de conejos europeos (*Oryctolagus cuniculus*) estimaron que un lince macho adulto requiere en promedio 914 kcal/día, mientras que una hembra únicamente 673 kcal/día. Con base en esos requerimientos se estimó que los lince necesitan consumir aproximadamente 1 conejo por día.

En la década pasada se recalcularon los requerimientos de los pumas (*P. concolor*—Laundré, 2005) con una nueva aproximación matemática pero partiendo de un pensamiento muy similar a lo anteriormente presentado (Taylor *et al.*, 1970; Ackerman *et al.*, 1986) y considerando al venado bura (*Odocoileus hemionus*) como único componente de la dieta. Este estudio arrojó que machos adultos requieren de 3,143.7 kcal/día (13,203.5 kJ/día), hembras adultas 2,420 kcal/día (10,164.2 kJ/día) y hembras con crías 2,705.4 kcal/día (11,362.7 kJ/día); además se calculó que el costo reproductivo para las hembras gestantes, considerando una camada de 2.6 crías en promedio, agregaba en promedio 38.5 kcal/día (161.7 kJ/día), mientras que la lactancia requería un aumento promedio de 990.8 kcal/día (4,164.4 kJ/día). Se estimó que el período más demandante fue el de “dependencia”, es decir, entre los 3 y 13 meses de vida de las crías, el cual requiere un aumento promedio de 5,088.6 kcal/día (21,372.1 kJ/día) para soportar las demandas de las crías. Con los requerimientos registrados se proyectó la tasa de consumo para un macho adulto en 1.9 kg/día, mientras que una hembra adulta sin crías debería consumir 1.5 kg/día, lo que equivale a 19.4 y 14.9 venados/año respectivamente; paralelamente, se proyectó que una hembra con 2.6 crías debería consumir en promedio 3.9 kg/día o el equivalente a 51.5 venados/año para costear los gastos energéticos desde la gestación hasta el final del período de “dependencia”.

En los últimos años los avances en la tecnología han permitido hacer estimaciones cada vez más precisas de los requerimientos de los animales silvestres, en particular en grandes felinos se han podido hacer seguimientos cada vez más exhaustivos y por ende registrar de mejor manera lo que pasa de manera real en cuanto a la depredación de presas y el equilibrio entre la energía consumida y la energía utilizada. Un ejemplo de lo anterior es el estudio llevado a cabo en cheetahs (*Acinonyx jubatus*) en el Kalahari (Scantlebury *et al.*, 2014), donde mediante el análisis de excretas con la técnica de agua doblemente marcada (DLW, por sus siglas en inglés) lograron estimar su gasto energético en 2,123 kcal/día (8,883 kJ/día) y mediante observaciones directas calcularon que los cheetahs estuvieron activos 2.86 hrs diarias lo que representó el gasto del 42% de su energía.

Miller *et al.* (2014), mediante el uso de telemetría GPS y la identificación de sitios de caza de 5 tigres siberianos (*Panthera tigris altaica*), desarrollaron un modelo aditivo que estimó el requerimiento energético diario de los tigres en 6,858 kcal/día (28,693.87 kJ/día) para machos adultos y 5,063 kcal/día (21,183.59 kJ) para hembras sin crías durante el verano, en tanto que durante el invierno los requerimientos diarios se estimaron en 7,808 kcal/día (32,668.67 kJ/día) y 5,713 kcal/día (23,903.19 kJ/día), para machos y hembras respectivamente. Igualmente estimaron

los requerimientos para hembras con crías, desde la gestación hasta la dispersión (651 d^{-1}), entre 10,341 (43,270.93 kJ/día) y 15,679 kcal/día (65,600.94 kJ/día) dependiendo el número de éstas (1.3–4 crías). Este modelo se fundamentó en los costos energéticos del metabolismo basal aunado a las actividades de descanso, viaje, ingesta de alimentos y cacería. Mediante los requerimientos energéticos calculados se estimó una tasa de consumo para un macho adulto de 5.0 kg/día, mientras que una hembra sin crías necesitaría consumir 3.7 kg/día durante el verano; durante el invierno estos valores alcanzaron valores de 5.7 kg/día para machos y 4.1 kg/día para hembras sin crías. En el caso de hembras con crías, desde la gestación hasta la dispersión, se calculó una tasa de consumo de entre 7.5 y 11.4 kg/día. Una vez que convirtieron las tasas de consumo de los tigres, bajo un escenario multi-presa y contrastándolo con la proporción de presas localizadas en los sitios de caza, se llegó a la conclusión de que un macho adulto necesitaría consumir por año: 4.8 jabalíes, 5.3 ciervos rojos, 4.3 ciervos sika y 10.3 individuos de otras especies, lo que equivale a 24.8 presas/año. Para el caso de una hembra con 4 crías, el mismo estimado arrojó las siguientes cifras de consumo de presas por año: 10.5 jabalíes, 11.6 ciervos rojos, 9.2 ciervos sika y 22.5 individuos de otras especies, lo que se traduciría en 53.8 presas/año.

Por su parte, Williams *et al.* (2014) monitorearon de manera exhaustiva mediante collares de movimiento espacial, aceleración y radiotelemetría (SMART, por sus siglas en inglés) a pumas (*P. concolor*) de vida silvestre en las montañas de Santa Cruz, California, encontrando que estos felinos tuvieron gastos energéticos hasta 2.3 veces mayores que los estimados para mamíferos en carrera. Mediante un acelerómetro y un magnetómetro integrados al collar pudieron monitorear de manera continua las actividades de los pumas en dos fases, con animales en cautiverio y en vida silvestre, lo cual junto con la identificación de sitios de caza en campo permitieron a los autores estimar mediante regresiones lineales, con base en el consumo de oxígeno en carrera (V_{O_2}), el costo energético de cacería “pre-matada” [3,516.0 kJ – 24.9(%tiempo críptico)] y el costo energético de ataque-sumisión [88.94 kJ – 5.53(kg presa)].

Ivanova (2017) construyó un modelo energético para los leopardos (*P. pardus*) del norte de Kwa-Zulu Natal, Sudáfrica, con base en ecuaciones estándar de trabajo relacionadas directamente con la energía cinética acorde al principio de trabajo-energía. Tomando en cuenta las características medioambientales así como las propias (físicas, fisiológicas) de los individuos de la especie en el área de estudio, mediante la aplicación del modelo desarrollado estimaron un requerimiento energético diario para el leopardo de 6,547.23 kcal/día (27,393.62 kJ).

Una vez más, al igual que en la ecología espacial de los felinos silvestres, la tecnología ha jugado un papel sumamente relevante en la últimas décadas, ya que las mejoras e innovaciones en los sistemas de telemetría y medición de constantes fisiológicas han hecho posible un acercamiento cada vez más apegado a la realidad de los fenómenos y procesos metabólicos que ocurren de manera natural en las poblaciones de fauna silvestre (Miller *et al.*, 2014; Scantlebury *et al.*, 2014; Williams *et al.*, 2014; Ivanova, 2017). El objetivo del presente capítulo es desarrollar un modelo aditivo de los requerimientos energéticos para el jaguar en la RBSAT

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

Con base en la captura y seguimiento a través de telemetría GPS de un jaguar macho adulto residente de la RBSAT (JM01), así como de los patrones de actividad registrados para los jaguares en la misma reserva (Hernández-SaintMartín *et al.*, 2013) y tomando en cuenta algunas variables medioambientales obtenidas de estaciones meteorológicas próximas al área de estudio (INIFAP, 2016) se desarrolló un modelo energético aditivo para la especie.

Modelo energético

El requerimiento energético total (C_T) de cualquier mamífero en un determinado período puede ser expresado como la suma de sus gastos energéticos generados por diferentes actividades (C_i) más el gasto por termorregulación (C_{th}) (Powell, 1979; Ackerman *et al.*, 1986; Aldama *et al.*, 1991; Miller *et al.*, 2014). Para un jaguar adulto, las principales actividades no reproductivas contempladas para el modelo fueron: descanso o reposo (C_r), locomoción (C_l), cacería (C_h), consumo de presas (C_e) y termorregulación (C_{th}). Partiendo de esto, el requerimiento energético total diario del jaguar puede ser representado como:

$$C_T = C_r + C_l + C_h + C_e + C_{th} \quad (1)$$

El costo o gasto diario de descanso o reposo para un mamífero sano en su zona termoneutral es prácticamente el mismo que su metabolismo basal (Aldama *et al.*, 1991). Basándose en la tasa

metabólica basal (TMB) calculada para el jaguar por McNab (2000), $0.222 \text{ cm}^3 \text{ O}_2/(\text{g}\cdot\text{h})$, el costo energético de reposo (C_r) se estimó a partir de:

$$C_r = TMB \cdot PV \cdot t \quad (2)$$

donde PV es el peso vivo del jaguar en gramos cuando fue capturado ($JM01 = 56,000 \text{ g}$), el cual se asume permaneció constante (Kleiber, 1961), y t es igual al número de horas (24 h). El valor resultante se convirtió a kcal considerando una equivalencia de $4.8 \text{ kcal} = 1 \text{ lt O}_2$.

La locomoción es un factor determinante en las estimaciones de requerimientos energéticos debido a que se sabe que cuando un animal se mueve sus tasas metabólicas se incrementan (Taylor *et al.*, 1970; Taylor *et al.*, 1974). El costo energético por locomoción (C_l) fue estimado a partir de:

$$C_l = M \cdot PV \cdot t \quad (3)$$

donde M es el consumo de oxígeno [$\text{cm}^3 \text{ O}_2/(\text{g}\cdot\text{h})$], PV es el peso vivo del jaguar en gramos cuando fue capturado (asumiéndolo constante) y t es igual al número de horas que el jaguar permanece activo, asumiendo un rango de actividad de los jaguares en la RBSAT de 8 horas (Hernández-SaintMartín *et al.*, 2013). El valor resultante se convirtió a kcal considerando una equivalencia de $4.8 \text{ kcal} = 1 \text{ lt O}_2$.

El consumo de oxígeno (M) fue calculado siguiendo la ecuación alométrica de consumo de oxígeno relativo a la velocidad de carrera propuesta por Taylor *et al.* (1970):

$$M = 0.17V + 0.65 \quad (4)$$

donde V es la velocidad promedio (km/h). En la RBSAT, mediante telemetría GPS se calculó que este variable tiene un valor de 0.188 km/h (ver *Resultados del Capítulo 2*).

Los grandes felinos, en su mayoría, son individuos solitarios los cuales preferentemente acechan y emboscan a sus presas (Schaller, 1967; Schaller y Vasconcelos, 1978), esto representa una inversión energética fuerte ya que por lo regular al momento de cazar los felinos tienen un gasto energético súbito (Chassin *et al.*, 1976; Miller *et al.*, 2014). El tiempo invertido en cada intento de caza así como el número de intentos por presa cazada es muy variable dependiendo de

la eficiencia del depredador así como de características propias de la presa. El costo energético por cacería (C_h) se calculó de acuerdo a:

$$C_h = \frac{(TMC \cdot PV \cdot t_p) I_{pc}}{T_{mat}} \quad (5)$$

donde TMC es la tasa máxima del metabolismo de carrera, el cual se estimó en 21 ml O₂ kg⁻¹ min⁻¹ para individuos de *P. leo* (50-57 kg, 59 km/h—Chassin *et al.*, 1976); PV es el peso vivo del jaguar en gramos cuando fue capturado (asumiéndolo constante); t_p es el tiempo de persecución (min) por presa, el cual para *P. tigris* se ha estimado en 0.15 min (a partir de distancias de persecución de 150 m—D.G. Miquelle, *datos no publicados*); I_{pc} es el número de intentos por presa cazada, cifra que se ha estimado en 12 intentos por presa para *P. tigris* (efectividad del 8.33%—Schaller, 1967); finalmente T_{mat} es la tasa de matanza, que para el JM01 en la RBSAT tuvo un valor máximo de 14 días/presa.

Aunque se ha desestimado el costo energético del consumo de presas en carnívoros, se sabe que estos, en particular los grandes felinos, gastan tiempo considerable en manipular y consumir a sus presas (Webb *et al.*, 2008; Knopff *et al.*, 2009, 2010; Fröhlich *et al.*, 2012; Elbroch *et al.*, 2018). El costo energético del consumo de presas (C_e) se calculó siguiendo la fórmula propuesta por Aldama *et al.* (1991):

$$C_e = (5.8PV^{0.75} + 3.12PV^{0.6}) t \quad (6)$$

donde PV es el peso vivo del jaguar en gramos cuando fue capturado (asumiéndolo constante) y t es igual al número de horas pasadas en el sitio de caza, el JM01 en la RBSAT permaneció en los sitios de caza 45.24 h en promedio, lo que representa 3.23 h d⁻¹.

Además de los requerimientos relacionados al metabolismo basal, existen costos significativos asociados con el intercambio de calor entre cualquier cuerpo y el ambiente externo (Ivanova, 2017). Dentro de este complejo proceso del balance y mantenimiento de calor, uno de los principales componentes es la regulación de pérdida de calor (Berkovich, 1964). Se ha establecido que existen 4 maneras clave de transferencia de calor entre un animal y el ambiente: radiación, convección, conducción y evaporación; esta última es clave cuando existe

sobrecalentamiento. Sin embargo, cuando los animales se encuentran dentro de su zona de confort térmica, el mayor intercambio se da a través de la radiación y convección (Fanger, 1970). El costo energético por termorregulación se calculó a partir de lo propuesto por Ivanova (2017):

$$C_{th} = W_R + W_C + W_E \quad (7)$$

donde W_R representa el costo energético por pérdida de calor por radiación, mientras que W_C es el costo energético por transferencia de calor por convección y W_E es el costo energético asociado al remanente de calor.

De acuerdo a la Ley de Stefan-Boltzmann, la energía total radiada desde una superficie corporal es directamente proporcional a la cuarta potencia de su temperatura absoluta (Edmonds, 1968). Cuando existe una pequeña diferencia entre la temperatura epidérmica del animal y la temperatura ambiente, lo que ocurre en vastas extensiones de regiones tropicales y subtropicales, la ecuación de pérdida de calor (W_R) se expresa como sigue (Ivanova, 2017):

$$W_R = h_{rad} \cdot S (\delta_1 - \delta_2) t \quad (8)$$

donde h_{rad} es el coeficiente de transferencia del calor radiado ($m_2/^\circ C$), S es la superficie corporal del jaguar (m_2), \square_1 es la temperatura epidérmica del jaguar, \square_2 es la temperatura ambiente, y t es el tiempo durante el cual la radiación fue medida en segundos ($t = 43,200$ s, asumiendo un promedio anual de 12 h día y 12 h noche).

Una vez más, de acuerdo a la Ley de Stefan-Boltzmann, el coeficiente de transferencia del calor radiado (h_{rad}) entre dos superficies grises puede ser determinada de la siguiente manera:

$$h_{rad} = \varepsilon \sigma (T_1^2 + T_2^2) (T_1 + T_2) \quad (9)$$

donde ε es la emisividad de la epidermis del jaguar, por su similitud se ocupó el valor para *P. pardus* = 0.9 (Ivanova, 2017), σ es la constante de Stefan-Boltzmann ($\sigma = 5.67 \cdot 10^8 \text{ W/m}^2 \text{ K}^4$), T_1 es la temperatura epidérmica absoluta del jaguar, se ocupó el valor conocido para *P. pardus* ($30^\circ C \approx 303 \text{ K}$), y T_2 es la temperatura absoluta del ambiente, con base en las mediciones del sensor en el collar satelital que portó el JM01 se obtuvieron los valores promedio para la RBSAT

durante el día ($28.7^{\circ}\text{C} \approx 302\text{ K}$) y la noche ($24.8^{\circ}\text{C} \approx 298\text{ K}$), considerando períodos de 12 horas tanto para el día como para la noche (Ivanova, 2017). Se realizaron los cálculos respectivos para cada período, día y noche, dando como resultado 2 costos energéticos por pérdida de calor por radiación W_R , los cuales se sumaron para obtener el costo energético W_R total.

La superficie corporal del jaguar (S) se calculó de acuerdo a la fórmula de Meeh (Elting, 1926):

$$S = K \cdot W^{2/3} \quad (10)$$

donde K es la constante máxima reportada para el gato *Felis catus* = 10.7 (Spector, 1956 citado por Testa, 1991) y W es el peso vivo del jaguar en kilogramos ($JM01 = 56\text{ kg}$) cuando fue capturado (asumiéndolo constante).

Para calcular el costo energético de la transferencia por convección (W_C) se ocupó la misma fórmula que para calcular el costo energético por pérdida de calor (W_R), únicamente sustituyendo el coeficiente de transferencia de calor radiado (Ivanova, 2017):

$$W_C = h_c \cdot S (\delta_1 - \delta_2) t \quad (11)$$

donde h_c es el coeficiente de transferencia del calor por convección ($\text{m}_2^{\circ}\text{C}$), S es la superficie corporal del jaguar (m_2) (ecuación 10), δ_1 es la temperatura epidérmica del jaguar (se ocupó el valor conocido para *P. pardus* = 30°C), δ_2 es la temperatura ambiente [(valores promedio para la RBSAT durante el día (28.7°C) y la noche (24.8°C)], y t es el tiempo durante el cual la radiación fue medida en segundos ($t = 21,600\text{ s}$, asumiendo un promedio de 6 h de actividad durante el día y 6 h durante la noche). Se realizaron los cálculos respectivos para cada período, día y noche, dando como resultado 2 costos energéticos por pérdida de calor por convección W_C , teniendo en cuenta que el jaguar es un cazador mayoritariamente nocturno, el W_C de día se multiplico por la fracción 0.2, mientras que el W_C de noche por la fracción 0.8 para ponderar los hábitos nocturnos de la especie. Los valores resultantes se sumaron para obtener el costo energético W_C total.

Debido a que no se ha determinado un coeficiente de transferencia de calor para felinos silvestres, se utilizó de una aproximación hecha en cabras (Joyce *et al.*, 1966):

$$h_c = 7.1 \cdot v^{0.5} \quad (12)$$

donde v es la velocidad del viento (m/s), el valor promedio anual estimado para Ciudad Valles, S.L.P. es de 1.47 m/s (5.29 km/h—INIFAP, 2016).

Teniendo en cuenta que entre el 73 y el 88% de las pérdidas de calor se dan a través de radiación y convección (Ivanov, 1990), la manera en que se calcularon los costos energéticos asociados al remanente de calor fue (Ivanova, 2017):

$$W_E = [(W_R + W_C/75)] 25 \quad (13)$$

3.3 RESULTADOS

El individuo JM01, un jaguar macho adulto de 56 kg (Anexo B), fue monitoreado desde principios de febrero de 2016 hasta finales de marzo de 2017 ($n = 420 \text{ d}^{-1}$) (ver *Resultados del Capítulo 2*), tiempo durante el cual recorrió un total de 1,791.69 km, con desplazamientos por hora de 0.188 km en promedio. Sustituyendo los valores en las ecuaciones y tomando en cuenta los valores específicos del individuo JM01 así como de la RBSAT, se tuvieron los estimados que a continuación se enlistan.

El costo energético del JM01 en reposo (C_r) se estimó en 1,432.17 kcal/día, mientras que el costo energético por locomoción (C_l) tuvo un valor de 1,466.49 kcal/día, considerando un consumo de oxígeno por locomoción $0.682 \text{ cm}^3 \text{ O}_2/(\text{g}\cdot\text{h})$. Por su parte el costo energético por cacería (C_h) se estimó en 725.76 kcal/día, en tanto que el costo energético del consumo de presas (C_e) tuvo un valor de 231.52 kcal/día. El costo energético por termorregulación (C_{th}) tuvo un valor total de 1,151.41 kcal/día, de las cuales 570.3 kcal/día los aportó el costo energético por pérdida de calor por radiación W_R , 293.26 kcal/día el costo energético por pérdida de calor por convección W_C y 287.85 kcal/día el costo energético asociado al remanente de calor W_E . Teniendo así un requerimiento total (C_T) para un jaguar adulto residente de la RBSAT y sus áreas aledañas de 5,007.35 kcal/día.

3.4 DISCUSIÓN

El requerimiento diario de los jaguares se había estimado en 3,641 kcal/día teniendo en cuenta un metabolismo basal de $0.222 \text{ cm}^3 \text{ O}_2/(\text{g}\cdot\text{h})$ y considerando un peso de 89 kg (Robbins, 1993; McNab, 2000), los resultados obtenidos en el presente estudio arrojan un valor de requerimiento diario 0.37 veces más grande que ese valor ($C_T = 5,007.35 \text{ kcal/día}$), en tanto que el consumo de oxígeno por locomoción registró un valor 3 veces más grande [$0.682 \text{ cm}^3 \text{ O}_2/(\text{g}\cdot\text{h})$] que el metabolismo basal estimado por McNab (2000). Los resultados de requerimientos energéticos del jaguar en la RBSAT igualmente sobrepasan lo que se hipotetiza como incremento máximo por actividad (60-90%) en comparación al metabolismo basal (Robbins, 1993). Lo anterior es muy probablemente debido a que en dichos planteamientos no se consideraron las fuentes aditivas de costos energéticos por diversas actividades, las cuales los individuos en vida libre realizan de manera cotidiana.

El consumo de biomasa registrado por parte del JM01 durante el período que portó el collar fue de 1,442.09 kg, lo cual, con base en la cantidad y características de las presas encontradas en los sitios de caza ($n = 31$) equivale a 1,466,402.0 kcal durante los 14 meses que el individuo fue monitoreado constantemente. Si solamente se toman en cuenta los días que se registraron presas muertas en los sitios de caza de todo el tiempo que el JM01 portó el collar satelital ($n = 288 \text{ d}^{-1}$), se tiene un estimado de 5,091.67 kcal/día, lo cual representa un aumento del 355.52% de lo estimado como metabolismo basal (1,432.17 kcal/día) a partir del consumo de oxígeno en reposo (McNab, 2000). Ese valor ajustado (5,091.67 kcal/día) de consumo calórico que se registró en campo, es casi exacto a lo que el modelo energético aditivo predijo (5,007.35 kcal/día) para un animal de las características dadas y con condiciones medioambientales lo más apegado a lo registrado en campo.

En otros grandes felinos se han desarrollado igualmente modelos energéticos, los resultados obtenidos en otras áreas de estudio y con otras especies guardan cierta semejanza con lo estimado para el jaguar en la RBSAT. El requerimiento energético estimado para pumas en el norte del continente varía entre 3,143.7 kcal/día (Laundré, 2005) y 5,500 kcal/día (Ackerman *et al.*, 1986), en tigres siberianos varía estacionalmente entre 6,858 y 7,808 kcal/día (Miller *et al.*, 2014), en tanto que en cheetahs y leopardos en África se calcula en 2,123 kcal/día (Scantlebury *et al.*, 2014) y 6,547.23 kcal/día (Ivanova, 2017) respectivamente. Las principales fuentes de

diferencia en comparación a los estudios con pumas radican en que Laundré (2005) únicamente considera a una presa como fuente de todos los aportes energéticos (*O. hemionus*), lo cual en campo se ha visto no ocurre (Miller *et al.*, 2014; Allen *et al.*, 2015; Perilli *et al.*, 2016), debido principalmente a que los felinos son depredadores oportunistas y consumen diversas especies de presas estacional, regional y entre distintas clases de edades y sexos (Knopff *et al.*, 2010; Miller *et al.*, 2013; Perilli *et al.*, 2016). En comparación al estudio de Ackerman *et al.*, (1986), a pesar de que el estimado es muy similar (*ca.* 5,000 kcal/día), existe cierta variación la cual probablemente se deba al tipo de telemetría utilizada (VHF vs. GPS) y a la diferencia en cuanto a la capacidad de monitoreo y encuentro de los sitios de caza, en comparación a las condiciones tropicales de la RBSAT, el estudio realizado en los pumas se llevó a cabo en bosques templados.

En relación a las diferencias en comparación a los estimados de tigres, leopardos y cheetahs, el estimado de requerimiento energético para el jaguar en la RBSAT es menor en comparación al de los tigres y esto seguramente tiene relación con el tamaño corporal del felino (Kleiber, 1932; Nagy, 1987; McNab, 2000) y las condiciones medioambientales relacionadas a una región biogeográfica más fría, lo que aumenta los costos energéticos (Lovegrove, 2000; McNab, 2000). La diferencia en relación con los requerimientos de leopardos puede que estriben en el tamaño corporal empleado para los cálculos de los felinos africanos (60 kg), así como a ciertas adaptaciones específicas que la especie ha desarrollado y que influyen en sus conductas, tanto patrones de movimiento como uso de recursos. La fragmentación de hábitat y la convivencia contigua con el hombre (Ngoprasert *et al.*, 2007), así como el cleptoparasitismo por parte de otros depredadores simpátricos (Krofel *et al.*, 2012; Scantlebury *et al.*, 2014) influyen de manera importante en el comportamiento de los grandes felinos, incluso llegando a incidir en el tipo de presa cazada, sitios de caza, permanencia en estos y frecuencia de tasas de matanza (Smith *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2017). Para el caso de los cheetahs, probablemente influyó de igual manera el cleptoparasitismo (Scantlebury *et al.*, 2014) y el tamaño corporal (Kleiber, 1932; Nagy, 1987; McNab, 2000).

Los depredadores tope, como los grandes felinos, generalmente cazan presas de gran tamaño, lo cual requiere de un alto costo energético inicial durante la cacería (acecho, subyugación y matada) (Williams *et al.*, 2014). No obstante, dicha inversión provee una alta ganancia energética durante el consumo de la presa, lo cual se ve sustentado por las tasas de consumo

observadas en campo y los requerimientos energéticos estimados mediante modelos basados en datos colectados de animales en vida silvestre.

Los carnívoros, generalmente están limitados por su capacidad gástrica, aquellos que son solitarios, como la mayoría de los grandes felinos, solo pueden maximizar su ganancia energética mediante el consumo recurrente de las carcasas de sus presas (Smith *et al.*, 2015). Lo cual guarda relación con el tiempo que cada depredador pasa en sus sitios de caza, por lo regular entre 2-3 noches, pero pueden llegar hasta las 184 hrs (Schaller y Vasconcelos, 1978; Schaller y Crawshaw, 1980; Cavalcanti y Gese, 2010; Martins *et al.*, 2011; Gese *et al.*, 2016).

Se ha registrado una mayor tasa de matanza en pumas hembra de zonas antropizadas, lo cual conlleva mayores costos energéticos (Smith *et al.*, 2015), aparentemente este hecho no tiene ningún efecto en la supervivencia de los pumas adultos, no obstante se ha registrado que estas hembras tienen un menor éxito reproductivo (C.C. Wilmers *datos no publicados*). Paralelamente, se sabe que los jaguares machos llegan a incluir dentro de sus ámbitos hogareños o sitios de paso, lugares con mayor cantidad de fragmentación (*i.e.* sitios contiguos a poblados, caminos, carreteras, sembradíos) que las hembras (Conde *et al.*, 2010; Colchero *et al.*, 2011), lo cual muy probablemente incrementa de la misma manera sus requerimientos energéticos. En el caso del jaguar en la RBSAT, no fue posible comparar este requerimiento con el de alguna hembra a causa de la falta de datos en el área de estudio, no obstante, debido a los sitios en los cuales el JM01 paso la mayor cantidad del tiempo (agropaisajes con vegetación secundaria—Painter, 2018) es muy probable que sus requerimientos sean más elevados que los de las hembras que habitan la región, patrón acorde al sexo el cual se ha registrado en pumas (Ackerman *et al.*, 1986; Laundré, 2005) y tigres (Miller *et al.*, 2014).

Generalmente existe una mayor cantidad de rastros asociados a la presencia de carnívoros en los cuerpos de agua durante el verano en zonas carentes de fuentes perennes (DeStefano *et al.*, 2000), lo cual se ha ligado a un menor movimiento por parte de presas y depredadores durante las épocas de estiaje (Mandujano *et al.*, 2002; Valenzuela y Ceballos, 2000; Wolff, 2001; Núñez y Miller, 2019). Esta estrategia de caza se basa en maximizar el tiempo y la energía del depredador al mantenerse en las inmediaciones de dichas fuentes de agua (Wolff, 2001), lo que pudiera tener explicación si se considera que la dieta de la mayoría de los carnívoros les provee el agua necesaria para la mayoría de sus funciones fisiológicas, excepto quizás para la termorregulación (Schmidt-Nielsen, 1964; DeStefano *et al.*, 2000). Sin embargo, si consideramos que el costo energético por

termorregulación en el jaguar de la RBSAT (C_{th}) tuvo un valor de 1,151.41 kcal/día, es decir, el 23% del requerimiento energético diario, es plausible pensar que los depredadores igualmente se mantienen cerca de las fuentes de agua y reducen su área de actividad debido al vital líquido.

La adquisición y gasto de energía por parte de los animales, unifica la fisiología con la ecología de poblaciones, lo cual impacta directamente en la viabilidad de las mismas a pesar de que las interacciones entre bioenergética y dinámica de poblaciones pueden ser complejas (Carbone *et al.*, 2007; Humphries y McCann, 2014). En concreto, para depredadores carnívoros, los cuales tienen un régimen de alimentación que va del festín, cuando cazan una presa grande, a la hambruna, pensando en sus tasas de matanza tan holgadas, las variaciones en los requerimientos energéticos llegan a ser algo común en este tipo de individuos (Carbone *et al.*, 2007), lo que finalmente refleja el oportunismo de estos depredadores y que es palpable en sus tasas de consumo de biomasa. A pesar de tener requerimientos energéticos elevados en comparación a otros taxa, los carnívoros no los satisfacen de manera diaria, en algunos casos ni siquiera de manera semanal, por lo que convierten a este tipo de animales en maximizadores de recursos energéticos los cuales aprovechan de la mejor manera los recursos en el medio, desde presas animales, fuentes de agua, cobertura vegetal hasta caminos y veredas.

3.5 CONCLUSIONES

El entendimiento de los gastos y necesidades energéticas de las poblaciones de fauna silvestre así como sus interacciones o los productos resultantes de estas, entre áreas tan diversas como fisiología, fisicoquímica, ecología, etología, nutrición, entre otras, tienen implicaciones a diversos niveles en el gran entramado que representan los ecosistemas naturales. El tener herramientas o metodologías que permitan extrapolar observaciones hechas en campo a datos aplicables y replicables es de suma importancia en el manejo y conservación de los recursos naturales, en particular de la fauna silvestre debido a la complejidad inherente que conlleva el estudio *in situ* de poblaciones o individuos. Los resultados de dichas herramientas tienen implicaciones ecológicas tan básicas para el manejo de poblaciones como la capacidad de carga animal o la viabilidad de poblaciones en áreas determinadas, o tan complejas como el poder ser

los pilares para programas piloto de programas de conservación o convivencia en busca de disminuir el conflicto humano-jaguar.

El resultado de este capítulo es un modelo aditivo que permite una aproximación bioenergética apegada a la realidad de los requerimientos de un jaguar macho adulto en un ambiente tropical de una selva seca, basado en características propias del felino, así como del área de estudio. El estimado de requerimiento energético diario aunque elevado en comparación a algunas estimaciones hechas para grandes felinos, refleja la interacción del jaguar con su entorno, desde el tipo y cantidad de presas, hasta algunas variables medioambientales.

Dicha aproximación bioenergética tiene potenciales usos para delinear acciones de manejo del hábitat y la especie, tomando como eje los requerimientos de este depredador ápice, es decir, manteniendo o procurando mantener una adecuada población de individuos de las especies presa, ya sea mediante suplementación del hábitat o con métodos de producción alternativos. Este último punto es importante para la conservación del jaguar a largo plazo, ya que las poblaciones de presas son un componente clave para garantizar la supervivencia y reproducción de los felinos.

3.6 LITERATURA CITADA

- Ackerman, B.B. 1986, "Predictive energetics model for cougars" in *Cats of the world: biology, conservation, and management.*, eds. Miller S.D. & D.D. Everett, National Wildlife Federation, Washington, DC, pp. 333–352.
- Ackerman, B.B., Lindzey, F.G. & Hemker, T.P. 1984, "Cougar food habits in southern Utah.", *Journal of Wildlife Management*, vol. 48, no. 1, pp. 147–155.
- Aldama, J.J., Beltran, J.F. & Delibes, M. 1991, "Energy expenditure and prey requirements of free-ranging Iberian Lynx in southwest Spain.", *Journal of Wildlife Management*, vol. 55, no. 4, pp. 635–641.
- Allen, M.L., Elbroch, L.M., Casady, D.S. & Wittmer, H. U. 2015, "The feeding and spatial ecology of mountain lions in the Mendocino National Forest, California.", *California Fish and Game*, vol. 101, pp. 51–65.
- Barboza, P.S., Parker, K.L. & Hume, I.D. 2009, *Integrative Wildlife Nutrition*. Springer, Berlin, Alemania.
- Berkovich, E.M. 1964, *Normal and pathological energy metabolism*. Medizina, Moscú, URSS.
- Beschta, R.L. & Ripple, R.J. 2009, "Large predators and trophic cascades in terrestrial ecosystems of the western United States.", *Biological Conservation*, vol. 142, pp. 2401–2414.
- Bodini, A. 1991, "What is the role of predation on stability of natural communities? A of predation on stability theoretical investigation.", *BioSystems*, vol. 21, pp. 21–30.
- Calder, W.A. 1984, *Size, function in life history*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Calow, P. 1987, "Towards a definition of functional ecology.", *Functional Ecology*, vol. 1, pp. 57–61.
- Carbone, C., Teacher, A. & Rowcliffe, J.M. 2007, "The costs of carnivory.", *PLoS Biology*, 5(2): e22.
- Cavalcanti, S.M.C. & Gese, E.M. 2010, "Kill rates and predation patterns of jaguars (*Panthera onca*) in the southern Pantanal, Brazil.", *Journal of Mammalogy*, vol. 91, no. 3, pp. 722–736.
- Chassin, P.S., Taylor, C.R., Heglund, N.C. & Seeherman, H.J. 1976, "Locomotion in lions: energetic cost and maximum aerobic capacity.", *Physiological Zoology*, vol. 49, pp. 1–10.

- Church, D.C., Pond, W.G. & Pond, K.R. 2006, *Fundamentos de nutrición y alimentación de animales*. 2ª edn, Limusa-Wiley, Mexico, D.F.
- Conde, D.A., Colchero, F., Zarza, H., Christensen Jr, N.L., Sexton, J.O., Manterola, C., Chávez, C., Rivera, A. Azuara, D. & Ceballos, G. 2010, “Sex matters: Modeling male and female habitat differences for jaguar conservation.”, *Biological Conservation*, vol. 143, pp. 1980–1988.
- Colchero, F., Conde, D.A., Manterola, C., Chávez, C., Rivera, A. & Ceballos, G. 2011, “Jaguars on the move: modeling movement to mitigate fragmentation from road expansion in the Mayan Forest.”, *Animal Conservation*, vol. 14, pp. 158–166.
- DeStefano, S., Schmidt, S.L. & deVos, J.C. 2000, “Observations of predator activity at wildlife water developments in southern Arizona.”, *Journal of Range Management*, vol. 53, pp. 255–258.
- Edmonds, I.R. 1968, “Stephan-Boltzmann Law in the Laboratory.”, *American Journal of Physics*, vol. 36, no. 9, pp. 845–846.
- Elbroch, L.M., Lowrey, B. & Wittmer, H.U. 2018, “The importance of fieldwork over predictive modeling in quantifying predation events of carnivores marked with GPS technology.”, *Journal of Mammalogy*, vol. 99, no.1, pp. 223–232.
- Elting, E.C. 1926, “A formula for estimating surface area of dairy cattle.”, *Journal of Agricultural Research*, vol. 33, pp. 269–280.
- Errington, P.L. 1946, “Predation and vertebrate populations.”, *Quarterly Review of Biology*, vol. 21, pp. 144–177.
- Fanger, P.O. 1970, *Thermal Comfort: Analysis and Applications in Environmental Engineering*. Danish Technical Press, Copenhagen, Dinamarca.
- Fröhlich, M., Berger, A., Kramer-Schadt, S., Heckmann, I. & Martins, Q. 2012, “Complementing GPS clusters analysis with activity data for studies of leopard (*Panthera pardus*) diet.”, *South African Journal of Wildlife Research*, vol. 42, no. 2, pp. 104–110.
- Gese, E.M., Terletzky, P.A. & Cavalcanti, S.M.C. 2016, “Identification of kill sites from GPS clusters for jaguars (*Panthera onca*) in the southern Pantanal, Brazil.”, *Wildlife Research*, vol. 43, pp. 130–139.
- Gustafson, K.A. 1984. *The winter metabolism and bioenergetics of the bobcat in New York*. Tesis de maestría, State University of New York, Syracuse, NY.

- Hernández-SaintMartín, A.D., Rosas-Rosas, O.C., Palacio-Núñez, J., Tarango-Arambula, L.A., Clemente-Sánchez, F. & Hoogesteijn, A.L. 2013, "Activity patterns of jaguar, puma and their potential prey in San Luis Potosi, Mexico.", *Acta Zoológica Mexicana*, vol. 29, no. 3, pp. 520–533.
- Humphries, M.M. & McCann, K.S. 2014, "Metabolic ecology.", *Journal of Animal Ecology*, vol. 83, pp. 7–19.
- INIFAP 2016, 19 de septiembre de 2016-last update, *Red Nacional de Estaciones Agroclimáticas-Estación Tampaya, Ciudad Valles año 2012*. [Homepage of INIFAP], [Online]. Available: http://www.inifap.gob.mx/SitePages/inifap2015/Transparencia/Contenido/Trans_Focaliza_da/Red_Estaciones/Red_Estaciones.aspx [2018, 26/Marzo].
- Ivanov, K.P. 1990, *Fundamentals of Energy in the Body: Theoretical and Practical Aspects. T.1: General energy, heat exchange and thermoregulation*. Hayka (Nauka), Leningrado, URSS.
- Ivanova, I.M. 2017, "Energy consumption and expenditure of *Panthera pardus* in the Southern African region: How much hunting success is enough?", *International Journal of Biodiversity and Conservation*, vol. 9, no. 12, pp. 342–349.
- Joyce, J.P., Blaxter, K.L. & Park, C. 1966, "The effect of natural outdoor environments on the energy requirements of sheep.", *Research in Veterinary Science*, vol. 7, pp. 342–359.
- Kleiber, M. 1932, "Body size and metabolism.", *Hilgardia*, vol. 6, pp. 315–353.
- Kleiber, M. 1961, *The Fire of Life*. John Wiley, New York, NY.
- Knopff, K.H., Knopff, A.A., Warren, M.B. & Boyce, M.S. 2009, "Evaluating global positioning system telemetry techniques for estimating cougar predation parameters.", *Journal of Wildlife Management*, vol. 73, no.4, pp. 586–597.
- Knopff, K.H., Knopff, A.A., Kortello, A. & Boyce, M.S. 2010, "Cougar kill rate and prey composition in a multiprey system.", *Journal of Wildlife Management*, vol. 74, no. 7, pp. 1435–1447.
- Krofel, M., Kos, I. & Jerina, K. 2012, "The noble cats and the big bad scavengers: effects of dominant scavengers on solitary predators.", *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 66, pp. 1297–1304.
- Laundré, J.W. 2005, "Puma energetics: a recalculation.", *Journal of Wildlife Management*, vol. 69, no. 2, pp. 723–732.

- Lovegrove, B.G. 2000, “The zoogeography of mammalian basal metabolic rate.”, *The American Naturalist*, vol. 156, no. 2, pp. 201–219.
- Mandujano. S., Gallina. S., Arceo. G., Sánchez-Rojas. G. & Silva-Villalobos, G. 2002, “Venado Cola Blanca (*Odocoileus virginianus sinaloae* J.A. Allen).” in *Historia Natural de Chamela.*, eds. Noguera, F., García, A. & M. Quesada, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., pp. 415–422.
- Martins, Q., Horsnell, W.G.C., Titus, W., Rautenbach, T. & Harris, S. 2011, “Diet determination of the Cape Mountain leopards using global positioning system location clusters and scat analysis.”, *Journal of Zoology*, vol. 283, pp. 81–87.
- McNab, B.K. 2000, “The standard energetics of mammalian carnivores: Felidae and Hyaenidae.”, *Canadian Journal of Zoology*, vol. 78, pp. 2227–2239.
- Miller, B., Dugelby, B., Foreman, D., Martínez del Río, C., Noss, R., Phillips, M., Reading, R., Soulé, M.E., Terborgh, J. & Willcox, L. 2001, “The importance of large carnivores to healthy ecosystems.”, *Endangered Species UPDATE*, vol. 18, pp. 202–210.
- Miller, C.S., Hebblewhite, M., Petrunenko, Y.K., Seryodkin, I.V., DeCesare, N.J., Goodrich, J.M. & Miquelle, D.G. 2013, “Estimating Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) kill rates and potential consumption rates using global positioning system collars.”, *Journal of Mammalogy*, vol. 94, pp. 845–855.
- Miller, C.S., Hebblewhite, M., Petrunenko, Y.K., Seryodkin, I.V., Goodrich, J.M. & Miquelle, D.G. 2014, “Amur tiger (*Panthera tigris altaica*) energetic requirements: Implications for conserving wild tigers.”, *Biological Conservation*, vol. 170, pp. 120–129.
- Moen, A.N. 1973, *Wildlife ecology: an analytical approach*. W.H. Freeman and Co., San Francisco, CA.
- Moen, A.N., 1978, “Seasonal changes in heart rates, activity, metabolism, and forage intake of white-tailed deer.”, *Journal of Wildlife Management*, vol. 42, no. 4, pp. 715–738.
- Nagy, K.A. 1987, “Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds.”, *Ecology Monographs*, vol. 57, pp. 11–128.
- Ngoprasert, D., Lynam, A.J. & Gale, G.A. 2007, “Human disturbance affects habitat use and behaviour of Asiatic leopard *Panthera pardus* in Kaeng Krachan National Park, Thailand.”,
- Núñez, R. & Miller, B. 2019, “Movements and home range of jaguars (*Panthera onca*) and mountain lions (*Puma concolor*) in a tropical dry forest of western Mexico.” in *Movement*

- Ecology of Neotropical Forest Mammals. Focus on Social Animals.*, eds. Reyna-Huttado, R. & C.A. Chapman, Springer, Cham, Switzerland, pp. 243–262.
- Oftedal, O.T. & Gittleman, J.L., 1989, “Patterns of energy output during reproduction in carnivores.” in *Carnivore Behaviour, Ecology and Evolution.*, ed. Gittleman J.L., Cornell University Press, Ithaca, NY, pp. 355–378.
- Pace, M.L., Cole, J.J., Carpenter, S.R. & Kitchell, J.F. 1999, “Trophic cascades revealed in diverse ecosystems.”, *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 14, no. 12, pp. 483–488.
- Perilli, M.L.L., Lima, F., Rodrigues, F.H.G. & Cavalcanti, S.M.C. 2016, “Can scat analysis describe the feeding habits of big cats? A case study with jaguars (*Panthera onca*) in southern Pantanal, Brazil.”, *PLoS ONE*, 11(3): e0151814.
- Powell, R.A. 1979, “Ecological energetics and foraging strategies of the fisher (*Martes pennanti*).”, *Journal of Animal Ecology*, vol. 48, pp. 195–212.
- Powell, R.A., Clark, T.W., Richardson, L. & Forrest, S.C. 1985, “Black-footed ferret *Mustela nigripes*. Energy expenditure and prey requirements.”, *Biological Conservation*, vol. 34, pp. 1–15.
- Robbins, C.T. 1993, *Wildlife feeding and nutrition*. 2^a edn, Academic Press, San Diego, CA.
- Scantlebury, D.M., Mills, M.G.L., Wilson, R.P., Wilson, J.W., Mills, M.E.J., Durant, S.M., Bennett, N.C., Bradford, P., Marks, N.J. & Speakman, J.R. 2014, “Flexible energetics of cheetah hunting strategies provide resistance against kleptoparasitism.”, *Science*, vol. 346, no. 6205, pp. 79–81.
- Schaller, G.B. 1967, *The Deer and the Tiger*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Schaller, G.B. & Crawshaw, P.G. 1980, “Movement patterns of jaguar”, *Biotropica*, vol. 12, no. 3, pp. 161–168.
- Schaller, G.B. & Vasconcelos, J. 1978, “Jaguar predation on capybara.”, *Zeitschrift für Säugetierkunde*, vol. 43, pp. 296–301.
- Schmidt–Nielsen, K. 1964, *Desert animals: physiological problems of heat and water*. Oxford University Press, London, UK.
- Schmitz, O.J., Hawlena, D. & Trussell, G.C. 2010, “Predator control of ecosystem nutrient dynamics.”, *Ecology Letters*, vol. 13, pp. 1199–1209.

- Smith, J.A., Wang, Y. & Wilmers, C.C. 2015, “Top carnivores increase their kill rates on prey as a response to human-induced fear.”, *Proceedings of the Royal Society B*, vol. 282, no. 1802, pp. 20142711.
- Spector, W.S. 1956, *Handbook of Biological Data*. W.B. Saunders, Philadelphia, PA.
- Talbot, L.M. 1978, “The role of predators in ecosystem management.” in *The Breakdown and Restoration of Ecosystems.*, eds. Holdgate, M.W. & M.J. Woodman, NATO Conference Series (Series I: Ecology), vol 3. Springer, Boston, MA, pp. 307–321.
- Tambling, C.J., Laurence, S.D., Bellan, S.E., Cameron, E.Z., Du Toit, J.T. & Getz, W.M. 2012, “Estimating carnivoran diets using a combination of carcass observations and scats from GPS clusters.”, *Journal of Zoology*, vol. 286, pp. 102–109.
- Taylor, C.R. Schmidt-Nielsen, K. & Raab, J.L. 1970, “Scaling of energetic cost of running to body size in mammals.”, *American Journal of Physiology*, vol. 219, pp. 1104–1107.
- Taylor, C.R., Shkolnik, A., Dmiel, R., Baharav, D. & Borut, A. 1974, “Running in cheetahs, gazelles, and goats—energy cost and limb configuration.”, *American Journal of Physiology*, vol. 227, pp. 848–850.
- Testa, B. 1991, *Advances in drug research*, vol. 20. Academic Press, Cambridge, MA.
- Valenzuela, D. & Ceballos, G. 2000, “Habitat selection, home range and activity of the white-nosed coati (*Nasua narica*) in a Mexican tropical dry forest.”, *Journal of Mammalogy*, vol. 81, no. 3, pp. 810–819.
- Wang, Y., Smith, J.A. & Wilmers, C.C. 2017, “Residential development alters behavior, movement, and energetics in an apex predator, the puma.”, *PLoS ONE*, 12(10): e0184687.
- Webb, N.F., Hebblewhite, M. & Merrill, E.H. 2008, “Statistical methods for identifying wolf kill sites using Global Positioning System locations.”, *Journal of Wildlife Management*, vol. 72, no. 3, pp. 798–807.
- Williams, T.M., Wolfe, L., Davis, T., Kendall, T., Richter, B., Wang, Y., Bryce, C., Elkaim, G.H. & Wilmers, C.C. 2014, “Instantaneous energetics of puma kills reveal advantage of felid sneak attacks.”, *Science*, vol. 346, no. 6205, pp. 81–85.
- Wolff, F. 2001. *Vertebrate ecology in Caatinga: A. Distribution of wildlife relation to water. B. Diet of pumas (Puma concolor) and relative abundance of felids*. Tesis de maestría, University of Missouri, St. Louis, MO.

CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados derivados de esta investigación parecen revelar una imagen que es el resultado de la adaptación paulatina de un depredador ápice a un sistema altamente antropizado, el agropaisaje de potreros y cañaverales de la Huasteca Potosina. Aparentemente la resiliencia del ecosistema y de las especies que lo habitan, en particular la plasticidad ecológica del jaguar, han permitido que las dinámicas poblacionales y las redes tróficas se desarrollen, muten y evolucionen a pesar o junto a, un agropaisaje en constante cambio y en continua expansión.

Aunque es sabido que los grandes felinos tienden a mostrar una marcada resiliencia, como lo son rápidas tasas de crecimiento poblacional o tasas del 95% de supervivencia de individuos independientes, cuando se enfrentan con altas tasas de mortandad (de entre 30 y 50%) se ha observado una tendencia de declive poblacional. En otros estudios en los que se ha usado la telemetría GPS para el estudio de poblaciones de grandes felinos se ha registrado que la mortalidad a manos del ser humano llega a ser de entre el 50 y el 100%. Más aún, se considera que la mortandad natural tiende a ser rara en poblaciones altamente cazadas. Lamentablemente la RBSAT no es la excepción, ya que se sospecha que 2 de los 3 individuos capturados fueron cazados de manera furtiva debido a los hallazgos encontrados en campo. De seguir esta tendencia, aunado a otros reportes de animales muertos o cazados ilegalmente, la permanencia de la especie en la región podría no ser seguro.

Es indudable que la telemetría GPS ha revolucionado la investigación en el campo de la fauna silvestre, no obstante, es imperativo reconocer algunas de sus limitaciones comunes, como el que las condiciones de vegetación, orográficas o espeleológicas llegan a interferir de manera significativa en la emisión o recepción de señales a pesar de depender de sistemas satelitales. Por otra parte, estudios recientes en depredadores han demostrado que la anexión de herramientas como acelerómetros (o activity data) a los collares satelitales mejoran sustancialmente su efectividad y utilidad. Asimismo, el monitoreo exhaustivo el cual involucra la transmisión de señales a intervalos de minutos o segundos permite tener una imagen clara de los movimientos de los animales así como de las interacciones con su medio. En futuros estudios de la ecología espacial de la especie se debería abogar por incorporar más herramientas a los aparatos de telemetría que sean capaces de mostrarnos cada vez más fielmente su historia de vida.

Mediante la telemetría GPS, a través de monitoreos constantes y sostenidos, se puede evaluar (cuantificar el impacto) del conflicto humano-jaguar, así como identificar áreas o hábitats de riesgo con miras a evitar dicho conflicto y en las cuales se pueda planificar la coexistencia con estos felinos. De igual manera, esta herramienta permite la comprensión de los límites ecológicos, resiliencia y dinámica presa-depredador, entre otras, lo que tiene el potencial para facilitar el trazo o identificación de corredores ecológicos y áreas naturales por proteger. Para algunas especies de grandes felinos la falta de hábitat disponible y el incremento en las densidades poblacionales puede orillar o mantener a algunos individuos de una población fuera de las áreas protegidas. Independientemente de esto, se ha demostrado que las áreas naturales protegidas, las cuales funcionan como santuarios o reservas, no son suficientes para proteger a los grandes carnívoros, ya que debido a sus requerimientos ellos no respetan los límites geopolíticos establecidos por el hombre y constantemente atraviesan dichos límites. Es imperativo que como sociedad aboquemos los esfuerzos de conservación de estas especies a una mejor convivencia, la cual permita coexistir a estas especies en los remanentes de hábitat que quedan.

La conservación a largo plazo del jaguar depende fuertemente de la calidad y cantidad de hábitats disponibles para la especie, sin embargo, día a día estamos cambiando la concepción del hábitat que tenemos de esta especie, en gran medida, por la presión que nosotros mismos hemos puesto en los recursos naturales. Estudios como el presente, otorgan la oportunidad para incidir de manera sustancial, con fundamentos técnicos y ecológicos en la toma de decisiones respecto a las áreas donde se distribuyen y las zonas prioritarias para su conservación. Asimismo, abre una ventana de oportunidad para aplicar los conocimientos obtenidos en el campo de la ciencia básica en la resolución de una problemática que envuelve a una especie no solamente en peligro de extinción e icónica en nuestra cultura, sino también irremplazable en nuestros ecosistemas.

ANEXOS

A. Temporadas de trampeo mediante el uso de lazos (MARGO Supplies Ltd.) dentro y en zonas aledañas a la RBSAT

| Temporada | Núm. trampas | Polígono (km²) | Extensión lineal (km) | Período | Esfuerzo (noches/trampa) |
|------------------|---------------------|----------------------------------|------------------------------|----------------------|---------------------------------|
| 1 ^{ra} | 10 | 1.24 | 2.51 | 21 Oct–05 Nov [2015] | 79 |
| 2 ^{da} | 7 | 1.18 | 4.02 | 17 Nov–27 Nov [2015] | 52 |
| 3 ^{ra} | 8 | 1.21 | 4.02 | 30-Nov–05 Dic [2015] | 40 |
| 4 ^{ta} | 12 | 1.23 | 4.02 | 07 Dic–18 Dic [2015] | 137 |
| 5 ^{ta} | 7 | 4.0 | 10.14 | 26 Ene–13 Feb [2016] | 103 |
| 6 ^{ta} | 11 | 0.52 | 1.97 | 24 Feb–06 Mar [2016] | 113 |
| 7 ^{ta} | 11 | 0.52 | 1.97 | 10 Mar–02 Abr [2016] | 264 |
| 8 ^{ta} | 10 | 0.34 | 4.21 | 01 Oct–27 Oct [2016] | 234 |
| 9 ^{na} | 5 | 0.1 | 2.0 | 22 Nov–26 Nov [2016] | 20 |
| TOTAL | | | | | 1,042 |

B. Detalles de las capturas de los tres individuos de *Panthera onca* capturados con perros entrenados dentro y en zonas aledañas a la RBSAT

| Fecha captura | Sitio captura | Hora persecución | Duración persecución | Distancia recorrida | Resolución | Sexo | Peso (kg) | Edad | ID | Collar |
|---------------|---------------|------------------|----------------------|---------------------|------------|------|-----------|------|------|-----------------|
| 04-Feb-2016 | “Los Patos” | 07:15 | 1.5 hrs | 3.75 km | Encaramado | ♂ | 56 | 5 a | JM01 | GPS Plus #19296 |
| 23-Oct-2016 | “Marmolejo” | 21:30 | 10 min | 140 m | Encaramado | ♂ | 22 | 10 m | JM02 | Vertex #19284 |
| 25-Oct-2016 | “Marmolejo” | 07:45 | 15 min | 300 m | Plantado | ♀ | 18 | 10 m | JH01 | Vertex #19282 |



Figura 16. Captura, contención y manejo del individuo JM01 (04/02/2016), mapa de la ruta seguida durante la persecución (arriba a la izquierda), jaguar encaramado en un árbol minutos antes de la contención química (derecha) y toma de muestras y mediciones durante el manejo del jaguar (abajo a la izquierda) (Mapa: Google Earth Pro © Digital Globe 2018; Fotos: A. Prieto).



Figura 17. Captura, contención y manejo del individuo JM02 (23/09/2016), mapa de la ruta seguida durante la persecución (arriba a la izquierda), individuo recibiendo atención veterinaria/registro de medidas morfométricas (derecha) y jaguar dotado de collar satelital al finalizar el manejo (abajo a la izquierda) (Mapa: Google Earth Pro © Digital Globe 2018; Fotos: A. Rivera).



Figura 18. Captura, contención y manejo del individuo JH01 (25/09/2016), mapa de la ruta seguida durante la persecución (arriba a la izquierda), individuo recibiendo atención veterinaria/registro de medidas morfométricas (derecha) y patrón de manchas del individuo JH01 en decúbito lateral (abajo a la izquierda) (Mapa: Google Earth Pro © Digital Globe 2018; Fotos: A. Rivera).

C. Evidencia fotográfica de los restos de presas encontrados en los sitios de caza de *Panthera onca*.

Figura 19. Cráneo de *P. tajacu* (14/07/2016), el hueso temporal presenta los signos evidentes de la mordida fatal



por parte del jaguar que lo cazó (Foto: A. Silva-Caballero).



Figura 20. Esqueleto parcial de *O. virginianus* (11/11/2016), el autor muestra un fragmento del hueso parietal, nótese que el individuo era un macho con las astas de diferente tamaño (Foto: A. Hernández-SaintMartín).



Figura 21. Fragmentos de cráneo depredado de *P. onca* (02/12/2016), se trataba de un individuo subadulto que muy probablemente estaba carroñando en uno de los sitios de caza del adulto JM01 (Foto: A. Zapata).



Figura 22. Restos de *B. taurus* (21/02/2017), en la imagen se aprecian fragmentos de costillas, una escápula, una mandíbula y parte de la columna vertebral; todos los registros de depredación sobre esta especie ocurrieron durante la época de secas (Foto: A. Silva-Caballero).



Figura 23. Cráneo de *P. tigris* (14/06/2017), en el hueso temporal se aprecian signos evidentes de la depredación de un jaguar, se observan múltiples perforaciones hechas por los colmillos del felino (Foto: A. Silva-Caballero).



Figura 24. Mandíbulas y fragmento de maxilar de *Didelphis* sp. (18/06/2017), nótese el tamaño en relación a la navaja multiusos (Foto: A. Silva-Caballero).