



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

LICENCIATURA EN CIENCIAS AMBIENTALES

Escuela Nacional de Estudios Superiores,
Unidad Morelia

INTERACCIONES ESPACIO-
TEMPORALES DEL PUMA CON SUS
PRESAS POTENCIALES SILVESTRES
Y DOMÉSTICAS EN EL SUR DE NUEVO
LEÓN, MÉXICO.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

LICENCIADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

P R E S E N T A

EMILIANO GUIJOSA GUADARRAMA

DIRECTORA DE TESIS: DRA. ERIKA I. DE LA PEÑA CUÉLLAR

MORELIA, MICHOACÁN

ENERO, 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES, UNIDAD MORELIA
SECRETARÍA GENERAL
SERVICIOS ESCOLARES

LIC. IVONNE RAMÍREZ WENCE
DIRECTORA
DIRECCIÓN GENERAL DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
PRESENTE

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la **sesión ordinaria 09** del **Comité Académico de la Licenciatura en Ciencias Ambientales** de la Escuela Nacional de Estudios Superiores (ENES) Unidad Morelia celebrada el día **27 de agosto del 2018**, acordó poner a su consideración el siguiente jurado para la presentación del Trabajo Profesional del alumno (a) **Emiliano Gujosa Guadarrama** de la Licenciatura en **Ciencias Ambientales**, con número de cuenta **414005178**, con el trabajo profesional titulado: "Interacciones espacio-temporales del Puma con sus presas potenciales silvestres y domésticas en el Sur de Nuevo León, México", bajo la dirección como **tutor** de la Dra. Erika Ivette de la Peña Cuéllar.

El jurado queda integrado de la siguiente manera:

Presidente: Dra. Ek del Val de Gortari
Vocal: Dr. Rodrigo Macip Ríos
Secretario: Dra. Erika Ivette de la Peña Cuéllar
Suplente 1: Dr. Juan Luis Peña Mondragón
Suplente 2: Dr. Francisco Mora Ardila

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Morelia, Michoacán a, 10 de enero del 2019.



DR. VÍCTOR HUGO ANAYA MUÑOZ
SECRETARIO GENERAL

CAMPUS MORELIA
Antigua Carretera a Pátzcuaro N° 8701, Col. Ex Hacienda de San José de la Huerta
58190, Morelia, Michoacán, México. Tel: (443)689.3500 y (55)56.23.73.00. Extensión Red UNAM: 80614
www.enesmorelia.unam.mx

Agradecimientos Institucionales

Antes que nada, me gustaría agradecer a la Universidad Nacional Autónoma de México por ofrecerme los recursos, las herramientas y los valores que ahora guardo y atesoro. Agradezco de igual manera a la Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Morelia, por ser mi casa por varios años, por entrometerme con tantas ideas y personas estupendas. Agradezco también al Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad por brindarme un espacio en el cual enriquecí mi conocimiento y mi curiosidad. Agradezco el apoyo que recibí por medio de la Beca de Fortalecimiento Académico para los estudios de licenciatura.

Agradezco a todo el personal administrativo de la ENES por su trabajo, y a todos los profesores que me aportaron conocimientos útiles con paciencia y dedicación. Quiero agradecer sobre todo a Alicia Castillo (por un montón de cosas -de veras-), Andrés Camou, a Pacho, Rojo, Diego Salicrup, Ek Del Val, Iván Franch, Luis Daniel, Mariana, Gerardo y a Héctor Arita. Su aportación a mi formación personal y profesional es invaluable.

A mis sinodales, Ek Del Val de Gortari, Rodrigo Macip Ríos, Juan Luis Peña Mondragón y por todo el tiempo que le invirtieron a revisar y enriquecer mi trabajo, por todos sus comentarios y observaciones. Agradezco especialmente a Francisco Mora Ardila por todas las enseñanzas y ayuda metodológica que me brindó durante este trabajo.

Quiero agradecer a mi asesora Erika I. De La Peña por desempeñarse como mi directora de tesis y por todo el apoyo que me brindó en este proceso. De manera muy especial, agradezco a mi profe, Juan Luis Peña Mondragón, quien además de guiarme en cada paso de mi tesis, me adentró en el estudio de los mamíferos, de los carnívoros, de él aprendí lo más importante sobre la conservación, y lo que no se puede aprender desde un salón de clases. Exacerbó mi pasión por la naturaleza, es quien además me ha guiado en mi formación científica y profesional. Habremos de regresar a la sierra como colegas lo antes posible.

Finalmente quiero agradecer a las personas que permitieron que este trabajo sea posible y que han brindado todo el apoyo en los sitios de estudio, sus tierras, especialmente a Javier Carranza, a Leoncio Reyna, así como a Víctor y a Gabriel.

Agradecimientos Personales

A mis papás Sara y Vicente: tengo todo que agradecerles, gracias por siempre estar conmigo y por asegurarse que nunca me faltara nada, sobre todo amor y cariño. Cada uno de mis logros es un logro suyo también. A mi Tata, a mi Yeyo y sobre todo a mi Yeya: Por ser siempre incondicionales, por llenar mi infancia de momentos inolvidables, el deseo de enorgullecerlos siempre será mi motor. A mi hermano Santiago: Carnalito, gracias por todas las pláticas, todos los consejos, también te agradezco por lograr que me concentre. De ti he aprendido como de nadie en la vida, estoy muy orgulloso de ti.

A Paulina: No me alcanzan las palabras para agradecerte todo lo que me gustaría, pero tengo que empezar por agradecer que nos encontramos, y, que todos los días me siento afortunado de que podamos seguir compartiendo nuestras vidas. Además, te agradezco todo el apoyo que tú y tu familia me ha dado, y toda la paciencia que me has tenido en este proceso. Por todo el cariño, el amor y la felicidad que nos falta.

A toda mi familia: A mis tíos Rico y Armando: Siempre serán un ejemplo a seguir, gracias por orientarme desde siempre, por su cariño y su presencia. A Carlos Villaseñor: Por ser una Ilustración ejemplar en mi vida. A todas mis tías Guijosas, por su calidez y su amor ¡las quiero! A mis primos Guadarramas y Guijosas, por un montón de alegría y momentos compartidos, los adoro.

A mis amigos/hermanos postizos: Santiago, Pablo, Rodrigo, Erick y Jerónimo. Gracias por las aventuras, la solidaridad inigualable, por estar en las buenas y las malas –muy pocas la neta-. La amistad que hemos construido es de lo más valioso que tengo.

A mis amigos y compañeros de la LCA: Definitivamente lo más importante que me llevo de la UNAM son sus amistades, les agradezco todos y cada uno de los momentos y aprendizajes que compartimos. Agradezco sobre todo a César, Carla, Mauricio, Carlos, Irene, Juan José, Javier, Michelle, Annie, Mitzi y a Pedro. Ya no se vale zafarse eh.

A todo el laboratorio de Socioecología y comunicación para la sustentabilidad, así como a la sub-unidad de la cueva carnivorera. Agradezco especialmente a mis compañeros: Coral, Saulo y Erika.

Índice

Índice	5
Índice de Ilustraciones	7
Índice de Tablas.....	8
Resumen	9
Abstract.....	10
1. Introducción.....	11
2. Marco teórico	14
2.1 Modelos y teorías relevantes sobre la relación de Depredador-Presa.....	14
2.2 Biología y ecología del puma.....	16
2.2.1 Origen, evolución y clasificación taxonómica del puma.....	16
2.2.2 Descripción general de la especie.....	17
2.2.3 Distribución y hábitat.....	18
2.2.4 Comportamiento social, espacial y temporal	20
2.2.6 Hábitos alimentarios/ Presas.....	25
3. Objetivos.....	30
3.1 Objetivo general	30
3.2 Objetivos específicos.....	30
4. Hipótesis	30
5. Área de Estudio	31
5.1 Descripción del municipio y la sub provincia fisiográfica de La Gran Sierra Plegada, dentro de La Sierra Madre Oriental.....	31
5.2 Clima e hidrología.....	32
5.3 Uso del suelo, vegetación y flora	33
5.4 Fauna en el sitio de estudio	34
5.5 Contexto socio-económico.....	35
6. Materiales y Métodos	35
6.1 Diseño del muestreo	35
6.2 Diseño de la base de datos.....	38
6.3 Análisis de los patrones de actividad temporal	39
6.4 Análisis del traslape de los patrones de actividad temporal.....	40
6.5 Análisis de los patrones de actividad espacial	40

7. Resultados.....	43
7.1 Resultados del foto-trampeo	43
7.2 Patrones de actividad temporal del puma.....	45
7.3 Traslape de los patrones de actividad temporal del puma y sus presas potenciales....	46
7.3.1 Traslape del patrón de actividad del puma y el venado cola blanca	47
7.3.2 Traslape del patrón de actividad del puma y el pecarí de collar	47
7.3.3 Traslape del patrón de actividad del puma y el coatí.....	49
7.3.4 Traslape del patrón de actividad del puma y el armadillo de nueve bandas	49
7.3.5 Traslape del patrón de actividad del puma y el conejo.....	51
7.3.6 Traslape del patrón de actividad del puma y el pavo silvestre	51
7.3.7 Traslape del patrón de actividad del puma y el ganado bovino	53
7.3.8 Traslape del patrón de actividad del puma y el ganado equino	53
7.3.9 Traslape del patrón de actividad del puma y el ganado caprino	55
7.4 Patrones de actividad espacial.....	57
7.4.1 Relación de actividad espacial entre las presas silvestres y el puma.....	57
7.4.2 Relación de actividad espacial entre las presas domésticas y el puma	58
7.4.3 Relación de actividad espacial entre el ganado bovino y el puma.....	59
7.4.4 Relación de actividad espacial entre el ganado equino y el puma	60
7.4.5 Relación de actividad espacial entre el ganado caprino y el puma.....	61
8. Discusión y Conclusiones.....	62
8.1 Resumen general de los resultados de muestreo	62
8.2 Patrones de actividad temporal y traslape de actividad temporal	63
8.3 Patrones de actividad espacial.....	68
8.4 Implicaciones para el manejo y la conservación y perspectivas futuras	70
8.5 Conclusiones	73
9. Referencias	74

Índice de Ilustraciones

Ilustración 1 Esquema de las relaciones filogenéticas de la familia Felidae.....	16
Ilustración 2 Distribución del Puma.	18
Ilustración 3 Mapa de imagen satelital del polígono del sitio de estudio.....	31
Ilustración 4 Fotografía del relieve en el sitio de estudio.....	32
Ilustración 5 Fotografía del uso del suelo y la vegetación en el sitio de estudio.....	33
Ilustración 6 Venado cola blanca en el sitio de estudio.....	34
Ilustración 7 Zorra gris.....	34
Ilustración 8 Hembra de oso negro con cuatro crías en el sitio de estudio.....	34
Ilustración 9 Mapa con la ubicación d estaciones de cámaras trampa.	36
Ilustración 10 y 11 Mapa con las estaciones de cámaras trampa	37
Ilustración 12 Mapa de de las estaciones de cámaras trampa.....	38
Ilustración 13 Gráfica del número de eventos por especie.	44
Ilustración 14 Densidad de actividad del puma	45
Ilustración 15 Actividad del puma con el venado cola blanca y con pecarí.	48
Ilustración 16 Actividad del puma con el coatí y con el armadillo.....	50
Ilustración 17. Actividad del puma con el conejo y con el pavo	52
Ilustración 18 Actividad del puma con el ganado bovino y el ganado equino.....	54
Ilustración 19. Actividad del puma con el ganado caprino	55
Ilustración 20 Fotografías del puma y equinos en el mismo sitio	71

Índice de Tablas

Tabla 1 <i>Ámbito hogareño del puma en diferentes estudios.</i>	23
Tabla 2 <i>Dieta del puma en diferentes sitios de México</i>	27
Tabla 3 <i>Resumen de los modelos generados para el análisis espacial.</i>	42
Tabla 4 <i>Periodos de actividad del puma y sus presas potenciales.</i>	46
Tabla 5 <i>Modelos generados entre las presas silvestres y el puma</i>	57
Tabla 6 <i>Modelos generados entre las presas domésticas y el puma</i>	58
Tabla 7 <i>Modelos generados entre el ganado bovino y el puma</i>	59
Tabla 8 <i>Modelos generados entre el ganado equino y el puma</i>	60
Tabla 9 <i>Modelos generados entre el ganado caprino y el puma</i>	61
Tabla 10 <i>Número de eventos de puma en diferentes estudios en México.</i>	63
Tabla 11 <i>Coeficientes de traslape entre el puma y sus presas.</i>	56
Tabla 12 <i>Valor del efecto y valor de p de cada modelo seleccionado para cada grupo de presas y para cada presa doméstica.</i>	69
Tabla 13 <i>Número de eventos de depredación por puma y tipo de ganado en la zona de estudio.</i>	71

Resumen

Actualmente, las especies animales se extinguen a un ritmo 100 veces mayor que a la tasa histórica natural y el 61% de las especies de grandes carnívoros se encuentra dentro de alguna categoría de riesgo, el puma (*Puma concolor*) es una de éstas y las principales amenazas para sus poblaciones, son la pérdida y fragmentación de su hábitat por el cambio de uso de suelo, la pérdida de sus presas (por cacería y otros factores), y, finalmente, la cacería como resultado de la depredación de ganado.

El conflicto entre el puma y el ser humano por la ganadería tiene consecuencias económicas y políticas significativas para los dueños de las tierras con los que comparte el territorio. Este trabajo explora el comportamiento temporal y espacial del puma, así como las interacciones con sus presas potenciales silvestres y domésticas en el sur del estado de Nuevo León, México. Para esto, se colocaron 22 estaciones de cámaras trampa y se registraron todos los eventos independientes del puma y seis de las presas silvestres más comunes reportadas, además de añadir los eventos de tres de sus presas domésticas potenciales.

Para medir la actividad temporal del puma y sus presas, se ajustaron los valores de la hora de cada evento a estimadores de densidad en una distribución circular y se calculó un coeficiente de traslape temporal. Para evaluar la coincidencia de los patrones espaciales entre el puma y sus presas, se ajustaron modelos lineales generalizados. Se utilizó como variable predictora el número de eventos de las presas del puma, mientras que el número de eventos del puma en cada sitio de muestreo como la variable de respuesta.

El puma mostró un comportamiento con picos de actividad después del atardecer y antes del amanecer, como se encuentra en la literatura. El coeficiente de traslape temporal más alto fue con el armadillo de nueve bandas (*Dasypus novemcinctus*). Los valores más bajos fueron con el ganado caprino (*Capra a. hircus*). Respecto a la asociación espacial, los modelos mostraron poca evidencia de coincidencia y, excluyendo el modelo que relaciona la relación del ganado caprino con los eventos del puma, todos tuvieron una relación negativa. Solo el modelo que relaciona la actividad espacial de las presas silvestres con la del puma tuvo un valor de p significativo, eso puede indicar que el puma no tiene una preferencia de forrajeo en los sitios en los que se documentó una mayor cantidad de presas, y que las presas silvestres podrían evitar más al puma que las presas domésticas. Los resultados también sugieren que el puma tiene diferentes estrategias en su comportamiento temporal y espacial.

Algunas recomendaciones de manejo podrían ser: (a) Aumentar el número de presas silvestres y no cazarlas (b) adquirir y fomentar prácticas para volver al ganado más rentable, (c) aumentar la vigilancia del ganado con perros entrenados o incluso otras especies, y (d) reducir el pastoreo en zonas donde es notoria la presencia del puma u otros depredadores.

Abstract

In the current planetary crisis, animal species vanish 100 times faster compared to the natural extinction rate, and 61% of the species of large carnivores have declines in their populations, or have a risk of extinction. The puma (*Puma concolor*) is one of them, and the main threats to its populations include: Loss or degradation of its habitat, loss of its main prey (by hunting and other factors) and, finally, the hunting of puma individuals caused by the depredation of livestock.

The conflict between pumas and the human species caused by the predation of livestock, brings negative and significant economic consequences as well as political ones, to the owners of the livestock which the puma shares its territory with.

The objective of this thesis is to explore puma's temporal and spatial behavior, as well as the interactions between its principal natural and domestic prey, at south of the Nuevo León state, in Mexico. For this, 22 camera trap stations were placed in the study site, all independent events of pumas and its potential prey (natural and domestic ones) were registered.

To quantify the temporal activity of pumas and their prey, the value of the hour of each event were adjusted to a circular distribution, and then the coefficient of overlap between the prey distribution and the distribution of the puma was calculated. To evaluate the coincidence between the spatial behavior of pumas and its prey, the number of puma events were used as a response variable and the number of prey events were used as explanatory variables in generalized linear models.

Pumas at our study site had peaks in their daily activity patterns after dawn and before sunrise, as most of the literature shows. The highest overlap coefficient between pumas and its potential prey was with the nine banded armadillo (*Dasypus novemcinctus*), while the lowest overlap coefficient was with domestic goats (*Capra a. hircus*).

The models respecting the spatial association between pumas and its prey showed little evidence of coincidence and, all of the models excepting the one relating pumas and domestic goats showed a negative relationship. The only model which had a significant p value was the model that estimates a negative relationship between natural prey spatial behavior and puma's spatial behavior. This could suggest that pumas don't have a foraging preference at the sites where prey is more abundant, and that natural prey have better, or more noticeable avoidance behaviors towards pumas. The results of both analysis also suggest that pumas have different strategies regarding their temporal and spatial behaviors.

Key recommendations on management based on the results of this thesis are: (a) Increase and maintain natural puma prey, (b) Encourage actions that make livestock more profitable, (c) Improve vigilance and protection of livestock, and (d) Reduce livestock's foraging areas and schedules in which the presence of pumas is noticeable or higher.

1. Introducción

Actualmente los ecosistemas a nivel planetario se encuentran inmersos en un periodo de crisis y de degradación, esto es debido a diferentes cambios provocados por algunas actividades de los seres humanos. Entre las principales consecuencias de estos cambios, sobresale el cambio climático, la alteración a los ciclos biogeoquímicos de la tierra y sobre todo, el cambio de uso de suelo a escala global (Vitousek, 1994).

Por lo menos un 75% de la superficie terrestre ha sido transformada o alterada por las actividades del ser humano (Ellis & Ramankutty, 2008). En esta fase del planeta no se puede explicar ningún proceso o patrón ecológico sin considerar el rol del ser humano en estos, de tal manera que se ha empezado a utilizar el término “Antropoceno” para definir la etapa por la que pasa la biósfera actualmente (Ellis, 2015).

Este cambio global afecta a todas las especies de una u otra forma. De manera particular los ecosistemas están sujetos a la defaunación (Dirzo et al., 2014) lo que significa que está disminuyendo su diversidad en especies de animales así como también existen pérdidas severas en las abundancias de estos. Este fenómeno es tan grave, que está siendo considerado como la sexta extinción masiva. Actualmente las especies de animales se extinguen a un ritmo 100 veces mayor al ritmo natural, el número de especies de vertebrados que se han extinguido en el último siglo debieron de haber tardado en desaparecer a un ritmo natural entre 800 y 10,000 años (Ceballos et al., 2015).

Puntualmente, la situación de los vertebrados se ha considerado por los especialistas como dramática. Entre los años 1970 y el 2010 el tamaño de las poblaciones de más de 10,300 especies de vertebrados se ha reducido en aproximadamente un 52% (Rouse, 2013). En especial el grupo de los grandes carnívoros (especies del orden *Carnivora* con un peso mayor a 15 kg) es uno de los más afectados.

El 61% de las 31 especies de grandes carnívoros se encuentran dentro de alguna categoría de riesgo de la IUCN y un 77% de ellos tienen constantes y alarmantes pérdidas en sus poblaciones, así como actualmente sólo se encuentran en el 47% de su rango histórico de distribución (Ripple et al., 2014). El puma es una de estas especies, y la pérdida o reducción de sus poblaciones implica serios desajustes en las dinámicas de los ecosistemas (Ripple et al., 2014), pues además de regular las poblaciones de herbívoros (Ripple & Beschta, 2006) también cumplen con roles adicionales como la dispersión de semillas (Sarasola, Zanón-Martínez, Costán, & Ripple, 2016) así como de proveer recursos a comunidades de invertebrados (Barry et al., 2018). Por todo lo anterior, es que se son considerados como “ingenieros del ecosistema” y es importante conservar sus poblaciones. Las mayores amenazas a las poblaciones del puma son: la pérdida y fragmentación de su hábitat por el cambio de uso de suelo, la cacería de sus presas silvestres, la cacería furtiva y finalmente la cacería en consecuencia del conflicto con los seres humanos, particularmente detonado por la depredación de ganado (Hornocker & Negri, 2009b; Nielsen et al., 2015)

El conflicto entre las especies de grandes carnívoros y el ser humano tienen una gran variedad de aristas y factores, muchos de estos probablemente son tan antiguos como nuestra misma especie. La competencia por algunos recursos, como el espacio, las presas silvestres y animales domésticos ha sido suficiente para generar conflictos a lo largo de la historia (Treves & Karanth, 2003). Los grandes carnívoros al igual que los seres humanos se alimentan de una dieta alta en proteínas, generalmente provenientes de otros animales y ambos (humanos y mamíferos carnívoros) necesitan amplias extensiones de territorio para mantener poblaciones estables. Este conflicto por recursos se ha incrementado por el aumento exponencial de la población humana, así como por la dramática pérdida de biodiversidad y el cambio de uso de suelo.

El histórico conflicto entre humanos y carnívoros ha sucedido en diferentes instancias e intensidades, desde el consumo de cultivos, la competencia por animales de caza (Reynolds & Tapper, 1996), la pérdida de aves de corral, pérdidas de ganado y animales domésticos de grande talla, hasta el ataque a los seres humanos en algunas situaciones (Treves & Naughton-Treves, 1999).

Actualmente este conflicto ambiental es más común y propenso a suceder por la depredación de ganado, que además tiene importantes aristas económicas debido a que la pérdida de ganado por la depredación afecta gravemente a las finanzas de los ganaderos de todo tipo alrededor del mundo. Estos daños ascienden hasta miles de dólares al año (Bagchi & Mishra, 2006; Hemson, Maclennan, Mills, Johnson, & Macdonald, 2009; Patterson, Kasiki, Selemo, & Kays, 2004; Sangay & Vernes, 2008). En México las afectaciones por depredadores como el jaguar se han contabilizado de manera cualitativa y representan pérdidas de alrededor de 15,000 dólares al año (Hernández-SaintMartín, 2009; Ortega, 2006). En la zona de estudio donde se realizó este trabajo, la depredación de ganado por carnívoros en un periodo de 18 años (1992-2010) generó una pérdida de 134,253 dólares (Peña-Mondragón & Castillo, 2013), de este total, se le atribuyen 17,357 dólares en el mismo periodo de tiempo sólo al ganado depredado por el puma.

Este conflicto tiene implicaciones políticas importantes (Treves & Karanth, 2003), porque los intereses de diferentes grupos como los ganaderos, el gobierno, los ambientalistas y los manejadores de fauna silvestre son diferentes y por ende las propuestas para solucionar este conflicto suelen ser radicalmente diferentes entre un grupo y otro. Prueba de esto son las diferentes formas con las que se ha tratado de solucionar el conflicto en el pasado.

Otros estudios (Peña-Mondragón & Castillo, 2013) muestran que conocer las actitudes de las personas a profundidad nos pueden dar un horizonte más amplio para entender las particularidades del conflicto y para generar soluciones propuestas por las personas que viven este conflicto, como por ejemplo, en sus prácticas de manejo del ganado (Peña-Mondragón et al. 2016).

Este trabajo analiza esta problemática ambiental desde una perspectiva ecológica, para entender cuáles son las diferencias en la relación depredador-presa del puma con especies de presas silvestres y con especies de presas domésticas, en la dimensión temporal y la dimensión espacial.

2. Marco teórico

2.1 Modelos y teorías relevantes sobre la relación de Depredador-Presa

La depredación se define como el consumo de un organismo a otro, en donde la presa se encuentra viva al momento del ataque del depredador. Existen varios modelos que explican las dinámicas entre depredadores y presas, la más conocida es la del modelo de Lotka-Volterra (Volterra, 1926; Lotka, 1932) que postula desde una perspectiva de poblaciones (abundancia de presas y depredadores) la oscilación de éstas a lo largo del tiempo.

Como este trabajo pretende hacer un análisis sobre el comportamiento temporal y espacial del puma y sus presas, los modelos y teorías más adecuados se enuncian enseguida:

La teoría del forrajeo óptimo: Esta teoría trata de predecir las estrategias de forrajeo de los depredadores, basándose en los siguientes supuestos:

- El comportamiento de forrajeo que tienen los depredadores actuales es aquel que ha sido favorecido por la selección natural en el pasado, pero también es aquel comportamiento que beneficia más al estado físico actual del depredador (Begon, Townsend, & Harper, 2005).
- Los depredadores buscan maximizar la ganancia energética. De acuerdo con la teoría, el puma debería de elegir constantemente a las presas que le requiera menos esfuerzo de encontrar, cazar y consumir para conseguir la mayor cantidad de energía (Stephens, Ydenberg, & Brown, 2007).

De igual manera, las presas tienden a evitar a sus depredadores por medio de comportamientos favorecidos a través del tiempo por la selección natural como la segregación temporal o espacial.

MacArthur y Pianka (1966) generaron un **modelo de “dieta óptima”** a partir de la teoría del forrajeo óptimo, que se plantea de la siguiente forma:

- Si un depredador ya forrajea y consume ciertas presas que le brindan una ganancia energética, sólo debería añadir más presas a su dieta y generalizar sus estrategias de forrajeo cuando la ganancia energética neta aumente.
-

A su vez, este modelo trae consigo las siguientes predicciones:

- Los depredadores que pasan menos tiempo “manejando” (matando y consumiendo) a sus presas, y pasan más tiempo buscándolas, suelen ser generalistas.
- Los depredadores que pasan menos tiempo buscando a sus presas, y pasan más tiempo “manejando” a sus presas, suelen ser especialistas.
- En ambientes poco productivos (con pocas presas o con mucha competencia por ellas) los depredadores suelen tener una dieta generalista. Mientras que en los ambientes muy productivos (con muchas presas y/o poca competencia), suelen ser especialistas.
- Si los diferentes tipos de presas se distribuyen en diferentes hábitats, las predicciones anteriores suelen cumplirse menos, y los depredadores suelen volverse especialistas de aquella presa que sea más abundante.

La teoría del forrajeo óptimo y el modelo de dieta óptima son relevantes para este trabajo porque junto con las características biológicas y ecológicas del puma, ayudan a entender qué tipo de relaciones espaciales y temporales fomentarían o disminuirían la depredación del ganado.

2.2 Biología y ecología del puma

2.2.1 Origen, evolución y clasificación taxonómica del puma

El puma inicialmente fue clasificado como *Felis Concolor* (Linnaeus, 1771) pertenece al orden *Carnivora*, a la familia *Felidae* (gatos) y a la sub-familia *Felinae* (gatos pequeños), ahora se encuentra dentro del género *Puma* (Ilustración 1) y basado en diferencias morfológicas se reconocen por lo menos 30 subespecies en toda su distribución, de la cuales, seis se encuentran en México (Goldman,1936; Currier, 1983; Jennings, 2009).

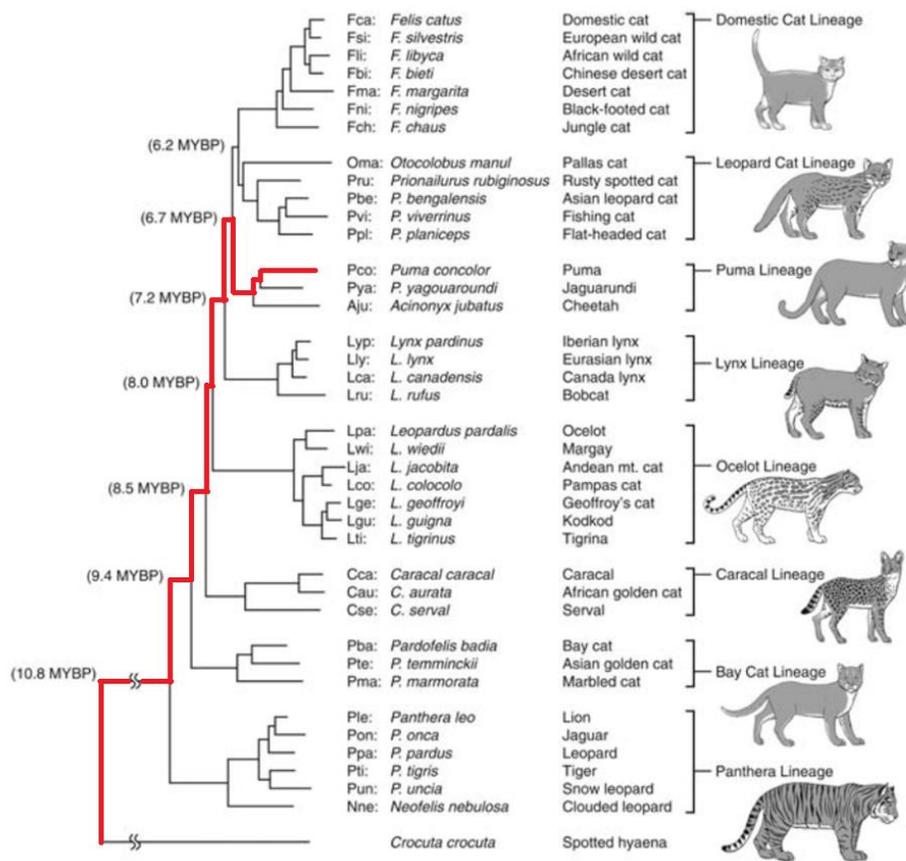


Ilustración 1 Esquema de las relaciones filogenéticas de la familia *Felidae*, donde aparece el linaje del puma. Tomado de (Hornocker & Negri, 2009).

2.2.2 Descripción general de la especie

El puma es el integrante más grande de la sub-familia *Felinae* y es el quinto felido (familia *Felidae*) más grande (Hunter, 2011). El tamaño promedio desde la cabeza hasta el principio de la cola vertebral es de entre 86 y 168 centímetros, tiene una cola larga y robusta que en promedio mide entre 60 y 97 centímetros. Su peso varía entre los 23 y 57 kilogramos en las hembras adultas y entre 39 y 80 kilogramos en machos adultos, existen registros extraordinarios de ejemplares que llegaron a pesar hasta 120 kilogramos (Hunter, 2011; Jennings, 2009), estas condiciones son variables de acuerdo al sitio geográfico que se aborde.

El tamaño y la coloración del puma varía dependiendo de la subespecie. Las que habitan en climas templados suelen ser más grandes que las subespecies neotropicales, y tienden a tener un pelaje más grueso y largo (Jennings, 2009) de una coloración grisácea o arenosa. A diferencia, el pelaje de las subespecies neotropicales suelen ser de menor tamaño y con una coloración café rojiza y un pelaje menos denso y largo (Ceballos & Oliva, 2005; Hunter, 2011), el vientre, la garganta y el pelaje que recubre la mandíbula inferior es de color blanco en todas las subespecies.

2.2.3 Distribución y hábitat

El puma es uno de los vertebrados con mayor rango de distribución del mundo, y es el mamífero terrestre con la distribución más amplia en el hemisferio occidental (Ilustración 2). Su rango se extiende desde el Sur-Oeste de Canadá, el Oeste y el centro de Estados Unidos, por todo México y Centro América, hasta el Sur de Argentina y Chile (Sunquist & Sunquist, 2002).

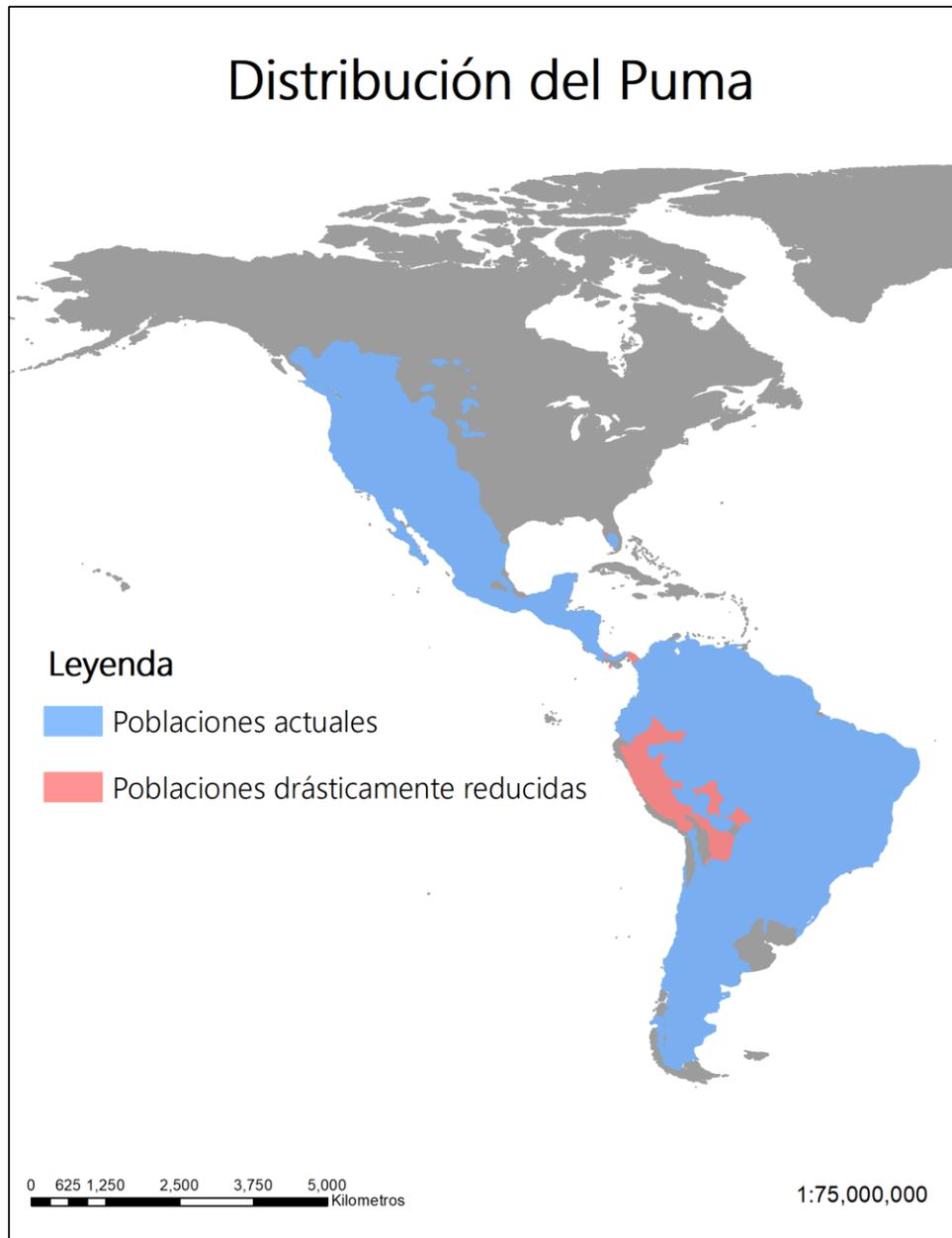


Ilustración 2 Distribución del Puma (*Puma concolor*) modificado de IUCN (2017).

Dentro de su extensa distribución, el puma se encuentra en una amplia variedad de hábitats, siempre y cuando le brinde alguna cobertura para ocultarse y asechar a sus presas (Jennings, 2009), como bosques templados, selvas secas, selvas lluviosas, matorrales e incluso desiertos, pantanos y humedales. El relieve también juega un papel importante para la selección del hábitat, ya que prefiere paisajes accidentados y terrenos escabrosos (Dickson & Beier, 2002; Dickson, Roemer, McRae, & Rundall, 2013; Jennings, 2009).

En algunos sitios se ha documentado que prefiere utilizar hábitat riparios en vez de hábitats abiertos (como pastizales), e incluso prefieren los hábitat riparios en vez de bosques cerrados de otro tipo de vegetación (Dickson, Jenness, & Beier, 2005). Aunque sí se encuentra en zonas con pendientes pronunciadas, evita transitarlas. Esto se asocia a que busca reducir el costo energético de moverse (Dickson et al., 2005).

Es una especie flexible y tolerante a la perturbación humana en el paisaje, se ha documentado que los pumas que habitan en sitios rurales eventualmente dejan de evitar elementos antropogénicos mientras se vuelven más comunes en su entorno (Knopff, Knopff, Boyce, & St. Clair, 2014). Incluso hay estudios que evidencian la preferencia del puma por sitios medianamente perturbados (Gray, Wilmers, Reed, & Merenlender, 2016) esto puede deberse a ciertas características de estos paisajes, como el tamaño de los parches de vegetación. Por ejemplo, si estos parches de bosque son de tamaño mediano el área de borde es mayor que en parches grandes, lo que permite que los pumas asechen a sus presas en vegetación abierta desde los parches de vegetación cerrada (Elbroch & Wittmer, 2012; Laundré & Loxterman, 2007).

Aunque existen pocos estudios sobre la selección del hábitat del puma en México, este está presente en prácticamente todos los tipos de vegetación natural, aunque se considera que son más abundantes en los bosques de coníferas y encinos del norte de la República. Habita desde el nivel del mar hasta los 3500 msnm pero está mejor representado entre los 1500 y 2500 msnm (Ceballos & Oliva, 2005).

Los estudios realizados en México sobre el uso del hábitat del puma muestran que es una especie que se adapta a casi cualquier tipo de vegetación (Lorenzana Pina, Castillo Gamez, & Lopez-Gonzalez, 2004) otros estudios muestran que prefiere sitios con una altitudes mayores a los 1500 msnm, con bosques de encino-pino y cercanos a pendientes pronunciadas (aunque de nuevo, no transitan por ellas) (Monroy-Vilchis & Soria-Díaz, 2013).

2.2.4 Comportamiento social, espacial y temporal

El puma, como la gran mayoría de las especies de félidos, es un carnívoro solitario (sólo dos de 37 especies de la familia felidae no lo son) (D.W; Macdonald, Loveridge, Melorose, Perroy, & Careas, 2010). Estos se caracterizan por no cooperar en la obtención de recursos, es decir, no cazan juntos, no defienden recursos de manera cooperativa ni atraen parejas para reproducirse de manera cooperativa, así como tampoco crían a sus cachorros en conjunto (Caro, 1989).

El que sea un animal solitario no significa que no sea social hasta cierto grado o que no tenga comportamientos sociales establecidos. Por el contrario, el puma habita en un sistema de “tenencia de la tierra” (land-tenure) en el que regula su densidad por medio de la territorialidad, la comunicación química y la segregación temporal más que por la confrontación directa. Los individuos establecen territorios bien delimitados. Los machos seleccionan y protegen territorios muy amplios que generalmente abarcan aquellos ocupados por varias hembras (Seidensticker, Hornocker, Wiles, & Messick, 1973).

Este sistema de ocupación del territorio puede ser entendido a partir de de la hipótesis de la dispersión de recursos (Macdonald, 1983), la cual predice que mientras la abundancia de un recurso en cierto territorio sea alta, el costo de compartir este territorio se reduce y viceversa, es decir, no es necesario que el puma se agrupe para consumir o cooperar para cazar si un recurso está bien distribuido y es abundante (Elbroch, Lendrum, Quigley, & Caragiulo, 2016). En territorios donde los recursos son escasos o estacionales, el puma tendría que compartir con otros individuos de su misma especie o aumentar su rango de movimiento.

Esto también puede explicar por qué se piensa que el tamaño del ámbito hogareño está determinado por la productividad primaria del hábitat y por la abundancia de presas (Jennings, 2009).

Estudios recientes muestran que los casos de interacciones entre pumas adultos pueden llegar a ser hasta 26 al año, aunque nunca son cooperativas, por lo que se sigue considerando al puma como un carnívoro solitario, pero social a fin de cuentas (Elbroch & Quigley, 2016). Estas interacciones se dan generalmente en sitios donde hay presas (animales muertos) y los individuos pueden compartir el mismo recurso, esto reafirma la hipótesis de la dispersión de recursos, ya que el costo de una confrontación, en la que un individuo puede salir lastimado, es más alto que la de compartir un recurso. A su vez estos estudios mencionan que la mayoría de las interacciones entre individuos de la misma especie (no necesariamente en sitios con presas muertas) son entre machos y hembras, así como entre hembras y hembras, mientras que las interacciones entre machos son escasas.

Otros estudios (Logan & Sweanor, 2001) señalan que por lo menos el 75% de las interacciones entre machos y hembras estaban impulsadas por rituales de apareamiento y que el 29% de las interacciones entre macho y macho resultaron en la muerte de por lo menos uno de los machos. Esto permite pensar que el puma tiene comportamientos sociales complejos y que existen varias maneras de medir estos comportamientos. Una manera de entender los comportamientos sociales y la distribución de las poblaciones en el espacio es midiendo el ámbito hogareño de los individuos.

No existe un consenso sobre el tamaño normal del ámbito hogareño del puma, como se menciona anteriormente, parece estar relacionado con la productividad primaria del sitio y que generalmente se relaciona con con la abundancia de presas, aunque podría estar relacionado con otros factores, como la perturbación o el relieve, por lo que generalmente cada sitio de estudio muestra resultados diferentes, y sitios parecidos muestran resultados similares (Ver tabla 1).

En el norte de Estados Unidos, en áreas con relieves abruptos y elevaciones mayores a los 1800 msnm se ha registrado que los pumas tienen un ámbito hogareño promedio de 571 km² para machos y de 210 km² para hembras (Lendrum et al., 2014), y varias hembras sobrelapan en cierta medida sus territorios, mientras que los machos llegan a abarcar casi por completo varios territorios de distintas hembras. En otros estudios al sur oeste de Estados Unidos se calculó que las hembras tienen un ámbito hogareño anual promedio de 93 km² y los machos de 363 km² en promedio (Dickson & Beier, 2002).

En Chamela, México en sitios con altitudes menores a los 500 msnm y con vegetación de selva baja caducifolia en su gran mayoría, las hembras de puma sin cachorros tienen un ámbito hogareño de alrededor de 25 km² en temporada de secas y alrededor de 60 km² en temporada de lluvias. Por su parte los machos tienen un ámbito hogareño de alrededor de 60 km² durante la temporada de secas y de 90 km² aproximadamente durante la temporada de lluvias. En este sitio las hembras tienen un sobrelapamiento de ámbito hogareño, al igual que con los machos aunque en menor medida entre los machos (Núñez, Miller, & Lindzey, 2002).

En selvas lluviosas tropicales al sur de México las hembras tienen un ámbito hogareño promedio anual de 34.3 km² y los machos de entre 72 km² y 85.2 km² (De la Torre, Núñez, & Medellín, 2017).

Tabla 1 *Ámbito hogareño del puma en diferentes estudios.*

Estudio	Sitio	Tamaño del ámbito hogareño para machos	Tamaño del ámbito hogareño para hembras
Lendrum et al. 2014	Norte de Wyoming, Estados Unidos.	571 km ² promedio al año.	210 km ² promedio al año.
Dickson & Beier, 2002	Sur de California, Estados Unidos.	363 km ² promedio al año.	93 km ² promedio al año.
Núñez, Miller, & Lindzey, 2002	Chamela, Jalisco, México.	60 km ² durante secas. 90 km ² durante lluvias.	25 km ² durante secas. 60 km ² durante lluvias.
De la Torre, Núñez, & Medellín, 2017	Selva Lacandona, México.	Entre 72 km ² y 85.2 km ²	34 km ² promedio al año.

Así como el puma divide y utiliza al espacio de manera estratégica, también tiene comportamientos y estrategias temporales. Por lo general, el puma exhibe comportamientos crepusculares y nocturnos, la mayoría de sus desplazamientos y su forrajeo lo realiza durante la noche mientras está oscuro (Ceballos & Oliva, 2005; Hunter, 2011; Jennings, 2009).

Existe evidencia de que uno de los factores que dictan el comportamiento temporal de las especies de carnívoros (especialmente de félidos) es la actividad y el comportamiento temporal de sus presas (Carrillo, Fuller, & Saenz, 2009; Mendes Pontes & Chivers, 2007). Esto significa que los depredadores se mueven a las horas en las cuales es más probable encontrar a sus presas y existe una relación entre las presas que se encuentran en la dieta de algunos félidos y los patrones temporales de éstos (Karanth & Sunquist, 2000) .

Generalmente el puma ajusta sus patrones temporales (o sus patrones de actividad) de tal manera que estos patrones temporales se sobrelapan en gran medida al de presas como el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), el peccari de collar (*Tayassu tajacu*) (Gutiérrez-González & López-González, 2017; Hernández-Saintmartín et al., 2013; Monroy-Vilchis, Zarco-González, & Soria-Díaz, 2016), el armadillo de nueve bandas (*Dasypus novemcinctus*), el venado temazate (*Mazama temama*) (Pérez Elizalde, Ávila Nájera, Chávez, Lazcano Barreto, & Mendoza, 2016) y en sudamérica con el capibara (*Hydrochoerus hydrochaeris*). En varios casos, el sobrelapamiento temporal con estas especies se da en el mismo sitio (Harmsen, Foster, Silver, Ostro, & Doncaster, 2011; Porfirio, Sarmiento, Foster, & Fonseca, 2017). Varios de estos estudios han encontrado que animales domésticos como el ganado bovino pueden tener una mayor relación (o sobrelapamiento) que las presas silvestres disponibles en ese sitio.

Actualmente existe un debate acerca del efecto de la presencia de otros depredadores como el jaguar en la actividad del puma. Algunos estudios argumentan que existe una segregación temporal en la actividad diaria de estos félidos (Romero-Muñoz, Maffei, Cuéllar, & Noss, 2010), mientras que otros encuentran que incluso éstos tienen patrones temporales sumamente parecidos (Gutiérrez-González & López-González, 2017; Hernández-Saintmartín et al., 2013; Porfirio et al., 2017). Esto último sugiere que éstos depredadores deben de tener otras estrategias como la diversidad en su dieta o segregación espacial para evitar competir entre sí.

Otro tipo de comportamiento temporal encontrado en el puma es la segregación temporal con las actividades humanas, por ejemplo, en ambientes perturbados o antropizados los pumas evitan áreas con elementos como edificios y caminos durante el día, y las utilizan más durante la noche (Knopff et al., 2014).

2.2.6 Hábitos alimentarios/ Presas

Como todos los félidos, el puma es un carnívoro estricto que se alimenta exclusivamente de la carne de otros animales (Macdonald et al., 2010). El puma está adaptado para ser una especie ágil y rápida, aunque no para sostener persecuciones largas, esto probablemente está relacionado a que habita en sitios en donde la cobertura vegetal y topográfica le permiten acechar sin ser detectado. Esto se complementa con su habilidad de someter a presas fuertes y más grandes que él (Hornocker & Negri, 2009b). El tamaño y la fuerza de sus músculos craneales, junto con sus caninos filosos le permiten matar a sus presas de manera rápida, generalmente clavando los caninos en la tráquea de las presas (Hornocker & Negri, 2009).

Debido a que caza principalmente en la oscuridad, tiene una alta sensibilidad visual en situaciones con poca luz, además, la capacidad olfativa y auditiva del puma es importante para encontrar y asechar a sus presas (Hornocker & Negri, 2009b). Esto representa una ventaja sobre sus presas durante la noche y antes del amanecer.

Un carnívoro especialista (o selectivo) es aquel que presenta una frecuencia de consumo mayor a una presa en específico, a la frecuencia con la que se encuentra esa presa en su ambiente (Chesson, 1978). En cambio, un carnívoro oportunista presenta diferentes presas en frecuencias similares dentro de su dieta.

Al extremo norte de su distribución su dieta se compone principalmente por miembros del género *Odocoileus* como el venado bura (*Odocoileus hemionus*) y el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), así como miembros del género *Cervus* como el uapití o *elk* (*Cervus canadensis*) al igual que la presencia del alce (*Alces alces*) dentro de su dieta. Con frecuencia también se encuentra al borrego cimarrón (*Ovis canadensis*) y al berrendo (*Antilocapra americana*) sobre todo en sitios en donde sus densidades son altas.

En México y en regiones neotropicales la dieta del puma suele ser más diversa e incluye a presas más pequeñas que en regiones templadas, esto puede deberse a la disponibilidad de las presas, al tipo de hábitat e incluso para evitar la competencia con el jaguar (Iriarte, Franklin, Johnson, & Redford, 1990).

Al norte de México se han observado patrones similares en la dieta del puma en su distribución al sur de Estados Unidos. Las especies que aparecen con más frecuencia en su dieta en esta región son el venado cola blanca y el venado bura con la aparición ocasional del borrego cimarrón (Cassaigne et al., 2016; Rosas-Rosas, Valdez, Bender, & Daniel, 2003). La aparición del pecarí de collar (*Pecari tajacu*) dentro de la dieta del puma parece incrementarse mientras más al centro del continente se encuentre, que es donde éste animal es más abundante y la densidad de cérvidos disminuye, aunque raras veces supera la presencia del venado dentro de la dieta del puma donde se encuentran ambos en densidades similares.

Desde el norte de México, la dieta del puma se comienza a diversificar aunque esto es más evidente desde el centro de México, donde se encuentran con mayor frecuencia presas de menor talla como conejos y armadillos así como miembros de la familia procyonidae (J. de la Torre & de la Riva, 2009; Gómez-Ortiz & Monroy-Vilchis, 2013; Monroy-Vilchis, Gómez, Janczur, & Urios, 2009; Núñez, Miller, & Lindzey, 2000).

Tabla 2 *Dieta del puma en diferentes sitios de México*

Región de México	Bioma	Presas Masa relativa consumida (%)	Ganado en la dieta	Estudio
Noroeste Sonora	Semi-Árido Matorrales Selva seca	Borrego Cimarrón (45%) Lagomorphos (19%) Venado (17%) Pecarí de collar (11%)	Nulo	(Rosas-Rosas et al., 2003)
Noroeste Sonora	Semi-Árido Matorrales Selva seca	Venado cola blanca (72%) Vaca/Becerro (20%) Pecarí de collar (2%) Tortuga (4%) Lagomorphos (1%)	Alto	(Cassaigne et al., 2016)
Noreste San Luis Potosí	Tropical Huasteca Selva seca	Venado cola blanca (52%) Conejos (11%) Pavón norteño (9%) Pecarí de collar (8%) Coatí (4%) Mapache (4%) Venado temazate (3%)	Nulo	(Hernández-SaintMartín et al., 2015)
Centro Aguascalientes	Semi-Árido Chaparrales Bosques de Encino	Venado cola blanca (36%) Caballo (11%) Pecarí de collar (11%) Mapache (9%) Vaca/Becerro (8%) Lagomorphos (6%) Zorrillo (Macroaura) (6%) Coyote (3%) Guajolote de monte (3%) Tlacuache (3%)	Alto	(J. de la Torre & de la Riva, 2009)
		Venado cola blanca (66%)		

Centro Jalisco	<u>Selva</u> seca	Armadillo de nueve bandas (11%) Pecarí de collar (9%) Iguana negra (5%) Coatí (5%)	Nulo	(Núñez et al., 2000)
Centro Estado de México	Templado Pino-Encino Selva seca Pastizales introducidos	Armadillo de nueve bandas (50%) Coatí (16%) Venado cola blanca (7%) Cabra (5%) Vaca/Becerras (5%)	Bajo	(Gómez-Ortiz & Monroy-Vilchis, 2013)
Centro San Luis Potosí	Selva Tropical Mediana	Pecarí de collar (45%) Tlacuache (12%) Venado temazate (10%) Cabra (7%) Mapache (6%) Venado cola blanca (6%) Armadillo de nueve bandas (3%) Coatí (3%) Conejo (3%)	Bajo	(Rueda, Mendoza, Martínez, & Rosas-Rosas, 2013)
Sur Campeche Calakmul	Selva semi-lluviosa Selva seca	Venado temazate (10) Coatí (4) Pecarí de collar (2) Armadillo (1) Aguti (1) Tlacuache (1) *Número de presas identificadas	Nulo	(Aranda & Sánchez-cordero, 1996)

El consumo de ganado por el puma y otros depredadores es un fenómeno que cada vez ocurre de manera más frecuente, la tabla 2 muestra la presencia del ganado en su dieta.

Se ha sugerido que la depredación de animales domésticos se debe a que en algunos sitios las poblaciones de presas silvestres son tan bajas como para que sea más probable encontrar presas domésticas. Un estudio (Khorozyan et al. 2015) que utilizó meta-datos de publicaciones científicas sobre depredación de ganado encontró que existe una probabilidad alta de que los félidos depreden al ganado bovino cuando la biomasa de las presas silvestres es menor a 812.41 ± 1.26 kilogramos por kilómetro cuadrado y la probabilidad de depredación de borregos y cabras aumenta cuando la bio-masa de las presas silvestres es menor a 544.57 ± 1.19 kilogramos por kilómetro cuadrado.

Existen otros estudios (Lowrey, Elbroch, & Broberg, 2016) que argumentan que más que la probabilidad aleatoria de encontrar a cierta presa sea alta y esto propicie la depredación, es más importante tomar en cuenta las diferencias en el comportamiento de forrajeo y la elección del animal al depredar a cierta especie, como lo sugieren los supuestos del modelo de la dieta óptima. Así como los depredadores seleccionan a los individuos más débiles dentro de un grupo o a las especies más vulnerables, también seleccionan al ganado sobre otras presas silvestres aunque las primeras se encuentren en menor disponibilidad, debido a que evolutivamente pueden estar menos adaptadas al medio en el que habitan los depredadores (Cunningham, Gustavson, Ballard, & Ballard, 1999).

Hay diversos factores biológicos que pueden influir en la depredación de ganado y probablemente la combinación de estos factores en diferentes circunstancias aumentarán o disminuirán el riesgo a que este fenómeno suceda, más que un factor impere sobre otros. Entre estos factores se encuentran: la salud y el status físico de los individuos de puma, las particiones espaciales y de recursos entre pumas y jaguares (u otros depredadores) y la abundancia y distribución de sus presas silvestres (Polisar et al., 2003).

3. Objetivos

3.1 Objetivo general

Describir las interacciones temporales y espaciales del puma con sus presas potenciales silvestres y domésticas para identificar situaciones de riesgo y generar propuestas y recomendaciones de manejo que contribuyan a la resolución del conflicto y la conservación del puma.

3.2 Objetivos específicos

- Describir la actividad temporal del puma y de sus presas potenciales.
- Describir la actividad espacial entre el puma y de sus presas potenciales.
- Generar recomendaciones para el manejo con base en los resultados encontrados.

4. Hipótesis

El puma es un depredador oportunista que busca maximizar los encuentros con todas sus presas para obtener la mayor ganancia energética posible.

Las presas silvestres tienen comportamientos espaciales y temporales evasivos que han sido reforzados a lo largo del tiempo por la selección natural, mientras que las presas domésticas no tienen tales comportamientos evasivos.

Por lo que se espera que:

- Las presas silvestres tendrán un efecto negativo sobre la presencia del puma.
- Las presas domésticas tendrán un efecto positivo en la presencia del puma.
- Las presas silvestres tengan menos relación (sobre lapamiento) temporal con el puma que las presas domésticas.

5. Área de Estudio

5.1 Descripción del municipio y la sub provincia fisiográfica de La Gran Sierra Plegada, dentro de La Sierra Madre Oriental

El área de estudio se encuentra una propiedad privada con una extensión de 6000 ha en el municipio de Aramberri en el sur del estado de Nuevo León (Ilustración 3). Dentro de la sub-provincia fisiográfica de La Gran Sierra Plegada dentro del macizo montañoso que forma parte de la Sierra Madre Oriental entre los límites del estado de Nuevo León y Tamaulipas.

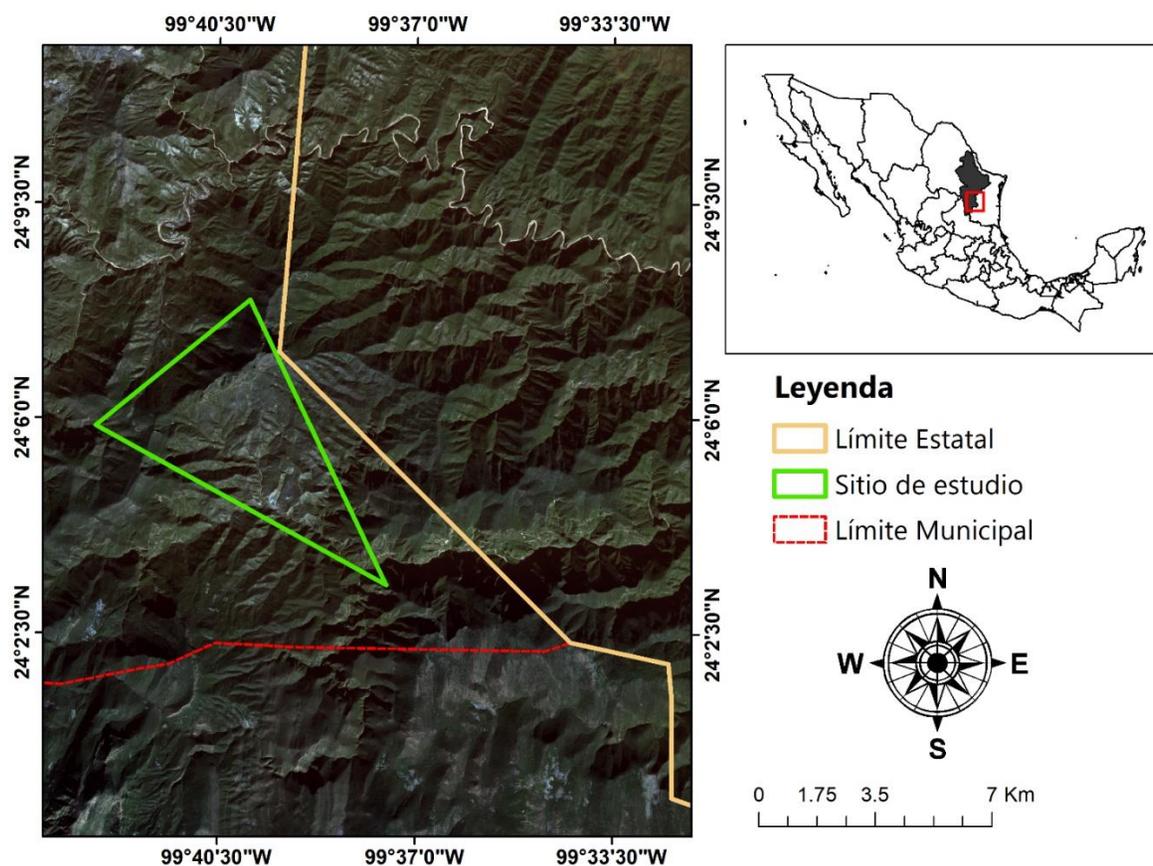


Ilustración 3 Mapa de imagen satelital del polígono del sitio de estudio.

El paisaje se caracteriza por tener terrenos sumamente accidentados y picos altos (Ilustración 4) que alcanzan en promedio los 2,000 msnm y donde se ubican algunos de los picos más altos del estado de Nuevo León con más de 3,500 msnm (INEGI, 1986).

5.2 Clima e hidrología

En el municipio predominan climas semi-secos, semicálidos, secos semicálidos y semicálidos subhúmedos con lluvias en verano, templados subhúmedos con lluvias en verano. Presenta temperaturas que varían de los 12 a los 20 °C y de 300 a 1000 mm de precipitación anual.

Los ríos principales en el municipio son el río San Fernando-Soto la Marina, El Salado y Río Blanco.



Ilustración 4 Fotografía del relieve en el sitio de estudio

5.3 Uso del suelo, vegetación y flora

En el municipio el 9% de la cobertura es de Agricultura, un 44% corresponde a bosques, otro 44% corresponde a matorrales y un 3% a pastizales (INEGI 2009).

En las zonas altas del sitio de estudio la vegetación está compuesta principalmente por bosques de pinos, encinos, bosques mixtos de pino-encino o encino-pino y otros tipos de coníferas como cedros (Ilustración 5).

En los cañones, zonas intermedias y bajas se encuentran parches de vegetación de matorral espinoso tamaulipeco. En los ríos se encuentran especies asociadas a ecosistemas ribereños como el liquidambar y el ahuehuete.



Ilustración 5 Fotografía del uso del suelo y la vegetación en el sitio de estudio.

5.4 Fauna en el sitio de estudio

Dentro de la fauna representativa del sitio de estudio se encuentran especies de reptiles como la lagartija caimán norteña (*Gerrhonotus infernalis*), la víbora de cascabel de diamantes (*Crotalus atrox*) y la víbora de cascabel de las rocas tamaulipeca (*Crotalus morulus*). De aves como el Choncho (*Penelope purpurascens*), el aguililla gris (*Buteo plagiatus*), la aguililla cola roja (*Buteo jamaicensis*), el pavo de monte o guajolote norteño (*Meleagris gallopavo*), el pavito de alas blancas (*Myioborus pictus*). Mamíferos como el gato montés (*Lynx Rufus*), el tlacuache (*Didelphis virginiana*), la zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*) (Ilustración 7) la ardilla de Nuevo León (*Scirus alleni*), el oso negro (*Ursus americanus*) (Ilustración 8), el cacomixtle norteño (*Bassariscus astutus*), el pecarí de collar (*Pecari tajacu*), el venado cola blanca *Odocoileus virginianus*) (Ilustración 6), el jaguar (*Panthera onca*), el margay (*Leopardus wiedii*) y el puma (*Puma concolor*).

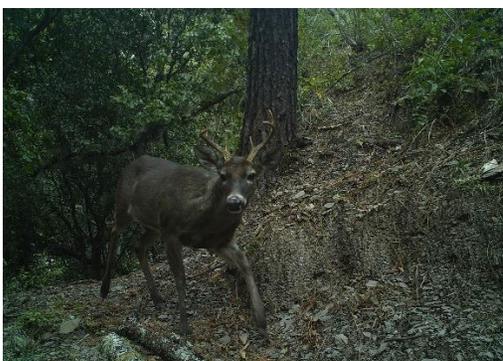


Ilustración 6 Venado cola blanca en el sitio de estudio.



Ilustración 7 Zorra gris



Ilustración 8 Hembra de oso negro con cuatro crías en el sitio de estudio.

Imágenes del Proyecto Carnívoros de México de ENES-IIES

5.5 Contexto socio-económico

Según la CONAPO (2015), el municipio de Aramberri presenta un alto grado de marginación y aproximadamente el 70% de la población vive en situación de pobreza. Las principales actividades económicas de la zona son la ganadería, la agricultura y el aprovechamiento forestal (INEGI, 2010).

6. Materiales y Métodos

6.1 Diseño del muestreo

Para este estudio fueron utilizadas cámaras trampa (modelo Trophy Cam HD Max- 119477). Una de las principales ventajas que brindan es la capacidad de obtener múltiples tipos de información como la hora, la fecha o incluso algunas pueden medir la temperatura, además de obtener el registro de una o múltiples especies, así como los comportamientos que tienen, y todo esto de una forma no invasiva las especies (Hamilton-Smith, 2011; O'Connell, Nichols, & Karanth, 2011) . Para los objetivos de este trabajo, la información recolectada sirve para determinar los comportamientos espaciales y temporales, para esto las cámaras trampa son útiles y cada vez más utilizadas (Caravaggi et al., 2017).

Se colocaron 22 estaciones sencillas de cámaras trampa separadas por una distancia mínima de 500m desde septiembre del 2013 hasta enero del 2016 (Ilustración 9); fueron colocadas en veredas dentro del bosque y tomando en cuenta los rastros o cualquier signo de presencia como huellas, excretas y pasadas que identificamos en campo o que fueran conocidas por personas locales para maximizar la oportunidad de registrar a la fauna de mamíferos medianos y grandes.

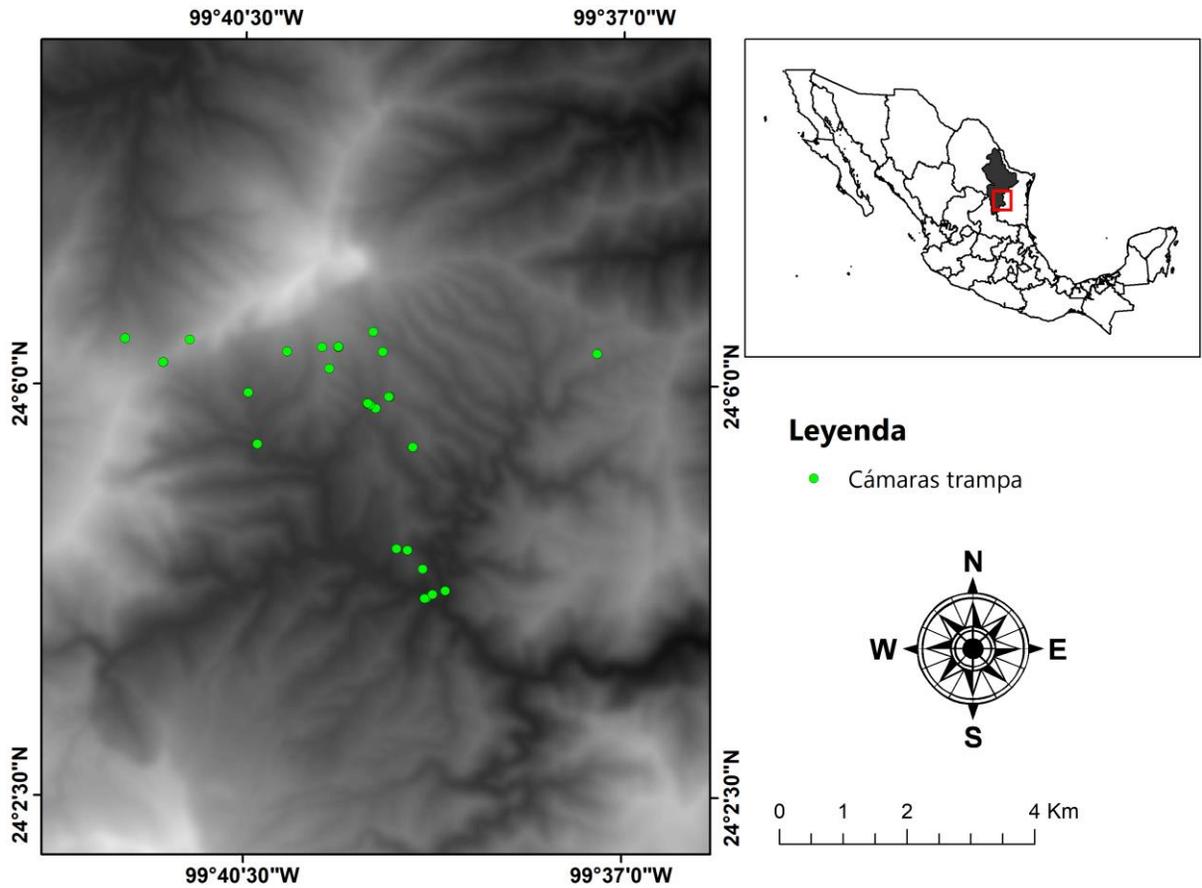


Ilustración 9 Mapa de elevación del terreno con la ubicación de las 22 estaciones de cámaras trampa.

El estudio comprendió tres diferentes temporadas de muestreo. En la primera se utilizaron 16 cámaras que estuvieron activas desde finales de septiembre del 2013 hasta febrero del 2014 (Ilustración 10). En la segunda se utilizaron ocho cámaras activas desde febrero hasta octubre del 2014 (Ilustración 11). Para la tercera temporada se utilizaron 13 cámaras que estuvieron activas desde mediados de octubre del 2014 hasta enero del 2016 (Ilustración 12).

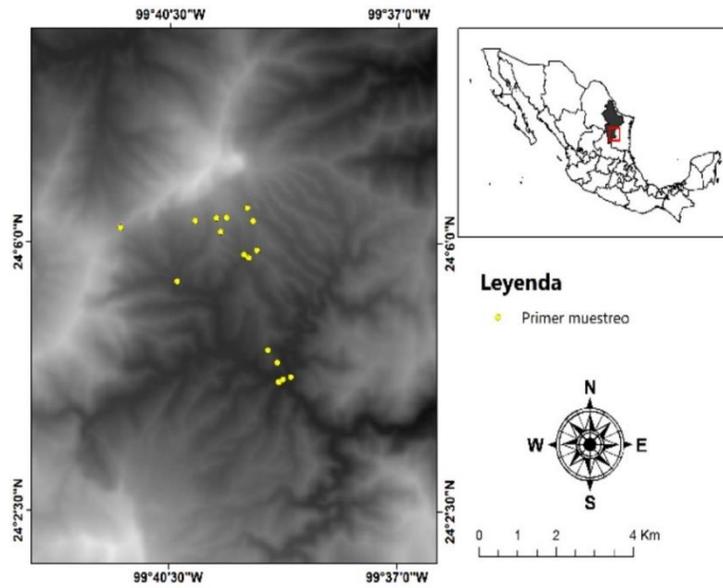


Ilustración 10 Mapa de elevación del terreno con la ubicación de las estaciones de cámaras trampa activas desde septiembre del 2013 hasta febrero del 2014

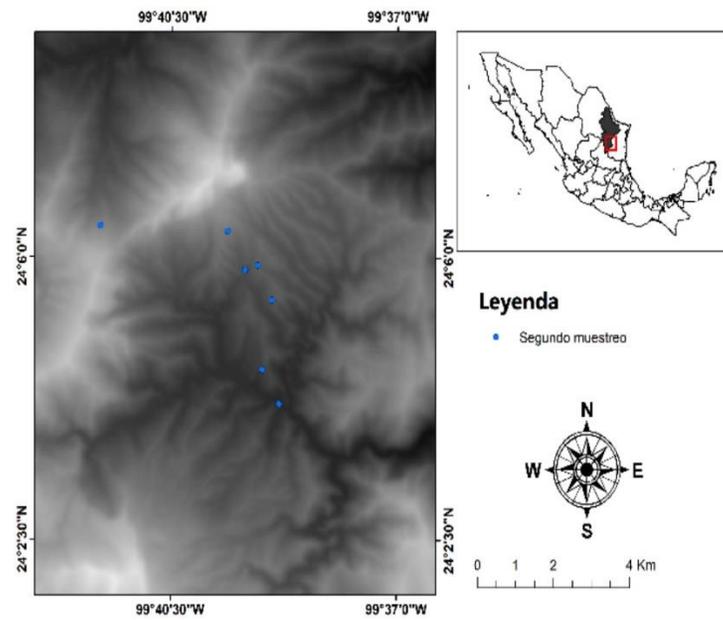


Ilustración 10 Mapa de elevación del terreno con la ubicación de las estaciones de cámaras trampa activas desde septiembre del 2013 hasta octubre del 2014.

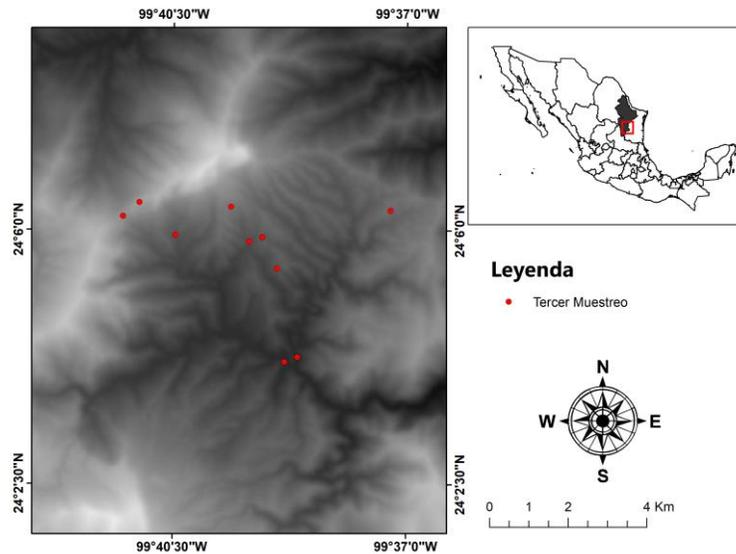


Ilustración 11 Mapa de elevación del terreno con la ubicación de las estaciones de cámaras trampa activas desde octubre del 2014 hasta enero del 2016.

6.2 Diseño de la base de datos

Se generó en Excel una tabla de datos con todos los eventos independientes registrados. Se consideraron eventos independientes todos los registros de individuos que cumplen con los siguientes criterios (Henández-Saintmartín et al. 2013, O'brien et al., 2003) : a) fotografías consecutivas de diferentes individuos de la misma especie (excepto en fotografías de grupo) ; b) todos los individuos de una especie en una fotografía de grupo; c) fotografías de individuos de la misma especie con una separación de 60 minutos; d) fotografías consecutivas de diferentes especies; y e) fotografías de ejemplares que pueden identificarse individualmente.

En la tabla de datos se ingresó la fecha, la hora, la temperatura (si estaba disponible) y el nombre de la especie observada en las fotografías. También se ingresó el número de individuos en cada evento cuando aparecían varios individuos en una sola fotografía (fotografía de grupo).

6.3 Análisis de los patrones de actividad temporal

Para identificar las categorías de comportamiento temporal se calculó la hora de atardecer y anochecer con las coordenadas de los sitios de muestreo utilizando la herramienta disponible en la web de la calculadora solar del NOAA (<https://www.esrl.noaa.gov/gmd/grad/solcalc/>), se estableció como la hora en la que sale el sol a las 6:00 am y la hora a la que se oscurece a las 18:00 pm.

Se clasificó cada evento bajo el criterio establecido por (Van Schaik & Griffiths 1996): Eventos diurnos como observaciones registradas una hora después del amanecer y una hora antes del atardecer, eventos nocturnos como observaciones registradas una hora después del atardecer y una hora antes del amanecer y eventos crepusculares como observaciones registradas una hora antes y después del amanecer y una hora antes y después del anochecer.

Posteriormente se utilizaron estas observaciones para catalogar a cada especie bajo los criterios encontrados en Gómez et al. (2005) como diurnas (cuando menos de 10% del total de las observaciones corresponden a observaciones nocturnas), nocturnas (cuando más del 90% del total de las observaciones corresponden a observaciones nocturnas), predominantemente diurnas (cuando entre el 10% y el 30% del total de las observaciones corresponden a observaciones nocturnas), predominantemente nocturnas (cuando entre el 70% y el 90% del total de las observaciones corresponden a observaciones nocturnas), crepusculares (cuando al menos el 50% de las observaciones totales corresponden a observaciones crepusculares) y catamerales: las observaciones restantes no clasificadas (especies que no tuvieron una preferencia significativa de actividad por alguna sección del día).

6.4 Análisis del traslape de los patrones de actividad temporal

Para determinar los patrones de actividad temporal y el solapamiento entre el puma y sus presas se utilizó el lenguaje de programación R versión 3.2.3 (R Development Core Team 2015) y el paquete “Overlap” (Meredith & Ridout, 2017) para graficar los patrones de actividad ajustando los valores de la hora de cada evento a estimadores de densidad en una distribución circular (Ridout & Linkie, 2009). Se calculó el estimador $\Delta 1$ para determinar el coeficiente de traslape temporal y se realizaron 10,000 repeticiones bootstrap para generar intervalos de confianza del 95% entre las distribuciones del puma con nueve de sus presas potenciales (Meredith & Ridout, 2017). Asumiendo que el traslape (o coeficiente) de las densidades de actividad entre el puma y alguna de sus presas no exista, el estimador $\Delta 1$ tendría un valor de 0, y si ambas densidades fuesen idénticas, el estimador $\Delta 1$ tendría un valor de 1.

6.5 Análisis de los patrones de actividad espacial

Para probar si la presencia del puma se asociaba a el número de eventos de presas, y medir la relación espacial entre el puma y sus presas, se puso a prueba la asociación del número de eventos de las presas potenciales del puma como variable predictora y el número de eventos del puma en cada sitio de muestreo como la variable de respuesta. En una primera instancia, se separaron las presas en dos grupos: presas silvestres y presas domésticas, y después se analizaron por separado las tres especies de presas domésticas.

Se generaron seis modelos lineales generalizados (GLM) para cada grupo de análisis. Las seis presas silvestres fueron un grupo de análisis y se agruparon también las tres presas domésticas en otra unidad de análisis. Para tener una visión más detallada sobre la relación espacial entre las presas domésticas y el puma se realizaron seis modelos para cada una de las presas domésticas.

En total, se realizaron 30 modelos lineales generalizados, seis modelos para cada uno de los 5 grupos de presas. Se utilizaron diferentes combinaciones de distribuciones y ajustes, principalmente distribuciones de poisson (donde el número de “intentos” es alto y la probabilidad de un evento es baja) y distribuciones binomiales negativas (debido a que permiten la sobre dispersión de los datos) para ajustar los modelos (Mitchell, Hebblewhite, Boitani, & Powell, 2012).

Además de utilizar diferentes distribuciones, se modelaron tres tipos de ajustes: el primero fue añadirle un “offset” al número de días que cada cámara estuvo activa, esto para estandarizar los eventos entre cada estación, debido a que es común que existan cámaras que estén activas durante más días que otras. La relación entre el número de días que una cámara está activa se relaciona de manera positiva con el número de eventos que esta cámara captura (O’Connell et al., 2011), para tomar en cuenta el peso de esto último en los modelos, se agrega el offset de los días.

El segundo y el tercer ajuste están relacionados con el número de ceros que podrían encontrarse en la base de datos. Es común que los carnívoros como el puma sean mucho menos abundantes y mucho más difíciles de encontrar que sus presas, esto podría generar que la variable de respuesta (los eventos del puma) contenga más ceros de lo esperado basándose en las distribuciones de poisson o binomiales negativas. Para lidiar con las anomalías que lo anterior podría traer a los modelos, se utilizaron dos aproximaciones, los modelos inflados por ceros y los modelos alterados por ceros (o *Hurdle*). Las diferencias principales entre ambos modelos, es que los modelos *Hurdle* no toman en cuenta el origen de los ceros, y sólo utilizan una distribución, mientras que los modelos inflados por ceros son una mezcla de la distribución binomial y la distribución de poisson, utiliza esta última para el conteo de los datos y permite contar diferentes tipos de ceros, como: verdaderos ceros (el animal en verdad no está presente), ceros por errores de muestreo o de observación, o ceros que pueden significar que aunque el hábitat sea idóneo (existan muchas presas) el depredador no se encuentre (Zuur, Leno, Walker, Saveliev, & Smith, 2011).

El primer modelo fue un modelo lineal generalizado, sin utilizar ningún ajuste, más que el offset de los días. El segundo modelo fue un modelo lineal generalizado pero ajustado a una distribución binomial negativa con el offset de los días. El tercer modelo lineal generalizado fue ajustado como un modelo inflado por ceros en una distribución de poisson y el offset de los días de muestreo. El cuarto modelo también fue un modelo inflado por ceros pero ajustado a una distribución binomial negativa y con el offset de los días de muestreo. El quinto modelo fue un modelo alterado por ceros (*Hurdle*) ajustado a una distribución de poisson más el offset de los días. El sexto modelo fue un modelo alterado por ceros (*Hurdle*) con el offset de los días (ver tabla 3).

Para el análisis espacial también se utilizó el lenguaje de programación R versión 3.2.3 (R Development Core Team 2015). Para realizar los modelos Hurdle e inflados por ceros se utilizó el paquete pscl (Zeileis, Kleiber, & Jackman, 2008) y para elegir entre los mejores modelos se usó el paquete MuMIn (Barton, 2016) para generar AIC's para cada uno de los seis modelos y cada grupo de presas.

Tabla 3 *Resumen de los modelos generados para el análisis espacial.*

Modelos utilizados			
Modelo	Offset Días	Ajuste	Distribución
Modelo 1	No	GLM	Poisson
Modelo 2	No	GLM	Binomial Negativa
Modelo 3	Sí	Zero Inflated	Poisson
Modelo 4	Sí	Zero Inflated	Binomial Negativa
Modelo 5	Sí	Hurdle	Poisson
Modelo 6	Sí	Hurdle	Binomial Negativa

7. Resultados

7.1 Resultados del foto-trampeo

El muestreo sumó un total de 3642 noches-cámara trampa. Las cámaras de la primera etapa del muestreo tuvieron un promedio de 97.82 días activas, y sumaron un total de 1663 noches-cámara trampa de esfuerzo de muestreo. La segunda etapa del muestreo tuvo un promedio de 50.75 días activas, sumando un total de 406 noches-cámara trampa de esfuerzo de muestreo. La tercera etapa del muestreo tuvo un promedio de 289.6 días activas y acumuló un total de 1448 noches-cámara trampa de esfuerzo de muestreo.

Durante todo el muestreo se obtuvieron 1152 eventos del puma y sus presas potenciales. Se obtuvieron 46 eventos independientes del puma y el mayor número de eventos lo obtuvo el ganado bovino (*Bos taurus*), seguido por el ganado caprino y el tercer mayor número de eventos lo obtuvieron las especies domésticas de equinos (*Equus sp.*) La presa silvestre con mayor numero de eventos independientes fue el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) seguido por el conejo (*Sylvilagus sp.*) mientras que el menor número de eventos independientes registrados fueron del armadillo de nueve bandas (*Dasypus novemcinctus*) (Ilustración 13).

En los 46 eventos del puma sólo había un individuo en cada evento, no se obtuvo ninguna fotografía con más de un individuo. Se obtuvieron más eventos de las tres presas potenciales domésticas que de las seis presas potenciales silvestres del puma.

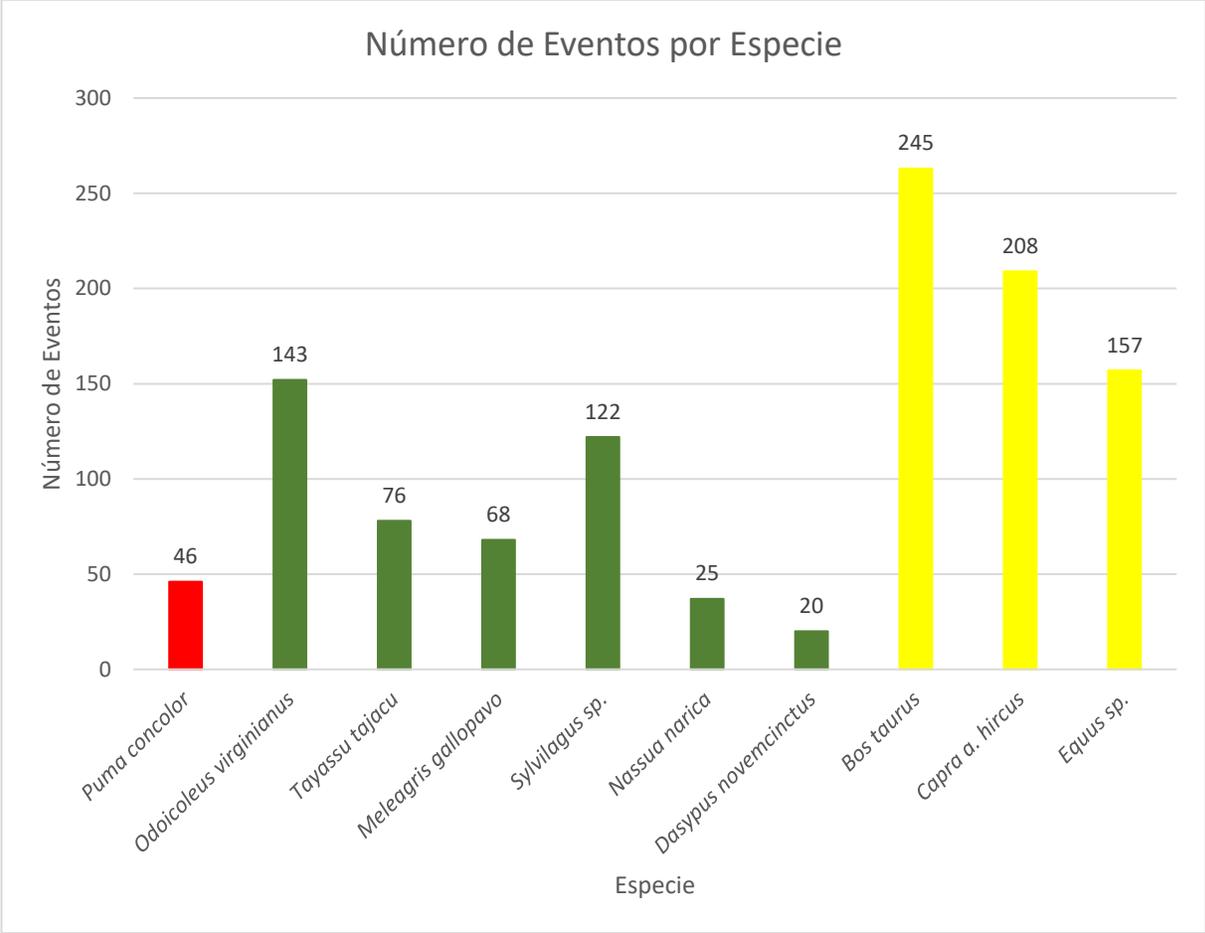


Ilustración 12 Gráfica del número de eventos por especie registrados en el muestreo.

7.2 Patrones de actividad temporal del puma

La mayoría de los eventos del puma fueron registrados durante la noche, su actividad se redujo durante el día y tuvo dos picos de actividad, el más importante empezando después del atardecer y alcanzando su máxima frecuencia alrededor de las 23:00 horas, su actividad disminuye conforme se acerca el amanecer y luego presentó otro pico de actividad después del amanecer (Ilustración 14).

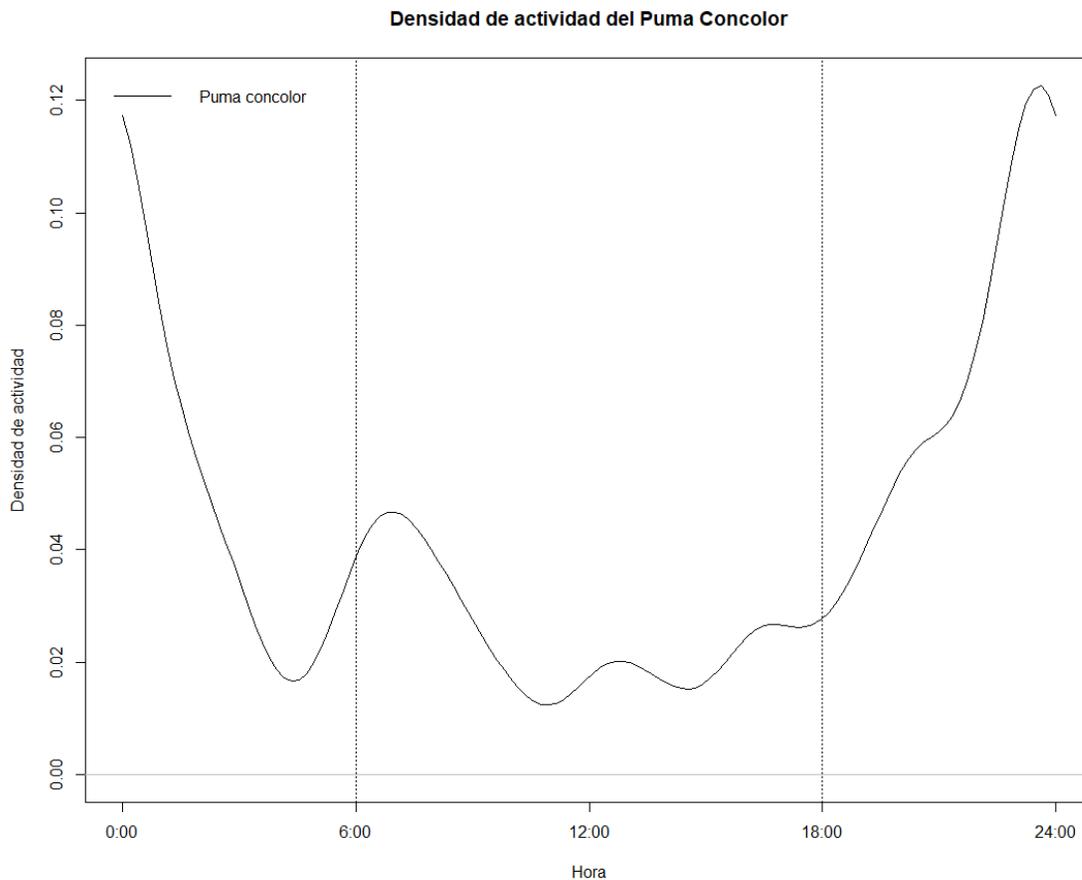


Ilustración 13 Densidad de actividad del puma ajustada a una distribución circular. Se muestra la hora en la que amanece a las 6:00 horas y la hora en la que anochece a las 18:00 con líneas punteadas.

Aunque la mayoría de los eventos del puma fueron nocturnos (63%) éstos no fueron suficientes como para catalogarlo como una especie principalmente nocturna, si no que fue catalogado como una especie catameral (Tabla 4.)

7.3 Traslape de los patrones de actividad temporal del puma y sus presas potenciales

La mayoría de las presas del puma presentaron periodos de actividad diurnos (cinco de nueve presas) incluyendo a dos presas domésticas: El ganado bovino y el ganado caprino, éste último presentó el menor número de eventos nocturnos de todas las especies registradas (sólo un 4%) y el mayor número de eventos durante el día (el 84%). De las cuatro presas restantes dos tuvieron periodos de actividad principalmente nocturnos, el conejo y el armadillo de nueve bandas (ambos con el 75% de eventos registrados durante la noche). Las otras dos presas, el pecarí y el ganado equino comparten la clasificación de periodo de actividad del puma (catameral), aunque ambos fueron registrados en mayor proporción durante el día (Tabla 4).

Tabla 4 Clasificación de los periodos de actividad del puma y sus presas potenciales.

Periodos de actividad					
Especies	N Número de Eventos	Porcentaje de eventos %			Clasificación
		Nocturnos	Diurnos	Crepusculares	
<i>Puma concolor</i>	46	63	24	13	Catameral
<i>Bos taurus</i>	245	30	48	23	Principalmente Diurna
<i>Capra a. hircus</i>	208	4	84	12	Diurna
<i>Dasyopus novemcinctus</i>	20	75	20	5	Principalmente Nocturna
<i>Equus sp.</i>	157	39	51	10	Catameral
<i>Meleagris gallopavo</i>	68	9	74	18	Diurna
<i>Nassua narica</i>	25	20	68	12	Principalmente Diurna
<i>Odocoileus virginianus</i>	143	16	73	10	Principalmente Diurna
<i>Sylvilagus sp.</i>	122	75	12	13	Principalmente Nocturna
<i>Tayassu tajacu</i>	76	39	47	13	Catameral

7.3.1 Traslape del patrón de actividad del puma y el venado cola blanca

El venado cola blanca tuvo un periodo de actividad temporal principalmente diurno, su distribución de actividad temporal durante el día presentó un pico de actividad marcado poco antes del mediodía, aproximadamente a las 11:00 am, después su actividad se reduce drásticamente antes del atardecer y luego otro poco después del atardecer y se mantiene en niveles bajos hasta después del amanecer (Ilustración 15). El estimador de traslape temporal de la distribución de actividad ($\Delta 1$) del venado con el puma tuvo un valor de 0.457, ninguno de los picos de actividad de ambos animales coincidió.

7.3.2 Traslape del patrón de actividad del puma y el pecarí de collar

El pecarí de collar presentó un periodo de actividad catameral, lo que significa que no tuvo una preferencia significativa de actividad por alguna sección del día. La proporción de eventos diurnos y nocturnos fue bastante pareja, aunque tuvo una preferencia mínima por ser activo durante el día. Su distribución de actividad no muestra picos drásticos, más bien se mantiene estable en un nivel “medio” y empieza a disminuir en la noche para después disminuir drásticamente antes del amanecer (Ilustración 15). El estimador de traslape temporal de la distribución de actividad ($\Delta 1$) del pecarí de collar con el puma tuvo un valor de 0.646, ninguno de sus picos de actividad coincide, sino que, al contrario, cuando el puma comienza a mostrar un pico de actividad, el pecarí de collar disminuye su actividad notablemente.

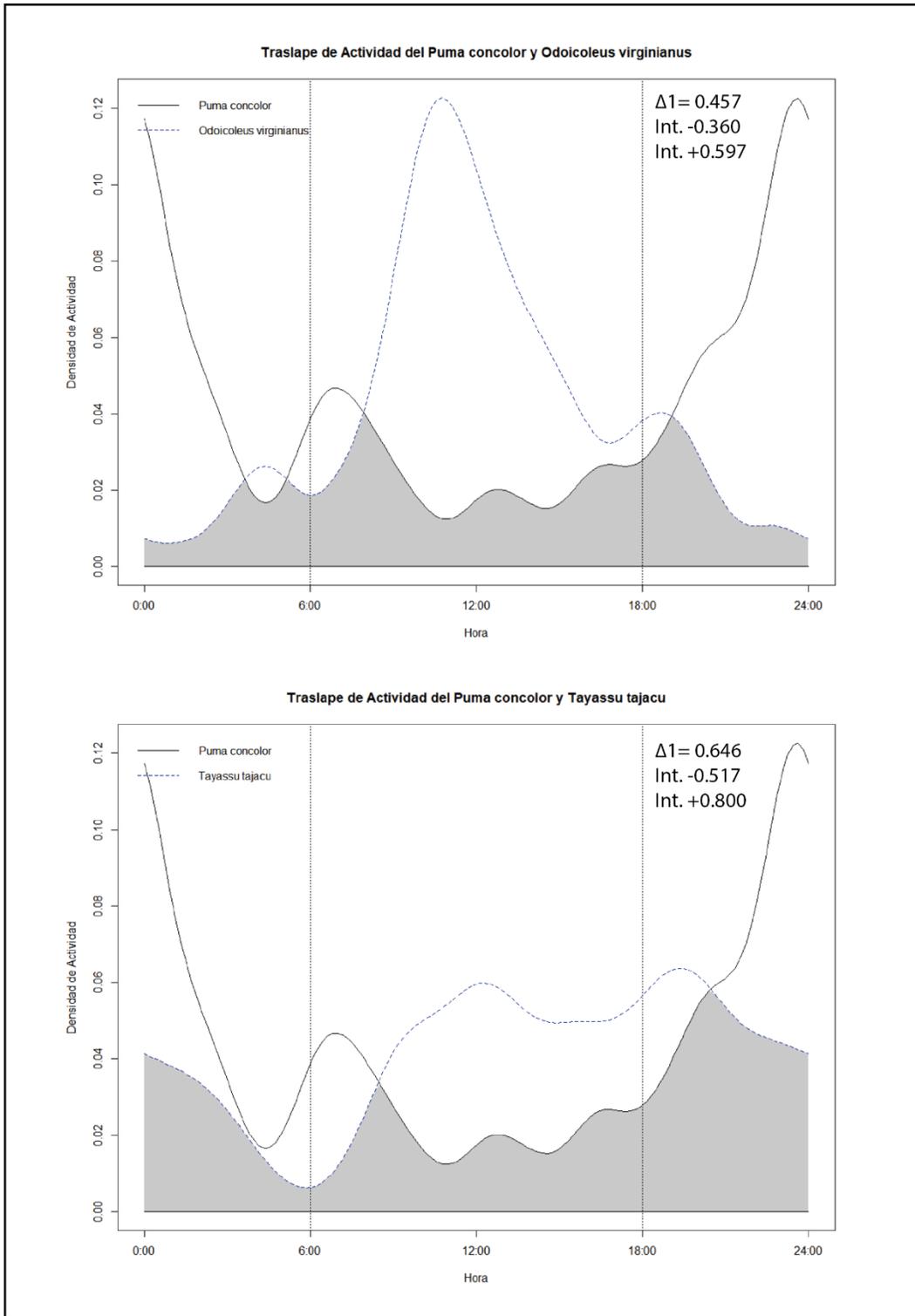


Ilustración 14 Gráfica de la densidad de actividad del puma y del venado cola blanca, y del puma con el pecarí de collar ajustadas a una distribución circular. Se muestra la hora en la que amanece a las 6:00. Y a la hora en la que anochece a las 18:00 con líneas punteadas. El área sombreada representa el traslape de actividad entre ambas especies. Se muestra el estimador del coeficiente de traslape $\Delta 1$ con intervalos de confianza del 95%.

7.3.3 Traslape del patrón de actividad del puma y el coatí

El periodo de actividad del coatí fue principalmente diurno. Presentó un pico de actividad sobresaliente justo al medio día, posteriormente disminuye y después presenta otro pico de actividad después del atardecer, aunque de menor densidad que el primer pico de actividad (Ilustración 16). El estimador de traslape temporal de la distribución de actividad ($\Delta 1$) del coatí con el puma tuvo un valor de 0.477. El pico de actividad más notable del coatí parece empezar justo después de que la actividad del puma disminuye al mediodía, al igual que en su segundo pico de actividad que termina aproximadamente a la hora que el pico de actividad con mayor densidad del puma comienza.

7.3.4 Traslape del patrón de actividad del puma y el armadillo de nueve bandas

El periodo de actividad del armadillo fue principalmente nocturno con pocos eventos crepusculares y un pico principal de actividad notable a medianoche y después otro pequeño pico de actividad después del amanecer (Ilustración 16). El estimador de traslape temporal de actividad ($\Delta 1$) del armadillo de nueve bandas y el puma tuvo un valor de 0.800. El principal pico de actividad del armadillo coincide bastante con el principal pico de actividad del puma durante la noche, aunque el pico del armadillo comienza un poco después que el del puma. La densidad de actividad durante el día es relativamente similar a la del puma excepto a que justo después del amanecer el armadillo disminuye bastante su actividad, contrario al puma, que aumenta su actividad justo después del amanecer.

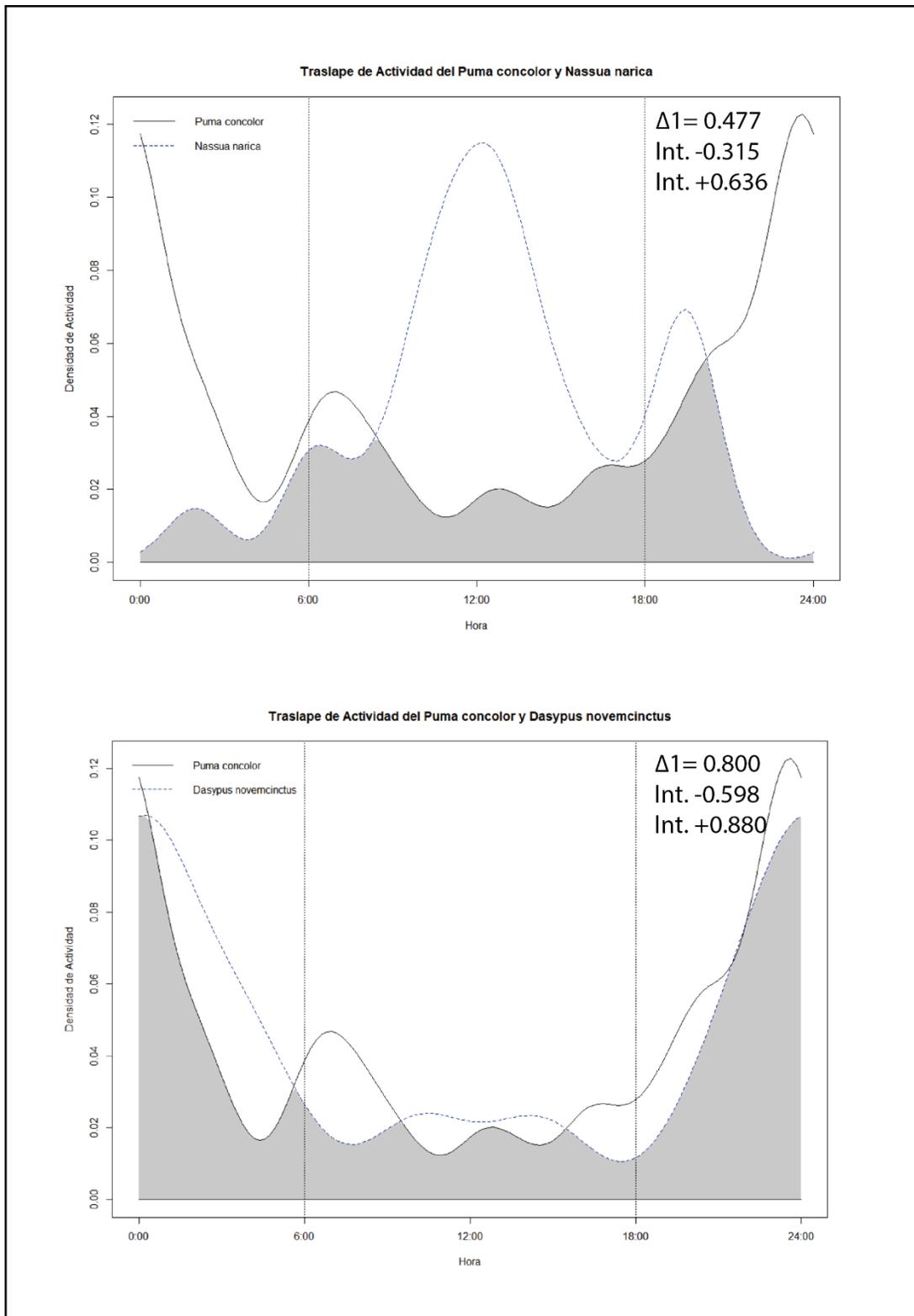


Ilustración 15 Gráfica de la densidad de actividad del puma con el coati, y a con el armadillo de nueve bandas ajustadas a una distribución circular. Se muestra la hora en la que amanece a las 6:00 y a la hora en la que anochece a las 18:00 con líneas punteadas. El área sombreada representa el traslape de actividad entre ambas especies. Se muestra el estimador del coeficiente de traslape $\Delta 1$ con intervalos de confianza del 95%.

7.3.5 Traslape del patrón de actividad del puma y el conejo

El conejo, al igual que el armadillo de nueve bandas tuvo un comportamiento principalmente nocturno, aunque a diferencia de este, el conejo prácticamente no muestra valores de densidad después de las 12:00 horas del día hasta que anochece, en donde comienza a aumentar el valor de la densidad de actividad (Ilustración 17). Tiene dos picos de actividad próximos entre sí, uno alrededor de las 24:00 horas que coincide con el mayor pico de actividad del puma, y otro mayor justo después de que el puma disminuye drásticamente su actividad antes del amanecer, durante un periodo crepuscular. El valor del estimador $\Delta 1$ del traslape de actividad entre el puma y el conejo fue de 0.703.

7.3.6 Traslape del patrón de actividad del puma y el pavo silvestre

El comportamiento del pavo silvestre fue principalmente diurno con una marcada preferencia a tener actividad durante el día, mostrando dos picos de actividad importantes: Uno después del amanecer cuando ya hay luz alrededor de las 7:00 horas del día y otro justo antes del atardecer alrededor de las 18:00 horas del día (Ilustración 17). Después de este último pico de actividad, el valor de la densidad de actividad del pavo silvestre disminuye drásticamente, durante el aumento del pico de actividad más importante del puma en la noche. El valor del estimador $\Delta 1$ del traslape de actividad entre el pavo silvestre y el puma fue de 0.402.

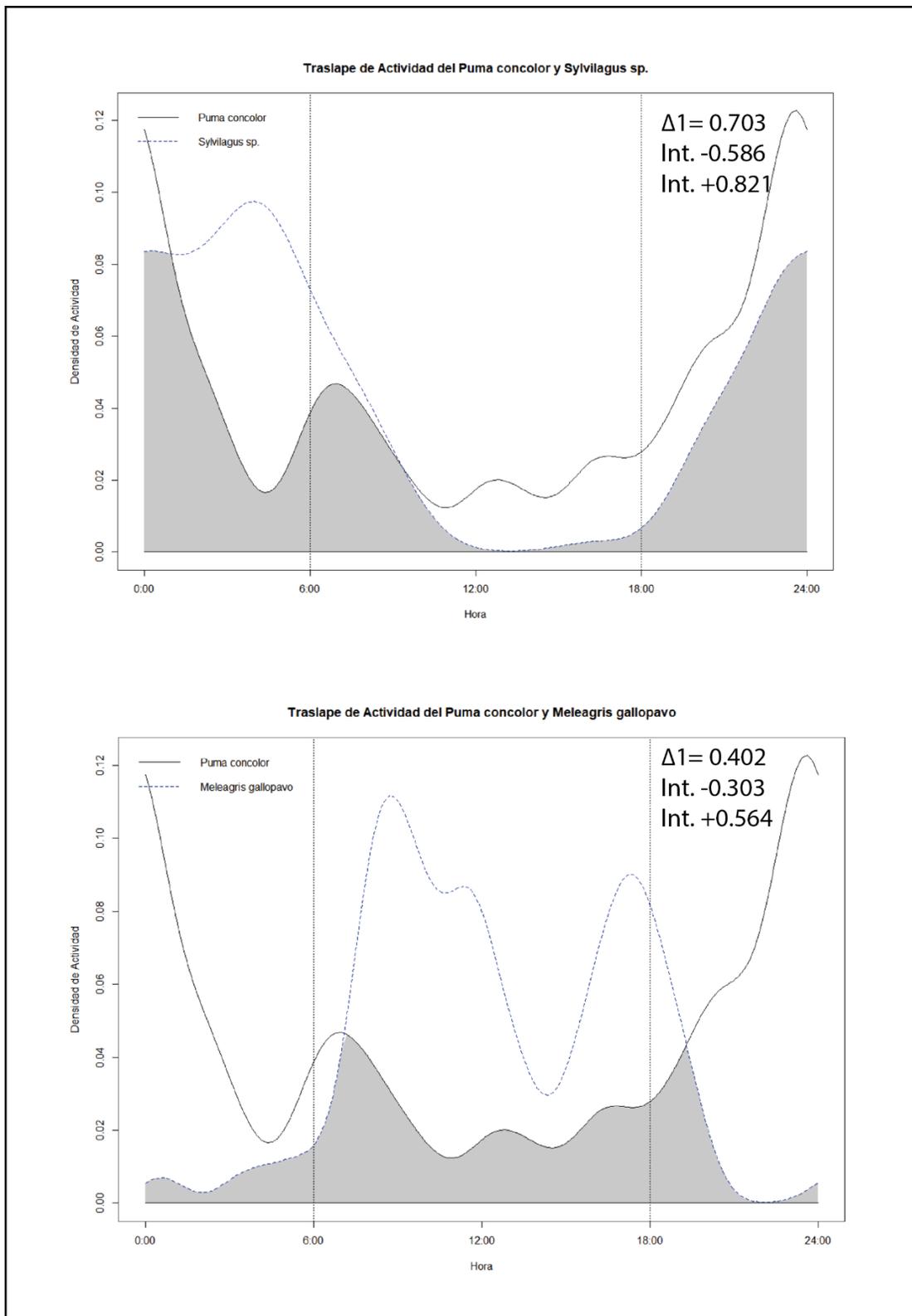


Ilustración 16. Gráfica de la densidad de actividad del puma, el conejo, y el pavo silvestre ajustadas a una distribución circular. Se muestra la hora en la que amanece a las 6:00. Y a la hora en la que anochece a las 18:00 con líneas punteadas. El área sombreada representa el traslape de actividad entre ambas especies. Se muestra el estimador del coeficiente de traslape $\Delta 1$ con intervalos de confianza del 95%.

7.3.7 Traslape del patrón de actividad del puma y el ganado bovino

El ganado bovino presentó un comportamiento principalmente diurno, aunque distribuyó las horas a las que estuvo activo de manera relativamente equilibrada (Tabla 3). También se observó que, aunque éste concentrara la mayor parte de su actividad durante el día, su pico de actividad más notorio es justo en el periodo crepuscular, después disminuye notablemente su actividad cuando el pico de actividad más importante del puma empieza a aumentar (Ilustración 18). El valor de la densidad de actividad brindado por el estimador $\Delta 1$ entre el ganado bovino y el puma fue de 0.581.

7.3.8 Traslape del patrón de actividad del puma y el ganado equino

El patrón temporal del ganado equino que incluye a caballos y burros fue clasificado como catameral. Aunque una parte significativa del valor de la densidad de actividad se concentra durante el día, esta sección se extiende hasta poco después del atardecer cuando empieza a disminuir la actividad y cuando el pico principal de actividad del puma está ascendiendo (Ilustración 18). Este valor se mantiene relativamente estable hasta el segundo pico de actividad del puma, en donde la actividad del ganado equino disminuye drásticamente y vuelve a subir sólo después de que la actividad del puma disminuye. El valor de la densidad de actividad brindado por el estimador $\Delta 1$ entre el ganado equino y el puma fue de 0.624.

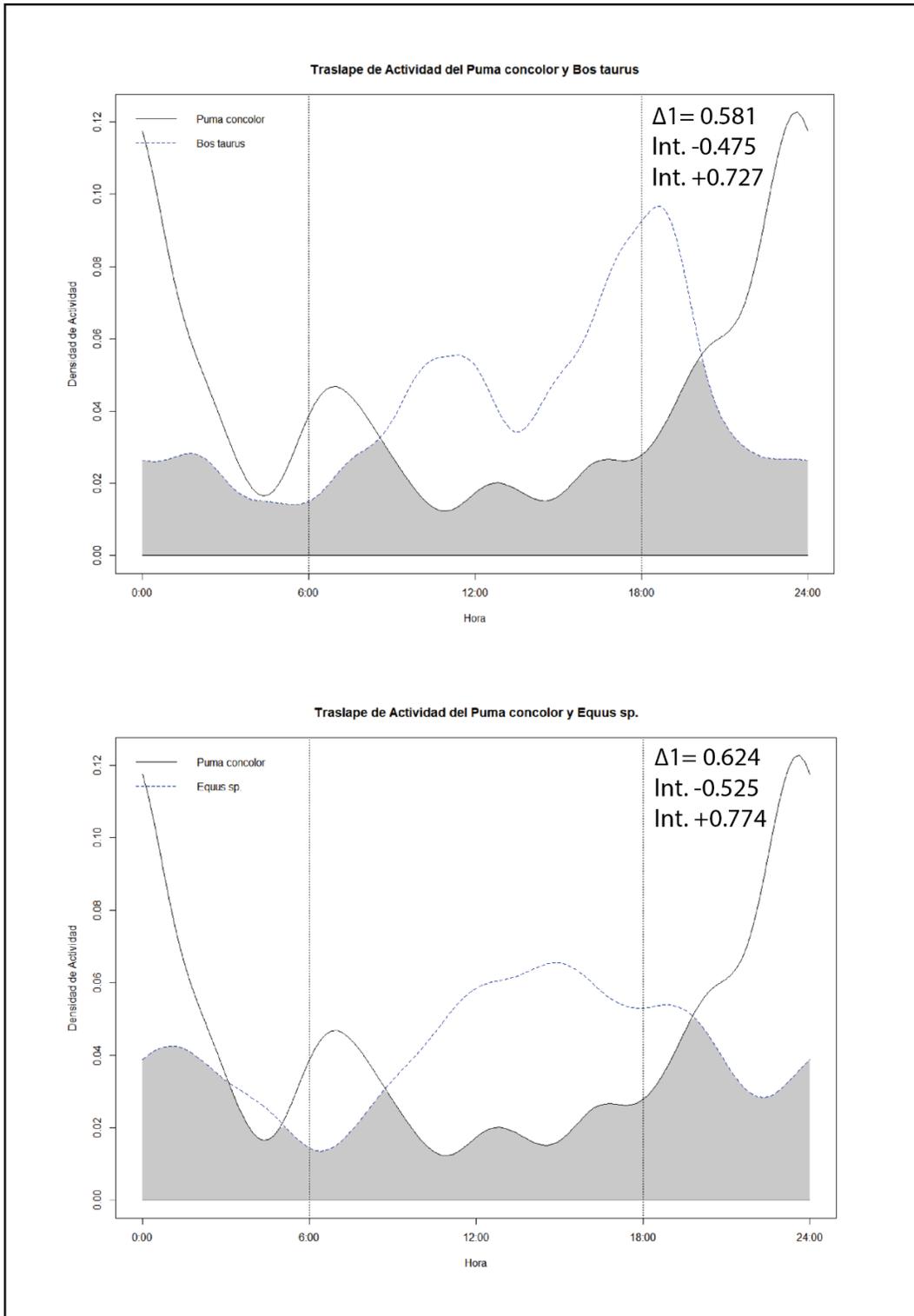


Ilustración 17 Gráfica de la densidad de actividad del puma, del ganado bovino y el ganado equino ajustadas a una distribución circular. Se muestra la hora en la que amanece a las 6:00. y a la hora en la que anochece a las 18:00 con líneas punteadas. El área sombreada representa el traslape de actividad entre ambas especies. Se muestra el estimador del coeficiente de traslape $\Delta 1$ con intervalos de confianza del 95%.

7.3.9 Traslape del patrón de actividad del puma y el ganado caprino

La actividad del ganado caprino fue diurna, como se mencionaba anteriormente, sólo el 16% de su actividad se registró en otros periodos. El valor de la densidad de actividad muestra dos picos de actividad cercanos que comienzan a ascender antes del mediodía teniendo su primer pico alrededor de las 12:00 horas del día, y después de las 16:00 horas para después disminuir casi por completo al atardecer (Ilustración 19). El valor de la densidad de actividad brindado por el estimador $\Delta 1$ entre el ganado caprino y el puma fue de 0.224.

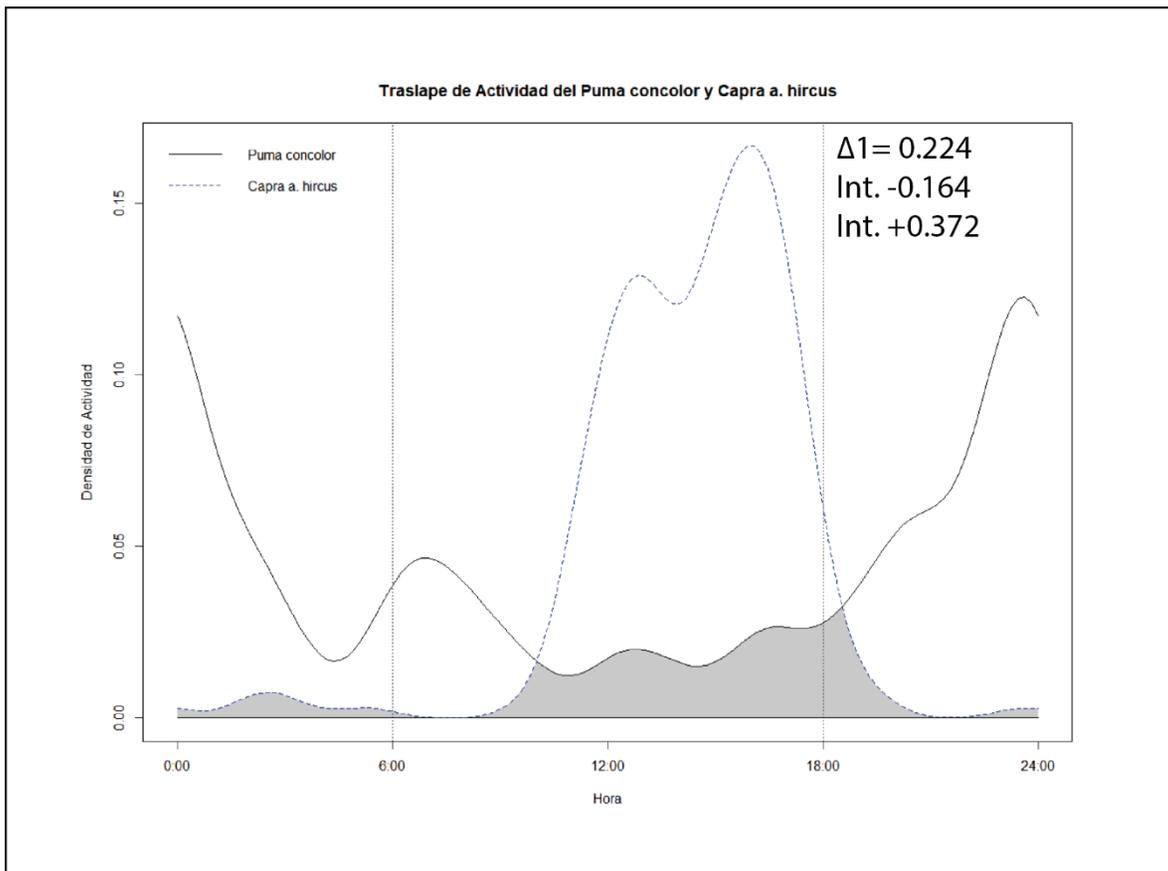


Ilustración 18. Gráfica de la densidad de actividad del puma y del ganado caprino ajustadas a una distribución circular. Se muestra la hora en la que amanece a las 6:00 y a la hora en la que anochece a las 18:00 con líneas punteadas. El área sombreada representa el traslape de actividad entre ambas especies. Se muestra el estimador del coeficiente de traslape $\Delta 1$ con intervalos de confianza del 95%.

Tabla 5 *Coefficientes de traslape entre el puma y sus presas.*

Presa	Traslape (Límites de confianza del 95%)
Armadillo de nueve bandas	Lim inf 0.598 Valor de Traslape 0.800 Lim Sup.0.880
Conejo	Lim inf 0.586 Valor de Traslape 0.703 Lim Sup.0.821
Pecarí de collar	Lim inf 0.517 Valor de Traslape 0.646 Lim Sup.0.800
Ganado equino	Lim inf 0.525 Valor de Traslape 0.624 Lim Sup.0.774
Ganado bovino	Lim inf 0.475 Valor de Traslape 0.581 Lim Sup.0.727
Coatí	Lim inf 0.315 Valor de Traslape 0.477 Lim Sup. 0.636
Venado cola blanca	Lim inf 0.360 Valor de Traslape 0.457 Lim Sup.0.597
Pavo	Lim inf 0.303 Valor de Traslape 0.403 Lim Sup 0.564
Ganado caprino	Lim inf 0.164 Valor de Traslape 0.224 Lim Sup.0.372

7.4 Patrones de actividad espacial

Los modelos generados para conocer el efecto del número de eventos de presas por estación de muestreo sobre el número de eventos de puma en cada estación de muestreo tuvieron los siguientes valores de efecto y de AIC en cada grupo de análisis (Tabla 5).

7.4.1 Relación de actividad espacial entre las presas silvestres y el puma

Todos los modelos para medir la relación espacial entre el puma y sus presas silvestres tuvieron efectos negativos (Tabla 5). Se eligió el modelo Hurdle con distribución binomial negativa y offset como el más adecuado, este modelo fue el que presentó un valor de AIC más bajo después del modelo 2. El modelo seis describe el efecto del número de eventos de presas silvestres sobre el número de eventos del puma de manera negativa con un valor de -0.0624 , con un valor significativo al 95% de $p=0.0335$.

Tabla 6 Modelos generados entre las presas silvestres y el puma

Presas Silvestres					
Modelo	Efecto	Offset Días	Ajustes	Distribución	AIC
Modelo 2	-0.03307	No	GLM	Binomial Negativa	110.8
Modelo 6	-0.0624	Sí	Hurdle	Binomial Negativa	111.7
Modelo 5	-0.05901	Sí	Hurdle	Poisson	112.1
Modelo 4	-0.03307	Sí	Zero Inflated	Binomial Negativa	113.2
Modelo 1	-0.03618	No	GLM	Poisson	117.8
Modelo 3	-0.03533	Sí	Zero Inflated	Poisson	119.1

7.4.2 Relación de actividad espacial entre las presas domésticas y el puma

La mitad de los modelos para medir la relación espacial entre el puma y sus presas domésticas tuvieron efectos negativos y la otra mitad tuvo valores positivos (Tabla 6). Como en el caso anterior, el modelo Hurdle con una distribución binomial se consideró como el más adecuado. Este modelo también fue el que presentó un valor de AIC más bajo después del modelo 2.

El modelo describe el efecto del número de eventos de presas domésticas sobre el número de eventos del puma de manera negativa con un valor de -0.0067 con un valor de $p=0.521$

Tabla 7 Modelos generados entre las presas domésticas y el puma

Presas Domésticas					
Modelo	Efecto	Offset Días	Ajustes	Distribución	AIC
Modelo 2	0.003276	No	GLM	Binomial Negativa	114.1
Modelo 6	-0.006787	Sí	Hurdle	Binomial Negativa	116.2
Modelo 4	0.003277	Sí	Zero Inflated	Binomial Negativa	116.5
Modelo 5	-0.01334	Sí	Hurdle	Poisson	120
Modelo 3	-0.00259	Sí	Zero Inflated	Poisson	126.3
Modelo 1	0.0000159	No	GLM	Poisson	126.7

7.4.3 Relación de actividad espacial entre el ganado bovino y el puma

Todos los modelos para medir la relación espacial entre el puma y el ganado bovino tuvieron efectos negativos (Tabla 7). Se seleccionó el modelo con un ajuste Hurdle y una distribución binomial.

El modelo seis describe el efecto del número de eventos de presas domésticas sobre el número de eventos del puma de manera negativa con un valor de -0.04248 con un valor de $p=0.416$.

Tabla 8 *Modelos generados entre el ganado bovino y el puma*

Bovinos					
Modelo	Efecto	Offset Días	Ajustes	Distribución	AIC
Modelo 2	-0.02888	No	GLM	Binomial Negativa	113.4
Modelo 4	-0.02888	Sí	Zero Inflated	Binomial Negativa	115.9
Modelo 6	-0.04248	Sí	Hurdle	Binomial Negativa	116
Modelo 5	-0.05864	Sí	Hurdle	Poisson	119.6
Modelo 3	-0.04226	Sí	Zero Inflated	Poisson	123.6
Modelo 1	-0.03719	No	GLM	Poisson	123.9

7.4.4 Relación de actividad espacial entre el ganado equino y el puma

En el caso de los modelos generados para medir la relación espacial entre el ganado equino y el puma, todos los efectos tuvieron un valor negativo. Se consideró que el modelo que mejor describe esta relación espacial fue el modelo seis, que usa un ajuste Hurdle y una distribución binomial y que en este caso obtuvo el valor más bajo de AIC, junto con el modelo dos.

El valor del efecto en el modelo seleccionado resultó de -0.05871 con un valor de $p=0.161$.

Tabla 9 Modelos generados entre el ganado equino y el puma

Equinos					
Modelo	Efecto	Offset Días	Ajustes	Distribución	AIC
Modelo 6	-0.05871	Sí	Hurdle	Binomial Negativa	114.2
Modelo 2	-0.0002725	No	GLM	Binomial Negativa	114.2
Modelo 4	-0.0002732	Sí	Zero Inflated	Binomial Negativa	116.7
Modelo 5	-0.0432	Sí	Hurdle	Poisson	118.1
Modelo 3	-0.01412	Sí	Zero Inflated	Poisson	125.6
Modelo 1	-0.007153	No	GLM	Poisson	126.4

7.4.5 Relación de actividad espacial entre el ganado caprino y el puma

Los modelos generados para describir el efecto de los eventos del ganado caprino en cada estación de muestreo sobre los eventos del puma mostraron efectos positivos a excepción de dos. Uno de estos es el modelo que utiliza un ajuste Hurdle y una distribución binomial, que al igual que en los casos anteriores, fue el que se consideró como el modelo adecuado. El modelo seleccionado tuvo un valor negativo de -0.00191 con un valor de $p=0.33$.

Tabla 10 *Modelos generados entre el ganado caprino y el puma*

Caprinos					
Modelo	Efecto	Offset Días	Ajustes	Distribución	AIC
Modelo 2	0.01247	No	GLM	Binomial Negativa	113.2
Modelo 4	0.01247	Sí	Zero Inflated	Binomial Negativa	115.7
Modelo 6	-0.001917	Sí	Hurdle	Binomial Negativa	116.6
Modelo 5	-0.006281	Sí	Hurdle	Poisson	122.5
Modelo 1	0.008621	No	GLM	Poisson	125.6
Modelo 3	0.004757	Sí	Zero Inflated	Poisson	126.3

8. Discusión y Conclusiones

8.1 Resumen general de los resultados de muestreo

De las especies registradas es importante resaltar que la mayoría de los eventos correspondieron a animales domésticos (Ilustración 14). Ninguna presa silvestre obtuvo la misma o una mayor cantidad de eventos que cualquiera de las especies domésticas. Aunque estas no sean cifras de abundancia, esto podría ser un factor que facilite la depredación del ganado, debido a la mayor disponibilidad de presas domésticas que de presas silvestres (Burgas et al. 2014; Khorozyan et al., 2015). Bajo el modelo de dieta óptima

Aun y con la ausencia de alguna área natural protegida cerca (las más cercanas son el parque nacional Cumbres de Monterrey a 93 km y la nueva Reserva de la Biósfera Sierra de Tamaulipas a 114 km), se registraron 46 eventos independientes de puma en sólo 3652 días-cámara trampa de esfuerzo de muestreo, esta cifra es relativamente alta en comparación con otros estudios (Tabla 10), incluso en estudios llevados a cabo dentro de Áreas Naturales Protegidas y sin la presencia del ganado. Aunque la abundancia relativa no es necesariamente un buen estimador de la abundancia real de una población, sí es útil para comparar la presencia de una especie en diferentes sitios (Sollmann, Mohamed, Samejima, & Wilting, 2013).

Tabla 11 *Número de eventos independientes en relación al esfuerzo de muestreo de puma en diferentes estudios de cámara trampa de México.*

Estudio	Estado	Esfuerzo de Muestreo (Días)	Eventos de puma	Abundancia Relativa (%)
(Gutiérrez-González & López-González, 2017)	Sonora	36000 (Mínimo aprox)	209	0.580555556
(Hernández-Saintmartín et al., 2013)	San Luis Potosí	8663	78	0.90038093
(Monroy-Vilchis et al., 2016)	Edo. Mex	6839	64	0.935809329
(Pérez Elizalde et al., 2016)	Quintana Roo	6439	134	2.081068489
Este trabajo	Nuevo León	3642	46	1.263042284

8.2 Patrones de actividad temporal y traslape de actividad temporal

El puma presentó hábitos catamerales, con mayor actividad durante la noche. Esto podría ser explicado por que durante este periodo hay una probabilidad de encontrar más presas con diferentes hábitos temporales (éxito de forrajeo) y, el tener picos de actividad en la oscuridad provoca que sus presas sean más vulnerables (Lima, 2002; Brown et al., 2001). Esta conducta ya ha sido reportada en la literatura, documentándose la actividad temporal catameral con picos de actividad nocturnos en las selvas del norte de Quintana Roo (Pérez Elizalde et al., 2016), en San Luis Potosí (Hernández-Saintmartín et al., 2013), en el sureste de Brasil (Azevedo et al. 2018) y en la región del Pantanal en Brasil (Porfirio et al., 2017). En estos sitios, la dieta del puma es relativamente diversa, concordando con su comportamiento temporal, por lo que se esperaría que en nuestro sitio de estudio esto suceda de manera parecida, si se realizaran estudios de dieta.

Los valores de traslape temporal obtenidos entre el puma y sus presas, no concuerdan en general con los valores reportados sobre la dieta del puma en la literatura (Tabla 3 y 11). Una posible explicación es que la mayoría de los estudios de dieta que se tomaron como referencia son de sitios y ecosistemas contrastantes y diferentes al de este trabajo. Es probable que las condiciones de la vegetación, el relieve, el clima y las perturbaciones humanas particulares del sitio de estudio moldeen de manera distinta los hábitos temporales y/o alimentarios del puma. Otra explicación a considerar es la presencia de otros depredadores, como el oso negro y el jaguar, que conforman un ensamble de especies único, lo que podría traer consigo consecuencias en la conducta y comportamiento del puma.

Un ejemplo de que los valores encontrados de traslape entre el puma y sus presas no concuerdan con la ocurrencia reportada en la literatura dentro de la dieta es el valor relativamente bajo de traslape de actividad entre el venado cola blanca (especie que aparece como la presa más importante en la literatura) y el puma. Esto puede deberse a diversas causas. Una de ellas es que, en el sitio de estudio, el puma prefiera a otras presas sobre el venado, sobre todo con las que tiene una mayor proporción de traslape. Lo anterior puede derivar en que en el sitio la actividad temporal esté estrechamente relacionada con la dieta del puma, como se ha encontrado en Quintana Roo, donde las presas más recurrentes en los análisis de dieta también son las que tienen mayor traslape temporal (Pérez Elizalde et al., 2016). Una explicación a que el puma preferiría depredar al armadillo de nueve bandas, al conejo, al pecarí, al ganado equino y bovino, así como al coatí sobre el venado cola blanca, es que se deba a una mayor ingesta calórica total, pues estas presas podrían ser más fáciles de matar y/o de consumir.

Una aproximación diferente es que puede haber presas que, aunque estén presentes en la dieta del puma, no tengan una relación positiva en sus comportamientos temporales o en el traslape de actividad, debido a que, por ser las presas principales, éstas han desarrollado comportamientos temporales de manera evolutiva, para evadir al puma. Es decir, que aunque presenten relaciones temporales negativas, sí se encuentren dentro de la dieta del puma, como ya se ha reportado (Monroy-Vilchis et al., 2016; Scognamillo et al. 2003).

Esto podría implicar que, temporalmente, el puma no es tan eficiente al forrajear a sus presas principales, puesto que estaría pasando mucho tiempo activo, gastando energía en periodos (horas) en los que sus presas no van a estarlo y por consecuencia no conseguiría cazarlas ni obtener un beneficio energético de ellas. Es difícil plantear la ineficiencia energética de un depredador como el puma, conociendo toda la evidencia que existe acerca de sus diferentes adaptaciones y conductas para sobrevivir, parece más viable que el puma no dependa de estrategias temporales para cazar al venado, y que además tenga una dieta amplia.

El bajo valor del coeficiente de traslape en este estudio entre el venado cola blanca y el puma no ha sido encontrado en otros estudios en México (Gutiérrez-González & López-González, 2017; Pérez Elizalde et al., 2016). Pero como se menciona anteriormente, existen estudios que miden la relación temporal entre el puma y el venado cola blanca e incluso han encontrado relaciones negativas entre ambas especies.

El traslape con otras especies diferentes al venado, ya se ha medido en otros sitios con presencia de puma. Por ejemplo, la alta proporción de traslape temporal con el armadillo de nueve bandas también se ha registrado en otros sitios con presencia de ambas especies, como en Quintana Roo, donde el traslape resultó de 0.74 (Pérez Elizalde et al., 2016), así como se ha registrado que el puma y el armadillo de nueve bandas tienen una relación temporal positiva alta en análisis de correlación (Monroy-Vilchis et al., 2016).

El traslape temporal encontrado entre el pecarí de collar y el puma es más alto que los que se han registrado en otros estudios parecidos realizados en México (Gutiérrez-González & López-González, 2017; Pérez Elizalde et al., 2016), aunque existen datos de traslapes aún más altos con esta especie en Brasil (Azevedo et al., 2018). Esto podría explicar por qué el puma tiene un bajo traslape con el venado debido a que podría estar prefiriendo al pecarí que al venado.

Algo interesante es que, aunque se registraron más eventos de venado que de pecarí, en la mayoría de los eventos de pecarí hay más de tres individuos, por lo que podría haber una mayor densidad de individuos de pecarí, que de venados. Lo que podría reforzar el supuesto de que en este sitio el pecarí es una presa más importante que el venado para el puma por la mayor disponibilidad de individuos.

Hay pocos estudios en México que analicen la relación temporal entre el ganado equino y el puma de la misma manera que el presente trabajo (con coeficientes de traslape de actividad). Por lo tanto, el alto valor del coeficiente de traslape entre el puma y el ganado equino obtenido es importante.

En el sitio de estudio, el valor del coeficiente de traslape entre el puma y el ganado bovino no fue tan alto como otros estudios (Gutiérrez-González & López-González, 2017), pero, de igual forma, sí presenta valores de traslape más altos que varias presas silvestres, como el venado cola blanca. Si a esto se añade que es probable que en el sitio haya también una mayor cantidad de individuos del ganado bovino que de otras presas, esto podría volver vulnerable al ganado bovino.

No existen reportes o estudios que analicen la relación temporal entre el ganado caprino y el puma. Se considera que se obtuvieron valores bajos debido al tipo de manejo que se le da al rebaño a diferencia del ganado bovino. Las cabras, a diferencia de otro tipo de ganado, son liberadas por las mañanas por los propietarios, quienes asignan a un pastor y perros pastores. Al atardecer el rebaño vuelve al corral de pernocta, lo que reduce el traslape temporal entre las cabras y el puma.

También se encontró que la gran mayoría de las presas (a excepción del armadillo de nueve bandas y el conejo) muestran comportamientos evasivos drásticos en sus patrones de actividad respecto a los patrones de actividad del puma. Es importante mencionar que todas las presas, sin excepción, mostraron picos de actividad desfasados de los picos de actividad del puma, lo que podría sugerir que lo evitan a esas horas.

Es notorio que la principal estrategia de segregación temporal entre las presas y puma es durante el segundo pico de actividad del puma, donde ya hay luz natural suficiente, lo cual podría significar que las presas, aunque empiezan a moverse durante el amanecer, son aún más vulnerables (Lowrey et al., 2016). Esto último no ha sido probado con un enfoque temporal, pero sí se ha demostrado que la visibilidad (o falta de cobertura) promueve el miedo o la sensación de vulnerabilidad en las presas (Esparza-Carlos, J. P et al., 2018).

El que las presas con menor biomasa (el armadillo y el conejo) mostraran una mayor similitud en los patrones de actividad con el puma puede significar que estas presas tengan otros mecanismos, como el armadillo, que hace agujeros para resguardarse y así evitar la depredación o, que el puma no busque depredarlos activamente y sean presas incidentales de encuentros fortuitos, por lo que no modifican sus hábitos temporales respecto al puma, aunque esto no ha sido probado. Otra opción puede ser que el puma sí esté buscando a estas especies y debido a que otros depredadores que están presentes en el sitio de estudio como el jaguar o el oso y compiten de manera más efectiva por las presas de mayor biomasa y el puma entonces tiene que ampliar su espectro de presas a incluir en su dieta, éste fenómeno de subordinación y sus consecuencias en la dieta y el comportamiento del puma ha sido encontrado en varios sitios con depredadores como el jaguar y el oso negro (Elbroch., & Kusler, .2018).

En cuanto al comportamiento temporal del puma, tanto en su categoría temporal que resultó catameral, tanto en su distribución de actividad con picos en la madrugada y en la noche, y finalmente con un coeficiente de traslape de más de la mitad con cinco de nueve presas, este comportamiento sugiere que el puma tiene una estrategia temporal para maximizar encuentros con la mayor cantidad de presas posibles, e incrementar su actividad en horas en las que son más vulnerables (al anochecer).

El comportamiento temporal de las diferentes presas del puma varía, no parece haber una diferencia significativa entre el sobrelape de la actividad temporal de las presas silvestres y las presas domésticas comparadas con la actividad del puma.

8.3 Patrones de actividad espacial

Antes de interpretar los resultados y de hacer un análisis de fondo sobre ellos, es importante retomar y discutir por qué se seleccionaron algunos modelos sobre otros, aunque no fueran los que tenían menor valor de criterio de información de Akaike (AIC). Sólo se tomaron en cuenta modelos que tuviesen un offset para los días de cada cámara. Después se analizó el uso de los ajustes de modelos inflados por ceros o alterados por ceros. Se seleccionó el ajuste *Hurdle* sobre los ajustes de modelos inflados por ceros porque estos no toman en cuenta el origen de los ceros. En este estudio, no se tomaron en cuenta las consideraciones sobre la imperfección de la detección y del modelo de muestreo, debido a que no fueron establecidas desde el principio y porque la recolección de datos no fue enfocada sólo a la detección de las especies que se estudian en este trabajo, pero sí tiene sentido ecológico que haya una disparidad en el número de ceros entre presas y depredador, por lo que se decidió no utilizar los modelos inflados por ceros y en vez utilizar los modelos *Hurdle*, además de que el valor de AIC de los modelos varió de manera mínima.

Espacialmente, el puma sólo tiene una relación estadísticamente significativa con sus presas silvestres y esta es negativa. Los demás modelos con las presas domésticas no tuvieron un efecto. Esto puede deberse a que las presas silvestres tienen comportamientos temporales evasivos hacia el puma y éstos que han sido reforzados a lo largo del tiempo por la selección natural, mientras que las presas domésticas no tienen tales comportamientos evasivos hacia este depredador, como se plantea en la hipótesis de este trabajo.

Tabla 12 *Valor del efecto y valor de p de cada modelo seleccionado para cada grupo de presas y para cada presa doméstica.*

Modelo	Efecto	Valor de p	Error Estándar
Para presas silvestres Modelo 6	-0.0624	0.0335*	0.02934
Para presas domésticas Modelo 6	-0.0067	0.521	0.010586
Para ganado bovino Modelo 6	-0.0424	0.416	0.05220
Para ganado equino Modelo 6	-0.0587	0.161	0.04186
Para ganado caprino Modelo 6	-0.0019	0.330	0.01680

Aunque no hay trabajos que muestren una relación negativa del efecto de la presencia de las presas sobre la presencia del puma, el trabajo de Wirsing, Cameron, & Heithaus (2010) subrayan que el sistema de depredador-presa es dinámico y está en constante cambio. Lo que determina la respuesta espacial de las presas en el hábitat es el tipo de escape o comportamiento de escape. Es decir, que la selección de un hábitat abierto, por ejemplo, sea más notable en las especies que tienden a huir y correr, como por ejemplo el venado (Altendorf, Laundré, López González, & Brown, 2001).

Parece ser que, en el sitio de estudio el puma está forrajeando en sitios con menor presencia de presas silvestres y sin importar la presencia de presas domésticas. El puma se mueve por el paisaje en ciertos sitios con variables espaciales concretas como el relieve o los parches de vegetación (Alexander, Logan, & Paquet, 2006) esperando el encuentro con alguna presa, mientras que las presas silvestres parecen aparecer menos en estos sitios.

8.4 Implicaciones para el manejo y la conservación y perspectivas futuras

En conjunto, los análisis obtenidos en el sitio de estudio sugieren que las presas y el puma sí utilizan estrategias temporales en una dinámica en la que el puma parece aumentar el traslape de actividad con el mayor número de presas, mientras que al mismo tiempo las presas tienen algunas estrategias temporales para evitar al puma. Parece haber una vulnerabilidad más acentuada en el ganado equino que en el bovino y de estas dos que del ganado caprino, debido a que tienen mayor traslape temporal que algunas presas importantes, mientras que el ganado caprino tiene el coeficiente más bajo de todas las presas. Cabe mencionar que aún así hay tres presas importantes con un coeficiente de traslape más alto, por lo que esta vulnerabilidad temporal no es considerada grave o suficiente para que sea evidente el conflicto entre el puma y el ganado en esta dimensión de análisis.

Por el contrario, los análisis muestran que sólo hay una relación espacial importante entre las presas silvestres y el puma, lo que puede indicar que los encuentros entre las presas silvestres y el puma sean menos probables que los encuentros con las presas domésticas, aunado a esto, se debe tomar en cuenta la desproporcionada abundancia relativa de las presas domésticas. Los dos factores antes mencionados pueden fomentar el conflicto entre el puma y el ganado.

Cabe mencionar que hay estudios realizados en la zona sobre la depredación al ganado (caprino, principalmente) por puma (Peña-Mondragón & Castillo, 2013) ver tabla 11, Tomando en cuenta que las cifras de la depredación de ganado entre la zona de estudio y el sitio específico de estudio pueden variar, los análisis realizados y el alto valor del traslape entre el ganado equino y el puma podría propiciar la depredación de los equinos, así como la (ver Ilustración 20), esto sumado a que el manejo al ganado de equinos es mucho menos controlado que al caprino en el sitio de estudio.

Tabla 13 *Número de eventos de depredación por puma y tipo de ganado en la zona de estudio, tomado de Peña-Mondragón & Castillo, (2013).*

Depredador	Ganado Bovino	Ganado Equino	Ganado Caprino	Total
<i>Puma concolor</i>	57	26	101	184



Ilustración 19 *Fotografías capturadas por una cámara trampa en la que se observan dos burros y uno tiene una herida en la pata posterior derecha, en el mismo sitio podemos observar la presencia del puma.*

Mientras este trabajo muestra una primera aproximación para entender la relación espacial entre el puma y sus presas, hay que mencionar que en un futuro sería necesario hacer un análisis explícito sobre qué variables espaciales propician la presencia del puma o, mejor aún, la depredación. Nuevos análisis también podrían realizarse con otro tipo de métodos de monitoreo, como el uso de collares con GPS para entender el uso del espacio del puma y sus presas y el análisis espacial o de paisaje.

Este trabajo estudia una de las partes importantes del conflicto entre carnívoros y la ganadería, que es el comportamiento temporal y espacial de los depredadores y las presas brindando datos analizados. Sin embargo para poder tener el panorama completo habría que analizar otras partes, como la relación entre el puma y otros depredadores en el sitio de estudio, como el oso negro y el jaguar, la salud de los individuos del puma y la abundancia y la distribución de las presas (Polisar et al., 2003). Tal vez entendiendo más de estos factores y conociendo los eventos de depredación durante un periodo de tiempo, se podría determinar si hay factores o partes del conflicto que tengan más peso y, si es así, cuáles son.

Las recomendaciones de manejo que se pueden emitir para disminuir la vulnerabilidad del ganado que no impliquen una inversión muy fuerte de dinero y, más bien, implique un cambio de comportamiento de las personas (Peña-Mondragón et al., 2016), sobre todo del ganado equino, es que sólo pastoreen de día en el campo y que en la noche se guarden con el ganado caprino para reducir la vulnerabilidad temporal. También se recomienda permitir el aumento de la población de presas silvestres, especialmente por medio de la disminución en la cacería de las presas principales del puma, como el venado o el pecarí, porque, según los datos encontrados en este trabajo, es probable que exista una mayor abundancia de presas domésticas que de presas silvestres.

Cabe mencionar que el manejo del ganado caprino parece ser adecuado en el sitio de estudio, debido a que no existe una vulnerabilidad temporal para ser depredados por el puma.

8.5 Conclusiones

- Existe una presencia notable y mayor del ganado dentro del sitio de estudio que de las presas silvestres del puma, así como una abundancia relativa alta del puma. Si añadimos que en la zona de estudio la cacería de presas del puma es una actividad común, éste último podría verse orillado a incrementar su consumo de presas domésticas.
- El puma está forrajeando en sitios con menor presencia de presas silvestres y la presencia de presas domésticas parece no tener algún efecto en su comportamiento espacial de forrajeo. Es probable que lo anterior se deba a que presas silvestres tienen comportamientos espaciales evasivos que han sido reforzados a lo largo del tiempo por la selección natural, mientras que las presas domésticas no tienen tales comportamientos evasivos.
- Debido a los resultados del análisis espacial, el ganado puede ser más susceptible a la depredación debido a que es más probable un encuentro con las presas domésticas que con las presas silvestres.
- El puma tiene diferentes relaciones temporales (valores de traslape) con diferentes tipos de presas y, aunque existen relaciones más fuertes (valores de traslape mayores) entre presas silvestres y el puma que, con presas domésticas, algunas de estas últimas (los equinos) tienen valores altos de traslape, lo que sí las vuelven principalmente vulnerables a la depredación en el sitio de estudio.
- Los valores bajos de traslape temporal y muestran que el ganado caprino no es vulnerable temporalmente a la depredación por el puma en el sitio de estudio.
- Existen comportamientos temporales para aumentar la probabilidad de depredación por parte del puma y comportamientos temporales evasivos por parte de todas las presas.
- Las soluciones y recomendaciones en cuanto al manejo del ganado deben de ser analizadas desde una perspectiva local y con información más detallada y actualizada sobre la depredación y sobre los comportamientos de los depredadores y las presas domésticas y silvestres.

9. Referencias

- Alexander, S. M., Logan, T. B., & Paquet, P. C. (2006). Spatio-temporal co-occurrence of cougars (*Felis concolor*), wolves (*Canis lupus*) and their prey during winter: A comparison of two analytical methods. *Journal of Biogeography*, 33(11), 2001–2012. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01564.x>
- Altendorf, K. B., Laundré, J. W., López González, C. A., & Brown, J. S. (2001). Assessing effects of predation risk on foraging behavior of mule deer. *Journal of Mammalogy*, 82(2), 430–439. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2001\)082<0430](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2001)082<0430)
- Aranda, M., & Sánchez-cordero, V. (1996). Prey Spectra of Jaguar (*Panthera onca*) and Puma (*Puma concolor*) in Tropical Forests of Mexico P REY S PECTRA OF J AGUAR (P ANTHERA ONCA) AND P UMA. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 31(February 2012), 65–67. <https://doi.org/10.1076/snfe.31.2.65.13334>
- Azevedo, F. C., Lemos, F. G., Freitas-Junior, M. C., Rocha, D. G., & Azevedo, F. C. C. (2018). Puma activity patterns and temporal overlap with prey in a human-modified landscape at Southeastern Brazil. *Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.1111/jzo.12558>
- Bagchi, S., & Mishra, C. (2006). Living with large carnivores: predation on livestock by the snow leopard (*Uncia uncia*). *Journal of Zoology*, 268(3), 217–224. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2005.00030.x>
- Barry, J., Elbroch, L. M., Aiello-Lammens, M., Sarno, R., Seelye, L., Kusler, A., ... M. Grigione, M. (2018). Pumas as ecosystem engineers: ungulate carcasses support beetle assemblages in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4315-z>
- Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2005). *Ecology: From Individuals to Ecosystems* (4th Editio). Malden, Massachusetts: WILEY-BLACKWELL.
- Burgas, A., Amit, R., & Lopez, B. C. (2014). Do attacks by jaguars *Panthera onca* and pumas *Puma concolor* (Carnivora: Felidae) on livestock correlate with species richness and relative abundance of wild prey? *Revista de Biología Tropical*, 62(4), 1459–1467. <https://doi.org/10.15517/rbt.v62i4.13199>
- Caravaggi, A., Banks, P. B., Burton, A. C., Finlay, C. M. V., Haswell, P. M., Hayward, M. W., ... Wood, M. D. (2017). A review of camera trapping for conservation behaviour research. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, (June). <https://doi.org/10.1002/rse2.48>
- Caro, T. M. (1989). Determinants of asociality in felids. *Comparative Socioecology: The Behavioral Ecology of Humans and Other Mammals Staden V., Foley RA*, 41–74.
- Carrillo, E., Fuller, T. K., & Saenz, J. C. (2009). Jaguar (*Panthera onca*) hunting activity: Effects of prey distribution and availability. *Journal of Tropical Ecology*, 25(5), 563–567. <https://doi.org/10.1017/S0266467409990137>
- Cassaigne, I., Medellín, R. A., Thompson, R. W., Culver, M., Ochoa, A., Vargas, K., ... Torres-gomez, 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*, 61(2), 125–132.
<https://doi.org/10.1894/0038-4909-61.2.125>
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., García, A., Pringle, R. M., & Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human – induced species losses: entering the sixth mass extinction. *Sciences Advances*, 1(e1400253), 1–5.
<https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Ceballos, G., & Oliva, G. (2005). *Los Mamíferos Silvestres de México*. (G. Ceballos & G. Oliva, Eds.) (1ra ed.). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Cunningham, S. C., Gustavson, C. R., Ballard, W. B., & Ballard, B. (1999). Diet selection of mountain lions in southeastern Arizona. *Journal of Range Management*, 52(3), 202–207. <https://doi.org/10.2307/4003681>
- Currier, M. P. C. (1983). Mammalian Species - *Felis Concolor*. In *Mammalian Species* (pp. 1–7). The American Society of Mammalogists.
- De la Torre, J. A., Núñez, J. M., & Medellín, R. A. (2017). Spatial requirements of jaguars and pumas in Southern Mexico. *Mammalian Biology*, 84, 52–60.
<https://doi.org/10.1016/j.mambio.2017.01.006>
- de la Torre, J., & de la Riva, G. (2009). Food habits of pumas (*Puma concolor*) in a semiarid region of Central Mexico. *Mastozoología Neotropical*, 16(1), 211–216.
- Dickson, B. G., & Beier, P. (2002). Home-range and habitat selection by adult cougars in Southern California. *The Journal of Wildlife Management*, 66(4), 1235–1245.
<https://doi.org/10.2307/3802956>
- 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*, 69(1), 264–276. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2005\)069<0264:IOVTAR>2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2005)069<0264:IOVTAR>2.0.CO;2)
- Dickson, B. G., Roemer, G. W., McRae, B. H., & Rundall, J. M. (2013). Models of regional habitat quality and connectivity for pumas (*Puma concolor*) in the Southwestern United States. *PLoS ONE*, 8(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0081898>
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401–406.
<https://doi.org/10.1126/science.1251817>
- Elbroch, L. M., Lendrum, P. E., Quigley, H., & Caragiulo, A. (2016). Spatial overlap in a solitary carnivore: Support for the land tenure, kinship or resource dispersion hypotheses? *Journal of Animal Ecology*, 85(2), 487–496.
<https://doi.org/10.1111/1365-2656.12447>
- Elbroch, L. M., & Quigley, H. (2016). Social interactions in a solitary carnivore. *Current Zoology*, (July), 1–6. <https://doi.org/10.1093/cz/zow080>
- Elbroch, L. M., & Wittmer, H. U. (2012). Puma spatial ecology in open habitats with aggregate prey. *Mammalian Biology*, 77(5), 377–384.
<https://doi.org/10.1016/j.mambio.2012.02.010>

- Ellis, E. C. (2015). Ecology in an anthropogenic biosphere. *Ecological Monographs*, 85(3), 287–331. <https://doi.org/10.1890/14-2274.1>
- Ellis, E. C., & Ramankutty, N. (2008). Putting people in the map: Anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(8), 439–447. <https://doi.org/10.1890/070062>
- Gómez-Ortiz, Y., & Monroy-Vilchis, O. (2013). Feeding ecology of puma *Puma concolor* in Mexican montane forests with comments about jaguar *Panthera onca*. *Wildlife Biology*, 19(2), 179–187. <https://doi.org/10.2981/12-092>
- Gray, M., Wilmers, C. C., Reed, S. E., & Merenlender, A. M. (2016). Landscape feature-based permeability models relate to puma occurrence. *Landscape and Urban Planning*, 147, 50–58. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2015.11.009>
- Gutiérrez-González, C. E., & López-González, C. A. (2017). Jaguar interactions with pumas and prey at the northern edge of jaguars' range. *PeerJ*, 5(February), e2886. <https://doi.org/10.7717/peerj.2886>
- Hamilton-Smith, E. (2011). Noninvasive survey Methods for Carnivores. *Electronic Green Journal*. <https://doi.org/10.1080/09602011.2011.640853>
- 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*, 76(3), 320–324. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2010.08.007>
- Hemson, G., Maclellan, S., Mills, G., Johnson, P., & Macdonald, D. (2009). Community, lions, livestock and money: A spatial and social analysis of attitudes to wildlife and the conservation value of tourism in a human–carnivore conflict in Botswana. *Biological Conservation*, 142(11), 2718–2725. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2009.06.024>
- 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 Zoologica Mexicana*, 29(3), 520–533.
- Hernández-SaintMartín, A. D. (2009). *Conflictos entre animales y huimanos: La percepción de la depredación de ganado en Yucatán, México*.
- 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*, 35(2), 308–317. <https://doi.org/10.3375/043.035.0213>
- Hornocker, M., & Negri, S. (2009a). *Cougar: Ecology and Conservation*. (M. Hornocker & S. Negri, Eds.). The University of Chicago Press. Retrieved from <https://books.google.fr/books?id=ZSDUxT3fSYEC>
- Hornocker, M., & Negri, S. (2009b). *Cougar ecology*. (M. Hornocker & S. Negri, Eds.) (1st editi). United states of america: The University of Chicago Press.
- Hunter, L. (2011). *Carnivores of the World*. (Princeton, Ed.) (1ra ed.). New Jersey: Princeton University Press.

- INEGI. (1986). *Síntesis Geográfica del Estado de Nuevo León*. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- Iriarte, J. A., Franklin, W. L., Johnson, W. E., & Redford, K. H. (1990). Biogeographic variation of food habits and body size of the America puma. *Oecologia*, 85(2), 185–190. <https://doi.org/10.1007/BF00319400>
- Jennings, A. . (2009). *Handbook of Mammals of the World - Volume 1*. (D. E. Wilson & R. A. Mittermeier, Eds.) (1ra ed.). Barcelona: Lynx Edicions.
- Karanth, K. U., & Sunquist, M. E. (2000). Behavioural correlates of predation by tiger (*Panthera tigris*), leopard (*Panthera pardus*) and dhole (*Cuon alpinus*) in Nagarahole, India. *Journal of Zoology*, 250(2), 255–265. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2000.tb01076.x>
- Khorozyan, I., Ghoddousi, A., Soofi, M., & Waltert, M. (2015). Big cats kill more livestock when wild prey reaches a minimum threshold. *Biological Conservation*, 192(July 2016), 268–275. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.09.031>
- Knopff, A. A., Knopff, K. H., Boyce, M. S., & St. Clair, C. C. (2014). Flexible habitat selection by cougars in response to anthropogenic development. *Biological Conservation*, 178, 136–145. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.07.017>
- Laundré, J. W., & Loxterman, J. (2007). Impact of Edge Habitat on Summer Home Range Size in Female Pumas. *The American Midland Naturalist*, 157(1), 221–229. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2007\)157\[221:IOEHOS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2007)157[221:IOEHOS]2.0.CO;2)
- Lendrum, P. E., Elbroch, L. M., Quigley, H., Thompson, D. J., Jimenez, M., & Craighead, D. (2014). Home range characteristics of a subordinate predator: Selection for refugia or hunt opportunity? *Journal of Zoology*, 294(1), 58–66. <https://doi.org/10.1111/jzo.12153>
- Lima, S. L. (2002, February). Putting predators back into behavioral predator -prey interactions. *Trends in Ecology and Evolution*. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02393-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02393-X)
- Logan, K., & Sweanor, L. (2001). *Desert Puma: evolutionary ecology and conservation of an enduring carnivore*. *Statistics*. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00076-9](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00076-9)
- Lorenzana Pina, G., Castillo Gamez, R., & Lopez-Gonzalez, C. (2004). Distribution , Habitat Association , and Activity Patterns of Medium and Large- Sized Mammals of Sonora, Mexico. *Natural Areas Journal*, 24(4), 354–357.
- 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*. <https://doi.org/10.1007/s13364-016-0292-y>
- MacArthur, R. H., & Pianka, E. R. (1966). On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100(916), 603-609.
- Macdonald, D. W. (1983). The ecology of carnivore social behaviour. *Nature*, 301(5899), 379–384. <https://doi.org/10.1038/301379a0>
- Macdonald, D. W., Loveridge, A. J., Melorose, J., Perroy, R., & Careas, S. (2010). *The biology and conservation of wild felids*. (D. W. Macdonald & A. J. Loveridge, Eds.),

- Statewide Agricultural Land Use Baseline 2015* (Vol. 1). New York: Oxford University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Hines, J. E., Knutson, M. G., & Franklin, A. B. (2003). Estimating Site Occupancy, Colonization, and Local Extinction When a Species Is Detected Imperfectly. *Ecology*, *84*(8), 2200–2207. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/3450043>
- MACKENZIE, D. I., & ROYLE, J. A. (2005). Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort. *Journal of Applied Ecology*, *42*(6), 1105–1114. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01098.x>
- Mendes Pontes, A. R., & Chivers, D. J. (2007). Peccary movements as determinants of the movements of large cats in Brazilian Amazonia. *Journal of Zoology*, *273*(3), 257–265. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00323.x>
- Meredith, M., & Ridout, M. (2017). Overview of the overlap package. *R Project*, 1–9. Retrieved from <https://cran.r-project.org/web/packages/overlap/vignettes/overlap.pdf>
- Mitchell, M. S., Hebblewhite, M., Boitani, L., & Powell, R. a. (2012). Carnivore habitat ecology: integrating theory and application. In *Carnivore ecology and conservation: a handbook of techniques* (L. Boitani and RA Powell, eds.). Oxford University Press, London, United Kingdom (pp. 218–255). <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199558520.001.0001>
- Monroy-Vilchis, O., Gómez, Y., Janczur, M., & Urios, V. (2009). Food niche of Puma concolor in Central Mexico. *Wildlife Biology*, *15*(1), 97–105. <https://doi.org/10.2981/07-054>
- Monroy-Vilchis, O., & Soria-Díaz, L. (2013). *Ecología de Puma Concolor en la Sierra Nanchititla, México* (1ra ed.). Toluca, México: Universidad Autónoma del Estado de México.
- Monroy-Vilchis, O., Zarco-González, Z., & Soria-Díaz, L. (2016). Activity pattern of puma (Puma concolor) and its main prey in central Mexico. *Animal Biology*, *66*(September), 13–20. <https://doi.org/10.1163/15707563-00002487>
- Núñez, R., Miller, B., & Lindzey, F. (2000). Food habits of jaguars and pumas in Jalisco, Mexico. *Journal of Zoology*, *252*(October 2000), 373–379. <https://doi.org/doi:10.1111/j.1469-7998.2000.tb00632.x>
- Núñez, R., Miller, B., & Lindzey, F. (2002). Ecología del jaguar en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. In R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. . . Chetkiewicz, P. G. J. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, ... A. B. Taber (Eds.), *El jaguar en el nuevo milenio* (1ra ed., pp. 107–126). Ciudad de México, México: Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society.
- O'Connell, A. F., Nichols, J. D., & Karanth, K. U. (2011). *Camera traps in animal ecology: Methods and analyses*. (A. F. O'Connell, J. D. Nichols, & K. U. Karanth, Eds.), *Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses*. Tokyo: Springer Japan. <https://doi.org/10.1007/978-4-431-99495-4>
- Ortega, A. M. (2006). Distribución y uso de hábitat del jaguar (*Panthera onca*) y el puma

- (Puma concolor) en la Reserva de la Biosfera “Sierra Gorda”, Querétaro, México. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Querétaro. Querétaro, México.
- Patterson, B. D., Kasiki, S. M., Selempo, E., & Kays, R. W. (2004). Livestock predation by lions (*Panthera leo*) and other carnivores on ranches neighboring Tsavo National Parks, Kenya. *Biological Conservation*, *119*(4), 507–516. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2004.01.013>
- Peña-Mondragón, J. L. (2011). *Daños económicos al ganado y percepciones sociales sobre el jaguar (Panthera onca veraecrucis Nelson and Goldman, 1933) en la Gran Sierra Plegada, Nuevo León, México*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Peña-Mondragón, J. L., & Castillo, A. (2013). Depredación de ganado por jaguar y otros carnívoros en el noreste de México. *Therya*, *4*(3), 431–446. <https://doi.org/10.12933/therya-13-153>
- Peña-Mondragón, J. L., Castillo, A., Hoogesteijn, A., & Martínez-Meyer, E. (2016). Livestock predation by jaguars *Panthera onca* in south-eastern Mexico: the role of local peoples’ practices. *Oryx*, (FEBRUARY), 1–9. <https://doi.org/10.1017/S0030605315001088>
- Pérez Elizalde, S., Ávila Nájera, D. M., Chávez, C., Lazcano Barreto, M. A., & Mendoza, G. D. (2016). Overlap in activity patterns between big cats and their main prey in northern Quintana Roo, Mexico. *Therya*, *7*(3), 439–448. <https://doi.org/10.12933/therya-16-379>
- Polisar, J., Maxit, I. E., Scognamillo, D., Farrell, L., Sunquist, M., & Eisenberg, J. F. (2003). Jaguars, pumas, their prey base, and cattle range: ecological interpretation of a management problem. *Biological Conservation*, *109*, 297–310.
- Porfirio, G., Sarmento, P., Foster, V., & Fonseca, C. (2017). Activity patterns of jaguars and pumas and their relationship to those of their potential prey in the Brazilian Pantanal. *Mammalia*, *81*(4), 401–404. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2015-0175>
- Reynolds, J. C., & Tapper, S. C. (1996). Control of mammalian predators in game management and conservation. *Mammal Review*, *26*(2-3), 127–155.
- Ridout, M. S., & Linkie, M. (2009). Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, *14*(50), 322–337. <https://doi.org/10.1198/jabes.2009.08038>
- Ripple, W. J., & Beschta, R. L. (2006). Linking a cougar decline, trophic cascade, and catastrophic regime shift in Zion National Park. *Biological Conservation*, *133*(4), 397–408. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.07.002>
- Ripple, W. J., Estes, J. a, Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., ... Wirsing, A. J. (2014). Status and ecological effects of the world’s largest carnivores. *Science*, *343*(6167), 1241484. <https://doi.org/10.1126/science.1241484>
- Romero-Muñoz, A., Maffei, L., Cuéllar, E., & Noss, A. J. (2010). Temporal separation between jaguar and puma in the dry forests of southern Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, *26*(03), 303. <https://doi.org/10.1017/S0266467410000052>
- Rosas-Rosas, O. C., Valdez, R., Bender, L. C., & Daniel, D. (2003). Food habits of pumas

- in Northwestern Sonora, Mexico. *Wildlife Society Bulletin*, 31(2), 528–535.
<https://doi.org/10.2307/3784335>
- Rouse, A. (2013). *Living Planet Report 2014*. <https://doi.org/>
- 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*, 41(4), 484–489.
<https://doi.org/10.1080/09712119.2013.787362>
- Sangay, T., & Vernes, K. (2008). Human–wildlife conflict in the Kingdom of Bhutan: Patterns of livestock predation by large mammalian carnivores. *Biological Conservation*, 141(5), 1272–1282. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2008.02.027>
- Sarasola, J. H., Zanón-Martínez, J. I., Costán, A. S., & Ripple, W. J. (2016). Hypercarnivorous apex predator could provide ecosystem services by dispersing seeds. *Scientific Reports*, 6(January), 19647. <https://doi.org/10.1038/srep19647>
- 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*, 259(3), 269–279.
<https://doi.org/10.1017/S0952836902003230>
- Seidensticker, J. C., Hornocker, M. G., Wiles, W. V., & Messick, J. P. (1973). Mountain lion social organization in the Idaho Primitive Area. *Wildlife Monographs*, (35), 3–60.
- Sollmann, R., Mohamed, A., Samejima, H., & Wilting, A. (2013). Risky business or simple solution - Relative abundance indices from camera-trapping. *Biological Conservation*, 159(March), 405–412. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.12.025>
- Sunquist, M., & Sunquist, F. (2002). *Wild Cats of the World* (1ra ed.). London: University of Chicago Press.
- Treves, A., & Karanth, K. U. (2003). Human-Carnivore Conflict and Perspectives on Carnivore Management Worldwide. *Conservation Biology*, 17(6), 1491–1499.
<https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2003.00059.x>
- Treves, A., & Naughton-Treves, L. (1999). Risk and opportunity for humans coexisting with large carnivores. *Journal of Human Evolution*, 36(3), 275–282.
<https://doi.org/10.1006/jhev.1998.0268>
- Vitousek, P. M. (1994). Beyond Global Warming: Ecology and Global Change. *Ecology*, 75(7), 1862–1876. <https://doi.org/10.2307/1941591>
- Wirsing, A. J., Cameron, K. E., & Heithaus, M. R. (2010). Spatial responses to predators vary with prey escape mode. *Animal Behaviour*, 79(3), 531–537.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.12.014>
- Zeileis, A., Kleiber, C., & Jackman, S. (2008). Regression Models for Count Data in R. *Journal of Statistical Software*, 27(8), 1–25. <https://doi.org/10.18637/jss.v027.i08>
- Zuur, A. F., Leno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2011). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. *Public Health* (Vol. 36).
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387667-6.00013-0>