



**UNIVERSIDAD CENTRAL DE
VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA**

**PATRONES DE ACTIVIDAD DE UN
ENSAMBLE DE FELINOS
SILVESTRES EN LOS LLANOS
VENEZOLANOS**

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO

Presentado ante la Ilustre Universidad Central de Venezuela, por el bachiller Ilad Gabriel Vivas López como requisito parcial para optar al título de Licenciado en Biología

Tutor (a) (es): WLODZIMIERZ JEDRZEJEWSKI
LUIS GONZALO MORALES

CARACAS, VENEZUELA
JUNIO - 2019

Dedicatoria

A Ilse López, Adolfo Vivas, Cesar Molina, Carlos Escobar, Daniel y Danilo Mendoza.

Por su incansables enseñanzas y guías.

Agradecimientos

La culminación de este trabajo evidencia la importancia de la perseverancia, la capacidad de síntesis y de análisis, que son algunas de las herramientas que más se emplean en los estudios ecológicos. Estas cualidades son muy bien cultivadas en la Universidad Central de Venezuela, pues día a día nos impone retos que nos ayudan a crecer como investigadores. No es menos importante el aporte que realiza el Instituto Venezolano de Investigación Científica, institución que funge como un catalizador en el desarrollo de estas cualidades.

El conocimiento técnico, la experiencia y la perspectiva fueron los principales aportes del Dr. Luis Gonzalo Morales y el Dr. Włodzimierz Jedrzejewski, quienes invirtieron en este ejercicio académico, lo que puede ser el recurso más valioso de los seres humanos, que es el tiempo. Todo esto en conjunto permitió el desarrollo de este trabajo, por lo que siempre les estaré en deuda.

Dado que no existe investigación científica sin investigador agradezco a mi madre Ilse López, pues gracias a su ejemplo he alcanzado una nueva meta, que de no ser por ella no hubiese sido posible.

A todos, gracias por sus aportes.

Resumen

El patrón de actividad diaria es uno de los componentes de la etología de una especie. Determina en que horarios está activa dicha especie, con base en parámetros como el ritmo circadiano, fisiología, conducta, interacciones con el medio ambiente u otros individuos de la misma especie u otras especies, entre otros.

Este trabajo se adscribe a un proyecto de investigación que mediante un muestreo por fototrampeo (2013-2015) en Hato Piñero, estado Cojedes, generó información sobre el estado poblacional de *P. onca*. En este trabajo en particular, se evaluó el comportamiento y patrón de actividad de las cuatro especies de felinos que habitan en el hato y sus presas potenciales. Además de se evaluaron los patrones de actividad de los sexos y estados reproductivos de *P. onca*.

Se emplearon pruebas X^2 para evaluar la diferencia entre patrones de actividad entre especies, sexo y estado reproductivo, estimadores de densidad de kernel para medir el nivel de actividad diaria absoluta y determinar el coeficiente de superposición de los patrones de actividad entre felinos y presas y pruebas de Wald para evaluar la significancia de las diferencias entre los niveles de actividad de los felinos silvestres y su presas potenciales.

Se concluyó que *P. onca* exhibe un patrón de actividad mayormente nocturno, al igual que *P. concolor*, *L. pardalis* tuvo actividad fuertemente nocturna y *P. yagouaroundi* fuertemente diurna. Los machos de *P. onca* tuvieron actividad mayormente nocturna y ambos grupos de hembras y cachorros tuvieron patrón de actividad diurna y nocturna. Los niveles de actividad de los felinos fueron relativamente similares, salvo por *P. yagouaroundi*, que tuvo menor nivel de actividad. Entre los grupos de sexo y estado reproductivo las hembras reproductivas exhibieron el mayor nivel de actividad, las que estuvieron activas 4 h al día más que cualquier otro grupo.

Las presas principales de la dieta de las especies de felinos siempre exhibieron un $\Delta > 0,5$ y la superposición de patrones de actividad entre especies de felinos siempre tuvo $\Delta > 0,7$, salvo por las interacciones con *P. yagouaroundi*.

Palabras claves: Estimador de densidad de kernel, felinos silvestres, nivel de actividad, patrón de actividad, *P. onca*.

Introducción

El patrón de actividad diaria es una característica del comportamiento, que determina en qué horarios está más activa una especie. Este patrón se deriva de funciones vitales como alimentación, reproducción, fisiología, ritmo circadiano, interacciones inter o intra-específicas o con el medio ambiente, entre otras variables (Lucherini y col, 2009). Las adaptaciones biológicas al ciclo circadiano (día-noche) responden a cambios en la disponibilidad de alimentos, evasión de depredadores, reducción de la competencia inter-específica o partición de nicho (Heurich y col, 2014). La mayoría de especies de felinos han sido relativamente poco estudiadas por ser animales tímidos, de hábitos crípticos y difíciles de estudiar mediante observación directa (Rabinowitz, 1989; Grassman, 2000; Rajaratnam y col, 2007; Baker y col, 2011). Estas dificultades se acentúan en especies de tamaño corporal medio o grande debido a sus bajas densidades poblacionales y al gran tamaño de sus territorios.

Una forma de explicar el patrón de actividad de los depredadores, como los felinos, puede ser a través del patrón de actividad de la presa (Ludlow y Sunquist, 1987; Cavalcanti y Gese, 2009) o de existir, el de otro depredador (Scognamillo y col, 2003). Por lo que se puede esperar que la actividad de hembras de felinos resulte de la necesidad de alimentar, cuidar y evitar riesgos para sus cachorros, la actividad de los cachorros dependa de la de las madres (Jędrzejewski y col, 2016), mientras que la actividad de machos puede verse influida por la actividad de las presas potenciales o por la de las hembras.

En algunas especies de felinos pueden existir diferencias en las conductas entre individuos de distintas clases de edad y sexo. Por ejemplo, los jaguares machos adultos recorren mayores distancias que las hembras dado que son territoriales (Jędrzejewski y col, 2016). Las hembras reproductivas protegen sus cachorros de la depredación por pumas o jaguares machos al reducir su área de actividad (Estrada, 2006; Monroy-Vilchis y col, 2009), desplazándose solo para alimentarse y tomar agua, por lo que la actividad de los cachorros depende de las de la madres (Cavalcanti y Gese, 2009). Por otra parte, las hembras sin cachorros recorren grandes distancias para establecer sus propios territorios (Cavalcanti y Gese, 2009).

Como consecuencia de este comportamiento, se puede esperar que existan diferencias en los patrones de actividad entre machos y hembras con cachorros, hembras sin cachorros y los cachorros. De existir estas diferencias, las hembras con cachorros podrían utilizar horarios más nocturnos que los otros dos grupos de adultos, los machos podrían utilizar horarios más diurnos y las hembras sin cachorros podrían comportarse igual que los machos. Sin embargo hasta el momento no se han publicado estudios que hayan evaluado estas hipótesis.

Se ha estudiado la relación entre la actividad de distintos felinos y el tipo de hábitat, la dependencia de luz solar o lunar y la dependencia de las presas, entre otras variables (Paviolo y col, 2009; Linkie y Ridout, 2011; Lynam y col, 2013; Heurich y col, 2014; Blake y col, 2016), pero no se sabe si estos patrones se mantienen en condiciones ambientales distintas a las de los estudios citados y con diferente intervención humana. Es prioritario determinar si las especies que habitan áreas protegidas, exhiben un patrón de actividad distinto a los de estos estudios.

Sunquist y Sunquist (1989) sugieren que la distribución y abundancia de presas potenciales es el factor ecológico que más influye en la organización social de los carnívoros. Con respecto al patrón de comportamiento, se puede esperar que no solo la distribución y abundancia, sino también el patrón de actividad de las presas y las interacciones con otros depredadores modulen el patrón de actividad del depredador. Lo anterior se explica por el hecho que los depredadores maximizan la probabilidad de encuentro con las presas y minimizan la probabilidad de encuentros con otros depredadores que sean posibles competidores, lo que les permite aumentar su aptitud (Roulin, A. 2002; Altwegg y col, 2007).

En este trabajo se estudió el patrón de actividad diaria en el ensamble de felinos (Fauth y col, 1996) conformado por *Panthera onca*, *Puma concolor*, *Leopardus pardalis* y *Puma yagouaroundi* y sus presas potenciales en un ecosistema que incluye sabanas, bosques semi-decíduos, chaparrales, pastizales y bosques siempre verdes en los Llanos occidentales venezolanos, mediante fototrampeo.

Justificación

Los estudios de interacciones entre mamíferos depredadores son escasos y principalmente se circunscriben a regiones templadas (Anile y col, 2009; Paviolo y col, 2009; Heurich y col, 2014). Los felinos neotropicales han sido ampliamente estudiados en mosaicos de bosques y pastizales en Brasil, Venezuela, Paraguay y Perú (Schaller y Vascoceles, 1978; Schaller y Crawshaw, 1980; Mondolfi y Hoogesteijn, 1986; Emmons, 1987; Taber y col, 1997). Sin embargo hay relativamente pocos trabajos sobre comportamiento de estos animales, como las conductas o los patrones de actividad.

El presente trabajo estuvo motivado por la falta de información sobre actividad diaria de los felinos silvestres de Venezuela y por su importancia como depredadores tope y posibles reguladores de las poblacionales de sus presas. Se espera que los resultados de esta investigación puedan utilizarse en la gestión de conflictos entre felinos y especies domésticas, en particular ganado vacuno programas de manejo de fauna domestica eficientes y sustentables. Aunque se sabe que los felinos son primordialmente nocturnos, no está claro cuál es el horario de máxima actividad, por lo que se podría aportar información adicional de la actividad de los felinos venezolanos a la comunidad científica. Es probable que al cambiar la escala temporal y al ser simpátricos, en áreas relativamente heterogéneas, los felinos presenten cierto nivel de segregación por competencia (Ridout y Linkei, 2009).

Antecedentes

Los estudios de patrones biológicos y de comportamiento de felinos han permitido conocer características tales como su distribución, abundancia, filogenia y estrategias de caza (Carrillo y col, 2009; Arroyo-Arce y col, 2017), pero siempre contextualizada en la taxonomía clásica y la relación de los felinos con el humano (Jędrzejewski y col, 2011).

El jaguar (*Panthera onca* (Linnaeus, 1758))

Es un felino de gran tamaño y contextura musculosa, que pesa entre 31 y 178 Kg, los individuos de mayor talla se encuentran en Pantanal (Brasil) y Los Llanos (Venezuela), y los de menor talla en Centroamérica (Jędrzejewski, 2011). Su distribución abarca desde el norte de México hasta el norte de Argentina, entre 0 y 3200 m.s.n.m (Seymour, 1989). Habitan principalmente ecosistemas

boscosos pero también utilizan sabanas arboladas. En Venezuela la distribución es disyunta en la región norte. Está ausente en parches de Perijá, sur-este del Lago de Maracaibo, Falcón-Lara-Yaracuy, Cordillera de Los Andes, Miranda, Aragua, Carabobo, Distrito Capital, Paria y las zonas altas de los Tepuyes (Linares, 1998).

Exhibe hábitos solitarios, nocturnos o crepusculares, aunque se han obtenido registros de individuos activos durante el día dependiendo del tipo de hábitat en que se encuentre y de grupos de varios adultos reproductivos o adultos y sub-adultos. Tiene una dieta amplia, que incluye crustáceos, babas, iguanas, matos, tortugas continentales, garzas, garzones, paujies dantas, venados, chigüires, báquiros, osos hormigueros y otros depredadores como cunagueros y cuchichis (Seymour, 1989).

Ha sido exterminado en El Salvador y Uruguay, la región costera de Brasil, presentan un rango limitado en México, Guatemala y Argentina y se encuentran en peligro en Bolivia, Panamá, Costa Rica y Honduras (Arra, 1974; Thornback y Jenkins, 1982; Estrada, 2006). Son poco abundantes en Venezuela, Colombia y Perú (Mondolfi y Hoogesteijn, 1986; Paradiso, 1972).

El puma (*Puma concolor* (Linnaeus, 1771))

Es un felino de gran tamaño, que pesa entre 35 y 100 Kg (Currier, 1983). Los individuos que habitan en regiones de clima templado tienden a ser más grandes que los de clima tropical. Se distribuye desde el norte de EEUU y Canadá, hasta el sur de Chile y Argentina, entre 0 y 4000 m.s.n.m. (Aranda, 2000). En Venezuela se distribuyen ampliamente, salvo en la región Falcón –Lara-Yaracuy y las zonas altas de los tepuyes (Linares, 1998). Sus hábitos son similares a los del jaguar, aunque su dieta es más amplia. Consumen desde ratas y ardillas hasta venados y báquiros u otros depredadores como zorros o cachorros de jaguar (Currier, 1983; Chinchilla, 1997).

El cunaguaro (*Leopardus pardalis* (Linnaeus, 1758))

Es un felino pequeño, que pesa entre 8 y 14,5 Kg en adultos (Linares, 1998). Su distribución abarca desde el sur de EEUU hasta el norte de Argentina, entre 0 y 1250 m.s.n.m. En Venezuela se encuentra ampliamente distribuido, salvo en las zonas altas de los tepuyes y la cordillera andina

(Linares, 1998). Presentan hábitos nocturnos, habitan en zonas bajas y húmedas, principalmente en bosques deciduos, semi-deciduos, ribereños y siempre verdes (Blake y col, 2016).

La onza (*Puma yagouaroundi* (Geoffroy, 1803))

Es un felino de pequeño tamaño, que pesa entre 4,5 y 9 Kg (Linares, 1998; Sanchez y Lew, 2010). Presenta dos coloraciones, una enteramente negra y una parda rojiza. Se distribuye desde el norte de México hasta el centro de Argentina, salvo en la costa Pacífica de Suramérica (Ecuador, Perú y Chile) (de Oliveira, 1998 a; Giordano, 2015). En Venezuela se encuentra al sur del Orinoco, Lago de Maracaibo, Los Llanos, Cordillera Central, Cordillera Oriental, Sistema Coriano y Los Andes, entre 10 y 1200 m.s.n.m (Linares, 1998).

Son individuos nocturnos y diurnos, solitarios (Linares, 1998), principalmente terrestres y son trepadores facultativos (Giordano, 2015). Habitan en gran variedad de hábitats, principalmente en el ecotono sabana-bosque, en zonas bajas, áridas, calurosas o húmedas (Giordano, 2015; Linares, 1998).

El foto-trampeo

Debido a la necesidad de una técnica que permitiera el estudio de fauna silvestre sin intervención directa surgió el foto-trampeo, que utiliza las cámaras-trampas como herramientas diseñadas con el fin de obtener datos de monitoreo de fauna, con menos esfuerzo e intervención que la observación directa (Ridout y Linkie, 2009; Blake y col, 2012, 2016; Díaz-Pulido y Payan, 2012; Lynam y col, 2013). En 1890, George Shiras implementó el primer sistema de sensor remoto, al utilizar cámaras fotográficas para registrar fauna silvestre (Shiras, 1906) y Frank Chapman fue el primero en darle uso científico al mismo sistema para la conservación y desarrollo de un inventario de fauna silvestre en 1927. Esta técnica es implementada a nivel mundial en investigaciones de historia natural, dinámica poblacional, riqueza, abundancia, diversidad, uso de recursos, comportamiento animal, conservación de fauna silvestre y ecología poblacional (Laidlaw y Shaharuddin, 1998; Kawanishi y Sunquist, 2004; Azlan y Sharma, 2006; Harmsen y col, 2010; Kitamura y col, 2010; Ngoprasert y col, 2012; Rowcliffe y col, 2014).

La técnica de foto-trampeo facilitó los estudios de los patrones de actividad al registrar la hora, fecha y lugar en que se toma la fotografía, con mayor precisión que las trampas físicas (Ridout y Linkei, 2009). Además permitió la colecta de datos que reflejan el comportamiento natural de la especie estudiada (Azlan y Sharma, 2006; Anile y col, 2009; Díaz-Pulido y Payan, 2012).

Los patrones de actividad han sido estudiados en diferentes especies de felinos, evaluando desde uso de recursos hasta comportamiento (Paviolo y col, 2009; Linkie y Ridout, 2011; Lynam y col, 2013; Heurich y col, 2014; Blake y col, 2016) en diferentes países (Carrillo, Fuller y Saenz, 2009; Lucherini y col, 2009; Paviolo y col, 2009; Lynam y col, 2013). En 2008, Kelly y col. postularon que el patrón de actividad es una característica que puede variar dependiendo del área de estudio e interacciones poblacionales.

En general los estudios sobre patrones de actividad se enfocan en especies y hábitats particulares (Monroy-Vilchis y col, 2009; Lynam y col, 2013; Blake y col, 2016), mientras que algunos pocos toman un enfoque más ecológico y comparan los patrones de actividad entre varias especies y/o entre varias áreas de estudio (Harmsen y col, 2010; Linkie y Ridout, 2011; Blake y col, 2012; Arroyo-Arce y col, 2016).

En 2009, Ridout y Linkie desarrollaron un análisis estadístico para estimar el coeficiente de superposición de los patrones de actividad diarios entre especies de felinos simpátricas utilizando datos de cámaras-trampa. Evaluaron las funciones que describen la frecuencia de aparición de animales en grupos de horas (patrón de actividad) y generaron cinco modelos matemáticos que estiman la superposición de los patrones de actividad de dos especies. Hasta los momentos es la herramienta más precisa para evaluar la actividad de una o más especies de fauna silvestre.

En Venezuela, el área con mayor trayectoria de estudios biológicos y veterinarios sobre *P. onca* es el Hato Piñero (Hoogesteijn y col, 1993; Polisar y col, 2003; Jędrzejewski y col, 2016), un hato pecuario con un enfoque conservacionista, en el que se prohíbe la cacería. En el hato se han desarrollado dos estudios referentes al comportamiento de *P. onca* (Scognamillo y col, 2002; Jędrzejewski y col, 2014) y no consideraron otras especies de felinos simpátricos o sus presas potenciales. En 2016, Jędrzejewski y col. estimaron que la abundancia de jaguares es de 7,67

individ./100Km², con una proporción de 21% machos, 11% hembras no reproductivas, 26% hembras reproductivas y 42% cachorros. La densidad poblacional estimada en Piñero es comparable con otros estudios realizados en zonas más productivas de Brasil (2003-2004), Belice (2002-2015) y Costa Rica (2008-2013).

Objetivo general

El objetivo general de este estudio es caracterizar los patrones de actividad diaria en un ensamble de felinos y sus presas potenciales en Los Llanos Occidentales de Venezuela, con énfasis en el comportamiento del Jaguar (*Panthera onca*).

Objetivos específicos

1. Establecer posibles diferencias o semejanzas en niveles de actividad diaria absoluta entre las especies de felinos silvestres y sus presas potenciales.
2. Establecer posibles diferencias o semejanzas en niveles de actividad diaria absoluta entre Jaguares de distinto sexo y estado reproductivo.
3. Describir los patrones de actividad diaria de felinos silvestre y sus presas potenciales.
4. Describir los patrones de actividad diaria de Jaguares de distinto sexo y estado reproductivo.
5. Evaluar la superposición de patrones de actividad diaria entre las especies de felinos y sus presas potenciales.
6. Evaluar la superposición de patrones de actividad diaria entre Jaguares de distinto sexo y estado reproductivo.

Materiales y Métodos

Los patrones de actividad diaria de las especies de felinos y sus presas potenciales se evaluaron mediante la frecuencia de aparición y el número de registros de los individuos en cámaras-trampa, durante el periodo de muestreo 2013-2015.

Los datos provienen del proyecto “El gran gato en su refugio – estudio de la población de jaguares en Hato Piñero, Los Llanos” y fueron colectados durante los años 2013-2015. El proyecto está

coordinado por el Dr. Włodzimierz Jędrzejewski, del Laboratorio de Ecología y Genética de Poblaciones, del Centro de Ecología, del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas.

Área de estudio

El Hato Piñero es de tipo pecuario, está ubicado al S.E. del estado Cojedes e incluye las colinas del Macizo de El Baúl y las llanuras entre los ríos Cojedes, Portuguesa, Chirgua y Pao (800 Km²). El estudio se realizó en la parte centro-norte del Hato, (68.0334°W, 8.9827° N y 68.2148°W, 8.8562° N), a 396 m.s.n.m. en las colinas del lindero norte y a 65 m.s.n.m. en las zonas bajas (Farrel, 1999; Polisar, 2003; Jędrzejewski y col, 2014, 2016) (Fig. 1). El paisaje se caracteriza por un mosaico complejo de bosques intercalados con áreas abiertas (1:1), con diversos tipos de vegetación, que incluyen sabanas de tierras bajas inundables, bosques semi-decíduos inundables, sabanas secas de colinas, chaparrales, pastizales, colinas no inundables, bosques siempre verdes y adaptaciones del terreno para manejo de ganado (Polisar, 2003; Huber y col, 2006).

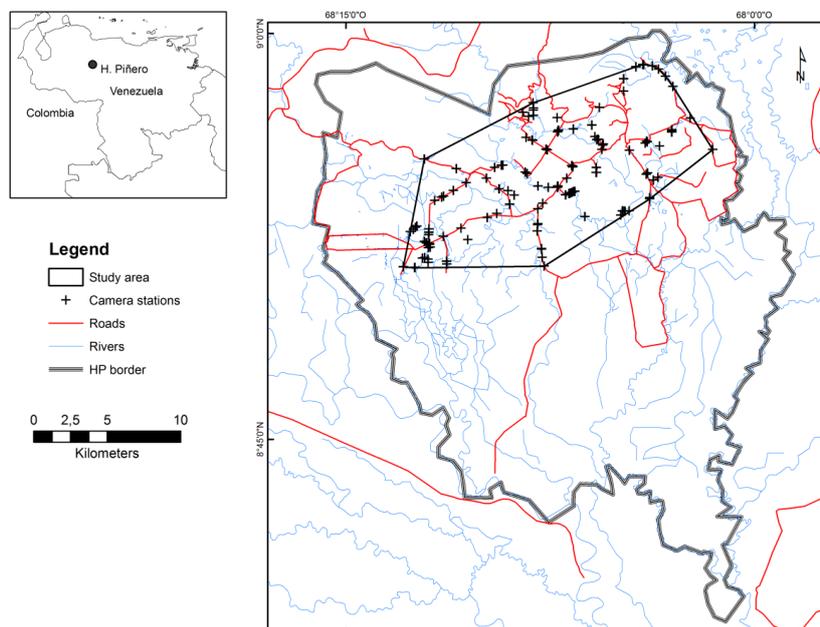


Figura 1. Mapa del Hato Piñero y el área de estudio. Se observan los linderos del hato en línea gris gruesa, el polígono del área de estudio en línea negra delgada, la vialidad del hato en línea roja, los cursos de agua en líneas azules delgadas y la localización de las cámaras se indica con cruces (Jędrzejewski y col, 2016).

El clima presenta una estación lluviosa entre mayo y noviembre (1.468,8 mm al año) y una estación de sequía entre diciembre y abril. La relativa impermeabilidad de los suelos contribuye a las de inundaciones que se inician en junio y tienen su máximo en julio y agosto (Polisar y col, 2003).

Los ríos principales se encuentran ubicados en los linderos del hato, pero una red de canales, estanques artificiales y lagunas se encuentran dentro de los límites del hato. Entre julio y octubre, gran parte del hato se inunda debido a las lluvias, mientras que durante la sequía, entre febrero y mayo, solo los grandes ríos y algunos estanques artificiales conservan agua.

En 2009 el hato contaba con 11.000 cabezas de ganado, destinaba 50% de su extensión a la conservación de fauna silvestre y no permitía la caza. En 2010 cambió la administración del hato y se mantuvo el área de conservación, pero en 2014 el rebaño aumento a 13.000 cabezas de ganado y 150 búfalos de agua, población que se ha mantenido constante hasta la fecha.

Métodos de campo

Desde julio 2013 hasta febrero 2015 se realizó un muestreo fotográfico en un área de 170 Km², donde se utilizaron entre 27 y 56 cámaras-trampas en todo momento, mayormente HC 500 (Reconyx Inc., Holmen, WI, USA) y TrophyCamHD Max (Bushnell, Overland Park, MI, USA). Se instalaron cámaras a lo largo de caminos y carreteras de tierra poco transitadas, ríos, caños y caminos de animales (Fig. 2). La posición definitiva de las cámaras se asignó de acuerdo con la topografía, accesibilidad y la presencia de heces, huellas, pelo, marcas de garras y cuerpos de agua, es decir lugares con alta probabilidad de aparición de jaguares.

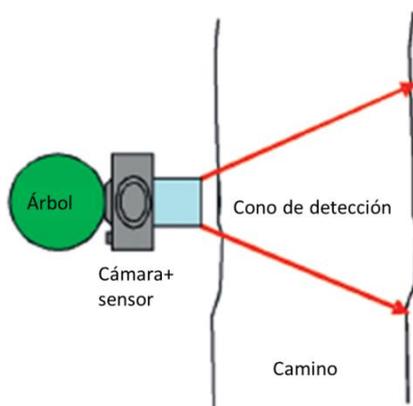


Figura 2. Modelo de instalación de cámara-trampa con sistema de foto-trampeo pasivo. Cada estación incluye una cámara-trampa sujeta a un árbol a 70 cm de altura y un señuelo. Los señuelos fueron trozos de alfombra (5x 5 cm) empapados con aceite de glándulas de castor ubicados a una distancia de 3 a 4 m frente a la cámara (Schmidt y Kowalczyk, 2006; Schlexer, 2008; Rovero, Tobler y Sanderson, 2010; Jędrzejewski y col, 2016). Los señuelos atraen a los animales frente a las cámaras, lo que permite obtener una mejor calidad de la imagen. Este procedimiento no altera el comportamiento de los animales (Jędrzejewski y col, 2016).

El personal del proyecto salió al campo cada tres meses para realizar el mantenimiento de las cámaras y la colecta de datos. En particular, durante las visitas a cada estación se realizó el mantenimiento de las cámaras y se marcó mediante gps (Garmin 60CSx) la posición de cada cámara y se modificó su ubicación, de ser necesario, según las condiciones del sitio o cambios en la vegetación (inundaciones, incendios, sequías). Los equipos se dejaron en la misma estación por otros tres meses, hasta completar un año de muestreo.

Análisis de imágenes y construcción de base de datos

Para el análisis de comportamiento de *P. onca* las imágenes se obtuvieron del periodo de muestreo julio de 2013-julio de 2014 (371 días), y para el análisis de comportamiento de los felinos silvestres y sus presas potenciales se usaron las de julio de 2013-febrero de 2014 y noviembre 2014-febrero de 2015 (311 días).

Las fotografías del periodo julio de 2013-febrero de 2014 y noviembre 2014-febrero de 2015 se revisaron individualmente antes de incluirlas en la base de datos. Los datos del periodo julio de 2013-julio de 2014, con la identificación de *P. onca* se encontraban disponibles en la base de datos. La identificación de felinos y sus presas se hizo siguiendo la literatura especializada (Linares, 1998). Los registros se almacenaron en una base de datos, que incluye identificación de la cámara, fecha y hora de instalación, latitud, longitud y altitud, estado, región, localidad, tipo de hábitat, fecha y hora de remoción de la cámara, notas del funcionamiento de la cámara, identificación del archivo, fecha y hora del registro, especie, número de individuos, adultos y juveniles, notas de comportamiento o conducta y notas generales.

Se definieron como presas potenciales de *P. onca* las siguientes especies: báquiro de collar (*Pecari tajacu*), oso palmero (*Myrmecophaga tridactyla*), chigüire (*Hydrochaeris hydrochaeris*) y baba (*Caiman crocodylus*). Las presas de *P. concolor* fueron: venado (*Odocoileus lasiotis*), báquiro cachete blanco (*Tayassu pecari*), lapa (*Cuniculus paca*) y cachicamo (*Dasypus novemcinctus*). Las de *L. pardalis* fueron: picure (*Dasyprocta leporina*), rabipelado (*Didelphis marsupialis*), conejo (*Silvilagus floridanus*) y mapache (*Procyon cancrivorus*). Las de *P. yagouaroundi* fueron: pájaro Vaco (*Tigrisoma lineatum*), iguana (*Iguana iguana*), mato de agua (*Tupinambis teguixin*) y patos (todas las especies

de anátidos en el área de estudio), (Chinchilla, 1997; Linares, 1998; De Oliveira, 2002; Hilty, 2003; Sanchez y Lew, 2010).

Se definió como un evento al registro de un individuo por una cámara. Todo individuo registrado durante los 30 min siguientes al primer registro, en la misma estación, se tomó como el mismo evento, por ende el mismo individuo. Si en un evento aparecieron dos animales, cada individuo se tomó como un registro independiente. Este criterio se aplicó a todas las especies de felinos y a sus presas potenciales. Se construyeron distribuciones de frecuencia de aparición sumando los registros de todos los días y estaciones de muestreo en conjunto y clasificando las horas del día en doce intervalos de dos horas cada uno.

En cuanto a los datos de jaguares, los animales registrados se clasificaron en machos, hembras no reproductivas (sin cachorros), hembras reproductivas (con cachorros) y cachorros (Jędrzejewski y col, 2016). El sexo de los adultos se identificó mediante la presencia de testículos, mamas u otros signos reproductivos de fácil identificación. Esta definición se justifica por el largo ciclo reproductivo de las hembras (3 meses de gestación y 17 meses de cuidado de cachorro) y el tiempo de maduración sexual (3 a 4 años) (Crawshaw y Quigley, 1991; De Paula y col, 2013).

Si X es el número total de registros de una categoría determinada de felinos (especies o jaguares de distinto sexo o estado reproductivo), un patrón de actividad se definió como fuertemente nocturno si $X \geq 85\%$ de los registros ocurrieron entre 18:00 h y 6:00 h. Se definió como mayormente nocturno si $61\% \leq X \leq 84\%$ de los registros ocurrieron entre 18:00 h y 6:00 h. Se definió como diurna y nocturna si $40\% \leq X \leq 60\%$ de los registros ocurrieron durante el día o la noche. Se definió como mayormente diurno si $61\% \leq X \leq 84\%$ de los registros ocurrieron entre 6:00 h y 18:00 h. se definió como fuertemente diurno si $X \geq 85\%$ de los registros ocurrieron entre 6:00 h y 18:00 h. se definió como crepusculares si $X \geq 85\%$ de los registros ocurrieron entre 5:00 h y 7:00 h y entre 17:00 h y 19:00 h (Lynam y col, 2013).

Análisis de los datos

Los patrones de actividad diaria de las especies de felinos, sus presas potenciales y los sexos y estados reproductivos de *P. onca* se definieron como la distribución de frecuencias de registros de

actividad a lo largo de las horas de un día y se clasificaron mediante matrices de frecuencia de registros, en las que se contó el número de registros a lo largo de ciclos diarios. Para ello, el día se dividió en doce intervalos de dos horas cada uno, iniciando a las 0:00 h y terminando a las 23:59 h y se consideraron como horarios diurnos entre 6:00 h y 18:00 h y como horarios coturnos entre 18:00 h y 6:00 h.

Se realizaron tres matrices de frecuencia de registros. La primera se construyó con base en los registros de las especies de felinos, colectados en el periodo de julio de 2013-febrero de 2014 y noviembre 2014-febrero de 2015. La segunda se constituyó con base en los registros de sexo y estado reproductivo de *P. onca*, exclusivamente, del periodo julio de 2013-julio de 2014. La última se construyó con los registros de las presas potenciales del mismo periodo que las especies de felinos. Los datos se introdujeron en las respectivas matrices sumando el total de registros en cada intervalo de horas para cada especie, sexo o estado reproductivo, siguiendo los criterios descritos en apartado de análisis de imágenes.

Se tomaron como premisas para el análisis estadístico las siguientes:

- Todas las observaciones son independientes entre sí.
- El tamaño muestral es lo suficientemente grande para aproximar una distribución normal.
- La disponibilidad de hábitat es la misma para todos los animales.

Nivel de actividad por estimadores de densidad de Kernel

Se calculó el nivel de actividad diaria absoluta, entendido como el número de horas que está activa una especie durante el día (Rowcliffe y col, 2014), de las especies de felinos, sus presas potenciales y los sexos y estados reproductivos de *P. onca* mediante el estimador de densidad de kernel, definido como una función de probabilidad de densidad, donde la actividad fue la función que dependió de la frecuencia de registros (x) (Ridout y Linkei, 2009) para cada especie y grupo de *P. onca*. Para ello se ajustó una distribución circular flexible a los datos de registros de especies, sexo y estado reproductivos de *P. onca* y luego se resolvió numéricamente la proporción de tiempo utilizado por cada especie o grupo de *P. onca* de esa distribución. Posteriormente se evaluó la diferencia entre f_{max} y cada estimación de $f(x)$ y luego se calculó la media de ellas en horas.

El nivel de actividad fue proporcional a la frecuencia de aparición en un horario determinado, en la población en ese momento y el nivel de actividad diaria fue proporcional al área bajo la curva de frecuencia de registros $f(x)$. Se calibró la curva con un punto de referencia que vincula la probabilidad de registro de la cámara con una cantidad de actividad $x \neq 0$, conocida en un horario (f_{max}). Se extrapoló al periodo de 24 h y por consecuencia se calculó el nivel de actividad diaria absoluta (Ecuación 1.1) de cada especie, sexo y estado reproductivo de *P. onca*. Se asumió que todos los individuos de la población están activos cuando la frecuencia de registro alcanza su máximo absoluto en el ciclo diario (Aschoff, 1966). El área bajo la tangente para el máximo de la función de probabilidad de densidad $0 < f_{max} < 2\pi$ fue proporcional al nivel de actividad máxima posible si toda la población estuviese continuamente activa. El error standard de p se estimó por bootstrapping no paramétrico, al muestrear los datos, con reemplazamiento.

$$p = \frac{1}{2\pi f_{max}} \quad (1.1)$$

Se compararon los niveles de actividad diaria absoluta de las especies de felinos, sus presas potenciales, además de los de los sexos y estados reproductivos de *P. onca* al generar una diferencia pareada entre ellos y se evaluó la significancia de las comparaciones pareadas entre niveles de actividad diaria absoluta mediante la prueba de Wald (Ecuación 1.2). Donde E_1 fue el estimador a ser comparado, definido como la media de la actividad diaria absoluta estimada por bootstrapping no paramétrico para una especie, sexo o estado reproductivo de *P. onca*. S_1 su error standard y el estadístico W fue X^2 distribuido en un grado de libertad.

$$W = \frac{(E_1 - E_2)^2}{S_1^2 + S_2^2} \quad (1.2)$$

Se definieron como activos a los animales registrados por las cámaras-trampa (fuera de los refugios), dado que los animales deben moverse para ser registrados, mientras que en los refugios son altamente estáticos, por lo que los no activos fueron aquellos de los que no se tuvo registro en ese grupo de horas.

La distribución de registros de animales fue circular, multimodal y compleja, dado que se requirió una función de densidad de probabilidad circular flexible para capturar este patrón. Al igual que en el estimador de densidad de kernel, la muestra de tiempo fueron x_1, \dots, x_n (Ecuación. 2.2). Se siguió el procedimiento propuesto por Ridout y Linkei (2009). Los análisis de nivel de actividad se desarrollaron en el paquete *Activity* (Bolker, 2010) en R, versión 3.5.2 (R Core Team, 2018), se ajustaron a criterios de máxima verosimilitud.

$$f(x) = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{e^{K \cos(d_i)}}{2\pi I_0(k)} \quad (1.3)$$

Patrón de actividad por prueba X^2 de bondad de ajuste

Para determinar si los patrones de actividad de las especies, sexo y estado reproductivo se ajustaron a una actividad homogénea, entendida como una distribución de registros constante (teórica) a lo largo del día, se realizaron pruebas de bondad de ajuste X^2 para cada matriz, donde los registros obtenidos del muestreo fueron los valores observados y se compararon con distribuciones de registros teóricas para cada especie, sexo y estado reproductivo.

Cada matriz tuvo un total de 12 columnas, correspondientes a los doce grupos de dos horas. La primera matriz tuvo un total de cuatro filas, correspondientes a las especies de felinos. Se evaluaron las hipótesis H_0 : no hay diferencias inter-específicas en la distribución de frecuencias de registros. H_1 : al menos una especie difiere de las demás en su distribución de frecuencias de registros. La segunda tuvo un total de cuatro filas, correspondiente a los grupos de sexo y estado reproductivos de *P. onca* y se evaluaron las hipótesis H_0 : no hay diferencias entre grupos de *P. onca* en la distribución de frecuencias de registros. H_1 : al menos un grupo de *P. onca* difiere de los demás en su distribución de frecuencias de registros.

Superposición de patrón de actividad por estimadores de densidad de Kernel

Se evaluó el coeficiente de superposición (Δ), entendido como el área de intersección bajo dos funciones de probabilidad de densidad de actividad (Ridout y Linkei, 2009), de los patrones de actividad de los felinos entre sí y entre los felinos y sus presas, mediante el estimador de densidad de kernel. Se evaluó la interacción depredador-presa al superponer los patrones de actividad de

estos, mediante un coeficiente de superposición Δ (Ecuación 2.1) y se interpretó geoméricamente, como el área bajo ambas curvas, al tomar el mínimo de dos funciones de densidad (Ridout y Likie, 2009).

Para cualquier función de densidad que defina el patrón de actividad de especie $f(x)$ y de otra especie $g(x)$, Δ estuvo acotado entre 0 y 1, donde $\Delta=1$ solo si las funciones son idénticas (superposición total) y $\Delta=0$ si $f(x).g(x)=0$ (superposición nula) para todo x (Clemons y Bradley, 2000).

x_1, \dots, x_n y y_1, \dots, y_m denotaron los dos grupos de muestras de tiempo, donde los tamaños muestrales fueron m y n . El coeficiente se definió como:

$$\hat{\Delta} = \frac{1}{2} \left(\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \min \left\{ 1, \frac{\hat{g}(x_i)}{\hat{f}(x_i)} \right\} + \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \min \left\{ 1, \frac{\hat{f}(y_j)}{\hat{g}(y_j)} \right\} \right) \quad (2.1)$$

Donde el argumento de las funciones de densidad, junto a varios estimadores, se acoplaron a los de Schmid y Schmidt (2006), quienes usaron una regla gaussiana de kernel con ancho de banda h elegido de Silverman's (1986), $h = 1,06 \sigma n^{-1/5}$, que define el suavizado de la función. Dada la parametrización circular de los datos, se consideraron estimadores de $f(x)$ las muestras x_1, \dots, x_n , del mismo modo se hizo para $g(x)$ en y_1, \dots, y_m .

El ángulo entre un punto arbitrario x , en $[0, 2\pi)$ y el i -ésimo punto muestreado fue:

$$a(x, x_i) = \min(|x - x_i|, 2\pi - |x - x_i|) \quad (2.2)$$

Y la distancia angular entre los puntos fue:

$$d(x, x_i) = 1 - \cos[a(x, x_i)] \quad (2.3)$$

Para relacionar las presas con los felinos se evaluó el patrón de actividad de las presas, siguiendo el mismo procedimiento antes descritos. Los análisis de estimador de densidad de kernel fueron realizados en el paquete Overlap (Meredith y Ridout, 2018; Rowcliffe, 2016) respectivamente en R version 3.5.2 (R Core Team, 2018).

Resultados

Niveles de actividad diaria absoluta

El nivel de actividad diaria absoluta de las especies se calculó como la sumatoria de horas del día en que cada especie estuvo activa (Tabla 1). Las especies con los mayores niveles de actividad fueron *P. onca*, *P. concolor*, *L. pardalis*, con 12 h diarias de actividad y *M. tridactyla*, con más de 11 h. Las que exhibieron un menor nivel de actividad fueron *P. yagouarouudi*, con poco más de 5 h diarias de actividad, *P. cancrivorus*, *D. leporina*, *T. teguixin* Y los Anátidos, con menos de 6 h de actividad.

Tabla 1. Patrón de actividad diaria y nivel de actividad diaria absoluta de especies de felinos silvestres y sus presas potenciales en Hato Piñero. Se presenta el porcentaje de registros diurnos y nocturnos y el nivel de significancia (p) de las pruebas χ^2 de bondad de ajuste. El nivel de actividad se estimó como el número de horas que una especie estuvo activa (h).

Especie	N registros	% registros diurnos	% registros nocturnos	P	Nivel de actividad
<i>L. pardalis</i>	1750	8,342	91,657	p<0,001	11,945
<i>P. onca</i>	1344	30,877	69,122	p<0,001	12,162
<i>P. yagouarouudi</i>	8	100	0	0,05<p<0,1	5,333
<i>P. concolor</i>	170	31,764	68,235	p<0,001	12,142
<i>P. tajacu</i>	33	69,696	30,303	p<0,001	6
<i>M. tridactyla</i>	160	21,25	78,75	p<0,001	11,851
<i>H. hydrochaeris</i>	1200	81,583	18,416	p<0,001	7,667
<i>C. crocodylus</i>	21	95,238	4,761	p<0,001	7
<i>T. pecari</i>	443	59,142	40,857	p<0,001	6,239
<i>O. lasiotis</i>	3052	78,866	21,133	p<0,001	9,845
<i>C. paca</i>	27	0	100	p<0,001	6,75
<i>D. novemcinctus</i>	75	1,333	98,666	p<0,001	9,375
<i>D. leporina</i>	230	96,521	3,478	p<0,001	5,542
<i>D. marsupialis</i>	47	2,127	97,872	p<0,001	7,23
<i>S. floridanus</i>	613	2,773	97,226	p<0,001	7,211
<i>P. cancrivorus</i>	10	0	100	0,01<p<0,02	5
<i>T. lineatum</i>	93	96,774	3,225	p<0,001	9,3
Anátidos	80	98,75	1,25	p<0,001	5,517
<i>I. iguana</i>	277	99,638	0,361	p<0,001	7,486
<i>T. teguixin</i>	108	100	0	p<0,001	5,023

La comparación entre niveles de actividad diaria absoluta de especies de felinos silvestres y sus presas potenciales (Tabla 2) evidenció que las combinaciones de especies que no mostraron diferencias significativas en sus niveles de actividad fueron *L. pardalis* y *P. yagouarouudi*, *L. pardalis* y *P. concolor*, *L. pardalis* y *M. tridactyla*, *P. onca* y *P. yagouarouudi*, *P. onca* y *P. concolor*, *P. onca* y *M. tridactyla*, *P. concolor* y *M. tridactyla* y casi todas las permutaciones con *P. yagouarouudi*, aunque esto podría explicarse por el bajo tamaño muestral disponible para las onzas. Se observaron

diferencias significativas entre los niveles de actividad de los depredadores y las presas, donde los depredadores invirtieron cerca del doble de las horas que invirtieron las presas fuera de los refugios. Lo que depende de las diferencias de requerimientos metabólicos entre estos grupos. Al parecer los felinos invirtieron más energía en pro de cumplir con su demanda energética.

Tabla 2. Comparación de niveles de actividad diaria absoluta entre felinos silvestres y sus presas potenciales. Se presenta el estadístico de Wald (W) que evaluó la diferencia entre dos niveles de actividad y el valor de significancia (p).

Especie	<i>L. pardalis</i>		<i>P. onca</i>		<i>P. yagouaroundi</i>		<i>P. concolor</i>	
	P	W	P	W	P	W	P	W
<i>L. pardalis</i>	1	0						
<i>P. onca</i>	0,031	4,628	1	0				
<i>P. yagouaroundi</i>	0,434	0,611	0,087	2,911	1	0		
<i>P. concolor</i>	0,188	1,727	0,891	0,018	0,15	2,07	1	0
<i>P. tajuacu</i>	0,035	4,412	0,003	8,626	0,355	0,852	0,011	6,411
<i>M. tridactyla</i>	0,137	2,204	0,753	0,098	0,105	2,613	0,705	0,142
<i>H. hidrochaeris</i>	2,01E-09	35,967	1,22E-08	32,459	0,252	1,31	1,00E-04	15,023
<i>C. crocodylus</i>	3,78E-07	25,803	1,69E-08	31,817	0,038	4,277	7,41E-06	20,083
<i>T. pecari</i>	0	125,952	0	72,873	0,012	6,187	7,89E-09	33,3
<i>O. lasiotis</i>	1,64E-05	18,569	6,64E-06	20,295	0,686	0,162	0,003	8,637
<i>C. paca</i>	2,00E-04	13,246	8,93E-06	19,728	0,166	1,917	3,00E-04	12,643
<i>D. novemcinctus</i>	0,038	4,297	0,001	9,806	0,636	0,222	0,014	6,018
<i>D. leporina</i>	0	190,709	0	89,053	0,005	7,789	3,80E-10	39,214
<i>D. marsupialis</i>	0	80,971	3,73E-14	57,307	0,032	4,553	1,86E-07	27,168
<i>S. floridanus</i>	2,00E-04	13,642	8,53E-06	19,816	0,391	0,734	0,001	10,555
<i>P. cancrivorus</i>	7,00E-04	11,486	2,26E-05	17,952	0,413	0,667	0,001	9,859
<i>T. lineatum</i>	0,053	3,716	0,002	9,502	0,806	0,06	0,02	5,349
Anátidos	4,88E-07	25,309	1,89E-08	31,603	0,026	4,904	5,23E-06	20,75
<i>I. iguana</i>	9,99E-16	64,417	1,65E-11	45,346	0,112	2,523	5,87E-06	20,529
<i>T. teguixin</i>	0	86,341	8,88E-16	64,546	0,011	6,386	1,49E-08	32,07

Los niveles de actividad diaria absoluta de *P. onca* de distinto sexos y estados reproductivos se evaluaron como la sumatoria de horas del día en que cada grupo estuvo activa (Tabla 3). Se observaron diferencias en los niveles de actividad entre los distintos grupos de jaguares, ya que exhibieron actividad entre 10 h y 15 h al día. Los análisis realizados con la prueba de Wald (Tabla 4) evidenciaron que los grupos de *P. onca* con diferencias significativas de sus niveles de actividad fueron los macho y las hembras reproductivas, y las hembras reproductivas y las hembras no reproductivas, mientras que las diferencias de actividad entre hembras reproductivas y cachorros fue marginalmente significativa.

Tabla 3. Patrón de actividad diaria y nivel de actividad diaria absoluta de sexos y estados reproductivos de *P. onca* en Hato Piñero. Se presenta el porcentaje de registros diurnos y nocturnos y el nivel de significancia de las pruebas X^2 de bondad de ajuste (p). El nivel de actividad se estimó como el número de horas que cada grupo estuvo activo (h).

Sexo/Estado reproductivo	N registros	% registros diurnos	% registros nocturnos	P	Nivel de actividad
Machos	794	25,314	74,685	p<0,001	10,802
Hembras reproductivas	256	44,921	55,078	0,002<p<0,005	15,058
Hembras no reproductivas	195	41,538	58,461	p<0,001	11,142
Cachorros	119	52,941	47,058	0,002<p<0,005	10,818

Las diferencias entre los niveles de actividad de *P. onca* de distintos sexos y estados reproductivos evidenció que las hembras reproductivas invierten más horas del día en actividad fuera de los refugios que cualquier otro grupo, lo que depende de las estrategias de cuidado de cachorros. Ya que los cachorros requieren una alimentación constante, lo que podría inducir a las hembras reproductivas a cazar con mayor frecuencia de la que lo harían si no tuviesen a los cachorros.

Tabla 4. Comparación de niveles de actividad entre *P. onca* de distintos sexo y estado reproductivo. Se presenta el estadístico de Wald (W) que evaluó la diferencia entre dos niveles de actividad y el valor de significancia (p).

Sexo/Estado reproductivo		Macho	Hembra reproductiva	Hembra no reproductiva	Cachorro
Macho	W	0			
	p	1			
Hembra reproductiva	W	7,629	0		
	P	0,005	1		
Hembra no reproductiva	W	0,035	11,047	0	
	P	0,851	8,00E-04	1	
Cachorro	W	2,109	0,18	2,713	0
	P	0,146	0,67	0,099	1

Patrones de actividad diaria

El patrón de actividad diaria de *P. onca* fue mayormente nocturno y bimodal (Figura 3a), con máximos de actividad entre 4:00 h y 6:00 h, con 12,20 % de los registros y entre 18:00 h y 20:00 h, con 16,44 % de los registros (Tabla 1). La actividad fue relativamente inconstante durante toda la noche, entre 8,70 % y 16,44 % de los registros. La actividad de este felino fue considerablemente más diurna que la de otras especies ya que los registros de esta entre 6:00 h y 18:00 h estribaron entre 2,75 % y 10,93 %. Este patrón podría indicar que la especie no tiene un alto grado de sincronía y que su actividad temporal es más flexible que la de otros felinos.

El patrón de actividad diaria de *P. concolor* fue mayormente nocturno y bimodal (Figura 3b), con máximos de actividad entre 6:00 h y 8:00 h, con 16,47 % de los registros y entre 18:00 h y 20:00 h, con 14,11 % de los registros (Tabla 1). La actividad fue inconstante durante toda la noche entre 8,23 % y 14,11 % de los registros. La actividad de este felino fue relativamente adaptable, dado que utilizó horas del día y abarcó entre 0,58 % y 16,47 % de su actividad en este lapso de tiempo.

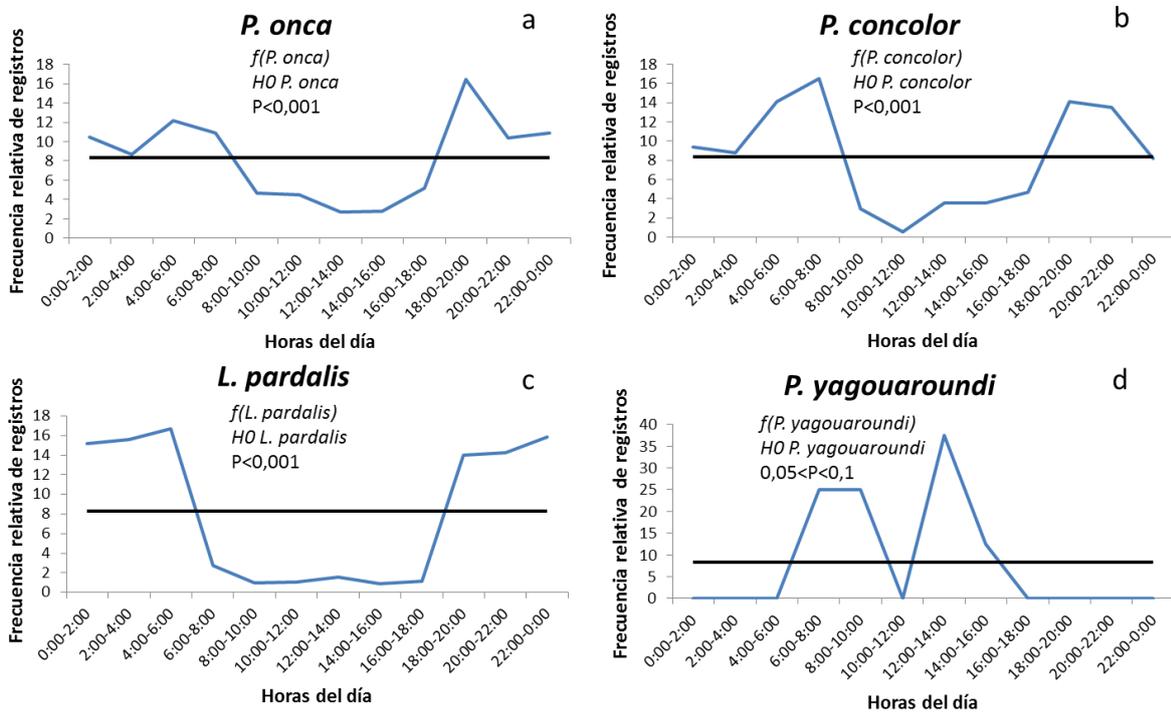


Figura 3. Patrones de actividad de especies de felinos silvestres en Hato Piñero. Se presenta la frecuencia relativa de registros en función de las horas del día. Los ciclos diarios se dividieron en intervalos de dos horas. Se comparó la distribución de registros durante ciclos diarios con una distribución de registros de actividad teórica constante para cada especie (H0).

El patrón de actividad diaria de *L. pardalis* fue fuertemente nocturno y bimodal (Figura 3c), con máximos de actividad entre 4:00 h y 6:00 h, con 16,74 % de los registros y entre 22:00 h y 0:00 h, con 15,88 % de los registros (Tabla 1). La actividad aumentó drásticamente en el atardecer y permaneció relativamente constante hasta el amanecer, con variaciones entre 14 % y 16,74 % de los registros. Se registró actividad del felino durante el día entre 6:00 h y 18:00 h, pero en ningún caso superó 3 % de los registros en cada grupo de horas.

El patrón de actividad diaria de *P. yagouaroundi* fue fuertemente diurno y unimodal (Figura 3d), con un máximo de actividad entre 12:00 h y 14:00 h, con 37,5 % de los registros (Tabla 1). La actividad fue inconstante durante el día, entre 0 % y 37,5 % de los registros. No se obtuvieron registros de

esta especie durante las noches, de 16:00 h a 6:00 h. La especie aparentemente exhibe un alto grado de sincronía, entendido como el fenómeno en el que todos los individuos de la población están activos al mismo tiempo, aunque el bajo tamaño muestral hace a este resultado marginalmente significativo.

Tabla 5. Valores de probabilidad de prueba χ^2 de bondad de ajuste pareada entre patrones de actividad de especies de felinos silvestres. Se presenta el valor de significancia p.

Especies	<i>L. pardalis</i>	<i>P. onca</i>	<i>P. yagouaroundi</i>	<i>P. concolor</i>
<i>L. pardalis</i>	1			
<i>P. onca</i>	0,001<p<0,002	1		
<i>P. yagouaroundi</i>	p<0,001	p<0,001	1	
<i>P. concolor</i>	p<0,001	0,001<p<0,002	p<0,001	1

La comparación de patrones de actividad entre las especies de felinos silvestres (Tabla 5) evidenció que hubo diferencias significativas entre los patrones de actividad de todos los felinos, lo que evidencia que en efecto en el Hato Piñero las especies de felinos exhiben patrones de actividad diferentes. Las diferencias más pronunciadas se obtuvieron entre *L. pardalis* y *P. yagouaroundi*, *P. onca* y *P. yagouaroundi*, *P. concolor* y *P. yagouaroundi*, *L. pardalis* y *P. concolor*, mientras que las diferencias observadas entre *L. pardalis* y *P. onca*, *P. onca* y *P. concolor* fueron relativamente menos significativas.

El patrón de actividad diaria de los machos de *P. onca* fue mayormente nocturno y bimodal (Figura 4a), con máximos entre 4:00 h y 6:00 h, con 15,99 % de los registros y entre 18:00 h y 20:00 h, con 18,51 % de los registros (Tabla 3). La actividad aumentó drásticamente en el atardecer y fue fuertemente irregular hasta el amanecer, variando entre 8,18 % y 18,51 % de los registros. La actividad de los machos fue relativamente adaptable, ya que los registros entre 6:00 h y 18:00 h variaron entre 1,38 % y 11,33 %.

El patrón de actividad diaria de las hembras reproductivas de *P. onca* fue bimodal, diurno y nocturno (Figura 4b), con máximos entre 6:00 h y 8:00 h, con 13,28 % de los registros y 18:00 h y 20:00 h, con 11,71 % de los registros (Tabla 3). La actividad casi se duplicó en el atardecer y fue drásticamente irregular hasta el amanecer, variando entre 5,85 % y 13,28 % de los registros. La actividad de las hembras reproductivas sufrió un incremento en los horarios diurnos, ya que los registros entre 6:00 h y 18:00 h variaron entre 5,46 % y 13,28 % mientras que en los horarios

nocturnos entre 18:00 h y 6:00 h variaron entre 5,85 % y 11,71 %, donde las hembras reproductivas utilizaron con mayor intensidad las horas del amanecer.

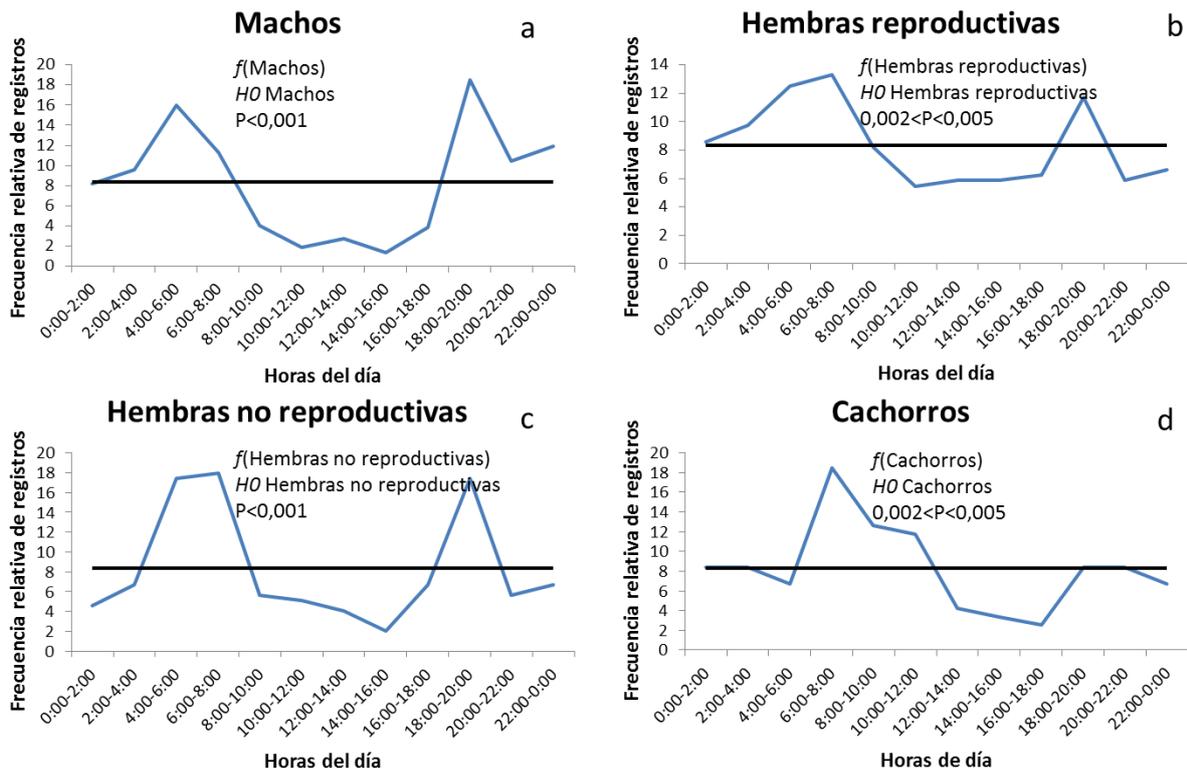


Figura 4. Patrones de actividad de sexos y estados reproductivo de *P. onca* en Hato Piñero. Se presenta la frecuencia relativa de registros en función de las horas del día. Los ciclos diarios se dividieron en intervalos de dos horas. Se comparó la distribución de registros durante ciclos diarios con una distribución de registros de actividad teórica constante para cada grupo (H_0).

El patrón de actividad diaria de las hembras no reproductivas de *P. onca* fue bimodal, diurno y nocturno (Figura 4c), con máximos entre 6:00 h y 8:00 h, con 17,94 % de los registros y entre 18:00 h y 20:00 h, con 17,43 % de los registros (Tabla 3). La actividad se triplicó durante el amanecer y el atardecer y tuvo poca fluctuación durante el resto de la noche, desde 20:00 h hasta 4:00 h la actividad fluctuó entre 4,61 % y 6,66 %, mientras que entre 8:00 h y 18:00 h la actividad varió entre 2,05 % y 6,66 %. La actividad de las hembras no reproductivas fue mucho menos adaptable que la de las hembras reproductivas y que la de los machos. Este patrón de actividad indicó que las hembras no reproductivas utilizaron con mayor intensidad los horarios crepusculares que cualquier otro grupo y con un grado de sincronía alto.

El patrón de actividad de los cachorros de *P. onca* fue unimodal, diurno y nocturno (Figura 4d), con máximo entre 6:00 h y 8:00 h, con 18,48 % de los registros (Tabla 3). La actividad fue relativamente

constante durante todo el día, entre 2,52% y 8,40% de los registros, salvo por los horarios de máxima actividad. Entre 8:00 h y 12:00 h la actividad disminuyó desde su valor máximo hasta su horario de mínima actividad, entre 16:00 h y 18:00 h con 2,52% de los registros. Este patrón de actividad indicó que los cachorros utilizaron con mayor intensidad las horas diurnas y las horas de mínima actividad de cachorros coincidieron con las de máxima actividad de los machos entre 14:00 h y 20:00 h con 18,51 % de registros de machos y 2,52 % de registros de cachorros.

Tabla 6. Valores de probabilidad de la prueba χ^2 de bondad de ajuste pareada entre patrones de actividad de sexos y estados reproductivos de *P. onca*. Se presentan el valor de significancia p.

Sexo/Estado reproductivo	Machos	Hembras reproductivas	Hembras no reproductivas	Cachorros
Machos	1			
Hembras reproductivas	0,01<p<0,02	1		
Hembras no reproductivas	0,05<p<0,1	0,05<p<0,1	1	
Cachorros	p<0,001	0,025<p<0,05	p<0,001	1

Las comparaciones de patrones de actividad entre los sexos y estados reproductivos de *P. onca* (Tabla 6) evidenciaron que hubo diferencias significativas entre los patrones de actividad de machos y hembras reproductivas, machos y cachorros, hembras no reproductivas y cachorros y hembras reproductivas y cachorros, lo que permite inferir que estos grupos de *P. onca* en efecto exhiben patrones de actividad distintos. Mientras que las diferencias entre machos y hembras no reproductivas y entre hembras reproductivas y hembras no reproductivas no fueron significativas, lo que permite inferir que estos grupos tienen patrones de actividad que coinciden en los horarios utilizados.

Superposición de patrones de actividad

Los coeficientes de superposición de patrones de actividad (Δ) entre *P. onca* y *P. tajuca*, *M. tridactyla*, *H. hidrochaeris*, *C. crocodylus* (Figura 5) se estimaron a partir de los mismos registros del patrón de actividad del depredador y los registros de las presas respectivamente (Tabla 7). La actividad de *P. tajuca* fue mayormente diurna, aumentó en horas de la mañana. Los horarios de máxima actividad del felino se caracterizaron por una actividad creciente y relativamente equiparable en densidad de registros del tayassuido, mientras que los horarios de máxima actividad de este se caracterizaron por actividad descendiente del felino. La actividad de *M. tridactyla* fue mayormente nocturna, bimodal y fue la que mejor se ajustó a la del felino, ya que siguió el mismo

patrón nocturno y discrepó relativamente poco en densidad de registros. La actividad de *H. hydrochaeris* fue mayormente diurna, bimodal y aumentó drásticamente en horas de la mañana. Los horarios de máxima actividad del felino se caracterizaron por una actividad del caviido creciente al amanecer y descendiente al atardecer, mientras que los horarios de máxima actividad de este se caracterizaron por actividad descendiente del felino. La actividad de *C. crocodylus* fue fuertemente diurna y contrastó relativamente con la actividad de *P. onca*.

Tabla 7. Estimación de coeficiente de superposición (Δ) de patrones de actividad entre felinos silvestres y sus presas potenciales con intervalos de confianza de 95% por 999 bootstrap.

Especies	<i>L. pardalis</i>	<i>P. onca</i>	<i>P. yagouaroundi</i>	<i>P. concolor</i>
<i>L. pardalis</i>	1			
<i>P. onca</i>	0,860	1		
<i>P. yagouaroundi</i>	0,205	0,388	1	
<i>P. concolor</i>	0,812	0,955	0,419	1
<i>P. tajacu</i>	0,537	0,714	0,677	0,758
<i>M. tridactyla</i>	0,866	0,927	0,322	0,929
<i>H. hydrochaeris</i>	0,363	0,546	0,811	0,582
<i>C. crocodylus</i>	0,226	0,418	0,838	0,442
<i>T. pecari</i>	0,387	0,475	0,550	0,446
<i>O. lasiotis</i>	0,398	0,603	0,716	0,627
<i>C. paca</i>	0,811	0,777	0,148	0,728
<i>D. novemcinctus</i>	0,863	0,822	0,180	0,833
<i>D. leporina</i>	0,240	0,443	0,703	0,470
<i>D. marsupialis</i>	0,426	0,605	0,721	0,643
<i>S. floridanus</i>	0,902	0,800	0,234	0,823
<i>P. cancrivorus</i>	0,774	0,814	0,201	0,820
<i>T. lineatum</i>	0,219	0,411	0,950	0,442
Anátidos	0,153	0,339	0,799	0,370
<i>I. iguana</i>	0,083	0,222	0,750	0,221
<i>T. teguixin</i>	0,070	0,188	0,687	0,184

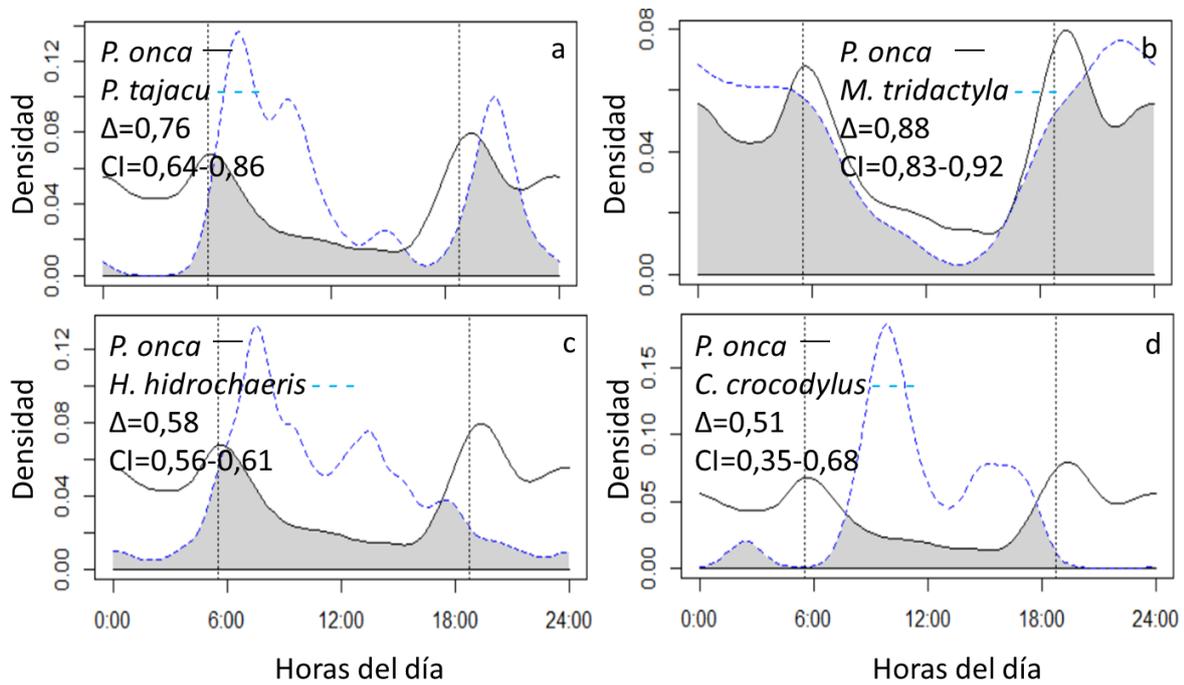


Figura 5. Superposición de patrones de actividad de *P. onca* y sus presas potenciales en Hato Piñero. Se presenta la densidad de registros en función de las horas del día. Los ciclos diarios se dividieron en intervalos de dos horas. Se ajustó la distribución de registros a funciones de probabilidad de densidad de von mises Kernel. El patrón de actividad de *P. onca* se presenta en línea negra continua y el de las presas en línea azul segmentada, con coeficiente de superposición Δ estimado por 999 Bootstrap con 95% de confianza.

Los coeficientes de superposición de patrones de actividad (Δ) entre *P. concolor* y *T. pecari*, *O. lasiotis*, *C. paca*, *D. novemcinctus* (Figura 6) se estimaron a partir de los mismos registros del patrón de actividad del depredador y los de las presas respectivamente (Tabla 7). La actividad de *T. pecari* fue diurna y nocturna y fuertemente irregular. El máximo de actividad matutino del felino no coincidió con el de la presa, pero el vespertino sí. A las 11:00 h la actividad del báquiro alcanzó un máximo relativo. La actividad de *O. lasiotis* fue mayormente diurna, bimodal y relativamente antagónica a la de *P. concolor*, aunque de 6:00 h a 8:00 h se registraron los máximos de actividad para ambas especies. *O. lasiotis* tuvo actividad durante todo el día, pero los horarios que utilizó con mayor intensidad fueron de las 6:00 h a las 20:00 h. La actividad de *C. paca* fue fuertemente nocturna y unimodal. Entre las 20:00 h y las 0:00 h se registró el máximo de actividad del cuniculido. La actividad de *D. novemcinctus* fue fuertemente nocturna, unimodal y fue la que mejor se ajustó a la actividad del depredador, aunque sus máximos de actividad no coincidieron con los del felino.

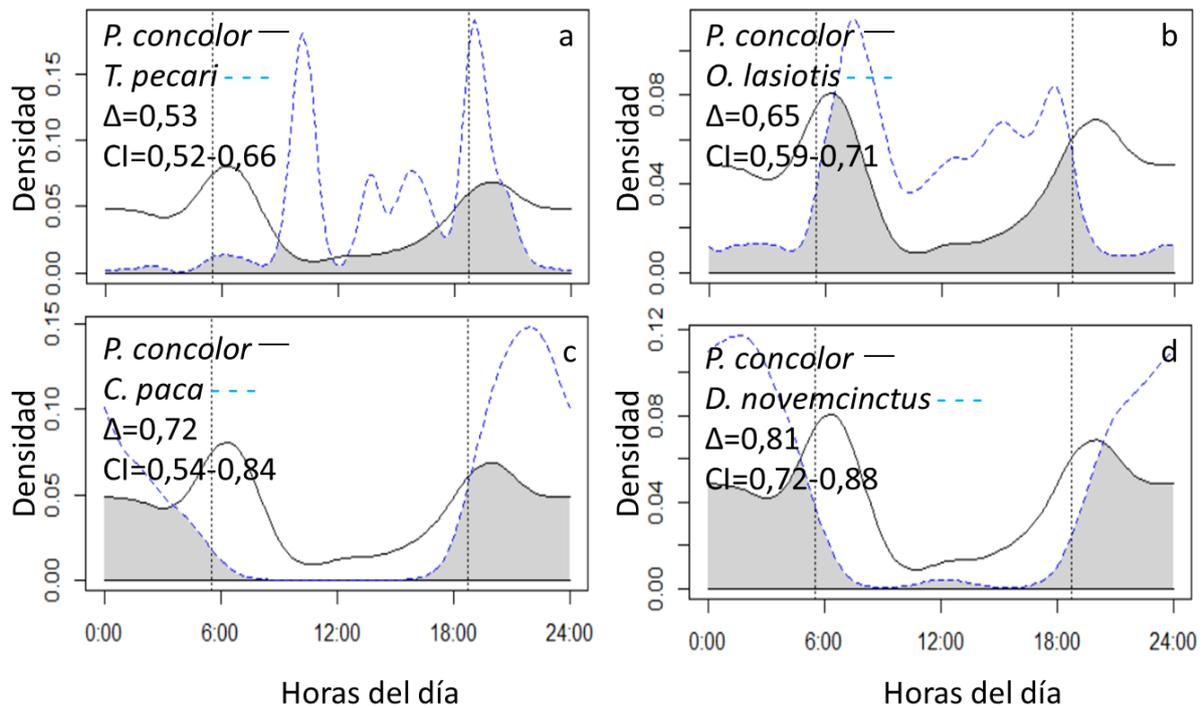


Figura 6. Superposición de patrones de actividad de *P. concolor* y sus presas potenciales en Hato Piñero. Se presenta la densidad de registros en función de las horas del día. Los ciclos diarios se dividieron en intervalos de dos horas. Se ajustó la distribución de registros a funciones de probabilidad de densidad de von mises Kernel. El patrón de actividad de *P. concolor* se presenta en línea negra continua y el de las presas en línea azul segmentada, con coeficiente de superposición Δ estimado por 999 Bootstrap con 95% de confianza.

Los coeficientes de superposición de patrones de actividad (Δ) entre *L. pardalis* y *D. leporina*, *D. marsupialis*, *S. floridanus*, *P. cancrivorus* (Figura 7) se estimaron a partir de los mismos registros del patrón de actividad del depredador y los de las presas respectivamente (Tabla 7). La actividad de *D. leporina* fue fuertemente diurna, los máximos de actividad contrastaron con los del depredador. La actividad de *D. marsupialis* fue fuertemente nocturna y bimodal, coincidió levemente con la del depredador. La actividad de *S. floridanus* fue la que más coincidió con la del depredador, al ser fuertemente nocturna y bimodal. Desde las 6:00 h hasta las 18:00 h las actividades de ambos disminuyeron, pero aun así se obtuvieron registros durante el día de ambos. La actividad de *P. cancrivorus* coincidió ampliamente con la de *L. pardalis* ya que ambas fueron fuertemente nocturnas, además no se registraron mapaches durante el día.

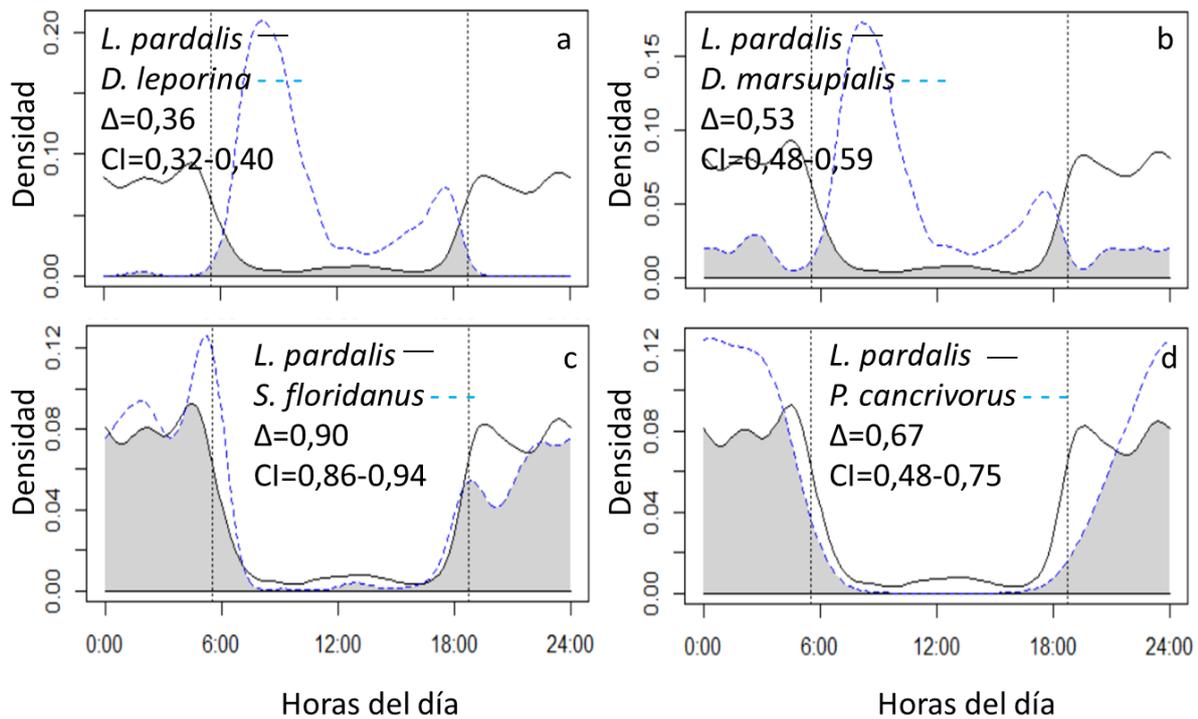


Figura 7. Superposición de patrones de actividad de *L. pardalis* y sus presas potenciales en Hato Piñero. Se presenta la densidad de registros en función de las horas del día. Los ciclos diarios se dividieron en intervalos de dos horas. Se ajustó la distribución de registros a funciones de probabilidad de densidad de von mises Kernel. El patrón de actividad de *L. pardalis* se presenta en línea negra continua y el de las presas en línea azul segmentada, con coeficiente de superposición Δ estimado por 999 Bootstrap con 95% de confianza.

Los coeficientes de superposición de patrones de actividad (Δ) entre *P. yagouaroundi* y *T. lineatum*, *I. iguana*, *T. teguixin*, Anatidos (Figura 8) se estimaron a partir de los mismos registros del patrón de actividad del depredador y los de las presas respectivamente (Tabla 7). La actividad de *T. lineatum* fue fuertemente diurna y fue la que mejor se adaptó a la del felino. Abarcó desde las 4:00 h hasta las 18:00 h mientras que la del depredador se concentró entre las 6:00 h y las 16:00 h. La actividad de *I. iguana* fue fuertemente diurna y aumentó drásticamente entre las 8:00 h y las 10:00 h, lo que coincide con los horarios de máxima temperatura del día y con sus conductas de asoleado, por su condición poiquiloterma. El patrón de actividad de *T. teguixin* fue fuertemente diurno y similar al de *I. iguana* pero discreparon en los horarios de máxima actividad, por este motivo la actividad del reptil fue ligeramente diferente a la del depredador. La actividad de los Anatidos fue fuertemente diurna y bimodal y aunque los patrones de actividad del depredador y la presa fueron diurnos, los máximos de actividad no coincidieron.

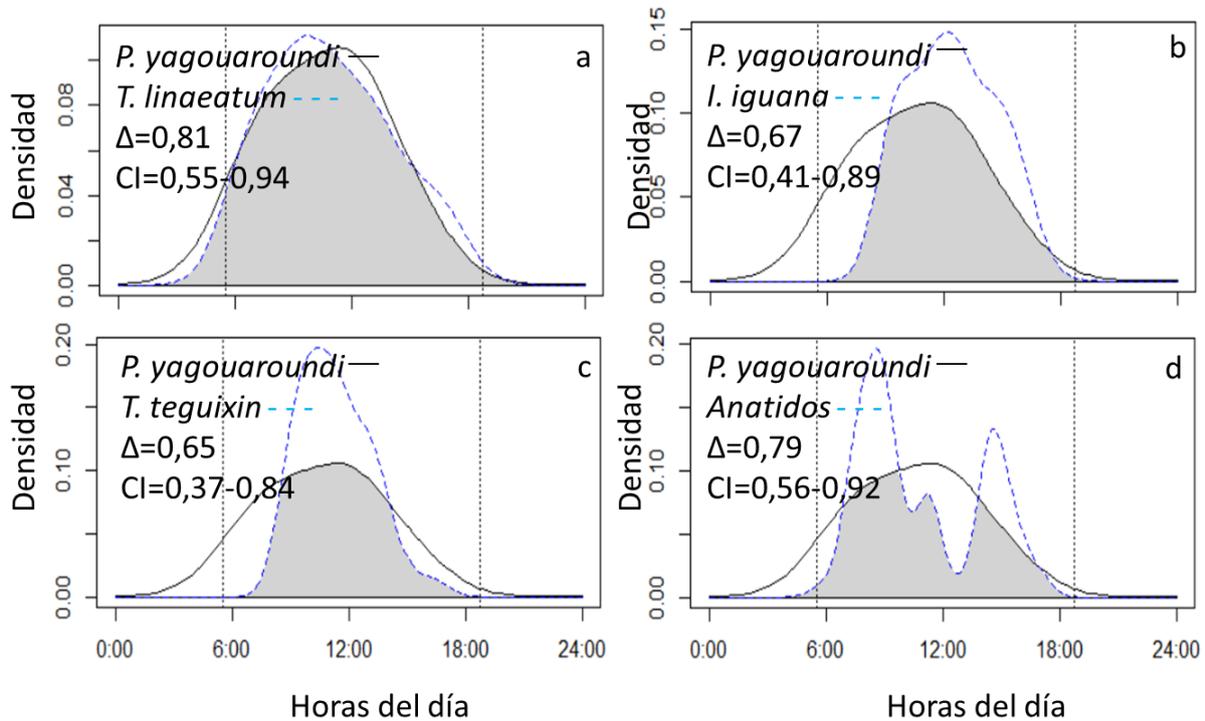


Figura 8. Superposición de patrones de actividad de *P. yagouarouandi* y sus presas potenciales en Hato Piñero. Se presenta la densidad de registros en función de las horas del día. Los ciclos diarios se dividieron en intervalos de dos horas. Se ajustó la distribución de registros a funciones de probabilidad de densidad de von mises Kernel. El patrón de actividad de *P. yagouarouandi* se presenta en línea negra continua y el de las presas en línea azul segmentada, con coeficiente de superposición Δ estimado por 999 Bootstrap con 95% de confianza.

Los coeficientes de superposición de patrones de actividad (Δ) entre *P. onca*, *P. concolor*, *L. pardalis* y *P. yagouarouandi* (Figura 9) se estimaron a partir de los mismos registros del patrón de actividad de los depredadores (Tabla 7). La superposición de actividades entre *P. onca* y *P. concolor* fue la de mayor coeficiente Δ entre las permutaciones de felinos. *P. onca* utilizó con mayor intensidad los horarios vespertinos, mientras que *P. concolor* lo hizo en los horarios matutino, aunque los máximos de actividad coincidieron en los horarios en que ocurrieron. Ambas especies redujeron su actividad durante el día. La superposición de actividad de *P. onca* y *L. pardalis* fue muy alta. *L. pardalis* siempre tuvo una mayor densidad de registros en horarios nocturnos, mientras que *P. onca* siempre la tuvo en horarios diurnos. Ambas especies alcanzaron su máximo matutino entre las 4:00 h y las 6:00 h, pero el máximo vespertino fue casi idéntico para ambas especies. La superposición de los patrones de actividad entre *P. onca* y *P. yagouarouandi* fue relativamente baja. La actividad diurna de la onza contrastó con la del jaguar ya que el máximo de actividad de la primera especie se alcanzó entre las 12:00 h y las 14:00 h. La superposición de los patrones de actividad entre *P.*

concolor y *L. pardalis* fue relativamente alta, aunque los máximos de actividad de ambas especies no coincidieron. Los mínimos de actividad de ambas especies coincidieron entre las 10:00 h y las 12:00 h. La superposición de patrones de actividad entre *P. concolor* y *P. yagouaroundi* fue relativamente baja, ya que la actividad de la onza contrastó con la del puma. No hubo coincidencia entre los máximos ni mínimos de actividad entre los felinos. La superposición de patrones de actividad entre *L. pardalis* y *P. yagouaroundi* fue la de menor coeficiente Δ entre las combinaciones de felinos, dado el comportamiento fuertemente nocturno y fuerte mente diurno de las respectivas especies.

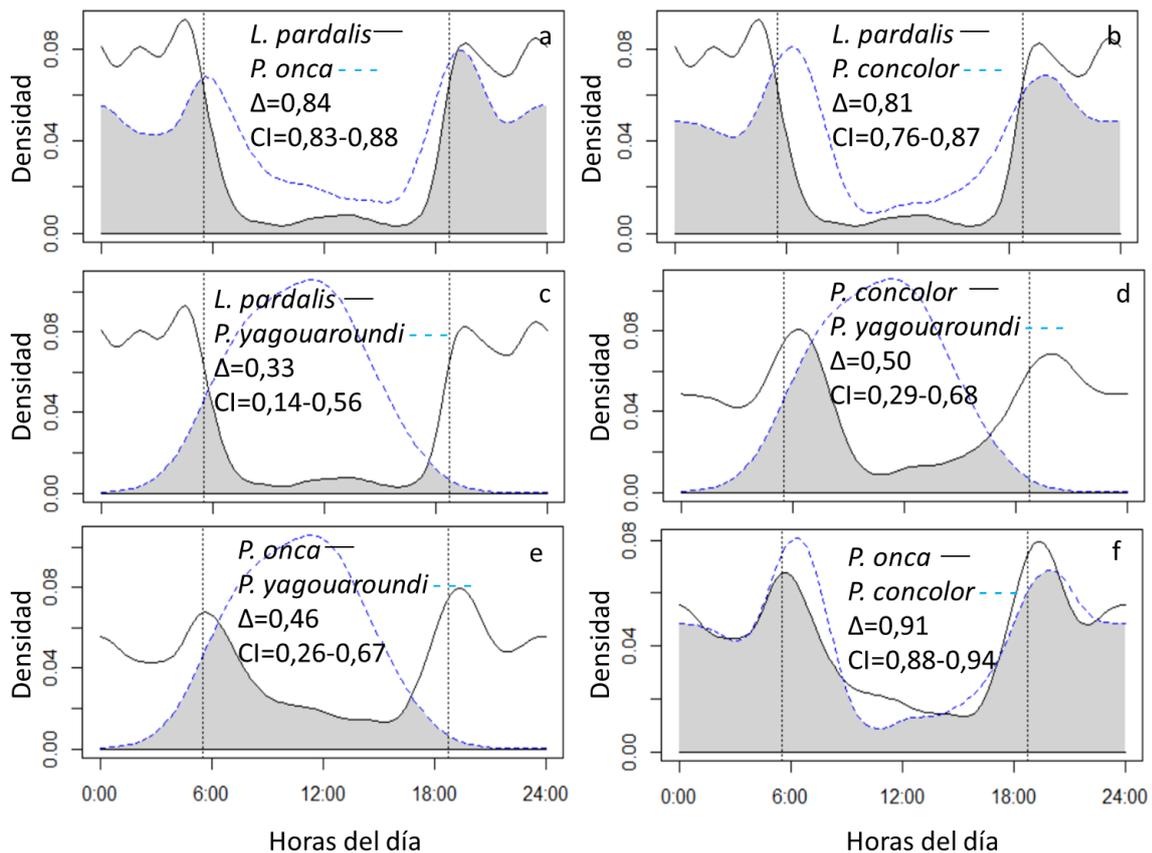


Figura 9. Superposición de patrones de actividad de felinos silvestres en Hato Piñero. Se presenta la densidad de registros en función de las horas del día. Los ciclos diarios se dividieron en intervalos de dos horas. Se ajustó la distribución de registros a funciones de probabilidad de densidad de von mises Kernel, con coeficiente de superposición Δ estimado por 999 Bootstrap con 95% de confianza.

Los coeficientes de superposición de patrones de actividad (Δ) entre *P. onca* de distinto sexo y estado reproductivo (Figura 10) se estimaron a partir de los mismos registros del patrón de actividad de cada sexo y estado reproductivo del depredador (Tabla 8). La superposición de actividad entre machos y hembras reproductivas tuvo un coeficiente alto, la actividad de hembras

reproductivas tuvo una mayor densidad de registros entre las 8:00 h y las 14:00 h, mientras que en los horarios nocturnos la densidad de machos siempre superó a la de las hembras reproductivas. Los máximos de actividad de ambos grupos variaron poco en cuanto al horario, pero la densidad de registros de machos superó marcadamente a la de hembras reproductivas a las 6:00 h y a las 19:00h. El coeficiente de superposición de patrones de actividad de machos y hembras no reproductivas fue levemente mayor que el de machos y hembras reproductivas, aunque las hembras no reproductivas estuvieron más activas durante el amanecer que los machos, fenómeno que se invirtió en el atardecer. El coeficiente de superposición entre machos y cachorros fue el menor entre todos los grupos, dado que los cachorros estuvieron activos durante el día y los machos principalmente durante la noche. El coeficiente de superposición de patrones de actividad entre hembras reproductivas y no reproductivas fue muy alto. Las hembras no reproductivas utilizaron con mayor intensidad los horarios crepusculares que las hembras reproductivas, quienes utilizaron con mayor intensidad horarios diurnos y con relativamente poca diferencia en horarios nocturnos. El coeficiente de superposición entre las hembras reproductivas y los cachorros fue el mayor entre los grupos de *P. onca*, lo que depende de las conductas de cuidado de cachorros. El coeficiente de superposición entre hembras no reproductivas y cachorros fue relativamente alto, pero los cachorros tuvieron mayor densidad de registros en horarios diurnos que las hembras, mientras que estas últimas lo hicieron en los horarios crepusculares.

Tabla 8. Estimación de coeficiente de superposición de patrones de actividad (Δ) entre sexos y estados reproductivos de *P. onca*, con intervalos de confianza de 95% por 999 bootstrap.

Sexo/Estado reproductivo	Macho	Hembra reproductiva	Hembra no reproductiva	Cachorro
Macho	1			
Hembra reproductiva	0,805	1		
Hembra no reproductiva	0,831	0,869	1	
Cachorro	0,755	0,898	0,811	1

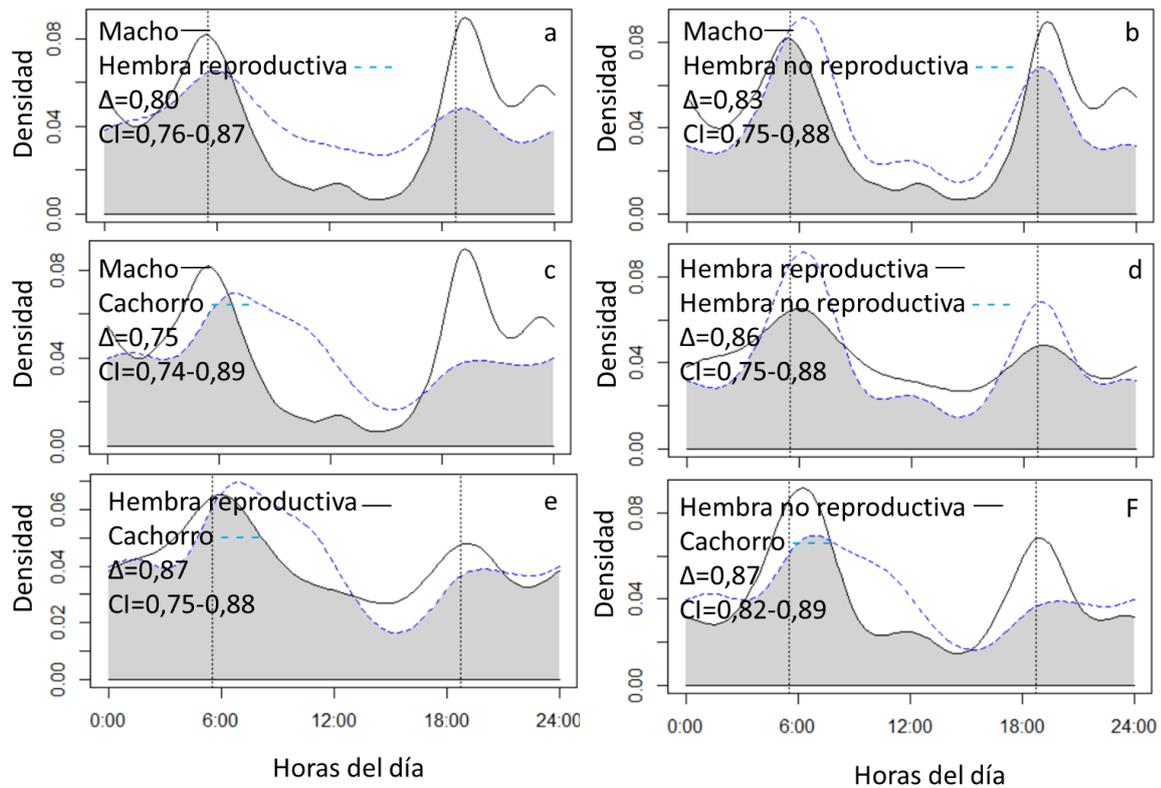


Figura 10. Superposición de patrones de actividad de *P. onca* de distinto sexo y estado reproductivo en Hato Piñero. Se presenta la densidad de registros en función de las horas del día. Los ciclos diarios se dividieron en intervalos de dos horas. Se ajustó la distribución de registros a funciones de probabilidad de densidad de Von mises Kernel, con coeficiente de superposición Δ estimado por 999 Bootstrap con 95% de confianza.

Discusión

Niveles de actividad diaria absoluta

A través de los análisis de nivel de actividad se pudo estimar el número de horas del día que cada especie y grupos de sexo y estado reproductivo de *P. onca* invierte fuera de sus refugios. Las especies que más horas del día invirtieron fueron los felinos y *M. tridactyla*. Esto podría deberse a que estas especies invierten más horas del día en desplazarse, posiblemente en busca de recursos, durante los horarios nocturnos e invierten mayor cantidad de tiempo durante horarios diurnos en sus refugios.

Al comparar niveles de actividad se pudo observar que la especie de felinos con mayor número de combinaciones de niveles de actividad que semejaran al de las presas fue *P. yagouaroundi*, en contraste *P. concolor* exhibió el menor número. Esto podría derivar de la actividad fuertemente diurna de la onza, que le permitiría explotar los mismos intervalos de tiempo que las presas potenciales, lo que no es evidente con la actividad del puma.

La semejanza entre los niveles de actividad de los felinos, salvo por la interacción entre *L. pardalis* y *P. onca*, podría deberse a que todas las especies invierten aproximadamente la misma proporción de tiempo en desplazarse en busca de recursos. Lo que podría sugerir que en el Hato Piñero los parámetros ambientales, como la calidad del hábitat, temperatura o la disponibilidad de recursos, afectan más al comportamiento de los felinos que las interacciones con otros felinos.

Las interacciones con las presas podrían explicar con más solidez el comportamiento de los felinos ya que las conductas de acecho y caza de todas las especies de felinos se ajustaron a estrategias de búsqueda óptima de alimentos (Wener y Hall, 1974; Krebs y Davies, 1989). Las diferencias entre los niveles de actividad de los felinos y las presas potenciales (como los herbívoros) sugieren que los depredadores invierten mayor cantidad de energía y tiempo fuera de los refugios que estas presas, lo que podría deberse a las conductas de acecho. Las presas de los felinos invirtieron en promedio 4 h menos fuera de los refugios que los depredadores, lo que permite inferir que el esfuerzo de búsqueda de recursos de los depredadores es sustancialmente superior al de las presas. El alto valor de coeficiente de superposición de patrones de actividad y de la prueba de Wald sugiere que los felinos utilizan la dimensión temporal de forma similar. Si se añade esto a la similitud entre las dimensiones dieta, espacio y energía metabólica podría sustentar las hipótesis de competencia entre felinos, aunque todavía quedaría por demostrar que en estas dimensiones del nicho de las especies exista algún recurso limitante.

Las diferencias de niveles de actividad diaria absoluta entre *P. onca* de distinto sexo y estado reproductivo fueron muy marcadas entre machos y hembras reproductivas y entre hembras reproductivas y hembras no reproductivas, lo que puede deberse a las modificaciones de conducta que exhiben las hembras reproductivas (Jędrzejewski y col, 2014) durante los periodos pre y postnatal, que se evidencian con el alto nivel de actividad, lo que podría responder a la alta demanda energética asociada al cuidado de cachorros. Este alto nivel de actividad deriva del hecho que las hembras reproductivas inviertan más tiempo en la caza (Jędrzejewski y col, 2014). Esto sugiere que la actividad de los cachorros de *P. onca* depende de la actividad de las madres, pero a

medida que los cachorros crecen, las hembras reproductivas modifican su conducta a medida que les enseñan las estrategias de caza hasta que los cachorros alcanzan la madurez sexual.

Patrones de actividad diaria

Los patrones de actividad que exhiben las especies de felinos silvestres fueron distintos; desde fuertemente nocturnos, como *L. pardalis*, mayormente nocturnos, como *P. onca* y *P. concolor* hasta fuertemente diurnos, como *P. yagouaroundi*. Estos resultados son similares a los obtenidos por Scognamillo y col. (2003) y por Polisar y col. (2003), quienes describen que *P. concolor* y *P. onca* no comparten los mismos territorios en los mismos intervalos de tiempo, lo que puede ser un buen indicador de evasión. Es interesante resaltar que las especies de felinos con actividad nocturna exhibieron un mayor nivel de actividad que *P. yagouaroundi*, que fue la única especie diurna. Ya que podría sugerir que el intervalo de tiempo que pueden explotar las especies con actividad diurna es menor que el de las nocturnas. Esto puede deberse a que las especies con actividad nocturna se adaptan mejor a actividad en horarios diurnos, que lo que lo hacen las especies con actividad diurna a los horarios nocturnos.

Las especies de felinos silvestres y sus presas potenciales utilizan algunos grupos de horas del ciclo diario con mayor intensidad que otros. *P. yagouaroundi*, *C. crocodylus*, *D. leporina*, *T. lineatum*, *T. teguixin*, *I. iguana* y los anátidos tuvieron actividad fuertemente diurna, mientras que *L. pardalis*, *C. paca*, *D. novemcinctus*, *P. cacrivorus*, *D. marsupialis*, y *S. floridanus* tuvieron actividad fuertemente nocturna, *P. tajacu*, *H. hydrochaeris* y *O. lasiotis* tuvieron actividad mayormente diurna, por otra parte *P. onca*, *M. tridactyla* y *P. concolor* tuvieron actividad mayormente nocturna. Por último la única especie que tuvo actividad diurna y nocturna fue *T. pecari*. Esta diferencia entre patrones de actividad podría sugerir que cada especie utiliza la dimensión tiempo de una forma distinta y enfocada en cumplir sus funciones fisiológicas.

El uso diferencial de horarios entre especies de depredadores puede deberse a estrategias evolutivas y conductuales que le que permitirían a las especies de felinos optimizar los intervalos de tiempo destinados al acecho y caza de sus presas, sin riesgos de encuentros fortuitos con otro depredador (Lynam y col, 2013), como puede observarse en la diferencia entre patrones de

actividad entre *L. pardalis* y *P. yagouaroundi* o entre *P. onca* y *L. pardalis*. Los patrones de actividad de las especies de felinos dependen de múltiples factores (Scognamillo y col, 2003; Monrroy-Vilchis y col, 2009; Paviolo y col, 2009; Blake y col, 2012, 2016), como el grado de intervención del hábitat, disponibilidad de presas, estructura de la comunidad o presencia de especies competidoras. Todos estos factores derivan en expresiones conductuales que varían en cada región (Paviolo y col, 2009; Lynam y col, 2013), lo que sugeriría que las expresiones conductuales de felinos en Hato Piñero dependen de la disponibilidad de recursos y el estado de preservación del hábitat. Esto es parcialmente consistente con los resultados obtenidos en este trabajo, ya que el Hato Piñero se comporta como un área protegida, pero con un nivel de intervención humana (actividad pecuaria), lo que podría explicar las diferencias con otros trabajos (Ludlow, M, 1987; Estrada, C, 2006; Lucherini y col, 2009; Paviolo y col 2009; Arroyo-Arce y Col, 2016; Blake y col, 2016;)enfocados a las mismas especies de felinos en áreas de estudio diferentes.

Los resultados de patrones de actividad de sexos y estados reproductivo de *P. onca* evidenciaron que estos difieren entre sí. A pesar de que todos los grupos tuvieron actividad nocturna, hubo selección diferencial de horarios para cada uno. Los machos tuvieron un comportamiento fuertemente nocturno, con un mayor número de registros en horas del atardecer lo que es consistente con los resultados de Cavalcanti y Gese (2009), mientras que las hembras reproductivas tuvieron conductas diurnas y nocturnas y a diferencia de los machos, el mayor número de registros fue en horas del amanecer. Por otra parte las hembras no reproductivas contra-intuitivamente tuvieron conductas diurnas y nocturnas aunque utilizaron con mayor intensidad horarios crepusculares. El patrón de actividad de los cachorros se definió como diurno y nocturno, lo que podría relacionarse con el comportamiento de las hembras reproductivas, aunque los cachorros exhibieron el comportamiento más diurno de todos los grupos, lo que podría explicarse como una estrategia de evasión de riesgos como los generados por los encuentros con machos, además de la gran energía que caracteriza a los cachorros de los mamíferos (VanderWaal y col, 2009).

La diferencia de patrones de actividad entre grupos de una misma especie puede deberse a segregación por competencia intra-específica o evasión. Las hembras reproductivas podrían

disminuir la probabilidad de encuentro con los machos (VanderWaal y col, 2009), sin modificar drásticamente su patrón de actividad al utilizar con mayor intensidad horarios en los que los machos no exhiben su actividad máxima, estrategia que podría mantener su aptitud sin la necesidad de invertir grandes cantidades de energía. El patrón de actividad diurno y nocturno de las hembras no reproductivas puede deberse a una estrategia que le permita aumentar la probabilidad de encuentro con sus presas a la par de aumentar la probabilidad de encuentro con machos, lo que aumentaría su probabilidad de reproducirse y de encuentros poco riesgosos con otras hembras con las que pudiesen tener una relación parental (MacCormick y col, 2012, Jedrzejewski y col, sin publicar), lo que podría apoyar los postulados de la sociabilidad de los felinos. Esto se debe a que las hembras reproductivas modificaron su actividad por la presencia de cachorros, mientras que la actividad de los machos tuvo diferencias muy marcadas entre el día y la noche y se superpuso a los de los otros grupos y la actividad de los cachorros puede variar dependiendo del nivel de desarrollo del individuo.

Superposición de patrones de actividad

El análisis de coeficientes de superposición de patrones de actividad (Δ) entre felinos silvestre y sus presas potenciales indica que las especies seleccionadas como presas potenciales generalmente tuvieron un $\Delta > 0,5$ lo que podría significar que los felinos seleccionan especies presas con las que tengan una probabilidad de encuentro superior al 50% de las horas del día, dado que eso aumentaría la probabilidad de encuentro entre depredador y presa y disminuiría el esfuerzo de búsqueda de presas. Interacciones con Δ muy altos como las de *P. onca*-*M. tridactyla*, *P. concolor*-*O. lasiotis*, *L. pardalis*-*S. floridanus*, *P. yagouaroundi*-*T. lineatum* podrían indicar que estas especies presas podrían ser los ítems principales de las dietas de los respectivos felinos durante el periodo de muestro (Curio, 1976).

Las presas principales de *P. onca* en Hato Piñero son *H. hidrochaeris* y *P. tajacu* (Scognamillo y col, 2003) de las que se obtuvo un $\Delta=0,54$ y $\Delta=0,71$ respectivamente, mientras que *M. Tridactyla* tuvo valores mayores, lo que sugiere que *P. onca* selecciona presas de gran tamaño que no representen una alta inversión de energía asociada a la caza como podría ser *M. tridactyla*. La superposición de

patrón de actividad con *C. crocodylus*, que es una presa descrita como ítem principal de la dieta del felino en regiones como Pantanal (Cavalcanti y Gese, 2009), podrían interpretarse como que el reptil no es un ítem principal de la dieta del felino en Hato Piñero o que los jaguares cazan a esta especie en horarios que no son de alta actividad para la especie, aunque los análisis de dieta de Polisar y col. (2003) en Hato Piñero también describen al reptil como un ítem de dieta principal, lo que sugiere que *P. onca* selecciona a sus presas con base en una estrategia de búsqueda óptima de alimentos (Wener y Hall, 1974; Krebs y Davies, 1989), sin contrastar el riesgo asociado a los eventos de caza (Scognamillo y col, 2003). Este fenómeno también se observó en las interacciones de *P. concolor*-*T. pecari*, *L. pardalis*-*D. leporina* y *L. pardalis*-*D. marsupialis*.

Los resultados de patrones de actividad y superposición de *L. pardalis* discreparon de los de Crawshaw y Quigley (1985) quienes describen que la actividad diurna del felino se pudo deber a la actividad de alguna presa (Ludlow y Sunquist, 1987), aunque fueron similares a los de Blake y col (2016). Las presas potenciales que habitan en Hato Piñero tuvieron actividad mayormente nocturna, aunque dicha actividad puede deberse a la composición vegetal del área de estudio, ya que *L. pardalis* habita bosque con vegetación densa (Linares, 1998), lo que no concuerda con el mosaico de bosques y sabanas intercalados de Hato Piñero. Esto podría ser evidencia de la influencia del hábitat en el comportamiento de las especies de felinos silvestre y sus presas potenciales. Los cunagueros exhiben estrategias de caza distintas a las de los grandes felinos, pero siempre se adaptan a una estrategia de búsqueda óptima de alimentos (Wener y Hall, 1974; Krebs y Davies, 1989) en las que los adultos con áreas de actividad grande muestran una búsqueda óptima de alimentos activa, mientras los que tienen un área de actividad restringida aplican una búsqueda óptima de alimentos pasiva (Wener y Hall, 1974; Ludlow y Sunquist, 1987; Krebs y Davies, 1989).

P. yagouaroundi tuvo actividad fuertemente diurna lo que es consistente con los resultados de Di Bitetti y col (2010) y Giordano (2015). Estudios de radio-telemetría han demostrado que las onzas pueden estar activas en cualquier horario, pero presentan máximos de actividad entre 11:00 h y 13:00 h (Mondolfi, 1986; Konecny, 1989; Caso, 2013), lo que es similar con los resultados aquí presentados. El patrón de actividad del felino se ajusta fuertemente al de las presas potenciales, lo

que podría sugerir que *P. yagouaroundi* es un especialista en aves corredoras (Konecny, 1989; Giordano, 2015).

Los análisis de superposición de patrones de actividad entre especies de felinos silvestres permitieron evidenciar las semejanzas y diferencias existentes entre sus patrones de actividad, de los que el mayor coeficiente Δ lo presentaron *P. onca* y *P. concolor*, esto podría interpretarse como competencia por el recurso tiempo, pero para que este mecanismo sea posible el número de horas que las especies pueden utilizar debe ser limitado, además supondría que los días deben ser ciclos aislados y que la actividad que realice una especie en cada ciclo diario no puede ser realizada en otro. Por este motivo la competencia temporal entre *P. onca* y *P. concolor* es poco viable.

El alto coeficiente de superposición entre *P. onca* y *L. pardalis* podría explicarse por un mecanismo como el descrito por Lynam y col (2013) donde explica que los felinos de tamaño corporal medio evitan los encuentros con *P. tigris* sin segregar territorios ni horarios al utilizar caminos alternos colindantes a los utilizados por los tigres. Esto es plausible dado que el tamaño corporal de *L. pardalis* es menor al de *P. onca*. La superposición de patrones de actividad entre *P. onca* y *P. yagouaroundi* fue muy baja, lo que es similar a lo reportado por Giordano, A. (2015), donde discute la actividad fuertemente diurna de la onza. Estas interpretaciones son extensivas a las interacciones *P. concolor-L. pardalis*, *P. concolor-P. yagouaroundi*.

El coeficiente de superposición entre *L. pardalis* y *P. yagouaroundi* fue el menor entre todas las interacciones de felinos. Dado que ambas especies tienen un tamaño corporal y una dieta relativamente similar un mecanismo que explique el bajo coeficiente Δ podría ser la segregación temporal, ya que el uso diferenciado del tiempo les permitiría explotar los recursos similares, pero en horarios diferentes. Otra explicación podría ser la preferencia alimenticia de cada felino, ya que *P. yagouaroundi* consume con mayor frecuencia aves corredoras (con actividad diurna), mientras que *L. pardalis* consume con mayor frecuencia mamíferos pequeños (con actividad nocturna) (Ludlow y Sunquist, 1987; Chinchilla, F. 1997; Giordano, A. 2015; Blake y col 2016).

Los coeficientes de superposición entre sexos y estados reproductivos de *P. onca* mostraron que estos grupos tienen una gran superposición de horarios. Aun así, los grupos con menor coeficiente

Δ fueron los machos y las hembras reproductivas, lo que puede derivar de una modificación del patrón de actividad de las hembras durante la gestación y el cuidado de los cachorros, en la que modifica sus horarios de actividad, solo desplazándose a buscar alimento y agua, lo que aparentemente hicieron durante el día, ya que la densidad de registros fue mayor que la de los machos entre 7:00 h y 16:00 h. Por otra parte el coeficiente Δ fue muy alto entre machos y hembras no reproductivas, lo que puede deberse a que las hembras sin cachorros no modifican su patrón de actividad, semejando al de los machos pero con pequeñas diferencias como los máximos de actividad matutinos y vespertinos que fueron contrastantes, esto también puede explicarse por los encuentros reproductivos entre machos y hembras. Los grupos de hembras no difirieron fuertemente en sus patrones de actividad, salvo por el aumento de actividad diurna de las hembras reproductivas, asociada a la presencia de cachorros. Esto podría indicar que en efecto las hembras modifican su comportamiento por la presencia de cachorros.

Conclusiones

Se evidenció que las especies de felinos invierten aproximadamente 4 h más de actividad diaria que las especies presas, pero no así entre las especies de felinos que habitan el Hato Piñero, salvo *P. yagouaroundi*, que fue la única especie de felino con actividad diaria absoluta fuertemente diurna. Este es un aporte novedoso al conocimiento del comportamiento de los felinos silvestre y sus presas potenciales.

El único grupo de sexo y estado reproductivo de *P. onca* con niveles de actividad diaria absoluta distintos fue el de las hembras reproductivas, lo que podría estar asociado a las estrategias de búsqueda de alimento durante el periodo de cuidado de cachorros.

Los patrones de actividad diaria de las especies de felinos fueron significativamente distintos entre sí. El patrón de actividad de *P. onca* fue mayormente nocturno, al igual que el de *P. concolor*, mientras el de *L. pardais* fue fuertemente nocturno y el de *P. yagouaroundi* fue fuertemente diurno. Esto genera un avance al conocimiento del comportamiento de los felinos al aumentar el nivel de detalle de los patrones de actividad de cada especie.

Las especies de felinos tienen niveles de actividad diaria absoluta similares, pero patrones de actividad muy distintos.

Los patrones de actividad diaria de las especies presas fueron estadísticamente distintos entre sí y con respecto a los felinos. Se encontraron patrones desde fuertemente diurnos hasta fuertemente nocturnos y la única especie con actividad diurna y nocturna fue *T. pecari*.

Los patrones de actividad de los sexos y estados reproductivos de *P. onca* fueron distintos entre sí. Los machos exhibieron actividad mayormente nocturna, mientras que ambos grupos de hembras y los cachorros tuvieron patrones de actividad diurnos y nocturnos, con selección diferencial de horarios de actividad en cada grupo. Esto es un aporte novedoso e inesperado al comportamiento de *P. onca*, posiblemente asociado a modificaciones de conducta por la presencia de cachorros, que podría responder a estrategias de evasión de machos.

La superposición de patrones de actividad entre felinos y sus presas potenciales fue alta, generalmente mayor a 50% de las horas del día en cada caso y mayor a 80% de las horas del día para los casos de superposición de patrones de actividad entre especies de felinos. Esto sugiere que el comportamiento de los felinos se ajusta a estrategias de búsqueda óptima de alimentos.

La superposición de patrones de actividad entre *P. onca* de distintos sexos y estados reproductivos fue muy alta, generalmente mayor a 70% de las horas del día en cada caso. Lo que evidencia que a pesar de existir uso diferencial de horarios entre grupos de *P. onca* el comportamiento mayormente nocturno permite que esta superposición sea alta.

Recomendaciones

Es recomendable llevar a cabo investigaciones sobre la dieta de los felinos silvestres que habitan el Hato Piñero, esto permitirá generar una perspectiva más robusta sobre las interacciones depredador-presa y la dinámica de la comunidad. Por otra parte sería interesante evaluar múltiples dimensiones del nicho de estas especies al mismo tiempo, lo que nos permitiría discernir entre los componentes principales que modulan el comportamiento de los felinos y de ese modo adaptar los planes de manejo a las condiciones particulares del área de estudio enfocada en cada especie. Sería interesante comparar los resultados de este trabajo con análisis de datos de foto-trampeo que se

obtingan con una metodología enfocada en la biología de cada especie, dado que la selección de las estaciones de muestreo es crucial para la precisa interpretación de los datos colectados. Por esto se recomienda realizar muestreos de foto-trampeo enfocados en cada especie de felinos, esto nos permitiría descartar posibles artefactos como podría ser la interpretación del comportamiento de una especie en estaciones con baja probabilidad de registro de esta y con alta probabilidad de registro de otra especie.

Desde la perspectiva de conservación es recomendable realizar estudios sobre la viabilidad de las poblaciones de felinos en Hato Piñero en el largo plazo, ya sea desde la perspectiva de la viabilidad de las presas, el hábitat o las mismas especies de felinos o ya sea dese un enfoque poblacional que evalúe la posibilidad de endogamia u otro mecanismo que ponga en riesgo la viabilidad de las poblaciones de felinos. Del mismo podría iniciarse una colección fotográfica que preserve datos del estado poblacional de las especies, que podían ser aportes valiosos y vanguardistas a museos y colecciones científicas.

Referencias

- Altwegg, R., Schaub, M., y Roulin, A. 2007. Age-specific fitness component and their temporal variation in the Barn Owl. *Am. Nat.* **169**: 47-61
- Anile, S., Bizzarri, L. y Ragni, B. 2009. Camera trapping the European Wildcat (*Felis silvestris silvestris*) in Sicily (Southern Italy) preliminary results. *Hystrix*. **20(1)**: 55-60.
- Aranda, M. 2000. Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. Xalapa, Veracruz, México. Instituto de Ecología A.C. Pp. 212.
- Arra, M. 1974. Distribución de *Leo onca* (L) en Argentina (Carnivora, Felidae). *Neotropica*. **20**:156-158.
- Arroyo-Arce, S., Thomson, I. y Salom-Pérez, R. 2016. Relative abundance and activity patterns of terrestrial mammalian species in Barra del Colorado Wildlife Refuge, Costa Rica. Cuadernos de Investigación UNED.
- Aschoff, J. 1966. Circadian activity patterns with two peaks. *Ecology*. **47**: 657– 662.

- Azlan, J. y Sharma, D. 2006. The diversity and activity patterns of wild felids in a secondary forest in Peninsular Malaysia. *Oryx*. **40(1)**: 36–41.
- Baker, M., McShea, W., Lynam, A. y Bhumpakpan, N. Howard, J. 2011. Taphraya National Park, Thailand—A unique and neglected protected area and the species that call it home. Abstracts of the 91st Annual Meeting of the American Society of Mammalogists: A Joint Meeting with the Australian Mammalian Society. Portland, USA.
- Blake, J., Mosquera, D., Loiselle, B., Swing, K., Guerra, J. y Romo, D. 2012. Temporal activity patterns of terrestrial mammals in lowland rainforest of Eastern Ecuador. *Ecotropica*. **18**: 137–146.
- Blake, J., Mosquera, D., Loiselle, B., Swing, K., Guerra, J. y Romo, D. 2016. Spatial and temporal activity patterns of Ocelots in lowland forest of Eastern Ecuador. *J. Mammal.* **97(2)**: 455–463.
- Bolker, B. M. 2010. Tools for general maximum likelihood estimation. Recuperado de: <http://CRAN.R-project.org/package=bbmle>.
- Carrillo, E., Fuller, T. y Saenz, J. 2009. Jaguar hunting activity. Effects of prey distribution and availability. *J. Trop. Ecol.* **25**: 563-567.
- Caso, A. 2013. Spatial differences and local avoidance of Ocelot and Jaguarundi in Northeast Mexico. ProQuest LLC (2013). UMI Number 3593571
- Cavalcanti, S. y Gese, E. 2009. Spatial ecology and social interactions of Jaguars (*Panthera onca*) in the Southern Pantanal, Brazil. *J. Mammal.* **90(4)**:935–945.
- Chapman, F. M. September 1927. “Who treads our trails? “, *Natl Geogr.* **52(3)**: 331-345.
- Chinchilla, F. 1997. La dieta del jaguar (*Panther onca*), el puma (*Felis concolor*) y el manigordo (*Felis pardalis*) (carnívora: felidae) en el Parque Nacional Norcovado, Costa Rica. *Rev. biol. trop.* **45(3)**: 1223-1229.
- Clemons, T. E. y Bradley, E. L. 2000. “A Nonparametric Measure of the Overlapping Coefficient,” *Comput. Stat. Data An.* **34**: 51–61. Erratum: **36**: (2002), 243.
- Crawshaw, P. y Quigley, H. 1985. Padrao de movimento e actividade de jaguatiricas (*Felis pardalis*) en Miranda. On file, Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, Brasilia

- Crawshaw, P. y Quigley, H. 1991. Jaguar spacing, activity and habitat use in a seasonally flooded environment in Brazil. *J. Zool. Lond.* **223**: 357-370.
- Currier, J. M. P. 1983. *Felis concolor*. *Mammalian species*. **200**: 1-7.
- De Oliveira, T. G. 1998 a. *Herpailurus yagouaroundi*. *Mammalian Species*. **578**: 1-6.
- De Oliveira, T. G. 2002. Ecología comparativa de la alimentación del jaguar y del puma en el neotrópico. Pp. 265-288 in El jaguar en el nuevo milenio. R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw Jr., A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson, A. Taber, eds. Fondo de Cultura Económica/Universidad Nacional Autónoma de México/Wildlife Conservation Society, México, D.F.
- De Paula, R. C., Desbiez, A. y Cavalcanti, S. M. C. 2013. Plano de ação nacional para conservação da onça-pintada. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, ICMBio, Brasília, p 384.
- Díaz-Pulido, A. y Payán, E. 2012. Manual de fototrampeo: una herramienta de investigación para la conservación de la biodiversidad en Colombia. Colombia. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Panthera Colombia. 32 pp.
- Emmons, L. H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behaviour, Ecology and Sociobiology*. **20**: 271-283.
- Estrada, C. 2006. Dieta, uso de hábitat y patrones de actividad del puma y el jaguar en la Selva Maya. Tesis de licenciatura. Universidad de San Carlos de Guatemala. Ciudad de Guatemala). Guatemala).
- Farrell, L. 1999. The Ecology of the Puma and the Jaguar in the Venezuelan Llanos. Tesis de Maestría. University of Florida, Gainesville, E.U.A.
- Fauth, J. E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W.J., Van Buskirks, J. y McCollum, S.A. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *Am. Nat.* **147(2)**: 282-286
- Fernández-Durán, J. J. 2004. Circular Distributions Based on Nonnegative Trigonometric Sums, *Biometrics*. **60**: 499-503.

- Geoffroy, E. 1803:124. Type locality "L'Amérique meridionale," restricted by Hershkovitz 1951: 565 to "Cayenne, French Guiana" (based upon "yagouaroundi" of Azara, **1801**: 171-176).
- Giordano, A. 2015. Ecology and status of the Jaguarundi (*Puma yagouaroundi*): a synthesis of existing knowledge. *Mammal Rev.* ISSN 0305-1838.
- Grassman, L. I. Jr. 2000. Movements and diet of the Leopard Cat (*Prionailurus bengalensis*) in a seasonal evergreen forest in Southcentral Thailand. *Acta Theriol.* **45**: 421–426.
- Harmesen, B. J., Foster, R. J., Silver, S. C., Ostro, L. E. y Doncaster, C. P. 2010. The ecology of Jaguars in the Cockscomb Basin wildlife sanctuary, Belize. In: MacDonald DW, Loveridge A (eds) The biology and conservation of wild felids. Oxford. Oxford University Press.
- Heurich, M., Hilger, A., Kuchenhoff, H., Andrén, H., Bufka, L., Krofel, M. y Mattisson, J. y col. 2014. Activity patterns of Eurasian Lynx modulated by light regime and individual traits over a wide latitudinal range. *Plos One.* **9(12)**: e114-143.
- Hilty, S. 2003. Birds of Venezuela. (2da ed.) New Jersey, EUA. Princeton University Press.
- Huber, O., de Stefano, R. D. Aymard, G. y Riina, R. 2006. Flora and Vegetation of the Venezuelan Llanos: a review. In: Pennington T., Lewis G.P. y Ratter J.A. (eds) Neotropical savannas and seasonally dry forests: plant diversity, biogeography, and conservation. Florida, E.E.U.U. Taylor & Francis. pp. 95–120.
- Hutchinson, G. 1959. Concluding remarks, cold spring harbor. *Symp. Quant. Biol.* **22**: 415-427.
- Jędrzejewski, W., Cerda, H., Vilorio, A., Gertrudes-Gamarra, J. y Schmidt, K. 2014. Predatory behavior and kill rate of a female Jaguar on Cattle. *Mammalia.* **78 (2)**: 235-238.
- Jędrzejewski, W., Puerto, M. F., Goldberg, J. F., Hebblewhite, M., Abarca, M., Gamarra, G., Calderón, L. E. y Colaboradores. 2016. Density and population structure of the Jaguar (*Panthera onca*) in a protected area of Los Llanos, Venezuela, from 1 year of camera trap monitoring. *Mammal Res.* DOI 10.1007/s13364-016-0300-2.
- Jędrzejewski, W., Carreño, R., Sánchez-Mercado, A., Schmidt, K., Abarca, M., Robinson, H. S., Boede, E. y Colaboraores. 2017. Human-Jaguar conflict and the relative importance of retaliatory killing and hunting for Jaguar populations in Venezuela. *Biol. Conserv.* **209**: 524-532.

- Jędrzejewski, W., Boede, E., Abarca, M., Sánchez-Mercado, A., Ferrer-Paris, J. R., Lampo, M., Velásquez, G. y Colaboradores. 2017. Predicting carnivore distribution and extirpation rate based on Human impacts and productivity factors; assessment of the state of Jaguar (*Panthera onca*) in Venezuela. *Biol. Conserv.* **206**: 132–142.
- Kawanishi, K. y Sunquist, M. E. 2004. Conservation status of Tigers in a primary rainforest of Peninsular Malaysia. *Biol. Conserv.* **120**: 329–344.
- Kelly, M., Noss, A., Di Bitetti, M., Maffei, L., Arispe, R., Paviolo, A., De Angelo, C. y Colaboradores. 2008. Estimating Puma Densities from camera trapping across three study sites. Bolivia, Argentina and Belize. *J. Mammal.* **89(2)**: 408–418.
- Kitamura, S., Thong-Aree, S., Madsri, S. y Poonswad, P. 2010. Mammal diversity and conservation in a small isolated forest in Thailand. *Raffles B. Zool.* **58**: 145–156.
- Konecny, M. 1989. Movement patterns and food habits of four sympatric carnivore species in Belize, Central América. In *Advances in Neotrop. Mammal.* (K. H. Redford y J. F. Eisenberg, ed.). The Sanshill Crane Press, Inc., Gainesville, 243-264.
- Krebs, J. R. y Davies, N. B. 1989. *An Introduction to Behavioral Ecology.* (4ta ed). Oxford, Reino Unido. Oxford: Blackwell Scientific Publications
- Laidlaw, R. y Shaharuddin, W. N. W. 1998. Activity patterns of the Indochinese Tiger (*Panthera tigris corbetti*) and prey species in Peninsular Malaysia. *Journal of Wildlife & Parks (Malaysia).* **16**: 85–96.
- Linares, O. 1998. *Mamíferos de Venezuela.* (1ra ed). Caracas, Venezuela: Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela.
- Linkie, M. y Ridout, M. S. 2011. Assessing tiger-prey interactions in Sumatran rainforest. *J. zool.* **284**: 224–229. print issn 0952-8369.
- Linnaeus, C. 1771 :522. Type locality restricted to Cayenne, French Guiana, by Goldman (Young and Goldman, 1946).
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, oedines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis.* Tenth ed. Salvii, Uppsala, **1**: 1-824.

- Lucherini, M., Reppucci, J., Walker, R. S., Villalba, M. L., Wurstten, A., Gallardo, G., Iriarte, A. y Colaboradores. 2009. Activity patterns segregation of carnivores in the high Andes. *J. Mammal.* **90(6)**: 1404-1409.
- Lynam, A., Jenks, K., Tantipisanuh, N., Chutipong, W., Ngoprasert, D., Gale, G. y Colaboradores. 2013. Terrestrial activity patterns of wild cats from camera-trapping. *Raffles B. Zool.* **61(1)**: 407-415.
- Mardia, K. V. y Jupp, P. E. 2000. Directional Statistics. Wiley, Chichester.
- Meredith, M. y Ridout, M. 2018. Estimates of Coefficient of Overlapping for Animal Activity Patterns. Package. Version 0.3.2. CRAN
- Mondolfi, E. y Hoogesteijn, R. 1986. Notes on the biology and status of the Jaguar in Venezuela. in Cats of the world: biology, conservation and management Washington D.C. E.E.U.U. (S. D. Miller y D. D. Everett, eds) Nat. Wildlife. 85-123.
- Hoogesteijn, R., Hoogesteijn, A. y Mondolfi, E. 1993. Jaguar predation and conservation: Cattle mortality caused by felines on three ranches in the Venezuelan Llanos. *Symposium of the Zoology Society London.* **65**: 391-407.
- Monroy-Vilchis, O., Rodríguez-Soto, C., Zarco-González, M. y Urios, V. 2009. Cougar and jaguar habitat use and activity patterns in central Mexico. *Anim. Biol.* **59**: 145-157.
- Ngoprasert, D., Lynam, A., Sukmasuang, R., Tantipisanuh, N., Chutipong, W., Steinmetz, R., Jenks, G. K. E. y Colaboradores. 2012. Occurrence of three felids across a network of protected areas in Thailand: Prey, intraguild, and habitat associations. *Biotropica*. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2012.00878.x.
- Paradiso, J. 1972. Status report on cats (Felidae) of the world, 1971. *Spec. Sci. Rept. U.S. Fish Wildl. Serv.* **157**: 1-43.
- Paviolo, A., Di Blanco, Y., De Angelo, C. y Di Bitetti, M. 2009. Protection affects the abundance and activity patterns of puma in the Atlantic forest. *J. Mammal.* **90(4)**: 926-934.

- Polisar, J., Maxit, I., Scognamillo, D., Farrell, L., Sunquist, M. y Eisenberg, J. 2003. Jaguars, Pumas, their prey base, and Cattle ranching: ecological interpretations of a management problem. *Biol. Conserv.* **109**: 297–310.
- Rabinowitz, A. 1989. The density and behavior of large cats in a dry tropical forest mosaic in Huai Kha Khaeng Wildlife Sanctuary, Thailand. *Natural History Bulletin of the Siam Society.* **37**: 235–251.
- Rajaratnam, R., Sunquist, M., Rajaratnam L. y Laurentius, A. 2007. Diet and habitat selection of the leopard cat (*Prionailurus bengalensis borneoensis*) in an agricultural landscape in Sabah, Malaysian Borneo. *J. Trop. Ecol.* **23**: 209–217.
- Ridout, M. S. y Linkie, M. 2009. Estimating Overlap of Daily Activity Patterns From Camera Trap Data. *J. Agr Biol. Envir St.* **14(3)**: 322–337.
- Roulin, A. 2002. Short- and long-term fitness correlates of rearing conditions in Barn Owls (*Tyto alba*). *Ardea.* **90(2)**: 259-267.
- Rovero, F., Tobler, M. y Sanderson, J. 2010. Camera trapping for inventorying terrestrial vertebrates. In: Eyman y col. Manual of field recording technics and protocols for all taxa biodiversity inventories and monitoring. *Abc taxa.* **8(1)**: 100-128.
- Rowcliffe, J. M. Kays, R., Kranstauber, B., Carbone, y Jansen, P. 2014. Quantifying levels of animal activity using camera trap data. *Methods in Ecology and Evolution.* **5**: 1170–1179.
- Rowcliffe, M. 2016. Animal Activity Statistics. Package. Version 1.1. CRAN.
- Sanchez, J. y Lew, D. 2010. Lista actualizada y comentada de los mamíferos de Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales.* 2012 (“2010”), **173-174**: 173-238
- Schaller, G. y Vasconcelos, J. 1978. Jaguar predation on Capibara. *Z. SaugetierKD.* **43**: 296-301.
- Schaller, G. B. y Crawshaw. P. G. 1980. Movement patterns of Jaguars. *Biotropica.* **12**: 161-168.
- Schlexer, F. V. 2008. Attracting animals to detection devices. In: Long RA, Mackay P, Zielinski WJ, Ray JC (eds) Noninvasive survey methods for carnivores. Washington, E.E. U.U. Island Press. 263–292.

- Schmid, F. y Schmidt, A. 2006. Nonparametric Estimation of the Coefficient of Overlapping—Theory and Empirical Application. *Comput. Stat. Data An.* **50**: 1583–1596.
- Schmidt, K. y Kowalczyk, R. 2006. Using scent-marking stations to collect hair samples to monitor Eurasian Lynx populations. *Wildlife Soc. B.* **34**: 462–466.
- Scognamillo, D., Maxit, I., Sunquist, M. y Farrell, L. 2002. Ecología del jaguar y el problema de la depredación de ganado en un hato de los Llanos Venezolanos. In: Medellín, R. A., Equihua, C. A., Chetkiewicz, C. L., Crawshaw, P., Rabinowitz, A., Redford, K. H., Robinson, J. G., Sanderson, E. W. y Taber, A. (eds) El jaguar en el nuevo milenio, Fondo de cultura económica FCE-Universidad nacional autónoma de México UNAM- México. *Wildlife Conservation Society.* 139–150.
- Scognamillo, D., Maxit, I., Sunquist, M. y Polisar, J. 2003. Coexistence of Jaguar (*Panthera onca*) and Puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan Llanos. *J. Zool. Lond.* **259**: 269–279
- Seymour, K. 1989. *Panthera onca*. *Mammalian Species.* **340**: 1-9.
- Shiras, G. 1906. “Photographing Wild Game with Flashlight and Camera”, *Natl. Geogr.* **17(7)**.
- Sunquist, M. y Sunquist, F. 1989. Ecological constraints on predation by large felids. *Carnivore behavior, ecology and evolution.* **1**: 283-301.
- Taber, A. B., Novaro, A. J., Neris, N. y Colman, F. H. 1997. The food habits of sympatric Jaguar and Puma in the Paraguayan Chaco. *Biotropica.* **29**: 204-213.
- Thornback, J. y Jenkins, M. 1982. UICN mammals red data book. Part I. Internat. Union Cons. Nature, Gland, Switzerland. 516.
- VanderWaal, K., Mosser, A. y Packer, C. 2009. Optimal group size, dispersal decisions and post-dispersal relationships in female African Lions. *Anim. Behav.* **77**: 949–954.
- Werner, E. E. y Hall, D. J. 1974. Optimal Foraging and the Size Selection of Prey by the Bluegill Sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology.* **55 (5)**: 1042. DOI:10.2307/1940354

Apéndices

Tabla primera. Patrón de actividad diaria y nivel de actividad diaria absoluta de especies de felinos silvestres y sus presas potenciales en Hato Piñero. Se presenta el porcentaje de registros diurnos y nocturnos, el estadístico (X^2), los grados de libertad (df) y el nivel de significancia (p) de las pruebas X^2 de bondad de ajuste. El nivel de actividad se estimó como el número de horas que una especie estuvo activa (h).

Especie	N registros	% registros diurnos	% registros nocturnos	X^2	df	P	Nivel de actividad
<i>L. pardalis</i>	1750	8,342	91,657	1231,115	11	$p < 0,001$	11,945
<i>P. onca</i>	1344	30,877	69,122	326,66	11	$p < 0,001$	12,162
<i>P. yagouaroundi</i>	8	100	0	19	11	$0,05 < p < 0,1$	5,333
<i>P. concolor</i>	170	31,764	68,235	63,223	11	$p < 0,001$	12,142
<i>P. tajacu</i>	33	69,696	30,303	56,09	11	$p < 0,001$	6
<i>M. tridactyla</i>	160	21,25	78,75	68,45	11	$p < 0,001$	11,851
<i>H. hydrochaeris</i>	1200	81,583	18,416	847,9	11	$p < 0,001$	7,667
<i>C. crocodylus</i>	21	95,238	4,761	35,571	11	$p < 0,001$	7
<i>T. pecari</i>	443	59,142	40,857	689,144	11	$p < 0,001$	6,239
<i>O. lasiotis</i>	3052	78,866	21,133	1487,239	11	$p < 0,001$	9,845
<i>C. paca</i>	27	0	100	44,555	11	$p < 0,001$	6,75
<i>D. novemcinctus</i>	75	1,333	98,666	88,68	11	$p < 0,001$	9,375
<i>D. leporina</i>	230	96,521	3,478	415,913	11	$p < 0,001$	5,542
<i>D. marsupialis</i>	47	2,127	97,872	74,276	11	$p < 0,001$	7,23
<i>S. floridanus</i>	613	2,773	97,226	697,975	11	$p < 0,001$	7,211
<i>P. cancrivorus</i>	10	0	100	23,6	11	$0,01 < p < 0,02$	5
<i>T. lineatum</i>	93	96,774	3,225	97,58	11	$p < 0,001$	9,3
Anátidos	80	98,75	1,25	163,6	11	$p < 0,001$	5,517
<i>I. iguana</i>	277	99,638	0,361	463,404	11	$p < 0,001$	7,486
<i>T. teguixin</i>	108	100	0	282,222	11	$p < 0,001$	5,023

Tabla segunda. Comparación de niveles de actividad diaria absoluta entre felinos silvestres y sus presas potenciales. Se presenta la diferencia entre niveles de actividad, su error estándar (SE), el estadístico de Wald (W) que evaluó la diferencia entre dos niveles de actividad, el valor de significancia (p) y la probabilidad que la similitud de niveles de actividad no se deba al azar (p nulo).

Especies	Comparación de niveles de actividad				
	Diferencia	SE	W	P	p nulo
<i>P. onca vs P. concolor</i>	0,007	0,058	0,018	0,891	0,7
<i>P. onca vs L. pardalis</i>	-0,074	0,034	4,628	0,031	0
<i>P. onca vs P. yagouaroundi</i>	0,129	0,075	2,911	0,087	0
<i>P. concolor vs L. pardalis</i>	-0,066	0,05	1,727	0,188	0
<i>P. concolor vs P. yagouaroundi</i>	0,121	0,084	2,07	0,15	0
<i>L. pardalis vs P. yagouaroundi</i>	0,054	0,07	0,611	0,434	0
<i>P. onca vs P. tajacu</i>	0,218	0,074	8,626	0,003	0
<i>P. onca vs H. hydrochaeris</i>	0,211	0,037	32,459	1,22E-08	0
<i>P. onca vs C. crocodylus</i>	0,295	0,052	31,817	1,69E-08	0
<i>P. onca vs M. tridactyla</i>	-0,022	0,071	0,098	0,753	0
<i>P. concolor vs T. pecari</i>	0,297	0,051	33,3	7,89E-09	0
<i>P. concolor vs O. lasiotis</i>	0,15	0,051	8,637	0,003	0
<i>P. concolor vs D. novemcinctus</i>	0,159	0,065	6,018	0,014	0
<i>P. concolor vs C. paca</i>	0,234	0,066	12,643	3,00E-04	0

<i>L. pardalis</i> vs <i>D. leporina</i>	0,25	0,018	190,709	0	0
<i>L. pardalis</i> vs <i>D. marsupialis</i>	0,285	0,023	80,971	0	0
<i>L. pardalis</i> vs <i>S. floridanus</i>	0,862	0,032	13,642	2,00E-04	0
<i>L. pardalis</i> vs <i>P. cacrivorus</i>	0,116	0,034	11,486	7,00E-04	0,8
<i>P. yagouaroundi</i> vs <i>T. lineatum</i>	0,019	0,077	0,06	0,806	1
<i>P. yagouaroundi</i> vs <i>Anatidos</i>	0,182	0,082	4,904	0,026	0
<i>P. yagouaroundi</i> vs <i>I. iguana</i>	0,112	0,07	2,523	0,112	0
<i>P. yagouaroundi</i> vs <i>T. teguixin</i>	0,182	0,072	6,386	0,011	0

Tabla tercera. Patrón de actividad diaria y nivel de actividad diaria absoluta de sexos y estados reproductivos de *P. onca* en Hato Piñero. Se presenta el porcentaje de registros diurnos y nocturnos, el estadístico (X^2), los grados de libertad (df) y el nivel de significancia (p) de las pruebas X^2 de bondad de ajuste. El nivel de actividad se estimó como el número de horas que una especie estuvo activa (h).

Sexo/Estado reproductivo	N registros	% registros diurnos	% registros nocturnos	X^2	df	P	Nivel de actividad
Macho	794	25,314	74,685	332,972	11	p<0,001	10,802
Hembra reproductiva	256	44,921	55,078	27,406	11	0,002<p<0,005	15,058
Hembra no reproductiva	195	41,538	58,461	84,815	11	p<0,001	11,142
Cachorro	119	52,941	47,058	30,546	11	0,002<p<0,005	10,818

Tabla cuarta. Comparación de niveles de actividad entre *P. onca* de distintos sexo y estado reproductivo. Se presenta la diferencia entre niveles de actividad, su error estándar (SE), el estadístico de Wald (W) que evaluó la diferencia entre dos niveles de actividad, el valor de significancia (p) y la probabilidad que la similitud de niveles de actividad no se deba al azar (p nulo).

Sexo/Estado reproductivo	Comparación de niveles de actividad				
	Diferencia	SE	W	p estimado	p nulo
macho vs hembra reproductiva	-0,174	0,063	7,629	0,005	0
macho vs hembra no reproductiva	0,009	0,05	0,035	0,851	0
macho vs cachorro	-0,133	0,092	2,109	0,146	0
hembra reproductiva vs hembra no reproductiva	0,183	0,055	11,047	8,00E-04	0
hembra reproductiva vs cachorro	0,04	0,094	0,18	0,67	0,6
hembra no reproductiva vs cachorro	-0,143	0,087	2,713	0,099	0

Tabla quinta. Prueba X^2 de bondad de ajuste pareada entre patrones de actividad de especies de felinos silvestres. Se presenta el estadístico (X^2), los grados de libertad (df) y el nivel de significancia (p) de las pruebas X^2 de bondad de ajuste.

Especies		<i>L. pardalis</i>	<i>P. onca</i>	<i>P. yagouaroundi</i>	<i>P. concolor</i>
<i>L. pardalis</i>	X2	0			
	df	11			
	p	1			
<i>P. onca</i>	X2	30,073	0		
	df	11	11		
	p	0,001<p<0,002	1		
<i>P. yagouaroundi</i>	X2	1853,603	656,55	0	
	df	11	11	11	
	p	p<0,001	p<0,001	1	
<i>P. concolor</i>	X2	35,24	31,123	593,154	0
	df	11	11	11	11

p	p<0,001	0,001<p<0,002	p<0,001	1
---	---------	---------------	---------	---

Tabla sexta. Prueba X^2 de bondad de ajuste pareada entre patrones de actividad de sexos y estados reproductivos de *P. onca*. Se presenta el estadístico (X^2), los grados de libertad (df) y el nivel de significancia (p) de las pruebas X^2 de bondad de ajuste.

Sexo/Estado reproductivo		Macho	Hembra reproductiva	Hembra no reproductiva	Cachorro
Macho	X^2	0			
	df	11			
	p	1			
Hembra reproductiva	X^2	23,486	0		
	df	11	11		
	p	0,01<p<0,02	1		
Hembra no reproductiva	X^2	19,266	18,398	0	
	df	11	11	11	
	p	0,05<p<0,1	0,05<p<0,1	1	
Cachorro	X^2	49,006	21,668	44,693	0
	df	11	11	11	11
	p	p<0,001	0,025<p<0,05	p<0,001	1

Tabla séptima. Estimación de coeficiente de superposición (Δ) de patrones de actividad entre felinos silvestres y sus presas potenciales. Se presenta coeficiente de superposición (Δ), media calculada por 999 bootstrap, intervalos de 95% confianza (CI)

		<i>L. pardalis</i>	<i>P. onca</i>	<i>P. yaguaroundi</i>	<i>P. concolor</i>
<i>L. pardalis</i>	Δ	1			
	Media	1			
	CI	1			
<i>P. onca</i>	Δ	0,860	1		
	Media	0,844	1		
	CI	0,830-0,884	1		
<i>P. yaguaroundi</i>	Δ	0,205	0,388	1	
	Media	0,336	0,467	1	
	CI	0,147-0,546	0,262-0,672	1	
<i>P. concolor</i>	Δ	0,812	0,955	0,419	1
	Media	0,816	0,919	0,502	1
	CI	0,764-0,873	0,881-0,943	0,297-0,683	1
<i>P. tajacu</i>	Δ	0,537	0,714	0,677	0,758
	Media	0,629	0,762	0,659	0,798
	CI	0,492-0,763	0,641-0,869	0,402-0,882	0,646-0,909
<i>M. tridactyla</i>	Δ	0,866	0,927	0,322	0,929
	Media	0,843	0,889	0,446	0,909
	CI	0,793-0,875	0,831-0,923	0,240-0,641	0,825-0,969
<i>H. hidrochaeris</i>	Δ	0,363	0,546	0,811	0,582
	Media	0,438	0,582	0,796	0,613
	CI	0,426-0,479	0,562-0,619	0,511-0,929	0,556-0,683
<i>C. crocodylus</i>	Δ	0,226	0,418	0,838	0,442
	Media	0,369	0,515	0,755	0,559
	CI	0,216-0,525	0,356-0,685	0,511-0,929	0,386-0,718
<i>T. pecari</i>	Δ	0,387	0,475	0,550	0,446

	Media	0,460	0,598	0,564	0,535
	CI	0,436-0,495	0,574-0,645	0,365-0,782	0,524-0,663
<i>O. lasiotis</i>	Δ	0,398	0,603	0,716	0,627
	Media	0,473	0,631	0,709	0,655
	CI	0,462-0,508	0,614-0,667	0,485-0,893	0,597-0,717
<i>C. paca</i>	Δ	0,811	0,777	0,148	0,728
	Media	0,699	0,720	0,339	0,723
	CI	0,592-0,777	0,580-0,810	0,099-0,533	0,544-0,845
<i>D. novemcinctus</i>	Δ	0,863	0,822	0,180	0,833
	Media	0,794	0,776	0,389	0,817
	CI	0,713-0,824	0,681-0,847	0,210-0,545	0,724-0,888
<i>D. leporina</i>	Δ	0,240	0,443	0,703	0,470
	Media	0,364	0,515	0,745	0,538
	CI	0,327-0,400	0,469-0,548	0,492-0,892	0,467-0,600
<i>T. lineatum</i>	Δ	0,219	0,411	0,950	0,442
	Media	0,317	0,462	0,819	0,494
	CI	0,266-0,382	0,399-0,530	0,550-0,943	0,427-0,581
<i>I. iguana</i>	Δ	0,083	0,222	0,750	0,221
	Media	0,164	0,292	0,676	0,322
	CI	0,150-0,191	0,259-0,328	0,412-0,894	0,267-0,379
<i>P. cancrivorus</i>	Δ	0,774	0,814	0,201	0,820
	Media	0,675	0,679	0,412	0,735
	CI	0,487-0,757	0,507-0,806	0,182-0,692	0,541-0,884
<i>D. marsupialis</i>	Δ	0,426	0,605	0,721	0,643
	Media	0,535	0,672	0,737	0,702
	CI	0,483-0,592	0,602-0,730	0,454-0,891	0,615-0,785
Anátidos	Δ	0,153	0,339	0,799	0,370
	Media	0,292	0,436	0,791	0,471
	CI	0,221-0,354	0,360-0,507	0,561-0,920	0,378-0,545
<i>S. floridanus</i>	Δ	0,902	0,800	0,234	0,823
	Media	0,903	0,811	0,375	0,822
	CI	0,862-0,943	0,783-0,864	0,162-0,589	0,780-0,885
<i>T. teguixin</i>	Δ	0,070	0,188	0,687	0,184
	Media	0,138	0,254	0,652	0,282
	CI	0,106-0,167	0,203-0,294	0,378-0,847	0,206-0,336

Tabla octava. Estimación de coeficiente de superposición (Δ) de patrones de actividad entre *P. onca* de distinto sexo y estado reproductivo. Se presenta coeficiente de superposición (Δ), media calculada por 999 bootstrap, intervalos de 95% confianza (CI)

Sexo/Estado reproductivo	Δ	Estimado	Intervalos de	
		por Bootstrap	por Inferior	por Superior
macho vs hembra reproductiva	0,805	0,8	0,768	0,873
macho vs hembra no reproductiva	0,831	0,828	0,756	0,885
macho vs cachorro	0,755	0,752	0,748	0,893
hembra reproductiva vs hembra no reproductiva	0,869	0,867	0,756	0,886
hembra reproductiva vs cachorro	0,898	0,871	0,753	0,888

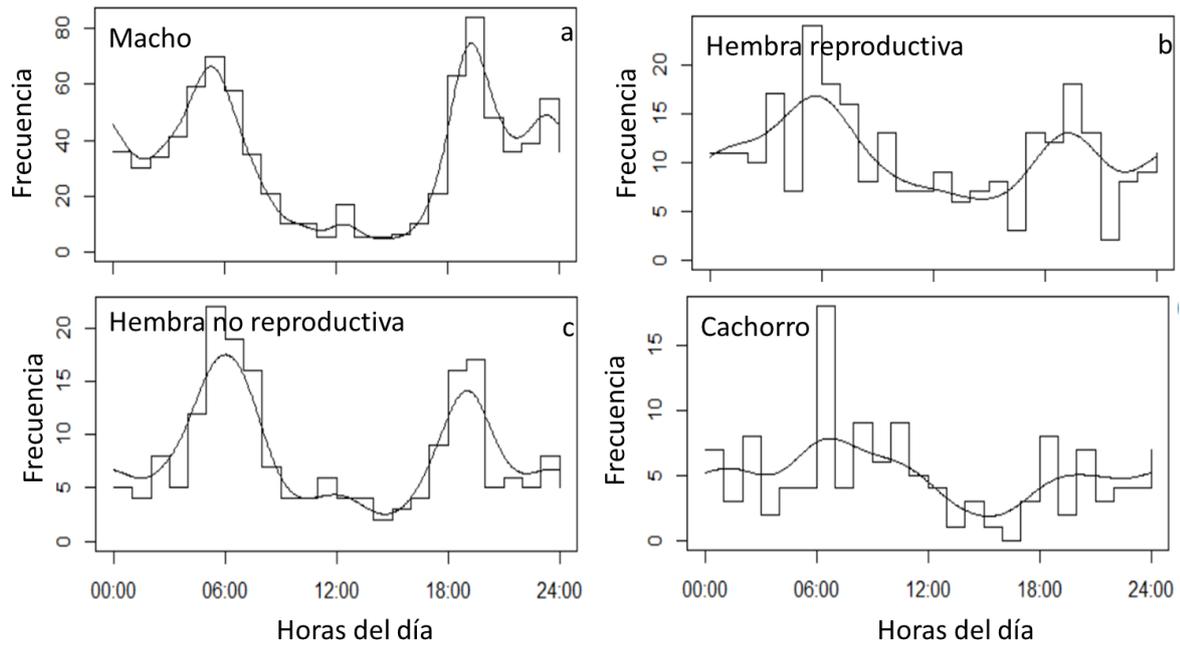


Figura 11. Nivel de actividad diaria absoluta de *P. onca* de distintos sexos y estados reproductivos. Se presenta la frecuencia de registros, en barras de frecuencia y la distribución de frecuencia de registro ajustada a funciones de probabilidad de densidad de von mises Kernel, en línea continua suavizada, en función de las horas del día. Los ciclos diarios se dividieron en intervalos de dos horas.

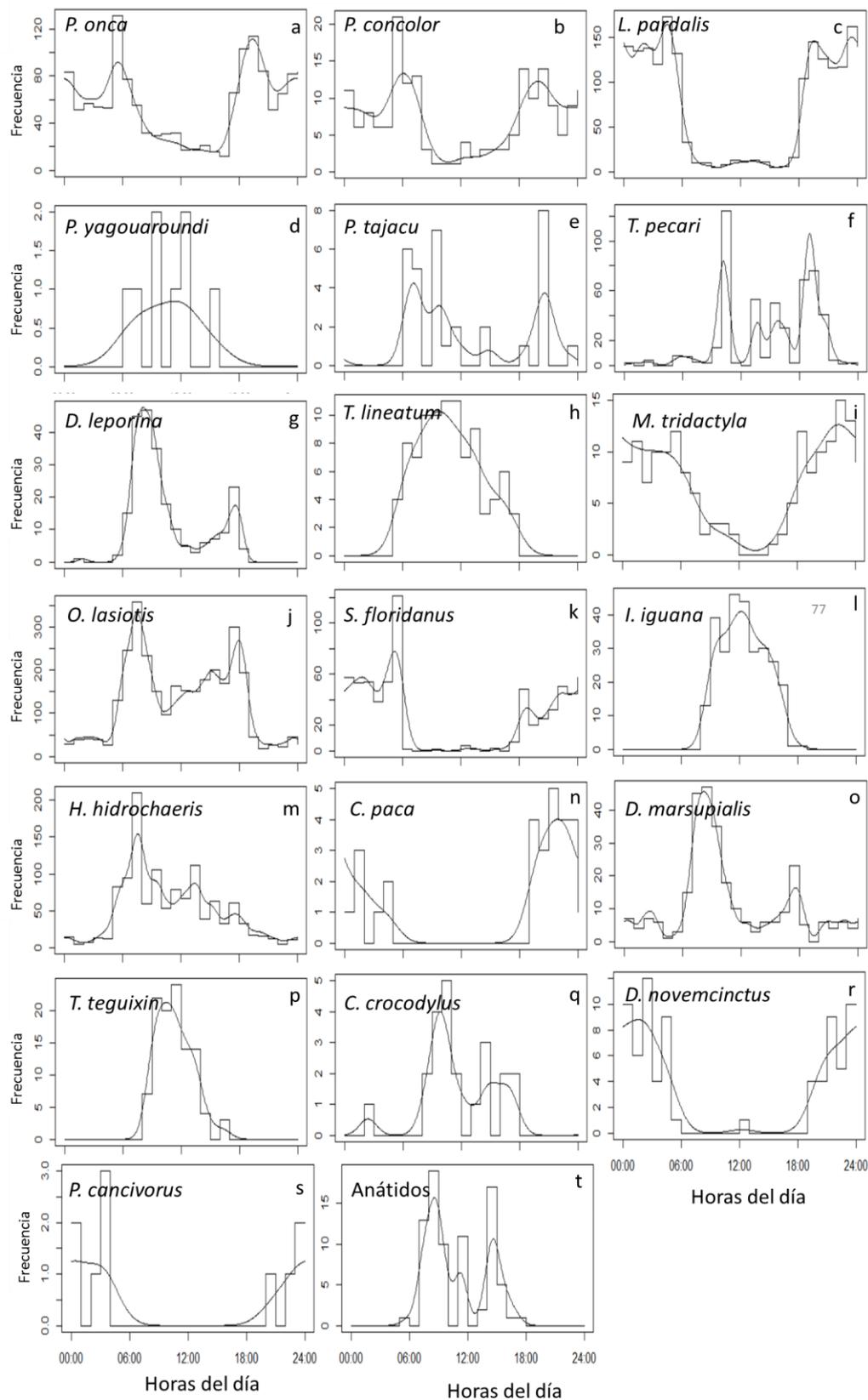


Figura 12. Nivel de actividad diaria absoluta de especies de felinos silvestres y sus presas potenciales. Se presenta la frecuencia de registros, en barras de frecuencia y la distribución de frecuencia de registro ajustada a funciones de probabilidad de densidad de von mises Kernel, en línea continua suavizada, en función de las horas del día. Los ciclos diarios se dividieron en intervalos de dos horas.



Acta de presentación de Trabajo Especial de Grado

El presente Trabajo Especial de Grado titulado “PATRONES DE ACTIVIDAD DE UN ENSAMBLE DE FELINOS SILVESTRES EN LOS LLANOS VENEZOLANOS” fue defendido públicamente por el Br. Ilad Vivas, como requisito parcial para optar al título de Licenciado en Biología, el 19 de Junio de dos mil diecinueve y aprobado por el siguiente jurado:

Włodzimierz Jedrzejewski
(Tutor principal)

Luis Gonzalo Morales
(Asesor académico)

Astolfo Mata- Betancourt
(Jurado principal)

Cristina Sainz-Borgo
(Jurado principal)

