

UNIVERSIDAD DE SAN CARLOS DE GUATEMALA
FACULTAD DE CIENCIAS QUÍMICAS Y FARMACIA
CENTRO DE ESTUDIOS CONSERVACIONISTAS y
ESCUELA DE BIOLOGÍA

**“Estimación de la ocupación del jaguar, *Panthera onca* (Linnaeus, 1758), en
zonas núcleo de la Reserva de la Biosfera Maya”**

INFORME FINAL DE INVESTIGACIÓN

EVALUACIÓN TERMINAL DE LA CARRERA DE BIOLOGÍA

Carlos Alberto Gaitán Santos

Biólogo

Guatemala, mayo de 2020

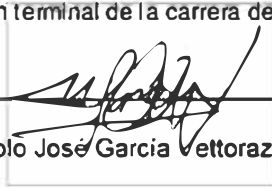


Fotografía de contraportada: “Leonel”, individuo macho adulto de jaguar *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) del Parque Nacional Yaxhá Nakum Naranjo, Reserva de la Biosfera Maya. Créditos y autoría: Centro de Estudios Conservacionistas, Universidad de San Carlos de Guatemala, 25 de junio de 2018.



Carlos Alberto Gaitán Santos

Evaluación terminal de la carrera de Biología



Manolo José García Vettorazzi

Asesor Institucional

Centro de Estudios Conservacionistas



Sergio Guillermo Pérez Consuegra

Revisor

Escuela de Biología



Sergio Alejandro Melgar Valladares

Director



Pablo Ernesto Oliva Soto

Decano

1. ÍNDICE

1. ÍNDICE	I
2. RESUMEN	1
3. INTRODUCCIÓN.....	3
4. ANTECEDENTES.....	6
4.1 Jaguar <i>Panthera onca</i> , (Linnaeus, 1758).....	6
4.1.1 Clasificación taxonómica.....	6
4.1.2 Acerca de la especie	6
4.1.3 Distribución.....	7
4.1.4 Estado de conservación	9
4.1.5 Ecología	10
4.1.6 Estudios en Guatemala	11
4.2 Fototrampeo	12
4.3 Modelos de ocupación	13
4.3.1 Modelos de ocupación para una especie en una temporada	14
4.3.2 Modelos de ocupación con jaguares.....	15
4.4 Descripción del área de estudio.....	17
4.4.1 Características físicas y ambientales	17
4.4.1.1 Geología.....	17
4.4.1.2 Clima	17
4.4.1.3 Hidrología	18
4.4.2 Características biológicas	18
4.4.2.1 Flora	18
4.4.2.2 Fauna	19

5. JUSTIFICACIÓN.....	21
6. OBJETIVOS.....	23
6.1 General.....	23
6.2 Específicos	23
7. HIPÓTESIS.....	24
8. MATERIALES Y MÉTODOS	25
8.1 Universo del estudio	25
8.1.1 Población	25
8.1.2 Muestra	25
8.2 Materiales	26
8.3 Métodos.....	26
8.3.1 Diseño del muestreo	26
8.3.1.1 Registros de presencia/ausencia de jaguares	26
8.3.1.2 Análisis de datos.....	29
8.3.1.3 Análisis de Información Geográfica (AIG).....	32
8.3.1.4 Modelos de ocupación	36
8.4 Recursos.....	37
8.4.1 Recursos humanos	37
8.4.2 Recursos institucionales.....	37
9. RESULTADOS	38
9.1 Registro de presencia/ausencia de jaguares	38
9.2 Análisis de Información Geográfica (AIG).....	39
9.3 Modelos de ocupación	44
10. DISCUSIÓN.....	49
10.1 Registro de presencia/ausencia de jaguares	49

10.2	Análisis de Información Geográfica (AIG).....	49
10.3	Modelos de ocupación.....	50
11.	CONCLUSIONES.....	61
12.	RECOMENDACIONES.....	62
13.	REFERENCIAS.....	64
14.	ANEXOS.....	86

2. RESUMEN

La Selva Maya es el complejo más grande de áreas protegidas de Mesoamérica, y la Reserva de la Biosfera Maya (RBM) en Guatemala, es el área protegida central y más extensa. Es un área de prioridad para la conservación de la diversidad biológica a escala nacional y regional. La RBM administrativamente se divide en tres categorías de zonas: Zonas Núcleo (ZZNN) (parques nacionales y biotopos protegidos); Zona de Usos Múltiples (ZUM) (zonas extractivas como concesiones forestales) y la Zona de Amortiguamiento (ZAM). Para el manejo y planificación de la RBM se identifican elementos de conservación a nivel de sistemas ecológicos y a nivel de especies. Dentro de los principales elementos de conservación de la RBM a nivel de especies está el jaguar, *Panthera onca* (Linnaeus, 1758), especie en estado de alta vulnerabilidad en la RBM debido a factores antropogénicos.

Los jaguares necesitan extensas áreas protegidas para su conservación y viabilidad de sus poblaciones. Por esto, es importante contar con información de cómo la especie hace uso y ocupación de las áreas en las que se distribuye. El modelaje o estimación de la ocupación, que se basa en la probabilidad de detectar a una o varias especies en un área determinada a partir de registros de presencia y ausencia, es una de las herramientas para estudiar cómo el jaguar hace uso y ocupación de las áreas. En el presente estudio se estimó la probabilidad de ocupación y la probabilidad de detección del jaguar en zonas núcleo del norte y del sur de la RBM empleando modelos de ocupación a partir de 29 covariables (individuales y pareadas) de respuesta seleccionadas *a priori* y categorizadas en covariables de muestreo, del hábitat, ecológicas y del equipo de muestreo.

El jaguar presentó una ocupación observada de 0.59, una probabilidad de ocupación de 0.59 (desviación estándar: 0.07, intervalo de confianza del 95%: 0.47 – 0.74) y una probabilidad de detección de 0.33 (desviación estándar: 0.03; intervalo de confianza del 95%: 0.28 – 0.39). Con respecto a los modelos de ocupación empleando covariables y pares de covariables, el mejor modelo incluye la covariable Distancia a caminos (Dcam)

y la covariable Eventos de *Meleagris ocellata* (pavo ocelado; Epav) $\psi(Dcam+Epav)$, $\rho(\cdot)$ ”, lo cual sugiere que la ocupación del jaguar en ZZNN de la RBM está correlacionada de forma negativa con la distancia a los caminos y positivamente a una mayor actividad (eventos independientes) de *M. ocellata*.

Entre otros modelos generados, las especies de importancia ecológica para el jaguar como covariables de respuesta a la probabilidad de ocupación en ZZNN de la RBM son *M. ocellata*, *Dasyprocta punctata* (cotuza), *Dasypus novemcinctus* (armadillo de nueve bandas), *Mazama temama* (cabrito colorado), *Odocoileus virginianus* (venado de cola blanca), *Pecari tajacu* (pecarí de collar o coche de monte), *Crax rubra* (faisán o pajuil) y *Puma concolor* (puma o león americano).

La estimación de la ocupación de jaguares en ZZNN de la RBM es explicada tanto por covariables del muestreo (distancias a caminos, agua, fuego, etc.) como por covariables ecológicas (frecuencia de eventos de especies presas y tipos de bosque). A pesar de que las dos covariables que más explican esta ocupación para jaguares corresponden a una menor distancia de los caminos y a una mayor actividad de *M. ocellata*, la distancia a cuerpos de agua y el tipo de bosque, así como la actividad de otras especies son también factores ecológicos que deben ser analizados con más detalle en estudios posteriores, siendo el bosque alto donde mayor ocurrencia de *M. ocellata* y jaguares se registró.

Las ZZNN del norte de la RBM mostraron altos valores de registros independientes de presencia, ocupación observada y estimada de jaguares en comparación con las ZZNN del sur de la RBM. Esto pudiera sugerir un alta y una baja integridad ecológica en el norte y en el sur de la RBM, respectivamente. Esto, con base a los valores de las covariables de muestreo, de modo que las ZZNN del sur presentan menores distancias a factores antropogénicos como núcleos urbanos, incendios forestales y deforestación.

En este sentido, es necesario incrementar los esfuerzos de control y vigilancia en las ZZNN del sur de la RBM, así como continuar con estudios de la ocupación del jaguar y demás elementos de conservación de la RBM, de modo que se puedan implementar acciones para una mejor gestión y administración.

3. INTRODUCCIÓN

La Reserva de la Biosfera Maya (RMB) forma parte esencial del complejo de reservas y áreas protegidas más extenso de Mesoamérica. Es uno de los sitios más importantes para la conservación de la diversidad biológica del país y la región, ya que funciona como un reservorio de especies. Junto con áreas vecinas de México, Belice y otras del sur de Petén en Guatemala conforman la denominada Selva Maya (SM), que en conjunto abarcan un área equivalente a más de 4 millones de hectáreas de remanentes boscosos (Radachowsky et al., 2012; Wildlife Conservation Society [WCS], 2013).

La RBM administrativamente se divide en tres categorías de zonas, cada una con un manejo distinto como lo dicta el decreto legislativo 5-90 según la Constitución Política de la República de Guatemala: Zonas Núcleo (ZZNN) (parques nacionales y biotopos protegidos), destinadas exclusivamente para investigación científica y turismo de bajo impacto, resultando en áreas con mínimo impacto humano; Zona de Usos Múltiples (ZUM) (zonas extractivas como concesiones forestales) con moderado o reducido impacto humano, a consecuencia del manejo que permite únicamente actividades sostenibles y prácticas de bajo impacto en el uso del suelo y, la Zona de Amortiguamiento (ZAM) con fines de disminuir los impactos antropogénicos que puedan resultar perjudiciales en las ZZNN de la RBM (Congreso de la República de Guatemala, 1990; Consejo Nacional de Áreas Protegidas [CONAP], 2015a). Además, la ZAM debiese permitir el buen aprovechamiento de los recursos naturales por las comunidades residentes para evitar la migración de las mismas a las ZZNN y ZUM (CONAP, 2015).

Tanto para el manejo y planificación de la RBM se identifican distintos elementos naturales de conservación, tanto a nivel de sistemas ecológicos como a nivel de especies. Ambos son empleados como elementos focales en los que se orientan y evalúan estrategias de manejo de toda la RBM según se establece en el plan maestro (Conap, 2015a, b). Dentro de los principales elementos de conservación de la RBM a nivel de especies está el jaguar, *Panthera onca* (Linnaeus, 1758), especie en estado de alta vulnerabilidad en la RBM debido a causas antropogénicas como la pérdida de hábitat, ganadería, incendios forestales y, principalmente por cacería derivada de

conflictos ganaderos y avance de la frontera agrícola (Estrada, 2006; Moreira-Ramírez et al., 2009a, b; García-Anleu et al., 2015; García-Anleu et al., 2017).

Los jaguares son depredadores tope en los ecosistemas que habitan, es decir, tienen una importancia vital en la dinámica que poseen los ensamblajes dentro de los ambientes en los que están presentes (Seymour, 1989; Currier, 1983). Juegan un papel fundamental en la regulación *top-down* de las cadenas tróficas, en donde se entiende que los depredadores tope regulan la abundancia de los consumidores secundarios y primarios, y estos a su vez, regulan la abundancia de los productores, con lo que se modifica al ensamblaje de especies completo (Estes et al., 2011). Asimismo, se caracterizan por tener bajas densidades poblacionales, rangos de hogar grandes y naturaleza elusiva, aspectos que hacen al jaguar una especie de difícil estudio (Seymour, 1989; Sunquist & Sunquist, 2002). Además, el jaguar al igual que la mayoría de grandes carnívoros, necesita de extensas áreas conservadas y protegidas para su conservación y para mantener la salud y viabilidad de sus poblaciones. Por esto, es importante contar con información de cómo la especie hace uso y su ocupación de las áreas en las que se distribuye (Rabinowitz, 1986; Terborgh, 1988; Cardillo et al., 2005).

Una de las herramientas en ecología para conocer dicho aspecto en especies elusivas como el jaguar es el modelaje de ocupación o de ocurrencia, que se basa en la probabilidad de detectar a una o varias especies en un área determinada a partir de registros de presencia/ausencia de la/s especie/s (MacKenzie et al., 2003; Rossman et al., 2016). En Guatemala, tanto en la RBM como en otras áreas de la Selva Maya son escasos los estudios con modelaje de ocupación para jaguares, como los de Conde et al. (2010), Petracca, Ramírez-Bravo & Hernández-Satín (2013) y Tobler et al. (2018). Dicha herramienta ha sido utilizada para estimar la probabilidad de ocupación del jaguar en distintos ecosistemas de Latinoamérica con el objetivo de analizar la influencia de covariables (seleccionadas a priori) que influyan en la distribución de la especie, identificación de corredores biológicos y planes de manejo y conservación de la especie (Sollman, 2010; Zeller et al., 2011; Arroyo-Arce, Guilder & Salom-Pérez, 2014). El objetivo de este estudio fue estimar la probabilidad de ocupación y la probabilidad de detección del jaguar en ZZNN de la RBM a partir de un modelo nulo y empleando

modelos de ocupación a partir de covariables (Tablas 1-5) para responder a las siguientes preguntas: 1) ¿Cuál es la ocupación del jaguar en ZZNN de la RBM? 2) ¿Cuáles son los valores de las covariables? y 3) ¿Qué características o covariables influyen en la ocupación del jaguar en ZZNN de la RBM? Dichos modelos fueron empleados con el fin de proveer una herramienta que ayude a la gestión y manejo de la RBM a partir de uno de sus elementos de conservación a nivel de especies y los factores que influyen en ella.

4. ANTECEDENTES

4.1 Jaguar, *Panthera onca* (Linnaeus, 1758)

4.1.1 Clasificación taxonómica

Clase *Mammalia*, Orden *Carnivora*, Familia *Felidae*, Género y especie, *Panthera onca* (Cat Specialist Group [CatSG], 2019).

Otros nombres: Tigre, tigre real, onza, balam, hix, yagüareté, onza canguzu, Tig marqués, zac-bolay, ballum, otorongo, tigre americano, penitigri, jaguar, yaguara, pichuna, yagua-hu (Aranda, 2000; CatSG, 2019).

4.1.2 Acerca de la especie

El jaguar, *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) (Anexo 1), es el mamífero de mayor talla perteneciente a la Familia *Felidae* en Guatemala y de todo el nuevo mundo. Es la única especie del Género *Panthera* en América y la tercera más grande de las 5 especies extantes: *Panthera tigris* Linnaeus, 1758; *Panthera leo* (Linnaeus, 1758); *Panthera pardus* Linnaeus, 1758 y *Panthera uncia* (Schreber, 1775) (Seymour, 1989; Hayward et al., 2016). La talla corporal de los jaguares tiende a variar grandemente según su área de distribución; en promedio, llegan a medir de 0.63 a 0.75 m de alto, de 1.12 a 1.85 m de largo y su masa corporal se ha registrado de 36 a 158 kg (Grizmek, 1975; Guggisberg, 1975; Mondolfi & Hoogsteijn, 1986; Seymour, 1989).

Su coloración típica es blanca en las partes ventrales, y en las partes dorsales y laterales su coloración va desde amarillo pálido hasta marrón rojizo; pero la coloración puede llegar a ser casi blanca a parcial o totalmente negra en el caso de individuos melánicos (Nelson & Goldman, 1933; Nowak, 1999; Brown & López-González, 2001; Dinets & Polechla, 2005). También posee patrones únicos de rosetas negras sobre el pelaje base (amarillo pálido a marrón rojizo y/o blanco a negro). Dichas rosetas difieren de forma y tamaño según su localización en el cuerpo del individuo, siendo las rosetas de la cabeza,

cuello y extremidades generalmente sólidas y pequeñas, mientras que, a los costados del cuerpo, estas suelen ser más grandes, con patrones circulares o cuadrados y con rosetas de menor tamaño dentro de las mismas (Pocock, 1933; Nelson & Goldman, 1933; Nowak, 1999).

La cabeza y el cuerpo son robustos, la mandíbula es muy prominente y sus extremidades son sólidas y cortas. La fórmula dental es I 3/3, C 1/1, PM 3/2, M 1/1. Sus extremidades son digitígradas, presentando cinco dedos en las anteriores y cuatro en las posteriores. Tienen las garras retráctiles y al igual a las de otros félidos, están protegidas dentro de una cápsula de piel (Mondolfi & Hoogsteijn, 1986; Seymour, 1989; Aranda, 2000).

4.1.3 Distribución

Históricamente, el jaguar se distribuía desde el norte de los Estados Unidos hasta el sur de Argentina. Sin embargo, en las últimas 12 décadas, el rango de distribución de la especie se ha reducido en al menos un 37%, principalmente en México, Estados Unidos, en gran parte de Brasil y en el sur de Argentina; además, las poblaciones de El Salvador, Uruguay y las del centro y norte de Estados Unidos han sido extirpadas hasta la extinción (Emmons & Feer, 1990; Sanderson et al., 2002). Actualmente, el jaguar está presente en, México, Guatemala, Belice, Honduras, Nicaragua, Costa Rica, Panamá, Colombia, Ecuador, Perú, Brasil, Venezuela, Guayana, Surinam, Guyana Francesa, Bolivia, Paraguay, Chile y en el norte de Argentina (Sanderson et al., 2002; Reid, 2009; Quigley et al., 2017).

En México está presente en las regiones tropicales y subtropicales, desde Sonora y Tamaulipas en el norte del país hasta las tierras bajas de Yucatán, Chiapas y Quintana Roo en el sur (Ceballos, Chávez & Zarza, 2011). En Belice está presente principalmente en el Área de Manejo y Conservación Río Bravo, en la Reserva de Bosque Cuenca de Cockscomb y en Montañas Mayas (Foster et al., 2010; Harmsen et al., 2009, 2010). En Honduras se sabe que el jaguar se encuentra ampliamente distribuido en toda la región de La Moskitia hondureña, en el Cabo Gracias a Dios, en la cuenca alta del río Kruta, del sistema lagunar Carataska, Warunta y Mocerón. Se ha confirmado la presencia de la

especie también en al menos otras seis áreas: PiBoTex, Río Plátano, Rus Rus, Reserva Tawahka, Pico Bonito y Jeannette Kawas (Castañeda, 2009; Mora et al., 2016).

En Costa Rica, históricamente el jaguar se distribuía en todo el territorio del país con excepción de la Isla del Coco (López, 1986); actualmente, la distribución de la especie se propone para siete áreas principalmente: La Cordillera de Tilarán-Arenal-Monteverde, Braulio Carrillo, Tortuguero-Barra del Colorado, Osa, Talamanca, Nicoya y Guanacaste (González-Maya et al., 2016). En Colombia se encuentran 4 principales bloques de poblaciones en las áreas del Amazonas, La Orinoquía, el Chocó y el bloque de la Serranía de San Lucas (Payán et al., 2013). En Ecuador se han identificado siete unidades de conservación para la especie en donde se distribuye actualmente: La Amazonía Norte, Amazonía Sur, Estribación Oriental, Cotachachi-Cayapas, Mache-Chindul, Awá y Chongón-Colonche (Espinosa et al., 2016).

En Perú se encuentra principalmente en las tierras bajas de la cuenca amazónica al este de la cordillera volcánica y en altitudes de hasta 1,500 a 2,000 msnm. Además, para la especie, existen áreas protegidas de gran importancia debido a su gran extensión territorial y su adecuada conectividad en la que se han identificado 3 unidades para la conservación del jaguar de alta prioridad a lo largo de estas áreas protegidas: Alto Purus, Manu, Parque Nacional Bauhuja-Sonene, Reserva Natural Tambopata, Reserva de Vida Silvestre Amazónica Manirupi-Heath y el Parque Nacional Madidi (Zeller, 2007; Tobler et al., 2013). En Brasil la población más importante se encuentra en todo el bosque húmedo perteneciente a la cuenca amazónica (Seymour, 1989), incluyendo el estado de Amapá. En Venezuela, a pesar de que la información es escasa, se sabe que la especie está presente en el bosque amazónico, en los Llanos venezolanos, y en el Parque Nacional Guatopo, (Mondolfi & Hoogsteijn, 1986; Paradiso, 1972; Isasi-Catalá, 2013).

En las Guayanas, existe más información de la Guayana Francesa, donde el jaguar está presente aún en la mayoría del territorio, con sus principales poblaciones en el centro y norte del país en Counami Forest, Montagne de Fer, y Montagne de Kaw (Thoisy, 2016). En Bolivia se considera que la especie aún ocupa gran parte de su distribución histórica debido a la baja densidad poblacional humana de ese país. El jaguar está presente principalmente en Las Llanuras bolivianas, en los bosques montanos occidentales, en

Santa Cruz, en la Amazonía, el Chaco, el Bosque Chiquitano y Pantanal (Maffei et al., 2016).

En Guatemala se encuentra en la RBM (principalmente en los Parques Nacionales y Biotopos Protegidos), en la Reserva de Biosfera Montañas Mayas-Chiquibul en el departamento de Petén (McNab & Polisar, 2001; CONAP, 2011; González-Castillo, 2015; Tobler et al., 2018; Gaitán et al., 2019), en Sierra de Caral en Izabal (Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación [FUNDAECO], 1992), en el Parque Nacional Laguna Lachuá en Alta Verapaz (Hermes, 2004; Ordóñez, 2018) y en la Sierra de las Minas en los departamentos de El Progreso, Baja Verapaz, Alta Verapaz, Izabal y Zacapa (Matamoros et al., 1997).

4.1.4 Estado de conservación

En 1973 el jaguar fue enlistado en el Apéndice I de la Convención Para el Tráfico Internacional de Especies en Peligro de Fauna y Flora Silvestre (CITES) y actualmente se encuentra en la categoría de “Casi Amenazado” en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) (Thornback & Jenkins, 1982; CatSG, 2019). Sin embargo esto es en general considerando a toda la especie en todo su rango actual de distribución, pero la situación no es la misma en todas las áreas su distribución; esta distribución puede categorizarse en 48 áreas geográficas distintas que varían de 114 km² a 7 millones km² y 34 subpoblaciones que se conocen de la especie, pero solamente la subpoblación de la Amazonía se encuentra en la categoría de “Menor preocupación”, mientras que las subpoblaciones restantes se encuentran en la categoría de “En Peligro” o “En Peligro Crítico”, casi todas con muy baja probabilidad de supervivencia (de la Torre et al., 2017). Para el año 2002, la especie ocupaba únicamente 8.75 millones km², el 55.4% del rango de distribución histórico (desde la década de 1900).

Dentro de estas 48 áreas geográficas en las que la especie se distribuye, La RBM en Guatemala junto con áreas aledañas de México y Belice (Selva Maya) conforman una de las áreas en la que el jaguar presenta altas probabilidades de supervivencia a largo plazo

(Sanderson et al., 2002; Marieb, 2006). La conservación del jaguar en la RBM y el resto de la SM dependerá totalmente de la conectividad entre las distintas áreas protegidas de estas reservas. Asimismo, la conservación de la especie dependerá también de la importancia con que se aborden los distintos temas de conflictividad con humanos y jaguares debido a la depredación de ganado doméstico, el continuo crecimiento de la agricultura, la pérdida del hábitat por deforestación y la cacería de especies presa para el jaguar; problemas que son prioridad de investigación (Hoogsteijn, 2000; Ceballos et al., 2002; Miller & Rabinowitz, 2002; Sunquist, 2002).

4.1.5 Ecología

El jaguar utiliza un amplio rango de ecosistemas, principalmente tierras bajas a una altura máxima de 2,000 msnm o similar. Entre los ecosistemas que habita la especie se encuentran bosques lluviosos, pastizales, manglares, matorrales y playas, la mayoría fuertemente asociados a cuerpos de agua (Emmons & Feer, 1990; Kitchener, 1991; Nowell & Jackson, 1996; Reid, 1997). El jaguar juega el rol de depredador tope en los ecosistemas que habita y tiene una importancia vital en la dinámica que poseen los ensambles dentro de dichos ecosistemas (Seymour, 1989; Currier, 1983). Juega un papel fundamental en la regulación *top-down* o de efecto cascada de las cadenas tróficas, donde se entiende que los depredadores tope como el jaguar y otros carnívoros regulan la abundancia de los consumidores secundarios y primarios, y estos a su vez, regulan la abundancia de los productores con lo que se modifica al ensamble de especies completo (Estes et al., 2011). El sistema social de los jaguares es solitario, con territorios exclusivos dentro de ambos sexos (Sunquist & Sunquist, 2002). Generalmente, las hembras ocupan rangos de hogar que abarcan suficientes presas para ellas y sus crías, mientras que los machos ocupan rangos de hogar mayores, maximizando el acceso a hembras y manteniendo suficiente comida para su supervivencia individual (Schaller & Crawshaw, 1980).

4.1.6 Estudios del jaguar en Guatemala

En Guatemala se han realizado diversos estudios con jaguares durante ya más de dos décadas. Matamoros et al. (1997) describieron la distribución de los jaguares el Lago de Izabal, la Sierra de las Minas y la Laguna Lachuá. McNab y Polisar (2001) estimaron la distribución del jaguar en Guatemala, en la que se califican a las distintas áreas de su distribución por su factibilidad de albergar poblaciones viables. Novack y colaboradores (2005) evaluaron los impactos de la cacería de subsistencia sobre el jaguar en el Biotopo Dos Lagunas y Parque Nacional Río Azul, mientras que en los trabajos de Soto-Schoender y Giuliano (2011), y Soto-Schoender y Main (2013), se entrevistaron a pobladores sobre las percepciones del jaguar como depredador, y donde se analizaron los conflictos humano-jaguar. Entre los resultados de estos trabajos los pobladores entrevistados identificaban al jaguar como una amenaza.

Existen también estudios de abundancia y densidad poblacional para el Parque Nacional Tikal (Kawashini, 1995; García-Anleu et al., 2006; Ruano-Fajardo et al., 2010; García-Anleu et al., 2005; García-Anleu et al., 2015), para el Parque Nacional Laguna Lachuá (Hermes, 2004; Ordoñez, 2018), para el Biotopo Protegido Dos Lagunas (Moreira-Ramírez et al., 2008a; González-Castillo et al., 2018) para la Concesión Comunitaria de Carmelita y de la Asociación Forestal Integral de San Andrés Petén (Moreira-Ramírez et al., 2008b), para las Concesiones Comunitarias del Bloque de Melchor de Mencos (Moreira-Ramírez et al., 2009a), para el Biotopo Protegido Laguna del Tigre (Moreira-Ramírez et al., 2009b) para el Parque Nacional Laguna del Tigre (Márquez, 2009; Moreira-Ramírez et al., 2009b), para el Parque Nacional Sierra del Lacandón (Márquez, 2009) para el área de Río Azul y el área de Mirador del Parque Nacional Mirador-Río Azul (Miller & Miller, 2005; Moreira-Ramírez et al., 2011; González-Castillo et al., 2018) y para El Burreal (Ponce-Santizo et al., 2008).

Existen también estudios sobre abundancia poblacional, evaluación de presas y sobre conflictos de jaguares con ganaderos en la ZAM de la RBM (Soto-Schoender & Giuliano, 2011; García-Anleu et al., 2014; García-Anleu et al., 2017) y en otras zonas al sur de la RBM, como Xultihá y Sierra Santa Cruz (López et al., 2008) y Montañas Mayas-Chiquibul (García-Anleu, 2013). Estrada (2009) caracterizó la dieta, uso del hábitat y patrones de

actividad para la especie en la RBM. Asimismo, se han realizado estudios con modelaje de ocupación para jaguares en la SM de México y Guatemala (Conde et al., 2010; Tobler et al., 2018) donde evaluaron la preferencia de uso de hábitat de parte de jaguares según su sexo, cercanía a poblados; y la evaluación de la comunidad de pequeños y grandes mamíferos en relación a la ocupación de jaguares. También existen estudios de visita de jaguares a las aguadas en la RBM (Moreira-Ramírez et al., 2008a; Ruano-Fajardo et al., 2009; Moreira-Ramírez et al., 2009a; b; Porras, 2015; Gonzáles-Castillo, 2015; Gaitán et al., 2019).

4.2 Fototrampeo

El fototrampeo es una técnica no invasiva que permite documentar por medio de fotocapturas (fotografías) organismos silvestres en un área y tiempo determinados (Meek et al., 2014). Esta técnica es idónea para el estudio de animales elusivos como los grandes carnívoros sin la necesidad de la presencia humana, reduciendo el error de muestreo al ser una técnica en la que la presencia del observador no es necesaria (Díaz & Payan, 2012). El fototrampeo es bastante utilizado en ecología para el estudio de vida silvestre (principalmente fauna), cuerpos de agua estacionales, y otros elementos abióticos del paisaje en que a partir de cámaras automáticas se obtienen fotografías de la especie o elementos objetivos de una forma no invasiva (García et al., 2018).

Esta técnica se ha utilizado durante más de un siglo. La primera vez que fue utilizada para obtener fotografías de fauna silvestre de forma automática fue en la última década del siglo XIX por George Shiras, pero no es hasta finales de la segunda década del siglo XX que es utilizada con propósitos científicos y de investigación por Frank Chapman (Kucera & Barret, 2011; O'Connell et al., 2011).

Esta técnica es actualmente una de las más utilizadas para el estudio de especies elusivas, principalmente los grandes y medianos carnívoros, aves terrestres e incluso para fauna marina, en el que uno de sus objetivos es obtener evidencia de la presencia de ciertas especies en un área y tiempo determinados, así como datos sobre la biología,

etología, abundancias y densidades de las especies (Díaz & Payan, 2012; Meek et al., 2014). A partir de esta técnica, se han desarrollado distintos estudios en la SM y RBM, tales como la estimación de abundancias relativas y densidad de jaguares (Moreira-Ramírez et al., 2007; 2008a, b; 2009a, b, 2011), segregación entre jaguares y pumas (Estrada, 2009), monitoreo de jabalíes y tapires, y determinación del tamaño, composición y patrones diarios de jabalíes (Moreira-Ramírez, 2009; Ruano-Fajardo et al., 2009; García et al., 2019), visita y patrones de actividad de vertebrados en aguadas (González-Castillo, 2015; Porras, 2015; Gaitán et al., 2019) y monitoreo de la dinámica temporal y disponibilidad de agua en aguadas (García et al., 2018).

4.3 Modelos de ocupación

Los modelos de ocupación son instrumentos generados a partir del modelaje de ocupación utilizados para analizar la presencia de especies en un área geográfica determinada, en un tiempo determinado. El principal objetivo de generar dichos modelos es hacer énfasis en distinguir entre la ocupación de un sitio por cierta especie y la detección de la misma, ya que un observador humano o método de muestreo no siempre detectará a una especie objetivo a pesar de que dicha especie esté ocupando el sitio muestreado (McKenzie et al., 2006). El no detectar siempre o parcialmente a una especie durante un muestreo en cierta localidad, en determinado tiempo, tiende a subestimar la ocupación “verdadera” de esa especie en ese sitio muestreado (McKenzie et al., 2006).

Los modelos de ocupación reconocen que en la mayoría de casos la probabilidad de detectar a una especie objetivo será menor a 1, por lo que el modelo necesitará de réplicas de muestreo (temporales y/o geográficas) para poder estimar una mejor probabilidad de detección (p) y de ocupación (ψ) de la especie. Tanto p , como ψ son dos componentes distintos incorporados en el mismo análisis, p se detecta modelando las detecciones a través de las ocasiones de muestreo (temporal), mientras que ψ se detecta modelando las detecciones en el espacio, a través de los puntos o sitios de muestreo (McKenzie et al., 2006).

4.3.1 Modelos de ocupación para una especie en una temporada

En modelos de ocupación para una sola especie, en una sola temporada, existen dos procesos en que, en un sitio, la detección de la especie objetivo pueda ser afectada. El primero es que un sitio está ocupado (con probabilidad ψ) o desocupado por la especie (con probabilidad $1 - \psi$). Y el segundo, que la especie ocupe el sitio (siempre con probabilidad ψ) pero que no haya sido detectada en nuestros muestreos. Entonces, si el sitio en efecto está ocupado, para cada muestreo o réplica (j) existirá una probabilidad de detectar a la especie objetivo (p). Así, las réplicas o muestreos repetidos en nuestros sitios, tendrán un historial de detección compuesto por ceros "0" (para ausencias o no detección de la especie) y unos "1" (para presencias o detección de la especie). En un historial de captura dado en un sitio de muestreo en una temporada determinada para una especie: 10101, significa que en el muestreo 1, se detectó la especie; en el muestreo 2, no se detectó la especie; en el muestreo 3 se detectó, en el muestreo 4 no se detectó, y en el muestreo 5, se detectó de nuevo la especie. Este historial puede interpretarse de la siguiente manera:

$$\Pr (h_i = 10101) = \psi p^1 (1 - p^2) \psi p^3 (1 - p^4) \psi p^5.$$

En caso de que en algún sitio nunca se detectó la especie objetivo en ninguno de los muestreos o réplicas, tal como un historial: 00000; existen dos posibilidades; o el sitio fue ocupado por la especie y ésta no fue detectada, o la especie no estaba ocupando el sitio de muestreo. Ambas posibilidades deben estar incorporadas en nuestra estimación de dicha probabilidad, quedando de la siguiente manera:

$$\Pr (X_5 = 00000) = \psi^5 \prod_{j=1}^5 (1 - p_{5,j}) + (1 - \psi^5)$$

(McKenzie & Bailey, 2004).

La probabilidad de observar que cada uno de los tantos N historiales de detección puedan ser determinados de esa manera y asumiendo que cada historial de captura es independiente, el modelo se representaría de la siguiente manera:

$$L (X_1, X_2, \dots, X_N | \psi, p) = \prod_{i=1}^N \Pr(X_i).$$

De esta forma, la probabilidad del modelo se puede maximizar con respecto a los parámetros antes mencionados, ya sea analítica o numéricamente para obtener estimaciones de máxima probabilidad de los parámetros del modelo. Generalmente, las probabilidades de detección y ocupación específicas del sitio no se pueden estimar de forma excesiva ya que el modelo se sobrepasa en parámetros, de modo que contiene más parámetros de los que podrían estimarse. Por lo tanto, un modelo básico podría suponer que todas las probabilidades son constantes en todos los sitios. Sin embargo, usando el modelo logístico:

$$\theta_i = \frac{\exp(Y_i\beta)}{1 + \exp(Y_i\beta)},$$

donde θ_i es la probabilidad de interés para el sitio i , Y_i es el vector de valores de covariables para el sitio i , y β es el vector de coeficientes logísticos a estimar. MacKenzie y colaboradores (2002) sugirieron que la ocupación específica de un sitio y las probabilidades de detección de una especie objetivo pueden expresarse como una función de covariables medidas específicas de cada sitio (*a priori*). En este sentido, las probabilidades de detección también se pueden modelar en función de covariables (características o parámetros que puedan influir en la ocupación y detección de las especies) seleccionadas según los objetivos del investigador que pueden cambiar con cada muestreo. Ejemplos de covariables pueden ser parámetros como las condiciones climáticas, las características del hábitat, las propiedades del muestreo o incluso, el equipo utilizado en los muestreos; o de covariables propias del hábitat que no cambiarán durante los muestreos, como la distancia a cuerpos de agua o centros poblados, el tipo de bosque, etc.

4.3.2 Modelos de ocupación con jaguares

En Latinoamérica, incluyendo a Guatemala, se han realizado diferentes estudios relacionados al modelaje de ocupación con jaguares. Conde et al. (2010) pusieron a prueba la hipótesis en que los jaguares machos son más tolerantes a las actividades

humanas que las hembras en la SM de Guatemala y México, encontrando que, en efecto, los machos son menos sensibles que las hembras en cuanto a perturbación antrópica.

Petracca (2010) utilizó entrevistas para estimar la ocupación de jaguares y sus presas en el distrito de Toledo en Belice, encontrando al armadillo *Dasypus novemcinctus* (Linnaeus, 1758), como una presa esencial para la ocupación y detección del jaguar. Sollmann y colaboradores (2012) utilizaron modelos de ocupación jerárquicos bayesianos para investigar diferencias en el patrón de uso del hábitat y patrones de co-ocurrencia entre jaguares y pumas en Belice, encontrando diferencias significativas en el uso del hábitat y sus patrones diarios entre estas especies. Dichas diferencias mostraron una correlación negativa entre la actividad y el uso del hábitat de cada especie, encontrando que se evitan mutuamente. Petracca, Ramírez-Bravo y Hernández-Satín (2013) evaluaron una sección de un potencial corredor para el jaguar utilizando entrevistas y fotocapturas de la especie y sus presas menores y mayores en México, estimando los mejores modelos para predecir los mejores potenciales corredores biológicos para la especie.

Arroyo-Arce y colaboradores (2014) identificaron características del hábitat que influyen en la distribución del jaguar en el Parque Nacional Tortuguero en Costa Rica, encontrando que son las características del hábitat (como el tipo de bosque o la distancia al bosque) las que determinan la ocupación del jaguar en dicha área. Tobler y colaboradores (2018) examinaron la estructura de la comunidad y distribución de mamíferos en concesiones forestales de Guatemala y Perú a partir de la densidad de jaguares como depredador tope con modelos de captura y recaptura, encontrando que el bajo impacto antrópico en áreas protegidas favorece a la ocupación y conservación de las comunidades de estos mamíferos en las concesiones forestales.

Rabelo y colaboradores (2019) evaluaron la ocupación del hábitat por jaguares en bosques continuos y en islas de remanentes boscosos a partir de la disponibilidad de presas. Y, González-Castillo y colaboradores (2018) evaluaron la ocupación y abundancia relativa de jaguares y sus presas en el Biotopo Protegido Dos Lagunas y el Parque Nacional Mirador-Río Azul en la SM de Guatemala, encontrando que, a mayor distancia de las presiones antrópicas, mayor ocupación de jaguares en dichas áreas.

4.4 Descripción del área de estudio

4.4.1 Características físicas y ambientales

4.4.1.1 Geología

La RBM se compone principalmente por tierras bajas formadas de sedimentos marinos del Paleoceno y aluviones del Cuaternario; y de rocas carbonáticas con plegamientos de corto intervalo (CONAP, 2015a). Fisiográficamente se compone de distintas unidades de paisaje: la llanura pantanosa-lacustre de la Laguna del Tigre; las llanuras aluviales del río Candelaria y el río San Pedro; la planicie de Carmelita; las lomas kársticas de Tikal-Dos Lagunas-Yaxhá; la planicie de Río Azul; y la zona montañosa y de terrazas kársticas de la Sierra del Lacandón (CONAP, 2015a).

En cuanto a topografía, la RBM se caracteriza por planicies con una altura mínima de 50 msnm que corresponden a la región fisiográfica de la Plataforma de Yucatán; y dos sistemas de serranía, el parte-aguas de las cuencas del río San Pedro y de los ríos Azul y Tikal, y la Sierra del Lacandón en la que se alcanza la altura máxima de la reserva (636 msnm) que corresponde a la región fisiográfica del Plegado Lacandón. Asimismo, la RBM cuenta con distintos rasgos geomorfológicos importantes. Entre estos rasgos se encuentran los cenotes, que son depresiones en el terreno que se inundan de agua; los peñones, que son elevaciones naturales de macizos rocosos descubiertos; y las cuevas, que son cavidades en el terreno a causa de la erosión del mismo por agua u otros agentes (CONAP, 2015a).

4.4.1.2 Clima

Generalmente, el clima en la RBM es tropical con una temperatura oscilante entre 20°C y 30°C, con una media anual de 25°C; y una precipitación de 1,160 y 1700 mm/año con variaciones estacionales (Centro de Estudios Conservacionistas [CECON], 1996). Durante la temporada lluviosa (invierno, de junio a diciembre) los cuerpos de agua y las partes

más bajas se inundan ya que la precipitación es de 150 mm/mes. Durante la temporada seca (febrero-mayo) el área sufre de hasta tres meses sin lluvia, especialmente durante el evento climático “El Niño”, y el recurso agua se ve limitado tanto para la flora y fauna, así como para los administradores y visitantes del área (CONAP, Dirección General del Patrimonio Cultural y Natural del Ministerio de Cultura y Deporte [DGPCN/MCD] & CECON, 2009).

4.4.1.3 Hidrología

Los sistemas hídricos incluyen lagunas, lagunetas o aguadas y humedales. El hábitat acuático más común son las localmente denominadas aguadas, que son humedales formados por depresiones aisladas en el paisaje en las que el suelo es arcilloso y compacto, abasteciéndose de agua de lluvia y siendo fuente de agua y descanso para la fauna silvestre (Reyna et al., 2010), usualmente menores de 30 m de ancho y poco profundos, distribuidos ocasionalmente por el paisaje, y siendo estos un elemento de conservación natural (CONAP, DGPCN/MCD & CECON, 2009).

Dentro de los rasgos geomorfológicos de la RBM que contribuyen a la formación de cuerpos hidrológicos están los cenotes, que son depresiones cilíndricas de hasta 100 metros de profundidad que en algunos casos poseen agua en el fondo, siendo escasos en la mayor parte de la RBM y encontrándose principalmente en la Sierra del Lacandón (CONAP, DGPCN/MCD & CECON, 2009).

4.4.2 Características biológicas

4.4.2.1 Flora

La RBM, es uno de los reservorios de especies de flora y fauna más importantes de Guatemala y Mesoamérica. En la RBM se han registrado al menos 2,800 especies de plantas vasculares, aproximadamente el 34% del total de la flora documentada para el país (Véliz, 2008; MacVean, 1995). Dentro de las especies reportadas para la reserva se encuentran especies de importancia económica, maderables y no maderables,

medicinales, especies de vital importancia para el consumo de otras especies de fauna, especies de consumo y especies endémicas regionales.

Entre las especies de flora en la RBM está la caoba *Swietenia macrophylla* King, 1886, el cedro *Cedrela odorata* Linnaeus, 1759, santa maría *Calophyllum brasiliense* Cambess., 1825, pucté *Bucida buceras* Linnaeus, 1759, danto *Vatairea lundellii* Killip, 1940, malerio *Aspidosperma stegomeris* Woodson, 1951, manchiche o palo de gusano *Lonchocarpus castilloi* Standl., 1932, ronrón *Astronium graveolens* Jacq., 1760, ceiba *Ceiba pentandra* (L.) Gaerth, 1791, pino *Pinus spp.*, encinos ó robles *Quercus spp.*, el jocote jobo *Spondias mombin* Linnaeus, 1753, el escobo *Crysophila stauracantha* Heynh. R. Evans, 1995, chacaj *Bursera simaruba* (L.) Sarg., 1890, copal *Protium copal* (Schldtl. y Cham.) Engl., 1883, cedrillo *Guarea glabra* Vahl, 1807, ramón *Brosimum alicastrum* Sw., 1788, tzol *Blomia prisca* (Standl.) Lundell, 1961, canisté *Pouteria campechiana* (Kunth) Baehni, 1942, chicozapote *Manilkara zapota* (L.) P. Royen, 1953, yaxnic *Vitex gaumeri* Greenm., 1907, guaya *Talisia olivaeformis* (Kunth) Radlk., 1878, coloc *Talisia floresii* Standl., 1931, cedrillo de hoja ancha *Trichilia montana* Kunth, 1825, el zapotillo de hoja fina *Pouteria reticulata* (Engl.) Eyma, 1936, el chechén negro *Metopium brownei* (Jacq.) Urb, 1908, y tinto *Haematoxylon campechianum* L., 1753, (CONAP, 2015).

También se encuentran distintas especies de orquídeas *Brassavola cucullata* (L.) R. Br., 1813, *Encyclia cochleata* (L.) Dressler, 1961, *Encyclia radiata* (Lindl.) Dressler, 1961, *Epidendrum imatophyllum* Lindl., 1831, y algunas especies medicinales como *Neurolena lobata* (L.) Cass., 1825, *Sida sp.*, *Vitex gaumeri*, *Discorea sp.*, *Polypodium sp.*, *Guazuma ulmifolia* (L.) Cass., 1825) (CONAP, 2015a).

4.4.2.2 Fauna

Dentro de la diversidad faunística de la RBM, se han registrado mamíferos, insectos, arácnidos, anfibios, peces, etc. (Ríos, 1996; Méndez et al., 1998; Barrios, 1999; Baldizón, 2004; Ixcot et al., 2005; Ferrais, 2007; López-Selva, Jolón & López, 2008; Conap, 2009; Conap, 2015a; b). Entre los principales grupos focales en que la RBM administra sus elementos de conservación se encuentran algunos reptiles como la tortuga blanca *Dermatemys mawii* (Gray, 1847) y mamíferos como el jaguar, el puma *Puma concolor*

(Linnaeus, 1771) y el tapir *Tapirella bairdii* (Gill, 1865); así como la guacamaya *Ara macao* (Linnaeus, 1758) en el caso de las aves (CONAP, 2015).

Muchos de los estudios faunísticos realizados en la RBM comprenden mamíferos y se reportan especies como el tapir (*T. bairdii*), el cabrito *Mazama temama* (Kerr 1792), el puma, el jaguar, el jabalí *Tayassu pecari* (Link, 1795), el ocelote *Leopardus pardalis* (Linnaeus, 1758), el zorrillo *Conepatus semistriatus* (Boddaert, 1785), la zorra gris *Urocyon cinereoargenteus* (Schreber, 1775), el venado de cola blanca *Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780), el tepezcuintle *Cuniculus paca* (Linnaeus, 1766), la cotuza *Dasyprocta punctata* (Gray, 1842), el oso hormiguero de chaleco *Tamandua mexicana* (Saussure, 1860), el tigrillo *Leopardus weidii* (Schinz, 1821), el armadillo de nueve bandas *Dasypus novemcinctus* (Linnaeus, 1758), el coche de monte *Pecari tajacu* (Linnaeus, 1758); y al menos 57 especies de murciélagos (Núñez, 2020; Ixcot et al., 2005; McCarthy & Pérez-Consuegra, 2006; Méndez et al., 2008; Moreira-Ramírez et al., 2008a; González-Castillo, 2015).

5. JUSTIFICACIÓN

Con sus 2.11 millones de hectáreas de extensión, la RBM ha sido identificada como una Unidad de Conservación para el Jaguar (UCJ) Tipo 1 por el Programa para la Conservación del Jaguar de la *Wildlife Conservation Society* (WCS) (Marieb, 2006). Además, el jaguar es elemento natural de conservación dentro del Plan Maestro de la RBM en su clasificación de Elementos Naturales de Conservación (ENC) a nivel de especies (CONAP, 2015a). La mayoría de estudios sobre jaguares en la RBM se han centralizado en la estimación de abundancias y densidades en distintas localidades, entre ellas algunas ZZNN y en donde los resultados presentados aún en informes institucionales y no se han publicado formalmente (Moreira-Ramírez et al., 2008a; b; Harmsen et al., 2009; Moreira-Ramírez et al., 2009b; Moreira-Ramírez et al., 2011; García-Anleu et al., 2015), así como estudios referentes a la presencia y conservación de la especie en áreas de usos múltiples como las concesiones forestales de la RBM (Moreira-Ramírez et al., 2009a; Tobler et al., 2018).

También se han realizado estudios de jaguares referentes a la visitación de aguadas (Moreira-Ramírez et al., 2008a; Ruano-Fajardo et al., 2009; Moreira-Ramírez et al., 2009b; González-Castillo, 2015; Porrás, 2015; Gaitán et al., 2019), estudios acerca de dieta, modelado de nicho ecológico y estudios e iniciativas sobre conflictos ganaderos entre el jaguar y comunidades rurales (Estrada, 2006; 2008; García et al., 2006; Soto-Schoender & Giuliano, 2011; Soto-Schoender & Main, 2013; Noss, Polisar, Maffei, García, & Silver, 2013; García-Anleu et al., 2015; Porrás, 2015; Fuentes-Montejo, Gaitán & García, 2016; García-Anleu et al., 2017).

El Centro de Estudios Conservacionistas (CECON) de la Universidad de San Carlos de Guatemala (USAC), a partir de distintos programas y proyectos de investigación dentro de distintas áreas protegidas y ZZNN de la RBM ha realizado estudios de ecología y conservación de fauna silvestre como el jaguar y otros grandes y medianos mamíferos (García, Leonardo, Gómez & García, 2008; García et al., 2010a; b; García, Castillo & Leonardo, 2011; González-Castillo, 2015; García, González & Aguilera, 2016; Porrás, 2015; Gaitán et al., 2019; García et al., 2019, 2020). Sin embargo, no se han publicado

estudios empleando modelos de ocupación para jaguares con la finalidad de gestión y administración a nivel de la RBM, utilizando datos en zonas núcleo.

Con base a esta necesidad, en este estudio se realizó una estimación de la probabilidad de ocupación por parte del jaguar, incluyendo modelos que incluyeron covariables de muestreo, de características del hábitat, ecológicas y del equipo de muestre para determinar qué covariables son las que más probablemente influyen en la ocupación de la especie en las áreas de estudio.

En ese sentido, este estudio se realizó con la finalidad de ser una línea base para estrategias de manejo y gestión de la RBM a partir de sus elementos de conservación como el jaguar, y al ser ésta un área de prioridad Tipo 1 para la conservación de la especie. Además, este estudio aporta información valiosa y detallada sobre la ecología del jaguar en la RBM, ventaja por la que los co-administradores (diferentes organizaciones, gubernamentales y no-gubernamentales, que comparten la administración y manejo de las áreas protegidas junto al CONAP) de las distintas áreas de la RBM podrán utilizar para futuras investigaciones con la especie aplicadas como estudios de captura-recaptura y priorización de conservación de sitios dentro de las áreas al conocer sobre qué aspectos (de muestreo, del hábitat, ecológicos o del equipo de muestreo), pueden estimar una mayor probabilidad de ocupación y de detectar a la especie en la RBM.

6. OBJETIVOS

6.1 General

- 6.1.1 Generar insumos para la evaluación de las ZZNN de la RBM a partir de una línea base utilizando la estimación de la ocupación del jaguar como elemento de conservación.

Específicos

- 6.1.2 Estimar los valores de la ocupación observada y la probabilidad de detección de jaguares en ZZNN de la RBM a partir de un modelo nulo (probabilidad de ocupación y detectabilidad constantes) sin información de covariables.
- 6.1.3 Desarrollar modelos de ocupación para el jaguar con covariables *a priori* de muestreo, del hábitat, ecológicas y del equipo de muestreo para identificar qué características influyen en la detección y ocupación de la especie en las ZZNN de la RBM.
- 6.1.4 Identificar los mejores modelos para la ocupación del jaguar en las ZZNN de la RBM.

7. HIPÓTESIS

La probabilidad de ocupación del jaguar en Zonas Núcleo (ZZNN) de la Reserva de la Biosfera Maya estará influenciada por sus aspectos ecológicos (riqueza de especies presa y presencia de puma) y por las características del hábitat (cuerpo de agua, brecha, camino, bosque cerrado) y no por aspectos antrópicos que representen amenazas para la especie (distancia a poblados, caminos, borde de cobertura e incendios) y del equipo utilizado (modelo y tiempo de reacción de trampa-cámara).

8. MATERIALES Y MÉTODOS

8.1 Universo del estudio

8.1.1 Población: jaguares presentes en ZZNN de la RBM durante la época seca del año 2018 (Figura 1).

8.1.2 Muestra: jaguares capturados a partir de fototrampeo en cinco ZZNN de la RBM del 04 de marzo al 13 de agosto del 2018.

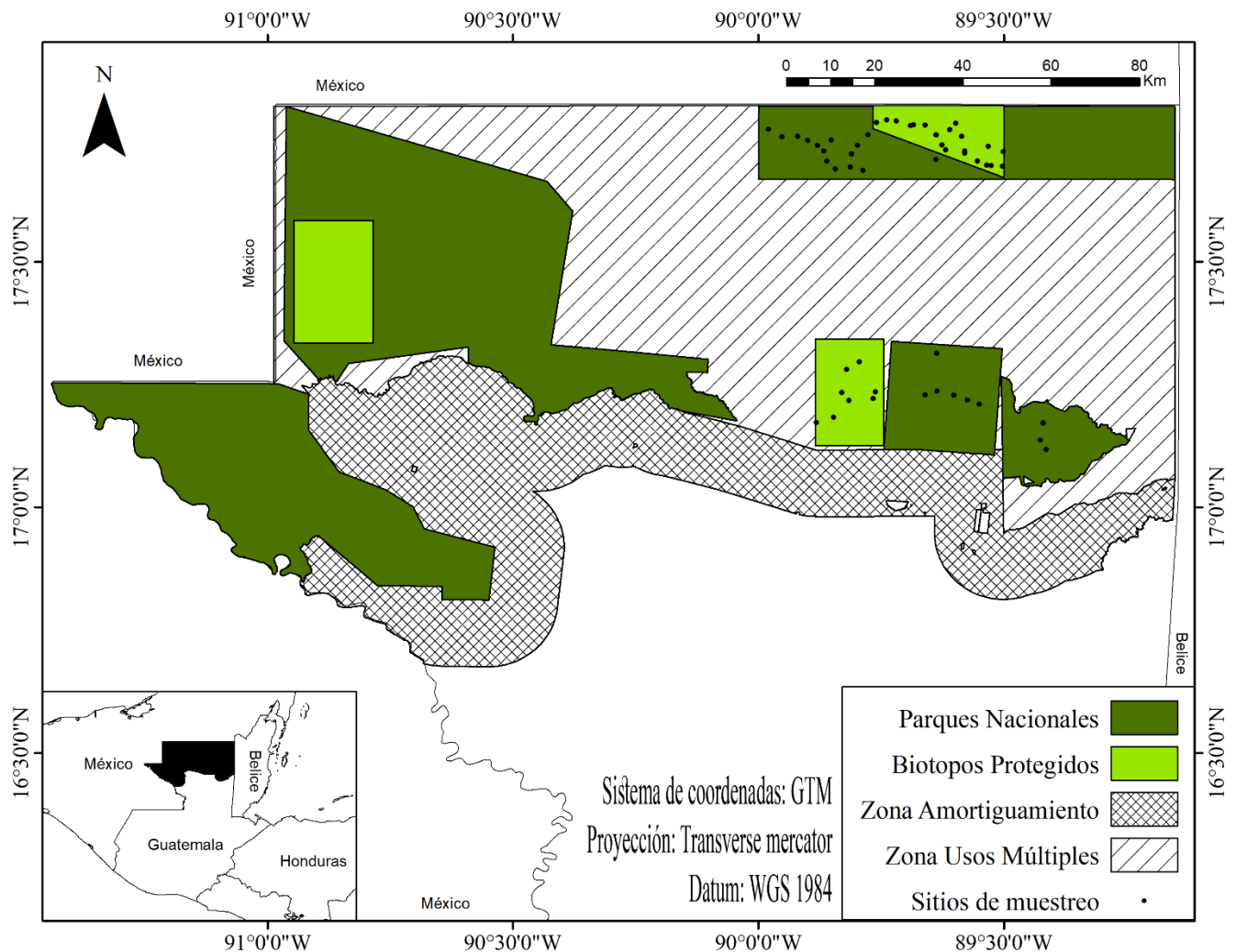


Figura 1. Sitios de muestreo por fototrampeo durante la época seca del año 2018 en Zonas Núcleo de la Reserva de la Biosfera Maya, Guatemala. Fuente: elaboración propia.

8.2 Materiales

- 1 computadora ACER® Aspire 3 Core i5 7ma generación, Windows10 Home versión 1709
- 1GPS Garmin®
- 52 estaciones de muestreo de fototrampeo, 27 cámaras trampa marca Cuddeback y 25 trampas-cámara marca Bushnell® Trophy Cam Agressor No Glow.
- Base de datos del año 2018 de los programas de investigación del Programa para la Conservación del Tapir en Guatemala y del Proyecto de Investigación de Jaguares en Corazón de la Selva Maya del CDC-CECON (González-Castillo et al., 2018).
- Registros fotográficos de jaguares en estaciones de muestreo en zonas núcleo de la RBM en el año 2018
- Programa Microsoft Excel 2016
- Software Presence®

8.3 Métodos

8.3.1 Diseño de Muestreo

8.3.1.1 Registro de presencia/ausencia de jaguares

Para el análisis de la presencia/ausencia del jaguar en ZZNN de la RBM se utilizaron datos recolectados por medio del proyecto del Programa para la Conservación del Tapir en Guatemala del Centro de Estudios Conservacionistas y la Fundación Defensores de la Naturaleza, durante la época seca del año 2018, en ZZNN de la RBM: Biotopo Protegido Dos Lagunas (BPDFL), Biotopo Protegido San Miguel La Palotada El Zotz (BPSMLP), Parque Nacional Tikal (PANAT), y Parque Nacional Yaxhá-Nakúm-Naranjo (PNYNN); y por datos recolectados por medio del proyecto Jaguares en el Corazón de la Selva Maya del CECON y la Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación

(FUNDAECO) durante la época seca del año 2018 en las ZZNN Parque Nacional Mirador-Río Azul (PNMRA) y el BPDL (PNMRA-BPDL).

Dicho registro de la presencia/ausencia se obtuvo a partir de trampas-cámara. Para el BPDL se utilizaron cámaras automáticas marca Bushnell® Modelo Trophycam 14MP *Intrussor No Glow* en cada sitio de muestreo. El número de cámaras en cada sitio de muestreo varió dependiendo de la disponibilidad de equipo y fueron colocadas de forma que se trató de reducir al máximo la probabilidad de robo de las mismas. Las cámaras fueron programadas con una resolución de 14 Megapíxeles, 1 foto por evento de captura, 1 s de intervalo entre eventos de captura, con función de captura por el sensor activada las 24 h y la función *field scan* activada para tomar una foto cada hora de 05:00 a 18:00 h en donde la estación de muestreo era una aguada. La segunda cámara fue orientada hacia el margen de la aguada, programada con una resolución de 14MP, 1 foto por evento de captura, 1 s de intervalo entre eventos de captura, con la función de captura por el sensor activada las 24 h y la función *field scan* desactivada.

En el BPSMLP, PANAT y PNYNN se utilizaron cámaras marca Bushnell® modelo Trophycam 8MP y cámaras automáticas marca Bushnell® modelo Trophycam 16MP, instaladas en aguadas, durante la época seca del año 2018 con una programación de fotografías con resolución de 8 Megapíxeles, 3 fotografías por evento de captura y 15 segundos de intervalo entre evento de captura; con una programación de fotografías con resolución de 16 megapíxeles, 1 fotografía por evento de captura y 1 segundo de intervalo entre evento de captura. Para el PNMRA se utilizaron cámaras automáticas marca Cuddeback® con la función de video activada con un lapso de 15 segundos.

Todas las cámaras de las cinco ZZNN de la RBM fueron instaladas durante la época seca (marzo-agosto) y estuvieron activas durante 90 días consecutivos. Para una mejor estimación de la georreferenciación de cada estación de muestreo se utilizó el Sistema de Posicionamiento Global (GPS) a partir de la proyección Guatemala Transverse Mercator (GTM). El esfuerzo total de muestreo fue de 4,680 días/noches trampa.

Tabla 1

Estaciones de muestreo en Zonas Núcleo de la Reserva de la Biosfera Maya.

No	ZZNN	Estación	Latitud	Longitud	No	ZZNN	Estación	Latitud	Longitud
1	PNMRA	JAG01	1957016.28	605801.426	27	PANAT	JAG27	1903443	601052
2	PNMRA	JAG02	1957207.09	603371.617	28	PANAT	JAG28	1905451	595502
3	PNMRA	JAG03	1958220.27	600352.411	29	PANAT	JAG29	1904360	598434
4	PNMRA	JAG04	1960435.71	597571.291	30	PANAT	JAG30	1914873	591738
5	PNMRA	JAG05	1963723.34	596952.241	31	PANAT	JAG31	1906316	591855
6	PNMRA	JAG06	1965259.35	594353.928	32	PANAT	JAG32	1905491	589258
7	PNMRA	JAG07	1964097.68	591442.612	33	BPSMPZ	JAG33	1900340	569473
8	PNMRA	JAG08	1960691.69	593480.004	34	BPSMPZ	JAG34	1899193	565740
9	PNMRA	JAG09	1958538.18	591372.005	35	BPSMPZ	JAG35	1912839	575025
10	PNMRA	JAG10	1966257.82	588977.524	36	BPSMPZ	JAG36	1911116	572255
11	PNMRA	JAG11	1966150.98	585895.273	37	BPSMPZ	JAG37	1905875	571187
12	PNMRA	JAG12	1967169.77	582816.165	38	BPSMPZ	JAG38	1904157	572799
13	PNMRA	JAG13	1966788.53	578533.524	39	BPSMPZ	JAG39	1906148	578532
14	PNMRA	JAG14	1964013.08	576694.577	40	BPSMPZ	JAG40	1904629	578009
15	PNMRA	JAG15	1961611.93	574397.493	41	BPDL	JAG41	1959940	597597
16	PNMRA	JAG16	1959692.52	573122.193	42	BPDL	JAG42	1967377	580682
17	PNMRA	JAG17	1956735.1	572864.653	43	BPDL	JAG43	1966284	586536
18	PNMRA	JAG18	1956002.22	575676.79	44	BPDL	JAG44	1964103	591387
19	PNMRA	JAG19	1956327.9	569677.839	45	BPDL	JAG45	1966688	595613
20	PNMRA	JAG20	1958067.38	567839.186	46	BPDL	JAG46	1961628	601489
21	PNMRA	JAG21	1960346.59	567125.344	47	BPDL	JAG47	1961518	602689
22	PNMRA	JAG22	1961631.2	565776.674	48	BPDL	JAG48	1960345	605886
23	PNMRA	JAG23	1962784.69	568743.682	49	BPDL	JAG49	1957295	602365
24	PNMRA	JAG24	1962721.97	563689.188	50	PNYNN	JAG50	1899319	614924
25	PNMRA	JAG25	1963610.42	561525.471	51	PNYNN	JAG51	1893311	615581
26	PNMRA	JAG26	1963539.32	558117.534	52	PNYNN	JAG52	1895433	614266

Sistema de coordenadas: GTM.

8.3.1.2 Análisis de datos

Los registros de presencia/ausencia de jaguar en ZZNN de la RBM se analizaron utilizando bases de datos por medio de historiales de captura. Se eliminaron todas las fotocapturas que no contenían registros de fauna. Utilizando la herramienta Camera Base versión 2.7 (Tobler, 2013) se recuperaron los metadatos de todos los registros de presencia/ausencia de jaguar obtenidos. Se generó una base de datos de todos los registros de jaguar donde se asignaron los siguientes campos: fecha, hora, especie, sexo, número de individuos, Id de individuos.

Los datos generados se ingresaron a la base de datos general de Zoología del CDC del CECON “*Base de Datos de Patrimonio Natural*” establecida según el sistema de *Nature Serve*.

A partir de los registros de jaguares en las estaciones de muestreo, se elaboraron tablas de historiales de captura (presencia/ausencia) para intervalos de diez días (con el objetivo de disminuir el número de ausencias o no detecciones), en los cuales se asignó el valor uno “1” cuando la especie estuvo presente y cero “0” cuando estuvo ausente. Se utilizó el software Presence® versión 2.12.17 (Hines, 2006) para la estimación de la probabilidad de ocupación del jaguar en las áreas de estudio. Se ingresaron los historiales de captura al software Presence® utilizando el parámetro para una sola temporada (época seca 2018).

Se utilizaron todos los supuestos explicados en la sección “3.3.1: Modelos de ocupación para una especie en una temporada”.

Asumiendo que todas las estaciones de fototrampeo mantuvieron la misma defectibilidad durante el muestreo, se empleó el modelo nulo, y se realizaron modelos de ocupación empleando un total de 29 covariables divididas en 4 tipos de covariables: covariables de muestreo (VM), covariables del hábitat (VH), covariables ecológicas (VE) y covariables del equipo de muestreo (VEM) (Tablas 2-6). El modelo nulo consistió en la estimación de la ocupación observada, la probabilidad de ocupación, y la probabilidad de detección sin incluir información de las covariables (McKenzie et al., 2006).

Tabla 2

Covariables de muestreo (continuas) seleccionadas

Número	Nombre de covariables
1	Distancia (km) a núcleos urbanos (Dnur)
2	Distancia (km) a cuerpos de agua (Dagu)
3	Distancia (km) a caminos principales (Dcam)
4	Distancia (km) al borde del bosque (Dbor)
5	Distancia (km) a densidad baja de puntos de incendios (Dbin)
6	Distancia (km) a densidad media de puntos de incendios (Dmin)
7	Distancia (km) a densidad alta de puntos de incendios (Dain)

Tabla 3

Covariables del hábitat (categóricas) seleccionadas

Número	Nombre de covariables
8	Estación de muestreo en Cuerpo de agua (Cagu)
9	Estación de muestreo en Brecha (Brec)
10	Estación de muestreo en un Camino principal (Cami)
11	Estación de muestreo Fuera del camino (Fcam)
12	Tipo de bosque de estación de muestreo (Tbos)

Tabla 4

Covariables ecológicas (continuas) seleccionadas

Número	Nombre de covariables
13	Riqueza ¹ total en cada estación de muestreo (Rtot)
14	Riqueza total de presas en cada estación de muestreo (Rpre)
15	Eventos ² de cotuza en cada estación de muestreo (Ecot)
16	Eventos de armadillo en cada estación de muestreo (Earm)
17	Eventos de jabalí en cada estación de muestreo (Ejab)
18	Eventos de coche de monte en cada estación de muestreo (Ecoc)
19	Eventos de venado en cada estación de muestreo (Even)
20	Eventos de cabro colorado en cada estación de muestreo (Ecac)
21	Eventos de cabro bayo en cada estación de muestreo (Ecab)
22	Eventos de tepezcuintle en cada estación de muestreo (Etep)
23	Eventos de faisán en cada estación de muestreo (Efai)
24	Eventos de pavo ocelado en cada estación de muestreo (Epav)
25	Eventos de tapir en cada estación de muestreo (Etap)
26	Eventos de puma en cada estación de muestreo (Epum)

¹ Riqueza = número de especies; ² Eventos = Número de eventos independientes.

Tabla 5

Covariables del equipo de muestreo (categóricas) seleccionadas

Número	Nombre de covariables
27	Marca de trampa-cámara (Mcam)
28	Programación de trampa-cámara (Prog)
29	Número de trampas-cámara en cada estación de muestreo (Ncam)

8.3.1.3 Análisis de Información Geográfica (AIG)

Los valores de las covariables de muestreo se obtuvieron empleando mapas temáticos o capas raster de la Reserva de la Biosfera Maya con una zona de Buffer de 15 km, teniendo así un área de estudio comprendida entre la RBM de Guatemala y parte de áreas protegidas de los extremos sur de México y noroeste de Belice (Figura 2). Se emplearon y generaron capas de información geográfica disponibles en el Sistema de Información Geográfico (SIG) del CDC del CECON y datos disponibles en línea (Instituto Geográfico Nacional [IGN], 2018).

Se generaron mapas actualizados de núcleos urbanos, mapas de cuerpos de agua, mapa de caminos (con base a los mapas de centros poblados del Instituto Geográfico Nacional (IGN) a escala 1: 50,000 disponibles en el CDC del CECON). Se generó también una capa de cobertura forestal para el área de estudio utilizando como base la capa oficial de Hansen y colaboradores (2013), y se actualizaron los datos geográficos durante el período del tiempo de muestreo sumando la cobertura forestal disponible para el año 2000, y sumando la ganancia real y restando la pérdida real de cobertura forestal durante el año 2018, durante el período de estudio.

Se corrigieron los errores de la nueva capa de cobertura forestal 2018 cambiando la geometría de los datos, y se generó una sola capa con un solo cúmulo de datos de cobertura forestal para toda el área de estudio.

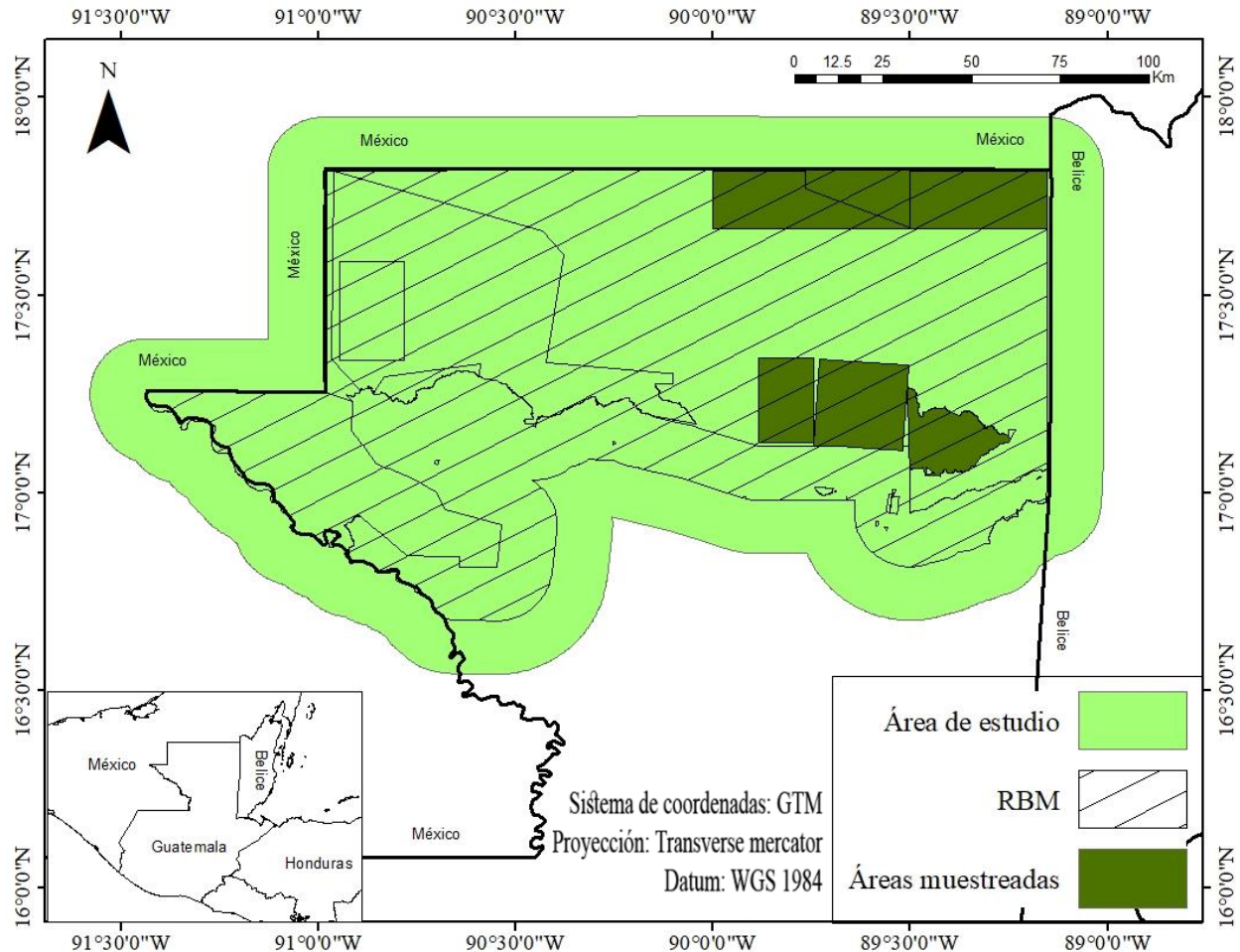


Figura 2. Área de estudio y Zonas Núcleo muestreadas en la Reserva de la Biosfera Maya y una zona buffer de 15 km en cada extremo.

Se generaron también capas y mapas de incendios forestales durante el período de muestreo dentro del área de estudio utilizando como base la información disponible de los mapas de incendios forestales de la *National Aeronautics and Space Administration* [NASA] (2018) para obtener los valores de la densidad de puntos de incendios para las covariables de Distancia a Densidad baja, media y alta de puntos de incendios (Dbin, Dmin, Dain).

Con base a los puntos de incendios forestales comprendidos durante el período de muestreo y dentro del área de estudio obtenidos del sitio web de la NASA (2018), se designó un área mínima de punto de fuego de 5 metros cuadrados para cada punto de fuego. Se generó una nueva capa con información combinada entre los nuevos puntos

de incendios forestales y la cobertura forestal real (durante el período de estudio) disuelta para obtener un mapa de los puntos de fuego en los puntos positivos de cobertura forestal del área de estudio comprendidos durante el período de muestreo.

Se determinó la densidad de puntos de incendios forestales (positivos para puntos con cobertura de bosque) dentro del área y período de estudio, y se reclasificaron los valores de densidad total en densidad baja, densidad media y densidad alta de puntos de incendios para las covariables correspondientes.

Se calcularon las distancias de cada estación de muestreo (trampa-cámara) al núcleo urbano más cercano (Dnur), cuerpo de agua más cercano (Dagu), camino más cercano (Dcam), al borde de la cobertura forestal o a la deforestación (Dbor), a la densidad baja de incendios más cercana (Dbin), a la densidad media de incendios más cercana (Dmin) y a la densidad alta de incendios más cercana (Dain); para obtener los valores de las covariables de muestreo (Tabla 2).

Con respecto a las covariables del hábitat (Tabla 3), con base a información levantada en campo, se designó si cada estación de muestreo era un Cuerpo de agua (Cagu), una Brecha¹ (Brec), un camino principal² (Cami), Bosque cerrado (denso) de sotobosque o fuera del camino³ (Fcam) y a qué tipo de bosque pertenecía cada sitio (Tbos; alto, bajo, ripario ⁴o guamil⁵).

Con respecto a las covariables ecológicas (Tabla 4), por medio de las bases de datos generadas con la metadata de todas las estaciones de muestreo, se generaron tablas dinámicas para cuantificar eventos independientes de visita de especies meta a partir de historiales de captura. Se calculó para cada una de las estaciones de muestreo, la riqueza total de especies de vertebrados (Rtot) capturados durante el período de estudio, la riqueza de especies presa (Rpre) con base a revisión de literatura sobre las especies de vertebrados presas de mayor preferencia por jaguares (López & Miller, 2002;

¹ Brecha: se consideró como una brecha un paso de fauna, un riachuelo seco, o un sendero.

² Camino principal: se consideró un camino principal un camino no pavimentado con bajo tránsito de vehículos dentro de las ZZNN y rodeados de vegetación densa.

³ Fuera del camino: se consideró como “fuera del camino” las estaciones alejadas de los caminos y cuerpos de agua, es decir, en el sotobosque cerrado.

⁴ Ripario: asociado a cuerpos de agua.

⁵ Guamil: bosque secundario, o vegetación en recuperación.

Harmsen et al., 2011; Hayward et al., 2016), y se calculó la independencia de eventos de visita de cada una de las distintas especies presa seleccionadas durante el período de muestreo a partir de 1 hora entre fotocapturas de la misma especie o individuo:

Número de eventos independientes de *Dasyprocta punctata* Gray, 1842 (cotuza, Ecot), *Dasyopus novemcinctus* Linnaeus, 1758 (armadillo de nueve bandas, Earm), *Tayassu pecari* Link, 1795 (jabalí o pecarí de labio blanco, Ejab), *Pecari tajacu* Linnaeus, 1758 (coche de monte o pecarí de collar, Ecoc), *Odocoileus virginianus* Zimmermann, 1780 (venado de cola blanca, Even), *Mazaman temama* Geist, 1998 (cabro colorado, Ecac), *Mazama pandora* Merriam, 1901 (cabro bayo, Ecab), *Coniculus paca* Linnaeus, 1756 (tepezcuintle, Etep), *Crax rubra* Linnaeus, 1758 (faisán, Efai), *Meleagris ocellata* Cuvier, 1820 (pavo ocelado, Epav) y *Tapirella bairdii* Gill, 1865 (tapir centroamericano, Etap) (Tabla 4).

Además, se incluyeron los eventos independientes de visita de *Puma concolor* Linnaeus, 1771 (puma, Epum) como una covariable ecológica al ser una especie de depredador tope simpátrico. Con respecto a las covariables del equipo de muestreo (Tabla 5), se consideraron dos distintas marcas de trampas-cámara y 5 distintas formas de programación en campo para la toma de datos durante el período de estudio (Tabla 6).

Tabla 6

Marca y programación de trampas-cámara como covariables del equipo de muestreo

Valor	Marca	Captura	Resolución	Sensibilidad	Fotocapturas	Reacción
1	Cuddeback®	Video	20 M	Automática	N. A.	30 s
2	Bushnell®	Fotografía	8M	Alta	3	1 s
3	Bushnell®	Fotografía	14 M	Automática	1	1s
4	Bushnell®	Fotografía	14M	Automática	3	1 s
5	Bushnell®	Fotografía	20M	Automática	1	0.65 s

8.3.1.4 Modelos de ocupación

Se utilizó el software Presence® (versión 11.4, U.S. Geological Survey, Laurel, Maryland) para estimar la ocupación observada, probabilidad de ocupación y detectabilidad de la especie meta a partir del modelo nulo, es decir, en el que no se incorporaron valores de ninguna covariable (Hines, 2006), y se generaron modelos a partir de las covariables seleccionadas *a priori* (Tablas 2-5). La ocupación observada representa la proporción del hábitat muestreado donde ocurre la especie; la probabilidad de ocupación incorpora la probabilidad de detección como un parámetro adicional del modelo, con lo que se consideran aquellos individuos que estuvieron presentes, más no detectados durante el período de muestreo en el área de estudio (MacKenzie et al., 2006). Se utilizó el criterio para una sola temporada con la probabilidad de ocupación y la detectabilidad constantes para todos los modelos empleados.

Un supuesto para la estimación de ocupación asume que se trata de una población cerrada, es decir, que no cambia el número inicial de individuos durante el tiempo que duró el muestreo. Se generaron modelos que incluían cada covariable por separado y todas las combinaciones posibles de pares de covariables como variación de la ocupación, tanto con la detectabilidad constante como con la detectabilidad. Todos los modelos generados se compilaron con la función de efecto de las covariables en la ocupación y con la probabilidad de detección constante, ejemplo: ψ (covariable), p (constante) (50%) y se compilaron modelos con efecto de las covariables en la ocupación y con la probabilidad de detección con igual probabilidad entre ocasiones de muestreo, ejemplo: ψ (covariable), p (identidad completa) (50%).

Se seleccionaron los mejores 20 modelos con base al menor valor del Criterio de Información Akaike (AIC, por sus siglas en inglés). El AIC es un criterio de selección de modelos que se basa en el principio de la parsimonia o de probabilidad, selecciona los mejores modelos a partir de la menor cantidad de parámetros necesarios (Akaike, 1973). Todos los modelos empleados presentan un valor de AIC con base a los parámetros de cada uno y su información de covariables incluidas, y conforme se van generando más modelos, estos se comparan con el modelo con el AIC mínimo alcanzado mediante las diferencias entre cada valor de AIC de cada modelo (dAIC). Todos los modelos con

diferencias de AIC de menos de 2 ($dAIC < 2$) tienen un nivel sustancial de apoyo empírico, mientras los que tienen diferencias de entre 4 y 7 ($4 < dAIC < 7$) tienen sustancialmente menos apoyo, y los modelos con una diferencia de AIC mayor a 10 ($dAIC > 10$) no tienen ningún apoyo, o ninguna importancia de respuesta (Burnham & Anderson, 2002; McKenzie et al., 2006).

8.4 Recursos

8.4.1 Recursos humanos

Investigador: Carlos Alberto Gaitán Santos

Director de Escuela: Dr. Sergio Melgar Valladares

Asesor de Investigación e Institución: Lic. Manolo García Vettorazzi

Revisor de Investigación: Dr. Sergio Guillermo Pérez Consuegra

Revisor Docente: Dr. Pedro Pardo

Revisora Estudiantil: Br. Rosa Roldán

8.4.2 Recursos institucionales

Centro de Datos para la Conservación (CDC)

Centro de Estudios Conservacionistas (Cecon)

Consejo Nacional de Áreas Protegidas (Conap)

Fundación Defensores de la Naturaleza (FDN)

Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación (Fundaecco)

Grupo de Especialistas del Tapir (Tapir Specialists Group, TSG) –
Fundación Segré

Unidad de Biología, Parque Nacional Tikal

Personal del Parque Nacional Yaxhá Nakum Naranjo

9. RESULTADOS

9.1 Registro de presencia/ausencia de jaguares

Se obtuvieron 127 registros (eventos independientes) de presencia de jaguares en las 5 ZZNN muestreadas durante todo el período de muestreo: 95 para el conjunto de datos de PNMRA-BPDL (Jaguares en el corazón de la Selva Maya; Gonzáles-Castillo et al. 2018), 1 en PANAT, 0 en BPSMPZ, 12 para el BPDL, y 19 para el PNYNN. Se detectaron jaguares en 31 (59.6%) de los 52 sitios de muestreo (Tabla 7). En cuanto a las tablas de historiales de captura para ocasiones de muestreo de intervalos de diez días, se obtuvo un total de 95 registros válidos de presencia de jaguares. No se registró la presencia de jaguar en el 40.4% de las estaciones de muestreo; 2 estaciones registraron 7 ocasiones de presencia, 4 estaciones registraron 6 ocasiones, 3 estaciones registraron 5 ocasiones, 1 estación registro 4 ocasiones, 4 estaciones registraron 3 ocasiones, 9 estaciones registraron 2 ocasiones, 8 estaciones registraron solamente 1 ocasión de presencia, y en 21 estaciones no se detectó la presencia de la especie (Anexo 2).

Tabla 7

Número (N) y porcentaje (%) de estaciones de muestreo en que se detectaron jaguares y especies covariables ecológicas en zonas núcleo de la Reserva de la Biosfera Maya, Guatemala

	Jag	Cot	Arm	Jab	Coc	Ven	Cac	Cab	Tep	Fai	Pav	Tap	Pum
N	31	24	9	6	21	29	24	19	16	40	36	26	37
%	59.6	46.2	17.3	11.5	40.4	55.8	46.2	36.5	30.8	76.9	69.2	50.0	71.2

Jag: jaguar (*Panthera onca*); **Cot:** cotuza (*Dasyprocta punctata*); **Arm:** armadillo de nueve bandas (*Dasyopus novemcinctus*); **Jab:** jabalí (*Tayassy pecari*); **Coc:** coche de monte (*Pecari tajacu*); **Ven:** venado de cola blanca (*Odocoileus virginianus*); **Cac:** cabrito colorado (*Mazama temama*); **Cab:** cabro bayo (*Mazama pandora*); **Tep:** tepezcuintle (*Cuniculus paca*); **Fai:** faisán (*Crax rubra*); **Pav:** pavo ocelado (*Meleagris ocellata*); **Tap:** tapir centroamericano (*Tapirella bairdii*); **Pum:** puma (*Puma concolor*).

9.2 Análisis de Información Geográfica (AIG)

Se generaron 5 mapas de información geográfica para estimar los valores de las covariables de muestreo (Tabla 2) en el área de estudio: mapa de núcleos urbanos (Figura 3), mapa de cuerpos de agua (Figura 4), mapa de caminos principales (Figura 5), mapa de cobertura de bosque 2018 (Figura 6) y mapa de densidades de incendios forestales durante la época seca 2018 (Figura 7).

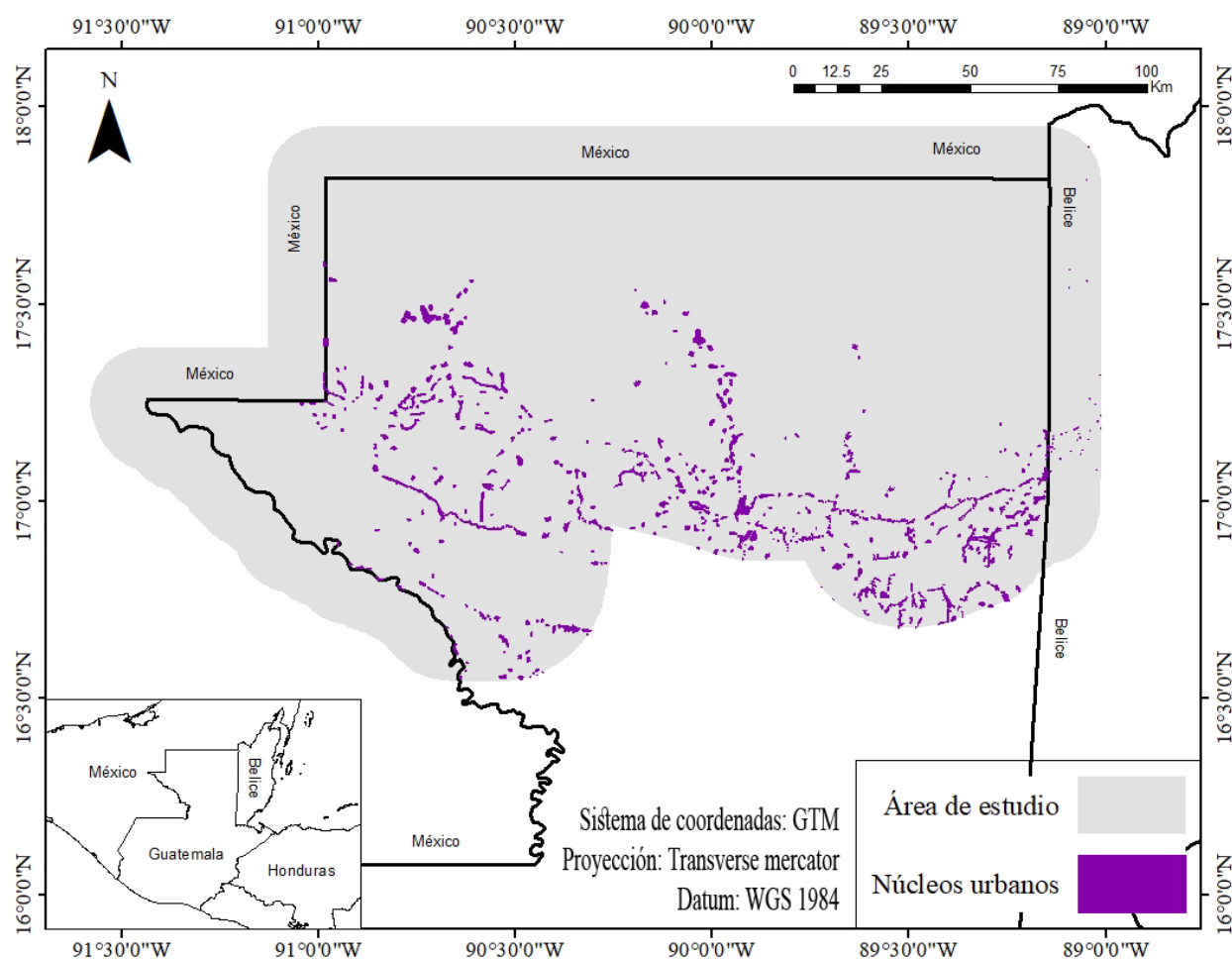


Figura 3. Mapa de núcleos urbanos dentro del área de estudio en la Reserva de la Biosfera Maya, Guatemala, y áreas vecinas de México y Belice. Fuente: elaboración propia a partir de datos disponibles en IGN (2018).

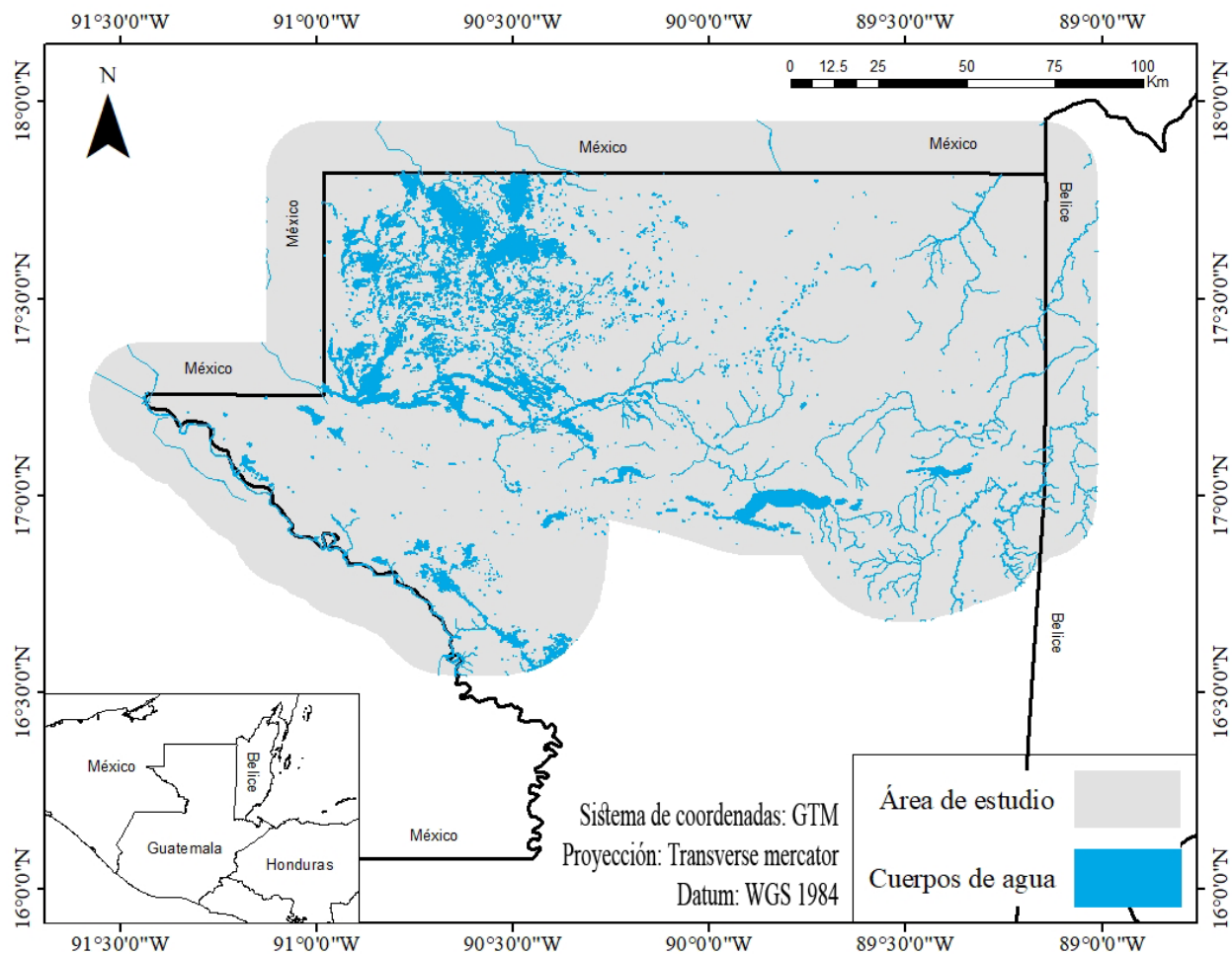


Figura 4. Mapa de cuerpos de agua dentro del área de estudio en la Reserva de la Biosfera Maya, Guatemala, y áreas vecinas de México y Belice. Fuente: elaboración propia a partir de datos disponibles en IGN (2018).

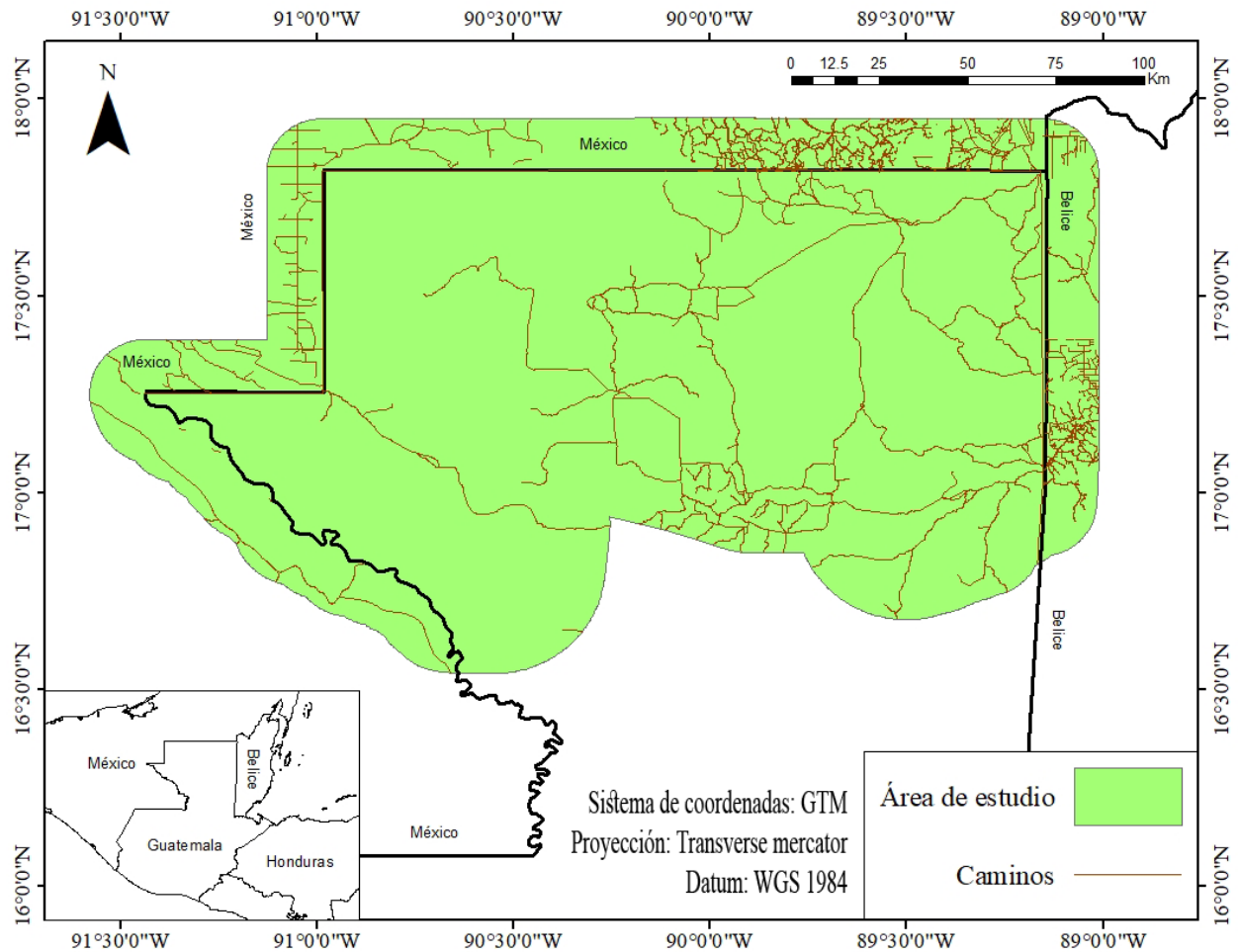


Figura 5. Mapa de caminos dentro del área de estudio en la Reserva de la Biosfera Maya, Guatemala, y áreas vecinas de México y Belice. Fuente: elaboración propia a partir de datos disponibles en IGN (2018).

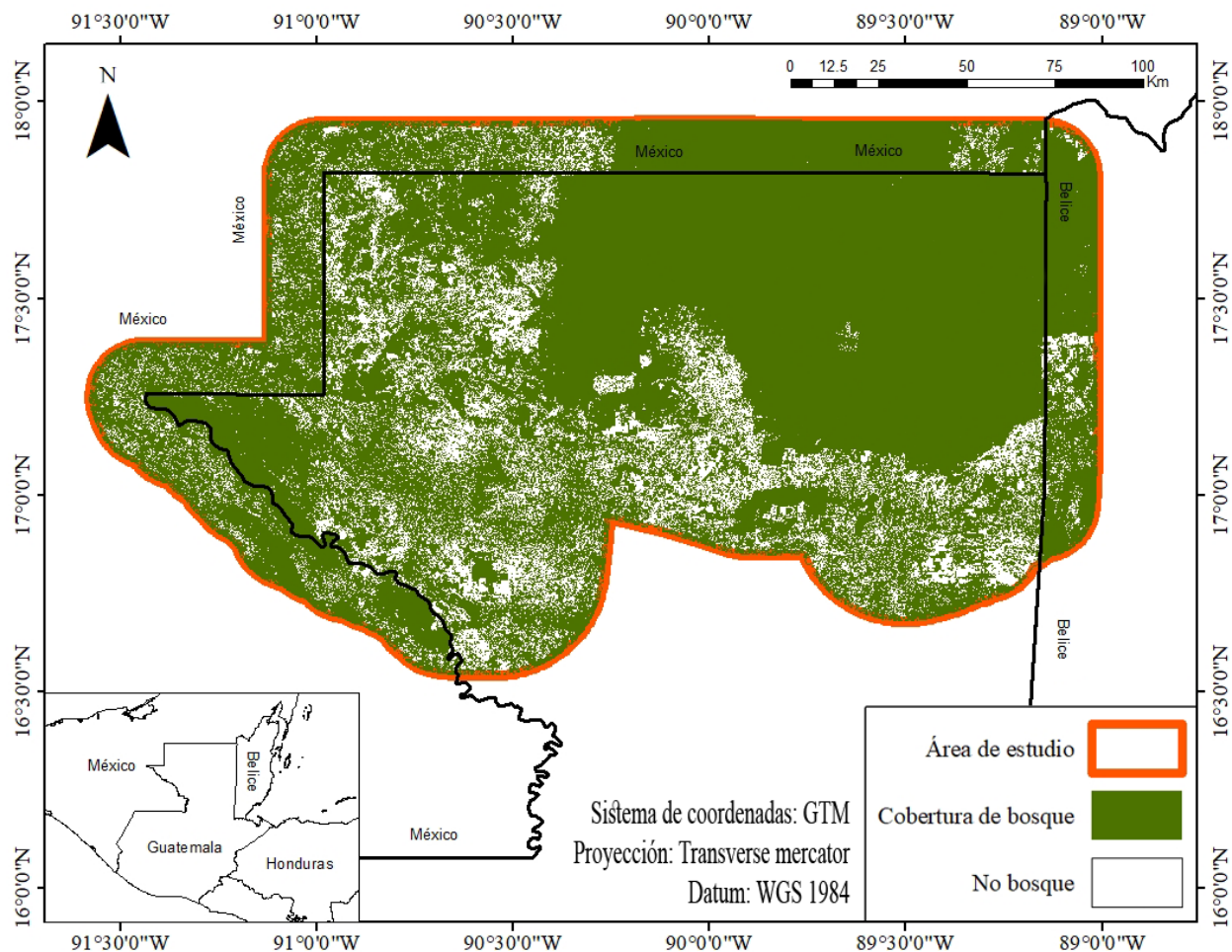


Figura 6. Mapa de cobertura de bosque durante la época seca 2018 dentro del área de estudio en la Reserva de la Biosfera Maya, Guatemala, y áreas vecinas de México y Belice. Fuente: elaboración propia a partir de los datos disponibles en Hansen et al. (2013).

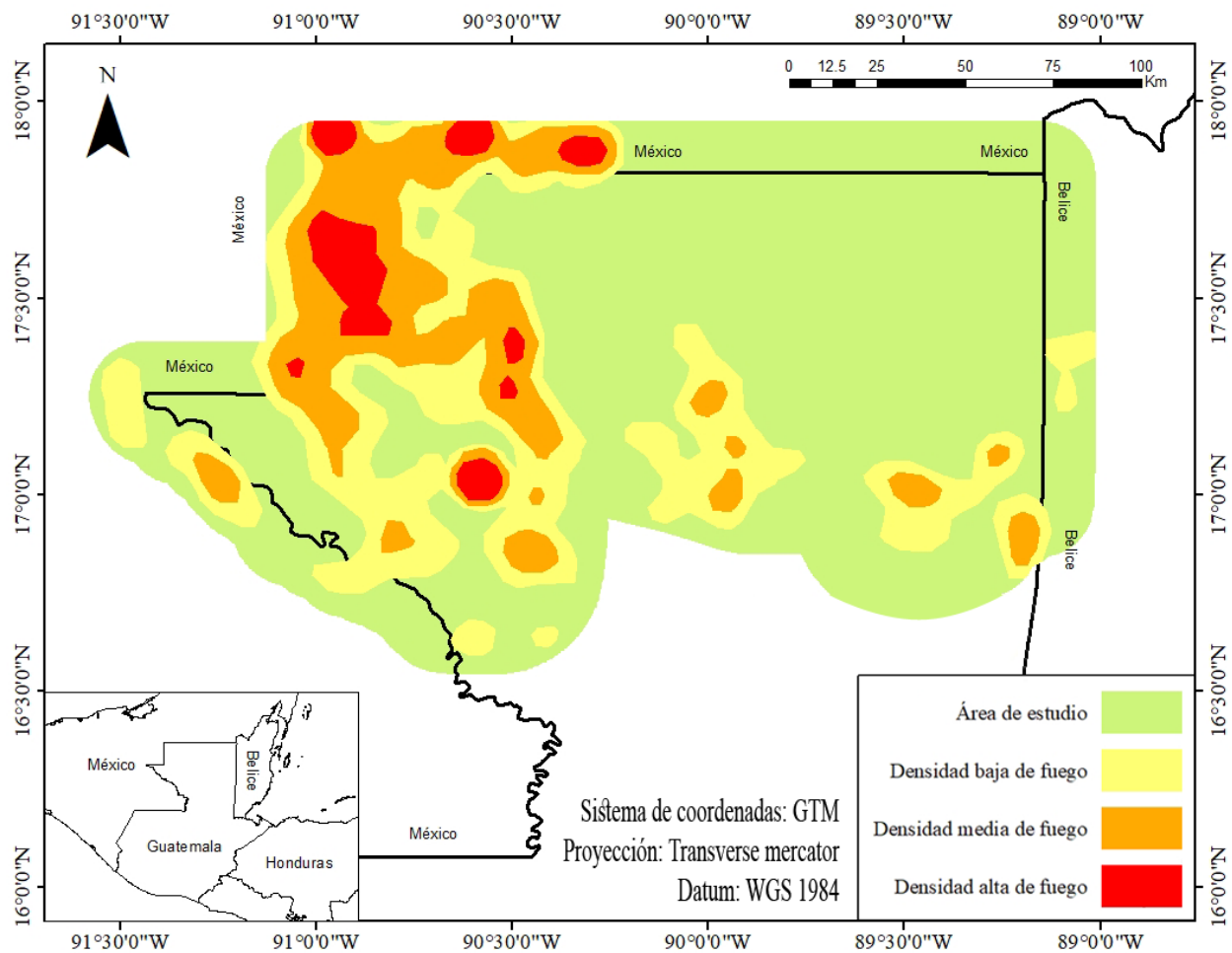


Figura 7. Mapa de densidades de incendios forestales durante la época seca 2018 en la Reserva de la Biosfera Maya, Guatemala, y áreas vecinas de México y Belice. Fuente: elaboración propia a partir de los datos disponibles en NASA (2018).

9.3 Modelos de ocupación

Se generaron 842 modelos de ocupación a partir del modelo nulo⁶ (sin información de covariables; Tabla 8) y a partir de las 29 covariables seleccionadas, empleando un distinto modelo para cada una de las covariables, y se generaron modelos empleando todas las combinaciones posibles entre pares de covariables. Se estimó la ocupación observada, la probabilidad de ocupación y la detectabilidad de jaguares en ZZNN de la RBM (Tabla 8)

Con respecto a los modelos de ocupación empleando covariables (Tablas 2-6) y pares de covariables, el mejor modelo incluye las covariables de Distancia a camino (Dcam) y Eventos de *M. ocellata* (Epav) " $\psi(Dcam+Epav), p(\cdot)$ ", lo cual sugiere que la ocupación del jaguar en zonas núcleo de la RBM está correlacionada de forma negativa con una mayor distancia a los caminos y de forma positiva con una mayor actividad de pavos ocelados (Figura 8).

Tabla 8

Estimaciones de la ocupación de jaguar *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) en zonas núcleo de la Reserva de la Biosfera Maya, Guatemala, 2018 con base al modelo nulo

Parámetro	Valor	Desviación estándar	Intervalo de confianza (95%)
Ocupación observada	0.59	-	-
Probabilidad de Ocupación (ψ)	0.59	0.07384	0.4695 – 0.7384
Probabilidad de Detección (p)	0.33	0.0297	0.2760 – 0.3919

⁶ Modelo nulo: Modelo empleado sin información de covariables.

Tabla 9

Mejores modelos de ocupación del jaguar, *Panthera onca* (Linnaeus, 1758), en Zonas Núcleo de la Reserva de la Biosfera Maya. AIC: Criterio de Información Akaike, dAIC: diferencia con el AIC del mejor modelo, AICwgt: peso de AIC, Mod. L: verosimilitud del modelo, k4: número de parámetros del modelo, -2log: -2 veces el logaritmo de probabilidad.

No.	Modelo ⁷	AIC	dAIC	AICwgt	Mod. L	k4	-2log
1	ψ (Dcam+Epav), ρ (.)	408.17	0	0.3614	1	4	400.17
2	ψ (Fcam+Epav), ρ (.)	409.07	0.9	0.2305	0.6376	4	401.07
3	ψ (Tbos+Epav), ρ (.)	410.94	2.77	0.0905	0.2503	4	402.94
4	ψ (Even+Epav), ρ (.)	411.63	3.46	0.0641	0.1773	4	403.63
5	ψ (Epav+Mcam), ρ (.)	411.66	3.49	0.0631	0.1746	4	403.66
6	ψ (Epav+Prog), ρ (.)	412.08	3.91	0.0512	0.1416	4	404.08
7	ψ (Dain+Epav), ρ (.)	413.94	5.77	0.0202	0.0559	4	405.94
8	ψ (Rpre+Epav), ρ (.)	414.86	6.69	0.0127	0.0353	4	406.86
9	ψ (Dagu+Epav), ρ (.)	415.02	6.85	0.0118	0.0325	4	407.02
10	ψ (Epav), ρ (.)	415.07	6.9	0.0115	0.0317	3	409.07
11	ψ (Ecot+Epav), ρ (.)	415.3	7.13	0.0102	0.0283	4	407.3
12	ψ (Earm+Epav), ρ (.)	415.37	7.2	0.0099	0.0273	4	407.37
13	ψ (Even+Efai), ρ (.)	415.41	7.24	0.0097	0.0268	4	407.41
14	ψ (Cagu+Epav), ρ (.)	415.41	7.24	0.0097	0.0268	4	407.41
15	ψ (Dcam+Ncam), ρ (.)	415.54	7.37	0.0091	0.0251	4	407.54
16	ψ (Dcam+Efai), ρ (.)	415.92	7.75	0.0075	0.0208	4	407.92
17	ψ (Epav+Ncam), ρ (.)	416.05	7.88	0.007	0.0194	4	408.05
18	ψ (Rtot+Epav), ρ (.)	416.12	7.95	0.0068	0.0188	4	408.12
19	ψ (Bcer+Epum), ρ (.)	416.13	7.96	0.0068	0.0187	4	408.13
20	ψ (Dnur+Dcam), ρ (.)	416.2	8.03	0.0065	0.018	4	408.2

⁷ El signo “+” en los modelos seleccionados representa qué par de covariables fueron empleadas en dichos modelos. El signo “.” en los modelos representa valores constantes con igual probabilidad entre ocasiones de muestreo. Ejemplo: ψ (covariable1 “+” covariable 2), ρ (“.”, identidad completa).

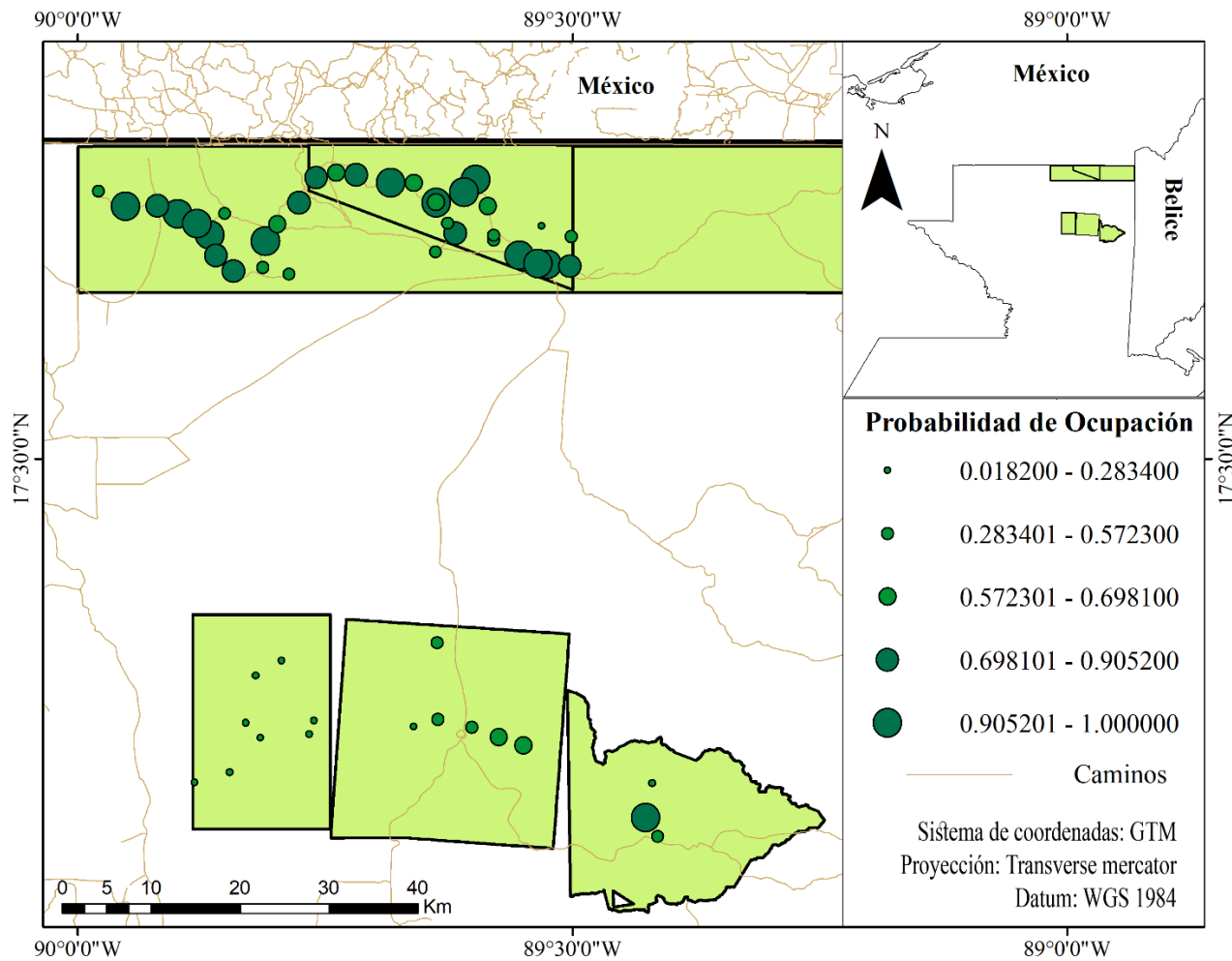


Figura 8. Probabilidad de ocupación de jaguares en zonas núcleo de la Reserva de la Biosfera Maya, Guatemala; con base al modelo usando las covariables distancia a caminos y eventos de pavo ocelado “ $\psi (D_{cam}+E_{pav}), p (.)$ ”. Fuente: elaboración propia.

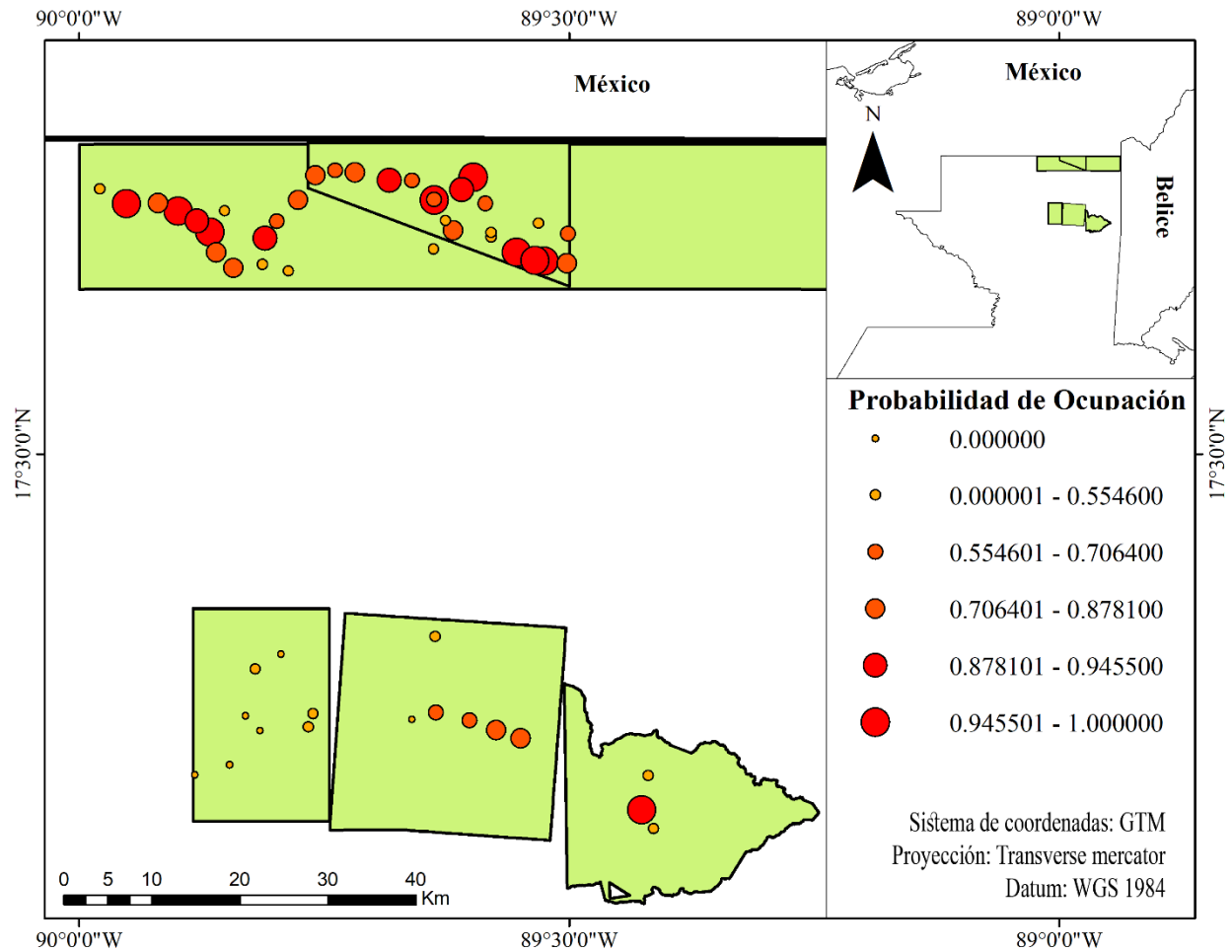


Figura 9. Probabilidad de ocupación de jaguares en zonas núcleo de la Reserva de la Biosfera Maya, Guatemala; con base al modelo usando las covariables “fuera del camino” y “eventos de pavo ocelado”, “ ψ (Fcam+Epav), ρ (.)”. Fuente: elaboración propia.

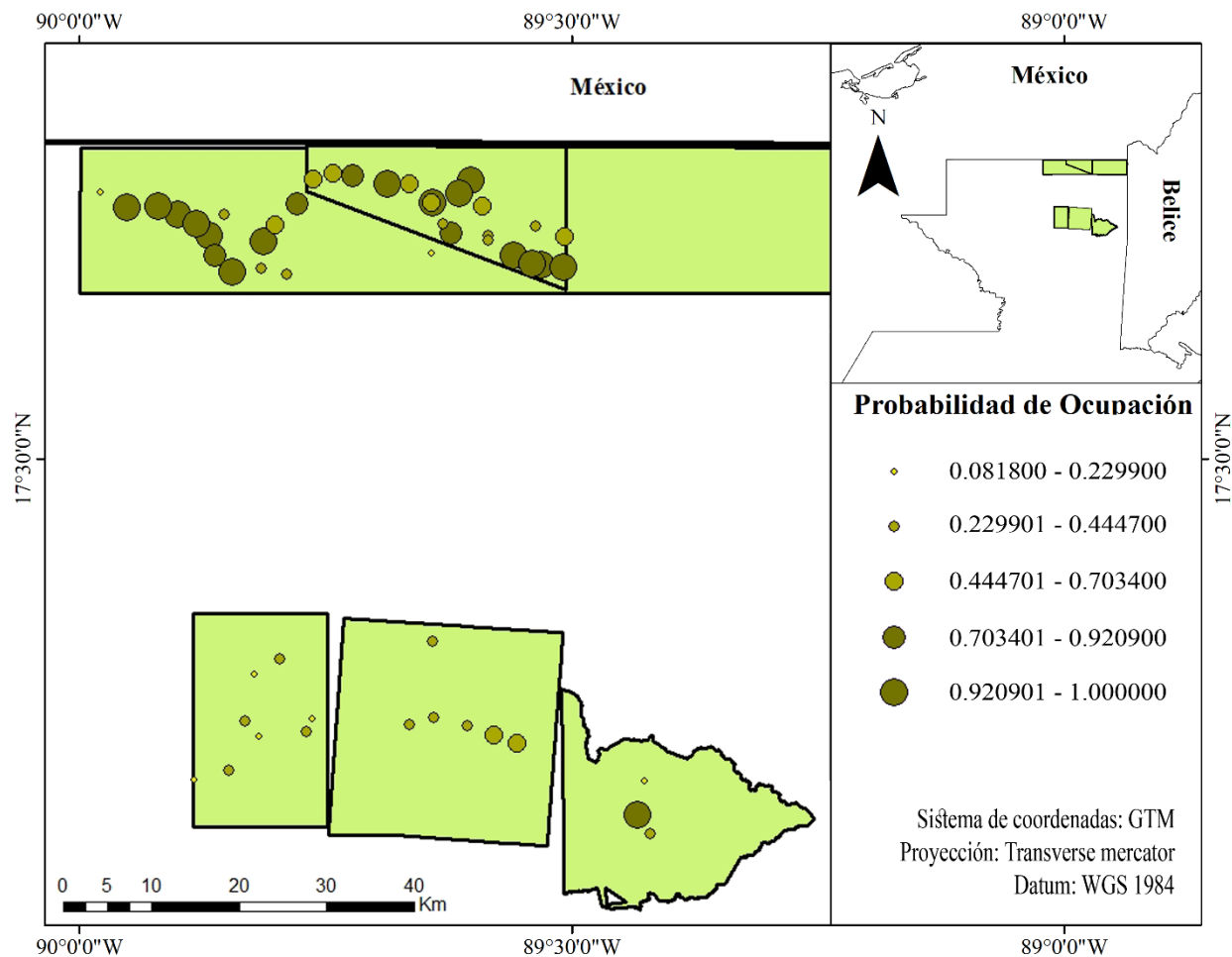


Figura 10. Probabilidad de Ocupación de jaguares en zonas núcleo de la Reserva de la Biosfera Maya, Guatemala; con base al modelo usando las covariables Tipo de bosque y Eventos de pavo ocelado " ψ (Tbos+Epav), p (.)". Fuente: elaboración propia.

10. Discusión

10.1 Registro de presencia/ausencia de jaguares

Con respecto al registro de presencia/ausencia de jaguares en ZZNN de la RBM, se detectaron 95 registros válidos de jaguares en el 59.6% de las estaciones de muestreo a partir de 9 ocasiones de muestreo de 10 días. Este porcentaje de estaciones de muestreo con detección de la especie se encuentra en el rango de porcentajes similares de sitios de muestreo reportados en otros estudios de ocupación de jaguares recientes, siendo mayor al reportado por Sollmann y colaboradores (2012) con un 31.1% (37 de 119 estaciones) de sitios de muestreo con detección de jaguares en los pastizales del Cerrado en Brasil con 5 ocasiones de muestreo de 16 días; al de Figel y colaboradores (2019) con un 36% (25 de 70 estaciones) de sitios de muestreo con detección de jaguares en el Caribe de Colombia en 9 ocasiones de muestreo de 4 semanas, al de Arroyo-Arce y colaboradores (2014) con un 44% (11 de 25 estaciones) de sitios de muestreo con detección de jaguares en Costa Rica sin ocasiones de muestreo especificadas; y menor pero similar al reportado por Rabelo y colaboradores (2019), con un 63% (15 de 24 estaciones) de sitios de muestreo con detección de jaguares en el bosque atlántico de Brasil en 4 ocasiones de muestreo de 1 a 4 días.

Tobler y colaboradores (2018) realizaron también un muestreo de ocupación de jaguares y otros mamíferos en el noreste de la RBM correspondiente a concesiones forestales de la ZUM con similar número de estaciones de muestreo (50 sitios de muestreo) a este estudio, pero no mencionan el porcentaje de sitios de muestreo con detección de la especie.

10.2 Análisis de Información Geográfica (AIG)

Con respecto a los distintos mapas generados con base a las covariables de muestreo, se obtuvo una valiosa aproximación a la estimación de las distintas distancias a núcleos urbanos, cuerpos de agua y caminos principales en la RBM (Figura 3-5). Sin embargo,

aún existen vacíos de información respecto a capas de información geográfica detallada para toda el área de estudio en cuanto a los cuerpos de agua existentes y su estacionalidad, disponibilidad de agua y dinámicas temporales (García et al., 2018); así como la densidad real de núcleos urbanos y existencia de caminos principales actualizados (en la ZUM principalmente), siendo ésta una limitante para realizar estimaciones más precisas en análisis posteriores a futuro en otras zonificaciones de la RBM como en la ZAM.

10.3 Modelos de ocupación

Con respecto a la probabilidad de ocupación (ψ), el valor estimado en este estudio ($\psi = 0.59$; desviación estándar: 0.07) se encuentra dentro del rango de valores de probabilidades de ocupación de jaguares en distintas áreas de la distribución de la especie. Dichos valores varían según el área de distribución o de la población de estudio, y según el método por el que fueron colectados los datos. Zeller y colaboradores (2011), a partir de entrevistas estimaron un valor de $\psi = 0.57$ en la costa atlántica de Nicaragua. A partir de fototrampeo, Sollmann y colaboradores (2012) estimaron un valor de $\psi = 0.54$ en el Parque Nacional Emas en Brasil; Tobler y colaboradores (2015) estimaron un valor de $\psi = 0.77$ en Madre de Dios en Perú; Roopsind y colaboradores (2017) y Boron y colaboradores (2018) estimaron un valor de $\psi = 0.42$ en Iwokrama Forest en Guyana y en el Valle Río Magdalena en Colombia, respectivamente; y, Silva y colaboradores (2018) estimaron un valor de $\psi = 0.69$ en el Parque Nacional Iguazú en Brasil. Además, Rabelo y colaboradores (2019) estimaron un valor de $\psi = 0.75$ en el bosque inundable del centro de Brasil a partir de transectos lineales.

Con respecto a la probabilidad de detección, el valor estimado en este estudio ($p = 0.33$; desviación estándar: 0.03), es similar a los valores estimados por otros autores en diferentes áreas de la distribución de la especie, y a partir de distintos métodos de colecta de datos. De igual forma, Zeller y colaboradores (2011), a partir de entrevistas estimaron un valor de $p = 0.28$ en la costa atlántica de Nicaragua. A partir de fototrampeo, Sollmann y colaboradores (2012) estimaron un valor de $p = 0.21$ en el Parque Nacional Emas en

Brasil; Tobler y colaboradores (2015) estimaron un valor de $p = 0.12$ en Madre de Dios en Perú; Roopsind y colaboradores (2017) estimaron un valor de $p = 0.03$ en Iwokrama Forest en Guyana; Boron y colaboradores (2018) estimaron un valor de $p = 0.26$ en el Valle Río Magdalena en Colombia; y, Silva y colaboradores (2018) estimaron un valor de $p = 0.18$ en el Parque Nacional Iguazú en Brasil. Figel y colaboradores (2019) estimaron un valor de $p = 0.28$ en el Caribe de Colombia; y, por Rabelo y colaboradores (2019) que estimaron un valor de $p = 0.26$ en el bosque atlántico de Brasil por medio de transectos lineales. Por otra parte, Sollmann y colaboradores (2011) estimaron valores de p para ambos sexos como parámetros distintos, calculando un valor de $p = 0.49$ y $p = 0.03$ para jaguares machos y hembras, respectivamente en los pastizales del Cerrado en Brasil.

Tanto los valores de probabilidad de ocupación y detección de jaguares colectados a partir de encuestas y transectos lineales por Zeller y colaboradores (2011), y Rabelo et al. (2019), respectivamente, son similares a los estimados en este estudio empleando fototrampeo. Sin embargo, los valores estimados a partir de encuestas pueden estar siendo sobreestimados debido a que la fuente de la información empleada (registros de presencia/ausencia) no proviene de observación directa o de fotocapturas.

Por otro lado, los datos obtenidos empleando transectos lineales a partir de rastros (excretas o huellas), a pesar de que la fuente sí se basa en evidencias físicas, el emplear este tipo de toma de datos puede subestimar la ocupación y detección de la especie meta al ser un método que requiera más esfuerzo y con incertidumbre en cuanto a la antigüedad y frecuencia de registros en una estación de muestreo (transectos). Además, en el caso de jaguares en áreas donde coexiste en simpatría con el puma, el utilizar huellas y excretas como rastros de presencia/ausencia representa un alto grado de errores como en algunos estudios (Taber et al., 1997; Farrel, Roman & Sunquist, 2000; Azevedo, 2008) si no se emplean métodos moleculares para confirmar que los rastros pertenecen a un jaguar o un puma (Polisar et al., 2003; Novack et al., 2005; Weckel, Giuliano & Silver, 2006).

En este sentido, el fototrampeo podría representar mayor fidelidad de los datos para la construcción de historiales de presencia/ausencia con períodos de tiempo bien determinados.

El estudio de la ocupación de jaguares empleando modelos con covariables del hábitat y ecológicas (como presas y otro depredador simpátrico) han sido objeto de estudio en distintas poblaciones de Mesoamérica y América del Sur (Petraça, 2010; Sollmann et al., 2012; Arroyo-Arce et al., 2014; Rabelo et al., 2019). En este estudio, el modelo que mejor explica la ocupación del jaguar comprende las covariables de Distancia a caminos (Dcam) y Eventos de pavo ocelado *M. ocellata* (Epav). En este sentido, los jaguares y pavos ocelados de las ZZNN de la RBM coinciden en la mayoría de los parámetros evaluados a partir del muestreo y las características del hábitat de las distintas estaciones de muestreo, principalmente en cuanto a la distancia a caminos.

Ávila-Nájera y colaboradores (2019) encontraron una asociación significativa en cuanto al uso del hábitat y patrones de actividad de jaguares con especies presas potenciales como *M. ocellata*, *D. novemcinctus*, *Didelphis spp.* (tacuacines), *M. temama*, *M. pandora*, *Nassua narica* Linnaeus, 1766 (pizote), *O. virginiana*, *P. tajacu*, *Leopardus pardalis* Linnaeus, 1758 (ocelote) y *C. rubra* en un bosque tropical de la Selva Maya en México, especies que según varios autores (Ceballos et al., 2005; Chávez et al., 2007; Chávez, 2010; Davis et al., 2010) han sido reportadas como importantes presas para los jaguares. En este estudio, 4 de estas especies (*D. novemcinctus*, *O. virginiana*, *C. rubra* y *M. ocellata*) son covariables de respuesta importante para la ocupación de jaguares en ZZNN de la RBM (Tabla 9), siendo *M. ocellata* la especie que más probablemente responda a los parámetros del hábitat al igual que los jaguares.

Novack y colaboradores (2005) a partir del análisis de excretas de jaguares en sitios con y sin cacería en la RBM, reportan a los medianos mamíferos en el 91 y 85 % de las excretas analizadas, respectivamente; donde *D. novemcinctus* representa la mayor biomasa consumida por jaguares en la RBM en ambos sitios con y sin cacería (25 y 39%, respectivamente) y las aves (Cracidae: *C. rubra*) representan un 9 %. Entre las otras especies presa que mayor se representan en la dieta del jaguar en estos sitios con y sin cacería en la RBM se encuentra *P. tajacu*, *N. narica* y *C. paca* en los sitios con cacería; y en los sitios sin cacería, *N. narica*, *O. virginianus*, *P. tajacu* y *T. pecari*. (Novack et al., 2005).

Foster et al. (2010) de igual forma, reportan en Belice (Selva Maya) a *D. novemcinctus*, *T. pecari*, *N. narica*, *C. paca*, *Potos flavus* Schreber, 1774 (micoleón), *M. temama* y *P. tajacu* como las presas que más están representadas en la dieta del jaguar a partir de la revisión de excretas en un bosque protegido; mientras que en un bosque no protegido, la dieta del jaguar consiste principalmente por *D. novemcinctus*, *Ovis aries* Linnaeus, 1758 (oveja doméstica), *N. narica*, *Bos Taurus* Linnaeus, 1758 (res), *P. tajacu*, *C. paca*, *Didelphis spp.*, y *M. temama*.

Por otro lado, las especies presa (*D. punctata*, *D. novemcinctus*, *O. virginianus*, *C. rubra* y *M. ocellata*) que más explican la ocupación de jaguares en este estudio comparten y difieren en algunas características en cuanto al uso del hábitat. *D. punctata*, *D. novemcinctus*, *O. virginianus* poseen la mayor distribución, ocurriendo desde Norte América hasta Sur América (Smythe, 1978; Tirira, 2007; Zimmerman, 1982; Mandujano et al., 2004). *C. rubra* se distribuye desde el sur de México y Centro América hasta Ecuador en Sudamérica (Vaurie, 1968), y para *M. ocellata* su distribución se restringe únicamente en la Península de Yucatán, siendo la RBM uno de los sitios prioritarios para su conservación (Gilpin & Soulé, 1986; Gallina et al., 2010; Kapichler et al., 2010).

D. punctata ocurre en bosques poco perturbados y con bajas densidades de depredadores grandes; es de hábitos mayormente diurnos y ocurre principalmente en bosques primarios, secundarios y riparios, así como en ambientes cercanos al borde y en ambientes cercanos a núcleos urbanos (Smythe, 1978; Tirira, 2007).

D. novemcinctus se considera una especie bastante generalista al ocurrir en muchos tipos de ambientes (bosques) como bosques altos y riparios, pastizales, humedales y áreas inundables, e incluso también en bosques perturbados cercanos a núcleos urbanos (Clark, 1951; Thomas, 1980; Zimmerman, 1982).

De igual forma, *O. virginianus* es una especie de ungulado que es catalogado como oportunista al ocurrir en una gran variedad de hábitats (McDonough et al., 2000; Mandujano et al., 2004). Debido a que es una especie ramoneadora, se le ha detectado principalmente en áreas con bastantes arbustos; sin embargo, gran parte de su dieta se basa en brotes, frutos, bellotas, hongos y pastos, por lo que las áreas abiertas como los

senderos y las aguadas son sitios de bastante uso por parte de esta especie (Mandujano et al., 1994, 2004; Weber, 2005, 2014).

Según Baur, (2008), *C. rubra* y *M. ocellata* no difieren en cuanto a la ocurrencia en distintos tipos de bosques altos o bajos (Tbos), y en cuanto al uso de los estratos del bosque, *C. rubra* presenta un 32 % de ocurrencia en el suelo del bosque (sobre caminos o fuera de los caminos) y un 59 % de ocurrencia en el dosel; mientras que *M. ocellata* presenta 89 % en el uso del estrato del suelo. *M. ocellata*, en época reproductiva, tiende a usar de manera regular los caminos y claros. Por otro lado, *M. ocellata* concurre mayoritariamente en ambientes abiertos y perturbados, principalmente en cultivos agrícolas rodeados de bosques densos (González et al., 1996). Ambos, *C. rubra* y *M. ocellata* representan para los ecosistemas donde habitan un importante regenerador de bosques al ser dispersores importantes de semillas (Baur, 2008; López et al., 2014).

La distancia a caminos (Dcam), siendo la covariable de muestreo que más explica la ocupación de jaguares en ZZNN de la RBM, influye en una alta correlación entre una mayor ocupación de jaguares a una menor distancia de los caminos, y en un sentido más significativo, que la estación de muestreo (trampa cámara) esté sobre el camino. Al igual que Ávila-Nájera y colaboradores (2019) y otros autores que reportan una mayor actividad de la especie sobre caminos o senderos (Maffei et al., 2004; Harmsen et al., 2010), debe interpretarse este dato en función del uso del hábitat de la especie, debido a que en las áreas muestreadas en el área de estudio de esta investigación, los caminos no representan mayor amenaza para los jaguares y al resto de la fauna silvestre al ser caminos no pavimentados y con muy bajo tráfico, además de ser ambientes poco perturbados y rodeados de cobertura vegetal densa (Figura 8).

A diferencia de otras áreas dentro de la RBM fuera de ZZNN, los caminos sí pueden representar una seria amenaza al estar cerca de núcleos urbanos, desprovistos de cobertura boscosa densa, y con alto tráfico. En este sentido, los caminos no pavimentados dentro de áreas protegidas como las ZZNN de la RBM, representan los sitios donde los jaguares son detectados con mayor probabilidad (covariables del equipo de muestreo), y no los sitios ocupados o no ocupados (covariables de ocupación); es decir, el no detectar jaguares en sitios fuera de los caminos no inferirá en que el sitio esté

o no esté ocupado por los jaguares. Por otro lado, la baja detectabilidad de jaguares en el BPSMPZ y en el PANAT (Figuras 8-10) pueda deberse a que las estaciones de muestreo consistían en sitios fuera de los caminos (Fcam), por lo que la estimación de la probabilidad de ocupación según dicha covariable es muy baja al ser ambientes poco visitados o frecuentados por jaguares (Figura 9, Maffei et al., 2004; Harmsen et al., 2010).

La mayoría de los registros se obtuvieron en el PNMRA y el BPDFL, donde la mayoría de estaciones de muestreo poseen entre un 90.5201 – 100; 94.5501 – 100; y entre un 92.0901 – 100 % de probabilidad de ocupación según los 3 mejores modelos de ocupación (que incluyen las covariables Dcam+Epav, Fcam+Epav, Tbos+Epav) (Figuras 8-10). No se detectaron jaguares en el BPSMPZ. Según los modelos ψ (Fcam+Epav), p (.) (Figura 9) y ψ (Tbos+Epav), p (.) (Figura 10), existe entre un 0.0001 – 55.46 y un 22.9901 – 44.4700 % de probabilidad de ocupación para 3 y 4 estaciones de muestreo, respectivamente.

Sin embargo, la presencia de jaguar en el BPSMPZ ha sido confirmada recientemente por García y colaboradores (2020) a partir de un muestreo de fototrampeo durante la época seca del año 2016 en una de las mismas estaciones de muestreo (límite suroeste del BPSMPZ) de este estudio, y a la menor distancia de la deforestación o distancia al borde (Dbor). Esto sugiere que, tanto en el BPSMPZ y en el PANAT (un registro de jaguar en 14 estaciones de muestreo; con al menos 1,260 noches/días trampa durante la época seca del 2018) la poca detectabilidad de jaguares pudiera estar asociada a factores netamente antrópicos, como la cercanía a núcleos urbanos, o actividades humanas (turismo y/o cacería) que no han sido medidas en este estudio.

Además, ambas áreas (BPSMPZ y PANAT) a pesar de mantener su cobertura de bosque en la gran mayoría de su extensión, al estar en los límites con la ZAM de la RBM y la cercanía a núcleos urbanos e incendios forestales pudiesen estar teniendo consecuencias directas para la poca detectabilidad de jaguares, por lo que el control y vigilancia, sumado a más esfuerzo de monitoreo de fauna debe implementarse en dichas áreas.

Con respecto al PNYNN, a pesar de también estar en el sur de la RBM cercana a las presiones antrópicas similares del BPSMPZ y PANAT, la probabilidad de ocupación de

jaguares según los tres mejores modelos en una de las tres estaciones de muestreo empleadas en esa ZZNN, la probabilidad de ocupación de jaguares es mayor al 90 % (Figuras 8-10). Dicha estación de muestreo corresponde a un cuerpo de agua permanente (Río Holmul) de gran afluente en el que, según sus características físicas, aparte de la disponibilidad de agua permanente que aumenta la probabilidad de ocupación de jaguares (Figel et al., 2019), pudiera representar también para la especie un sitio de paso al igual que un camino no pavimentado, al ser un área abierta a ambos lados del afluente de agua.

En comparación con los sitios de muestreo del BPSMPZ y PANAT (fuera de los caminos y alejados de los cuerpos de agua; Fcam), esta estación de muestreo (JAG50) en particular del PNYNN representa para los jaguares un sitio de mayor uso del hábitat por la especie por sus características físicas (asociado a la detección) y no un sitio con más o con menos ocupación. En este sentido, las características del hábitat responden a una mayor probabilidad de uso por los jaguares en función del uso del hábitat, y las características ecológicas (actividad de presas, tipo de bosque, presencia de otro depredador) sí pudiesen representar para los jaguares una mayor o menor probabilidad de ocupar los sitios (Arroyo-Arce et al., 2014; Rabelo et al., 2019). Por otro lado, con respecto a las covariables del equipo de muestreo, a pesar que 4 de los mejores 20 modelos (Tabla 9) consideran al menos una covariable del equipo de muestreo, no representan importancia ecológica para la especie debido a que la marca de la cámara (Mcam), la programación (Prog) y el número de cámaras (Ncam) empleado para este estudio no posee una correlación de ningún tipo con los eventos de captura de jaguares (historial de captura), por lo que se desestiman estos modelos y estas covariables.

Con respecto a *M. ocellata* como especie potencial de presa y como covariable que más probablemente esté explicando la probabilidad de ocupación de jaguares en este estudio, no se ha estudiado directamente la interacción entre estas dos especies. La distribución de *M. ocellata* está restringida a la península de Yucatán, donde su hábitat está constituido principalmente en toda la SM y en toda la RBM en Guatemala (Steadman et al., 1979). Los pocos estudios de dieta de jaguares en la Península de Yucatán y los principales a nivel de toda la distribución de la especie se han centralizado en determinar

especies de mamíferos medianos y grandes a partir de la identificación de pelos por medio de revisión de excretas (Novack et al., 2005; Foster et al., 2010), donde otros grupos de presas como las aves, reptiles y otros mamíferos pequeños, no son determinados hasta el nivel de especie (Estrada, 2008; Núñez et al., 2000; Weckel et al., 2006; Harmsen et al., 2011; Hayward et al., 2016; Perilli et al., 2016).

Debido a que esta metodología no ha sido aplicada para la determinación de especies de aves a partir de revisión de plumas u otras estructuras en excretas de forma minuciosa, la dieta de los jaguares puede estar subestimada al no existir detalles sobre qué especies de aves y en qué porcentaje o proporción son consumidas por los jaguares en todo el rango de distribución de la especie.

De acuerdo con un estudio a largo plazo de McNab y colaboradores (2019) en la ZUM de la RBM, la preferencia en la dieta del jaguar se traslapa con la preferencia de dieta de las comunidades humanas asentadas en dicha zonificación de la RBM. Esto debido a que, según datos sobre cacería obtenidos de dichas comunidades, las especies cinegéticas de mayor importancia y preferencia por los cazadores son el *C. paca*, *M. temama*, *M. pandora*, *O. virginianus*, *T. pecari*, *P. tajacu*, *D. novemcinctus*, *C. rubra*, *Ortalis vetula* Wagler, 1830 y *M. ocellata*.

Esto pudiese tener consecuencias para futuros estudios de la probabilidad de detección de jaguares en otras áreas de la RBM como en la ZUM y ZAM, debido a que los caminos principales no pavimentados en estas áreas también pudieran tener mayor probabilidad de ocupación por parte de jaguares y sus principales presas y estarían siendo transitados también por cazadores y extractores de productos forestales ilegales donde el muestreo a partir de trampas-cámara pudiese representar un riesgo al existir antecedentes de la pérdida de este equipo en la RBM (Kawanishi, 1995; Polisar et al., 1998; Novack, 2003; García-Anleu et al., 2005, 2015; García et al., 2019, 2020).

Por otro lado, McNab y colaboradores (2019) mencionan a *M. ocellata* como una de las especies presa del jaguar (y cinegética, preferida por cazadores) con una relación positiva con la distancia a una de las comunidades de la ZUM, y el registro (detección) de la abundancia; es decir, a una a mayor distancia de las comunidades, mayor abundancia de *M. ocellata*. Además, McNab y colaboradores (2019) también reportan que

la presencia y abundancia de otras especies presa importantes para el jaguar e igualmente preferidas por cazadores (*T. pecari*, *O. virginiana*, *M. temama* y *P. tajacu*) se ven afectadas de forma negativa con la proximidad a las comunidades humanas, donde ciertas especies altamente móviles (*T. pecari* y *P. tajacu*) no son detectadas, y otras especies (*C. rubra* y *O. virginianus*) son detectadas solo en los sitios más alejados de las comunidades, resultados que son consistentes con otros estudios (Bodmer et al., 1994; Carillo et al., 2000; Peres, 2000; Peres & Lake, 2003) para el jaguar en las áreas periféricas del PANAT, a diferencia de la parte central (centro turístico) que es regularmente bien patrullada.

En este sentido, la poca detectabilidad de jaguares y sus principales presas en ZZNN en el sur de la RBM pudiera estar representando un síndrome ecológico negativo a pesar de mantener la cobertura boscosa, tal como el síndrome del bosque vacío o de defaunación, en el que la cobertura de bosque en ZZNN del sur de la RBM no garantiza la integridad ecológica de la RBM (García et al., 2019).

Según McCann (2015) y García y colaboradores (2019) la integridad ecológica de áreas protegidas como la RBM se relaciona con el grado de accesibilidad a las distintas áreas, donde las ZZNN núcleo del norte de la RBM como el BPDFL y el PNMRA, contribuyen a una mayor integridad ecológica en la RBM en comparación con las ZZNN del sur: BPSMPZ, PANAT y PNYNN. Según los mejores tres modelos (Figuras 8-10) la probabilidad de ocupación de jaguares en las ZZNN del sur de la RBM es bastante baja, al igual que García y colaboradores (2019) reportan una baja probabilidad de ocupación para el tapir centroamericano (*T. bairdii*), principalmente para el BPSMPZ, donde en este estudio no se reportó ningún evento de presencia de la especie meta, por lo que se hace evidente la urgencia de fortalecer la administración y manejo de estas tres ZZNN del sur de la RBM.

Los altos valores de registros independientes de presencia, ocupación observada y estimada de los dos mamíferos terrestres de mayor talla de la Selva Maya, el jaguar y el tapir centroamericano en ZZNN del norte de la RBM, están representando la alta integridad ecológica de dichas áreas, mientras en los bajos valores de registros y de

probabilidades de ocupación y detección estimadas en ZZNN del sur de la RBM, podrían representar una baja integridad ecológica.

La estimación de la ocupación de jaguares en ZZNN de la RBM es explicada tanto por covariables del muestreo (distancias a caminos, agua, fuego, etc.) como por covariables de importancia ecológica (eventos de presas y tipos de bosque). A pesar de que las dos covariables que más explican esta ocupación para jaguares corresponden a una menor distancia de los caminos y a una mayor actividad de *M. ocellata*, la distancia a cuerpos de agua y el tipo de bosque, así como la actividad de otras especies son también factores ecológicos que deben ser analizados con más detalle en estudios posteriores.

En el caso de *D. novemcinctus*, *O. virginiana* y *C. rubra* que han sido detectadas en excretas de jaguares en bosques con y sin perturbación (Novack et al., 2005; Foster et al., 2010) y que en este estudio representan covariables de respuesta para la ocupación de jaguares; que sean de las presas preferidas por cazadores de comunidades en la RBM (ZUM, en medio de las zonas muestreadas) pudiese tener implicaciones para la conservación del jaguar en las ZZNN a partir del uso de los caminos no pavimentados por cazadores. Esto debido a que al encontrar evidencia que estas especies son detectadas en mayores abundancias a una mayor distancia de las comunidades, existe el riesgo de que cazadores por la búsqueda de estas presas, se adentren en ZZNN para el aprovechamiento de estas especies y representen un riesgo para la ocupación y detección de jaguares en las ZZNN al incrementar la perturbación en las áreas.

Por otro lado, a pesar de no tomar en cuenta el turismo y la cacería como covariables en este estudio, estas actividades humanas podrían representar también un factor negativo dentro de ZZNN de la RBM basándose en observaciones previas como la poca detectabilidad de especies altamente móviles como *T. pecari* y *P. tajacu* en sitios altamente visitados como el PANAT (McNab et al., 2019), y por observaciones en este estudio por la poca detectabilidad de estas especies y de jaguares en ZZNN del sur de la RBM (BPSMPZ, PANAT), por lo que se recomienda evaluar el impacto real del turismo y la cacería en estas zonas y sus consecuencias para la detectabilidad y estimación de abundancias de estas especies altamente sensibles.

Es necesario incrementar los esfuerzos de control y vigilancia en las ZZNN del sur de la RBM debido a la incidencia en la pérdida de equipo de trampas-cámara en estas zonas, sugiriendo la presencia de actividades ilegales. La RBM representa para el jaguar y una de las áreas de mayor importancia en todo el rango de su distribución para su conservación, por lo que más esfuerzos de muestreo en más áreas de la RBM con más variables de muestreo y ecológicas deben ser implementados, para una mejor gestión y administración de todas las distintas zonificaciones para asegurar la integridad ecológica y la viabilidad de las poblaciones de fauna silvestre y sus principales componentes abióticos como los cuerpos de agua.

11. CONCLUSIONES

Se estimó una ocupación observada de jaguares en ZZNN de la RBM a partir del modelo nulo sin información de las covariables de estudio de 0.59.

Se estimó una probabilidad de ocupación de $\psi = 0.59$ (desviación estándar: 0.07; intervalo de confianza: 0.47 – 0.74) y una probabilidad de detección $\rho = 0.33$ (desviación estándar: 0.03; intervalo de confianza: 0.28 – 0.39) de jaguares en ZZNN de la RBM.

El mejor modelo (con menor valor AIC) para la estimación de la probabilidad de ocupación del jaguar en ZZNN de la RBM es el que contempla las covariables “distancia a los caminos” y “eventos totales” de *M. ocellata* (Dcam + Epav).

El segundo y tercer modelos con menores valores de AIC para la estimación de la probabilidad de ocupación del jaguar contemplan otras dos covariables de importancia ecológica, como la poca detectabilidad de jaguares fuera de los caminos (Fcam) y el tipo de bosque muestreado, siendo el bosque alto donde más registros de pavo ocelado y de jaguar se obtuvieron.

De acuerdo con los modelos generados con menores valores AIC, la frecuencia de los registros de las especies de importancia ecológica para el jaguar como covariables de respuesta a la probabilidad de ocupación en ZZNN de la RBM son *M. ocellata*, *D. novemcinctus*, *M. temama*, *O. virginianus*, *P. tajacu*, *C. rubra* y *P. concolor*.

12. RECOMENDACIONES

Sugiero incentivar el levantamiento de información geográfica de uso público sobre los cuerpos de agua y caminos principales, existentes en la RBM para realizar modelados ecológicos con valores de covariables más exactos.

Sugiero también incrementar los estudios de monitoreo de fauna y de jaguares en las ZZNN en el sur de la RBM, en especial en el BPSMPZ y el PANAT debido a que, a pesar de que ambas áreas mantienen su cobertura boscosa, la frecuencia de fotocaptura de jaguares en estas áreas es muy baja.

Es necesario realizar estudios de dieta de jaguares en los que se incluyan y determinen las especies de aves empleando métodos moleculares. La cuantificación de las presas puede estar subestimada al incluir solo especies de mamíferos de tamaño mediano y grandes, o al solo centrarse en el análisis de pelos en muestras de excretas, y no especificando otros indicios de presencia de especies de aves.

De acuerdo con los resultados de este estudio, la integridad ecológica de la RBM se relaciona con la accesibilidad a las áreas, por lo que se recomienda el fortalecimiento en las ZZNN del sur de la RBM, así como mantener la integridad ecológica en las ZZNN del norte de la RBM.

Los datos indican que es importante restringir al máximo las actividades humanas en el BPDFL y el PNMRA para no atentar contra la integridad ecológica de dichas ZZNN de la RBM, al ser las áreas con mayores valores de registros de presencia, ocupación observada y probabilidad de ocupación y detección de jaguares.

El BPSMPZ, el PANAT y el PNYNN al sur de la RBM son las áreas con menores valores de registros de presencia y probabilidades de ocupación y detección de

jaguares, probablemente debido a una mayor influencia antrópica, por lo que se sugiere fortalecer la administración y manejo de integral de esas zonas.

A los actores dentro de la RBM (Centro de Estudios Conservacionistas, Consejo Nacional de Áreas Protegidas, Fundación Defensores de la Naturaleza, GIZ, Instituto de Antropología e Historia, Wildlife Conservation Society, y otros): evaluar el impacto de actividades humanas dentro de ZZNN de la RBM, como la visitación turística, proyectos arqueológicos, tráfico en caminos no pavimentados, extracción de recursos forestales, incendios provocados, cacería, uso del agua, y contrastarlo con presencia y abundancias de los elementos de conservación a nivel de especies y de ecosistemas.

Es importante integrar a las comunidades cercanas a las ZZNN de la RBM en el monitoreo y conservación de la fauna silvestre a partir de programas de educación ambiental para sumar esfuerzos en el uso responsable de los recursos naturales de la RBM.

Se debe promover el resguardo a largo plazo de las ZZNN de la RBM y otras áreas protegidas de México y Belice, trabajando de la mano con los tomadores de decisiones para asegurar la integridad ecológica y viabilidad de las poblaciones de fauna silvestre de toda la Selva Maya.

Finalmente, recomiendo un esfuerzo por incrementar la participación de parte de los administradores de áreas de la RBM en proyectos multidisciplinarios y transnacionales para promover una protección y conservación de poblaciones de fauna silvestre a escala regional para la administración y gestión de las áreas protegidas del norte de Guatemala, sur de México y Belice que conforman la Selva Maya como un continuo de bosque y no como complejos de áreas aisladas e independientes.

13. REFERENCIAS

- Akaike, H. (1973). Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. En B. N. Petrov, & F. Csáki (Eds.). *Second International Symposium Theory*. (pp 267-281). Akademiai Kiado, Budapest, Hungría.
- Aranda, M. (2000). *Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México*. Instituto de Ecología A.C. Xalapa, Veracruz, México.
- Aranda, M., & Sánchez-Cordero, V. (1996). Prey Spectra of Jaguar (*Panthera onca*) and Puma (*Puma concolor*) in Tropical Forests of México. *Studies in Neotropical Fauna & Environment*, 31, 65- 67.
- Arroyo-Arce, S., Guilder, J., & Salom-Pérez, R. (2014). Habitat features influencing jaguar *Panthera onca* (Carnivora: Felidae) occupancy in Tortuguero National Park, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 62(4), 1-10.
- Ávila-Nájera, D. M., Lazcano-Barrero, M. A., Chávez, C., Pérez-Elizalde, S., Tigar, B., & Mendoza, G. D. (2019). Habitat use of jaguar (*Panthera onca*) in a Tropical forest in northern Quintana Roo, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90, 1-11.
- Azevedo, F. C. C. (2008). Food habits and livestock depredation of sympatric jaguars (*Panthera onca*) and pumas in the Iguacu National Park area, South Brazil. *Biotropica*, 40, 494-500.
- Baldizón, F. (2004). *El impacto causado por actividades humanas sobre la composición y distribución de las poblaciones de peces a orillas del Lago Petén Itza' (Tesis de licenciatura)*. Universidad del Valle de Guatemala, Guatemala.
- Barrios, M. (1999). *Las mariposas Hesperidae (Insecta: Lepidoptera) de Bethel, La Libertad, Petén: taxonomía, diversidad, historia natural y biogeografía (Tesis de licenciatura)*. Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
- Baur, E. H. (2008). *Structure of lowland Neotropical galliform bird guild (Tesis de maestría)*. University of Florida, USA.

- Boron, V., Xofis, P., Link, A., Payan, E., & Tzanopolus, J. (2018). Conserving predators across agricultural landscapes in Colombia: habitat use and space partitioning by jaguars, pumas, ocelots and jaguarundis. *Oryx*, 1-10.
- Brown, D. E., & López-González, C. A. (2001). *Borderland jaguars: tigres de la frontera*. University of Utah Press, Utah, USA.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Multimodal Inference*. Springer-Verlag, New York, USA.
- Cardillo, M., Mace, G. M., Jones, K. E., Bielby, J., & Bininda-Emonds, O. R. (2005). Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science*, 309(5738), 1239-1241.
- Castañeda, F. (2009). *Datos preliminares sobre la distribución del jaguar (Panthera onca), el estado de sus especies presa, y el conflicto felinos-ganadería en La Moskitia hondureña (Informe técnico)*. Wildlife Conservation Society, Honduras.
- Cat Specialist Group [CatSG]. (2019). Jaguar *Panthera onca*. Recuperado el 08 de julio de 2019, de <http://www.catsg.org/index.php?id=95>
- Ceballos, G., Chávez, C., & Zarza, H. (2011). *El Jaguar en México*. Alianza WWF/Telcel Conanp, UNAM, Servicios Ecológicos y Científicos, México.
- Ceballos, G., Chávez, C., Rivera, A., Manterola, C. & Wall, B. (2002) Tamaño poblacional y conservación del jaguar en la reserva de la biosfera Calakmul, Campeche, México. En R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson, & A. Taber (Eds.). *El Jaguar en el Nuevo Milenio*. (pp 403-417). Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, México.
- Ceballos, G., Chávez, C., Zarza, H., & Manterola, C. (2005). Ecología y conservación del jaguar en la región de Calakmul. *Biodiversitas*, 62, 1-7.
- Centro de Estudios Conservacionistas [Cecon]. (1996). *50 áreas de interés especial para la conservación en Guatemala*. Centro de Datos para la Conservación, Centro de

- Estudios Conservacionistas (CDC-CECON) y The Nature Conservancy (TNC). Guatemala: Autor.
- Chávez, C. (2010). *Ecología y conservación del jaguar (Panthera onca) y puma (Puma concolor) en la región de Calakmul y sus implicaciones para la conservación de la península de Yucatán (Tesis de doctorado)*. Universidad de Granada, España
- Chávez, C., Ceballos, G., & Amín, M. (2007). Ecología poblacional del jaguar y sus implicaciones para su conservación en la Península de Yucatán. En G. Ceballos, C. Chávez, R. List & H. Zarza (Eds.), *Conservación y manejo del jaguar en México, estudios de caso y perspectivas*. (pp. 91-100) Conabio/UNAM, México.
- Clark, W. K. (1951). Ecological life history of the armadillo in the eastern Edwards plateau region. *The American Midland Naturalist*, 46, 337-38.
- Conde, D. A., Colchero, F., Zarza, H., Christensen, N. L., Sexton, J. O., Manterola, C., . . . Ceballos, G. (2010). Sex matters: Modelling male and female habitat differences for jaguar conservation. *Biological Conservation*, 143(9), 1980-1988.
- Congreso de la República de Guatemala. (1990). *Decreto Legislativo 5-90, Ley que declara Área Protegida "Reserva Maya" del Departamento de El Petén*. Congreso de la República de Guatemala, Guatemala.
- Consejo Nacional de Áreas Protegidas [Conap]. (2009). *Lista de Especies Amenazadas de Guatemala -LEA- y Listado de Especies de Flora y Fauna Silvestres CITES de Guatemala*. Guatemala: Autor.
- Consejo Nacional de Áreas Protegidas [Conap]. (2011). *Plan Maestro 2011-2015 de los Complejos III y IV del Sureste de Petén*. Guatemala: Autor.
- Consejo Nacional de Áreas Protegidas [Conap]. (2015a). *Plan Maestro de la Reserva de la Biósfera Maya. Segunda Actualización. Tomo I*. Guatemala: Autor.
- Consejo Nacional de Áreas Protegidas [Conap]. (2015b). *Plan Maestro de la Reserva de la Biósfera Maya. Segunda Actualización. Tomo II*. Guatemala: Autor.

- Consejo Nacional de Áreas Protegidas [Conap]., Dirección General del Patrimonio Cultural y Natural Ministerio de Cultura y Deporte [DGPCN/MCD]. & Centro de Estudios Conservacionistas [Cecon]. (2009). *Plan Maestro 2009-2013. Parque Mirador –Rio Azuly Biotopo Protegido Naachtún- Dos Lagunas*. Guatemala: Autor.
- Currier, M. (1983). *Felis concolor*. *Mammalian Species*, 200, 1-7.
- Davis, L., Kelly, M., & Stauffer, D. F. (2010). Carnivore coexistence and habitat use in the Mountain Pine Ridge Forest Reserve, Belize. *Animal Conservation*, 4, 56–65.
- De la Torre, J. A., González-Maya, J. F., Zarza, H., Ceballos, G., & Medellín, R. A. (2017). The jaguar's spots are darker than they appear: assessing the global conservation status of the jaguar *Panthera onca*. *Oryx*, 52(2), 300-315.
- Dinets, P. & Polechla, P. J. (2005). First documentation of melanism in the jaguar (*Panthera onca*) from northern Mexico. *Cat News*, 42, 18.
- Emmons, L. & Feer, F. (1990). *Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide*. University of Chicago Press, Reino Unido.
- Emmons, L. H. & Feer F. (1999). *Mamíferos de los bosques húmedos de América tropical: una guía de campo*. F. A. N. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- Espinosa, S., Albuja, L., Tirira, D., Zapata-Ríos, G., Araguillín, E., Uteras, V. & Noss, A. (2016). *Análisis del estado de conservación del jaguar en el Ecuador*. En R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson, and A. Taber, (Eds.), *El Jaguar en el Nuevo Milenio*. (pp. 320-339). Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, México.
- Estes, J. A. Terborgh, J., Brashares, J. S., Power, M. E., Berger, J., & Wardle, D. A. (2011). Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science*, 333, 301-306.
- Estrada C. (2008). Dieta, Uso de Hábitat y Patrones de actividad del Puma (*Puma concolor*) y el jaguar (*Panthera onca*) en la Selva Maya, Centroamérica. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 12, 113-130.

- Estrada, C. (2006). *Dieta, Uso de Hábitat y Patrones de actividad del Puma (Puma concolor) y el jaguar (Panthera onca) en la Selva Maya, Centroamérica (Tesis de licenciatura)*. Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
- Farrel, L. E., Roman, J., & Sunquist, M. E. (2000). Dietary separation of sympatric carnivores identified by molecular analysis of scats. *Molecular Ecology*, 9, 1583-1590.
- Ferraris, C. (2007). Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. *Zootaxa*, 1418, 1-628.
- Figel, J. J., Botero-Cañola, S., Forero-Medina, G., Sánchez-Landoño, D. S., Valenzuela, L., & Noss, R. F. (2019). Wetlands are keystone habitats for jaguars in an intercontinental biodiversity hotspot. *PLoS ONE*, 14(9): e0221705. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0221705>
- Foster, R. J., Harmsen, B. J., Valdez, B., Pomilla, C., & Doncaster, C. P. (2010). Food habits of sympatric jaguars and pumas, across a gradient of human disturbance. *Journal of Zoology*, 280, 309-318.
- Fuentes-Montejo, C. E., Gaitán, C. A. & García, P. E. (2016). Traslapo de nicho de jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*): diferencias ambientales. *Mesoamericana*, 20, 17.
- Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación [FUNDAECO]. (2005). *Plan maestro de Sierra Caral, Morales, Izabal*. Guatemala: Autor.
- Fundación para el Ecodesarrollo y la Conservación [FUNDAECO]. (1992). *Estudio técnico del área de protección especial Sierra Caral*. Guatemala: Autor.
- Gaitán, C. A., González-Castillo, V. R., Guzmán-Flores, G. D. & García, M. J. (2019). *Visitas de jaguares en aguadas del Biotopo Protegido Dos Lagunas, Reserva de la Biosfera Maya, Guatemala (Informe final de EPS)*. Centro de Estudios Conservacionistas, Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
- Gallina, S., Mandujano, S., Bello-Gutiérrez, J., López-Arévalo, H., & Weber, M. (2010). White-tailed deer *Odocoileus virginianus* (Zimmermann, 1780). En J. M. Barbanti,

- & S. González (Eds.), *Neotropical cervidology: biology and medicine of latin american deer*. (pp. 101-118). Funep/UICN, Brasil.
- García, M. J., Aguilera, A. L., Guzmán-Flores, G. D., Rodríguez, D. I., & González, V. R. (2018). Dinámica temporal de la acumulación de agua y microclima en aguadas del biotopo protegido Dos Lagunas, Petén, Guatemala. *Ciencia Tecnología y Salud*, 5(2), 1-12.
- García, M. J., Castillo, F., & Leonardo, R. (2011). Evaluación preliminar de la conectividad de hábitat para el tapir centroamericano (*Tapirus bairdii*) en Guatemala. *Tapir Conservation Newsletter of the UICN/SSC Tapir Specialist Group*, 20, 21-25.
- García, M. J., González-Castillo, V. R. & Aguilera, A. (2016). *Dinámica temporal de la acumulación de agua, microclima y frecuencia de visita de vertebrados medianos y mayores en aguadas del Biotopo Universitario Naachtún Dos Lagunas, Petén (Informe final)*. Dirección General de Investigación DIGI/USAC, Guatemala.
- García, M. J., González-Castillo, V. R., Gaitán, C. A., Guzmán-Flores, G. D., Sandoval-Lemus, M. A., Leonardo, R. S., Lobos, A. L., Cajbon-Vivar, M. G., & Aguilera, A. L. (2020). Noteworthy records of Jaguar *Panthera onca* in Guatemala. *Therya Notes*, 1(1), 23-28.
- García, M. J., Leonardo, R. S., González-Castillo, V. R., Guzmán-Flores, G. D., Jurado, N., Sandoval, M. A., Gaitán, C. A., Rivera, A., Aguilera, A., Cajbon-Vivar, M. G., Pineda, C. M., & Lobos, A. L. (2019). Primera aproximación al uso de la ocupación del tapir (*Tapirella bairdii* Gill, 1865) como indicador de la integridad ecológica en la Reserva de la Biosfera Maya, Guatemala. *Ciencia, Tecnología y Salud*, 6(2), 1-12.
- García, M. J., Leonardo, R., Gómez, I., & García, L. (2008). Estado actual de conservación del tapir (*Tapirus bairdii*) en el Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas. *Mesoamericana*, 12(2), 67.
- García, M. J., Leonardo, R., Gómez, I., García, L., & Castillo, F. (2010a). *El Tapir centroamericano (Tapirus bairdii) como herramienta para el fortalecimiento del Sistema Guatemalteco de Áreas Protegidas (Informe Final. Proyecto 2.99)*.

Guatemala.

- García, M., Leonardo, R., Gómez, I., García, L., & Castillo, F. (2010b). Los Biotopos Universitarios como sitios prioritarios para la conservación del hábitat del tapir (*Tapirus bairdii*) en Guatemala. *Ciencia y Conservación*, 1, 32–39.
- García-Anleu, R. (2013). *Biodiversidad de la Reserva de la Biosfera Montañas Mayas-Chiquibul (Informe técnico)*. Wildlife Conservation Society, Guatemala.
- García-Anleu, R., McNab, R. B., Soto, J., Radachowsky, J., Estrada, C., Méndez, V., . . . Flores, L. (2005). *Los Jaguares del corazón del Parque Nacional Tikal, Petén, Guatemala (Informe técnico)*. Wildlife Conservation Society, Guatemala.
- García-Anleu, R., Ponce-Santizo, G., McNab, R. B., Polisar, J., Noss, A., Moreira, J. & Ruano, G. (2015). The queen of Tikal and her suitors. *CAT news 62 Spring 2015*.
- García-Anleu, R., Ponce-Santizo, G., Rodas, A., Cabrera, O., McNab, R. B., Polisar, J., & Lepe, M. (2014). *Construyendo un grupo a favor de la conservación del jaguar; reduciendo el conflicto humano jaguar y aumentando la supervivencia del jaguar en la sección este de la zona de amortiguamiento de la Reserva de la Biósfera Maya, Guatemala (Informe técnico)*. Wildlife Conservation Society, Guatemala.
- García-Anleu, R., Ponce-Santizo, G., Rodas, A., Cabrera, O., McNab, R. B., Polisar, J., & Lepe, M. (2017). *Jaguares y productores agropecuarios en la zona de amortiguamiento de la Reserva de la Biósfera Maya, Guatemala: herramientas para mejorar la coexistencia*. En C. Castaño-Urbe, C. A. Lasso, R. Hoogesteijn, A. Díaz-Pulido, & E. Payán (Eds.), *Conflictos entre Felinos y Humanos en América Latina*. (pp. 139-149). Instituto Humboldt, Colombia.
- González, M. J., Quigley, H. B., & Taylor, C. I. (1996). Habitat use, reproductive behavior, and survival of ocellated turkeys in Tikal National Park, Guatemala. *Proceedings of the National Wild Turkey Symposium*, 7, 193-199.
- González, V. R. (2015). *Vertebrados medianosymayores asociados a las aguadas del Biotopo Protegido Naachtún - Dos Lagunas, Petén (Tesis de licenciatura)*. Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.

- González-Maya, J. F., Bustamante, A., Moreno, R., Salom-Pérez, R., Tavares, R. & Schipper, A. (2016). Estado de Conservación y prioridades para el jaguar en Costa Rica. En R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson, & A. Taber (Eds.), *El Jaguar en el Nuevo Milenio*. (pp. 184-210). Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, México.
- Grizmek, N. C. ed. (1975). *Grizmek's Animal Life Encyclopedia. Vol. 1-5, Mammals*. Van Nostrand Reinhold, New York, USA.
- Gugisberg, C. A. (1975). *Wild Cats of the World*. Tampingger, New York, USA.
- Hansen, M. C., Potapov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. A., Thau, D., ... Townshend, J. R. G. (2013). High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*, 342(6160), 850-853.
- Harmsen, B. J., Foster, R. S., Silver, S. C., Ostro, L. E., & Doncaster, C. P. (2011). Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. *Mammalian Biology*, 73, 320-324.
- Harmsen, B. J., Foster, R. S., Silver, S. C., Ostro, L. E., & Doncaster, C. P. (2009). Spatial and temporal interactions of sympatric jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) in a neotropical forest. *Journal of Mammalogy*, 90(3), 612-620.
- Harmsen, B. J., Foster, R. S., Silver, S. C., Ostro, L. E., & Doncaster, C. P. (2010). Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. *Mammalian Biology*, 76, 320-324.
- Harmsen, B., Foster, R., Silver, S., Ostro, L., & Doncaster, P. (2010). Differential use of trails by forest mammals and the implications for camera-trap studies: a case study from Belize. *Biotropica*, 42, 126–133.
- Hayward, M. W., Kamler, J. F., Montgomery, R. A., Newlove, A., Rostro-García, S., Sales, L. P., & Valkenburgh, B. V. (2016). Prey Preferences of the Jaguar *Panthera onca*

Reflect the Post-Pleistocene Demise of Large Prey. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3, 1-19.

Hermes, M. S. (2004). *Abundancia relativa de jaguar (Panthera onca), puma (Puma concolor) y ocelote (Leopardus pardalis) en el Parque Nacional Laguna Lachúá, Cobán, Alta Verapaz (Tesis de licenciatura)*. Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.

Hines, J. E. (2006). PRESENCE- Software to estimate patch occupancy and related parameters. USGS-PWRC.

Hoogsteijn, R. (2000). *Manual on the problem of depredation caused by jaguars and pumas on cattle ranches (Informe técnico)*. Wildlife Conservation Society. USA.

Instituto Geográfico Nacional [IGN]. (2018). Instituto Geográfico Nacional “Ing. Alfredo Obiols Gómez”, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Alimentación. Disponible en línea en <https://ign.gob.gt>.

Isasi-Catalá, E. (2013). *Estado de Conservación del jaguar en el Parque Nacional Guatopo, Venezuela: unidad prioritaria para su conservación*. Panthera Colombia y Fundación Herencia Ambiental Caribe, Colombia.

Ixcot, L., Acevedo, M., Cano, E., Castillo, N., Córdova, M., Flores, M., ... Villar, L. (2005). *Estudios de biodiversidad en los Biotopos: San Miguel La Palotada El ZotzyNaachtún-Dos Lagunas, Petén, Guatemala (Informe técnico, FODECYT 19-02)*. Centro de Datos para la Conservación, Centro de Estudios Conservacionistas, Universidad de San Carlos de Guatemala, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Guatemala.

Kawanishi, K. (1995). *Camera monitoring of human impacts on rain forest wildlife in Tikal National Park, Guatemala (Tesis de maestría)*, Frostburg State University, USA.

Kitchener, A. (1991). *The Natural History of the Wild Cats*. A and C Black Press, Reino Unido.

- Kucera, T. & Barrett, R. (2011). *A History of Camera Trapping*. En F. O'Connell, L. Nichols, & U. Karanth (Eds.), *Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses*. (pp. 9-22). Springer, USA
- Linneai, C. & Salvius, L (1758). *Systema Naturae per regnatrianatirae, SicundumClasses, Ordines, Genera, Species, cum Charateribus, Differentiis, Stnontmis, Locis*. Décima edición. Impensis Direct, Laurentii Salvii, Austria.
- López, C., & Miller, B. J. (2002). Do jaguars (*Panthera onca*) depend on large pray? *Western North American Naturalist*, 62(2), 218-222.
- López, E. (1986). *Estado actual del jaguar en Costa Rica*. Conseil International de la Chasse et de la Conservation du Gibier, Francia.
- Lopez, G., McNab, R. B., Thornton, D., Garcia-Anleu, R., Moreira-Ramírez, J. F., Mendez, V., . . . Ruano, G. (2008). *Validación de la Presencia de Jaguares en dos fragmentos importantes de su corredor en Guatemala: Xultihá y Sierra Santa Cruz (Informe técnico)*. Wildlife Conservation Society, Guatemala.
- López, R., Silvy, N. J., Peterson, M. J., Baur, E. H., González, F., & Brooks, D. M. (2014). Chachalacas, hocofoisanes y pavas. En R. Valdez & J. A. Ortega (Eds.), *Ecología y manejo de fauna silvestre en México*. (pp. 121-145). Colegio de Posgrados de Jalisco, México.
- López-Selva, M., M. Jolón, & J. López. (2008). Diversidad biológica acuática. En C. Azurdia, F. García & M. Ríos (Eds.), *Guatemala y su diversidad biológica: Un enfoque histórico, cultural, biológico y económico*. (pp. 650-662). Consejo Nacional de Áreas Protegidas, Oficina Técnica de Diversidad Biológica, Guatemala.
- MacKenzie, D. I. & Bailey, L. L. (2004). Assessing the fit of site-occupancy models. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 9, 300–318.
- Mackenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Royle, A. L., & Langtimm, C. A. (2002). Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83(8), 2248-2255.

- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Royle, J. A., Pollock, K. H., Bailey, L. L., & Hines, J. E. (2006). *Occupancy estimation and modelling: inferring patterns and dynamics of species occurrence*. Elsevier, USA.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Hines, J. E., Knutson, M. G., & Franklin, A. D. (2003). Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly. *Ecology*, *84*, 2200-2207.
- MacVean, A. (1995). *Diversidad y densidad de plantas con potencial de uso sustentable en el bosque húmedo tropical, Petén, Guatemala (Tesis de licenciatura)*. Universidad del Valle de Guatemala, Guatemala.
- Maffei, L., Cuellar, E., & Noss, A. (2004). One thousand jaguars (*Panthera onca*) in Bolivia's chaco? Camera trapping in the Kaa-lyá National Park. *Journal of Zoology*, *262*, 295-304.
- Maffei, L., Rumiz, D., Arispe, R., Cuéllar, E., & Noss, A. (2016). Situación del jaguar en Bolivia. En R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson, & A. Taber (Eds.), *El Jaguar en el Nuevo Milenio*. (pp. 353-366). Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, México.
- Mandujano, S., Gallina, S., Arceo, G., & Pérez-Jiménez, L. A. (2004). Variación estacional del uso y preferencia de los tipos vegetacionales por el venado cola blanca en un bosque tropical de Jalisco. *Acta Zoológica Mexicana*, *20*, 45-67.
- Mandujano, S., Gallina, S., & Bullock, S. H. (1994). Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical dry forest of Mexico. *Revista de Biología Tropical*, *42*, 105-112.
- Marieb, K. (2006). *Jaguars in the new Millenium data set update: the state of jaguars in 2006 (Informe técnico)*. Jaguar Conservation Program, Wildlife Conservation Society, New York, Estados Unidos.

- Márquez, J. (2009). *Disponibilidad, uso de hábitat y estado de salud del jaguar (Panthera onca) en los parques nacionales Laguna del Tigre y Sierra de Lacandón (Informe técnico)*. Fundación Defensores de la Naturaleza, Guatemala.
- Matamoros, M., Aranda, S., Ellis, D. Wildt, & Byers, O. (1997). *Plan regional para el manejo y la conservación de los félidos mesoamericanos*. UICN/SSC, Conservation Breeding Specialist Group, Apple Valley.
- McCann, N. P. (2015). *The conservation of the Baird's tapir (Tapirus bairdii) in Honduras (Tesis de doctorado)*. Cardiff University, Reino Unido.
- McCarthy, T. & Pérez-Consuegra, S. (2006). *Land and freshwater mammals of Guatemala: faunal documentation and diversity*. En Cano, E. (Ed), *Biodiversidad de Guatemala*. (pp. 625-674). Universidad del Valle de Guatemala, Guatemala.
- McDonough, C. M. (2000). Social Organization on Nine-banded Armadillos (*Dasypus novemcinctus*) in a Riparian Habitat. *The American Midland Naturalist*, 144, 139-151.
- McNab, R. B., Baur, E. H., Polisar, J., García-Anleu, R. A., Radachowsky, J., & Ramos, V. H. (2019). Laying the Foundations: Distribution of Game and Jaguar Prey Species in Response to Subsistence Hunting in the Eastern Maya Biosphere Reserve. En C. Kraker, A. P. Calderón & A. Cabrera (Eds.), *Perspectivas de investigación sobre los mamíferos silvestres de Guatemala*. (pp. 138-175). Asociación Guatemalteca de Mastozoólogos ASOGUAMA, Guatemala.
- McNab, R. B., & Polisar, J. (2001). *Una metodología participativa para una estimación rápida de la distribución del jaguar en Guatemala (Informe técnico)*. Wildlife Conservation Society, Guatemala.
- Meek, P. D., Ballard, G., Claridge, A., Kays, R., Moseby, K., O'Brien, T., ... Townsend, S. (2014). Recommended guiding principles for reporting on camera trapping research. *Biodiversity and Conservation*. 45, 256-279. doi: 10.1007/s10531-014-0712-8

- Méndez, C., Dávila, V., Garnica, R., López, E., & Quezada, M. (2008). *Análisis espacial de la dinámica vegetal para el monitoreo de la vegetación en la Ecorregión Lachuá, Cobán, Alta Verapaz (Informe final, Proyecto 2.84-2007)*. Dirección General de Investigación, Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
- Miller, B., & Rabinowitz, A. (2002). ¿Por qué conservar al jaguar? En R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw Jr, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson & A. B. Taber (Eds.), *El Jaguar en el Nuevo Milenio*. (pp. 303-315). Wildlife Conservation Society, México.
- Miller, C. & Miller, B. (2005). *Jaguar density in La Selva Maya (Informe técnico)*. Wildlife Conservation Society, Guatemala.
- Mondolfi, E. & Hoogsteijn, R. (1986). Notes on the biology and status of the jaguar in Venezuela, En S. D. Miller & D. D. Everett (Eds.), *Cats of the World: Biology, Conservation and Management*. (pp. 85-123). National Wildlife Federation, USA.
- Mora, J. M., Polisar, J., Portillo, H. & Castañeda F. (2016). Estado de conservación del jaguar (*Panthera onca*) en Honduras. En R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson, and A. Taber (Eds.), *El Jaguar en el Nuevo Milenio*. (pp. 136-166). Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, México.
- Moreira-Ramírez, J. F., McNab, R. B., Garcia-Anleu, R., Méndez, V., Barnes, M., Ponce-Santizo, G., ... Córdova, M. (2008b). *Densidad de Jaguares dentro de la Concesión Comunitaria de Carmelita y de la Asociación Forestal Integral San Andrés Petén, Guatemala (Informe técnico)*. Wildlife Conservation Society, Guatemala.
- Moreira-Ramírez, J. F., McNab, R. B., Thornton, D., Garcia-Anleu, R., Méndez, V., Vanegas, A., & Córdova, M. (2007). *The comparative abundance of Jaguars in La Gloria-El Lechugal, Multiple Use Zone, Maya Biosphere Reserve, Guatemala (Informe técnico)*. Wildlife Conservation Society, Guatemala.

- Moreira-Ramírez, J., Garcia, R., McNab, R., Ruano, G., Ponce, G., Merida, M., Tut, K., Diaz, P., Gonzalez, E., Cordova, M., Centeno, E., Lopez, C., Vanegas, A., Vanegas, Y., Cordova, F., Kay, J., Polanco., & Barnes, M. (2011). *Abundancia de jaguares y presas asociadas al fototrampeo en el sector oeste del Parque Nacional Mirador-Rio Azul, Reserva de Biosfera Maya (Informe técnico)*. Wildlife Conservation Society, Guatemala.
- Moreira-Ramírez, J., García. R., McNab, R., Ponce-Santizo, G., Mérida, M., & Ruano, G. (2009a). *Abundancia de jaguares y evaluación de presas asociadas al fototrampeo en las Concesiones Comunitarias del Bloque de Melchor de Mencos, Reserva de la Biósfera Maya, Petén, Guatemala (Informe técnico)*. Wildlife Conservation Society, Guatemala.
- Moreira-Ramírez, J., McNab, R., García, R., Ponce, G., Mérida, M., Méndez, V., Córdoba, M., Ruano, G., Tut, K., Tut, H., Córdoba, F., Muñoz, E., González, E., Cholom, J., & Xol, A. (2009b). *Abundancia y densidad de jaguares en el Parque Nacional Laguna del Tigre-Corredor Biológico Central, Reserva de la Biósfera Maya (Informe técnico)*. Wildlife Conservation Society, Guatemala.
- Moreira-Ramírez, J., McNab, R., Garcia, R., &G. Ponce-Santizo. (2008a). *Densidad de jaguares en el Biotopo Protegido Dos Lagunas, Parque Nacional Mirador Rio Azul, Petén, Guatemala (Informe técnico)*. Wildlife Conservation Society, Guatemala.
- Moreira-Ramírez, J., Reyna-Hurtado, R., Ramírez, L. M., Radachowsky, J., Hidalgo-Mihart, M., Naranjo, E. J., Ribeiro, M. C., García-Anleu, R., McNan, R. B., Mérida, M., Ponce-Santizo, G., Solís, N., & Ramos, V. H. (2019). Estado de conservación del venado cola blanca, el cabrito rojo y el cabro bayo en Guatemala, en la Reserva de Biosfera Calakmul y El Ejido Nuevo Bacal, México. En C. Kraker, A. P. Calderón & A. Cabrera (Eds.), *Perspectivas de investigación sobre los mamíferos silvestres de Guatemala*. (pp. 99-126). Asociación Guatemalteca de Mastozoólogos ASOGUAMA, Guatemala.
- National Aeronautics and Space Administration [NASA] (2018). Earth Observation Data, LANCE: NASA Near Real-Time Data and Imagery, Fire Information for Resource

Management System (FIRMS). Descargado de:
<https://earthdata.nasa.gov/earthobservation-data/near-real-time/firms>.

- Nelson, E. W. & Goldman, E. A. (1933). Revision of the jaguars. *Journal of Mammalogy*, 14, 221-240.
- Noss, A., Polisar, J., Maffei, L., García, R., & Silver, S. (2013). *Evaluating jaguar densities with camera traps (Informe técnico)*. Wildlife Conservation Society, Guatemala.
- Novack, A. J. (2003). *Impacts of subsistence hunting of the foraging ecology of jaguar and puma in the Maya Biosphere Reserve, Guatemala (Tesis de maestría)*. University of Florida, USA.
- Novack, A. J., M. Main., Sunquist, M., & Labsky, R. (2005). Foraging ecology of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in hunted and non-hunted sites within the Maya Biosphere Reserve, Guatemala. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 267, 167-178.
- Nowak, R. M. (1999). *The walking mammals of the world*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, USA.
- Nowell, K. & Jackson, P. (1996). *Wild Cats. Status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Cat Specialist Group, Suiza.
- Núñez, L. V. (2020). *Diversidad Filogenética de Murciélagos (Mammalia: Chiroptera) en la Reserva de la Biósfera Maya (Tesis de licenciatura)*. Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
- Núñez, R., Miller, B., & Lindzey, F. (2000). Food habits of jaguars and pumas in Jalisco, Mexico. *Journal of Zoology*, 252, 373-379.
- O'Connell, A. F., Nichols, J. D., & Karanth, K. U. (2011). *Camera traps in animal ecology: Methods and analyses. Camera Traps in Animal Ecology: Methods and Analyses*. Wildlife Conservation Society, USA. doi: 10.1007/978-4-431-99495-4

- Ordoñez, E. (2018). *Abundancia relativa y distribución de mamíferos medianos y grandes dentro del Parque Nacional Laguna Lachúa mediante el uso de cámaras trampa (Informe final)*. FONACON, Guatemala.
- Paradiso, J. L. (1972). Status report on cats (Felidae) of the world, 1971. *Spec. Sci. Report of the United States Fisheries and Wildlife Service*, 157, 1-43.
- Payán, E., Castaño-Uribe, C., González-maya, J. F., Soto, C., Valderrama, C., & Ruiz-García, M. (2013). Distribución y estado de conservación del jaguar en Colombia. En R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson, and A. Taber (Eds.), *El Jaguar en el Nuevo Milenio*. (pp. 23-36). Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, México.
- Perilli, M. L. L., Lima, F., Rodrigues, F. H. G., & Cavalcanti, S. M. (2016). Can Scat Analysis Describing the feeding Habits of Big Cats? A case study with jaguars (*Panthera onca*) in southern Pantanal, Brazil. *PLoS ONE*, 11(3), e0151814. doi:10.1371/journal.pone.0151814
- Petracca, L. (2010). *Use of site occupancy modelling to delineate a jaguar corridor in southern Belize (Tesis de maestría)*. Nicholas School of the Environment, Duke University, Estados Unidos.
- Petracca, L., Ramírez-Bravo, O. & Hernández-Satín, L. (2013). Occupancy estimation of jaguar *Panthera onca* to assess the value of east-central México as a jaguar corridor. *Oryx*, 48(1), 133-140.
- Pocock, R. I. (1939). The races of jaguar (*Panthera onca*). *Novitates Zoologicae*, 41, 406-422.
- Polisar, J., Maxit, I., Scognamillo, D., Farrel, L., Sunquist, M. E., & Eisenberg, J. F. (2003). Jaguars, pumas, their prey base, and cattle ranching: ecological interpretations of a management problem. *Biological Conservation*, 109, 297-310.

- Polisar, J., McNab, R. B., Quigley, H., González, M. J., & Cabrera, M. (1998). *A preliminary assessment of the effects of subsistence hunting in the Maya Biosphere Reserve, part 1: progress report-game populations in Tikal National Park and Uaxactún (Informe técnico)*. Wildlife Conservation Society, Guatemala.
- Ponce-Santizo, G., McNab, R. B., Garcia-Anleu, R., Moreira-Ramírez, J. F., Méndez, V., Cordova, M., ... Xol, A. (2008). *Abundancia de Jaguares en El Burrel, Corredor Biológico Central, Reserva de la Biosfera Maya: Estimación Invierno 2008. (Informe técnico)*. Wildlife Conservation Society, Guatemala.
- Porras, A. (2015). *Caracterización de patrones de actividad y relaciones intra-específicas de jaguares (Panthera onca) en aguadas del Biotopo Protegido Naachtún Dos Lagunas, Petén durante la época seca (2014-2015) (Informe final)*, Centro de Estudios Conservacionistas, Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala.
- Quigley, H., Foster, R., Petracca, L., Payan, E., Salom, R. & Harmsen, B. (2017). *Panthera onca*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T15953A123791436. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20173.RLTS.T15953A50658693.en>.
- Rabelo, F. M., Aragón, S., & Bicca-Márquez, J. C. (2019). Pray abundance drives habitat occupancy by jaguars in Amazonian floodplain river islands. *Acta Oecologica*, 97, 28-33.
- Radachowsky, J., Ramos, V. H., McNab, R. B., Baur, E. H., & Kazakov, N. (2012). Forest concessions in the Maya Biosphere Reserve, Guatemala: a decade later. *Forest Ecology and Management*, 268, 18-28.
- Rabinowitz, A. R. (1986). Jaguar predation on domestic livestock in Belize. *Wildlife Society Bulletin*, 14, 170-174.
- Reid, F. (1997). *A Field Guide to the Mammals of Central America and Southeast México*. Oxford University Press, USA.
- Reid, F. (2009). *A Field Guide to the Mammals of Central America and Southeast México*.

Oxford University Press, USA.

- Reyes, F. (2009). *Los cuerpos de agua de la región Maya Tikal-Yaxhá.: Importancia de la vegetación acuática asociada, su conservación y el valor desde el uso humano (Informe final, proyecto FODECYT No. 25-2008)*. Centro de Datos para la Conservación, Centro de Estudios Conservacionistas, Universidad de San Carlos de Guatemala, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Guatemala.
- Ríos, L. (1996). *Los peces del área de Yaxhá-Nakúm en el departamento del Petén, Guatemala, con guía ilustrada de identificación (Tesis de licenciatura)*. Universidad del Valle de Guatemala, Guatemala.
- Roopsid, A., Caughlin, T. T., Sambhu, H., Fragoso, J. M. V., & Putz, F. E. (2017). Logging and indigenous hunting impacts on persistence of large Neotropical animals. *Biotropica*, 49, 565-575.
- Rossman, S., Yackulic, C., Saunders, S., Reid, J., & Zipkin, E. (2016). Dynamic N-occupancy models: estimating demographic rates and abundance from detection-nondetection data. *Ecology*, 97(12), 3300-3307.
- Ruano, G., Moreira, J., García, R., McNab, R., Ponce, G., Córdova, F., Tut, K., Mérida, M., Guerra, L., Solís, N., Córdova, J., Tun, S., Corado, J., & Peralta, G. (2010). *Abundancia de Jaguares en el Parque Nacional Tikal, Reserva de Biosfera Maya (Informe técnico)*. Wildlife Conservation Society, Guatemala.
- Ruano-Fajardo, G., Moreira, J., García, R., McNab, R., Ponce, G., Mendaz, V., & Córdova, F. (2009). *Monitoreo de manadas de jabalí y dantos que visitan las aguadas de la región Este del Parque Nacional Mirador-Rio Azul (Informe técnico)*. Wildlife Conservation Society, Guatemala.
- Sanderson, E. W., Jaiteh, M., Levy, M. A., Redford, K. H., Wannebo, A. V., & Woolmer, G. (2002) The human footprint and the last of the wild. *BioScience*, 52(10), 891-904.

- Sanderson, E. W., Redford, K. H., Chetkiewicz, C. B., Medellin R. A., Rabinowitz A. R., Schaller, G. B., & Crawshaw, P. Jr. (1980). Movement patterns of jaguar. *Biotropica*, 12, 161–168.
- Schlesinger. (2001). *Animals and plants of the ancient Maya: a guide*. University of Texas Press, USA.
- Schulze, M. & Whitacre, D. (1999). *A classification and ordination of the tree community of Tikal National Park, Petén, Guatemala*. Florida Museum of Natural History-University of Florida, USA.
- Seymour, K. L. (1989). *Panthera onca*. *Mammalian Species*, 340, 1-9.
- Silva, M. X., Paviolo, A., Tambosi, L. R., & Pardini, R. (2018). Effectiveness of protected areas for biodiversity conservation: mammal occupancy patterns in the iguacu national park, Brazil. *Journal of Nature Conservation*, 41, 51-62.
- Smythe, N. (1978). *The natural history of the Central American Agouti*. Smithsonian Institution Press, USA.
- Sollman, R. (2010). *Ecology and conservation of the jaguar (Pathera onca) in the Cerrado grasslands of central Brazil (Tesis de doctorado)*. Freien Universität Berlin, Alemania.
- Sollman, R., Malzoni, M., Hoer, H., Jácomo, A. T., Mundim, N., & Silveira, L. (2012). Using occupancy models to investigate space partitioning between two sympatric large predators, the jaguar and puma in central Brazil. *Mammalian Biology*, 77, 41-46.
- Soto-Shoender, J. R., & Giuliano, W. L. (2011). Predation on livestock by large carnivores in the tropical lowlands of Guatemala. *Oryx*, 45, 04, 561-568.
- Soto-Schoender, J. R., & Main, M. B. (2013). Differences in stakeholder perceptions of the Jaguar *Panthera onca* and puma *Puma concolor* in the tropical lowlands of Guatemala. *Oryx*, 47, 109-112.
- Steadman, D. W., Stull, J., & Eaton, S. W. (1979). Natural history of the Ocellated Turkey. *World Pheasant Association*, 4, 15-37.

- Sunquist, M. & Sunquist, F. (2002). *The essence of cats*. En M. Sunquist & F. Sunquist (Eds.), *Wild cats of the world*. (pp. 11-13). University of Chicago Press, USA.
- Szejner, M. (2005). *Caracterización ecológica y botánica de 100 especies de árboles amenazados en Guatemala, con fines de conservación (Tesis de licenciatura)*. Universidad del Valle de Guatemala, Guatemala.
- Taber, A. B., Novaro, A. J., Neris, N., & Colman, F. H. (1997). The food habits of sympatric jaguar and puma in the Paraguayan Chaco. *Biotropica*, 29, 204-213.
- Terborgh, J. (1988). The big things that run the world—A sequel to E. O. Wilson. *Conservation Biology*, 2, 402-403.
- Thoisy, B. (2016). *Estado de conservación del jaguar en Las Guayanas, con un enfoque sobre la Guayana Francesa*. En R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson, & A. Taber (Eds.), *El Jaguar en el Nuevo Milenio*. (pp. 303-318). Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, México.
- Thomas, D. D. (1980). Summer movement of a male armadillo in central Texas. *Texas Journal of Science*, 32, 363-365.
- Thornback, J. & Jenkins, M. (1982). *IUCN Mammals Red Data Book, Part 1*. IUCN.
- Tirira, D. (2007). *Mamíferos del Ecuador. Guía de campo*. Ediciones Murciélago Blanco, Ecuador.
- Tobler, M. (2013). *Camera Base, User Guide Version 1.7*.
- Tobler, M. W., Carrillo-Percastegui, E., Zúñiga, A., & Powell, G. V. N. (2013). High jaguar densities and large population sizes in the core habitat of the south western Amazon. *Biological Conservation*, 159, 35-381.
- Tobler, M. W., Garcia-Anleu, R., Carrillo-Percastegui, S.E., Ponce-Santizo, G., Polisar, J., Zúñiga-Hartley, A. E., & Goldstein, I. (2018). Do responsibly managed logging concessions adequately protect jaguars and other large and medium-sized

- mammals? Two case studies from Guatemala and Peru. *Biological Conservation*, 220, 245-253.
- Tobler, M. W., Hartley, A. Z., Carrillo-Percastegui, S. E., & Powell, G. V. (2015). Spatiotemporal hierarchical modelling of species richness and occupancy using camera trap data. *Journal of Applied Ecology*, 52, 413-421.
- Vaurie, C. (1968). Taxonomy of the Cracidae (Aves). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 138, 131-260.
- Véliz, M. (2008). Diversidad florística de Guatemala. En C. Azurdia, F. García & M. Ríos (Eds.), *Guatemala y su diversidad biológica: Un enfoque histórico, cultural, biológico y económico*. (pp. 164-183). Consejo Nacional de Áreas Protegidas, Oficina Técnica de Diversidad Biológica, Guatemala.
- Weber, M. (2005). *Ecology and conservation of tropical deer populations in the Greater Calakmul Region, Mexico (Tesis de doctorado)*. University of Durham, Reino Unido.
- Weber, M. (2014). Temazates y venados cola blanca tropicales. En R. Valdez & A. Ortega (Eds.), *Ecología y manejo de fauna silvestre en México*. (pp. 146-164). Universidad Autónoma de Chapingo, México.
- Weckel, M., Giuliano, W. M., and Silver, S. C. (2006). Jaguar (*Panthera onca*) feeding ecology: distribution of predator and prey through time and space. *Journal of Zoology*, 270, 25–30.
- Wildlife Conservation Society [WCS]. (2013). *Estado de la Reserva de Biósfera Maya (Informe técnico)*. Wildlife Conservation Society, Guatemala.
- Zeller, K. (2007). *Jaguars in the New Millennium Data Base Update: The State of the Jaguar in 2006*. Wildlife Conservation Society-Jaguar Conservation Program, New York, Estados Unidos.
- Zeller, K. A., Nijhawan, S., Salom-Pérez, R., Potosme, S. H., & Hines, J. E. (2011). Integrating occupancy modeling and interview data for corridor identification: a case study for jaguars in Nicaragua. *Biological Conservation*, 144, 892-901.

Zimmerman, J. W. (1982). *The common long-nosed armadillo (Dasypus novemcinctus) in northcentral Oklahoma (Tesis de maestría)*. Oklahoma State University, USA.

14. ANEXOS



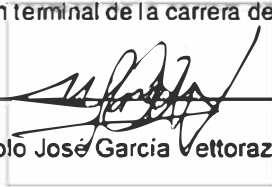
Anexo 1. Individuo de jaguar *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) en estación de muestreo cuerpo de agua (Cagu) en Biotopo Protegido Dos Lagunas, de la Reserva de la Biosfera Maya.

34	0	0	0	0	0	0	0	0	0
35	0	0	0	0	0	0	0	0	0
36	0	0	0	0	0	0	0	0	0
37	0	0	0	0	0	0	0	0	0
38	0	0	0	0	0	0	0	0	0
39	0	0	0	0	0	0	0	0	0
40	0	0	0	0	0	0	0	0	0
41	0	0	0	0	1	0	1	0	0
42	0	0	0	0	0	0	1	0	1
43	0	0	0	0	0	0	0	0	1
44	0	0	0	0	0	0	0	0	0
45	0	0	0	0	0	0	0	1	0
46	0	0	0	0	0	0	0	0	0
47	1	0	0	0	0	0	0	0	0
48	0	1	0	1	1	0	0	0	0
49	1	0	0	0	0	0	0	0	0
50	0	1	1	1	1	1	0	0	1
51	0	1	0	0	0	0	0	0	0
52	1	1	1	1	1	0	0	0	0



Carlos Alberto Gaitán Santos

Evaluación terminal de la carrera de Biología



Manolo José García Vettorazzi

Asesor Institucional

Centro de Estudios Conservacionistas



Sergio Guillermo Pérez Consuegra

Revisor

Escuela de Biología



Sergio Alejandro Melgar Valladares

Director



Pablo Ernesto Oliva Soto

Decano