

MODELO ALTERNATIVO PARA DETERMINAR COEXISTENCIA Y SEGREGACIÓN TRÓFICA DE DOS FELINOS SIMPÁTRICOS: *Puma concolor* L. Y *Panthera onca* L.

ALTERNATIVE MODEL USED TO DETERMINE COEXISTENCE AND TROPHIC SEGREGATION OF TWO SYMPATRIC FELINES: *Puma concolor* L. AND *Panthera onca* L.

Cruz-Miranda, Y.¹; Ugalde-Lezama, S.^{2*}; Tarango-Arámbula L.A.³; Rosas-Rosas, O.C.⁴; Buendía-Espinoza, J.C.⁵; Lozano-Cavazos, E.A.⁶

^{1, 2, 5}Departamento de Suelos, Universidad Autónoma Chapingo, km 38.5 Carretera México- Texcoco, Chapingo, Texcoco, Estado de México, C.P. 56230. ^{3, 4}Postgrado de Innovación en Manejo de Recursos Naturales, Colegio de Postgraduados, Campus San Luis Potosí. Iturbide No. 73, Colonia Centro, Salinas de Hidalgo, San Luis Potosí, SLP. México. C.P 78620. ⁶Departamento de Recursos Naturales Renovables, Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Saltillo, Coahuila, México, C.P. 25315.

*Autor de correspondencia: biologo_ugalde@hotmail.com

RESUMEN

Se realizó una búsqueda, en bases de datos, sobre hábitos alimenticios de *Puma concolor* y *Panthera onca*, considerando la lista de presas (mamíferos-aves) más consumidas, con el objeto de aplicar la Teoría de Juegos (TJ) y el Equilibrio de Nash para Estrategias Puras (ENEP) como modelos predictivos sobre las estrategias de éxito y fracaso que permiten establecer patrones de coexistencia-segregación trófica entre ambos felinos simpátricos, con miras a generar recomendaciones de manejo de hábitat para mantener poblaciones viables de sus presas y de ambos depredadores. Ambos modelos fueron corridos con datos de Estrada (2008) sobre biomasa relativa consumida en kg especie⁻¹ por dichas especies. La TJ evidenció cuatro Estrategias Racionales Depredatorias Dominantes basadas en el consumo de *C. paca* (Tepe; 87.66, 12.53), *N. narica* (Pizote; 46.01, 85.74), *Pecari tajacu* (Jabalí; 6.02, 21.06), Aves (39.27, 26.79). El ENEP señaló una Estrategia Racional Depredatoria resultante a través del consumo de *N. narica* (Pizote; 46.01, 85.74), respectivamente. Se concluye que la TJ y el ENEP resultan útiles para identificar patrones de coexistencia y segregación trófica entre estos competidores, y se sugiere diseñar establecer de manejo-mejoramiento de hábitat que permitan la viabilidad, en este caso, de *N. narica* (Pizote) para mantener poblaciones tróficamente estables de ambos predadores.

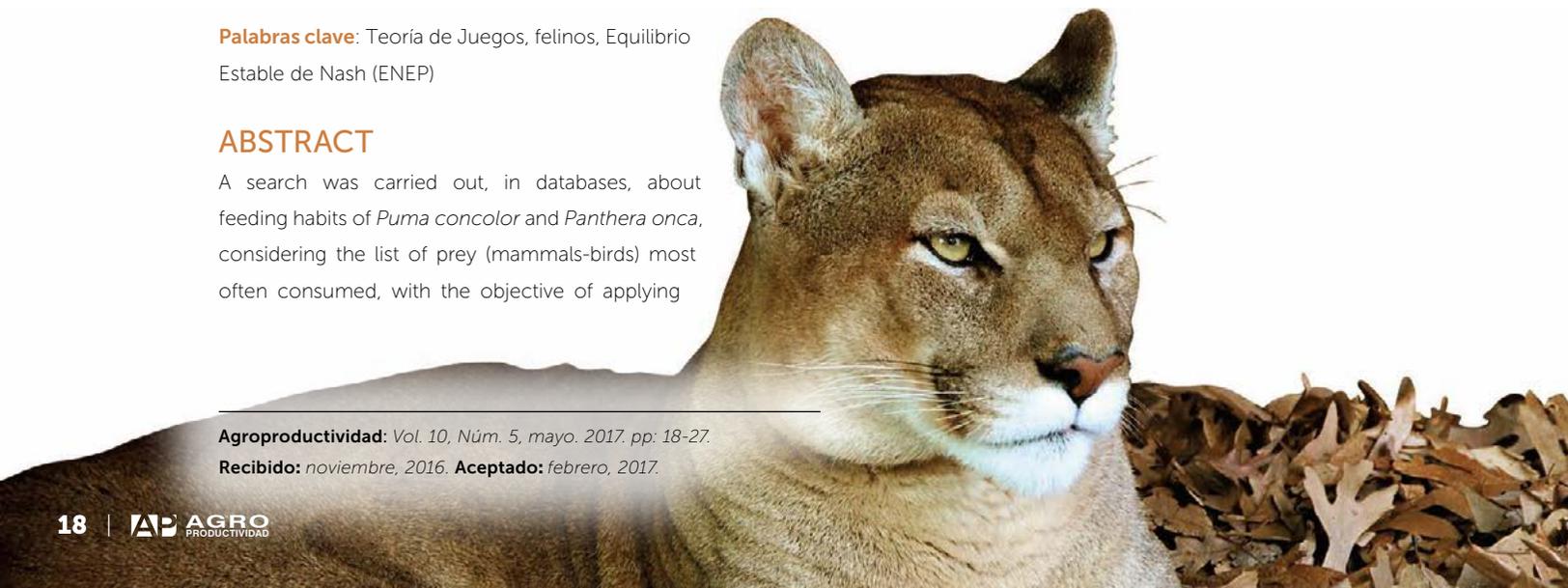
Palabras clave: Teoría de Juegos, felinos, Equilibrio Estable de Nash (ENEP)

ABSTRACT

A search was carried out, in databases, about feeding habits of *Puma concolor* and *Panthera onca*, considering the list of prey (mammals-birds) most often consumed, with the objective of applying

Agroproductividad: Vol. 10, Núm. 5, mayo. 2017. pp: 18-27.

Recibido: noviembre, 2016. **Aceptado:** febrero, 2017.



the Game Theory (GT) and Nash Equilibrium in Pure Strategies (NEPS) as predictive models regarding the strategies of success and failure that allow establishing patterns of trophic coexistence-segregation between both sympatric felines, looking to generate recommendations for habitat management to maintain viable populations of their prey and of both predators. Both models were run with data from Estrada (2008) on relative biomass consumed in kg species^{-1} for those species. The GT evidenced four Rational Dominant Predatory Strategies based on the consumption of *C. paca* (Tepe; 87.66, 12.53), *N. narica* (white-nosed coati; 46.01, 85.74), *Pecari tajacu* (wild boar; 6.02, 21.06), birds (39.27, 26.79). The NEPS pointed to a Rational Predatory Strategy resulting through the consumption of *N. Narica* (white-nosed coati; 46.01, 85.74), respectively. It is concluded that the GT and NEPS turn out to be useful to identify patterns of trophic coexistence and segregation between these competitors, and the suggestion is to design habitat management-improvement which could allow viability, in this case, of *N. narica* (white-nosed coati) to maintain trophically stable populations of both predators.

Keywords: Game Theory, felines, Stable Nash Equilibrium (NEPS).

INTRODUCCIÓN

El puma (*Puma concolor*) y el jaguar (*Panthera onca*), son los felinos más grandes del hemisferio occidental. En las regiones donde coexisten, viven simpátricamente (López, 1996; Mares, 1993) exhibiendo una talla similar, lo que presupone, basado en el principio de exclusión competitiva (Bulmer, 1974) que existe algún mecanismo de segregación ecológica; particularmente de tipo trófico, en alguno de los componentes que conforman su nicho ecológico. Una interacción ecológica de segregación trófica que se establece, particularmente, entre felinos que ocupan nichos tróficos similares es la competencia intra e interespecífica, la cual ocurre cuando dos o más organismos, de una o más especies,

compiten por un mismo recurso limitante, por ejemplo el alimento, de tal forma que si este se encontrara disponible eliminaría dichas interacciones. Los efectos de la competencia sufridos por un individuo no tienen necesariamente que ser el resultado de la acción de otro individuo, en concreto, con el cual compite (Begon et al., 2006), dado que cada especie elige la estrategia que más le conviene, lo que implica asumir las consecuencias o bien los beneficios de la misma, lo que tiende a maximizar su adecuación en términos alimenticios y energéticos (Abramson, 2014). La comprensión de los intrincados patrones de depredación; en torno al uso, preferencia y selección para explicar patrones de coexistencia-segregación trófica en mesocarnívoros silvestres (*P. concolor* y *P. onca*) podría evidenciar tendencias e información valiosa para la implementación de estrategias y políticas de conservación y manejo de este tipo de metapoblaciones silvestres en sus hábitats de distribución natural (Karanth y Sunquist, 1995). Algunos estudios (Crawshaw, 1995; Emmons, 1987; Iriarte et al., 1991; Oliveira, 1994; Taber et al., 1997) han dado cuenta de los hábitos alimenticios y selección de hábitat de *P. concolor* y *P. onca*, evidenciando que ambas especies exhiben un amplio rango en el consumo de presas, adaptabilidad y hábitat. Otro estudio (Oliveira, 2002) sobre diferenciación trófica entre estas especies de felinos han evidenciado diferentes patrones de conformación en sus dietas, además de aspectos de corte morfológico asociado al aspecto alimenticio a lo largo de toda su distribución geográfica. Iriarte et al. (1990) señala que en puma americano (*Felis concolor*), los patrones en la selección de sus presas están influenciados por la disponibilidad y vulnerabilidad de las mismas, las características del hábitat y potencial competencia con otros felinos simpátricos como el jaguar (*P. onca*). Existen diversos modelos y métodos estadísticos que han tratado de explicar patrones



de coexistencia y segregación trófica entre depredadores, tales como el de Lotka-Volterra (Hollin, 1965), otros modelos simples basados en el análisis e interpretación de las distribuciones de las abundancias registradas por especie, por ejemplo, el geométrico, logarítmico, exponencial, de vara quebrada etc. (Magurran, 1988); hasta métodos estadísticos de corte multivariante (análisis de correspondencia canónica), que explican la posible relación en términos probabilísticos (regresiones logística, binomial), y en términos de coeficientes estadísticamente significativos, por ejemplo, regresión Poisson, o aquellos que pueden representar gráficamente dicha relación, tales como el análisis de correspondencia simple y múltiple (Jongman *et al.*, 1995). No obstante, estos solo evalúan la posible relación que existe entre depredadores-presas, con el fin de inferir la posible coexistencia o segregación trófica entre carnívoros depredadores, sin embargo, a pesar de ser pruebas estadísticas robustas y de amplia aplicación ecológica, no explican dichos patrones tróficos en función de las estrategias (éxito o fracaso) empleadas por ambos felinos que permita inferir el costo-beneficio energético en el consumo de presas, dicho fenómeno podría ser explicado mediante la Teoría de Juegos (Restrepo, 2009) y el Equilibrio de Nash para Estrategias Puras (Nash, 1951), como modelos predictivos que complementen los postulados establecidos por Charnov (1976) en la Teoría del Forrajeo Optimo, en la que se establece que grandes depredadores optaran por presas de mayor talla que le reditúen mayor cantidad energética, reduciendo el costo depredatorio ante la presencia de factores limitantes, como por ejemplo, el alimento u otros depredadores, como factores de competencia; pese a sus posibles aportaciones, dichos modelos-teoría no han sido utilizados en estudios de mesocarnívoros en estatus de conservación como *P. concolor* y *P. onca*, (SEMARNAT, 2010). Además, estudios de interacción entre mamíferos carnívoros depredadores son escasos, la mayor parte están limitados a zonas templadas. Los felinos neotropicales más grandes, como jaguar y puma, han sido ampliamente estudiados en mosaicos de pastizales/bosque en Brasil, Venezuela, Paraguay y Perú (Schaller y Vascelos, 1978; Schaller y Crawshaw 1980; Taber *et al.*, 1997; Emmons, 1987) donde gran parte de su ecología es relativamente bien conocida, limitándose a estudios sobre preferencia de presas (Novak *et al.*, 2005). Es conocido que estas especies son generalistas en el consumo, preferencia, selección de presas y hábitats (Iriarte *et al.*, 1991; Oliveira, 2002), por lo que existe la posibilidad de una coexistencia simpátrica; particularmente en un área relativamente homogénea. Por su parte Rosas-Rosas y Bender (2012), y Hernández-Saintmartín *et al.* (2013) sugieren para Sonora y San Luis Potosí, México que ambos felinos fluctúan sus poblaciones espacio-temporalmente a nivel de edades y sexos; presentando actividad catemeral con traslape en sus patrones de actividad; sin embargo, establecen una estrategia de separación temporal en su actividad para minimizar la competencia, permitiendo su coexistencia. A pesar de su importancia ecológica-estatus de conservación, a nivel poblacional, no existen estudios en los que se apliquen modelos de TJ y ENEP para explicar dichos patrones de coexistencia-segregación alimenticia; por lo tanto, el objetivo de la presente fue aplicar ambos modelos para inferir las estrategias de éxito o fracaso que establezcan los patrones de coexistencia-segregación trófica entre *P. concolor* y *P. onca*, para definir recomendaciones de manejo-mejoramiento de hábitat enfocadas a la sostenibilidad de sus principales presas que permitan el mantenimiento de

poblaciones tróficamente viables de ambas metapoblaciones de felinos silvestres en México.

MATERIALES Y MÉTODOS

La búsqueda y recolección de datos se llevó a cabo de febrero-abril de 2016; para ello se realizó una búsqueda intensiva en bases de datos (J-store, Web of Science), la información extraída se basó en el principio de afinidad zoológica; por lo cual, se revisaron los hábitos alimenticios de estos felinos, considerando y contrastando la lista de las principales presas (mamíferos y aves) que conforman su dieta de acuerdo a lo reportado por Ceballos *et al.* (2005; 2012); considerando además, las especies no consumidas por el jaguar-puma (Link y Karanth, 1994; Moreira-Ramírez *et al.*, 2015; Laundré, 2005; Novack *et al.*, 2005; Gómez-Ortiz y Monroy-Vilchis, 2013). Sin embargo, para alimentar los modelos de TJ y ENEP se utilizaron los datos reportados por Estrada (2008) modificados para la presente (Cuadro 1) sobre las nueve principales presas consumidas (biomasa; en kilogramos) por ambos felinos.

El modelo de TJ consistió en evaluar las posibles estrategias (decisiones) en la biomasa consumida de las siguientes nueve presas más comunes: Cotuza: *Dasyprocta punctata*; Pizote: *Nasua narica*; Venados: *Odocoileus virginianus*, *Mazama temama* y *Mazama pandora*; Jabalí: *Tayassu pecari*; Pecari tajacu; Monos: *Alouatta palliata* y *Ateles geoffroyi*; Armadillo: *Dasybus novemcinctus*; Tepe: *Cuniculus paca* y Aves: *Tinamus major*, *Crax rubra* y *Meleagris ocellata*; identificadas en la dieta de ambos jugadores: 1) *P. concolor* (puma; P) y 2) *P. onca* (jaguar; J); quienes bajo el supuesto ecológico de interacción de competencia

Cuadro 1. Biomasa relativa consumida por *P. concolor*-*P. onca* analizada en excretas recolectadas en Reservas de la Biosfera Maya (Guatemala) y Calakmul (México), 1994 a 2005. Fuente: Estrada (2008; modificada para la presente).

Especie	Biomasa consumida por puma (kg)	Biomasa consumida por jaguar (kg)
Cotuja	81.06	12.47
Pizote	46.01	85.74
Venados	317.86	49.12
Jabalí	6.02	21.06
Coche de m.	54.46	140.05
Monos	40.24	4.47
Armadillo	17.15	107.21
Tepe	87.66	17.53
Aves	32.97	26.79

negativa, compiten intensamente para superar el uno al otro en la partición de recursos alimenticios que permitan su coexistencia o segregación trófica entre ellos. En dicho modelo, cada jugador pudo potencialmente optar entre dos estrategias competitivas depredatorias (pelear por una parte de la biomasa disponible por presa *u*; optar por la biomasa sobrante de dicha presa (*i.e.* segregación trófica) en dicha interacción, incluso optar por otra presa de menor biomasa y calidad energética; es decir, optar por el éxito o el fracaso), lo cual repercutió en las tendencias arrojadas por el modelo para explicar la coexistencia-segregación (estrategias competitivas) trófica entre ambos felinos (*i.e.* como la decisión de uno afecta o beneficia al otro y viceversa), desde el punto de vista de su coexistencia trófica simpátrica. Tal situación se conoce como "juego de suma cero entre los dos individuos" (en este caso particular, entre depredadores; jaguar y puma) porque la ganancia de uno fue la pérdida del otro. De acuerdo con Taber *et al.* (1997), Garla *et al.* (2001), López y Miller (2002), Weckel *et al.* (2006) y Foster *et al.* (2010) ambas especies coexisten por diferencias en sus dietas, sin embargo, exhiben un bajo traslape en el consumo de presas medianas y pequeñas; no obstante, el jaguar suele consumir presas más grandes en promedio que el puma, debido a que es una especie de mayor tamaño y consumo ener-

gético; asimismo, el tamaño de las presas consumidas incrementa latitudinalmente conforme sus áreas de distribución se acercan al Ecuador; particularmente en *P. onca*. Así, la relación simpátrica entre ambos felinos esta predeterminada por la diversidad, tamaño y peso de las presas consumidas, asociadas a su disponibilidad y abundancia; lo cual, parece influir sobre el uso, preferencia y selección de presas pequeñas, medianas y grandes. Esto parece determinar la competencia entre ambos felinos asociadas a las diferencias en la estructura del hábitat, sus presas y sus patrones de actividad. En dicho modelo se señalaron a los dos participantes como A (puma; P) y B (jaguar; J); con *m* y *n* estrategias, respectivamente; el juego se presentó en función de la matriz de pago que recibió el jugador A (matriz de retribuciones; Cuadro. 2):

Cuadro 2. Matriz de Pago. Fuente (Taha, 2012).

	B1	B2	...	Bn
A1	<i>a</i> ₁₁	<i>a</i> ₁₂	...	<i>a</i> _{1<i>m</i>}
A2	<i>a</i> ₂₁	<i>a</i> ₂₂	...	<i>a</i> _{2<i>m</i>}
...
A <i>m</i>	<i>a</i> _{<i>m</i>1}	<i>a</i> _{<i>m</i>2}	...	<i>a</i> _{<i>m</i><i>n</i>}

La representación indica que si A utiliza la estrategia *i* y B utiliza la estrategia *j*, la retribución para A es *a*_{*ij*}, y la retribución para B es -*a*_{*ij*}, dando como resultado lo que se denomina juego en forma normal o juego 1 (Cuadro 3, Figura 1) (Taha, 2012).

Posteriormente se procedió a determinar el Equilibrio Estable, para lo cual se analizó el juego en forma normal o juego 1, mediante el ENEP, ya que se trata de una matriz de 3x3, en las que señala que no hay una solución perfecta; es decir, no existe una dominada por todas; lo que sugiere que no hay una sola estrategia mejor que todas. No obstante, es imperativo señalar que empleando matemáticas avanzadas-precisas, dichas matrices podrían ser analizadas mediante Equilibrio Estable para Estrategias Mixtas de Fracción o Probabilidades (EEEMF), sin embargo,

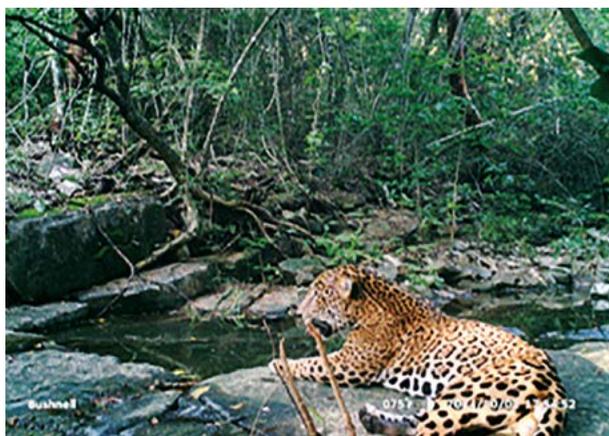


Figura 1. *P. onca* en la Sierra del Abra Tanchipa, tomada mediante cámara trampa. Cortesía de: COLPOS-CONANP-Programa de Conservación de Especies en Riesgo (PROCER) 2015.

esto último no es objeto del estudio, debido a que el EEEMF se recomienda más para matrices de 2x2; por lo tanto, el procedimiento empleado en el ENEP consistió en: Subrayar el mayor valor por filas de la segunda coordenada (de J; B); Subrayar el mayor valor (de P; A) por columnas, de la primera coordenada. De tal manera, que el ENEP sería igual a (s) intersecciones que presente (n) los valores más altos de 1) y 2) en la misma (s) coordenada (s). En ambos casos, el desarrollo de dichos modelos se realizó en el programa EXCEL Microsoft Office (2013).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los resultados mostraron el arreglo de la competencia entre *P. concolor* (P) y *P. onca* (J), el cual se establecieron nueve posibles estrategias de cacería en relación al consumo de biomasa en kg de las presas consideradas y reportadas en la literatura como las más consumidas por ambos felinos (Estrada, 2008; modificados para la presente); es decir, juego en forma normal o juego 1 (Cuadro 3).

A partir del Juego 1 y bajo el cuestionamiento de ¿cuáles son las estrategias que sobreviven a la eliminación sucesiva?, estrategias dominadas. Enseguida se muestra la eliminación de las estrategias marcadas en P1 para puma (P; Cuadro 4); es decir, ¿cuáles son las estrategias dominadas en P(A)? (Figura 2).

Basado en la eliminación de P1 para puma (A; P) del Juego en forma normal o juego 1, los resultados sugieren que las Estrategias Racionales restantes fueron las resultantes de eliminar dichas estrategias sucesivas domina-

das señaladas en P1, dando como resultado el juego 2. Las comparaciones estrictamente mayores identificadas mostraron que $P3 < P2$; es decir la primera es dominada por la segunda (Cuadro 5), de tal forma que el puma (P; A) no utilizó la estrategia P1 que no es dominante, ya que le daría ventaja al jaguar (J; B). Posterior al Juego 2 y bajo el cuestionamiento previamente señalado, se muestra la eliminación de las estrategias marcadas en J2 para jaguar (J; Cuadro 6). Después de la eliminación de J2 para jaguar (B; J) del Juego 2, los resultados sugieren que las Estrategias Racionales restantes fueron aquellas resultantes de eliminar dichas estrategias sucesivas dominadas señaladas en J2, dando como resultado el juego 3. Las comparaciones estrictamente mayores identificadas muestran que $J1 < J3$; es decir la primera es dominada por la segunda (Cuadro 7), de tal forma que el jaguar (J; B) no utilizó la estrategia J2 que no es dominante, ya que le daría ventaja al puma (P; A).

Así, las Estrategias Racionales resultantes fueron cuatro: {(P2, J1), (P2, J3), (P3, J1), (P3, J3)}; que equivale al consumo de biomasa en kg de las siguientes presas para *P. concolor* y *P. onca*: *C. paca* (87.66, 12.53), *N. narica* (46.01, 85.74), *T. pecari* (6.02, 21.06), Aves (*T. major*, *C. rubra* y *M. ocellata*) (39.27, 26.79), respectivamente; las tendencias en dichos resultados, contrastan con lo reportado por el mismo Estrada (2008), Hernández-Saint-Martin *et al.* (2015), Ackerman *et al.* (1984); quienes reportan que el puma consume más biomasa en kg de venado: *O. virginianus*, *M. temama* y *M. pandora*, Tepe: *C. paca*, Cotuza: *D. punctata*, Coche de monte: *P. tajacu*; por su parte, el jaguar consume Coche de monte: *P. tajacu*, Armadillo: *D. novemcinctus*, Pizote: *N. narica*,

Cuadro 3. Juego 1, Estrategias de cacería establecidas entre *P. concolor* y *P. onca* para el consumo de biomasa en kg de nueve especies de presas más comunes (Estrada, 2008; modificados para la presente).

JUEGO EN FORMA NORMAL (JUEGO 1)				
P (A)/J (B)		JAGUAR (<i>P. onca</i>) JUGADOR B, J		
		J1	J2	J3
PUMA (<i>P. concolor</i>) JUGADOR A, P	P1	<i>O. virginianus</i> , <i>M. temama</i> y <i>M. pandora</i> (Venado) 317.6 49.12	<i>P. tajacu</i> (Coche de m.) 54.46 140.05	<i>D. novemcinctus</i> (Armadillo) 17.15 107.21
	P2	<i>C. paca</i> (Tepe) 87.66 17.53	<i>D. punctata</i> (Cotuza) 81.06 12.47	<i>N. narica</i> (Pizote) 46.01 85.74
	P3	<i>T. pecari</i> (Jabali) 6.02 21.06	<i>A. palliata</i> y <i>A. geoffroyi</i> (Mono) 40.24 4.47	<i>T. major</i> , <i>Crax rubra</i> y <i>Meleagris ocellata</i> (Aves) 32.97 26.79



Figura 2. *P. concolor* en la Sierra del Abra Tanchipa, tomada mediante cámara trampa. Cortesía de: COLPOS-CONANP-Programa de Conservación de Especies en Riesgo (PROCER) 2015.

Cuadro 4. Eliminación de P1 para puma (A; P) del Juego en forma normal o juego 1, dentro de las Estrategias de cacería establecidas entre *P. concolor* y *P. onca* para el consumo de biomasa en kg de nueve especies de presas más comunes (Estrada, 2008; modificados para la presente).

JUEGO EN FORMA NORMAL (JUEGO 1)							
P (A)/J (B)		JAGUAR (<i>P. onca</i>) JUGADOR B, J					
		J1		J2		J3	
PUMA (<i>P. concolor</i>) JUGADOR A, P	P1	<i>O. virginianus</i> , <i>M. temama</i> y <i>M. pandora</i> (Venado)		<i>P. tajacu</i> (Coche de m.)		<i>D. novemcinctus</i> (Armadillo)	
		317.6	49.12	54.46	140.05	17.15	107.21
	P2	<i>C. paca</i> (Tepe)		<i>D. punctata</i> (Cotuza)		<i>N. narica</i> (Pizote)	
		87.66	17.53	81.06	12.47	46.01	85.74
	P3	<i>T. pecari</i> (Jabali)		<i>A. palliata</i> y <i>A. geoffroyi</i> (Mono)		<i>T. major</i> , <i>Crax rubra</i> y <i>Meleagris ocellata</i> (Aves)	
		6.02	21.06	40.24	4.47	32.97	26.79
Se elimina por ser una estrategia sucesiva dominada en P (A)							

Cuadro 5. Juego 2, Estrategias Dominantes en P (A) dentro de las Estrategias de cacería establecidas entre *P. concolor* y *P. onca* para el consumo de biomasa en kg de nueve especies de presas más comunes (Estrada, 2008; modificados para la presente).

JUEGO ESTRATEGIAS DOMINANTES EN P (A; JUEGO 2)							
P (A)/J (B)		JAGUAR (<i>P. onca</i>) JUGADOR B, J					
		J1		J2		J3	
PUMA (<i>P. concolor</i>) JUGADOR A, P	P2	<i>C. paca</i> (Tepe)		<i>D. punctata</i> (Cotuza)		<i>N. narica</i> (Pizote)	
		87.66	17.53	81.06	12.47	46.01	85.74
	P3	<i>T. pecari</i> (Jabali)		<i>A. palliata</i> y <i>A. geoffroyi</i> (Mono)		<i>T. major</i> , <i>Crax rubra</i> y <i>Meleagris ocellata</i> (Aves)	
		6.02	21.06	40.24	4.47	32.97	26.79

Cuadro 6. Eliminación de J2 para jaguar (B; J) del Juego 2, dentro de las Estrategias de cacería establecidas entre *P. concolor* y *P. onca* para el consumo de biomasa en kg de nueve especies de presas más comunes (Estrada, 2008; modificados para la presente).

ELIMINACIÓN DE J2 PARA JAGUAR (B, J) DEL JUEGO DE ESTRATEGIAS DOMINANTES EN P (A; JUEGO 2)							
P (A)/J (B)		JAGUAR (<i>P. onca</i>) JUGADOR B, J					
		J1		J2		J3	
PUMA (<i>P. concolor</i>) JUGADOR A, P	P1	<i>O. virginianus</i> , <i>M. temama</i> y <i>M. pandora</i> (Venado)		<i>P. tajacu</i> (Coche de m.)		<i>D. novemcinctus</i> (Armadillo)	
		317.6	49.12	54.46	140.05	17.15	107.21
	P2	<i>C. paca</i> (Tepe)		<i>D. punctata</i> (Cotuza)		<i>N. narica</i> (Pizote)	
		87.66	17.53	81.06	12.47	46.01	85.74
	P3	<i>T. pecari</i> (Jabalí)		<i>A. palliata</i> y <i>A. geoffroyi</i> (Mono)		<i>T. major</i> , <i>Crax rubra</i> y <i>Meleagris ocellata</i> (Aves)	
		6.02	21.06	40.24	4.47	32.97	26.79
Se elimina por ser una estrategia sucesiva dominada en J (B)							

Cuadro 7. Juego 3, Estrategias Dominantes en J (B) dentro de las Estrategias depredatorias establecidas entre *P. concolor* y *P. onca* para el consumo de biomasa en kg de nueve especies de presas más comunes (Estrada, 2008; modificados para la presente).

JUEGO ESTRATEGIAS DOMINANTES EN J (B; JUEGO 3)					
P (A)/J (B)		JAGUAR (<i>P. onca</i>) JUGADOR B, J			
		J1		J3	
PUMA (<i>P. concolor</i>) JUGADOR A, P	P2	<i>C. paca</i> (Tepe)		<i>N. narica</i> (Pizote)	
		87.66	17.53	46.01	85.74
	P3	<i>T. pecari</i> (Jabalí)		<i>T. major</i> , <i>Crax rubra</i> y <i>Meleagris ocellata</i> (Aves)	
		6.02	21.06	32.97	26.79

Venado: *O. virginianus*, *M. temama* y *M. pandora*. Sin embargo, dichas estrategias podrían estar determinando una competencia negativa entre ambos felinos simpátricos en las Reservas de la Biosfera evaluadas en Guatemala y México. Es imperativo señalar que dichas estrategias racionales no corresponden al Equilibrio de Nash; no obstante, fue una buena aproximación. Es decir, llegar de nueve posibilidades a cuatro fue adecuado; sin embargo, los resultados del ENEP sugieren que solo existe una Estrategia Racional Depredatoria Resultante, la cual fue la

siguiente: {(P2, J3)}, lo que equivale al consumo de biomasa en kg de la siguiente presa para *P. concolor* y *P. onca*: *Nasua narica* (46.01, 85.74), respectivamente, dando origen al juego 4 (Cuadro 8) (Figura 3).

Las tendencias en éstos últimos resultados evidencian, en contraste a las cuatro estrategias racionales previamente descritas (Cuadro 7, Juego 3), que si ambos felinos (*P. concolor* y *P. onca*) optaran por las estrategias resultantes en el ENEP para la presente, podrían coexistir tróficamente como lo sugiere Nash (1951) para

dos competidores, debido a que las Estrategias Depredatorias Dominantes entre ambos les permitiría eliminar dicha interacción ecológica negativa, estableciendo una coexistencia trófica positiva sustentada en el consumo de *N. narica* (Estrategia Racional Depredatoria Resultante) y diversificándola hacia otras presas cuando las interacciones incrementen, resultado probablemente de coacciones ambientales o del incremento en la dinámica de sus poblaciones. Esto coincidiría con lo reportado por Morse (1981), Charnov (1976), Johnson et al. (2005) en

Cuadro 8. Juego 4, resultados del ENEP con la Estrategia Dominante ((P2, J3)) dentro de las Estrategias depredatorias establecidas entre *P. concolor* y *P. onca* para el consumo de biomasa en kg de nueve especies de presas más comunes (Estrada, 2008; modificados para la presente).

		RESULTADOS DEL ENEP (SUBRAYADAS; JUEGO 4) OBTENIDO DEL JUEGO EN FORMA NORMAL (JUEGO 1)					
P (A)/J (B)		JAGUAR (<i>P. onca</i>) JUGADOR B, J					
		J1		J2		J3	
PUMA (<i>P. concolor</i>) JUGADOR A, P	P1	<i>O. virginianus</i> , <i>M. temama</i> y <i>M. pandora</i> (Venado)		<i>P. tajacu</i> (Coche de m.)		<i>D. novemcinctus</i> (Armadillo)	
		<u>317.6</u>	49.12	54.46	<u>140.05</u>	17.15	107.21
	P2	<i>C. paca</i> (Tepe)		<i>D. punctata</i> (Cotuza)		<i>N. narica</i> (Pizote)	
		87.66	17.53	<u>81.06</u>	12.47	<u>46.01</u>	<u>85.74</u>
	P3	<i>T. pecari</i> (Jabali)		<i>A. palliata</i> y <i>A. geoffroyi</i> (Mono)		<i>T. major</i> , <i>Crax rubra</i> y <i>Meleagris ocellata</i> (Aves)	
		6.02	21.06	40.24	4.47	32.97	<u>26.79</u>
Resultado del ENEP que permiten coexistencia trófica entre P (A) y J (B).							

la Teoría del Forrajeo Óptimo quienes señalan que la estrategia de un depredador para asegurar su nutrición en un tiempo mínimo se conoce como alimentación óptima; a través de ésta, las especies han tenido que mostrar amplia coexistencia mediante la partición de recursos alimenticios por segregación de sus hábitats de alimentación (MacArthur, 1958; Neill et al., 2009); de tal forma que la adecuación de un animal está en función de la eficiencia de su alimentación medida en términos de algún gasto, usualmente energía y, que la selección natural ha dado como resultado, depredadores que se alimentan para maximizar tal adecuación. En la presente investigación, la adecuación puede estar asociada con el comportamiento alimenticio de ambos felinos; el cual, ha sido maximizado por dicha selección sujeta a ciertas coacciones ambientales, la estructura y composición del hábitat, las cuales podrían estar determinando, por una parte, la distribución de presas y por otra, los métodos de cacería empleados por ambos felinos (*P. concolor* y *P. onca*). Los modelos ecológicos pueden orientarnos hacia una mejor explicación de interacciones, en condiciones de perturbaciones mínimas, entre competidores y entre depredadores y sus presas como lo es el modelo clásico de Lotka-Volterra, el cual matemáticamente muestra el equilibrio entre estas interacciones (Hollin, 1965). Actualmente y con los cambios drásticos en los ambientes y paisajes donde habitan estos carnívoros, es importante elucubrar opciones, modelos y escenarios en donde las presas preferenciales naturales sean escasas y solo se dispusiera de mamíferos medianos como presas alternas para carnívoros como el jaguar y puma.



Figura 3. *P. onca* en la Sierra del Abra Tanchipa, tomada mediante cámara trampa. Cortesía de: COLPOS-CONANP-Programa de Conservación de Especies en Riesgo (PROCER) 2015.

CONCLUSIONES

Ambos felinos simpátricos adoptan las siguientes estrategias en el consumo de presas para su coexistencia-segregación trófica: el puma P (A; P2) tuvo como mejor estrategia el consumo de Tepe para tener éxito, en caso de fracaso (si es segregado tróficamente) el consumo de *N. narica* (Pizote), *T. major*, *C. rubra* y *M. ocellata* (AVES), *T. pecari*. En contraste, el jaguar J (B; J3) tuvo como mejor estrategia el consumo de *N. narica* para tener éxito, en caso de fracaso (si es segregado tróficamente) el consumo de Aves (*T. major*, *C. rubra* y *M. ocellata*), *T. pecari*, *C. paca*. Sin embargo, de acuerdo al ENEP el Equilibrio estable en las interacciones de competencia entre *P. concolor* y *P. onca* se alcanzaría

cuando ambas especies adoptaran la estrategia de consumir *N. narica* (Pizote), lo que les permitiría la coexistencia trófica. De tal forma que la TJ y el ENEP podrían resultar como herramientas útiles para inferir las estrategias de éxito y/o fracaso adoptados por ambos depredadores en el establecimiento de patrones de coexistencia y segregación trófica, lo que coadyuvaría a establecer estrategias de manejo y mejoramiento de hábitat con fines de su conservación en áreas de distribución natural, en las que exista la presencia de las presas consideradas en la presente investigación.

LITERATURA CITADA

- Abramson G. 2014. La matemática de los sistemas biológicos. Universidad Nacional de Cuyo. Centro Atómico Bariloche, Instituto Balseiro y CONICET. Argentina. 285 p.
- Ackerman B.B., Frederick G., Lindzey E., Hempker Th.P. 1984. Cougar food habits in southern Utha. The Journal of Wildlife Management, 48(1):147-155.
- Begon M., Townsend C. R., Harper J. L. 2006. Ecology from Individuals to Ecosystems. Blackwell Publishing. 132 p.
- Bulmer M.G. 1974. Density-dependent selection and character displacement. The American Naturalist, 108: 45-58.
- Ceballos G., Chávez C., Zarza H. 2012. Censo Nacional del Jaguar y sus Presas (1ª Etapa). CONANP, IE-UNAM, ALIANZA WWF-TELCEL, TELMEX y CONABIO. Informe Final SNIB- CONABIO Proyecto HE011. México, D.F. 55 p.
- Ceballos G., Chávez C., Zarza H., Manterola C. 2005. Ecología y conservación del jaguar en la región de Calakmul. Biodiversitas, 62:1-7.
- Charnov E.L. 1976. Optimal foraging; attack strategy of a mantid. Am. Nat., 110: 141-151.
- CONANP. 2015. Programa de Conservación de Especies en Riesgo (PROCER).
- Crawshaw P.G. 1995. Comparative ecology of ocelot (*Felis pardalis*) and jaguar (*Panthera onca*) in a protected subtropical forest in Brazil and Argentina. PhD dissertation. University of Florida. 95 p.
- Emmons L.H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. Behavioral ecology and sociobiology, 20(4):271-283.
- Estrada H. Ch. G. 2008. Dieta, uso de hábitat y patrones de actividad del puma (*Puma concolor*) y jaguar (*Panthera onca*) en la selva maya. Revista Mexicana de Mastozoología, (Nueva época), 12 (1): 113-130.
- Foster R.J., Harmsen B. J., Valdes B., Pomilla C. and Doncaster C. P. 2010. Food habits of sympatric jaguars and pumas across a gradient of human disturbance. Journal of Zoology, 280:309-318.
- Garla R.C., Setz E. Z. F. and Gobbi N. 2001. Jaguar (*Panthera onca*) food habits in Atlantic rain forest of southeastern Brazil. Biotropica, 33(4):691-696.
- Gómez-Ortiz Y., Monroy-Vilchis O. 2013. Feeding ecology of puma (*Puma concolor*) in Mexican montane forests with comments about jaguar (*Panthera onca*). Wildlife Biology, 19:179-187.
- Hernández-SaintMartín D., Rosas-Rosas O.C., Palacio-Núñez J., Tarango-Arámbula L.A., Clemente Sánchez F., Hoogesteijn A.L. 2013. Activity patterns of jaguar, puma and their potential prey in San Luis Potosí, Mexico. Acta Zoológica Mexicana (n.s.), 29(3): 520-533.
- Hernández-SaintMartín A.D., Rosas-Rosas O.C., Palacio-Núñez J., Tarango-Arámbula L.A., Clemente-Sánchez F., Hoogesteijn A.L. 2015. Food Habits of Jaguar and Puma in a Protected Area and Adjacent Fragmented Landscape of Northeastern Mexico. Natural Areas Journal, 35(2):308-317.
- Iriarte J.A., Franklin W.L., Johnson W.E., Redford K.H. 1990. Biogeographic variation of food habits and body size of the American puma. Oecologia, 85:185-190.
- Iriarte J. A., Franklin W., Johnson W. 1991. Feeding Ecology of the Patagonian puma in Southernmost Chile. Revista Chilena de Historia Natural, 64:145-156.
- Johnson M.D., Sherry T.W., Strong A.M., Medori A. 2005. Migrants in Neotropical bird communities: an assessment of the breeding currency hypothesis. Journal of Animal Ecology, 74:333-341.
- Jongman R.H.G., Ter Braak C.J.F., Van Tongeren O.F.R. 1995. Data analysis community and landscape ecology. Cambridge University Press. 225 p.
- Karanth K.U., Sunquist M.E. 1995. Prey selection by tiger, leopard and dhole in tropical forests. Journal of Animal Ecology, 64:439-450.
- Laundré J.W. 2005. Puma energetics: a recalculation. Journal of Wildlife Management, 69(2):723-732.
- Link W., Karanth K. 1994. Correcting for overdispersion in the test of prey selectivity. Ecology, 75(8):2456-2459.
- López G.C.A., Miller B.J. 2002. Do jaguars (*Panthera onca*) depend on large prey? Western North American Naturalist 62(2):218-222.
- López J.E. 1996. Hábitos alimentarios de murciélagos frugívoros y su participación en la dispersión de semillas, en bosques secundarios húmedos, de Costa Rica. Tesis de Maestría. Universidad Nacional, Costa Rica 73 pp.
- MacArthur R.H. 1958. Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests. Ecology, 39(4):599-619.
- Magurran A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement (1a ed.). New Jersey, U.S.A: Princeton University Press. 229 p.
- Mares M.A. 1993. Desert rodents, seed consumption, and convergence: the evolutionary shuffling of adaptations. BioScience, 43 (6):372-379.
- Moreira-Ramírez J. F., López J. E., García-Anleu R., Córdova F., Dubón T. 2015. Tamaño, composición y patrones diarios de actividad de grupos de pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*) en el Parque Nacional Mirador-Río Azul, Guatemala. Therya, 6(2):469-481.
- Morse D.H. 1981. Foraging speeds of warblers in large populations and in isolation. The Wilson Bulletin, 93(3):334-339.
- Nash J. 1951. Non-cooperative games. The annals of mathematic, Second Series, 54(2): 286-295.
- Neill C., Daufresne T., Jones C. G. 2009. A competitive coexistence principle?. Oikos, 118 (10):1570-1578.
- NOM-059-SEMARNAT-2010. Diario Oficial de la Federación. Publicado el 6 de marzo de 2002.
- Novack A., Main M., 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. J. Zool. Lond. 267:167-178.

- Oliveira T. 1994. Neotropical cats: Ecology and conservation. Edufma, Sao Luis, Brazil, 220 pp.
- Oliveira T. 2002. Ecología comparativa de la alimentación del jaguar y el puma en el Neotrópico *In*: R.A. Medellín, Equihua, C. Chetkiewics, C. Rabinowitz, A. Crawshaw, P. Rabinowitz, A. Redford K., Robinson J.G., Sanderson, Taber A. (eds.). El jaguar en el nuevo milenio. Fondo de Cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. México D.F. pp: 265-288.
- Restrepo C.A. 2009. Aproximación a la Teoría de Juegos. Universidad Pontificia Bolivariana. Revista Ciencias Estratégicas, 17(22):157-175.
- Rosas-Rosas O.C., Bender L.C. 2012. Population status of jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) in northeastern Sonora, México. Acta Zoológica Mexicana (n. s.), 28(1): 86-101.
- Schaller G.B., Crawshaw P.G. 1980. Movement patterns of jaguar. Biotropica, 12:161-168.
- Schaller G., Vasconcelos J. 1978. Jaguar predation on capybara. Z. Säugetierk, 43: 296-301.
- 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(2):204-213.
- Taha H.A. 2012. Investigación de operaciones. Pearson. México. pp: 541-542.
- Weckel M., Giuliano W., Silver S. 2006. Jaguar (*Panthera onca*) feeding ecology: distribution of predator and prey through time and space. Journal of Zoology, 270:25-30.

