



EDUCACIÓN
SECRETARÍA DE EDUCACIÓN PÚBLICA



TECNOLÓGICO
NACIONAL DE MÉXICO®

TECNOLÓGICO NACIONAL DE MÉXICO INSTITUTO TECNOLÓGICO DE CHINÁ

TESIS

COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADA EN BIOLOGIA

PRESENTA:

VIVIANA ESMERALDA CHAN QUIÑONES

ASESOR INTERNO:

GUSTAVO ENRIQUE MENDOZA ARROYO

ASESOR EXTERNO:

CARLOS MAURICIO DELGADO MARTÍNEZ

TÍTULO

**“PATRONES DE USO DE AGUADAS Y SARTENEJAS POR JAGUARES
(*Panthera onca*) EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA CALAKMUL,
CAMPECHE, MÉXICO”**

JUNIO 2023



EDUCACIÓN
SECRETARÍA DE EDUCACIÓN PÚBLICA



TECNOLÓGICO
NACIONAL DE MÉXICO®

TECNOLÓGICO NACIONAL DE MÉXICO INSTITUTO TECNOLÓGICO DE CHINÁ

TESIS

COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADA EN BIOLOGÍA

PRESENTA:

VIVIANA ESMERALDA CHAN QUIÑONES

ASESOR INTERNO:

GUSTAVO ENRIQUE MENDOZA ARROYO

ASESOR EXTERNO:

CARLOS MAURICIO DELGADO MARTÍNEZ

TÍTULO

**“PATRONES DE USO DE AGUADAS Y SARTENEJAS POR JAGUARES
(*Panthera onca*) EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA CALAKMUL,
CAMPECHE, MÉXICO”**

JUNIO 2023

HOJA DE APROBACIÓN

HOJA DE FIRMAS DEL COMITÉ REVISOR

DEDICATORIA

Esta tesis está dedicada a:

A Dios por haberme dado la vida y permitirme el haber llegado hasta este momento tan importante de mi formación profesional, por colocar en mi senda a personas especiales que me han brindado su amistad, apoyo, ánimo y compañía en las diferentes etapas de mi vida. Algunas están aquí conmigo y otras en mis recuerdos y en el corazón. Sin importar en dónde estén, quiero darles las gracias por formar parte de mí, por toda esa buena energía que me han transmitido.

A mi madre Patricia por ser el pilar más importante y por demostrarme siempre su cariño y apoyo incondicional sin importar nuestras diferencias de opiniones. A mi padre Edilberto, a pesar de la poca demostración de cariño, siempre estás conmigo, sé que este momento es especial para ti como lo es para mí. Gracias, padres por su amor, paciencia y esfuerzo me han permitido llegar a cumplir hoy un sueño más. A mi hermana Ángela porque te amo infinitamente hermanita.

Se la dedico a mi familia, en especial a mi bisabuela doña Lilia y mis dos abuelos maternos doña Teresita y don Alfonso, son un gran apoyo tanto para mí como para mi mamá y siempre estaré agradecida por lo que hacen por nosotros, este también es su logro. A mis tías y tíos por los consejos y enseñarme a ganarme la vida con trabajo honesto, los quiero.

Finalmente quiero dedicar esta tesis a todos mis amigos, por apoyarme cuando más las necesito, por extender su mano en momentos difíciles y por el amor brindado cada día, de verdad mil gracias en especial a Verónica, Giovanna y Guadalupe.

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis es el producto de un reto personal y quiero expresar mi gratitud sincera a todas aquellas personas que fueron parte de este proyecto y me brindaron apoyo.

En primer lugar, a mi asesor externo el Biólogo Carlos Mauricio Delgado Martínez por haber confiado en mí para empezar el proyecto aun sin conocernos, por las caminadas dentro de la reserva, por haberme permitido conocer esas aguadas y sartenejas que están guardadas en mi mente, agradezco haber coincidido con usted. Gracias por haber contribuido a través de este tiempo en mi formación final y por la amistad brindada.

A mi asesor interno el Dr. Gustavo Mendoza Arrollo por los conocimientos y enseñanzas en el desarrollo de este trabajo.

Al Dr. Fernando Marcos Contreras Moreno por haber aceptado ser parte de mi jurado y por sus puntuales comentarios y correcciones.

A la Fundación Rufford (The Rufford Foundation) por haber otorgado el financiamiento que permitió la adquisición de equipo y la realización de actividades de campo para este proyecto (2nd Rufford Small Grant, 34365-2). Esta beca fue solicitada y otorgada al Biól. Carlos Mauricio Delgado Martínez.

RESUMEN

La Reserva de la Biosfera Calakmul (RBC), ubicada en el sur de México, es reconocida por su importancia en términos de biodiversidad y conservación. A pesar de la exuberante vegetación de la región, existe una disponibilidad limitada de agua superficial debido a la filtración rápida al subsuelo. Las aguadas y las sartenejas han sido reconocidas como las principales fuentes de agua para la fauna terrestre que habita en esta zona, incluyendo especies en peligro de extinción como el jaguar (*Panthera onca*). A pesar de la relevancia de estos cuerpos de agua, no se conoce a detalle cómo los jaguares utilizan estos recursos. Por lo tanto, este estudio tuvo como objetivo conocer los patrones de uso de las aguadas y sartenejas por parte de los jaguares. Se instalaron cámaras trampa en 22 aguadas y 22 sartenejas de julio de 2021 a septiembre de 2022. Con un esfuerzo de muestreo de 5482 días cámaras trampa, se obtuvieron 86 eventos de visita independientes y se logró identificar a 16 individuos diferentes, determinando el sexo de trece individuos (ocho machos y cinco hembras). Los resultados revelaron que los jaguares mostraron una mayor frecuencia de visitas en las aguadas en comparación con las sartenejas. La frecuencia promedio de visitas ($\pm$ desviación estándar) en aguadas fue de 2.13 ± 2.29 visitas por cada 100 días cámaras trampa, mientras que en las sartenejas fue de 1.02 ± 1.32 visitas. Además, se observó que las visitas en las sartenejas tuvieron una duración mayor y fueron más frecuentes durante la temporada de secas. Se detectaron diferentes horarios de uso, con un pico máximo de actividad en las aguadas entre las 18:00 y las 24:00 h y en las sartenejas entre las 12:00 y las 14:00 h. Este estudio proporciona un conocimiento detallado sobre el uso de las aguadas y sartenejas por parte de los jaguares en la RBC. Los resultados subrayan la importancia de estos cuerpos de agua como elementos clave para la supervivencia de los jaguares en la región y resaltan la necesidad de implementar medidas de conservación efectivas para proteger a esta especie y su hábitat en Calakmul y sus alrededores.

PALABRAS CLAVE: felinos; fototrampeo; frecuencia de visita; patrones de actividad.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	12
2. OBJETIVOS.....	16
Objetivo general	16
Objetivos específicos	16
3. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	17
3.1. Generalidades del jaguar	17
3.2. El jaguar en México	17
3.3. Estudios sobre el uso de cuerpos de agua por el jaguar.....	19
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	23
4.1. Área de estudio	23
4.2. Búsqueda y monitoreo de cuerpos de agua	24
4.3. Procesamiento de los registros	25
4.4. Análisis estadísticos	25
4.4.1 Frecuencia de uso y duración de los eventos de uso	25
4.4.2. Factores que determinan las visitas.....	26
4.4.3. Patrones de actividad	27
5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	28
5.1. Identificación de individuos.....	28
5.2. Frecuencias de visita.....	33
5.2.1. Factores que determinan las visitas.....	34
5.3. Duración	35
5.4. Patrones de actividad	36
6. CONCLUSIÓN	40
7. BIBLIOGRAFÍA	42

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Estudios en los que se reporta el uso de cuerpos de agua por el jaguar (<i>Panthera onca</i>).....	21
Tabla 2. Individuos de jaguar registrados en distintos cuerpos de agua en la Reserva de la Biosfera Calakmul.	28
Tabla 3. Registro de individuos por meses en aguadas y sartenejas en la Reserva de la Biosfera Calakmul.	30
Tabla 4. Individuos registrados en los diferentes cuerpos de agua durante la temporada de lluvias y secas en la Reserva de la Biosfera Calakmul.	31
Tabla 5. Frecuencias de visita (media $\pm$ desviación estándar) registradas en aguadas y sartenejas dentro de la Reserva de la Biosfera Calakmul.	34
Tabla 6. Duración de las visitas (media $\pm$ desviación estándar) registradas en aguadas y sartenejas dentro de la Reserva de la Biosfera Calakmul.	36
Tabla 7. Coeficientes de traslape de los patrones de actividad.....	38

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Cuerpos de agua terrestres de la Reserva de la Biosfera Calakmul: a) aguada y b) sarteneja.	15
Figura 2. Regiones ecogeográficas en donde se distribuye el jaguar en México.	18
Figura 3. Área de estudio y ubicación de aguadas y sartenejas monitoreadas dentro de la Reserva de la Biosfera Calakmul.	23
Figura 4. Jaguares registrados en dos diferentes cuerpos de agua dentro de la Reserva de la Biosfera Calakmul.	30
Figura 5. Jaguar registrado como (a) cría en julio de 2021 y como (b) juvenil en junio de 2022.....	32
Figura 6. Efecto de la distancia a la carretera en la frecuencia de visita a los cuerpos de agua en la Reserva de la Biosfera de Calakmul.	35
Figura 7. Covariables asociadas al número de visitas de los jaguares en aguadas y sartenejas dentro de la Reserva de la Biosfera Calakmul.	35
Figura 8. Patrones de actividad de los jaguares en las aguadas y las sartenejas estudiadas en el Reserva de la Biosfera Calakmul.	37
Figura 9. Comparación de los patrones de actividad de machos y hembras en a) aguadas y b) sartenejas.	37
Figura 10. Patrones de actividad durante la temporada de a) secas y b) lluvias	38

1. INTRODUCCIÓN

El agua es esencial para la supervivencia de todas las formas de vida en la Tierra. Aunque el 70% de la superficie terrestre está cubierta por agua, solo el 2.5% es agua dulce y solo una pequeña fracción de ese porcentaje es accesible para su consumo (USGS, 2019). Las variaciones en la cantidad de precipitación, su distribución estacional, la humedad atmosférica y la presencia de agua dulce en distintos cuerpos de agua son factores importantes que influyen en la abundancia y distribución de la fauna silvestre en ecosistema terrestres (Hayward y Hayward, 2012; Paredes et al., 2017).

Los cuerpos de agua son esenciales para muchas especies de fauna, ya que les proporcionan refugio, sitios de forrajeo y la posibilidad de hidratarse y mantenerse frescos en las horas más calurosas del día (Hafez, 1964; Chapman, 1988; Gossner et al., 2020). En los ecosistemas con una marcada estacionalidad en la precipitación y con una baja disponibilidad de cuerpos de agua, la distribución espaciotemporal del agua puede determinar la presencia, movimientos y densidad de los vertebrados silvestres, lo que a su vez puede afectar la interacción de las especies y la dinámica del ecosistema (Chamaillé et al., 2013; Bennitt et al., 2014; Gandiwa et al., 2016).

La fauna silvestre puede satisfacer sus necesidades de agua de varias maneras. En primer lugar, algunos animales pueden obtener agua a través de los alimentos que consumen, como las presas en el caso de los carnívoros y las plantas en el caso de los herbívoros (Dias et al., 2014). En segundo lugar, algunas especies pueden obtener agua metabólica producida por varios procesos en sus tejidos (Glenn, 2000). Por último, los animales pueden beber agua directamente de cuerpos de agua (Lee et al., 2017).

La Reserva de la Biosfera Calakmul (RBC), ubicada en el estado de Campeche al sureste de México, se distingue por su extensa vegetación tropical que crece sobre un suelo de origen calcáreo (Torrescano-Valle y Folan, 2015). Debido a las características geológicas de la región, gran parte de la precipitación se filtra rápidamente al subsuelo, lo que provoca una baja disponibilidad de agua superficial (García-Gil et al., 2002). A pesar de esta situación, la RBC se destaca por su alta diversidad de vertebrados, típica de los

bosques tropicales de Mesoamérica (Calmé et al., 2015; Charruau et al., 2015; Reyna-Hurtado et al., 2015). Diversos estudios han evidenciado que los vertebrados terrestres que habitan en esta región satisfacen sus requerimientos de agua principalmente de cuerpos de agua dependientes de la precipitación, entre los que destacan las aguadas y las sartenejas (Reyna-Hurtado et al., 2010; Delgado-Martínez y Mendoza, 2020).

Las aguadas son cuerpos de agua que se forman en depresiones superficiales con suelos que tienen un alto contenido de arcilla en donde la lluvia y el agua proveniente de corrientes estacionales se acumulan (Back y Lesser, 1981; García-Gil et al., 2002; Torrescano-Valle y Folan, 2015; Fig. 1a). Su densidad es de aproximadamente una aguada por cada 10.5 km² y generalmente no exceden los 5,000 m² de extensión (Reyna-Hurtado et al., 2012). Aunque muchas son temporales y se secan durante la temporada de secas, algunas son permanentes y solo se secan durante eventos extremos de sequía (O'Farrill et al., 2014). Las aguadas son sumamente importantes para la fauna silvestre, como lo demuestra la presencia de una amplia variedad de vertebrados, incluyendo especies en peligro de extinción como el jaguar (*Panthera onca*), el tapir (*Tapirus bairdii*) y el pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*) (Reyna-Hurtado et al., 2010, Naranjo et al., 2015).

Por otro lado, las sartenejas son acumulaciones de agua pluvial en oquedades naturales formadas en la roca madre expuesta (Flores, 1983; Fig. 1b). Tienen una densidad aproximada de una sarteneja por cada 0.1 km² (Delgado-Martínez et al., datos no publicados). En la RBC, las sartenejas generalmente no cubren más de un metro cuadrado y usualmente almacenan hasta 100 litros de agua (Delgado-Martínez et al., 2018; Reyna-Hurtado et al., 2012). Las sartenejas almacenan agua durante varias semanas y pueden coleccionar agua incluso con un solo evento de lluvia de intensidad moderada (Reyna-Hurtado et al., 2012; Delgado-Martínez, obs. pers.). Se ha documentado que las sartenejas son una fuente de agua tan importante como las aguadas para la fauna silvestre de la región de Calakmul, siendo visitadas por un número similar de especies (Delgado-Martínez et al., 2018; Reyna-Hurtado et al., 2009).

A pesar de que ha existido gran interés en la fauna asociada a los cuerpos de agua en la región de Calakmul, la mayoría de los estudios se han enfocado a los ungulados que hacen uso de las aguadas (Moreira-Ramírez et al., 2019; Reyna-Hurtado et al., 2019; Sandoval-Serés et al., 2016). Hasta la fecha, no existe un estudio detallado que examine cómo una especie utiliza tanto las aguadas como las sartenejas.

El jaguar (*P. onca*) es una especie que se puede reconocer a nivel individual por su patrón de rosetas único en cada individuo (Silver et al., 2004), lo que permite determinar los patrones de uso de diferentes recursos. Este felino tiene un alto valor cultural y es una especie emblemática en la conservación de la biodiversidad a nivel mundial (De la Torre et al., 2018). Sin embargo, debido a su naturaleza elusiva, es uno de los grandes felinos más difíciles de estudiar en América (Sollmann et al., 2011; Jędrzejewski et al., 2022). Además, la pérdida y fragmentación de hábitat, así como el conflicto fauna-humano, han llevado a que el jaguar esté en peligro de extinción y sea protegido a nivel nacional e internacional (Chávez y Ceballos, 2009; Quigley et al., 2017).

Además de su papel carismático en la conservación de la biodiversidad, el jaguar es un depredador tope que juega un papel fundamental en la dinámica de los ecosistemas en los que habita (Seymour et al., 1989; Ripple et al., 2014). Aunque ha recibido mucha atención por parte de la comunidad científica en las últimas décadas (e.g., De la torre et al., 2018; Thompson et al., 2021; Ceballos et al., 2021) todavía no se conoce a detalle cómo utiliza los diferentes cuerpos de agua en la Región de Calakmul. Por lo tanto, este estudio tiene como objetivo generar un conocimiento detallado sobre el número de individuos de jaguar que visitaron las aguadas y las sartenejas a lo largo de un año, así como la frecuencia de uso, la duración de las visitas y los horarios de actividad.

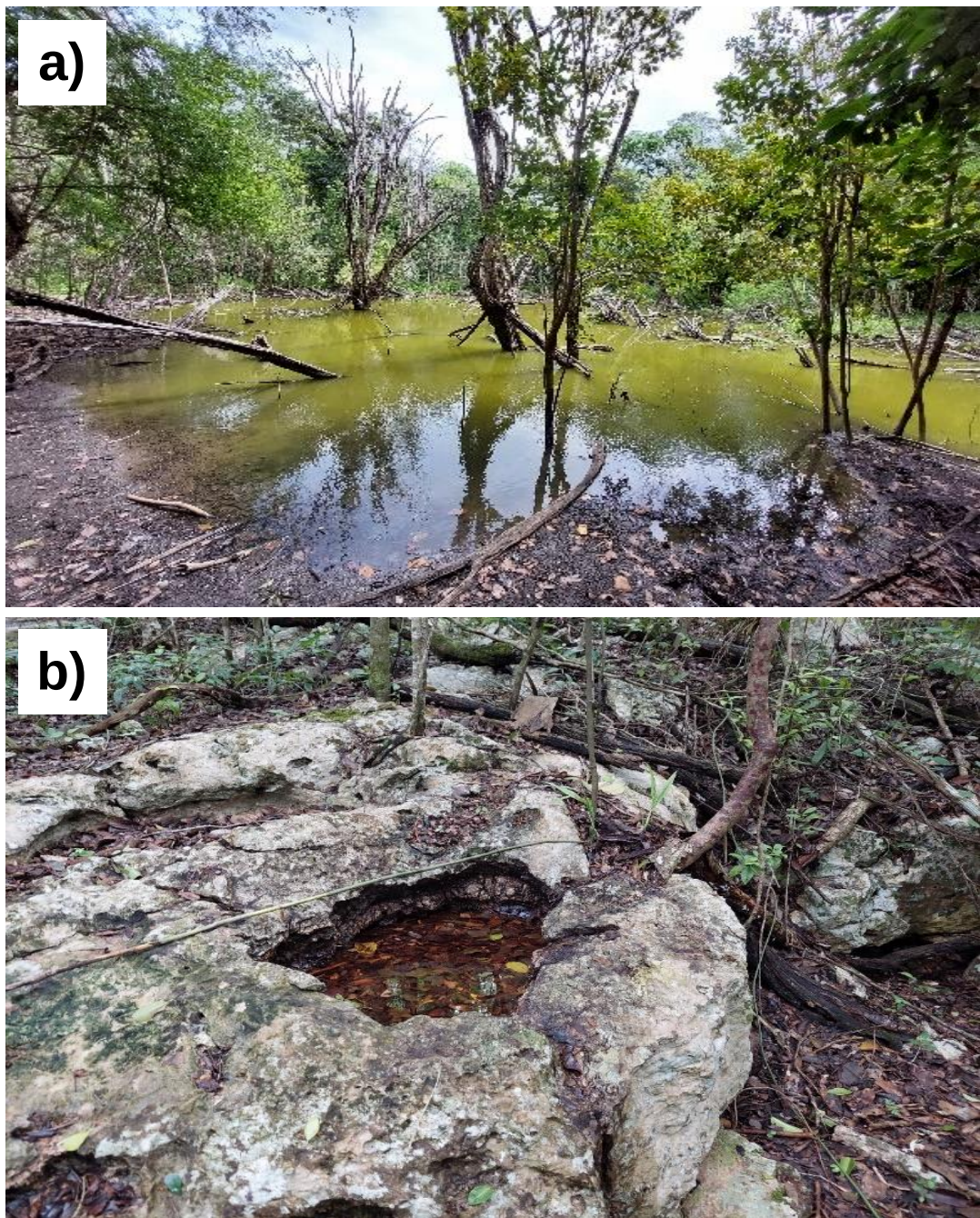


Figura 1. Cuerpos de agua terrestres de la Reserva de la Biosfera Calakmul: a) aguada y b) sarteneja.

2. OBJETIVOS

Objetivo general

Conocer cómo los jaguares (*Panthera onca*) hacen uso de las aguadas y las sartenejas en la Reserva de la Biosfera Calakmul (RBC), Campeche, México.

Objetivos específicos

- Determinar el número de individuos de jaguar que visitaron las aguadas y las sartenejas dentro de la RBC.
- Determinar los patrones de uso (i.e., frecuencia de uso, duración y horarios de visita) de los individuos de jaguar registrados en las aguadas y sartenejas dentro de la RBC.
- Comparar los patrones de uso de los jaguares entre las aguadas y sartenejas.

3. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

3.1. Generalidades del jaguar

El jaguar (*Panthera onca*) es un mamífero perteneciente a la Familia Felidae del Orden Carnivora (Ramírez-Pulido et al., 2014). Es el felino más grande de América y el tercer felino más grande del mundo, después del tigre (*P. tigris*) y el león (*P. leo*) (Sunquist y Sunquist, 2017). Su pelaje presenta patrones únicos de rosetas negras en los costados sobre un pelaje base que varía de amarillo pálido a café rojizo y cambia a blanco en los carrillos, pecho y parte interna de las extremidades (Seymour, 1989). El peso de los jaguares varía de 36 a 158 kg, con registros en México de ejemplares machos con un peso promedio de 56 kg y de 42 kg para las hembras (Aranda, 1990).

El jaguar es una especie solitaria, con territorios exclusivos dentro de ambos sexos (Sandoval, 2011). Por lo general, los machos ocupan territorios hogareños más grandes que las hembras, lo que les permite maximizar su acceso a hembras y asegurar suficiente alimento para su supervivencia individual (Schaller y Crawshaw, 1980; Thompson et al., 2021). A pesar de ser el felino más grande de América, el jaguar es una de las especies de grandes felinos menos estudiadas, con poca información cuantitativa disponible sobre aspectos importantes de su ecología de poblaciones, historia de vida y patrones de actividad (De la torre et al., 2018; Jędrzejewski et al., 2021; Jędrzejewski et al., 2022).

3.2. El jaguar en México

A principios del siglo XX, el jaguar habitaba de manera ininterrumpida las regiones tropicales y subtropicales del país, desde Sonora hasta Chiapas en la vertiente del Pacífico, y de Tamaulipas hasta Campeche y la Península de Yucatán en la vertiente del Golfo de México (Ceballos et al., 2018). Estudios de telemetría han revelado que un individuo de jaguar requiere de un territorio que varía entre 30 y 60 km² para sobrevivir (Thompson et al., 2021). Aunque recientemente se reportó un incremento de la población de jaguares en México (Ceballos et al., 2021), la pérdida de hábitat y la cacería ilegal ponen en riesgo

la continuidad de esta especie en México (De la Torre et al., 2018; Polisar et al., 2023).

Entre los años 2008 y 2010, la Alianza Nacional para la Conservación del Jaguar llevó a cabo el primer censo nacional del jaguar en México, que mostró la distribución actual de la especie y la dividió en cinco regiones ecogeográficas basadas en afinidades geográficas, de clima y vegetación (Fig. 2). Una de estas regiones es la Península de Yucatán, que incluye los estados de Campeche, Quintana Roo y Yucatán, y que cuenta con la mayor población de jaguares en México y Centroamérica (Ceballos et al., 2021). El censo también reveló que los estados con las poblaciones más importantes de jaguar son Campeche, Chiapas y Quintana Roo, y las Áreas Naturales Protegidas donde se ha reportado las poblaciones más grandes son la Reserva de la Biosfera Calakmul en Campeche y la Reserva de la Biosfera Sian Ka'an en Quintana Roo (Aranda, 1996; Ceballos et al., 2021).



Figura 2. Regiones ecogeográficas en donde se distribuye el jaguar en México. Fuente: Ceballos et al., 2018.

Ceballos et al. (2005) llevaron a cabo una estimación de la densidad del jaguar en la Reserva de la Biosfera Calakmul. Sus hallazgos revelaron que la densidad de jaguares en esta área es de aproximadamente un individuo por cada 15 km² (1500 ha). Este estudio proporciona los primeros datos sólidos sobre el tamaño de población y densidad de jaguares en la Reserva de la Biosfera Calakmul, lo cual permite estimar que la población total de jaguares en esta

reserva, que abarca una superficie de 723,000 ha, es de alrededor de 480 individuos.

3.3. Estudios sobre el uso de cuerpos de agua por el jaguar

Con el fin de identificar estudios sobre el uso de cuerpos de agua por parte de jaguares silvestres, se realizó una búsqueda bibliográfica en la base de datos *Dimensions* utilizando la siguiente cadena de búsqueda:

(jaguar* OR "Panthera onca" OR yaguar) AND (waterhole* OR "water hole*" OR water-hole* OR "water catchment*" OR "water bod*" OR waterbod* OR "water availability" OR pond* OR "water source*" OR "watering hole*" OR "free-standing water" OR "standing water" OR "surface water" OR "artificial water*" OR "water provisioning" OR pool* OR puddle* OR "bod* of water")

Esta cadena de búsqueda incluyó palabras clave relacionadas tanto con la especie de interés (i.e., jaguar) como con los cuerpos de agua. Además, se llevó a cabo una búsqueda en español en Google Académico con el objetivo de incluir estudios publicados exclusivamente en dicho idioma. Se seleccionaron aquellos trabajos en los que se reportó de manera cuantitativa la frecuencia de uso y/o patrones de actividad de los jaguares en los cuerpos de agua.

Se identificó un total de 10 estudios que reportaron el uso de cuerpos de agua por parte del jaguar (Tabla 1). De estos estudios, cuatro se llevaron a cabo en Guatemala (un informe técnico, una tesis y dos artículos de investigación), cuatro en México (artículos de investigación), uno en Costa Rica (artículo de investigación) y uno en México y Guatemala de manera conjunta (reporte). En todos los estudios, se utilizó el método de fototrampeo, que consiste en colocar cámaras trampa en lugares con presencia de cuerpos de agua como cenotes y aguadas. La programación y el tiempo de muestreo de las cámaras trampa variaron según los objetivos de cada estudio.

En términos de esfuerzo de muestreo, el estudio llevado a cabo en Calakmul (Campeche, México) por Sánchez-Pinzón et al. (2020) presentó el mayor esfuerzo de muestreo entre los estudios analizados. Este estudio sumó un total de 13,744 días cámara trampa y se centró en el estudio de las dos especies de pecarí presentes en la región y su relación con la disponibilidad de

agua y sus depredadores, incluyendo al jaguar como el principal depredador de estas especies. Los datos obtenidos indican una relación positiva entre la disponibilidad de agua y la presencia de jaguares en el área de estudio.

El informe técnico de Ruano et al. (2009) tuvo un esfuerzo de muestreo de 300 días cámara trampa, siendo el estudio con menor esfuerzo de muestreo entre los analizados. El objetivo del estudio fue estimar la abundancia relativa de la fauna que visita las aguadas. Como resultado, se registraron seis eventos de jaguar y se identificaron dos individuos previamente registrados por Moreira et al. (2009).

De los estudios encontrados, ocho proporcionaron datos de frecuencia de uso. Al analizar las frecuencias, se obtuvo una media de 1.58 eventos por cada 100 días cámara trampa, con una desviación estándar de 0.68.

Para el área de estudio de interés en este trabajo, se encontraron dos artículos de investigación previos que reportan el uso de aguadas y sartenejas por los jaguares. En primer lugar, Sánchez-Pinzón et al. (2020) informan sobre la presencia del jaguar en aguadas y destaca una relación positiva de la especie con la disponibilidad de agua. Por otro lado, Delgado-Martínez et al. (2022), en su estudio enfocado a las sartenejas, registraron una frecuencia de uso de un evento por cada 100 días de esfuerzo de muestreo.

Tabla 1. Estudios en los que se reporta el uso de cuerpos de agua por el jaguar (*Panthera onca*).

Título	Autores (País)	Método	Resultados
Monitoreo de manadas de jabalí y dantos que visitan las aguadas de la región Este del Parque Nacional Mirador-Río Azul	Ruano et al., 2009 (Guatemala)	Monitorearon cinco aguadas, cada una con tres cámaras trampa programadas para tomar fotografías las 24 horas. El esfuerzo de muestreo fue de 300 días.	Se registraron 6 eventos de jaguar con una abundancia relativa de 2 eventos por cada 100 días de muestreo. La frecuencia de captura fue mayor entre las 6 y 16 horas.
Vertebrados medianos y mayores asociados a las aguadas del Biotopo Protegido Naachtún - Dos Lagunas, Petén	González, 2015 (Guatemala)	Se muestrearon cuatro aguadas, cada una con tres cámaras trampa, programadas para tomar tres fotos consecutivas y un periodo de recuperación de 15 segundos. El esfuerzo de muestreo fue de 898 días.	Se registraron 18 eventos independientes de jaguar con una frecuencia de 2 eventos por cada 100 días. La actividad fue mayor durante el día.
An ignored role of sartenejas to mitigate water shortage hazards for tropical forest vertebrates	Delgado-Martínez et al., 2018 (México)	Colocaron una cámara trampa en seis sartenejas y seis aguadas. Las cámaras se programaron para tomar una foto y un video de 30 segundos cada vez que se activaran. El esfuerzo de muestreo fue de 1021 días.	Se registró al jaguar haciendo uso de las aguadas y de las sartenejas con una frecuencia de 2.5 y 1 evento por cada 100 días, respectivamente. Las visitas duraron un promedio de 4.5 minutos.
Monitoreo de cuerpos de agua y fauna asociada en la Selva Maya	Grupo regional de monitoreo de cuerpos de agua y fauna asociada en la Selva Maya, 2019 (México-Guatemala)	Muestrearon 29 aguadas colocando una cámara trampa por cuerpo de agua.	En más del 50% de las aguadas se registró la presencia de jaguar con un promedio de la frecuencia de uso de 1.4 eventos por cada 100 días.
Seasonal use of waterholes and pathways by macrofauna in the dry forest of Costa Rica	Montalvo et al., 2019 (Costa Rica)	Instalaron cámaras trampas en 25 cuerpos de agua. Se configuraron para tomar videos y tener un periodo de recuperación de 1 s. El esfuerzo de muestreo fue de 2211 días.	Se registró una frecuencia de 1.29 y 0.76 eventos por cada 100 días durante la temporada seca y lluviosa, respectivamente.
Peccaries and their relationship with water availability and their predators in Calakmul, México	Sánchez-Pinzón et al., 2020 (México)	Monitorearon 12 aguadas con cámaras trampas activas durante las 24 horas. El esfuerzo de muestreo fue de 13 744 días.	Los análisis indicaron una relación positiva entre el jaguar y la disponibilidad de agua.
Visitation patterns of jaguars <i>Panthera onca</i> (Carnivora: Felidae) to isolated water ponds in a	Gaitán et al., 2021 (Guatemala)	Monitorearon entre dos y seis aguadas haciendo uso de cámaras trampa. Fueron programadas para tomar tres fotografías por	Obtuvieron 60 eventos independientes de visita e identificaron 14 individuos. Se observó un patrón de actividad bimodal, siendo

tropical forest landscape		evento de captura, con periodo de recuperación de 15 s. El esfuerzo de muestreo fue de 4587 días.	principalmente diurno, registrando mayor frecuencia antes del amanecer hasta antes del mediodía. Se observó una frecuencia de visita de 1.3 eventos por cada 100 días.
When waterholes get busy, rare interactions thrive: Photographic evidence of a jaguar (<i>Panthera onca</i>) killing an ocelot (<i>Leopardus pardalis</i>)	Perera-Romero et al., 2021 (Guatemala)	Monitorearon 47 aguadas con cámaras trampa. Con un esfuerzo de muestreo de 4230 días.	En tres meses registraron al menos siete jaguares diferentes en la misma aguada y una interacción mortal entre un jaguar y un ocelote. Actividad catemeral, se observó un alto traslape de actividad de entre el jaguar y el ocelote (0.70).
Monitoring of small rock pools reveals differential effects of chronic anthropogenic disturbance on birds and mammals in the Calakmul region, southern Mexico	Delgado-Martínez, et al., 2022 (México)	Instalaron una cámara trampa en 19 sartenejas, 10 dentro de la Reserva de la Biosfera Calakmul y 9 fuera de esta reserva. Se programaron para tomar un video de 20 segundos con un periodo de recuperación de 5 s. El esfuerzo de muestreo fue de 4646 días.	Se registró una frecuencia de uso de 1 evento por cada 100 días. El jaguar presentó frecuencias similares dentro y fuera de la reserva, pero la frecuencia de uso fue mayor en sartenejas alejadas de la carretera dentro de la reserva.
Use of cenotes and the cave environment by mammals on the Yucatán Peninsula, Mexico	Vernes y Devos, 2022 (México)	Muestrearon 17 cenotes, en los cuales instalaron cámaras trampa programadas para tomar videos de 1 minuto. El esfuerzo de muestreo fue de 3409 días.	Se registró que los jaguares visitaron los cenotes con una frecuencia de 0.4 eventos por cada 100 días.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Área de estudio

Este estudio se llevó a cabo dentro de la Reserva de la Biosfera Calakmul (RBC), la cual se ubica en el municipio de Calakmul, en el sureste de México. Las coordenadas extremas de la RBC son 19°15' - 17°45' N y 90°10' - 89°15' O, siendo un área relativamente plana que varía en altitud de 100 a 300 metros sobre el nivel del mar (Instituto Nacional de Ecología, 2000). La RBC abarca una superficie de 723,185 hectáreas y está dividida en dos zonas núcleo (norte y sur) y una zona de amortiguamiento (Fig.3). Forma parte del Corredor Biológico Mesoamericano y se encuentra en la Selva Maya, considerada el segundo bosque tropical más grande de América (Galindo-Leal, 1999). La RBC es la reserva tropical más grande de México (García-Frapolli et al., 2009), lo que la convierte en un sitio clave para la conservación de la biodiversidad neotropical.

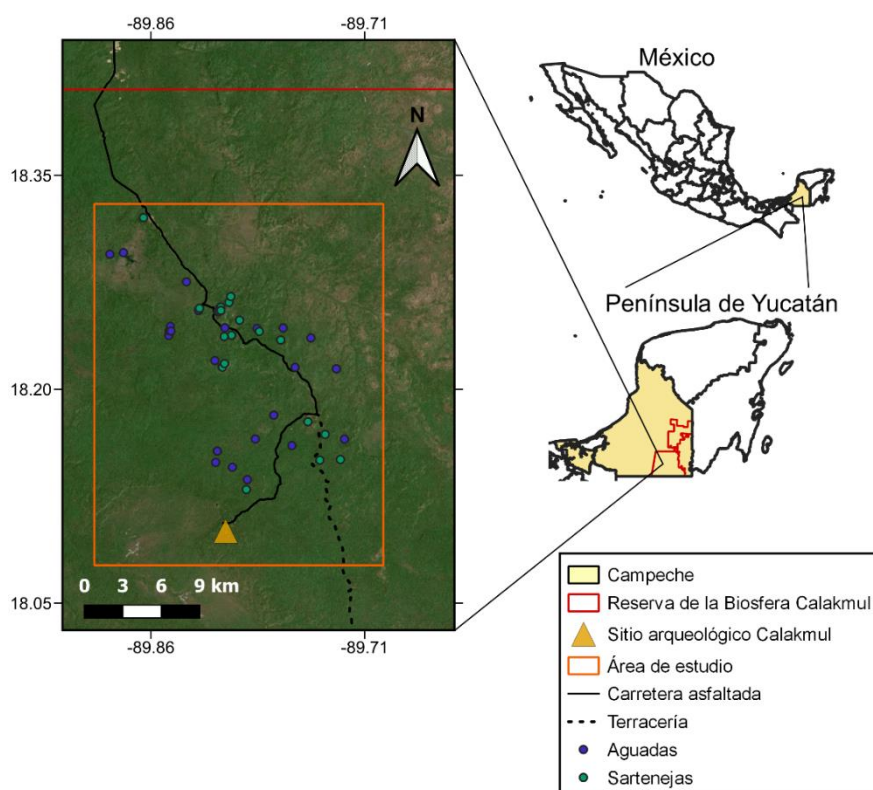


Figura 3. Área de estudio y ubicación de las aguadas y las sartenejas monitoreadas dentro de la Reserva de la Biosfera Calakmul.

Se han identificado seis tipos de vegetación en la región de Calakmul, siendo la selva mediana subperennifolia y la selva baja subcaducifolia los principales tipos de vegetación dentro de la RBC (Martínez y Galindo, 2002). Estas selvas se diferencian de otras debido a que se encuentran en terrenos cársticos, lo cual resulta en un suelo somero, menos ácido y con abundantes afloramientos de calcio (Wendt, 1993). Estas características del suelo reducen la disponibilidad de agua en el suelo y acentúan la sensibilidad de las plantas a las sequías estacionales (Medrano et al., 2007).

El clima de la región es tropical subhúmedo, con lluvias durante el verano, una temperatura media anual de 24.6 °C y una precipitación media anual de 1,059 mm (Martínez y Galindo, 2002; CONAGUA, 2020). La región presenta una marcada estacionalidad en su precipitación, con dos estaciones claramente definidas: una temporada seca que va de noviembre a abril, con una precipitación mensual menor a 60 mm, y una temporada lluviosa de mayo a octubre, con una precipitación mensual mayor a 60 mm (Vidal-Zepeda, 2005; Mardero et al., 2020).

4.2. Búsqueda y monitoreo de cuerpos de agua

Utilizando la información cartográfica de los cuerpos de agua de la RBC (García-Gil et al., 2000), se identificaron las aguadas presentes dentro del área de estudio. Además, se realizaron 30 transectos en la RBC con el objetivo de localizar sartenejas. Se seleccionaron 22 aguadas y 22 sartenejas para registrar las visitas de los jaguares. Utilizando el software QGIS, se determinaron las distancias entre cada cuerpo de agua y la carretera, así como la distancia a la aguada más cercana. La distancia promedio ($\pm$ desviación estándar) entre las aguadas seleccionadas fue de 7.22 ± 4.20 km, mientras que la distancia entre las sartenejas fue de 6.04 ± 4.99 km.

Se instaló una cámara trampa en cada uno de los cuerpos de agua seleccionados, fijadas en árboles a una altura aproximada de 50 cm del suelo. Cada cámara estaba programada para tomar un video de 20 segundos cada vez que era activada, con un periodo de recuperación de 5 segundos. Debido al número de cámaras disponibles, los cuerpos de agua se dividieron en tres grupos, y cada grupo se muestreó de forma simultánea durante dos periodos:

uno durante la temporada seca y otro durante la temporada de lluvias, con una duración de al menos cinco semanas cada uno. El muestreo se llevó a cabo de julio de 2021 a septiembre de 2022.

4.3. Procesamiento de los registros

De los videos obtenidos, se seleccionaron los registros de jaguar. Se realizó la identificación de los diferentes individuos de jaguar observando el patrón de manchas en el cuerpo (Karanth y Nichols, 1998). Adicionalmente, se identificó el sexo de los individuos por la presencia o ausencia del saco testicular (Trolle y Kéry, 2003). Los registros de baja calidad (e.g., imágenes borrosas) fueron clasificados como individuos no identificados. Los registros fueron etiquetados y organizados con la ayuda del programa DigiKam. Para cada uno de los registros se anotó la siguiente información: fecha, hora, nombre de la estación, temperatura, número de individuos, sexo, uso del agua y duración del registro.

4.4. Análisis estadísticos

4.4.1 Frecuencia de uso y duración de los eventos de uso

Con el fin de no sobreestimar la actividad de los jaguares que visitaron los cuerpos de agua, los registros consecutivos de un mismo individuo, y en el mismo cuerpo de agua, fueron agrupados en eventos independientes. La duración de un evento se calculó obteniendo la diferencia en segundos entre el inicio y el fin del evento. Usando la siguiente ecuación, se calculó la frecuencia en la que los jaguares visitaron los distintos cuerpos de agua: $(\text{número de eventos/esfuerzo de muestreo}) \times 100 \text{ días cámara trampa}$ (O'Brien et al., 2003). Donde el esfuerzo de muestreo corresponde al número de días en los que cada cámara trampa estuvo activa. Esta frecuencia de visita fue calculada para cada cuerpo de agua en la temporada de secas y de lluvias.

Con el fin de comparar las frecuencias de visita y la duración de los eventos, se realizaron pruebas de permutación de las diferencias de media con la ayuda del paquete *infer* de R (Couch et al., 2021). Este análisis incluye los siguientes pasos: 1) cálculo de la diferencia observada en las medias ($\hat{d}$), 2) construcción de una distribución nula de las diferencias de media basada en

10,000 permutaciones, 3) cálculo de la proporción de muestras en las que la diferencia permutada fue igual o mayor que el valor esperado (valor p), y 4) cálculo de los intervalos de confianza (95%) de las diferencias de la media usando 10,000 re-muestras de *bootstrap*. Esta comparación se realizó entre los siguientes pares: 1) aguadas vs. sartenejas, 2) aguadas vs. sartenejas en la temporada de lluvias, 3) aguadas vs. sartenejas en la temporada de secas, 4) hembras en aguadas vs. hembras en sartenejas, 5) machos en aguadas vs. machos en sartenejas, 6) hembras en aguadas vs. hembras en sartenejas durante temporada de lluvias, 7) hembras en aguadas vs. hembras en sartenejas durante temporada de secas, 8) machos en aguadas vs. machos en sartenejas durante temporada de lluvias y 9) machos en aguadas vs. machos en sartenejas durante temporada de secas.

4.4.2. Factores que determinan las visitas

Con el fin de evaluar qué factores influyen en la frecuencia de uso de las aguadas y las sartenejas, se implementó un procedimiento de inferencia multi-modelo utilizando modelos lineales generalizados con distribución binomial negativa (Lindén y Mäntyniemi, 2011; Stoklosa et al., 2022). Se utilizaron las siguientes variables predictivas para modelar el número de eventos: 1) tipo de cuerpo de agua (variable categórica: aguada vs. sarteneja), 2) temporada (variable categórica: secas vs. lluvias), 3) distancia a la carretera (variable continua) y 4) distancia a la aguada más cercana (variable continua). Las variables continuas fueron estandarizadas con la función *scale* del programa R (R Core Team, 2022) y se incluyó el esfuerzo de muestreo como *offset* en los modelos.

Se construyeron todos los posibles modelos con la combinación de las cuatro covariables, permitiendo solo la interacción de dos variables en cada modelo (Burnham y Anderson, 2002). Para cada modelo, se calculó el criterio de información de Akaike corregido para tamaños de muestra pequeños (AICc). Se conservaron los primeros 100 modelos con el menor valor de AICc. Posteriormente, se sumó la importancia relativa de cada uno de estos 100 modelos (w_i) hasta obtener una suma igual o mayor a 0.95, lo cual indica que, con un nivel de confianza del 95%, este conjunto de modelos contiene el mejor

modelo que se ajusta al verdadero. A partir de estos modelos, se calculó la importancia acumulada de cada covariable ($\sum w_i$), teniendo en cuenta el número de modelos candidatos en los que se incluye cada covariable. Se consideró que una covariable era importante si tenía un valor relativamente alto de $\sum w_i$ y el parámetro estimado era mayor que la varianza incondicional. Todo este procedimiento se realizó utilizando el paquete *glmulti* en R (Calcagno, 2020).

4.4.3. Patrones de actividad

Se compararon los horarios en los que los jaguares hicieron uso de los cuerpos de agua. Se calculó el traslape de actividad en los siguientes casos: 1) aguadas vs. sartenejas, 2) aguadas vs. sartenejas en la temporada de lluvias, 3) aguadas vs. sartenejas en la temporada de secas, 4) hembras en aguadas vs. hembras en sartenejas, 5) machos en aguadas vs. machos en sartenejas, 6) hembras en aguadas vs. hembras en sartenejas durante temporada de lluvias, 7) hembras en aguadas vs. hembras en sartenejas durante temporada de secas, 8) machos en aguadas vs. machos en sartenejas durante temporada de lluvias y 9) machos en aguadas vs. machos en sartenejas durante temporada de secas. Siguiendo las recomendaciones descritas en Meredith y Ridout (2018), el cálculo del traslape de actividad se realizó utilizando el coeficiente Δ_1 para muestras con menos de 75 observaciones. Se utilizó el método *basic0* para el cálculo de los intervalos de confianza al 95%. Este procedimiento se realizó con la ayuda del paquete *overlap* de R (Ridout y Linkie 2009). Además, se aplicó una prueba de aleatorización para determinar la significancia estadística de los coeficientes de traslape, siguiendo el enfoque descrito por Rowcliffe (2023).

5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se acumuló un esfuerzo de muestreo de 5482 días cámaras trampa, 2892 durante la temporada de lluvias y 2590 durante la temporada seca. El esfuerzo de muestreo en las aguadas fue de 2482 días cámaras trampa, 1419 durante la temporada de lluvias y 1063 durante la temporada de secas. En las sartenejas, hubo un esfuerzo de muestreo de 3000 días cámaras trampa, 1473 durante la temporada de lluvias y 1527 durante la seca.

5.1. Identificación de individuos

Se obtuvieron 189 videos de jaguares, solamente 8 de los registros no pudieron ser identificados a nivel individuo. Se logró identificar a 16 individuos diferentes; para 11 de estos individuos se cuenta con imágenes de ambos lados del cuerpo y en 5 casos se cuenta con información de un solo lado. El total de registros generó 86 eventos de visita independientes. Se logró determinar el sexo de trece individuos, contabilizando ocho machos y cinco hembras. En la Tabla 2 se observa el registro total de los individuos identificados.

Tabla 2. Individuos de jaguar registrados en distintos cuerpos de agua en la Reserva de la Biosfera Calakmul.

Individuo	Sexo	Cuerpo de agua	
		Aguada	Sarteneja
Jag-1	Hembra	x	
Jag-2	Hembra	x	x
Jag-3	Hembra	x	x
Jag-4	Macho	x	x
Jag-5	Macho	x	x
Jag-6	Macho	x	
Jag-7	Macho	x	
Jag-8	ND	x	
Jag-9	Macho	x	
Jag-10	Macho	x	
Jag-11	Hembra	x	
Jag-12	Hembra		x
Jag-13	ND	x	
Jag-14	ND	x	
Jag-15	Macho	x	x
Jag-16	Macho		x

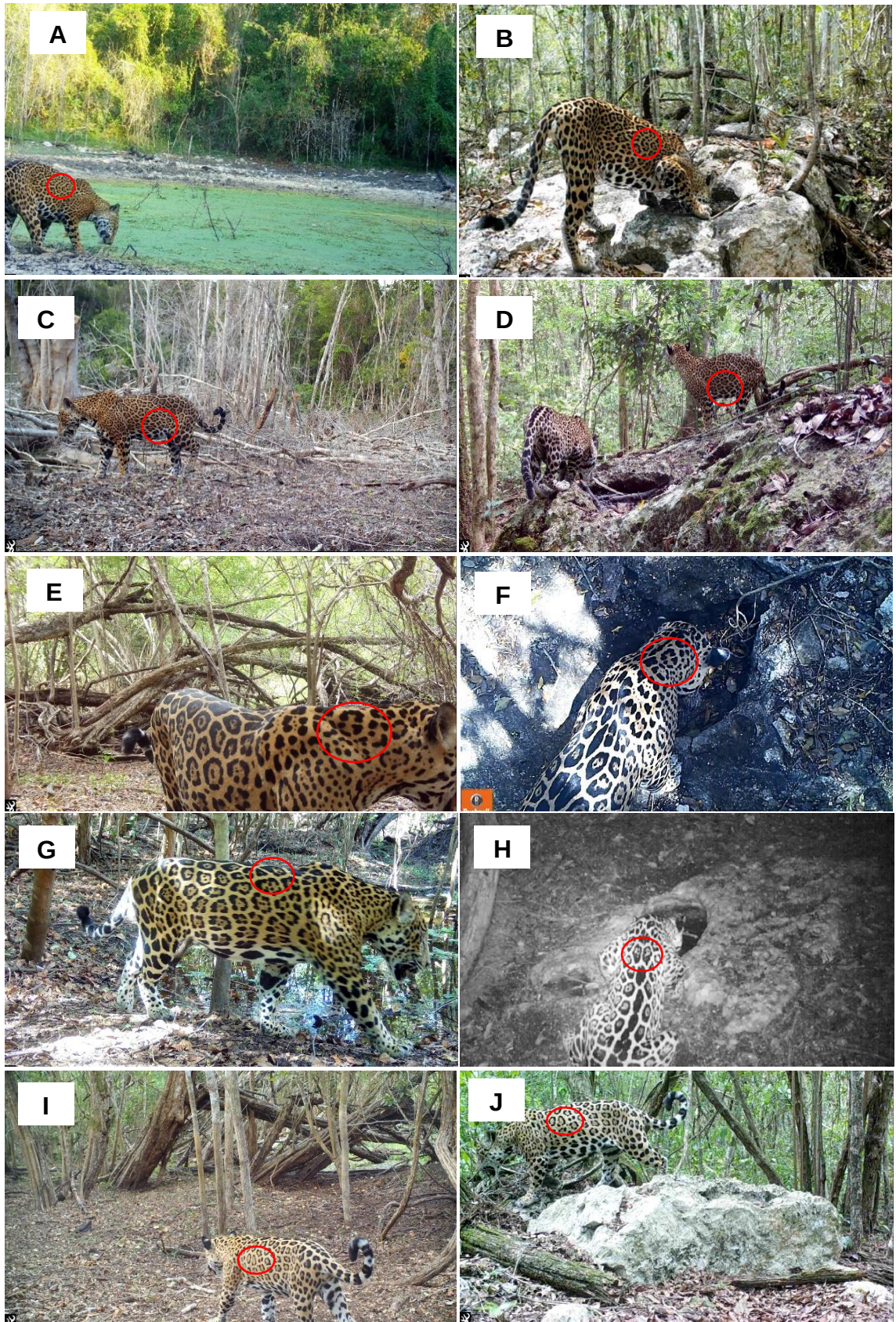


Figura 4. Jaguares registrados tanto en las aguadas como en las sartenejas dentro de la Reserva de la Biosfera Calakmul. A) Jag-2 en aguada, B) Jag-2 en sarteneja; C) Jag-3 en aguada, D) Jag-3 en sarteneja; E) Jag-4 en aguada, F) Jag-4 en sarteneja; G) Jag-5 en aguada; H) Jag-5 en sarteneja; I) Jag-15 en aguada; J) Jag- 15 en sarteneja.

Solo cinco individuos se registraron tanto en las aguadas como en las sartenejas (Fig. 4). Dos de ellos corresponden a jaguares hembras y tres a machos. La Tabla 3 resume los registros de estos cinco individuos por meses. Destaca que el Jag-3, identificado como hembra, fue recapturado en ocho meses distintos durante el muestreo en sartenejas y en dos meses distintos en aguadas. Por otro lado, el Jag-5 fue recapturado en aguadas en nueve meses distintos y en dos meses diferentes en sartenejas. Estos registros evidencian la movilidad de estos individuos entre los diferentes cuerpos de agua durante el período de muestreo.

Además, es interesante notar que se obtuvieron registros del mismo individuo en el mismo mes, pero en diferentes cuerpos de agua. Por ejemplo, el Jag-3 fue registrado en mayo de 2022 en una aguada y una semana después se obtuvo un registro en una sarteneja. Lo mismo ocurrió con el Jag-4 en septiembre de 2021, que se registró primero en una sarteneja y una semana después en una aguada. Asimismo, el Jag-5 fue registrado en una sarteneja en abril de 2022 y 15 días después en una aguada.

Tabla 3. Registro de individuos por meses en aguadas y sartenejas en la Reserva de la Biosfera Calakmul.

	Hembras				Machos					
	Jag-2		Jag-3		Jag-4		Jag-5		Jag-15	
	Ag	Sar	Ag	Sar	Ag	Sar	Ag	Sar	Ag	Sar
Jul-2021				X						
Ago-2021				X			X			
Sep-2021		X		X	X	X	X			
Oct-2021	X			X			X			
Nov-2021					X		X			
Dic-2021		X		X			X			
En-2022					X		X			
Feb-2022									X	
Mar-2022										

Abr-2022	x		x				x	x	
May-2022		x	x	x	x				
Jun-2022		x		x	x				x
Jul-2022	x				x		x	x	
Ago-2022				x			x		
Sep-2022									

“Ag” = aguadas; “Sar” = sartenejas.

La Tabla 4 brinda información detallada sobre los jaguares que se registraron en aguadas y sartenejas, clasificados por temporada y sexo. Se puede observar que el mayor número de individuos registrados fueron machos en aguadas durante la temporada de secas. Entre los machos, se registró el Jag-4 en ambas temporadas en aguadas, mientras que en sartenejas solo se registró durante la temporada de lluvia. En cuanto a las hembras, el Jag-2 y Jag-3 se registraron en aguadas y sartenejas en ambas temporadas. Además, se observó la presencia de dos hembras con cría: Jag-1 (en noviembre de 2021) en una aguada durante la temporada de secas y Jag-3 (en julio y agosto de 2021) en dos sartenejas durante la temporada de lluvias. La cría de Jag-3 fue posteriormente registrada en su etapa juvenil (en junio de 2022) y se anotó como Jag-16 (Fig. 5).

Tabla 4. Individuos registrados en los diferentes cuerpos de agua durante la temporada de lluvias y secas en la Reserva de la Biosfera Calakmul.

	Aguadas		Sartenejas	
	Secas	Lluvias	Secas	Lluvias
Machos	Jag-4			
	Jag-5	Jag-4		Jag-4
	Jag-6	Jag-5	Jag-5	Jag-15
	Jag-7	Jag-10		Jag-16
	Jag-9			
	Jag-10			
Hembras	Jag- 1 (cría)		Jag-2	Jag-2
	Jag-2	Jag-2	Jag-3	Jag-3 (cría)
	Jag-3	Jag-3	Jag-12	Jag-15
	Jag-11			

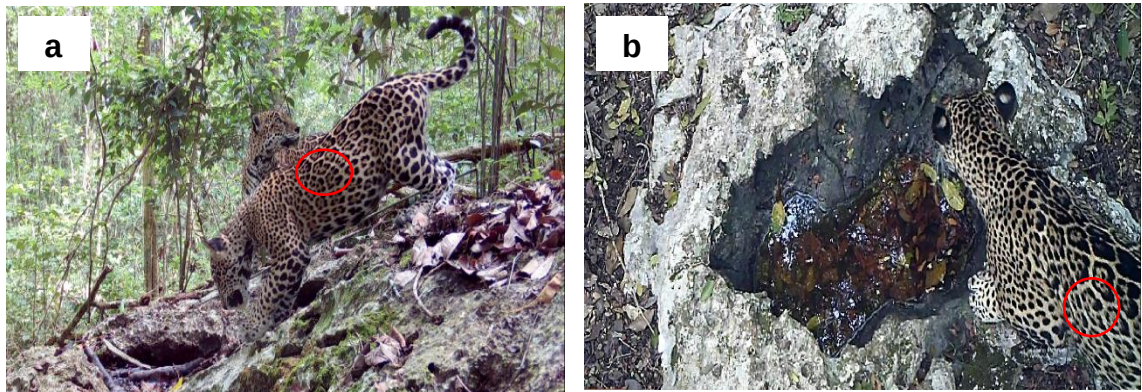


Figura 5. Jaguar registrado como (a) cría en julio de 2021 y como (b) juvenil en junio de 2022.

Este estudio confirma que las aguadas y las sartenejas son cuerpos de agua importantes en la ecología de los jaguares en la RBC (Reyna-Hurtado et al., 2015; Delgado-Martínez et al., 2022). Además, los resultados sugieren que los jaguares en la RBC pueden tener diferentes patrones de movimiento y de uso de cuerpos de agua dependiendo de su sexo, lo cual es consistente con estudios previos (Thompson et al., 2021).

De acuerdo con estos resultados, así como en la recaptura de 9 individuos de jaguar en los meses de muestreo, podemos afirmar que hay una población residente de jaguares en la RBC (Rabinowitz et al., 1986; Carrera-Treviño et al., 2016; Gaitán et al., 2021). La presencia de 16 individuos diferentes y el registro de dos crías son indicadores positivos del buen estado de conservación de reserva en México. Estos hallazgos son consistentes con estudios anteriores que sugieren que la RBC proporciona un hábitat adecuado para la supervivencia y reproducción de los jaguares en México (Ceballos et al., 2002, 2021).

Uno de los hallazgos más interesantes de este estudio es la observación de la cría de Jag-3, que diez meses después fue recapturada como un individuo juvenil. Esto indica que la cría ha sobrevivido y crecido en el área de estudio. Los jaguares generalmente son animales solitarios, pero pueden interactuar durante la temporada de apareamiento o cuando los juveniles aún dependen de las madres (Seymour, 1989). Esta observación sugiere que esta porción de la RBC proporciona un hábitat adecuado para la reproducción y crecimiento de los jaguares (Zanin et al., 2015; Finnegan et al., 2021).

5.2. Frecuencias de visita

La Tabla 5 presenta las frecuencias de visita registradas en aguadas y sartenejas, clasificadas por sexo y temporada. En general, sin distinguir entre estación hidrológica ni sexo, se observó una mayor frecuencia de visitas en las aguadas ($\hat{d} = 1.11$, $p < 0.05$), con una frecuencia media ($\pm$ DE) de 2.13 ± 2.29 visitas por cada 100 días cámaras trampa en aguadas, en comparación con 1.02 ± 1.32 visitas en sartenejas. Además, se observó una mayor frecuencia de visitas en las aguadas durante la temporada de secas en comparación con las sartenejas ($\hat{d} = 1.97$, $p < 0.01$), pero no se encontraron diferencias significativas durante la temporada de lluvias. Es interesante destacar que, en el caso de los machos, se observó consistentemente una mayor frecuencia de visitas en las aguadas a lo largo del año, tanto en la temporada de lluvias como en la de secas. No se encontraron diferencias significativas en el resto de las comparaciones. Estos resultados indican que las aguadas son sitios con una mayor actividad de jaguares en comparación con las sartenejas, especialmente durante la temporada de secas, y que los machos pueden tener una preferencia particular por las aguadas a lo largo del año. Las frecuencias registradas en este estudio son similares a las reportadas en estudios previos (Ruano et al., 2009; González 2015; Delgado-Martínez et al., 2018).

Los estudios sobre el uso de cuerpos de agua por los animales deben considerar que la demanda fisiológica de agua varía según la temporada (Larsen et al., 2012). Durante la temporada de lluvias, los cuerpos de agua pueden no desempeñar un papel tan influyente en la ecología de los animales, pero durante la temporada seca, suelen ser muy importantes (Chamaillé-Jammes et al., 2013; Sutherland et al., 2018; Montalvo et al., 2019). Las frecuencias de visita más altas en las aguadas, en comparación con las sartenejas, puede ser consecuencia de las características propias de estos cuerpos de agua, como su tamaño, vegetación y número de presas. Se sabe que los cuerpos de agua que tienen más antigüedad y que son permanentes tienden a ser utilizados con mayor frecuencia que aquellos más recientes y temporales (Marshall et al., 2006). Lo que explica por qué los jaguares hacen uso frecuente de las aguadas en temporada de secas.

Tabla 5. Frecuencias de visita (media $\pm$ desviación estándar) registradas en aguadas y sartenejas dentro de la Reserva de la Biosfera Calakmul.

	Aguadas	Sartenejas	$\hat{d}$	p
General	2.13 $\pm$ 2.29	1.02 $\pm$ 1.32	1.11 [0.06 - 2.22]	< 0.05
Temporada				
Lluvias	1.90 $\pm$ 2.44	1.31 $\pm$ 1.79	0.59 [-0.63 - 1.86]	N.S.
Secas	2.47 $\pm$ 3.29	0.51 $\pm$ 1.11	1.97 [0.54 - 3.53]	< 0.01
Sexo				
Hembras	0.36 $\pm$ 0.64	0.81 $\pm$ 1.29	0.45 [-0.11 - 1.07]	N.S.
Machos	1.43 $\pm$ 1.91	0.21 $\pm$ 0.45	1.23 [0.49 - 2.06]	< 0.001
Sexo/Temporada				
Hembras				
Lluvias	0.37 $\pm$ 0.87	1.10 $\pm$ 1.70	0.73 [-0.02 - 1.56]	N.S.
Secas	0.50 $\pm$ 1.20	0.33 $\pm$ 1.02	0.17 [-0.50 - 0.85]	N.S.
Machos				
Lluvias	1.19 $\pm$ 1.64	0.21 $\pm$ 0.58	0.98 [0.30 - 1.74]	< 0.01
Secas	1.68 $\pm$ 2.66	0.17 $\pm$ 0.56	1.51 [0.42 - 2.78]	< 0.01

5.2.1. Factores que determinan las visitas

Las covariables incluidas en el mejor modelo fueron la temporada, distancia a la carretera, distancia a la aguada más cercana y la interacción entre la temporada y la distancia a la aguada más cercana. La distancia a la carretera tuvo un efecto positivo significativo en el número de eventos de jaguar y fue el predictor con la mayor importancia acumulada ($\sum w_i > 0.8$; Fig. 6). Esto indica que, a mayor distancia de la carretera, se registraron más eventos de jaguar. La distancia a las aguadas mostró un efecto positivo durante la temporada de lluvias. Sin embargo, durante la temporada de secas, la distancia a las aguadas tuvo un efecto negativo. El tipo de cuerpo de agua y el resto de las interacciones no tuvieron un efecto significativo en el número de eventos de jaguar (Fig.7).

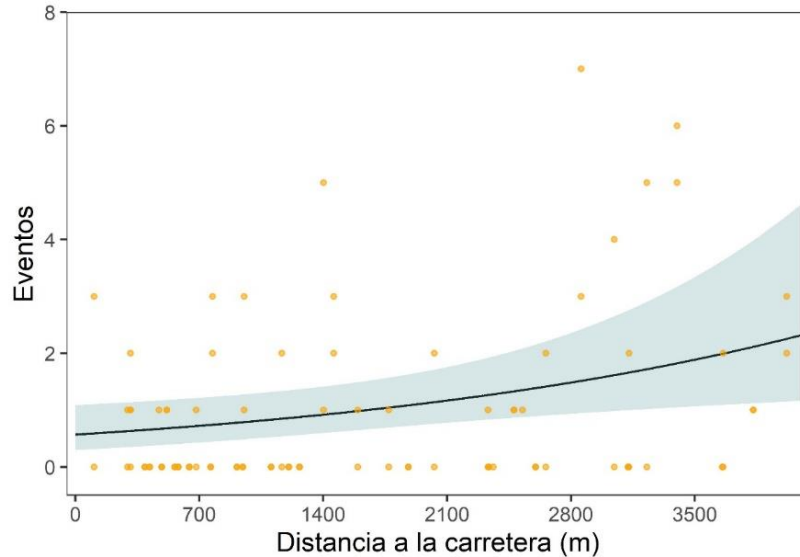


Figura 6. Efecto de la distancia a la carretera en la frecuencia de visita a los cuerpos de agua en la Reserva de la Biosfera de Calakmul.

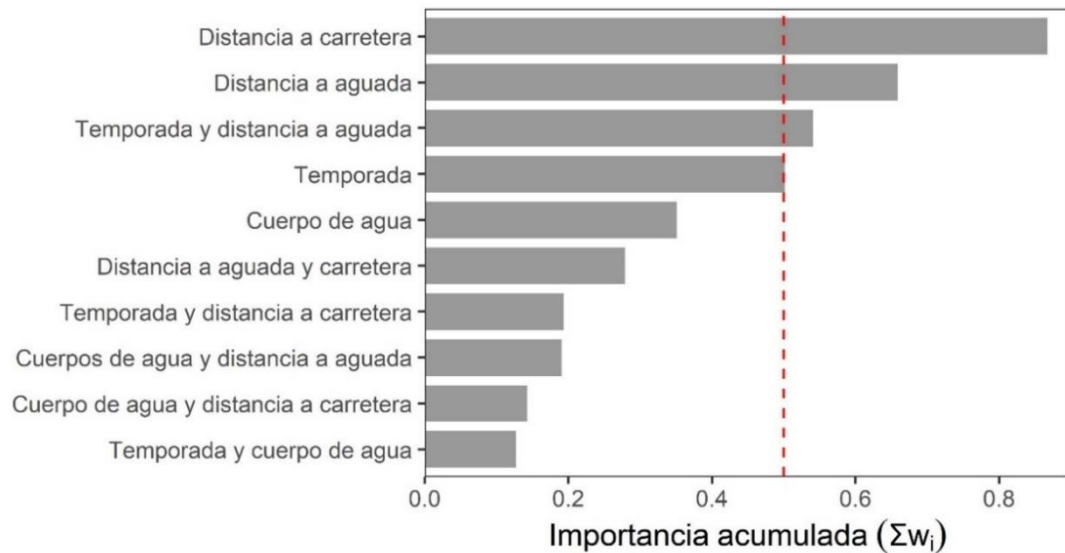


Figura 7. Covariables asociadas al número de visitas de los jaguares en aguadas y sartenejas dentro de la Reserva de la Biosfera Calakmul.

El estudio realizado por Colchero et al. (2011) en la región de Calakmul, encontró que los jaguares evitaban moverse cerca de las carreteras y áreas con presencia de humanos. Además, Delgado-Martínez et al. (2022) reportaron un efecto positivo de la distancia a la carretera en el uso de las sartenejas por jaguares. La distancia a la carretera emerge como un factor de gran importancia en la conservación del jaguar. Los resultados indican que a medida que aumenta la distancia a la carretera, se registra un mayor número de eventos de jaguar. Estos hallazgos respaldan la evidencia existente sobre la influencia negativa de las carreteras en el movimiento y uso de hábitat por parte de los jaguares. Por lo tanto, considerar y mitigar los efectos de las carreteras en las áreas donde habitan estos felinos se vuelve crucial para su conservación a largo plazo.

5.3. Duración

La duración de las visitas de los jaguares se presenta en la Tabla 6. En términos generales, sin tener en cuenta la temporada o el sexo, se observó que las visitas en las sartenejas tuvieron una duración mayor. Además, en las sartenejas, los

eventos fueron más largos durante la temporada de secas (sin distinguir entre sexo). Para el caso de las hembras, la duración de los eventos fue mayor en las sartenejas en ambas temporadas; mientras que, para los machos, esta diferencia solo se observó durante la temporada de secas. Estas diferencias podrían estar relacionadas con las estrategias de caza y comportamiento de los jaguares, así como con las variaciones en la disponibilidad de presas y recursos en cada hábitat y temporada (Jędrzejewski et al., 2021; Thompson et al., 2021). La duración de las visitas de los jaguares en aguadas y sartenejas puede ser un indicador importante de la ecología y el comportamiento de esta especie. Estos hallazgos pueden tener implicaciones importantes para la conservación del jaguar, ya que los sitios con mayor duración de visita pueden ser considerados áreas prioritarias para su protección y conservación.

Tabla 6. Duración de las visitas (media $\pm$ desviación estándar) registradas en aguadas y sartenejas dentro de la Reserva de la Biosfera Calakmul.

	Aguadas	Sartenejas	$\hat{d}$	p
General	33 $\pm$ 61.96	93.06 $\pm$ 89.24	60.1 [24.8 - 95.4]	< 0.001
Temporada				
Lluvias	39.79 $\pm$ 81.18	78.57 $\pm$ 82.32	38.8 [-9.63 - 84.4]	N.S.
Secas	26.73 $\pm$ 37.09	134.75 $\pm$ 100.76	108 [41.4 - 185]	< 0.001
Sexo				
Hembras	15.22 $\pm$ 6.67	90.96 $\pm$ 87.84	75.7 [42.4 - 113]	< 0.001
Machos	43.38 $\pm$ 72.95	100.29 $\pm$ 100.78	56.9 [-12.7 - 142]	N.S.
Sexo/Temporada				
Hembras				
Lluvias	14 $\pm$ 8.25	79.37 $\pm$ 84.26	65.4 [30.1 - 105]	< 0.05
Secas	16.75 $\pm$ 4.72	135 $\pm$ 96.76	118 [51.8 - 206]	< 0.01
Machos				
Lluvias	58 $\pm$ 99.20	74.75 $\pm$ 84.15	16.8 [-72.6 - 121]	N.S.
Secas	31.84 $\pm$ 42.24	134.33 $\pm$ 129.64	102 [13.2 - 258]	< 0.05

5.4. Patrones de actividad

En la Tabla 7 se presentan los coeficientes de traslape para cada una de las comparaciones. Al comparar todos los registros obtenidos en aguadas y sartenejas, se observaron diferentes patrones de actividad con un coeficiente de traslape de 0.51 ($p < 0.001$). Los jaguares mostraron el mayor pico de actividad alrededor de las 20:00 h (Fig. 8). Mientras que, en las sartenejas, el pico de actividad se registró durante el día, alrededor de las 13:00 h

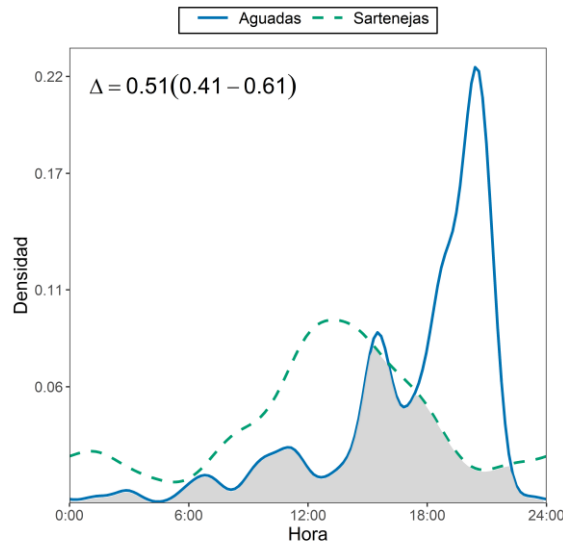


Figura 8. Patrones de actividad de los jaguares en las aguadas y las sartenejas estudiadas en el Reserva de la Biosfera Calakmul.

Al dividir los datos por sexo, se encontró que el coeficiente de traslape en las aguadas fue de solo 0.25 ($p < 0.001$); además, los machos presentaron un pico de actividad nocturno alrededor de las 21:00, mientras que las hembras presentaron un pico de actividad crepuscular alrededor de las 19:00 (Fig. 9a). Por otro lado, el coeficiente de traslape en las sartenejas fue de 0.46 ($p < 0.001$); los machos presentaron un pico de actividad nocturno alrededor de la 01:00 h, mientras que las hembras presentaron un pico de actividad diurno alrededor de las 13:00 h (Fig. 9b).

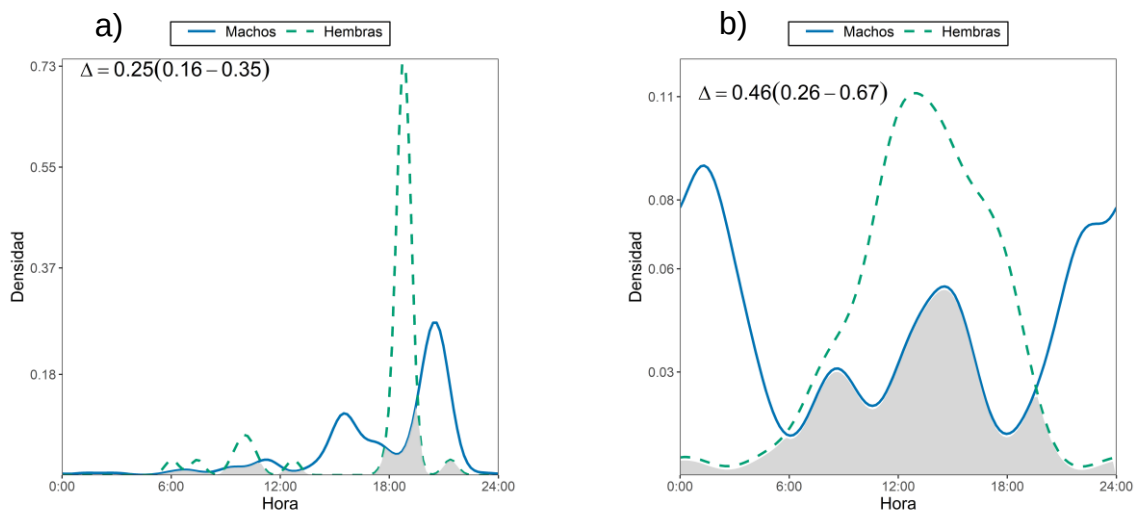


Figura 9. Comparación de los patrones de actividad de machos y hembras en a) aguadas y b) sartenejas.

Al dividir los datos por temporada, se observó que el traslape de los eventos en aguadas y sartenejas durante la temporada seca fue de 0.56 ($p < 0.01$); en el caso de las aguadas, el pico de actividad se presentó alrededor de las 15:00 h, mientras que en las sartenejas fue alrededor de las 14:00 h (Fig. 10a). El coeficiente de traslape durante la temporada de lluvias fue de 0.34 ($p < 0.001$), con un pico de actividad alrededor de las 21:00 h en las aguadas (Fig. 10b); para el caso de las sartenejas no se observó un pico marcado en la actividad.

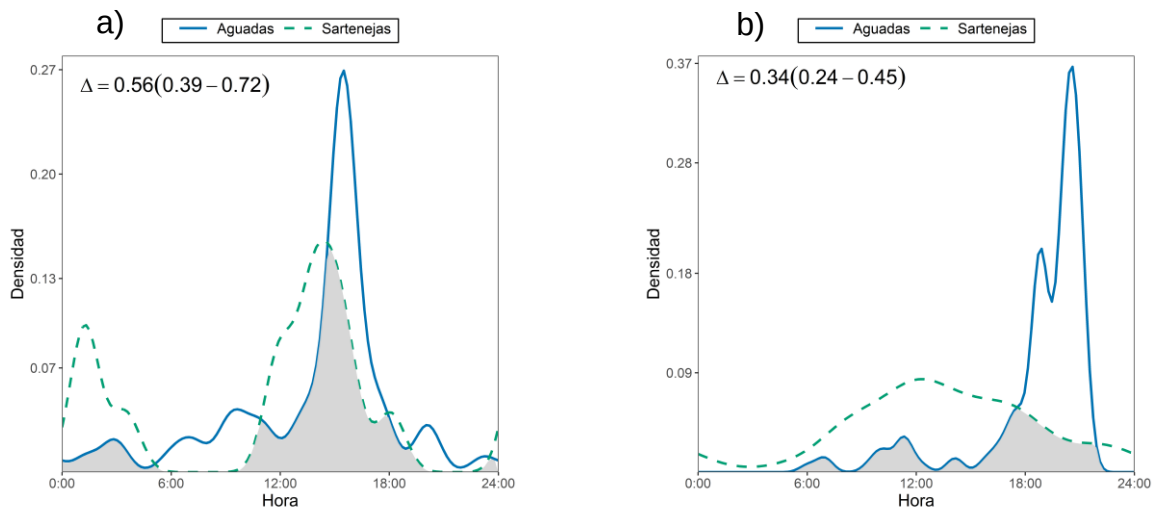


Figura 10. Patrones de actividad durante la temporada de a) secas y b) lluvias

Tabla 7. Coeficientes de traslape de los patrones de actividad.

Comparación	Traslape	p
Ag vs. Sar	0.51 [0.42 – 0.60]	< 0.001
Ag lluvias vs. Sar lluvias	0.34 [0.24 – 0.45]	< 0.001
Ag secas vs. Sar secas	0.56 [0.39 – 0.72]	< 0.01
Ag machos vs. Sar machos	0.42 [0.27 – 0.58]	< 0.001
Ag hembras vs. Sar hembras	0.28 [0.17 – 0.41]	< 0.001
Ag hembras vs. Ag machos	0.16 [0.16 – 0.35]	< 0.001
Sar hembras vs. Sar machos	0.46 [0.25 – 0.67]	< 0.001
Ag lluvias vs. Ag secas	0.27 [0.18 – 0.37]	< 0.001
Sar lluvias vs. Sar secas	0.58 [0.42 – 0.73]	< 0.001

“Ag” = aguadas; “Sar” = sartenejas.

Los jaguares exhiben actividad tanto diurna como nocturna (Rabinowitz y Nottingham, 1989; Herrera et al., 2018), como se evidenció en este estudio donde se registró actividad a lo largo del día. Sin embargo, se observaron diferencias consistentes entre las aguadas y las sartenejas. En las aguadas, la mayor parte de la actividad fue nocturna, mientras que en las sartenejas fue diurna. Estos patrones de actividad podrían estar relacionados con los patrones de actividad de las presas del jaguar (Harmsen et al., 2011; Ayala et al., 2021).

Una posible explicación de estos patrones de actividad radica en la conservación de energía por parte de los jaguares, evitando actividades físicas durante las horas más calurosas del día. Aunque no se cuenta con datos de la temperatura en cada uno de los cuerpos de agua a lo largo del día, la ausencia de cobertura arbórea en las aguadas podría generar una mayor temperatura en comparación con las sartenejas que se encuentran debajo del dosel. Por lo tanto, la actividad nocturna en las aguadas podría ser una estrategia para evitar la pérdida de agua durante las horas más cálidas (Hernández, 2008; Moreira et al., 2009). Además, durante la temporada de lluvias, se observó que los jaguares mostraron una mayor actividad durante las horas diurnas en comparación con la temporada seca, siguiendo un patrón consistente con otros felinos donde se ha observado una menor actividad a mayores temperaturas (Sunquist, 1981; Crawshaw y Quigley, 1991).

6. CONCLUSIÓN

Este estudio proporciona información detallada sobre los patrones de uso de los cuerpos de agua por parte de los jaguares en la Reserva de la Biosfera Calakmul. Los resultados revelaron diferencias entre sexos y temporadas, además, se observó movilidad entre estos cuerpos de agua durante el período de muestreo. Asimismo, se registró la presencia de crías de jaguar, lo que indica que esta área brinda un hábitat adecuado para la reproducción y crecimiento de la especie.

Los resultados también mostraron que las aguadas presentaron una mayor actividad de jaguares en comparación con las sartenejas, especialmente durante la temporada de secas. En concordancia con estudios previos, la distancia a la carretera tuvo un efecto positivo en el número de eventos de jaguar, lo que indica que los cuerpos de agua más cercanos a las carreteras son usados con menor frecuencia.

Estos hallazgos son relevantes en el contexto de la ecología y conservación del jaguar, ya que proporcionan una línea base para futuros estudios que evalúen el impacto de los proyectos que se están realizando en la región (i.e., tren Maya) en la población de jaguares de Calakmul. Los datos sobre los patrones de uso de cuerpos de agua por parte de los jaguares servirán como referencia crucial para determinar cómo la construcción y operación del tren Maya pueden alterar el acceso de los jaguares a fuentes de agua y su comportamiento en la región.

Comprender cómo los jaguares utilizan los cuerpos de agua es fundamental para conservar esta especie emblemática. Los resultados destacan la importancia de mantener y proteger tanto a las aguadas como a las sartenejas, ya que son cruciales para el éxito reproductivo y la supervivencia de los jaguares. Además, estos hallazgos resaltan la necesidad de implementar medidas de conservación que aseguren la conectividad entre los cuerpos de agua y promuevan la coexistencia entre los jaguares y las actividades humanas.

En resumen, este estudio brinda información valiosa sobre los patrones de uso de cuerpos de agua por parte de los jaguares en Calakmul. Estos resultados proporcionan una base sólida para futuras investigaciones que evalúen el impacto de las actividades humanas en la población de jaguares. La

conservación de los cuerpos de agua y el diseño de estrategias de manejo que fomenten la coexistencia entre los jaguares y las comunidades locales son fundamentales para garantizar la supervivencia a largo plazo de esta especie icónica de la región de Calakmul.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Aranda, M. (1990). El jaguar (*Panthera onca*) en la Reserva de la Biósfera Calakmul, México: morfometría, hábitos alimentarios y densidad de población. Tesis de maestría. Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre para Mesoamérica y el Caribe. Universidad Nacional Costa Rica
- Aranda, M. (1996). Distribución y abundancia del jaguar (*Panthera onca*, Carnívora; Felidae) en el estado de Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 68: 45-52
- Ayala, G. M., Viscarra, M. E., Sarmiento, P., Negrões, N., Fonseca, C., & Wallace, R. B. (2021). Activity patterns of jaguar and puma and their main prey in the Greater Madidi-Tambopata Landscape (Bolivia, Peru). *Mammalia*, vol. 85, no. 3, 2021, pp. 208-219. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2020-0058>
- Back, W., and Lesser, J. M. (1981). Chemical constraints of groundwater management in the Yucatan peninsula, Mexico. *Journal of Hydrology*, 51(1–4), 119–130. [https://doi.org/10.1016/0022-1694\(81\)90121-9](https://doi.org/10.1016/0022-1694(81)90121-9)
- Bennitt, E., Bonyongo, M. C., y Harris, S. (2014). Habitat selection by African buffalo (*Syncerus caffer*) in response to landscape-level fluctuations in water availability on two temporal scales. *PLoS One*
- Burnham Kenneth P. y Anderson David R. (2002). Model Selection and Multimodel Inference. Colorado Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, Colorado State University, Fort Collins, USA. 978-0-387-95364-9.
- Calcagno, V. (2020). *_glmulti: Model Selection and Multimodel Inference Made Easy_*. R package version 1.0.8, <<https://CRAN.R-project.org/package=glmulti>>.
- Calmé, S., MacKinnon-H, B., Leyequién, E., Escalona-Segura, G., (2015). Birds BT- Biodiversity and Conservation of the Yucatán Peninsula. In Springer International Publishing, Cham, pp. 295–332.
- Carrera-Treviño, R., Lira-Torres, I., Martínez-García, L., & López-Hernández, M. (2016). El jaguar *Panthera onca* (Carnivora: Felidae) en la Reserva de la Biosfera “El Cielo”, Tamaulipas, México. *Revista de Biología Tropical*, 64(4), 1451-1468.
- Ceballos G, Zarza H, González-Maya JF, de la Torre JA, Arias-Alzate A, Alcerreca C. & Torres-Romero, E. J. (2021). Beyond words: From jaguar population trends to conservation and public policy in Mexico. *PLoS ONE* 16(10): e0255555. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0255555>
- Ceballos, G., Chávez, C., Rivera, A., Manterola, C., & Wall, B. (2002). Tamaño poblacional y conservación del jaguar en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México. *El jaguar en el nuevo milenio*, 403-418.
- Ceballos, G., Chávez, C., Zarza, H., & Manterola, C. (2005). Ecología y conservación del jaguar en la región de Calakmul. *Biodiversitas*, 62, 1-7.
- Ceballos, G., Zarza, H., Cerecedo-Palacios, G., Lazcano, M. A., Huerta, M., De la Torre, A., ... & Morales, J. J. (2018). Corredores biológicos y áreas prioritarias para la conservación del jaguar en México. Alianza Nacional para la Conservación del Jaguar. Ciudad de México, México.

- Chamaillé-Jammes S, Mtare G, Makuwe E, Fritz H (2013) African Elephants Adjust Speed in Response to Surface-Water Constraint on Foraging during the Dry-Season. PLoS ONE 8(3): e59164. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059164>
- Chapman, C. (1988). Patterns of foraging and range use by three species of neotropical primates. *Primates*.
- Charruau, P., Cedeño-Vázquez, J.R., Köhler, G., (2015). Amphibians and Reptiles. In: *Biodiversity and Conservation of the Yucatán Peninsula*. Springer International Publishing, Cham, pp. 257–293.
- Chávez, C., & Ceballos, G. Eds. (2009). *El jaguar en el siglo XXI: La perspectiva Continental*. México: Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Colchero, F., Conde, D.A., Manterola, C., Chávez, C., Rivera, A. and Ceballos, G. (2011), Jaguars on the move: modeling movement to mitigate fragmentation from road expansion in the Mayan Forest. *Animal Conservation*, 14: 158-166. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2010.00406.x>
- Comisión Nacional del Agua (2020). Resumen anual de temperatura, precipitación, evaporación y vientos de la costa norte del estado de Campeche. (Consultado 05 de diciembre de 2022). CONAGUA. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, Delegación Campeche. Available from: URL: <https://smn.conagua.gob.mx/es/climatologia/temperaturas-y-lluvias/resumenes-mensuales-de-temperaturas-y-lluvias>
- Couch, S. P., Bray, A. P., Ismay, C., Chasnovski, E., Baumer, B. S., & Çetinkaya-Rundel, M. (2021). infer: An R package for tidyverse-friendly statistical inference. *Journal of Open Source Software*, 6(65), 3661. <https://doi.org/10.21105/joss.03661>
- Crawshaw Jr, P. G., & Quigley, H. B. (1991). Jaguar spacing, activity and habitat use in a seasonally flooded environment in Brazil. *Journal of Zoology*, 223(3), 357-370.
- De la Torre, J., González-Maya, J., Zarza, H., Ceballos, G., & Medellín, R. (2018). The jaguar's spots are darker than they appear: Assessing the global conservation status of the jaguar *Panthera onca*. *Oryx*, 52(2), 300-315. doi:10.1017/S0030605316001046
- Delgado-Martínez, C. M., & Mendoza, E. (2020). La importancia de las sartenejas como fuente de agua para la fauna silvestre en la región de Calakmul, Campeche. *Biodiversitas*, 151, 2-6.
- Delgado-Martínez, C. M., Alvarado, F., Kolb, M., & Mendoza, E. (2022). Monitoring of small rock pools reveals differential effects of chronic anthropogenic disturbance on birds and mammals in the Calakmul region, southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 38(2), 79-88.
- Delgado-Martínez, C. M., Alvarado, F., Mendoza, E., Flores-Hernández, S., Navarrete, A., Navarrete, E., & Botello, F. (2018). An ignored role of sartenejas to mitigate water shortage hazards for tropical forest vertebrates. *Ecology*, 99(3), 758-760.

- Dias, P. A. D., Rangel-Negrín, A., Coyohua-Fuentes, A., & Canales-Espinosa, D. (2014). Factors affecting the drinking behavior of black howler monkeys (*Alouatta pigra*). *Primates*, 55, 1-5.
- Finnegan, S. P., Galvez-Bravo, L., Silveira, L., Tôrres, N. M., Jácomo, A. A., Alves, G. B., & Dalerum, F. (2021). Reserve size, dispersal and population viability in wide ranging carnivores: the case of jaguars in Emas National Park, Brazil. *Animal Conservation*, 24(1), 3-14.
<https://doi.org/10.1111/acv.12608>
- Flores, J. S. (1983). Significado de los haltunes (sartenejas) en la cultura maya. *Biotica* 8(3): 259-279
- Gaitán, C. A., González-Castillo, V. R., Guzmán-Flores, G. D., Aguilera, A. L., & García, M. J. (2021). Visitation patterns of jaguars *Panthera onca* (Carnivora: Felidae) to isolated water ponds in a tropical forest landscape. *Therya*, 12(1), 45-55.
- Galindo-Leal C (1999) La Gran Región de Calakmul, Campeche: Prioridades biológicas de conservación y propuesta de modificación de la Reserva de la Biosfera. Reporte final a World Wildlife Fund. México, D. F.
- Gandiwa, E., Heittkönig, I. M. A., Eilers, P. H. C., y Prins, H. H. T. (2016). Rainfall variability and its impact on large mammal populations in a complex of semi-arid African savanna protected areas. *Tropical Ecology*
- García-Frapolli, E., Ramos-Fernández, G., Galicia, E., & Serrano, A. (2009). The complex reality of biodiversity conservation through Natural Protected Area policy: Three cases from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Land use policy*, 26(3), 715-722.
<https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2008.09.008>
- García-Gil G. (2000). Vegetación y uso del suelo de la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche. Escala 1:50 000. Extraído del proyecto J118 Uso actual del suelo y estado de conservación de la Reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR).
- García-Gil, G., Palacio-Prieto, J. L., y Ortiz-Pérez, M. A. (2002). Reconocimiento geomorfológico e hidrográfico de la Reserva de la Biosfera Calakmul, México. *Investigaciones Geográficas*, 48, 7–23.
- Glenn E. (2000). Walsberg, Small Mammals in Hot Deserts: Some Generalizations Revisited, *BioScience*, Volume 50, Issue 2, February 2000, Pages 109–120, [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2000\)050\[0109:SMIHDS\]2.3.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2000)050[0109:SMIHDS]2.3.CO;2)
- González, V. R. (2015). Vertebrados medianos y mayores asociados a las aguadas del Biotopo Protegido Naachtún-Dos Lagunas, Petén. Licentiate Thesis, San Carlos University of Guatemala, Guatemala, Guatemala.
- Gossner, M. M., Gazzea, E., Diedus, V., Jonker, M., y Yaremchuk, M. (2020). Using sentinel prey to assess predation pressure from terrestrial predators in water-filled tree holes. *European Journal of Entomology*.
- Hafez, E. S. E. (1964). Behavioral thermoregulation in mammals and birds A review. *International Journal of Biometeorology*.

- Harmsen, B. J., Foster, R. J., Silver, S. C., Ostro, L. E., & Doncaster, C. P. (2011). Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. *Mammalian Biology*, 76(3), 320-324.
- Hayward, M. W., & Hayward, M. D. (2012). Waterhole use by African fauna. *South African Journal of Wildlife Research-24-month delayed open access*, 42(2), 117-127.
- Hernández, C. G. E. (2008). Dieta, uso de hábitat y patrones de actividad del puma (*Puma concolor*) y el jaguar (*Panthera onca*) en la selva maya. *Revista Mexicana de Mastozoología (Nueva Época)*, 12(1), 113-130.
- Herrera, H., Chávez, E. J., Alfaro, L. D., Fuller, T., Montalvo, V., Rodrigues, F., & Carrillo, E. (2018). Time partitioning between jaguar *Panthera onca*, puma *Puma concolor* and ocelot *Leopardus pardalis* (Carnivora: Felidae) in Costa Rica's dry and rainforests. *Revista De Biología Tropical*, 66(4), 1559–1568. <https://doi.org/10.15517/rbt.v66i4.32895>
- Instituto Nacional de Ecología (Mexico), México. (2000). Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales, & Pesca. Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Calakmul, México. Instituto Nacional de Ecología.
- Jędrzejewski, W., Hoogesteijn, R., Devlin, A. L., Tortato, F., Concone, H. V. B., Azevedo, F., & Schmidt, K. (2022). Collaborative behaviour and coalitions in male jaguars (*Panthera onca*) evidence and comparison with other felids. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 76(9), 121. <https://doi.org/10.1007/s00265-022-03232-3>
- Jędrzejewski, W., Vivas, I., Abarca, M., Lampo, M., Morales, L. G., Gamarra, G., & Breitenmoser, U. (2021). Effect of sex, age, and reproductive status on daily activity levels and activity patterns in jaguars (*Panthera onca*). *Mammal Research*, 66, 531-539. <https://doi.org/10.1007/s13364-021-00589-0>
- Karanth, K.U. & Nichols, J.D. (1998) Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology* 79(8), 2852–2862.
- Larsen, R. T., J. A. Bissonette, J. T. Flinders, y J. C. Whiting. (2012). Framework for understanding the influences of wildlife water developments in the western United States. *California Fish and Game* 98:148–163.
- Lee, A.T.K., Wright, D. and Barnard, P. (2017), Hot bird drinking patterns: drivers of water visitation in a fynbos bird community. *Afr. J. Ecol.*, 55: 541-553. <https://doi.org/10.1111/aje.12384>
- Lindén, A., y Mäntyniemi, S. (2011). Using the negative binomial distribution to model overdispersion in ecological count data. *Ecology*, 92(7), 1414-1421. <https://doi.org/10.1890/10-1831.1>
- Mardero, S., Schmook, B., Christman, Z., Metcalfe, S. E., & De la Barrera-Bautista, B. (2020). Recent disruptions in the timing and intensity of precipitation in Calakmul, Mexico. *Theoretical and Applied Climatology*, 140(1-2), 129-144.
- Marshall, J. P., V. C. Bleich, P. R. Krausman, M. L. Reed, y N. G. Andrew. (2006). Factors affecting habitat use and distribution of mule deer in an arid environment. *Wildlife Society Bulletin* 34:609-619.

- Martínez, E., y Galindo-Leal, C. (2002). La vegetación de Calakmul, Campeche, México: clasificación, descripción y distribución. *Botanical Sciences*, (71), 7-32.
- Medrano, H., Bota, J., Cifre, J., Flexas, J., Ribas-Carbó, M., & Gulías, J. (2007). Eficiencia en el uso del agua por las plantas. *Investigaciones geográficas (Esp)*, (43), 63-84.
- Meredith, M. y Ridout, M.S., (2018). Overview of the overlap package. URL <https://cran.rproject.org/web/packages/overlap/vignettes/overlap.pdf>. (accessed 11.21.19).
- Montalvo, V., Sáenz-Bolaños, C., Alfaro, L., Cruz, J., Guimarães-Rodrigues, F., Carrillo, E., . Fuller, T. (2019). Seasonal use of waterholes and pathways by macrofauna in the dry forest of Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 35(2), 68-73. doi:10.1017/S0266467418000457.
- Moreira, J., García, R., McNab, R., Ponce-Santizo, G., Mérida, M., & Ruano, G. (2009). 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. Guatemala: Wildlife Conservation Society, Programa para Guatemala.
- Moreira-Ramírez, J. F., Reyna-Hurtado, R., Hidalgo-Mihart, M., Naranjo, E. J., Ribeiro, M. C., García-Anleu, R. & Ponce-Santizo, G. (2019). White-lipped peccary home-range size in the Maya Forest of Guatemala and México. *Movement Ecology of Neotropical Forest Mammals: Focus on Social Animals*, 21-37.
- Naranjo, E. J., Amador-Alcalá, S. A., Falconi-Briones, F. A., & Reyna-Hurtado, R. A. (2015). Distribución, abundancia y amenazas a las poblaciones de tapir centroamericano (*Tapirus bairdii*) y pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*) en México. *Therya*, 6(1), 227-249.
- O'Brien, T., M. Kinnaird y H. Wibisono. (2003). Crouching tigers, hidden prey: Sumatran tiger and prey populations in a tropical landscape. *Animal Conservation*, 6: 131-139.
- O'Farrill, G., Schampaert, K. G., Rayfield, B., Bodin, Ö., Calmé, S., Sengupta, R., and Gonzalez, A. (2014). The potential connectivity of waterhole networks and the effectiveness of a protected area under various drought scenarios. *PLoS ONE*, 9(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095049>
- Paredes, O. S. L., Norris, D., Oliveira, T. G. D., and Michalski, F. (2017). Water availability not fruitfall modulates the dry season distribution of frugivorous terrestrial vertebrates in a lowland Amazon forest. *PloS one*, 12(3), e0174049.
- Perera-Romero, L., Garcia-Anleu, R., McNab, R. B., & Thornton, D. H. (2021). When waterholes get busy, rare interactions thrive: Photographic evidence of a jaguar (*Panthera onca*) killing an ocelot (*Leopardus pardalis*). *Biotropica*, 53(2), 367-371.
- Polisar, J., Davies, C., Morcatty, T., Da Silva, M., Zhang, S., Duchez, K., & Reuter, A. (2023). Multi-lingual multi-platform investigations of online trade in jaguar parts. *Plos one*, 18(1), e0280039. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0280039>

- Ponce, G. Grupo Regional de Monitoreo de Aguadas y Fauna Asociada en la Selva Maya, (2018). Monitoreo de cuerpos de agua y fauna asociada en la Selva Maya, Reporte 2018.
- Quigley, H., Foster, R., Petracca, L., Payan, E., Salom, R. & Harmsen, B. (2017). *Panthera onca* (errata version published in 2018). The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T15953A123791436. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3.RLTS.T15953A50658693.en>. Accessed on 11 May 2023.
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rabinowitz, A. y Nottingham, B.G. Jr (1989). Mammal species richness and relative abundance of small mammals in a subtropical wet forest of Central América. *Mammalia* 53, 217-226
- Rabinowitz, K. Redford, J. G. Robinson, E. Sanderson y A. Taber (eds.) (1986). El jaguar en el nuevo milenio: una evaluación de su estado, detección de prioridades y recomendaciones para la conservación de los jaguares en América. Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. México.
- Ramírez-Pulido, José, González-Ruiz, Noé, Gardner, Alfred L., and Arroyo-Cabral, Joaquín. (2014). List of Recent Land Mammals of Mexico.
- Reyna-Hurtado, R. (2019). Aguadas de Calakmul, santuarios de vida silvestre. *Ecofronteras*, 9-12.
- Reyna-Hurtado, R., Chapman, C. A., Calme, S., and Pedersen, E. J. (2012). Searching in heterogeneous and limiting environments: foraging strategies of white-lipped peccaries (*Tayassu pecari*). *Journal of Mammalogy*, 93(1), 124–133.
- Reyna-Hurtado, R., E. Rojas-Flores, and G. W. Tanner. (2009). Home range and habitat preferences of whitelipped peccary groups (*Tayassu pecari*) in a seasonal tropical forest of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Mammalogy* 90:1199-120
- Reyna-Hurtado, R., O'Farril, G., Sima, D., Andrade, M., Padilla, A., y Sosa, L. (2010). Las aguadas de Calakmul, reservorios de fauna Silvestre y de la riqueza natural de México. *Biodiversitas*, 93, 1-6.
- Reyna-Hurtado, R., O'Farrill, G., Chávez, C., Serio-Silva, J. C., & Castillo-Vela, G. (2015). Large terrestrial mammals. *Biodiversity and Conservation of the Yucatán Peninsula*, 227-255.
- Ridout, M. S., & Linkie, M. (2009). Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 14, 322-337.
- Ripple, W. J., Estes, J. A., Beschta, R. L., Wilmers, C. C., Ritchie, E. G., Hebblewhite, M., ... & Wirsing, A. J. (2014). Status and ecological effects of the world's largest carnivores. *Science*, 343(6167), 1241484. DOI:10.1126/science.1241484
- Rowcliffe M (2023). *_activity: Animal Activity Statistics_*. R package version 1.3.3, <<https://CRAN.R-project.org/package=activity>>.
- Ruano, G., Moreira, J., García, R., McNab, R. B., Ponce-Santizo, G., Méndez, V., & Córdova, F. (2009). Monitoreo de manadas de jabalí y dantos que

- visitan las aguadas de la región Este del Parque Nacional Mirador Río Azul (Informe técnico). Guatemala: Wildlife Conservation Society, United States Agency for International Development, Consejo Nacional de Áreas Protegidas y Centro de Estudios Conservacionistas.
- Sánchez-Pinzón, K., R. Reyna-Hurtado, E. Naranjo, and A. Keuroghlian. (2020). Peccaries and their relation with water availability and their predators in Calakmul, México. *Therya* 11:213-220.
- Sandoval I., Carrillo E. & Sáenz J. (2011) Modelo de hábitat potencial para el jaguar, *Panthera onca* (Carnivora: Felidae), en la península de Osa Costa Rica. *Brenesia* 75-76: 90–96.
- Sandoval-Seres, E., Reyna, R., Briceño-Mendes, M., y De La Cerda-Vega, R. (2016). Pond use and relative abundance of *Tapirus bairdii* in the Calakmul region, Campeche, Mexico. *Therya*, 7(1), 39-50.
- Schaller, G. B., & Crawshaw Jr, P. G. (1980). Movement patterns of jaguar. *Biotropica*, 161-168.
- Seymour, K. L. (1989). *Panthera onca*. *Mammalian Species* 340:1-9
- Silver, S., Ostro, L., Marsh, L., Maffei, L., Noss, A., Kelly, M., . . . Ayala, G. (2004). The use of camera traps for estimating jaguar *Panthera onca* abundance and density using capture/recapture analysis. *Oryx*, 38(2), 148-154. doi:10.1017/S0030605304000286
- Sollmann, R., Furtado, M. M., Gardner, B., Hofer, H., Jácomo, A. T., Tôrres, N. M., & Silveira, L. (2011). Improving density estimates for elusive carnivores: accounting for sex-specific detection and movements using spatial capture–recapture models for jaguars in central Brazil. *Biological conservation*, 144(3), 1017-1024. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.12.011>
- Stoklosa, J., Blakey, R. V., y Hui, F. K. (2022). An overview of modern applications of negative binomial modelling in ecology and biodiversity. *Diversity*, 14(5), 320. <https://doi.org/10.3390/d14050320>
- Sunquist, M. (1981). The social organization of tiger (*Panthera tigris*) in Royal Chit wan National Park, Nepal. *Smithsonian Contribution to Zoology* No. 336. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- Sunquist, M., & Sunquist, F. (2017). *Wild cats of the world*. University of Chicago press.
- Sutherland, Klinette., Ndlovu, Mduuduzi., & Pérez-Rodríguez, Antón. (2018). Use of artificial waterholes by animals in the southern region of the Kruger National Park, South Africa. *African Journal of Wildlife Research*, 48(2), 1-14.
- Thompson, J. J., Morato, R. G., Niebuhr, B. B., Alegre, V. B., Oshima, J. E. F., de Barros, A. E., & Ribeiro, M. C. (2021). Environmental and anthropogenic factors synergistically affect space use of jaguars. *Current Biology*, 31(15), 3457-3466. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.06.029>
- Torrescano-Vallen and N., Folan, W.J., (2015). Physical Settings, Environmental History with an Outlook on Global Change, in Islebe, G.A., Calmé, S., León-Cortes, L., Schmook, B. (eds.), *Biodiversity and Conservation of the Yucatán Peninsula*: Switzerland, Springer International Publishing, 9-37.

- Trolle, M., & Kéry, M. (2003). Estimation of ocelot density in the Pantanal using capture-recapture analysis of camera-trapping data. *Journal of mammalogy*, 84(2), 607-614.
- USGS (United States Geological Survey), (2019). How Much Water is There on Earth? [en línea]. USGS.gov | Science for a changing world. [Consultado el 8 de mayo de 2023]. Disponible en: <https://www.usgs.gov/special-topics/water-science-school/science/how-much-water-there-earth>
- Vernes, K., & Devos, F. (2022). Use of cenotes and the cave environment by mammals on the Yucatán Peninsula, Mexico. *Biotropica*.
- Vidal-Zepeda, R. (2005). Las regiones climáticas de México. *Investigaciones geográficas*, (59), 137-138.
- Wendt T. 1993. Composition, floristic affinities, and origins of the canopy tree flora of the Mexican Atlantic slope rain forest. En: Ramamoorthy T.P.R., Bye R., Lot A. y Fa J. (eds.) *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*, pp. 595-680, Oxford University Press, Nueva York.
- Zanin, M., Palomares, F., & Brito, D. (2015). The jaguar's patches: Viability of jaguar populations in fragmented landscapes. *Journal for Nature Conservation*, 23, 90-97. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2014.06.003>