

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ

Colegio de Ciencias Biológicas

**Interacciones temporales entre *Puma concolor* y sus potenciales
presas y competidores en la Reserva Mashpi-Tayra**

Bastian Andrés Betancourt Alta

Biología

Trabajo de fin de carrera presentado como requisito
para la obtención del título de
BÍOLOGO

Quito, 18 de diciembre de 2024

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO USFQ

Colegio de Ciencias Biológicas

**HOJA DE CALIFICACIÓN
DE TRABAJO DE FIN DE CARRERA**

**Interacciones temporales entre *Puma concolor* y sus potenciales
presas y competidores en la Reserva Mashpi-Tayra**

Bastian Andrés Betancourt Alta

Directora: Rebecca Zug, PhD

Quito, 18 de diciembre de 2024

© DERECHOS DE AUTOR

Por medio del presente documento certifico que he leído todas las Políticas y Manuales de la Universidad San Francisco de Quito USFQ, incluyendo la Política de Propiedad Intelectual USFQ, y estoy de acuerdo con su contenido, por lo que los derechos de propiedad intelectual del presente trabajo quedan sujetos a lo dispuesto en esas Políticas.

Asimismo, autorizo a la USFQ para que realice la digitalización y publicación de este trabajo en el repositorio virtual, de conformidad a lo dispuesto en la Ley Orgánica de Educación Superior del Ecuador.

Nombres y apellidos: Bastian Andrés Betancourt Alta

Código: 00216662

Cédula de identidad: 1727624411

Lugar y fecha: Quito, 18 de diciembre de 2024

ACLARACIÓN PARA PUBLICACIÓN

Nota: El presente trabajo, en su totalidad o cualquiera de sus partes, no debe ser considerado como una publicación, incluso a pesar de estar disponible sin restricciones a través de un repositorio institucional. Esta declaración se alinea con las prácticas y recomendaciones presentadas por el Committee on Publication Ethics COPE descritas por Barbour et al. (2017) Discussion document on best practice for issues around theses publishing, disponible en <http://bit.ly/COPETheses>.

UNPUBLISHED DOCUMENT

Note: The following capstone project is available through Universidad San Francisco de Quito USFQ institutional repository. Nonetheless, this project – in whole or in part – should not be considered a publication. This statement follows the recommendations presented by the Committee on Publication Ethics COPE described by Barbour et al. (2017) Discussion document on best practice for issues around these publishing available on <http://bit.ly/COPETheses>.

RESUMEN

Los depredadores tope desempeñan un papel crucial en la estructura y diversidad de las comunidades ecológicas, su conservación impacta directamente a nivel ecosistémico. En la región del Chocó Andino ecuatoriano, una de las áreas de mayor biodiversidad del planeta, el puma (*Puma concolor*) ocupa este rol clave en un ecosistema amenazado por la fragmentación del hábitat y las presiones humanas. Este estudio busca comprender las interacciones temporales del puma con sus presas potenciales (coatí sudamericano, agutí centro americano, guanta de tierras bajas y armadillo de nueve bandas) y mesocarnívoros clave (tayra y ocelote), proporcionando información esencial para su conservación. Se analizaron los patrones de actividad y solapamiento temporal utilizando análisis de densidad de Kernel, para identificar dinámicas que reflejen coexistencia, segregación temporal o presiones de depredación. Nuestros resultados mostraron que el puma en la reserva tiene una actividad catemeral predominantemente nocturna, además los patrones de actividad del resto de las especies evaluadas concuerdan con lo que se ha reportado en diferentes investigaciones, por último, se observó un nivel moderado de solapamiento de actividad temporal entre puma y el resto de las especies. Se sugiere que, como depredador generalista, el puma mantiene un equilibrio dinámico que facilita la coexistencia entre especies de mamíferos que compiten por recursos similares o son depredados por especies similares, aunque los procesos de fragmentación del hábitat podrían alterar estas interacciones, intensificando su presión sobre presas locales o generando cambios significativos en la comunidad de mamíferos en caso de su extinción local. Este trabajo contribuye al entendimiento de la ecología del puma en una región poco estudiada, proporcionando información clave para la conservación de esta especie y de los bosques del Chocó Andino ecuatoriano.

Palabras clave: Interacciones temporales, cámaras trampa, patrones de actividad temporal, índice de solapamiento temporal.

ABSTRACT

Apex predators play a crucial role in shaping the structure and diversity of ecological communities, and their conservation has direct ecosystem-level impacts. In the Ecuadorian Chocó Andean region, one of the most biodiverse areas on the planet, the puma (*Puma concolor*) fulfills this key role within an ecosystem threatened by habitat fragmentation and human pressures. This study aims to understand the temporal interactions of the puma and potential prey species (South American coati, Central American agouti, lowland paca, nine banded armadillo) and key mesocarnivores (tayra, ocelot). Temporal activity patterns and overlap were analyzed using Kernel density estimations to identify co-occurrence, temporal segregation, or predation pressures. Our results indicate that the puma within the reserve exhibits predominantly nocturnal cathemeral activity. Moreover, the activity patterns of the other evaluated species align with those reported in various studies. Finally, it was observed a moderate level of temporal activity overlap between the puma and the other species. It is suggested that, as a generalist predator, the puma maintains a dynamic balance that facilitates coexistence among mammalian species competing for similar resources or being preyed upon by similar predators. However, habitat fragmentation processes could alter these interactions, intensifying the pressure on local prey or causing significant changes in the mammal community in the event of the puma's local extinction. This study contributes to the understanding of puma ecology in a poorly studied region, offering key insights for the conservation of this species and the forests of the Ecuadorian Chocó Andean region.

Keywords: Temporal interactions, Camera traps, Activity patterns, Temporal overlap index.

TABLA DE CONTENIDO

INTRODUCCIÓN.....	10
PATRONES DE ACTIVIDAD TEMPORAL EN LAS COMUNIDADES ECOLÓGICAS	10
<i>PUMA CONCOLOR</i> : DISTRIBUCIÓN Y ESTADO DE CONSERVACIÓN.....	11
LA RESERVA MASHPI-TAYRA: CONTEXTO ECOLÓGICO	12
JUSTIFICACIÓN DEL ESTUDIO Y OBJETIVOS.....	13
MÉTODOS.....	14
ÁREA DE ESTUDIO.....	14
METODOLOGÍA DE CAMPO	15
CONTEXTO ECOLÓGICO Y ESPECIES ESTUDIADAS.....	16
ANÁLISIS DE DATOS.....	18
<i>Clasificación de patrones de actividad</i>	19
<i>Estimación de la superposición de actividad entre especies</i>	20
<i>Análisis de núcleo y rango de actividad</i>	21
RESULTADOS.....	22
ESFUERZO DE MUESTREO Y DETECCIONES	22
PATRONES DE ACTIVIDAD	23
SUPERPOSICIÓN DE ACTIVIDAD ENTRE ESPECIES.....	26
DISCUSIÓN.....	30
CONCLUSIONES	36
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	37

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Clasificación categórica de la actividad temporal de cada especie tomando en cuenta el horario de salida y puesta del sol para Quito, Ecuador.	20
Tabla 2. Especies de mamíferos registrados entre April 2023 and April 2024 en la Reserva Mashpi-Tayra, se incluye el nombre científico, el nombre común y el número de eventos independientes para cada especie.....	23
Tabla 3. Patrones de actividad del puma y sus principales especies presa y competidores. Se indican el número de eventos independientes de 60 minutos (EI), la media y la desviación estándar circular (SD) de los vectores de actividad de cada especie. Los intervalos de confianza inferior (I.C.I) y superior (I.C.S) y la prueba de Rao (U) se calibraron a un alfa = 0,05.	25
Tabla 4. Coeficientes de superposición ($\Delta 1$ y $\Delta 4$) y sus intervalos de confianza del 95% (IC) calculados para cada par de especies, indicando los niveles de coincidencia en los patrones de actividad diaria, también se hizo un remuestreo de 1000 muestras con el paquete Bootstrap en Rstudio para mayor robustez en los datos.	27

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa del área de estudio, zona norte de la Reserva Mashpi-Tayra. Las estaciones de foto trapeo se muestran con íconos amarillos. El estudio se realizó entre abril de 2023 hasta abril de 2024.	16
Figura 2. Solapamiento de actividad temporal entre puma y ocelote. La hora central corresponde a la media noche.	27
Figura 3. Solapamiento de actividad temporal entre puma y tayra. La hora central corresponde a la media noche.	28
Figura 4. Solapamiento de actividad temporal entre puma y coatí sudamericano. La hora central corresponde a la media noche.	28
Figura 5. Solapamiento de actividad temporal entre puma y armadillo de nueve bandas. La hora central corresponde a la media noche.	29
Figura 6. Solapamiento de actividad temporal entre puma y guanta de tierras bajas. La hora central corresponde a la media noche.	29
Figura 7. Solapamiento de actividad temporal entre puma y agutí centroamericano. La hora central corresponde a la media noche.	30

INTRODUCCIÓN

Los grandes carnívoros son especies clave en los ecosistemas por su capacidad de regular poblaciones de presas. Esta regulación afecta directamente la riqueza y composición de las comunidades ecológicas (Breviglieri et al., 2017). Estos depredadores influyen en la estructura trófica al controlar la abundancia de presas, lo que a su vez impacta en la dinámica de la vegetación.

Además de su influencia directa sobre las presas, algunos depredadores desempeñan un papel crucial en la comunidad al regular las poblaciones de mesocarnívoros — carnívoros de tamaño intermedio — a través de mecanismos como el consumo directo o la competencia inter gremio (Cepeda–Duque et al., 2021). A estos depredadores se los conoce como depredadores tope, debido a que por su gran tamaño asociado su gran requerimiento alimenticio se ubican en el nivel trófico más alto de su comunidad (Wallach et al., 2015). Los grandes carnívoros son frecuentemente las primeras especies en desaparecer de los ecosistemas por la transformación humana de los paisajes, lo cual conlleva efectos directos e indirectos, a menudo manifestados a través de complejas cadenas de interacción (Estes et al., 2011; Wallach et al., 2015; Wang et al., 2017). A medida que los grandes depredadores desaparecen en algunas regiones y recolonizan otras, es fundamental comprender como estos efectos de cascada entre depredadores, influirán en la composición de las comunidades (Levi & Wilmers, 2012).

Patrones de actividad temporal en las comunidades ecológicas

El estudio de los patrones de actividad temporal es una herramienta clave para entender las dinámicas e interacciones dentro de las comunidades, puesto que estos patrones reflejan mecanismos evolutivos adaptados por las especies en respuesta a factores bióticos y abióticos.

Por ejemplo la depredación y la competencia un papel crucial en la configuración del comportamiento de las presas en el caso de la respuesta a la depredación y en el comportamiento de especies de un mismo gremio, cuyos nichos se solapan, influyendo no solo en su fisiología individual, sino también en la dinámica poblacional y en las interacciones comunitarias (Gaynor et al., 2019). Los animales no se distribuyen al azar en el espacio y el tiempo, ya que su movimiento está influenciado por diversos factores, incluyendo la percepción del riesgo y la disponibilidad de recursos.

***Puma concolor*: distribución y estado de conservación**

El puma (*Puma concolor*, Linnaeus, 1771) es el carnívoro con la mayor distribución de toda américa. Habita de extremo a extremo del continente: desde Canadá hasta la Patagonia Argentina (Hornocker & Negri, 2010). Esta distribución tan grande se debe en gran parte a su gran adaptabilidad tanto fisiológica como comportamental, y a su gran plasticidad dietaria. En Ecuador, el puma habita en 12 regiones naturales, desde los matorrales secos de la costa hasta los páramos (Solari, 2007), adaptándose a un rango altitudinal de 0 a 5800 msnm (Eisenberg & Redford, 1989). En Ecuador el puma se encuentra en peligro (EN) (Tirira, 2021). A nivel global el estado de conservación es de preocupación menor con una población decreciente según la última evaluación realizada en 2015 por la IUCN (Nielsen et al., 2015). No obstante estas categorizaciones están sesgadas debido a la enorme distribución del puma, y a la gran diferencia en cuanto al estudio de esta especie en Norte, Centro y Sur América (Hornocker & Negri, 2010). La última evaluación global del estado de conservación de *P. concolor* fue realizada hace aproximadamente una década, y hay poca información sobre el nivel de conservación en poblaciones de puma distribuidas en diferentes regiones del Ecuador, también por esto es que hay pocos estudios directamente sobre puma, y hasta donde se conoce no existe

ninguna investigación que trate específicamente de su dieta, salud poblacional, comportamiento de interacción con otras especies, y otros aspectos ecológicos importantes en las poblaciones de puma del Ecuador. Esto es importante destacar, pues aunque Latinoamérica incluye la mayoría del rango de distribución del puma, la mayor parte de información científica que se tiene de esta especie proviene de Estados Unidos y Canadá, y dentro de Latinoamérica la mayoría de información proviene de La Patagonia chilena y argentina, esto genera un gran vacío de información con respecto a la ecología, genética, taxonomía y conservación del puma en ecosistemas que contrastan en gran medida con aquellos de donde provienen la mayoría de investigaciones de esta especie (Hornocker & Negri, 2010).

La Reserva Mashpi-Tayra: Contexto ecológico

La Reserva Mashpi-Tayra es un bosque nublado perteneciente a la zona biogeográfica del Chocó Andino, un área de prioridad de conservación en el Ecuador por su gran diversidad y servicios ecosistémicos (Rodríguez Caguana & Morales Naranjo, 2022). Los alrededores de la reserva se encuentran amenazados por la fragmentación del hábitat y las barreras antropogénicas, las cuales limitan el movimiento de algunas especies y alteran la dinámica ecológica de la zona. Esta fragmentación genera paisajes compuestos por parches de hábitats naturales rodeados de áreas intervenidas que no solo dificulta la movilidad de la fauna silvestre, sino que también contribuye a la pérdida de diversidad biológica y la homogenización del paisaje (Gurrutxaga San Vicente & Lozano Valencia, 2006; Hilty & Merenlender, 2004).

Tanto en Mashpi-Tayra como en los bosques y fragmentos de bosque aledaños, el puma (*Puma concolor*, Linnaeus 1771) ha asumido en las últimas décadas el papel de depredador tope, debido a la extinción local del jaguar (*Panthera onca*, Linnaeus 1758), no solo localmente, sino también en gran parte de los bosques nublados del Chocó Andino y al resto

de bosques de la cordillera occidental del Ecuador (Espinosa et al., 2016). De manera similar, el oso de anteojos (*Tremarctos ornatus*, F.G. Cuvier, 1825), uno de los mamíferos emblemáticos y de mayor tamaño en Ecuador, también ha desaparecido localmente en esta región. Por lo tanto, el puma es el último carnívoro grande de la reserva.

Ecológicamente, el puma cumple una función clave al influir tanto en las poblaciones de sus presas como en la de otros carnívoros de tamaño intermedio, lo que puede generar cascadas tróficas que afectan a distintos niveles de la comunidad, desde la dinámica de mamíferos hasta la regeneración de la vegetación (Breviglieri et al., 2017; Laundre et al., 2010). Desde el punto de vista de conservación, el papel central del puma resalta la importancia de preservar sus hábitats y asegurar la conectividad entre parches forestales, especialmente en regiones fragmentadas como el Chocó Andino (Azevedo et al., 2021). Sin embargo, este rol de depredador tope también trae consigo desafíos en las relaciones humano-depredador, un conflicto crucial en la conservación, el cual se expresa a través de los costos económicos que los carnívoros imponen en las comunidades rurales a través de la depredación al ganado, y que por lo tanto ha resultado en cacería “preventiva” o en venganza (*retaliatory killing*) a los carnívoros, y por lo tanto implica importantes pérdidas en las poblaciones de pumas (Guerisoli et al., 2021; Lucherini et al., 2018; Ohrens et al., 2016). Comprender estos aspectos es crucial para desarrollar estrategias efectivas que busquen equilibrar la conservación de este depredador y la coexistencia con las comunidades humanas locales.

Justificación del estudio y objetivos

Tomando en cuenta que el *Puma concolor* ejerce presiones de competencia y depredación sobre una gran cantidad de especies, incluyendo mamíferos en la Reserva Mashpi-Tayra consideramos que estudiar sus patrones de actividad temporal al igual que la de sus

presas potenciales y competidores principales puede ayudarnos a entender mejor sobre el rol de este importante depredador y sobre la comunidad de mamíferos de la reserva.

Los objetivos de esta investigación fueron:

- Identificar los patrones de actividad temporal de *Puma concolor* y sus principales competidores y presas
- Determinar el grado de solapamiento en la actividad temporal entre pumas y sus presas, así como entre pumas y sus competidores.

MÉTODOS

Área de estudio

La investigación se llevó a cabo en la Reserva Mashpi-Tayra, una reserva privada situada en el noroeste de Ecuador, dentro del corredor biogeográfico del Chocó Andino, que destaca entre las regiones con mayor biodiversidad en el mundo (Jahn, 2011). Fundada en 2001, la reserva ocupa una extensión aproximada de 2900 hectáreas. Su geografía es montañosa y escarpada, con pendientes que oscilan entre los 45° y 90°. La cobertura vegetal incluye aproximadamente un 70% de bosque primario, un 25% de bosque secundario, y un 5% de áreas en proceso de regeneración natural (Salazar et al., 2023).

El bosque de esta región es clasificado como bosque siempreverde pie montano de la Cordillera Occidental de los Andes, catalogado como BsPn01 (Ministerio del Ambiente del Ecuador, 2013). Este tipo de bosque está situado en el piso bioclimático Subtropical Occidental. El rango altitudinal de la reserva es de 580 a 1400 m. La temperatura media anual oscila entre los 18 y 26 °C. La precipitación media anual es de 3945 mm. Estas condiciones permiten la presencia tanto de especies propias de bosques de tierras bajas como de especies

de bosque montano que prosperan en laderas de inclinación pronunciada (Ministerio del Ambiente del Ecuador, 2013; Urgilés Verdugo, Gallo V, et al., 2018).

Metodología de campo

El área de estudio (Figura 1) se ubicó en la porción norte de la Reserva Mashpi-Tayra. Para estructurar el muestreo, dividimos esta área en cuadrantes de 1km x 1km y seleccionamos 13 para colocar las estaciones de foto trampeo. En cada cuadrante, se instalaron dos cámaras trampa. La selección de los sitios específicos para instalar las cámaras se realizó siguiendo principalmente estos criterios: cercanía al punto central del cuadrante, identificación de áreas que evidencien de flujo animal (senderos, huellas), cuchillas de montaña (*ridgelines*) por su efecto de cuello de botella, y senderos usados por humanos, también como parte de un estudio adicional orientado a la identificación de individuos de puma en la región priorizamos áreas donde sea posible el tránsito de puma.

Utilizamos diferentes modelos de cámaras trampa, ajustando las configuraciones lo máximo posible para obtener datos homogéneos. Las cámaras con capacidad de grabación en video se configuraron para registrar clips de 30 segundos en calidad media a alta, con un intervalo de espera de 30 segundos entre grabaciones consecutivas. En el caso de las cámaras que solo capturaban imágenes, se configuraron para tomar ráfagas de cinco fotos en resolución máxima, con un intervalo de espera de 30 segundos entre cada ráfaga. Las cámaras se colocaron a una altura promedio de 60 cm sobre el suelo la cual es la altura promedio del hombro de un puma, y la distancia promedio entre cámaras en cada cuadrante fue de 7.2 m. Las estaciones se monitorearon mensualmente para cambio de baterías, tarjetas y evaluación del estado del sitio y las cámaras. Este proceso se realizó durante un año, desde abril 2023 hasta abril 2024.

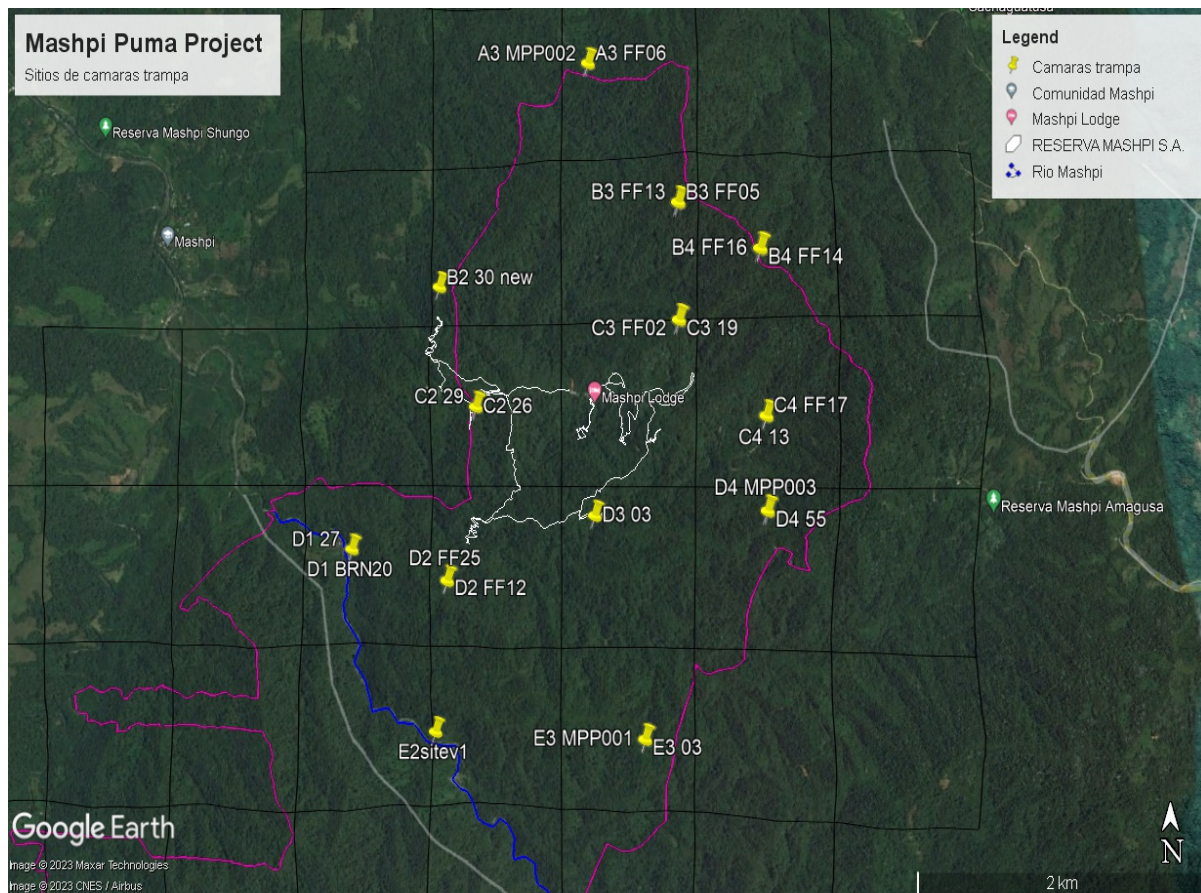


Figura 1. Mapa del área de estudio, zona norte de la Reserva Mashpi-Tayra. Las estaciones de foto trapeo se muestran con íconos amarillos. El estudio se realizó entre abril de 2023 hasta abril de 2024.

Contexto ecológico y especies estudiadas

Debido a la falta de investigaciones sobre la dieta del puma en esta región del Ecuador esta investigación usó como referencia investigaciones previas realizadas en los Andes tropicales y otros ecosistemas de la región sur americana que comparten especies con nuestra área de estudio. La dieta del puma en los Andes tropicales es variada y cambia entre los Andes centrales y orientales, aunque en ambas regiones sobresalen algunas especies comunes. En los Andes orientales, el coatí de nariz marrón (*Nasua nasua*) representa el 20% de su dieta, seguido del venado de páramo (*Mazama rufina*, 13%) y la paca de montaña (*Cuniculus taczanowskii*, 11%)(Castillo et al., 2020; Cepeda–Duque et al., 2021; Hernández-Guzmán et al., 2011). Otros

estudios en la región, destacan al agutí centroamericano (*Dasyprocta punctata*), la zarigüeya común (*Didelphis marsupialis*) y el armadillo de nueve bandas (*Dasypus novemcinctus*) como presas adicionales menos frecuentes (Flores-Turdera et al., 2021; Pacheco Jaimes et al., 2018).

De acuerdo con la literatura, las especies presa que han sido registradas en la Reserva Mashpi-Tayra incluyen al pecarí (*Tayassu pecari*), el armadillo de nueve bandas (*Dasypus novemcinctus*), el coatí (*Nasua nasua*), el agutí (*Dasyprocta punctata*), la zarigüeya común (*Didelphis marsupialis*) y el conejo de monte (*Silvilagus brasiliensis*).

Además de las especies presa, incluimos en nuestro análisis a mesocarnívoros que potencialmente tengan un gran nivel de interacción con puma. La comunidad de carnívoros en la Reserva Mashpi-Tayra es diversa, aquí se han reportado cinco especies de felinos (*Puma concolor*, *Leopardus pardalis*, *Herpailurus yagouaroundii*, *Leopardus wiedii*, *Leopardus pardinoides*), también habitan mustélidos de mediano tamaño como la tayra (*Eira barbara*) el grisón (*Galictis vittata*) que fue recientemente reportado por el proyecto al que pertenece esta investigación, además de los prociénidos como el coatí suramericano (*Nasua nasua*) y muy posiblemente otros más (Urgilés Verdugo, Gallo Viracocha, et al., 2018). En este estudio incluimos mesocarnívoros que consideramos como los principales competidores para puma, basándonos en su solapamiento ecológico, y también tomando el número de eventos independientes significativo ($n > 30$) estos fueron la tayra (*Eira barbara*) y el ocelote (*Leopardus pardalis*), que podrían interactuar con el puma en términos de depredación, matanza inter gremial y/o competencia. Es importante aclarar que si bien el coatí (*Nasua nasua*) pertenece al orden carnívora, debido a su ecología omnívora y a que es una de las presas más mencionadas para pumas en Sur América, lo hemos considerado como especie presa en lugar de un competidor. La inclusión de los mesocarnívoros mencionados permite obtener una perspectiva más completa de la dinámica ecológica en la Reserva Mashpi-Tayra, donde estos

carnívoros medianos podrían tener un papel significativo en las relaciones tróficas y en la estructura de la comunidad.

Análisis de datos

Los datos obtenidos de las cámaras trampa fueron agrupados por estación, la meta data (fecha, tiempo, especies, sitio) fue extraída y organizada en una base de datos. Para la determinación de los patrones de actividad temporal estudio se utilizaron los datos de hora (en formato HH:MM) y nombre de la especie o tipo de registro de cada archivo. La identificación de especies se realizó en conjunto por tres integrantes del Laboratorio de Carnívoros de la USFQ, utilizando como referencia la *Guía de campo de identificación de Mamíferos del Ecuador* (Tirira, 2017). Los criterios de identificación incluyeron características morfológicas, como tamaño relativo y rasgos distintivos, así como aspectos ecológicos basados en reportes previos de mamíferos de la reserva y rangos de distribución potencial. Además, se contó con la colaboración de integrantes del Laboratorio de Biología del Mashpi Lodge, y todas las identificaciones fueron aprobadas por un especialista en carnívoros. Los registros que no pudieron ser identificados fueron clasificados como *unknown*.

Para describir los patrones de actividad de las especies, se transformaron los registros, es decir los archivos que captaron la presencia de una especie, consecutivos de una misma especie en eventos independientes. Un evento independiente se definió como cualquier registro, o conjunto de registros, de una especie claramente identificada dentro de un periodo de 60 minutos (Oliveira-Santos et al., 2013; Ridout & Linkie, 2009). Para cada especie, transformamos los tiempos de detección (en formato HH:MM) a datos circulares en radianes y calculamos la media circular y la dispersión circular utilizando la distribución de von Mises. Estos cálculos permitieron obtener el centro de actividad diaria de cada especie y evaluar la concentración de su actividad alrededor de dicho centro (Cepeda-Duque et al., 2021; Ridout

& Linkie, 2009). La media de actividad se reportó tanto en radianes como en formato HH:MM, facilitando la interpretación de los picos de actividad en el ciclo de 24 horas.

Clasificación de patrones de actividad

Aplicamos la prueba U de Rao para evaluar si los patrones de actividad de cada especie se distribuían uniformemente a lo largo de las 24 horas o si presentaban preferencias temporales significativas. Este test es particularmente útil para detectar distribuciones no unimodales y proporcionar una medida de dispersión estadísticamente significativa (Polo & Felicísimo, 2008).

Clasificamos los periodos de actividad como: diurno (1 hora después del amanecer hasta 1 hora antes del atardecer), nocturno (1 hora después del atardecer hasta 1 hora antes del amanecer), crepuscular (de 1 hora antes del atardecer hasta 1 hora después del atardecer y 1 hora antes del amanecer hasta 1 hora después del amanecer), y catemeral para aquellas especies que no presentaron preferencia por ningún periodo (Tabla 1) (Monterroso et al., 2014; van Schaik & Griffiths, 1996).

Tabla 1. Clasificación categórica de la actividad temporal de cada especie tomando en cuenta el horario de salida y puesta del sol para Quito, Ecuador.

Categoría de Actividad	Inicio	Fin	Horario Aproximado
Diurno	1 hora después del amanecer	1 hora antes del atardecer	07:00 - 17:00
Nocturno	1 hora después del anochecer	1 hora antes del amanecer	19:00 - 05:00
Crepuscular (Amanecer)	1 hora antes del amanecer	1 hora después del amanecer	05:00 - 07:00
Crepuscular (Atardecer)	1 hora antes del atardecer	1 hora después del atardecer	17:00 - 19:00
Catemeral	Activo en varios momentos del día y la noche sin patrón específico	-	-

Estimación de la superposición de actividad entre especies

Para evaluar la superposición de actividad entre el puma y sus presas potenciales, se utilizó el paquete *Overlap* de R, donde se calcularon los coeficientes de superposición $\Delta 1$ y $\Delta 4$, propuestos por Ridout y Linkie (2009). Los cuales proporcionan una medida precisa del grado en que los periodos de actividad de dos especies coinciden en el tiempo. El coeficiente $\Delta 1$ es recomendado para muestras pequeñas ($n < 75$) debido a su capacidad de estimar adecuadamente la superposición en situaciones con menor resolución de datos. Por otro lado, el coeficiente $\Delta 4$ se utiliza cuando las muestras son grandes ($n \geq 75$), lo que permite capturar patrones más robustos de solapamiento gracias a una mayor representación de datos.

Ambos coeficientes oscilan entre 0 (sin superposición) y 1 (superposición completa) y se calculan utilizando funciones de densidad estimadas por métodos de Kernel (KDEs). Estas curvas de densidad representan la distribución de actividades de las especies a lo largo del día. La superposición se calcula integrando el área compartida bajo las curvas, usando la fórmula:

$$\Delta = \int \min(f_1(t), f_2(t)) dt$$

Donde $f_1(t)$ y $f_2(t)$ corresponden a las funciones de densidad de actividad temporal para cada especie (Lashley et al., 2018; Meredith et al., 2013; Ridout & Linkie, 2009).

Análisis de núcleo y rango de actividad

Utilizamos modelos de densidad de Kernel (KDE) no paramétricos para estimar las curvas de actividad y el grado de superposición en las horas del día, asumiendo que una especie tiene la misma probabilidad de ser detectada en cualquier momento del ciclo de 24 horas cuando está activa (Oliveira-Santos et al., 2013; Ridout & Linkie, 2009). El índice de densidad de Kernel es una técnica estadística que permite generar curvas continuas que describen la distribución de actividad temporal. Este método suaviza los datos de frecuencia observados mediante la función Kernel, que puede ser de tipo Gaussiano, y un ancho de banda (h) que controla el nivel de suavizado de la curva (Ridout & Linkie, 2009).

Para interacción entre puma- presas y puma-competidores se calculó el índice de solapamiento delta el cual se sometió a un resampleo de 1000 muestras y se calcularon los intervalos de confianza al 95% (Frey et al., 2017; Oliveira-Santos et al., 2013). Los análisis se realizaron utilizando los paquetes circular y overlap en R (Meredith et al., 2013; R core team, 2024), que facilitaron tanto la transformación de datos en formato circular como el cálculo de los coeficientes de superposición y la prueba de uniformidad de Rao.

RESULTADOS

Esfuerzo de muestreo y detecciones

Se obtuvieron un total de 3,360 noches de cámara trampa (promedio = 224, SD=110) en la Reserva Mashpi-Tayra, con un esfuerzo de muestreo distribuido en 13 estaciones de foto trapeo. De >10.000 fotos y videos, identificamos 17 especies de mamíferos (Tabla 2). Las especies de mamíferos de un peso menor a 300g no fueron identificados en este análisis, excluimos archivos relacionados a especies de aves, invertebrados y reptiles y debido a la baja calidad, poca visibilidad. No pudimos identificar la especie en sólo 40 del total de 2594 eventos independientes. Excluimos del análisis a ciertas especies que han sido reportadas como presas principales de puma como el pecarí (*T. pecari*), al conejo de monte (*S. brasiliensis*) y a la zarigüeza común (*Didelphis marsupialis*) debido a su baja representación en nuestros registros (n = 0-9). Esto nos permitió enfocarnos en las especies con una mayor frecuencia de observación en la reserva y maximizar la relevancia de nuestro análisis. Algunos mamíferos resultaron difíciles de identificar a nivel de especie, como por ejemplo los felinos pertenecientes al género *Leopardus* y también las zarigüeyas y ardillas, por lo que estos archivos fueron agrupados en categorías diferentes y hasta poder identificarlos no se incluyeron en el análisis. Cuando no fue posible identificar a nivel de especie, agrupamos en el nivel taxonómico más cercano, como *Leopardus* spp. O los agrupamos por su nombre común como en el caso de zarigüeya spp. y ardilla spp. (Tabla 2). Las especies con mayor frecuencia de registro fueron: *Dasyprocta punctata* (45.3%), *Leopardus pardalis* (14.6%), *Cuniculus paca* (13,3%), y *Puma concolor* (10.3%).

Tabla 2. Especies de mamíferos registrados entre April 2023 and April 2024 en la Reserva Mashpi-Tayra, se incluye el nombre científico, el nombre común y el número de eventos independientes para cada especie.

Orden	Especies	Nombre común	Eventos independientes
Carnivora	<i>Canis lupus familiaris</i>	Perro doméstico	3
	<i>Herpailurus yaguaroundi</i>	Jaguarundi	18
	<i>Leopardus pardalis</i>	Ocelote	136
	<i>Leopardus pardinoideis</i>	Oncilla/Tigrillo nebuloso	7
	<i>Leopardus spp.</i>	Tigrillo spp.	30
	<i>Leopardus wiedii</i>	Margay	8
	<i>Puma concolor</i>	Puma	97
	<i>Eira barbara</i>	Tayra	34
	<i>Galictis vittata</i>	Grisón	2
	<i>Nasua nasua</i>	Coatí sudamericano	36
Cingulata	<i>Dasypus novemcinctus</i>	Armadillo de nueve bandas	40
Pilosa	<i>Tamandua mexicana</i>	Tamandúa nortño	3
Primates	<i>Cebus aequatorialis</i>	Capuchino ecuatoriano	1
Didelphimorphia	<i>Didelphis marsupialis</i>	Zarigüeya común de orejas negras	9
	<i>Philander opossum</i>	Zarigüeya gris de cuatro ojos	40
	<i>Zarigüeya spp.</i>	Zarigüeya	8
Rodentia	<i>Cuniculus paca</i>	Guanta de tierras bajas	124
	<i>Dasyprocta punctata</i>	Agutí centroamericano	421
	<i>Ardilla spp.</i>	Ardillas	104

Patrones de actividad

Los patrones de actividad de cada especie se describieron con base en eventos independientes agrupados en intervalos de 60 minutos. Obtuvimos 97 eventos independientes para *Puma concolor*, los mesocarnívoros con mayor frecuencia de detección fueron *Leopardus pardalis*, y *Eira barbara* con 136 y 34 eventos independientes respectivamente, por otro lado, las especies presa con mayor número de eventos independientes fueron el agutí centroamericano *Dasyprocta punctata* y la guanta *Cuniculus paca* con 421 y 124 eventos

independientes respectivamente. En menor proporción, para el coatí sudamericano *Nasua nasua* y el armadillo de nueve bandas *Dasypus novemcinctus* registramos 36 y 40 eventos independientes, como se muestra en la Tabla 2. Autores como (Lashley et al., 2018) sugieren que se requieren más de 100 eventos independientes para garantizar mayor precisión, criterio que no se cumplió para especies como *D. novemcinctus*, *N. nasua* y *E. barbara*

Todas las especies evaluadas mostraron patrones de actividad similares a lo que se ha observado en investigaciones previas. Estos resultados mostrados en las Figuras 2 a 7 indican una alta variabilidad en los patrones de actividad diaria del puma, que demuestran que su actividad está distribuida a lo largo de diferentes momentos del día, en lugar de concentrarse en un período específico. Su actividad muestra tres picos, siendo el mayor alrededor de la media noche (00:00 - 01:00) los otros dos son al anochecer (18:00 – 19:00) y durante la mañana (08:00 – 09:00). Con respecto a los patrones de actividad de los mesocarnívoros, el ocelote mostró una actividad predominantemente nocturna, con picos de actividad entre las 19:00 – 20:00 de la noche y las 4:00 – 5:00 de la mañana y la tayra mostró una actividad diurna bimodal con dos picos bastante pronunciados alrededor de las 7:00 y las 15:00 (Figuras 2 y 3). Mediante la prueba de Rao se rechaza la hipótesis nula de que la actividad de estas especies esta distribuida uniformemente a lo largo de las 24 horas del día, como se puede ver en la Tabla 3. Finalmente, con respecto a los patrones de actividad de las presas, la guanta y el armadillo fueron principalmente nocturnos, y el coatí, el agutí centroamericano fue principalmente diurnos. La guanta fue la especie nocturna con mayor frecuencia de registro y el agutí centroamericano fue la especie diurna con mayor frecuencia de registro.

Todas las especies presa, a excepción del armadillo, mostraron dos picos claros de actividad: el agutí centroamericano mostró picos de actividad entre las 15:00 – 17:00 y entre las 06:00- 08:00 (Figura 7), el coatí entre las 13: 00 – 17:00 y entre las 09:00 – 11:00 (Figura

4), para la guanta los picos de actividad mostraron ser más estrechos y cercanos entre sí, pues son de (19:00 – 20:00 y de 02:00 – 03:00) (Figura 6). Finalmente, para el armadillo no se distinguieron picos claros de actividad, sino que se observaron tres elevaciones progresivas de actividad entre las 18:00 y las 05:00, este último es el punto más alto de su actividad (Figura 5). Para todas las potenciales presas, al igual que a los mesocarnívoros competidores, el estadístico U de la prueba de Rao resolvió estadísticamente que existen preferencias y patrones significativos de actividad entre las 24 horas del día (Tabla 3).

Tabla 3. Patrones de actividad del puma y sus principales especies presa y competidores. Se indican el número de eventos independientes de 60 minutos (E.I), la media y la desviación estándar circular (SD) de los vectores de actividad de cada especie. Los intervalos de confianza inferior (I.C.I) y superior (I.C.S) y la prueba de Rao (U) se calibraron a un $\alpha = 0,05$.

Especie	E.I	Media - (SD)	I.C.I 95%	I.C.S 95%	U test	Valor-p
<i>Dasyprocta punctata</i>	421	13:27 - (04:39)	11:56	11:56	201.2874	< 0.05
<i>Dasybus novemcinctus</i>	40	01:24 - (03:23)	00:10	02:26	212.0000	< 0.05
<i>Nasua nasua</i>	36	14:57 - (03:36)	11:26	08:44	202.0000	< 0.05
<i>Cuniculus paca</i>	124	00:43 - (03:36)	00:53	00:19	216.8952	< 0.05
<i>Leopardus pardalis</i>	136	00:41 - (04:50)	00:22	01:41	163.0682	< 0.05
<i>Puma concolor</i>	97	00:25 - (06:25)	02:01	02:42	138.2500	> 0.05
<i>Eira barbara</i>	34	11:59 - (03:58)	11:54	11:56	190.9706	< 0.05

Superposición de actividad entre especies

La superposición de actividad entre el puma y otras especies fue evaluada mediante el coeficiente de superposición $\Delta 1$ para pares de especies con tamaños de muestra pequeños y $\Delta 4$ para pares de especies con tamaños de muestra grandes, como se muestra en la Tabla 4. En términos de solapamiento, el puma presentó un mayor solapamiento en actividad con las especies nocturnas que con las especies diurnas, un resultado esperado debido a la predominancia de actividad nocturna del puma. Las figuras 2 a 7 representan las curvas de actividad e interacción entre especies con el respectivo índice de solapamiento. El índice de solapamiento entre puma-presas y puma-competidores fue moderado en todas las interacciones que variaron ligeramente alrededor del 0,5. El remuestreo utilizando 1000 muestras no indicó diferencias significativas con respecto al índice de solapamiento neto, lo cual es un indicador de la precisión del índice. Las interacciones con puma que mostraron picos de actividad menos solapados fueron la interacción entre puma ocelote y puma guanta, mientras que el resto de las interacciones hubo cierto nivel de solapamiento entre picos de actividad, o cercanía en las horas de mayor y menor actividad, un indicador de baja segregación temporal.

Tabla 4. Coeficientes de superposición ($\Delta 1$ y $\Delta 4$) y sus intervalos de confianza del 95% (IC) calculados para cada par de especies, indicando los niveles de coincidencia en los patrones de actividad diaria, también se hizo un remuestreo de 1000 muestras con el paquete Bootstrap en Rstudio para mayor robustez en los datos.

Par de especies	$\Delta 4$	$\Delta 4$ Re muestreado	I.C (95%)
Puma vs Ocelote	0.665	0.699	0.611 - 0.822
Puma vs Aguti	0.486	0.493	0.407 - 0.595
Puma vs Guanta	0.569	0.597	0.510 - 0.706
Par de especies	$\Delta 1$	$\Delta 1$ Re muestreado	I.C (95%)
Puma vs Armadillo	0.612	0.634	0.531 - 0.757
Puma vs Coatí	0.442	0.451	0.342 - 0.563
Puma vs Tayra	0.449	0.457	0.361 - 0.579

Superposición de actividad: Puma vs Ocelote

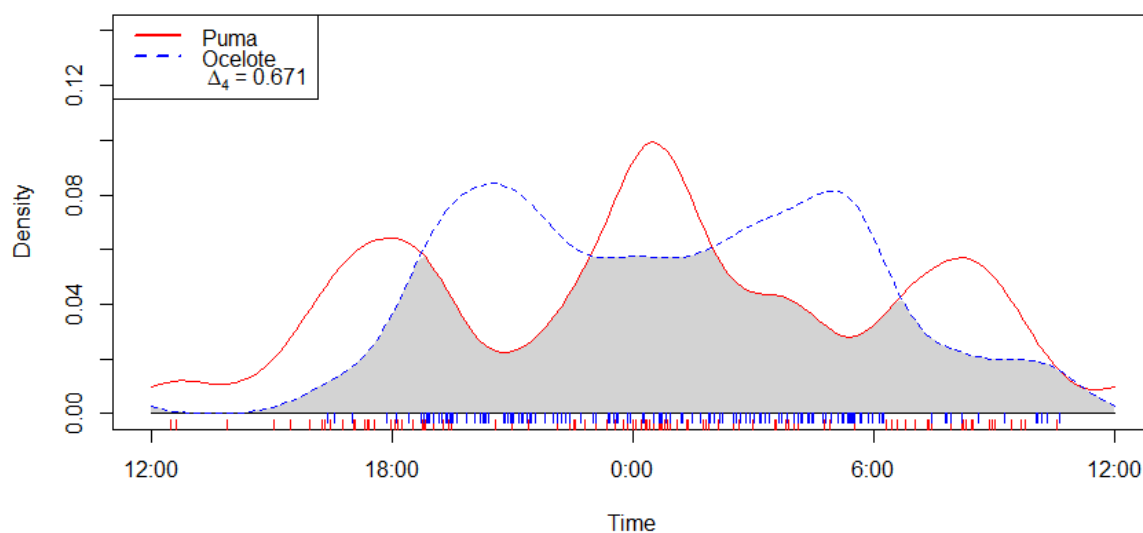


Figura 2. Solapamiento de actividad temporal entre puma y ocelote. La hora central corresponde a la media noche.

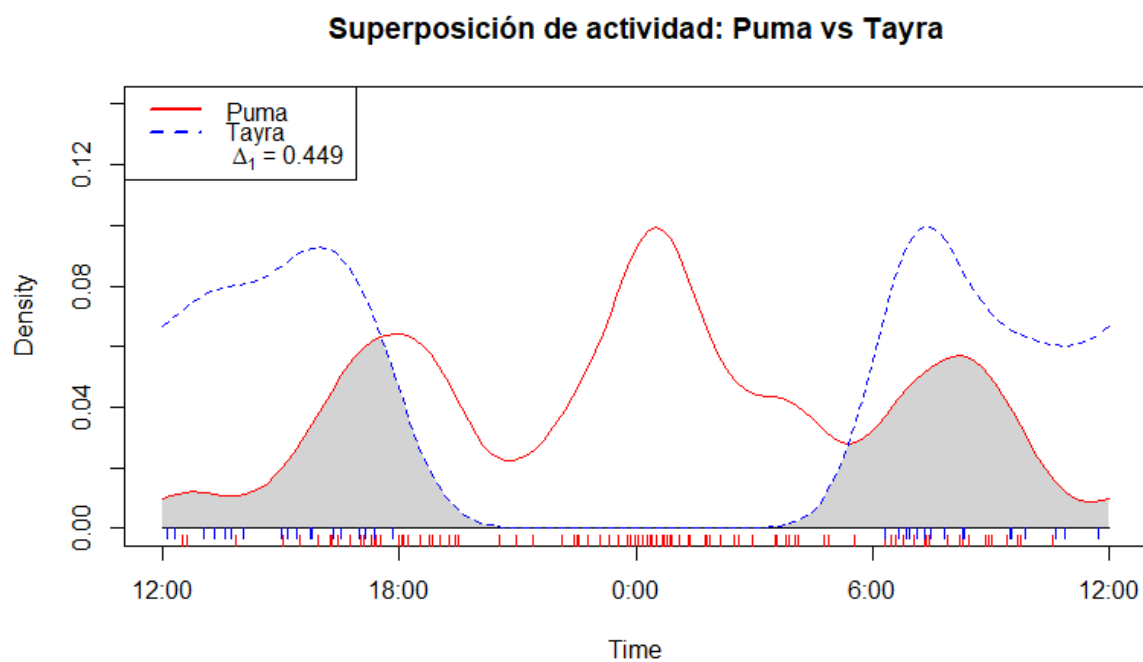


Figura 3. Solapamiento de actividad temporal entre puma y tayra. La hora central corresponde a la media noche.

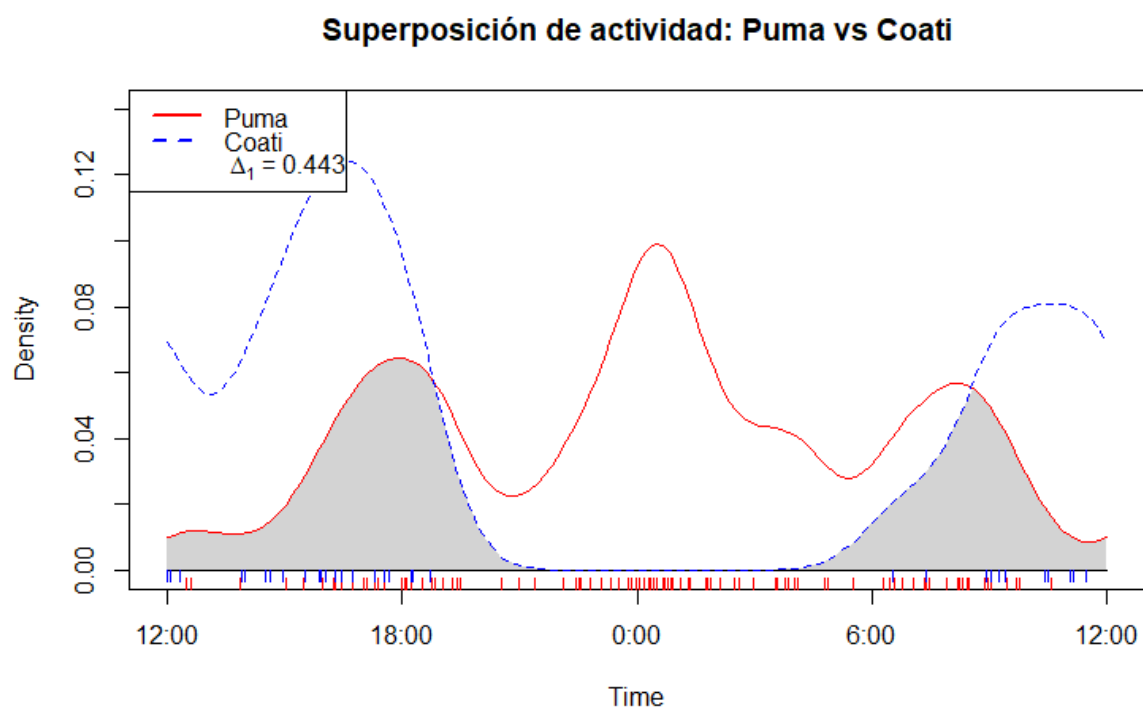


Figura 4. Solapamiento de actividad temporal entre puma y coati sudamericano. La hora central corresponde a la media noche.

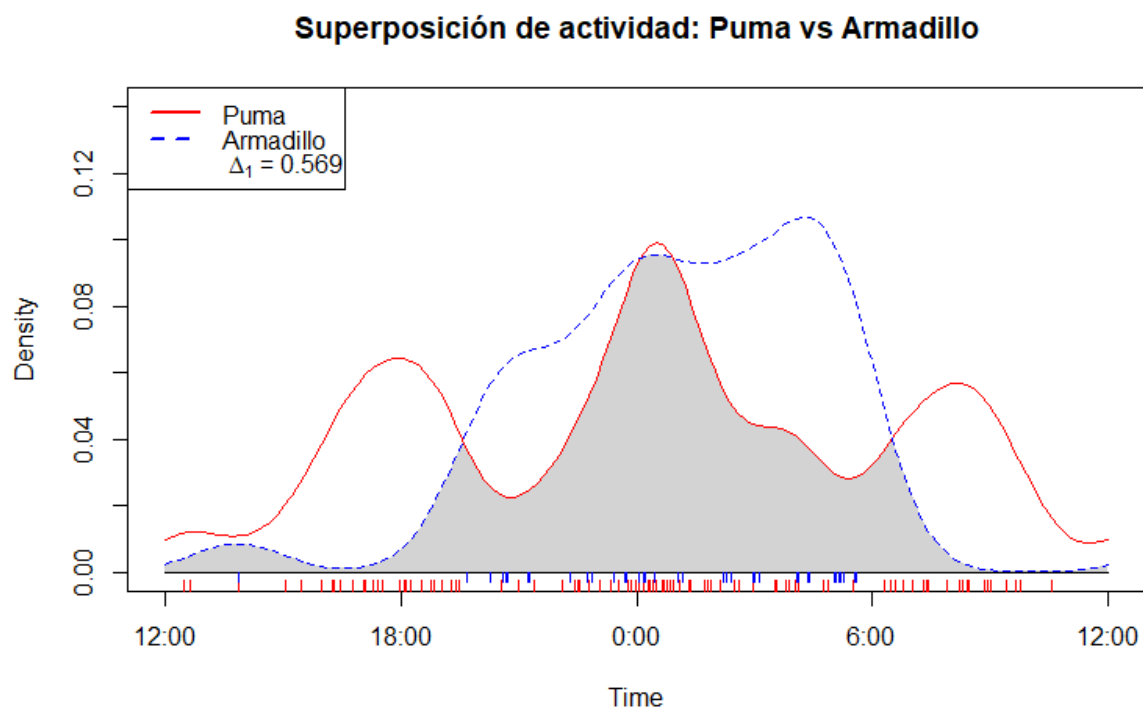


Figura 5. Solapamiento de actividad temporal entre puma y armadillo de nueve bandas. La hora central corresponde a la media noche.

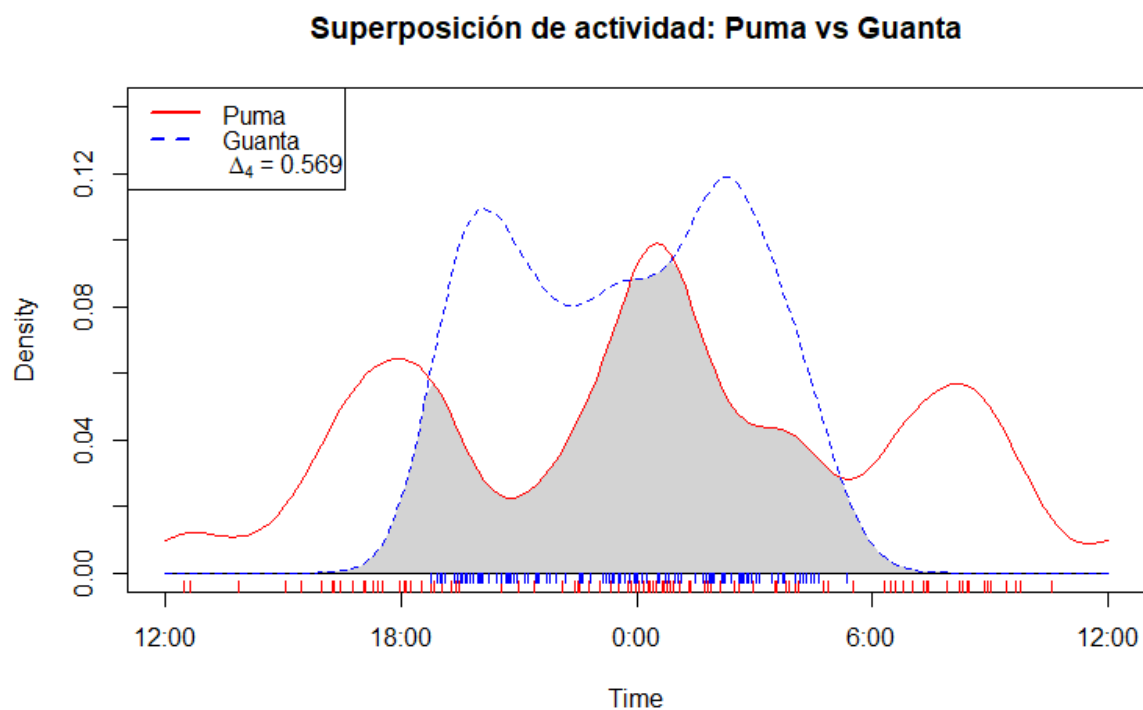


Figura 6. Solapamiento de actividad temporal entre puma y guanta de tierras bajas. La hora central corresponde a la media noche.

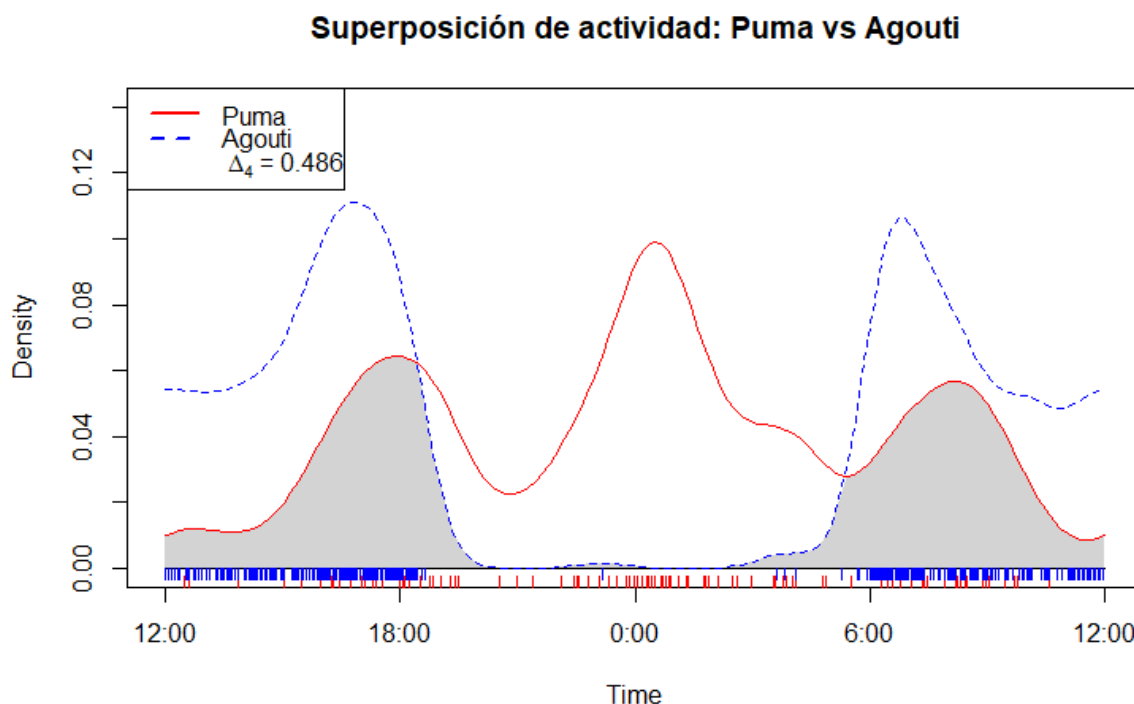


Figura 7. Solapamiento de actividad temporal entre puma y agutí centroamericano. La hora central corresponde a la media noche.

DISCUSIÓN

Este estudio determinó la actividad temporal de *Puma concolor* y sus principales presas y competidores dentro de la Reserva Mashpi-Tayra y también identifica los índices de solapamiento entre puma con estas especies. Hasta donde sabemos esta es la primera investigación de este tipo realizada en la zona biogeográfica del Chocó andino del Ecuador por lo que para contrastar los resultados se tomaron en cuenta estudios realizados en ecosistemas similares de otros países de la región.

Las diferencias en los patrones de actividad temporal observados al comparar estudios similares podrían a su vez atribuirse a factores como variaciones regionales, el tipo de bosque,

la estacionalidad o la fase lunar (Gómez et al., 2005; Michalski & Norris, 2011). Esto refleja cómo las especies ajustan su comportamiento a las características del hábitat, como las condiciones de vegetación según sus preferencias (Gómez et al., 2005). Aunque en algunas comunidades la separación de nicho depende más de consideraciones dietéticas que del uso del espacio o de los patrones de actividad, la influencia de factores como la disponibilidad de recursos, la complejidad del hábitat y la diversidad de depredadores varía ampliamente según el contexto ecológico (Estes et al., 2011). Esto destaca que las interacciones interespecíficas pueden ser menos intensas en ecosistemas complejos como los tropicales y más pronunciadas en ambientes con menor diversidad, como islas o latitudes altas, como se ha reportado (Gompper et al., 2016; Terborgh & Estes, 2013).

Todas las especies evaluadas mostraron patrones de actividad similares a lo que se ha observado en investigaciones previas. La actividad catemeral pero principalmente nocturna y crepuscular en puma es consistente con otras investigaciones realizadas en los neotrópicos (Ayala et al., 2021; Cepeda-Duque et al., 2021; Figel et al., 2021; Scognamillo et al., 2003). Esto podría atribuirse a su ventaja como depredador durante la noche, cuando las presas son menos detectables. La preferencia por la actividad nocturna en pumas y otros depredadores grandes se ha asociado con su respuesta a perturbaciones humanas (Harmsen et al., 2009). Este aspecto es especialmente relevante en el contexto de este estudio, ya que, aunque el puma muestra mayor adaptabilidad a la presencia humana en comparación con otros carnívoros grandes, como el jaguar (Figel et al., 2021) la Reserva Mashpi-Tayra presenta características que pueden influir en este comportamiento. Siendo una reserva privada, Mashpi-Tayra combina conservación y turismo, albergando un hotel y numerosos senderos transitados por humanos. Estas condiciones sugieren que la perturbación humana podría estar afectando la actividad temporal del puma, así como la de otras especies más vulnerables a interacciones o infraestructura humana.

Con respecto a los mesocarnívoros cuya ecología se solapa potencialmente con el puma, la tayra (*Eira barbara*) mostró una actividad diurna y bimodal congruente con otras investigaciones (Delgado-V et al., 2011; Villafañe-Trujillo et al., 2021). Hay poca documentación que sugiere que la tayra podría ser presa para puma (Palomares & Caro, 1999), y no se ha evidenciado que puma tenga un efecto significativo en la distribución espacial y temporal sobre tayra (Bianchi et al., 2021). En nuestro estudio, el índice de solapamiento delta 0,44 y los picos de actividad similares entre tayra y puma no sugieren que exista una segregación temporal específicamente en respuesta a la depredación o competencia por recursos similares.

El ocelote mostró una actividad predominantemente nocturna, congruente con su historia natural (Dillon & Kelly, 2008; Pérez-Irineo et al., 2017). Se observó un grado moderado de segregación temporal en relación con el puma, pero las diferencias en actividades no sugieren que sean explicadas por presiones de competencia y depredación intra gremial. De acuerdo a investigaciones previas, factores como la disponibilidad y densidad de presas, o la calidad y tipo de hábitat pueden resultar más influyentes en la segregación temporal (de Oliveira et al., 2010; Di Bitetti et al., 2010; Santos et al., 2019).

En cuanto a las especies presa, la guanta (*Cuniculus paca*) fue la especie nocturna con mayor frecuencia de registro. El patrón de actividad nocturno de la guanta concuerda con lo que se ha reportado en otros estudios (Gómez et al., 2005; Leuchtenberger et al., 2018; Michalski & Norris, 2011). Autores como (Pérez, 1997) han sugerido que esta especie puede ser de hábitos crepusculares. En este estudio la actividad de *Cuniculus paca* fue casi completamente nocturna, con dos picos de actividad bien definidos alrededor de las 20:00 horas y 04:00 como se puede ver en la Figura 6. El puma es el depredador principal para la guanta (Novack et al., 2005) por lo que sería razonable esperar cierto nivel de solapamiento en su

actividad temporal. En este estudio, registramos un valor de delta de 0.56, considerado como moderado. Este valor no permite inferir un patrón claro de depredación del puma hacia la guanta ni de evasión de esta frente al puma. Sin embargo, los picos de actividad de ambas especies muestran cierto grado de segregación temporal, lo que podría estar relacionado con la depredación del puma y/o del ocelote.

El armadillo de nueve bandas fue otra de las especies nocturnas y la única especie que mostró un patrón de actividad diferente al patrón bimodal. También se evidenció una ligera actividad alrededor de la media tarde que corresponde a un único registro, que debido al pequeño número de eventos independientes para esta especie impacta ligeramente en la estructura de la línea de actividad. En general el armadillo ha sido reportado por múltiples autores como una especie estrictamente nocturna (de Oliveira et al., 2023; Ramírez-Mejía & Sánchez, 2016), aunque otros autores se ha evidenciado actividad diurna relacionada a temperaturas más bajas, en lugares con estaciones definidas (Inbar & Mayer, 1999). El armadillo es una presa muy importante para puma en estos ecosistemas por lo que no sería extraño que parte del solapamiento en patrones de actividad y la poca evidencia de segregación temporal pueda ser debida al riesgo de depredación. Sin embargo otros estudios han observado niveles de segregación temporal mucho más claros entre armadillo y otras especies que compiten por recursos similares como especies de coatí (*Nasua nasua* y *Nasua narica*). Por lo que se ha sugerido que precisamente la competencia por recursos similares cumple un rol más influyente que el riesgo de depredación en la segregación de nicho temporal (Ramírez-Mejía & Sánchez, 2016).

En cuanto a las especies diurnas, el coatí sudamericano (*Nasua nasua*) mostró una actividad principalmente diurna y crepuscular, lo cual ha sido reportado como la actividad natural de esta especie en varios estudios (Caceres-Martínez et al., 2016; Cepeda-Duque et al.,

2021; Ramírez-Mejía & Sánchez, 2016; Reis et al., 2006). Al mismo tiempo se opone a los resultados de otras investigaciones donde el coatí sudamericano ha mostrado ser predominantemente una especie nocturna (Mena & Yagui, 2019). Estas diferencias podrían ser atribuidas a una estrategia comportamental para evitar depredación inter gremial por pumas (Cepeda-Duque et al., 2021), que representan uno de sus principales depredadores (Castillo et al., 2020). También se ha evidenciado que tanto la elevación como la cobertura vegetal son factores influyentes en la segregación temporal entre coatí y competidores, como se ha observado en investigaciones que muestran una relación negativa entre el uso del hábitat del coatí sudamericano y la elevación, pero positiva en cuanto a la cobertura vegetal (Mena & Yagui, 2019; Ramírez-Mejía & Sánchez, 2016). Esto último es un factor importante a tomar en cuenta pues si la cobertura vegetal es un factor significativo en el uso del hábitat para especies como el coatí sudamericano, esto podría estar influyendo también en cómo se solapan actividades temporales entre esta especie y sus potenciales competidores y predadores, especialmente considerando la heterogeneidad del bosque de la Reserva Mashpi-Tayra y sus diferentes tipos de cobertura vegetal. Evidencia de los andes centrales ecuatorianos sugieren que la presencia de perros ferales en áreas protegidas pueden afectar la abundancia de los coatíes (Zapata-Ríos & Branch, 2016). Sin embargo, dado el bajo número de registros de perros ferales en este estudio, esta suposición es por el momento imposible de probar. En nuestro estudio el índice de solapamiento entre puma y coatí fue moderado, si bien las actividades diarias son generalmente diferentes entre estas especies, hay un solapamiento de picos de actividad entre las 16:00 y 17:00 horas, lo cual no sugiere una respuesta de evasión frente al puma.

La última especie que se incluyó en este estudio fue el agutí centroamericano cuyo patrón de actividad temporal del agutí fue estrictamente diurno y bimodal como ha sido reportado de manera similar en diversas investigaciones (Gálvez et al., 2024). Los picos de

actividad para agutí se solapan de forma muy similar a dos de los picos de actividad del puma, pero debido a la predominancia nocturna del puma el índice de solapamiento entre estas especies fue moderado. Investigaciones previas han mostrado que el agutí presenta patrones claros en su actividad diaria en respuesta a posibles riesgos de depredación. Se ha observado mayor actividad nocturna y crepuscular en áreas sin depredadores (Gálvez et al., 2024). En este sentido, podríamos sugerir que, para el agutí, el riesgo de depredación tiene un impacto significativo en su distribución temporal, más que en otras especies presa, cuya respuesta a la depredación ha sido más difícil de evidenciar en sus patrones de actividad. Esto tiene sentido, ya que el agutí es la presa de menor tamaño en este estudio y, como tal, sus adaptaciones tanto comportamentales como fisiológicas han evolucionado en gran parte debido al riesgo de depredación por diversos carnívoros (van Schaik & Griffiths, 1996).

Nuestros resultados sugieren que el puma como depredador generalista y oportunista comparte ciertos horarios de actividad con sus presas y competidores principales, pero no de forma completa. No se evidencia patrones de competencia ni depredación intensa o específica para cierta presa o competidor. Esto podría ser indicador de que el puma facilita la coexistencia de especies ubicadas en niveles tróficos inferiores. Una coexistencia basada en la partición de actividad temporal, lo que se refleja en los picos de actividad diferenciados entre ciertas interacciones, esto también podría ser interpretado a partir de la falta de solapamiento intenso en ninguna de las interacciones evaluadas. El hecho de que las potenciales presas y competidores del puma muestren patrones de actividad temporal que se ajustan a su historia natural refleja la variabilidad de nichos ecológicos y la coexistencia de múltiples especies que interactúan entre sí. Es probable que los resultados que se muestran actualmente difieran en el tiempo, en respuesta a la fragmentación progresiva de los bosques que rodean a la reserva y por ende la presión de depredadores como el puma incrementa hacia las especies que aquí habitan. Un ecosistema tan diverso como es Mashpi-Tayra podría cambiar radicalmente en

ausencia de su depredador tope, por lo tanto, es importante profundizar en el entendimiento de su ecología y trasladarlo a estrategias de conservación.

CONCLUSIONES

Esta investigación refleja la complejidad de las interacciones ecológicas y aporta en la comprensión de la segregación temporal y respuestas comportamentales adaptadas por las especies de la comunidad de mamíferos de la Reserva Mashpi-Tayra, y la ecología del puma como depredador tope. La Reserva Mashpi-Tayra, como área protegida privada, se consolida como un espacio clave para preservar las interacciones ecológicas y los procesos naturales esenciales, proporcionando información crítica para guiar estrategias de manejo que integren la conectividad de hábitats y la reducción de amenazas antropogénicas en bosques tropicales altamente biodiversos.

Los patrones de actividad diaria son de gran relevancia para la aptitud de los animales porque pueden equilibrar los requisitos energéticos en respuesta a variables bióticas y abióticas. Los patrones de actividad diaria son secuencias adaptativas de rutinas diarias que se ajustan al marco temporal de un entorno particular, como resultado de la evolución, pero suficientemente plástico para poder adaptarse a los cambios de un entorno cambiante (Gálvez et al., 2024). Es por esto que sugerimos que futuras investigaciones que busquen estudiar patrones de actividad temporal, tomen en cuenta el amplio margen de covariables que están presentes en ecosistemas heterogéneos y diversos como los de los bosques tropicales interandinos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 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*, 85(3), 208-219. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2020-0058>
- Azevedo, F. C., Lemos, F. G., Freitas-Junior, M. C., Arrais, R. C., Morato, R. G., & Azevedo, F. C. C. (2021). The importance of forests for an apex predator: Spatial ecology and habitat selection by pumas in an agroecosystem. *Animal Conservation*, 24(3), 499-509. <https://doi.org/10.1111/acv.12659>
- Bianchi, R., Jenkins, J. M. A., Lesmeister, D. B., Gouvea, J. A., Cesário, C. S., Fornitano, L., De Oliveira, M. Y., De Moraes, K. D. R., Ribeiro, R. L. A., & Gompper, M. E. (2021). Tayra (*Eira barbara*) landscape use as a function of cover types, forest protection, and the presence of puma and free-ranging dogs. *Biotropica*, 53(6), 1569-1581. <https://doi.org/10.1111/btp.13005>
- Breviglieri, C. P. B., Laundré, J. W., & Romero, G. Q. (2017). Effects of puma on the diversity and composition of Neotropical mammals. *Journal of Tropical Ecology*, 33(5), 317-326. <https://doi.org/10.1017/S0266467417000293>
- Caceres-Martínez, C. H., Rincón, A. A. A., & González-Maya, J. F. (2016). Terrestrial medium and large-sized mammal diversity and activity patterns from Tamá National Natural Park and buffer zone, Colombia. *THERYA*, 7(2), Article 2.
- Castillo, D. C. M., Arbeláez, P. P., Arias-Monsalve, H. F., & Ramírez-Chaves, H. E. (2020). Food habits of the Cougar *Puma concolor* (Carnivora: Felidae) in the Central Andes of the Colombian Coffee Region. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 60, 1-7. <https://doi.org/10.11606/1807-0205/2020.60.23>

- Cepeda–Duque, J. C., Gómez–Valencia, B., Alvarez, S., Gutiérrez–Sanabria, D. R., & Lizcano, D. J. (2021). Daily activity pattern of pumas (*Puma concolor*) and their potential prey in a tropical cloud forest of Colombia. *Animal Biodiversity and Conservation*, 267-278. <https://doi.org/10.32800/abc.2021.44.0267>
- de Oliveira, M. G., Luza, A. L., & Tirelli, F. P. (2023). Site occupancy of *Dasypus novemcinctus* (Mammalia, Cingulata) and daily activity of four armadillo species in the Uruguayan Savanna and southern Atlantic Forest. *Mammalian Biology*, 103(5), 479-492. <https://doi.org/10.1007/s42991-023-00366-3>
- de Oliveira, T. G., Tortato, M. A., Silveira, L., Kasper, B., Mazim, F. D., Lucherini, M., Jacomo, A. T., Soares, J. B. G., Marques, R. V., & Sunquist, M. (2010). Ocelot ecology and its effect on the small-felid guild in the lowland neotropics. En *Biology and conservation of wild Felids* (Macdonald, D. W., and A. J. Loveridge, eds.) (pp. 559-596). Oxford University.
- Delgado-V, C. A., Árias-Alzate, A., Botero, S., & Sánchez-Londoño, J. D. (2011). Behaviour of the Tayra *Eira barbara* near Medellín, Colombia: Preliminary data from a video-capturing survey.
- Di Bitetti, M. S., De Angelo, C. D., Di Blanco, Y. E., & Paviolo, A. (2010). Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica*, 36(4), 403-412. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2010.04.001>
- Dillon, A., & Kelly, M. J. (2008). Ocelot home range, overlap and density: Comparing radio telemetry with camera trapping. *Journal of Zoology*, 275(4), 391-398. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00452.x>
- Eisenberg, J. F., & Redford, K. H. (1989). *Mammals of the Neotropics, Volume 3: Ecuador, Bolivia, Brazil*. University of Chicago Press.

Espinosa, S., Albuja, L., Tirira, D. G., Zapata-Ríos, G., Araguillin, E., Utreras, V., & Noss,

A. (2016). XII. ANÁLISIS DEL ESTADO DE CONSERVACIÓN DEL JAGUAR EN EL ECUADOR.

Estes, J. A., Terborgh, J., Brashares, J. S., Power, M. E., Berger, J., Bond, W. J., Carpenter,

S. R., Essington, T. E., Holt, R. D., Jackson, J. B. C., Marquis, R. J., Oksanen, L.,

Oksanen, T., Paine, R. T., Pickett, E. K., Ripple, W. J., Sandin, S. A., Scheffer, M.,

Schoener, T. W., ... Wardle, D. A. (2011). Trophic Downgrading of Planet Earth.

Science, 333(6040), 301-306. <https://doi.org/10.1126/science.1205106>

Figel, J. J., Botero-Cañola, S., Sánchez-Londoño, J. D., & Racero-Casarrubia, J. (2021).

Jaguars and pumas exhibit distinct spatiotemporal responses to human disturbances in

Colombia's most imperiled ecoregion. *Journal of Mammalogy*, 102(1), 333-345.

<https://doi.org/10.1093/jmammal/gyaa146>

Flores-Turdera, C., Ayala, G., Viscarra, M., Wallace, R., Flores-Turdera, C., Ayala, G.,

Viscarra, M., & Wallace, R. (2021). Comparison of big cat food habits in the Amazon

piedmont forest in two Bolivian protected areas. *Therya*, 12(1), 75-83.

<https://doi.org/10.12933/therya-21-1024>

Frey, S., Fisher, J. T., Burton, A. C., & Volpe, J. P. (2017). Investigating animal activity

patterns and temporal niche partitioning using camera-trap data: Challenges and

opportunities. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 3(3), 123-132.

<https://doi.org/10.1002/rse2.60>

Gálvez, D., Romero, E., Murcia-Moreno, D., Bonilla, B., & Valdés, R. (2024). Daily activity

patterns in agoutis (*Dasyprocta* spp) in response to relaxed predation. *Heliyon*, 10(21).

<https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e39986>

- Gaynor, K. M., Brown, J. S., Middleton, A. D., Power, M. E., & Brashares, J. S. (2019). Landscapes of Fear: Spatial Patterns of Risk Perception and Response. *Trends in Ecology & Evolution*, 34(4), 355-368. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.01.004>
- Gómez, H., Wallace, R. B., Ayala, G., & Tejada, R. (2005). Dry season activity periods of some Amazonian mammals. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40(2), 91-95. <https://doi.org/10.1080/01650520500129638>
- Gompper, M. E., Lesmeister, D. B., Ray, J. C., Malcolm, J. R., & Kays, R. (2016). Differential Habitat Use or Intraguild Interactions: What Structures a Carnivore Community? *PLOS ONE*, 11(1), e0146055. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146055>
- Guerisoli, M. de las M., Luengos Vidal, E., Caruso, N., Giordano, A. J., & Lucherini, M. (2021). Puma–livestock conflicts in the Americas: A review of the evidence. *Mammal Review*, 51(2), 228-246. <https://doi.org/10.1111/mam.12224>
- Gurrutxaga San Vicente, M., & Lozano Valencia, P. J. (2006). Efectos de la fragmentación de hábitats y pérdida de conectividad ecológica dentro de la dinámica territorial. *Polígonos. Revista de Geografía*. <https://doi.org/10.18002/pol.v0i16.410>
- Harmsen, B. J., Foster, R. J., Silver, S. C., Ostro, L. E. T., & Doncaster, C. P. (2009). Spatial and Temporal Interactions of Sympatric Jaguars (*Panthera onca*) and Pumas (*Puma concolor*) in a Neotropical Forest. *Journal of Mammalogy*, 90(3), 612-620. <https://doi.org/10.1644/08-MAMM-A-140R.1>
- Hernández-Guzmán, A., Payán, E., & Monroy-Vilchis, O. (2011). Hábitos alimentarios del Puma concolor (Carnivora: Felidae) en el Parque Nacional Natural Puracé, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 59(3), 1285-1294.

- Hilty, J. A., & Merenlender, A. M. (2004). Use of Riparian Corridors and Vineyards by Mammalian Predators in Northern California. *Conservation Biology*, 18(1), 126-135. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00225.x>
- Hornocker, M. G., & Negri, S. (Eds.). (2010). *Cougar: Ecology and conservation*. The University of Chicago Press.
- Inbar, M., & Mayer, R. T. (1999). Spatio-Temporal Trends in Armadillo Diurnal Activity and Road-Kills in Central Florida. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, 27(3), 865-872.
- Jahn, O. (2011). Birds and mammals as indicators for the conservation status of tropical forests in the Ecuadorian Chocó.
- Lambert, T. D., Kays, R. W., Jansen, P. A., Aliaga-Rossel, E., & Wikelski, M. (2009). Nocturnal activity by the primarily diurnal Central American agouti (*Dasyprocta punctata*) in relation to environmental conditions, resource abundance and predation risk. *Journal of Tropical Ecology*, 25(2), 211-215. <https://doi.org/10.1017/S0266467408005804>
- Lashley, M. A., Cove, M. V., Chitwood, M. C., Penido, G., Gardner, B., DePerno, C. S., & Moorman, C. E. (2018). Estimating wildlife activity curves: Comparison of methods and sample size. *Scientific Reports*, 8(1), 4173. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-22638-6>
- Laundre, J. W., Hernandez, L., & Ripple, W. J. (2010). The Landscape of Fear: Ecological Implications of Being Afraid~!2009-09-09~!2009-11-16~!2010-02-02~! *The Open Ecology Journal*, 3(3), 1-7. <https://doi.org/10.2174/1874213001003030001>
- Leuchtenberger, C., de Oliveira, Ê. S., Cariolatto, L. P., & Kasper, C. B. (2018). Activity pattern of medium and large sized mammals and density estimates of *Cuniculus paca* (Rodentia: Cuniculidae) in the Brazilian Pampa. *Brazilian Journal of Biology*, 78, 697-705. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.174403>

- Levi, T., & Wilmers, C. C. (2012). Wolves–coyotes–foxes: A cascade among carnivores. *Ecology*, 93(4), 921-929. <https://doi.org/10.1890/11-0165.1>
- Lucherini, M., Guerisoli, M. D. L. M., & Luengos Vidal, E. M. (2018). Surplus killing by pumas *Puma concolor*: Rumours and facts. *Mammal Review*, 48(4), 277-283. <https://doi.org/10.1111/mam.12135>
- Mena, J. L., & Yagui, H. (2019). Coexistence and habitat use of the South American coati and the mountain coati along an elevational gradient. *Mammalian Biology*, 98, 119-127. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2019.09.004>
- Meredith, M., Ridout, M., & Campbell, L. A. D. (2013). overlap: Estimates of Coefficient of Overlapping for Animal Activity Patterns (p. 0.3.9) [Dataset]. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.overlap>
- Michalski, F., & Norris, D. (2011). Activity pattern of *Cuniculus paca* (Rodentia: Cuniculidae) in relation to lunar illumination and other abiotic variables in the southern Brazilian Amazon. *Zoologia (Curitiba)*, 28, 701-708. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702011000600002>
- Ministerio del Ambiente del Ecuador. (2013). Sistema de Clasificación de los Ecosistemas del Ecuador Continental. Subsecretaría de Patrimonio Natural.
- Monterroso, P., Alves, P. C., & Ferreras, P. (2014). Plasticity in circadian activity patterns of mesocarnivores in Southwestern Europe: Implications for species coexistence. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(9), 1403-1417. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1748-1>
- Nielsen, C., Marcella, K., Lopez-Gonzalez, C., & Thompson, D. T. (Wyoming G. and F. (2015). *Puma concolor* (errata version published in 2016). IUCN Red List of Threatened Species. <https://www.iucnredlist.org/en>

- Novack, A. J., Main, M. B., Sunkist, M. E., & Labisky, R. F. (2005). Foraging ecology of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in hunted and non-hunted sites within the Maya Biosphere Reserve, Guatemala. *Journal of Zoology*, 267(2), 167-178. <https://doi.org/10.1017/S0952836905007338>
- Ohrens, O., Treves, A., & Bonacic, C. (2016). Relationship between rural depopulation and puma-human conflict in the high Andes of Chile. *Environmental Conservation*, 43(1), 24-33. <https://doi.org/10.1017/S0376892915000259>
- Oliveira-Santos, L. G. R., Zucco, C. A., & Agostinelli, C. (2013). Using conditional circular kernel density functions to test hypotheses on animal circadian activity. *Animal Behaviour*, 85(1), 269-280. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.09.033>
- Pacheco Jaimes, R., Caceres-Martínez, C. H., Acevedo, A. A. ., Arias-Alzate, A., & González-Maya, J. F. (2018). Food habits of puma (*Puma concolor*) in the Andean areas and the buffer zone of the Tamá National Natural Park, Colombia. *Therya*, 9(3), 201-208. <https://doi.org/10.12933/therya-18-589>
- Palomares, F., & Caro, T. M. (1999). Interspecific Killing among Mammalian Carnivores. *The American Naturalist*, 153(5), 492-508. <https://doi.org/10.1086/303189>
- Pérez, E. M. (1997). Agouti paca. En *Mammalian Species* (pp. 1-7). <https://doi.org/10.2307/3504102>
- Pérez-Irineo, G., Santos-Moreno, A., Hernández-Sánchez, A., Pérez-Irineo, G., Santos-Moreno, A., & Hernández-Sánchez, A. (2017). Density and activity pattern of *Leopardus wiedii* and *Leopardus pardalis* at Sierra Norte of Oaxaca, Mexico. *Therya*, 8(3), 217-222. <https://doi.org/10.12933/therya-17-487>
- Polo, M. E., & Felicísimo, A. M. (2008). Propuesta de metodología para el análisis del error de posición en bases de datos espaciales mediante estadística circular y mapas de

- densidad. *GeoFocus. International Review of Geographical Information Science and Technology*, 8, Article 8.
- R core team. (2024). R: A language and environment for statistical computing (Versión 4.4.1) [R]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Ramírez-Mejía, A., & Sánchez, F. (2016). Activity patterns and habitat use of mammals in an Andean forest and a Eucalyptus reforestation in Colombia. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 27(2). <https://doi.org/10.4404/hystrix-27.2-11319>
- Reis, N. R., Peracchi, A. L., Pedro, W. A., & Lima, I. P. (2006). Mamíferos do Brasil. En *Mamíferos do Brasil* (pp. 437-437). <https://pesquisa.bvsalud.org/portal/resource/pt/lil-626021>
- Ridout, M. S., & Linkie, M. (2009). Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 14(3), 322-337. <https://doi.org/10.1198/jabes.2009.08038>
- Rodríguez Caguana, A., & Morales Naranjo, V. (2022). LA PROTECCIÓN DEL CHOCÓ ANDINO A LA LUZ DE LOS DERECHOS DE LA NATURALEZA Y DEL PROYECTO DE ESTATUTO DE AUTONOMÍA DEL DISTRITO METROPOLITANO DE QUITO. Universidad Andina Simón Bolívar, Sede Ecuador.
- Salazar, L., Peña, P., Segura, R., & Roldán, M. (2023). Data on terrestrial ferns species richness, abundance, and functional traits in Mashpi Rainforest Biodiversity Reserve in the Ecuadorian Chocó. *Data in Brief*, 46. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2022.108784>
- Santos, F., Carbone, C., Wearn, O. R., Rowcliffe, J. M., Espinosa, S., Lima, M. G. M., Ahumada, J. A., Gonçalves, A. L. S., Trevelin, L. C., Alvarez-Loayza, P., Spironello, W. R., Jansen, P. A., Juen, L., & Peres, C. A. (2019). Prey availability and temporal partitioning modulate felid coexistence in Neotropical forests. *PLOS ONE*, 14(3), e0213671. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213671>

- Scognamillo, D., Maxit, I. E., Sunquist, M., & Polisar, J. (2003). Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. *Journal of Zoology*, 259(3), 269-279.
<https://doi.org/10.1017/S0952836902003230>
- Solari, S. (2007). Guía de campo de los Mamíferos del Ecuador. *Mastozoología neotropical*, 14(2), 300-302.
- Suselbeek, L. (2009). Resource availability and activity patterns in the Central American agouti *Dasyprocta punctata*.
- Terborgh, J., & Estes, J. A. (2013). *Trophic Cascades: Predators, Prey, and the Changing Dynamics of Nature*. Island Press.
- Tirira, D. G. (2017). Guía de campo de los mamíferos del Ecuador [:] Incluye los Islas Galapagos y la Zona Antártica Ecuatoriana.
- Tirira, D. G. (2021). *Lista Roja de los mamíferos del Ecuador 2021 (3a edición)*. Asociación Ecuatoriana de Mastozoología, Fundación Mamíferos y Conservación, Pontificia Universidad Católica del Ecuador y Ministerio del Ambiente, Agua y Transición Ecológica del Ecuador.
- Urgilés Verdugo, C., Gallo V, F., & Trávez B, H. (2018). Composición y estado de conservación de los mamíferos medianos y grandes del Corredor Biológico Tropic-Andino, Ecuador. Instituto para la Conservación y Capacitación Ambiental (ICCA).
- Urgilés Verdugo, C., Gallo Viracocha, F., Trávez, H., Morochz, C., & Medina, A. (2018). *Mamíferos Medianos y Grandes del Bosque Protector Mashpi [Experiment Findings]*. Instituto para la Conservación y Capacitación Ambiental “ICCA” y Mashpi Lodge.
<https://www.researchgate.net/publication/342902427>
- van Schaik, C. P., & Griffiths, M. (1996). Activity Periods of Indonesian Rain Forest Mammals. *Biotropica*, 28(1), 105-112. <https://doi.org/10.2307/2388775>

- Villafañe-Trujillo, Á. J., Kolowski, J. M., Cove, M. V., Medici, E. P., Harmsen, B. J., Foster, R. J., Hidalgo-Mihart, M. G., Espinosa, S., Ríos-Alvear, G., Reyes-Puig, C., Reyes-Puig, J. P., Da Silva, X. M., Paviolo, A., Cruz, P., & López-González, C. A. (2021). Activity patterns of tayra (*Eira barbara*) across their distribution. *Journal of Mammalogy*, 102(3), 772-788. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyaa159>
- Wallach, A. D., Izhaki, I., Toms, J. D., Ripple, W. J., & Shanas, U. (2015). What is an apex predator? *Oikos*, 124(11), 1453-1461. <https://doi.org/10.1111/oik.01977>
- Wang, Y., Smith, J. A., & Wilmers, C. C. (2017). Residential development alters behavior, movement, and energetics in an apex predator, the puma. *PLOS ONE*, 12(10), e0184687. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0184687>
- Zapata-Ríos, G., & Branch, L. C. (2016). Altered activity patterns and reduced abundance of native mammals in sites with feral dogs in the high Andes. *Biological Conservation*, 193, 9-16. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.10.016>