IMPORTANCIA DE LOS PECARIES (*TAYASSU* SPP.) EN LA ALIMENTACION DEL JAGUAR (*PANTHERA ONCA*)

Marcelo Aranda

Instituto de Ecología, A. C. Apartado Postal 63 Xalapa, Veracruz 91000. MEXICO

RESUMEN

Se presentan resultados del análisis de 37 excretas de jaguar colectadas en la Reserva de la Biosfera Calakmul, en el estado de Campeche, México, durante visitas realizadas en 1989, 1990, 1991 y 1993. Los resultados obtenidos indican que la alimentación del jaguar está constituida principalmente por mamíferos (86%) y en menor grado por aves (10%) y reptiles (4%). Entre los mamíferos, las especies más importantes fueron el pecarí de coltar (42%), coatí (18%) y armadillo (12%). El análisis de la alimentación se hizo en función de la disponibilidad de presas, encontrándose que existe una preferencia por el pecarí de collar ya que esta especie fue consumida en mayor grado al esperado por su disponibilidad. Analizando la información generada en otras partes de su distribución se encontró una situación similar. Por otra parte, la distribución general del jaguar se traslapa casi totalmente con la de los pecarles. Considerando los dos últimos hechos, puede decirse que los pecaríes constituyen presas importantes para el jaguar prácticamente en toda su área de distribución. En el presente trabajo se propone que la complexión robusta del jaguar puede ser particularmente importante para un depredador que da caza consistentemente a los pecaríes.

Palabras Clave: Pecaríes, jaguar, alimentación, importancia.

ABSTRACT

This paper presents the results of an analysis of 37 jaguar scats collected at the Calakmul Biosphere Reserve, in the state of Campeche, Mexico, between 1989-1993. My results indicate that jaguars feed mainly on mammals (86%), but also on birds (10%), and reptiles (4%). Among the mammals, the most important prey species for the jaguar were collared peccary (42%), coati (18%), and armadillo (12%). Analyzing the feeding habits of the jaguar in relation to prey availability. I found the jaguar has a preference for the collared peccary, because this species was consumed more than expected by its availability. This situation was similar to other localities, so it is proposed that the peccaries are important prey species for the jaguar in almost all its geographical range. In this paper I propose that the robust constitution of the jaguar its very important for a strong predation on its primary prey, the peccaries.

Key Words: Peccaries, jaguars, feeding habits, importance.

INTRODUCCION

El jaguar (Panthera onca) es el mayor felino americano y encuentra el límite septentrional de su distribución en México (Swank y Teer, 1989). Ha sido definido

por diversos autores como un depredador oportunista, que se alimenta principalmente de las presas más abundantes y vulnerables (Emmons, 1987; Rabinowitz y Nottingham, 1986). Al igual que en otros aspectos de su biología, mucha de la información sobre los hábitos alimentarios del jaguar es de carácter anecdótico (Guggisberg, 1975; Perry, 1970). Las investigaciones formales son recientes e incluyen los trabajos de Schaller y Vasconcelos (1978), Schaller y Crawshaw (1980), Rabinowitz y Nottingham (1986), Emmons (1987, 1989), Quigley (1987), Watt (1987) y Aranda (1993).

El conocimiento de los hábitos alimentarios de la fauna silvestre es de gran relevancia, pues aporta información que es básica para cualquier programa de conservación o manejo (Korschgen, 1980). El jaguar, siendo un depredador en la cúspide de la pirámide trófica, juega un papel ecológico importante en los ecosistemas tropicales. Por otra parte, son comunes los conflictos entre el hombre y el jaguar en aquellas áreas donde los jaguares habitan cerca de los asentamientos humanos. Estos conflictos generalmente consisten en depredaciones sobre los animales domésticos, pero eventualmente se han dado ataques sobre personas.

Para el estudio de los hábitos alimentarios de los felinos se han utilizado diversas metodologías, pero tal vez una de las más comunes es el análisis de excretas, que ya ha sido empleada con el jaguar en diversos países como Belice (Rabinowitz y Nottingham, 1986; Watt, 1987) y Perú (Emmons, 1987, 1989).

Los objetivos del presente estudio fueron: 1) determinar los principales componentes de la dieta del jaguar en la Reserva de la Biosfera Calakmul, 2) analizar si las presas son consumidas de acuerdo a su disponibilidad y 3) analizar la importancia de los pecaríes (*Tayassu tajacu y Tayassu pecari*) en la dieta del jaguar tanto en Calakmul como en otras áreas de su distribución.

Area de estudio

El estudio se realizó en la Reserva de la Biosfera Calakmul, localizada al sureste del estado de Campeche en los municipios de Champotón y Hopelchén, cubriendo una extensión de 723,185 ha (fig. 1). Es una región relativamente plana cuya altitud varía de 100 a 365 msnm. El clima se clasifica como cálido subhúmedo (García, 1973). Existe un gradiente de humedad en sentido NW-SE que permite la existencia de tres subtipos climáticos, el menos húmedo en el norte de la Reserva y el más húmedo en el sur, con una precipitación de 1 000 a 1 500 mm. En toda la reserva predominan las rocas calizas de color café amarillento, con

En toda la reserva predominan las rocas calizas de color café amarillento, con abundantes nódulos de pedernal (García y March, 1990). Las zonas deprimidas, localmente conocidas como "bajos" presentan depósitos aluviales, producto de la disolución y transporte de las rocas calizas.

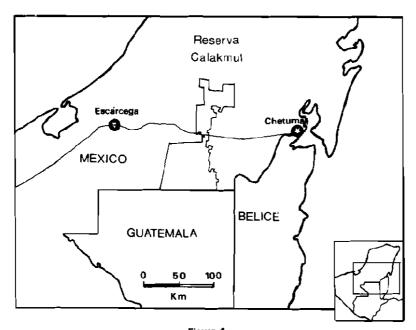


Figura 1

Localización general de la Reserva de la Biosfera Calakmut.

De acuerdo con la clasificación propuesta por Rzedowski (1978), se presentan tres tipos de bosque tropical: perennifolio, subcaducifolio y caducifolio. Los primeros dos se presentan en las partes altas, o lomeríos, y su distribución en la reserva guarda relación con el gradiente de humedad. El bosque tropical caducifolio se localiza en las zonas bajas y está asociado a un suelo inundable, muy arcilloso, conocido localmente con el nombre de acalché. Contradictoriamente, entonces, el bosque caducifolio es más común en las partes más húmedas del área, donde las inundaciones son frecuentes en la temporada de lluvias.

Una característica de Calakmul, común a la Península de Yucatán, es la ausencia casi total de corrientes de agua permanentes. En su lugar, por toda el área existen depósitos de agua estancada, temporales o permanentes, localmente conocidos como "aguadas", los cuales constituyen casi la única fuente de agua durante la temporada seca, tanto para el hombre como para la fauna silvestre.

MATERIAL Y METODOS

Colecta e identificación de las muestras. Se realizaron visitas al área de estudio en junio y septiembre de 1989, enero y abril de 1990, enero de 1991 y enero de 1993. Durante cada visita se recorrieron veredas y caminos de extracción forestal para localizar las excretas de jaguar.

En el área de estudio se encuentran jaguares y pumas (*Felis concolor*). Con base en la revisión bibliográfica y en la observación de excretas de individuos cautivos, se determinó que no era posible diferenciar físicamente las excretas de estos dos felinos. Entonces, para su identificación se consideraron las huellas asociadas a las excretas, partiendo del supuesto de que sus huellas son diferenciables, lo que es apoyado por diversos autores (Aranda, 1981; Rabinowitz y Nottingham, 1986; Schaller y Crawshaw, 1980). El utilizar las huellas asociadas como criterio de identificación tuvo como consecuencia que la muestra se redujera en número, pues siempre se encuentran excretas sin huellas asociadas, pero por otro lado así se aseguró la correcta identificación de las excretas.

Dieta anual. Las excretas se desbarataron en seco manualmente utilizando pinzas y agujas de disección para separar sus componentes como pelos, garras, pezuñas, dientes, pedazos de hueso y materia vegetal. La identificación de los restos se hizo con base en una colección de referencia de pelos y cráneos.

La importancia de las diferentes especies presa encontradas se determinó mediante el análisis de la frecuencia de aparición y el porcentaje de aparición.

- a) La frecuencia de aparición (FA) de cada especie es la suma de todos los individuos presa identificados para cada especie.
- b) El porcentaje de aparición (PA) es la frecuencia de aparición de cada especie expresada como porcentaje de la suma de todas las frecuencias (Maher y Brady, 1986):

Determinación de la abundancia de mamíferos presa. Durante los recorridos por los senderos se registraron todas las huellas o pistas (línea de huellas de un individuo) de otros mamíferos presentes en el área. Para discriminar entre individuos se consideró la distancia entre cada pista y la dirección. El total de registros para cada especie se utilizó como un índice de abundancia de las especies correspondientes. Los mamíferos que forman grupos, como el coatí y los

pecaríes se registraron como grupos y después, con base en las observaciones directas en el área, se determinó el tamaño promedio del grupo.

La abundancia de cada especie presa se utilizó como una medida de disponibilidad. Para conocer si el jaguar las utiliza de acuerdo a su disponibilidad se aplicó el intervalo de Bonferroni (Byers et al., 1984).

RESULTADOS

Componentes de la dieta. En las 37 excretas analizadas se obtuvieron 50 registros de especies presa, mismos que incluyeron mamíferos, aves y reptiles silvestres (cuadro 1). Los mamíferos constituyeron la clase más importante (86 %), seguidos por las aves (10 %), mientras que los reptiles constituyeron solo presas ocasionales (4 %).

Cuadro 1
Frecuencia (FA) y porcentaje de aparición (PA) de las especies presa del jaguar en la reserva Calakmul.

ESPECIE PRESA	FA	PA	
MAMIFEROS			_
pecarí de collar (Tayassu tajacu)	21	42.0	
coatí (Nasua narica)	9	18.0	
armadillo (Dasypus novemcinctus)	6	12.0	
venado (Mazama americana y O. virginianus)	4	8.0	
tepezcuintle (Agouti paca)	2	4.0	
hormiguero (Tamandua mexicana)	1	2.0	
TOTAL DE MAMIFEROS	43	86.0	
AVES			
hocofaisán (Crax rubra)	3	6.0	
ave no identificada	2	4.0	
TOTAL DE AVES	5	10.0	
REPTILES			
serpiente no identificada	1	2.0	
tortuga no identificada	1	2.0	
TOTAL DE REPTILES	2	4.0	
TOTAL GENERAL	5 0	100.0	

Cuadro 2

Mamíferos presa del jaguar, potenciales y confirmados. Uso esperado y observado (según Byers *et al.* 1984).

ESPECIE	N	abundancia relativa	uso esperado	uso observado
Didelphis sp.	3	0.010	0.420	0
Dasypus novemcinctus	10	0.033	1,401	6
Tamandua mexicana	6	0.019	0.840	1
Agouti paca	21	0.068	2.941	2
Dasyprocta punctata	7	0.023	0.980	0
Procyan later	4	0.013	0.560	0
Nasua narica	60	0.195	8.404	9
Tapirus bairdii	4	0.013	0.560	0
Tayassu tajacu	80	0.261	11.206	21
Tayassu pecari	90	0.293	12.607	O
Mazama americana v	22	0.072	3.082	4
Odocoileus virginianus				
TOTAL	307	1.000	43.000	43

Cuadro 3 Intervalo Bonferroni para determinar el uso de los mamíferos presa por el jaguar.

ESPECIE	Proporción de uso esperado P _{io}	Proporción de uso observado P _i	intervalo Bonferroni para P _i
Dasypus novemcinctus	0.033	0.140	0 - 0.282
Tamandua mexicana	0.019	0.023	0 - 0.078
Agouti paca	0.068	0.047	0.040 - 0.134
Nasua narica	0,195	0.209	0.042 - 0.376
Tayassu tajacu	0.261	0.488	0.283 - 0.693*
Mazama americana y	0.072	0.093	0 - 0.175
Odocoileus virginianus			

^{*} Indica la existencia de una diferencia entre las proporcionas de uso esperado y observado con una probabilidad de 0.05

Entre los mamíferos, las tres especies más representadas fueron el pecarí de collar, el coatí y el armadillo, constituyendo juntas el 72 % de los individuos presa registrados.

Consumo de presas en relación a su disponibilidad. En total se registraron 307 individuos de mamíferos silvestres correspondientes a 12 especies (cuadro 2). De estas especies, siete fueron identificadas en la muestra de excretas (cuadros 1 y 2).

De las siete especies de mamiferos identificadas en la dieta del jaguar en Calakmul, tres de ellas fueron consumidas en diferente grado al esperado por su disponibilidad. El tamandúa y el venado cola blanca fueron consumidos menos y el pecarí de collar más de lo esperado (cuadro 3).

DISCUSION

Aún considerado como un depredador oportunista, y al margen de las diferencias que existen entre cada región, el jaguar es básicamente un cazador de mamíferos. Las aves siempre han figurado como presas ocasionales y los reptiles sólo en determinadas situaciones se convierten en presas importantes.

Los datos de este estudio en Calakmul indican que los mamíferos son las presas principales para el jaguar, constituyendo el 86 %, mientras que las aves y reptiles constituyen un 10 y un 4 %, respectivamente (cuadro 1). Una situación similar se puede observar en otras áreas.

En Belice, Rabinowitz y Nottingham (1986) encontraron que los mamíferos constituyeron el 96 % de las presas identificadas, aunque Watt (1987), estudiando en el mismo lugar y sólo un año después, encontró que los mamíferos constituyeron el 72 %, mientras que las aves habían aumentado de un 0.5 a un 10.6 %. La autora explica este hecho como un resultado de cambios en la estructura de edades de la población de jaguares, debido a la muerte de varios individuos durante el estudio anterior.

En la región amazónica de Perú, el estudio de Emmons (1987) indica que los mamíferos constituyen el 48.7 %. En esta región los reptiles son presas importantes, constituyendo el 33.3 %. Es una región con abundancia de cuerpos y corrientes de agua, donde las tortugas y calmanes son particularmente abundantes.

En la región de Pantanal, en el sur de Brasil, Quigley (1987) encontró que la dieta del jaguar estaba constituida exclusivamente por mamíferos. Posiblemente esto sea resultado de la metodología empleada pues Schaller (1983) menciona aves y reptiles en la dieta del jaguar, en la misma área.

No obstante que el espectro alimentario del jaguar es amplio, aún considerando sólo a los mamíferos, todos aquellos estudios cuantitativos muestran que son pocas las especies importantes. Si se considera un mínimo de 5 % de aparición, serían cuatro en Calakmul, cinco en Belice, cuatro en Perú y cuatro en Brasil. En todos estos estudios, una o dos especies de pecaríes están presentes entre las presas más importantes. Prácticamente todos los autores que han estudiado la alimentación del jaguar en libertad, o que al menos hablan sobre el tema, mencionan a los pecaríes como presas importantes (Aranda 1993, Emmons 1987, Guggisberg 1975, Mondolfi y Hoogesteijn 1986, Quigley 1987, Rabinowitz y Nottingham 1986, Schaller 1983, Seymour 1989, Watt 1987).

En pocos estudios se ha hecho el análisis de los hábitos alimentarios en relación con la disponibilidad de presas. En el presente trabajo se encontró que en Calakmul el pecarí de collar fue consumido más de lo esperado por su disponibilidad (cuadros 2 y 3). En Perú, Emmons (1987) llegó al mismo resultado. En Belice, Rabinowitz y Nottingham (1986) no hicieron el análisis, pero proporcionan los datos sobre abundancia de presas, establecida también con base en las huellas. Al realizar la misma comparación, utilizando sus datos, se llegó al mismo resultado. Si en tres de los cuatro estudios cuantitativos sobre la alimentación del jaguar se encuentra que los pecaríes son cazados en mayor proporción a la esperada por su abundancia, entonces puede decirse que posiblemente existe una preferencia por estas especies.

Es un hecho conocido que los grandes felinos depredan principalmente sobre ungulados (Emmons 1992). Pero en los bosques tropicales de América hay pocas especies de ungulados y los más abundantes son precisamente los pecaríes. Los venados tienen una gran capacidad cursorial por lo que son cazados principalmente por el puma (Felis concolor), un felino más ágil, aunque menos poderoso que el jaguar. Leopold (1959) indica que no conoce un lugar donde el puma prospere si no existe alguna especie de venado y en Calakmul las presas principales del puma son los venados (datos no publicados). El tapir (Tapirus bairdii), debido a su hábitos sociales, su afición y habilidad acuáticas y su gran tamaño lo hacen una presa poco común para el jaguar. Como dice Guggisberg (1975) tal vez es significativo el hecho de que existe un traslapo casi total entre la distribución del jaguar y la de los pecaries de collar y de labios blancos (figura 2).

Existen tres especies de pecaríes en el mundo (Redford y Eisenberg 1992): el pecarí del Chaco (*Catagonus wagneri*), pecarí de labios blancos y pecarí de collar. El primero se distribuye en un área reducida que incluye partes de Paraguay, Bolivia y Argentina mientras que los otros dos presentan una distribución amplia en América (figura 2). De las tres especies, actualmente sólo las dos últimas constituyen presas importantes para el jaguar.

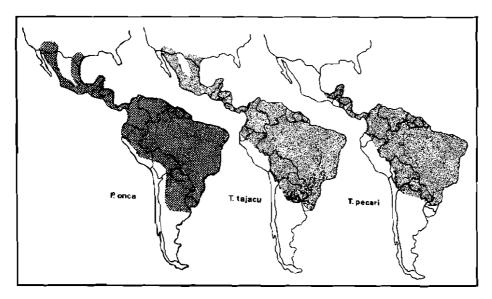


Figura 2
Distribución histórica del jaguar, *Panthera onca*, el pecarí de collar, *Tayassu tajacu*, y el pecarí de labios blancos, *T. pecari* (modificado de Seymour 1989 y Sowls 1984).

Los pecaríes son ungulados de tamaño mediano y cuerpo compacto, con una cabeza proporcionalmente grande y extremidades cortas; su conformación física les permite desplazarse ágilmente y abrirse paso entre la vegetación más cerrada (March 1990). En los individuos adultos los caninos están bien desarrollados y su disposición da como resultado el desarrollo de bordes cortantes. Estos dientes tienen poca funcionalidad para la alimentación, pero juegan un papel importante en la defensa contra los depredadores y en sus interacciones agonísticas (Sowls 1984).

Si se consideran sus poderosos caninos, su enorme fuerza mandibular (Kiltie 1982), su cuerpo fuerte y compacto y la posibilidad de contraatacar en grupo, resulta evidente que los pecaríes no son una presa fácil. La posibilidad de contraataque es real y exiten numerosas anécdotas al respecto (Perry 1970, Guggisberg 1975, Alvarez del Toro 1991).

Aún sin la posibilidad del ataque en grupo un sólo individuo adulto de pecarí, de collar o de labios blancos, no es una presa fácil. Un depredador que da caza en forma consistente y preferente a los pecaríes debe tener el poder suficiente para dar muerte a su presa y alejarse con ella en el menor tiempo posible, para evitar que el individuo pueda defenderse o que el grupo pueda contraatacar.

Diversos autores han resaltado la complexión tan robusta del jaguar, si se le compara con el leopardo (Guggisberg 1975, Perry 1970). Gonyea (1976) indica que su estructura ósea lo identifica como una especie adaptada a un ambiente densamente estructurado, mientras que el leopardo está adaptado a ambientes menos densos. Pero este hecho no explica la necesidad de una complexión tan robusta.

Pocos autores han propuesto una explicación. Rodríguez de la Fuente (1970) afirma que es el resultado de una falta de competencia con otros grandes depredadores. Emmons (1989), a partir de su trabajo en la zona amazónica de Perú, opina que la morfología masticatoria del jaguar puede estar adaptada para romper los integumentos extremadamente duros de las tortugas y los cocodrilos. Pero, como se ha visto, estos animales solo son abundantes en ciertos ambientes, por lo que rara vez se constituyen en presas importantes para el jaguar.

En el presente trabajo se propone que la complexión extremadamente robusta del jaguar puede ser el resultado de una adaptación a una depredación preferente hacia los pecaríes; por lo menos es de gran importancia para el jaguar en este sentido. Es, desde luego, una hipótesis que requerirá de investigación futura y una mayor fundamentación, pero existen ya elementos para su consideración.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo es parte de un estudio más amplio sobre la ecología del jaguar en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, el cual en su momento recibió el apoyo económico de Wildlife Conservation Society, la Fundación Douroucouli, la Universidad de Florida y el U.S. Fish and Wildlife Service. Desde luego siempre he contado con el apoyo del Instituto de Ecología por lo que aprovecho para expresar mi agradecimiento a los doctores Gonzalo Halffter y Sergio Guevara.

LITERATURA CITADA

Alvarez del Toro, M. 1991. Los mamíferos de Chiapas. Gobierno del estado de Chiapas, México, 133 pp.

Aranda, J. M. 1981. Rastros de los Mamíferos Silvestres de México. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz, México, 198 pp.

Aranda, M. 1993. Hábitos alimentarios del jaguar (Panthera onca) en la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche. In: R. A. Medellín y G. Ceballos (eds.) Avances en el Estudio de los Mamíferos de México. Publicaciones Especiales, Vol. 1, Asociación

- Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D. F. pp. 231-238.
- Byers, C. R., R. K. Steinhorst & P. R. Krausman, 1984. Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. *J. Wildl. Manage* 48(3): 1050-1053.
- Emmons, L. H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical forest. Behavioral Ecology and Sociobiology 20: 271-283.
- . 1989. Jaguar predation on chelonians. *Journal of Herpetology* 23(3): 311-314.
- . 1992. Tamaño corporal y estrategias de alimentación. *In*: J. Seidensticker, S. Lumpkin (directores) *Felinos*. Encuentro Editorial, S. A. Barcelona, España, pp. 62-63.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Univ. Nal. Aut. Méx. México, D.F., 246 pp.
- García, G. y I. March. 1990. Elaboración de cartografía temática básica y base geográfica de datos para la zona de Calakmul, Campeche. ECOSFERA, Chiapas, México. Informe Final de investigación.
- Gonyea, W. J. 1976. Adaptative differences in the body proportions of large felids. *Acta. Anat.* 96: 81-96.
- Guggisberg, C. A. 1975. Wild cats of the world. Taplinger, New York, 328 pp.
- Kiltie, R. A. 1982. Bite force as a basis for niche differentiation between rain forest peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). *Biotropica* 14(3): 188-195.
- Korschgen, L. J. 1980. Procedures for food-habits analyses. In: S. D. Schemnitz (ed.) Wildlife Management Techniques Manual. The Wildlife Society, Washington, D.C. pp. 113-128
- Leopold, A. S. 1959. Wildlife of Mexico-The game birds and mammals. Univ. of Cali. Press. 568 pp.
- Maehr, D. S. & J. R. Brady, 1986. Food habits of bobcats in Florida. *J. Mamm*. 67(1): 133-138.
- March, I. 1990. Evaluación de habitat y situación actual del pecarí de labios blancos Tayassu pecarí en México. Tesis de Maestría. Programa Regional en Manejo de Vida Silvestre para Mesoamérica y el Caribe. Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica, 235 pp.
- Mondolfi, E. y R. Hoogesteijn, 1986. Notes on the biology and status of the jaguar in Venezuela. *In*: S. D. Miller y D. D. Everett (eds.). *Cats of the world: biology, conservation, and management*. National Wildlife Federation, Washington, D. C. pp. 85-123.
- Perry, R. 1970. The world of the jaguar. David & Charles: Newton Abbot, 168 pp.
- Quigley, H. B. 1987. Ecology and conservation of the jaguar in the Pantanal region, Mato Grosso do Brazil. *Tesis doctoral, University of Idaho*, Moscow, 104 pp.
- Rabinowitz, A. R. & B. G. Nottingham, 1986. Ecology and behaviour of the jaguar (Panthera onca) in Belize, Central America. Journal of Zoology (London) 210: 149-159.
- Redford, K. H. & J. F. Eisenberg. 1992. *Mammals of the Neotropics*, Vol. 2. The University of Chicago Press, Chicago and London, 430 pp.
- Rodríguez de la Fuente, F. 1970. Enciclopedia Salvat de la Fauna, Tomo 8, Sudamérica. Salvat Editores de México, S. A., 299 pp.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa, México, D.F., 432 pp.

- Schaller, G. B. 1983. Mammals and their biomass on a Brazilian ranch. Arquivos de Zoología 31: 1-36.
- Schaller, G. B. y P. G. Crawshaw, 1980. Movement patterns of jaguar. *Biotropica* 12: 161-168
- Schaller, G. B. & J. M. Vasconcelos, 1978. Jaguar predation on capybara. Z. Sāugetierkunde 43: 296-301.
- Seymour, K. L. 1989. Panthera onca. Mammalian Species 340: 1-9.
- Sowls, L. K. 1984. The peccaries. The University of Arizona Press, Tucson.
- Swank, W. G. & J. G. Teer, 1989. Status of the jaguar-1987. Oryx 23: 14-21.
- Watt, E. M. 1987. A scatological analysis of parasites and food habits of jaguar (*Panthera onca*) in the Cockscomb Basin of Belize. *Tesis de Maestría, Universidad de Toronto*, Canadá, 90 pp.

Aceptado: 3 octubre 1994