

**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS
DE HIDALGO**



FACULTAD DE BIOLOGÍA

**Patrones de Actividad Espacio-Temporal de
los Ungulados de la Reserva de la Biosfera
El Triunfo, Chiapas, México**

TESIS

Que presenta:

OSCAR GODINEZ GOMEZ

oscjaguar@gmail.com

Como requisito para obtener el título
profesional de:

BIÓLOGO

Asesor de tesis:

Dr. Eduardo Mendoza Ramírez

mendoza.mere@gmail.com

Morelia, Michoacán. Febrero, 2014



Morelia, Mich, 11 de noviembre de 2013.

M.C. J. RAMON LOPEZ GARCIA
SECRETARIO ACADÉMICO DE
LA FACULTAD DE BIOLOGÍA
P R E S E N T E

Por este conducto nos permitimos comunicarle que después de haber revisado el manuscrito final de la tesis Titulada: Patrones de actividad de espacio-temporal de los ungulados de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México, presentado por el pasante de Biólogo: **OSCAR GODINEZ GOMEZ**, consideramos que reúne los requisitos suficientes para ser publicado y defendido en Examen Recepcional.

A T E N T A M E N T E



DR. TIBERIO C. MONTERRUBIO RICO.
PRESIDENTE



DR. EDUARDO MENDOZA RAMIREZ.
VOCAL 1



M.C. CARLOS A. TENA MORELOS.
VOCAL 2

“Quem deseja ver o arco-íris precisa aprender a gostar da chuva.”

Paulo Coelho

DEDICATORIA

A mi madre Ana María, por siempre creer y alentar mis ideales y objetivos de vida, a mi padre Ramón, mis hermanos José y Mariana por su confianza y apoyo incondicional a lo largo de mi vida.

A mi abuela Carmen, a mis tíos en especial a María de Jesús, Amalia, Gabriela y Vicente.

A la memoria de mi hermano Daniel y mi abuelo Octavio quien a lo largo de su vida me guio e inspiro con sus actos de alegría y entusiasmo por la vida.

AGRADECIMIENTOS

A mi director de tesis el Dr. Eduardo Mendoza Ramírez por brindarme la oportunidad desde hace ya dos años de fortalecer mi desarrollo académico y personal. Por su amistad, apoyo y guía dentro del desarrollo de este proyecto, por compartir su conocimiento y enseñarme que en esta vida no existen límites.

A mis sinodales de tesis y miembros del jurado el M. C. Carlos A. Tena Morelos y al Dr. Tiberio C. Monterrubio Rico, por su tiempo y aportaciones dentro del desarrollo de este trabajo y durante mi formación como alumno en la facultad de biología.

A mis amigos y compañeros de laboratorio, de aula y de campo Armando, Viridiana, Tania, Sandra, Ángel, Leo, Sayuri, Rosa, Lakshmi Devi, Margarita, Neftali y Arturo Jonatan.

Al ex subdirector de la Reserva de la Biosfera el Triunfo (REBITRI) y actual Director del Zoológico Miguel Álvarez Del Toro, en Tuxtla Gutiérrez, el Biól. Carlos A. Guichard.

Al personal de la Reserva de la biosfera El Triunfo, en especial al Director Juan Carlos Castro, a los guarda parques Enelfo Gálvez, Adolfo, Edilberto López, Ramiro Gálvez, Ismael Gálvez y la secretaria Flor.

Al Dr. Roger Guevara del Instituto de Ecología.

A la Facultad de Biología y el Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo por el apoyo brindado para mi formación académica.

Al financiamiento otorgado al Dr. Eduardo Mendoza por el Scott Neotropical Fund del Zoológico Metroparks de Cleveland, UC Mexus-CONACyT, el Programa de Monitoreo Biológico (PROMOBI) de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) y el Programa para el Mejoramiento de Profesorado (PROMEP) de la Secretaría de Educación, que permitió la obtención de los datos necesarios para la presente tesis. De igual forma, un agradecimiento a PROMEP por la beca otorgada y al Programa de Becas de Titulación de la Secretaría de Educación Pública (SEP).

CONTENIDO

RESUMEN.....	1
1. INTRODUCCIÓN.....	3
2. ANTECEDENTES.....	6
2.1. Venado temazate rojo (<i>Mazama temama</i> , Kerr, 1792).....	6
2.2. Pecarí de collar (<i>Pecari tajacu</i> , Linnaeus, 1958).....	8
2.3. Tapir centroamericano (<i>Tapirus bairdii</i> , Gill, 1865).....	10
2.4. Estudios ecológicos sobre el tapir, pecarí de collar y el venado temazate en México.....	13
3. OBJETIVOS.....	19
3.1. Objetivo general.....	19
3.1.1. Objetivos particulares.....	19
4. HIPÓTESIS.....	20
5. AREA DE ESTUDIO.....	21
5.1. Descripción de la Reserva de la Biosfera El Triunfo.....	21
5.2. Clima de la REBITRI.....	22
5.3. Vegetación y Flora.....	23
5.4. Fauna de la REBITRI.....	25
5.5. Problemática de conservación de la REBITRI.....	26
6. MATERIALES Y MÉTODOS.....	28
6.1. Diseño de foto-trampeo.....	28
6.2. Organización de la base de registros de foto-trampeo.....	31
6.3. Estimación de la abundancia relativa.....	31
6.4. Análisis de los patrones de actividad diaria.....	31

6.5. Análisis de los patrones de actividad espacial.....	33
6.6. Amplitud de nicho espacial y temporal.....	35
6.7. Análisis del traslape en los patrones de actividad espacial y temporal.....	36
7. RESULTADOS.....	39
7.1. Datos del foto-trampeo.....	39
7.2. Patrones de actividad diaria de la fauna de estudio.....	40
7.2.1. Amplitud de de la actividad temporal.....	46
7.2.2. Traslape de la actividad temporal.....	46
7.3. Patrones espaciales de actividad de la fauna de estudio.....	47
7.3.1. Descripción general de los patrones de actividad de las tres especies.....	47
7.3.2. Amplitud de la actividad espacial.....	51
7.3.3. Superposición en la actividad espacial.....	51
7.4. Traslape combinado de la actividad temporal y espacial.....	52
7.5. Preferencia de hábitat.....	53
8. DISCUSIÓN.....	57
8.1. Abundancia de las especies analizadas en la zona núcleo I.....	57
8.2. Patrones de actividad a lo largo del día.....	60
8.3. Patrones de actividad espacial.....	63
8.4. Amplitud de los patrones de actividad temporal y espacial.....	65
8.5. Superposición de los patrones de actividad temporal y espacial.....	66
9. CONCLUSIONES.....	69
10. LITERATURA CITADA.....	70
11. APENDICES.....	82

RESUMEN

Una pregunta central en ecología es ¿cuáles son los mecanismos que permiten la coexistencia inter-específica? Una posibilidad que se ha propuesto es que exista una segregación en los patrones de actividad espacio-temporal para evitar la interacción negativa entre individuos de diferentes especies que utilizan recursos comunes. El surgimiento de la técnica de foto-trampeo ha permitido contar con información lo suficientemente detallada como para evaluar esta hipótesis en especies de mamíferos difíciles de detectar en su hábitat natural. Utilizamos registros de foto-trampeo obtenidos en dos temporadas de muestreo (2010-2011 y 2012) en la Zona Núcleo I de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, para analizar el grado de segregación de los patrones de actividad diaria y espacial de tres ungulados de talla grande: *Tapirus bairdii*, *Mazama temama* y *Pecari tajacu*. Se obtuvieron 336 registros de las tres especies. En el primer periodo de muestreo *M. temama* fue la especie más abundante, en contraste en el segundo periodo de muestreo lo fue *T. bairdii*. La actividad a lo largo del día para las tres especies no se distribuyó de manera uniforme (prueba de Rayleigh, $P < 0.05$). En la temporada de muestreo 1, *T. bairdii* y *M. temama* fueron clasificadas como especies catemerales ya que fueron activas tanto en el día (20% y 38% de registros, respectivamente) como en la noche (40% y 36% de registros, respectivamente) mientras que *P. tajacu* fue una especie diurna (79% de registros en el día). En la temporada de muestreo 2, *P. tajacu* fue una especie mayormente diurna (64% de registros en el día), *M. temama* diurna (89% de registros en el día) y *T. bairdii* una especie nocturna (81% de registros en la noche). Asimismo, *T. bairdii* prefirió áreas de altitud media, *M. temama* áreas de altitud media-baja y *P. tajacu* presentó un uso del hábitat poco influido por la altitud. Según los índices de amplitud de nicho *T. bairdii* presentó patrones de actividad espacial y a lo largo del día más restringidos. Considerando el promedio de los índices de traslape de nicho, estos fueron máximos entre *T. bairdii*-*M. temama* en el tiempo y *M. temama*-*P. tajacu* en el espacio y mínimos entre *M. temama*-*P. tajacu* y *T. bairdii*-*P. tajacu* en el tiempo y *T. bairdii*-*M. temama* y *T. bairdii*-*P. tajacu* en el espacio. Una baja superposición en el eje temporal o espacial puede ser un factor que posibilite la coexistencia de estas especies herbívoras. Este estudio permite profundizar en aspectos básicos pero poco estudiados de la ecología de mamíferos herbívoros de talla grande y generar información que puede tener un impacto directo en el diseño de estrategias de manejo y conservación. Además, permite identificar líneas de investigación que pueden abordarse en estudios futuros tales como los enfocados en evaluar el papel de los depredadores en la dinámica poblacional de las especies de mamíferos herbívoras, en la intensidad de sus interacciones competitivas y en su respuesta al impacto de perturbaciones humanas como la destrucción del hábitat y el cambio climático.

Palabras clave: *T. bairdii*, *M. temama*, *P. tajacu*, traslape, preferencia, coexistencia, foto-trampeo

ABSTRACT

A central question in ecology is what are the mechanisms that allow interspecific coexistence? A possibility that has been proposed relates to the existence of segregation pattern in spatio or temporal activity to avoid negative interactions between individuals of different species using common resources. The emergence of camera-trapping has opened the opportunity to generate detailed information to evaluate this hypothesis in mammalian species difficult to detect in the wild. We use camera trapping from two sampling sessions (2010-2011 and 2012) obtained in the Core Area I of the Biosphere Reserve El Triunfo, Chiapas, to analyze the degree of segregation of diel and spatial activity patterns of three large body-sized ungulates: *Tapirus bairdii*, *Mazama temama* and *Pecari tajacu*. We obtained 336 registers of the three species. In the first sampling period *M. temama* was the most abundant species, in contrast to the second sampling period it was *T. bairdii*. Activity along the day for the three species are not uniformly distributed (Rayleigh test, $P < 0.05$). In the first sampling period *T. bairdii* and *M. temama* were classified as catemeral species due to the fact that they were active both in the day (20% and 38% of records, respectively) and in the night (40% and 36% of records, respectively). *P. tajacu* was a diurnal species (79% of records in the day). In the second sampling period *P. tajacu* was mostly a diurnal species (64% of their records in the day), *M. temama* was diurnal (89% of records obtained during the day) and *T. bairdii* a nocturnal species (81% records during the night). *T. bairdii* preferred midium altitude areas, *M. temama* presence was most common in areas of low to medium altitude and *P. tajacu* did not show an evident pattern of habitat selection regarding altitude. According the niche breadth index *T. bairdii* was the species that showed diel and spatial activity patterns most restricted. Average niche overlap, was maximal between *T. bairdii*-*M. temama* in time and *M. temama*-*P. tajacu* in space and minimum between *M. temama*-*P. tajacu* and *T. bairdii*- *P. tajacu* in time and *T. bairdii*-*M. temama* y *T. bairdii*-*P. tajacu* in space. A low overlap in the temporal or spatial axis may be a factor that helps to facilitate coexistence among these herbivores. This study helps to further our understanding on aspects of the basic ecology of the species analyzed. The information generated can have a direct impact on the design of management strategies and conservation. Furthermore, this study allows identifying important research areas that can be addressed in later studies such as the role of predator activity on population dynamics of mammal herbivore species, the intensity of their competitive interaction and their response to the impact of human disturbances such as habitat destruction and climate change.

Keywords: *T. bairdii*, *M. temama*, *P. tajacu*, overlap, preference, coexistence, camera-trapping

1. INTRODUCCIÓN

En la naturaleza los animales integran ensambles de poblaciones que coexisten en el tiempo y el espacio formando comunidades ecológicas. El análisis de los mecanismos que permiten la coexistencia entre las especies que integran estas comunidades ocupa un lugar central en la investigación ecológica (Shrestha y Wegge 2008). Un concepto que resulta fundamental para abordar este tema es el de nicho ecológico. Este concepto nació a principios del siglo pasado y se ha ido desarrollando hasta ocupar un lugar central en la teoría ecológica por el papel que juega para abordar temas tales como el uso de recursos y hábitats y el efecto de interacciones tales como la competencia (Looijen 2000, Milesi y Lopez 2005). Una de las definiciones de nicho ecológico, más populares y de mayor aceptación en la comunidad científica, es la formulada por Hutchinson (1957) que lo define como un hipervolumen n-dimensional, en el que cada dimensión representa un recurso o una condición de valor para una especie (Hutchinson 1957, Dolédec *et al.* 2000, Begon *et al.* 2006). Hutchinson (1957) distinguió entre el nicho fundamental y el nicho realizado. El primero describe las potencialidades de una especie, es decir, todas las condiciones del hipervolumen en el que en principio la especie podría estar presente. El segundo describe el espectro más limitado de condiciones y recursos que permite a una especie el mantenimiento de una población (Begon *et al.* 1996). El nicho realizado de una especie puede variar de un lugar a otro debido a la presencia e interacción con otras especies depredadoras y competidoras (Estrada 2006).

Los ungulados herbívoros, como otros organismos, conviven en comunidades donde son frecuentes las interacciones interespecíficas (Putman 1996). Se ha demostrado la existencia de interacciones de facilitación donde la presencia de una especie de ungulado mejora la disponibilidad o calidad de un determinado recurso para otra especie (Zamora *et al.* 2004, Sicilia 2011). Un ejemplo de este tipo de interacciones es cuando herbívoros de talla

grande comen las partes altas de la vegetación estimulando de esta manera su rebrote al cual pueden entonces acceder especies de herbívoros de menor tamaño (Gwyne y Bell 1968, Bell 1970a, 1971b). En contraste, existen interacciones negativas como la competencia (Latham 1999). La competencia puede ocurrir a través de dos vías: por explotación y por interferencia (Sicilia 2011). La competencia por explotación ocurre cuando una especie usa un recurso limitado, reduciendo entonces su disponibilidad para la otra especie. En este caso el mejor competidor es el que hace uso del recurso de manera más eficiente (Begon *et al.* 2006, Sicilia 2011). En contraste, la competencia por interferencia involucra la existencia de una interacción física, química o conductual en la que una especie busca frenar el acceso al recurso para otra especie competidora (Putman 1996, Sicilia 2011). Ambos tipos de competencia están relacionados entre sí, debido a que una superposición en el uso de un recurso puede aumentar la probabilidad de encuentros y, por tanto, de interferencia entre dos especies (Sicilia 2011), aunque no siempre lo primero conlleva a lo último (Chapman *et al.* 1993, Stewart *et al.* 2002, Sicilia 2011).

Se ha planteado que la coexistencia entre especies se favorece cuando existe una especialización o diferenciación de nicho (Prins *et al.* 2006). Una forma en cómo esta diferenciación se puede expresar es a través de la segregación de la actividad temporal (Karanth y Sunquist 1995) y espacial (Scognamillo *et al.* 2003). Esta partición en el uso de los recursos es particularmente importante para permitir la coexistencia de especies simpátricas filogenéticamente cercanas o que pertenecen al mismo gremio ecológico (Schoener 1974, Gordon 2000, Chiang *et al.* 2012). Existen pocos estudios en donde se hayan examinado los patrones de segregación en el espacio y el tiempo de especies simpátricas de mamíferos. Por ejemplo, Prins *et al.* (2000 y 2006) estudiaron la competencia entre ungulados salvajes y el ganado en África y la segregación de nicho entre tres pequeños antílopes al sur de

Mozambique. Asimismo, Stewart y colaboradores (2002) analizaron el reparto de recursos y competencia espacial y temporal entre el alce (*Cervus elaphus nelsoni*), venado bura (*Odocoileus hemionus hemionus*) y el ganado en el noroeste de los Estados Unidos. Sus resultados confirman que existe una fuerte repartición de los recursos entre las tres especies. El alce uso sitios con una menor elevación cuando el ganado estaba ausente y se movía a sitios de alta elevación cuando el ganado estaba presente. Existe una fuerte variaciones en la amplitud de nicho consecuencia de una alta competencia que resulta en un desplazamiento espacial. En el caso de los mamíferos tropicales este tipo de estudios son aun más escasos dada la dificultad existente para documentar de manera detallada los patrones de actividad de esta fauna en este tipo de hábitats. Sólo recientemente, el surgimiento de la técnica de foto-trampeo ha permitido contar con información lo suficientemente detallada como para analizar los patrones de uso del tiempo y el espacio en especies de mamíferos tropicales en su hábitat natural. Con base en el concepto de nicho ecológico el presente trabajo analiza la amplitud y grado de traslape en los patrones de actividad espacio-temporal de *Tapirus bairdii*, *Mazama temama* y *Pecari tajacu*, durante dos temporadas de foto-trampeo, realizadas en la zona núcleo I de la Reserva de la Biosfera el Triunfo, Chiapas, México.

2. ANTECEDENTES

A continuación se describen las características principales de las tres especies de mamíferos que son analizadas en este estudio.

2.1 Venado temazate rojo (*Mazama temama*, Kerr, 1792)

El venado temazate es un artiodáctilo con un cuerpo esbelto de talla pequeña. Mide entre 65 y 75 cm de altura a los hombros y tiene un peso entre 24 y 48 kg. Presenta astas cortas (aproximadamente 12 cm de largo) y una cola larga en relación al tamaño del cuerpo (Gallina 2005). *Mazama temama* fue elevada al estatus de especie recientemente debido a que estudios realizados por Jorge y Benirschke (1977) mostraron que lo que se consideraba una subespecie (*M. americana temama*) tenía un cariotipo de $2n = 50$, distinto al de *M. americana* $2n = 68 - 70$ (Geist 1998, Bello *et al.* 2008a, 2010b).

El venado temazate rojo se distribuye en México, Centro América y probablemente el norte de Colombia (Bello *et al.* 2010) (Figura 1). En México se encuentra a lo largo de la costa del Golfo, desde el sur de Tamaulipas y Nuevo León hasta la península de Yucatán, y en la costa del Pacífico en Chiapas y parte de Oaxaca (Gallina 2005) (Figura 1). Su mayor distribución altitudinal se registró en Talamanca, Costa Rica, donde estuvo presente desde las tierras bajas hasta páramos localizados a 2,800 ms.n.m. (Bello *et al.* 2008) El temazate es una especie de hábitos solitarios que puede ser activa durante la noche y el día (Gallina 2005, Ávila 2009, Lira-Torres y Briones-Salas 2012). Habita en la selva tropical perennifolia, subperennifolia y en el bosque mesófilo de montaña (Lira y Naranjo 2003, Gallina 2005), pero también se le puede llegar a encontrar en bosques secundarios y tierras de cultivo (Bodmer 1989, Gallina 2005). Se ha propuesto que su preferencia por los sitios bien conservados puede ser una estrategia para obtener protección de los depredadores en la vegetación densa (Gallina 2005, Bello *et al.* 2010). Los machos y las hembras son sexualmente maduros al año de edad.

Su gestación dura entre 7 a 8 meses, naciendo una u ocasionalmente dos crías. La época de reproducción muestra muy poca estacionalidad aunque suele tener un pico en las estaciones lluviosas (Gallina 2005).



Figura 1. Distribución del venado temazate (*Mazama temama*). Mapa modificado de la IUCN (2013)

Los individuos de esta especie se alimentan de frutos, hojas y flores, siendo importantes dispersores de semillas. En un estudio realizado por Villarreal y colaboradores (2008) en la sierra nororiental del estado de Puebla, se registró el consumo, por parte de *M. temama*, de 48 especies de plantas, pertenecientes a 35 familias entre las que destacan: *Araceae*, *Asteraceae*, *Cucurbitaceae*, *Leguminosae*, *Quercus* y *Rubiaceae* (Apéndice 1). Quince de las plantas encontradas fueron herbáceas, 25 arbustivas y seis gramíneas. El ámbito hogareño de esta especie es menor a 1 km de diámetro. Sus principales depredadores son el jaguar y el puma (Gallina 2005).

La Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES) tiene listada a la subespecie *M. temama ceasina* en su apéndice III en

el caso de Guatemala (Bello *et al.* 2008). Esto implica que la comercialización de esta subespecie requiere un permiso de exportación expedido por ese país. Asimismo, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) clasifica a *M. temama* como una especie deficiente en datos (IUCN 2013). En México *M. temama* no se encuentra protegida aunque para su caza se requiere de permiso (Gallina 2005).

2.2. Pecarí de collar (*Pecari tajacu*, Linnaeus, 1958)

El pecarí de collar es un artiodáctilo con una altura de 50 cm, una longitud de 70 a 110 cm y un peso que varía entre los 17 y 30 kg. Su cuerpo es robusto y presenta una cola vestigial (March y Mandujano 2005). Se distribuye desde el sur de los Estados Unidos (Arizona, Nuevo México y Texas) hasta el norte de Argentina y Uruguay (Sowls 1997). En México presenta una distribución muy amplia, ya que se puede encontrar a lo largo de localidades de todo el país con excepción de las zonas áridas de la Mesa Central y Baja California (Villa y Cervantes 2003) (Figura 2). Es una especie adaptable a vivir en distintos tipos de vegetación tanto tropical como templada, entre los que se incluyen: bosque tropical perennifolio, subcaducifolio y caducifolio, bosque espinoso, matorral xerófilo, pastizales, bosque de encino, bosque de coníferas, bosque mesófilo de montaña y diferentes tipos de vegetación secundaria (Sowls 1997). El pecarí de collar se ha registrado desde el nivel del mar hasta los 3,000 m de altitud (March y Mandujano 2005). Es una especie de hábitos tanto diurnos como nocturnos; sin embargo, al parecer concentra su actividad durante el atardecer y amanecer (Ceballos y Miranda 2000, Villa y Cervantes 2003). Las hembras adquieren su madurez al año de edad, permanecen reproductivas hasta su muerte y presentan periodos de estros en ciclos de 22 a 24 días durante todo el año. Los machos maduran entre los 10 y 11 meses y son sexualmente activos todo el año. El periodo de gestación promedio es de 146 días (entre 4 y 5 meses), con camadas promedio de dos crías (March y Mandujano 2005). El promedio de vida es de siete

años. Su dieta es omnívora aunque las plantas constituyen una parte muy importante de su alimento (Sowls 1997, Martínez-Romero y Mandujano 1995, March y Mandujano 2005). Un estudio realizado por Pérez y Reyna (2008) en la región de Calakmul, Campeche, reportó el consumo de 37 especies de plantas, pertenecientes a 22 familias entre las que destacan: *Curcubitaceae*, *Araceae*, *Caesalpinaceae*, *Orquidaceae*, *Passifloraceae* y *Sapindaceae* (Apéndice 1). Los pecaríes dispersan semillas, afectando su distribución espacio temporal y demografía (Beck 2006).



Figura 2. Distribución del pecarí de collar (*Pecari tajacu*). Mapa modificado de IUCN (2013).

Esta especie forma grupos de dos a 15 individuos aunque se ha visto que en ocasiones pueden alcanzar hasta los 50 individuos. El tamaño de estos grupos parece depender de la época del año, la abundancia y distribución de la comida y la presión de cacería (Aranda 2000). Los grupos de *P. tajacu* tienen una área de actividad que varía entre los 1.6 km² a 5 km², según la latitud y época del año, (March y Mandujano 2005). Los pecarís producen

almizcle en su glándula dorsal que juegan un papel importante dentro de las interacciones sociales y en el marcaje de territorio (Sowls 1997, Fragoso 1998, March y Mandujano 2005). Sus principales depredadores son el jaguar y el puma (March y Mandujano 2005).

El pecarí de collar es intensamente cazado (Bodmer y Sowls 1993). A pesar de esto, en México esta especie no está incluida en los apéndices de la CITES, ni en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Asimismo, esta especie se encuentra en la Lista Roja de la IUCN, catalogada como de preocupación menor (“Least Concern”) (IUCN 2013).

2.3. Tapir centroamericano (*Tapirus bairdii*, Gill, 1865)

El tapir centroamericano es el animal de mayor tamaño presente en la región tropical del continente americano (Fragoso y Huffman 2000, Naranjo 2009). Es un ungulado perisodáctilo de cuerpo robusto, nariz alargada, cola pequeña y cabeza grande, que puede llegar a alcanzar hasta 2 m de longitud total y más de 300 kg de peso, siendo las hembras usualmente de mayor talla que los machos (Naranjo 2001, March y Naranjo 2005). Sus extremidades son cortas y gruesas, con cuatro dedos en las patas delanteras y tres en las traseras (March y Naranjo 2005).

La dieta de estos animales es totalmente herbívora y consiste de hojas, brotes, frutos, flores y corteza de un gran número de especies de plantas (Naranjo 2009). Un estudio realizado por Lira y colaboradores (2004) en la zona núcleo y de amortiguamiento del Polígono I de la de la Reserva de la biosfera el Triunfo, Chiapas, registró para esta especie el consumo de 45 ejemplares entre plantas y semillas de árboles, arbustos y hierbas y las que pertenecían a 27 familias, entre las que destacan: *Araceae*, *Asteraceae*, *Cucurbitaceae*, *Poaceae* y *Rubiaceae* (Apéndice 1). Dados sus hábitos alimenticios, el tapir es un importante dispersor de semillas (Fragoso y Huffman 2000, Fragoso *et al.* 2003, March y Naranjo 2005). Los tapires habitan preferentemente en áreas boscosas extensas (>1000 ha) con escasa perturbación y con cuerpos de agua permanentes que son utilizados como refugio en caso de

peligro, para protegerse contra parásitos y como sitios de descanso durante las horas más calurosas del día. Los tapires habitan una amplia variedad de ambientes tropicales y subtropicales en Centroamérica, que abarcan selvas, humedales, bosque mesófilo, encinares. Esta especie se ha registrado desde el nivel del mar hasta páramos a más de 3000 m de altitud (March y Naranjo 2005).

El tapir centroamericano se distribuye desde el sureste de México hasta el noreste de Colombia (Matola *et al.* 1997, Naranjo 2009, Mendoza *et al.* 2013) (Figura 3). En México su distribución se restringe actualmente a las pocas zonas que mantienen grandes extensiones forestales y que presentan escasa actividad humana en los estados de Campeche, Chiapas, Quintana Roo, Veracruz y Oaxaca (Naranjo y Cruz 1998, Lira *et al.* 2004, March y Naranjo 2005, Castellanos *et al.* 2008, Naranjo 2009, Mendoza *et al.* 2013). Su ámbito hogareño varía según March y Naranjo (2005) entre 1 km² y 4 km², aunque Naranjo y Bodmer (2002) reportan un ámbito hogareño de 0.65 km² en la región de la Selva Lacandona. En uno de los estudios más detallados sobre el tamaño del ámbito hogareño de la especie, realizado con telemetría, por Foerster y Vaughan (2002) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica, se obtuvo una estimación de 1.25 km². Esta especie es muy activa durante las primeras y las últimas horas de la noche (March y Naranjo 2005, Naranjo 2009, Lira-Torres y Briones-Salas 2012), aunque pueden llegar a ser activos durante la tarde (Naranjo 2009). Se ha propuesto que cuando la presión por cacería es fuerte la actividad de esta especie tiende a concentrarse más en la noche (Naranjo y Cruz 1998). El apareamiento en esta especie puede ocurrir en cualquier época del año y el periodo de gestación dura de 290 a 400 días (entre 9 y 13 meses aproximadamente), después de los cuales nace una cría o muy raramente dos. Las hembras adquieren la madurez sexual entre los 2 y los 3 años de edad y los machos a los 3 años. Los tapires son animales de hábitos usualmente solitarios aunque pueden formarse pequeños

grupos de dos a cinco individuos durante los periodos de estro de las hembras (Naranjo y Cruz 1998).



Figura 3. Distribución del tapir centroamericano (*Tapirus bairdii*). Mapa modificado de IUCN (2013).

Se estima que el tamaño total de la población de tapir Centroamericano ha disminuido en un 50% durante las últimas 3 décadas debido a los efectos combinados de la pérdida de hábitat, la cacería y enfermedades transmitidas por el ganado y las características biológicas de la especie tales como su baja tasa reproductiva (una cría cada dos años en condiciones ideales) y baja densidad poblacional (Naranjo 2001, Castellanos *et al.* 2008). El sur de México está considerado como uno de los últimos bastiones del tapir centroamericano ya que se estima que soporta cerca de la mitad de la población mundial de esta especie (Naranjo 2009, Mendoza *et al.* 2013). Sin embargo, y a pesar de la existencia del Corredor Biológico Mesoamericano, grandes extensiones de hábitat natural en el sur de México están siendo talados a tasas elevadas para establecer pastizales para ganado y monocultivos. En consecuencia, *T. bairdii*

está clasificado como en peligro de extinción en la Norma Oficial Mexicana 059 - SEMARNAT-2010. De igual manera *T. bairdii* se encuentra clasificado como en peligro de extinción (“endangered”) en la Lista Roja de la UICN (UICN 2013). Asimismo, esta especie está listada en el Apéndice I de la CITES. Este apéndice incluye a las especies en peligro de extinción cuyo comercio se autoriza solamente bajo circunstancias excepcionales, (March y Naranjo 2005, Castellanos *et al.* 2008).

2.4. Estudios ecológicos sobre el tapir, pecarí de collar y el venado temazate en México

En México los estudios sobre el tapir son aun escasos (Mendoza y Carbajal-Borges 2011) y en general es una especie que ha recibido poca atención en comparación con el prestado a sus parientes más cercanos: rinocerontes y équidos silvestres (Medici *et al.* 2006). Después de la iniciativa del gobierno federal de crear el Programa de Conservación de la Vida Silvestre y Diversificación Productiva en el Sector Rural 1997-2000, se establecieron Proyectos de Conservación de Especies Prioritarias (PREP) que llevaron un año más tarde a la conformación del Subcomité Técnico Consultivo para la Conservación y Recuperación del tapir y el pecarí de labios blancos de la Dirección General de Vida Silvestre de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. En el 2007 se inició por parte del Gobierno Federal el Programa de Conservación de Especies en Riesgo (PROCER) que llevó a la elaboración del primer Plan de Acción para la Conservación del Tapir (PACE-Tapir) en el 2009.

En el país se han realizado principalmente investigaciones enfocadas a estimar la abundancia relativa (AR) de la especie a nivel local, estos estudios se han basado en su mayoría en evidencia indirecta como excretas y pisada (Naranjo y Cruz 1998, Lira *et al.* 2004, Naranjo y Bodmer 2007) Destaca el estudio de Pérez-Cortez y Matus (2010), realizado en la región sureste del Área de Protección de Flora y Fauna Bala'an Ka'ax, Quintana Roo, México, donde se estimó una AR de 1.01 rastros/km. Sólo recientemente se ha implementado el

método de foto-trampeo para realizar la estimación, desatancando el trabajo de Pérez-Cortez *et al.* (2012), en la selva dentro de la Reserva de la Biosfera Calakmul se obtuvo un IAR=3.8 capturas por día-cámara trampa. Ambas estimaciones de abundancia relativa son las más altas hasta ahora reportadas para la especie. La densidad poblacional reportada para esta especie es generalmente inferior a 0.6 ind./km² (March y Naranjo 2005). Sin embargo, Naranjo y Bodmer (2007) reportan una densidad de 1.07 ± 0.09 tapires/km², en la Reserva de la biosfera de Montes Azules, Chiapas. En menor medida se han realizado estudios sobre preferencias de hábitat (Naranjo 1995a y 2002b, Naranjo y Cruz 1998, Naranjo y Vaughan 2000, Lira *et al.* 2004, Reyna-Hurtado y Tanner 2005) y patrones de actividad espacial (Matola *et al.* 1997. Naranjo y Cruz 1998), entre ellos sobresale el trabajo de Naranjo y Cruz (1998) realizado en la Reserva de la Biosfera La Sepultura, Chiapas, en éste a partir de conteos de huellas y excretas, se determino que los tapires prefieren áreas densas de selva mediana subperennifolia y bosque mesófilo de montaña con arroyos y estanques permanentes. Asimismo, Reyna-Hurtado y Tanner (2005) encontraron una mayor abundancia del tapir en áreas ejidales fuera de la Reserva de la Biosfera de Calakmul que dentro de ella, lo que asociaron a una mayor presencia de cuerpos de agua en las zonas ejidales y a que el tapir no es la presa de caza preferida en la región. Por otra parte, el Naranjo y Cruz (1998) indican que los tapires pueden tener actividad tanto diurna como nocturna pudiéndose volver casi completamente nocturnos en áreas sujetas a una intensa caza. Estudios como los de Naranjo (1995) y Naranjo y Cruz (1998) indican que los tapires son esencialmente ramoneadores con fuerte tendencia a la frugivoría, destinando hasta un 90% de sus horas de actividad a la búsqueda y consumo selectivo de una amplia variedad de frutos, hojas, tallos, corteza y flores.

En el caso de *P. tajacu* la mayoría de los estudios existentes han sido realizados en Estados Unidos y Sudamérica (Martínez-Romero y Mandujano 1995). En México esta especie

ha recibido poca atención enfocándose la mayoría de los trabajos en aspectos de su crianza en cautiverio. Sin embargo, trabajos como el realizado por Bodmer y colaboradores (1988), demuestran a través de un análisis costo-beneficio que no es rentable la crianza en cautiverio de la especie, debido a los altos costos de producción. Otros estudios se han enfocado a la descripción de manera general la historia natural de la especie (Aranda 2000, Ceballos y Miranda 2000), su comportamiento de la especie en el noreste de México (ver Martínez-Romero y Mandujano 1995). Estudios realizados en México han encontrado una importante variación en la densidad, tamaño de grupos y preferencia de hábitat de esta especie. Por ejemplo, Mandujano (1991) en un bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco México, reportó un tamaño promedio de grupo de 4.1 ± 2.9 individuos, estimando la densidad en 0.67 a 1.0 grupos/km² ó 2.8 a 4.1 individuos/km². En el mismo sitio pero para diferente año Mandujano y Martínez-Romero (2002), estimaron una densidad de 4.9 ± 1.6 individuos/km² (March y Mandujano 2005). En comparación en el bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, se ha estimado la densidad de esta especie en 1.19 individuos/ km² (Lira y Naranjo 2003).

Otros estudios como el de Monroy-Vilchis *et al.* (2011) en la Sierra Nanchititla, Estado de México y el de Lira-Torres y Briones-Salas (2012) en una selva de los Chimalapas al sureste de México han descrito los patrones de actividad diaria y estimado abundancia relativa de la especie utilizando la técnica de fototrampeo. En estos estudios se calculó un índice de abundancia relativa de 1.02 y de 1.748 registros por 100 días cámara-trampa, respectivamente. En ambos estudios el pecarí de collar fue activo tanto en el día como en la noche. Existen estudios sobre los hábitos alimenticios del pecarí de collar como los realizados por Pérez-Cortez y Reyna-Hurtado (2008) y Martínez-Romero y Mandujano, (1995). En el primero, realizado en la región de Calakmul, Campeche, se reportó el consumo de 37 especies de

plantas, pertenecientes a 22 familias. En el segundo, llevado a cabo en un bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco, se encontró que la dieta del pecarí estaba constituida por 46% y 50% de raíces, 43% y 39% de hojas, 10% y 11% de frutos durante las épocas de lluvia y secas, respectivamente.

Son pocos los trabajos publicados para *M. temama*, siendo los temazates una de las especies de venado menos estudiadas (Mandujano 2004). Destaca el estudio realizado por Lira-Torres y Briones-Salas (2012), en la región de los chimalapas, Oaxaca, México, donde se reporta una abundancia relativa de 3.08 registros por 100 días cámara-trampa con actividad en el día y la noche. En cuanto a su distribución geográfica Medellín y colaboradores (1998) mencionan que *M. temama* es simpátrica con *M. pandora* en Yucatán, México. Asimismo, Gallina (2005) y Weber y González (2003) han reportado la presencia de *M. temama* en los estados de Tamaulipas, San Luis Potosí, Veracruz, Puebla, Tabasco, Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo y Yucatán. En cuanto a su densidad Quinto (1994) en un estudio realizado en Quintana Roo reportó 8.5 individuos/km² en zonas de vegetación densa de selva alta perennifolia. Otros estudios como el de Lira y Naranjo (2003), han estimado la abundancia, densidad y preferencia de hábitat dentro de la Reserva de la Biosfera el Triunfo, Chiapas, México, obteniendo una abundancia y densidad de 0.38 rastros/km y 0.32 ind/Km² respectivamente. Además, *M. temama* utilizó con mayor intensidad el bosque mesófilo de montaña con vegetación secundaria. De igual forma, Reyna y Tanner (2005) estimaron la preferencia de hábitat de *M. temama* en la región de Calakmul al sur de México, todo en áreas ausencia de cacería (AC) y con presencia de cacería (PC). En el área AC los resultados evidenciaron una alta preferencia por la selva baja, mientras que en el área PC fue para selva baja inundable. Los hábitos alimenticios de la especie solo han sido reportados por Villareal *et al.* (2008), en la sierra nororiental del estado de Puebla, donde a través de observaciones

directas y recolección de excretas se registró el consumo de 48 especies de plantas, pertenecientes a 35 familias.

Los estudios sobre diferenciación o segregación de nicho para ensamblajes de herbívoros y en general para mamíferos son realmente escasos y se centran en su mayoría en ecosistemas templados (Prins *et al.* 2008, Lanszki *et al.* 1999, Baghli *et al.* 2002, Zabala *et al.* 2009). Algunos de los trabajos que destacan son los realizados por Stewart y colaboradores (2002), Harmsen y colaboradores (2009) y el de Cáceres y Machado (2013). En el primero Stewart y colaboradores analizaron el reparto de recursos y competencia espacial y temporal entre el alce (*Cervus elaphus nelsoni*), venado bura (*Odocoileus hemionus hemionus*) y el ganado en el noroeste de los Estados Unidos, concluyendo que existe una marcada repartición de los recursos entre las tres especies. Los 2 herbívoros nativos evitaron los espacios utilizados por el ganado. El alce usó sitios con una menor elevación cuando el ganado estaba ausente y se movía a sitios de alta elevación cuando el ganado estaba presente, indicando variaciones en la amplitud de nicho y competencia que resulta en un desplazamiento espacial. En el segundo Harmsen y colaboradores (2009) usando información derivada de 119 cámaras que operaron durante dos años y seis meses, estudiaron la interacción y segregación de nicho de 23 individuos identificados de jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) en la Reserva natural de Cockscomb, Belice. En este estudio se encontraron altos niveles de superposición de áreas de actividad, con un máximo de 5 machos diferentes registrados en el mismo lugar en el mismo mes. Jaguares y pumas fueron nocturnos con horarios de las actividades nocturnas similares y utilizaban hábitats similares. A pesar de esto, evitaron usar el mismo sitio al mismo tiempo. Por último, Cáceres y Machado (2013) estudiaron en Curitiba, Paraná, sur de Brasil, la repartición de recursos sobre los ejes de nicho temporal, espacial y de dieta llevada a cabo por dos especies simpátricas de marsupiales: *Didelphis aurita* y *D. albiventris*. En este estudio

se encontraron diferencias significativas en el uso del espacio, asimismo, se observó que el consumo de frutos, era diferente, principalmente entre las hembras y durante la temporada de cría. Sin embargo, no hubo diferencia en el tiempo de la actividad entre las especies.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo general

- Analizar en qué medida hay una segregación en los patrones de actividad diaria y espacial de *Tapirus bairdii*, *Mazama temama* y *Pecari tajacu* en la zona núcleo I de la Reserva de la Biosfera de El Triunfo, Chiapas, México.

3.1.1. Objetivos particulares

- Describir y comparar los patrones de actividad a lo largo del día de *T. bairdii*, *M. temama* y *P. tajacu* y su grado de traslape temporal.
- Analizar los patrones de distribución espacial de *T. bairdii*, *M. temama* y *P. tajacu* y evaluar su grado de superposición.
- Analizar la preferencia de hábitat de *T. bairdii*, *M. temama* y *P. tajacu* en términos del uso de distintos pisos altitudinales.

4. HIPÓTESIS

- Si la similitud en términos de dieta es el factor de mayor peso para determinar el grado de competencia entre las especies de mamíferos analizadas, se esperaría observar menor grado de superposición en la actividad espacial y temporal entre el tapir y venado que entre pecarí y las otras dos especies.
- Si la territorialidad es el factor más importante para determinar el grado de competencia, se esperaría observar un menor grado de superposición en la actividad espacial y temporal entre el pecarí y las otras dos especies.

5. ÁREA DE ESTUDIO

5.1. Descripción de la Reserva de la Biosfera El Triunfo

La Reserva de la Biosfera El Triunfo (REBITRI) se localiza al sureste del estado de Chiapas, entre los paralelos 15°09'10" y 15°57'02" Norte y 92°34'04" y 93°12'42" Oeste. La reserva incluye parte de los municipios de Villa Corzo, La Concordia, Ángel Albino Corzo, Siltepec, Acacoyagua, Mapastepec y Pijijiapan. Está situada en la provincia fisiográfica Tierras Altas de Chiapas-Guatemala, específicamente en la subprovincia Sierra de Chiapas. El área incluye terrenos de relieve muy accidentado, con pendientes que sobrepasan los 60° y una variación altitudinal que va desde los 450 a 2,450 m s. n. m. (INE/SEMARNAP 1999, Lira *et al.* 2004).

La REBITRI tiene una superficie de 119,177.3 ha dividida en 5 zonas núcleo: El Triunfo (11,549.8 ha), Ovando (2,188.5 ha), Cuxtepeques (1,201.0 ha), El Venado (4,060.9 ha) y La Angostura (6,821.9 ha). El resto de la reserva está constituida por la zona de amortiguamiento (93,355.2 ha) (Figura 4). La zona núcleo I El Triunfo (ZNIET), es la más accesible y grande ya que abarca una extensión de 11,549.8 ha, con un ámbito de variación altitudinal que va desde los 1000 a los 2450 m s. n. m. (INE/SEMARNAP 1999, Lira *et al.* 2004). Dentro de esta zona núcleo se localizan seis senderos: Palo Gordo (3.5 kilómetros), Bandera (3 kilómetros), Costa (4 kilómetros), Finca Prusia (3.5 kilómetros) Sendero Monos (2.3 kilómetros) y Cerro El Triunfo (1.4 kilómetros) que son utilizados por los guardaparques para sus recorridos de vigilancia y monitoreo de la reserva. La vegetación predominante en la ZNIET es el bosque mesófilo de montaña.

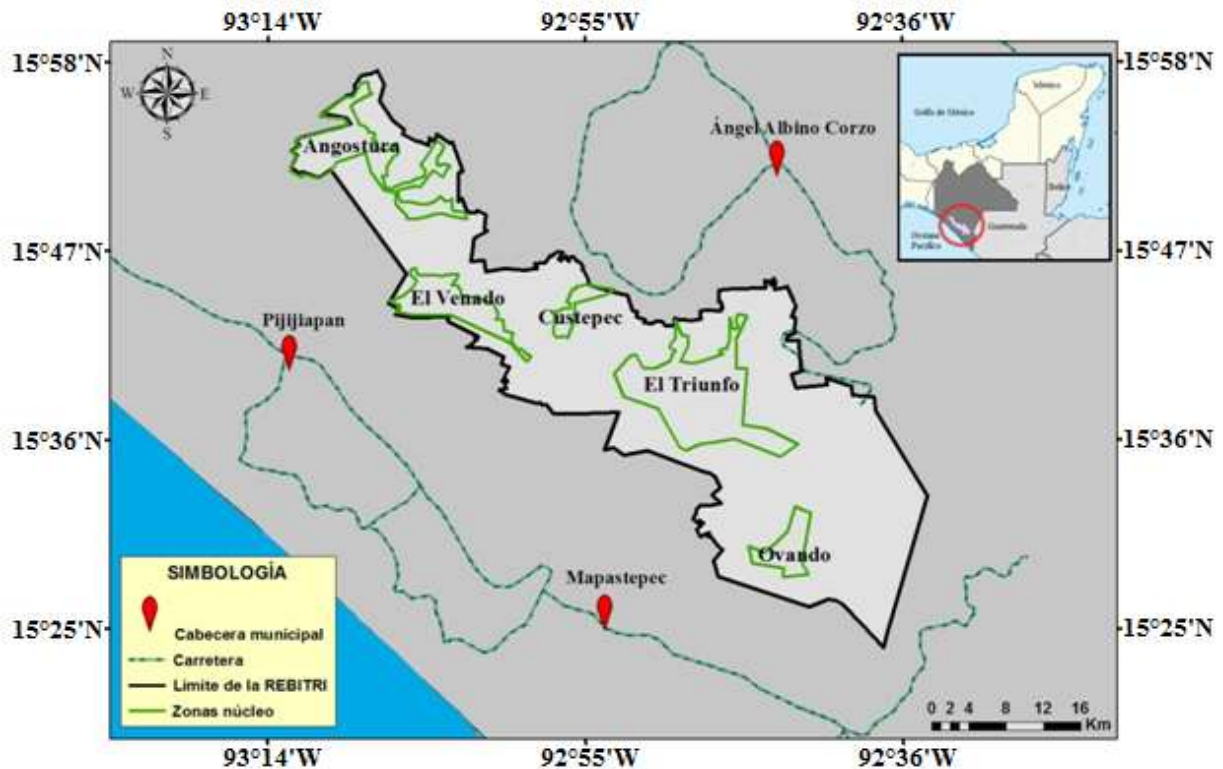


Figura 4. Localización de la Reserva de la Biosfera de El Triunfo, la zona núcleo I El Triunfo corresponde al polígono en verde de mayor tamaño.

5.2. Clima de la REBITRI

El clima predominante en la REBITRI de acuerdo a la clasificación de Köppen, modificada por García (1973), es el A(C) (m) (m), que corresponde a semicálido húmedo y el C (m) (w) que corresponde a templado-húmedo, con abundantes lluvias en verano. La temperatura media anual varía entre 18-22 °C y la precipitación anual va de 2500 a 3500 mm. En virtud de las altas precipitaciones alcanzadas en la reserva y al hecho de encontrarse en la frontera de dos de las tres regiones hidrográficas del estado: la del Grijalva-Usumacinta (en la vertiente de la Depresión Central) y la de la Costa (en la vertiente del Pacífico) en la REBITRI existen numerosos arroyos y ríos que descienden a cotas altitudinales más bajas (INE/SEMARNAP 1999, Lira *et al.* 2004).

5.3. Vegetación y Flora

Dentro de la Reserva de La Biósfera El Triunfo, están representados 10 tipos de vegetación (Tabla 1) de acuerdo a la clasificación de Breedlove (1981) (en INE/SEMARNAP 1999).

Tabla 1. Tipos de vegetación presente en la REBITRI de acuerdo a la clasificación de Breedlove (1981).

TIPO DE VEGETACIÓN	LOCALIZACIÓN	CARACTERÍSTICAS DISTINTIVAS	ESPECIES DESCRITAS
Matorral perennifolio de neblina (MPN)	Cimas de las montañas más altas como Cerro El Triunfo entre 2,300 y 2,450 m s. n. m.	Arbustos de hasta 2 m, de carácter micrófilo y perennifolio, principalmente de la familia ericácea, acompañados de musgos, helechos, licopodios y líquenes.	<i>Gaultheria acuminata</i> , <i>Ugni myricoides</i> y <i>Vaccinium matudae</i> , <i>Spherospermum majus</i> , <i>Cochlidium rostratum</i> , <i>Hymenophyllum sp.</i> , <i>Elaphoglossum peltatum</i> , <i>Pleopeltis macrocarpa</i> , var. <i>trichophora</i> , <i>P. loriceum</i> , <i>Thelypteris oligocarpa</i> , <i>Antrophyum ensiforme</i> , <i>Matelea aff. velutina</i> .
Bosque lluvioso de montaña (BLLM) y bosque perennifolio de neblina (BPN)	BLLM se presenta entre los 900 y 2,200 m s. n. m. asociado a pendientes pronunciadas y el BPN está en la Sierra Madre, entre los 1,900 y 3,200 m de altitud. Se distribuyen sobre ambas vertientes, terrenos ondulantes y valles del parteaguas.	El BLLM presenta dos o tres estratos arbóreos y mayor frecuencia y abundancia de orquídeas y bromelias, mientras que el BPN presenta uno o dos estratos y los helechos arborescentes son más frecuentes.	<i>Gaultheria-Ugni-Vaccinium</i> , <i>Quercus-Matudaea</i> , <i>Hedyosmun-Dendropanax</i> , <i>Liquidambar-Quercus-Pinus</i> , <i>Cupressus-Pinus</i> , <i>Ficus-Coccoloba-Dipholis-Sapium</i> , <i>Garcinia-Inga-Desmopsis</i> y <i>Quercus salicifolia</i> .
Bosque lluvioso de montaña baja	Se desarrolla en laderas entre los 1,200 y 1,600 m, carece de un estrato superior de árboles rectos y no ramificados.	Presenta un dosel continuo, de 25 a 45 m de altura, y un estrato arbóreo inferior.	<i>Terminalia amazonia</i> , <i>Aspidosperma megalocarpon</i> , <i>Calophyllum brasiliense</i> , <i>Ficus crassiuscula</i> , <i>Myroxilon balsamum</i> , <i>Sapium macrocarpum</i> , <i>Tetrorchidium rotundatum</i> , <i>Vatairea lundellii</i> y <i>Bursera simaruba</i> .
Bosque de galería o ripario	Se encuentra en los márgenes de los arroyos que descienden hacia la vertiente interior, en altitudes cercanas a los 1,500 m.	La altura es de 10 a 25 m (algunos árboles alcanzan los 50 m de altura) con un sotobosque muy denso. Los árboles frecuentemente forman rodales puros.	<i>Platanus chiapensis</i> , <i>Fraxinus chiapensis</i> , <i>Populus arizonica</i> , <i>Taxodium mucronatum</i> , <i>Alnus acuminata</i> , <i>Cornus excelsa</i> , <i>Cuphea hyssopifolia</i> , <i>Salix spp.</i>

TIPO DE VEGETACIÓN	LOCALIZACIÓN	CARACTERÍSTICAS DISTINTIVAS	ESPECIES DESCRITAS
Bosque estacional perennifolio	Es común en las pendientes de exposición oeste y noreste de la Sierra Madre, hasta los 1,200 m s. n. m. presentándose en condiciones de clima cálido subhúmedo.	Presenta de uno a dos estratos, el dosel es discontinuo y con alguna proporción de árboles caducifolios. Alcanza una altura de 25 a 35 m.	<i>Albizia caribaea</i> , <i>A. longepedata</i> , <i>Andira inermis</i> , <i>Astronium graveolens</i> , <i>Bursera simaruba</i> , <i>B. grandifolia</i> , <i>Calycophyllum candidissimum</i> , <i>C. brasiliense</i> , <i>Cedrela mexicana</i> , <i>Ceiba pentandra</i> , <i>Chlorophora tinctoria</i> , <i>Couepia polyandra</i> , <i>Cybistax donnell-smithii</i> , <i>Hymenaea courbaril</i> , <i>Lafoencia puniceifolia</i> , <i>Licania arborea</i> ,
Bosque de pino-encino-liquidámbar	Declive oriental de la Sierra Madre, en los límites superiores de las plantaciones de café. Presenta asociaciones con especies de árboles caducifolios y subcaducifolios, se localiza entre los 1,300 y 1,700 m s. n. m.	Presenta un dosel superior continuo dominado por árboles de 15 a 35 m.	<i>Liquidambar styraciflua</i> , <i>Carpinus caroliniana</i> , <i>Clethra suaveolens</i> , <i>Cornus disciflora</i> , <i>Pinus montezumae</i> , <i>Quercus candicans</i> , <i>Q. oocarpa</i> , <i>Q. segoviensis</i> , <i>Trophis mexicana</i> .
Bosque de pino-encino	Se distribuye en el declive oriental de la Sierra Madre y en las crestas y filos hacia el declive Pacífico, con un rango altitudinal de 650 hasta los 1,900 m s. n. m.	Formación abierta con pocas especies arbóreas. Pinos y encinos mezclados, pero pueden darse rodales puros de pinos o encinos. El género <i>Cupressus</i> , puede también formar parte de algunas asociaciones.	<i>Cupressus benthamii</i> var. <i>lindleyi</i> y <i>Pinus oocarpa</i> var. <i>ochoterenai</i> . <i>Ilex liebmannii</i> , <i>Clethra suaveolens</i> , <i>Clusia guatemalensis</i> , <i>C. salvinnii</i> , <i>Senecio cobanensis</i> , <i>Verbesina apleura</i> , <i>Vernonia polypleura</i> , <i>Rhacoma standleyi</i> , <i>Cojoba donnell-smithii</i> , <i>C. matudae</i> , <i>Quercus lancifolia</i> , <i>Saurauia matudae</i> .
Selva baja caducifolia	En los límites de la reserva, vertiente de la Depresión Central y áreas perturbadas. Ocupa las colinas más bajas de la sierra y laderas, teniendo su límite superior, hacia los 1,000 m s. n. m.	Presenta un sólo estrato arbóreo y un dosel muy cerrado, que alcanza los 12 m de altura, con excepción de individuos de algunas especies que llegan hasta 20 m.	<i>Luehea candida</i> - <i>Lafoensia puniceifolia</i> , <i>Calycophyllum candidissimum</i> y <i>Lonchocarpus rugosus</i> ; <i>Aphelandra deppeana</i> , <i>Stemmadenia obovata</i> , <i>Cordia alliodora</i> , <i>Bursera simaruba</i> , <i>B. bipinnata</i> , <i>Byrsonima crassifolia</i> , <i>Guazuma ulmifolia</i> y <i>Styrax argenteu</i> .
Comunidades secundarias arbóreas y arbustivas	Terrenos de la Planicie Costera, Depresión Central y valles intramontanos de la Sierra Madre.	Están ocupados por cultivos, pastizales y vegetación secundaria en diferentes estadios de regeneración.	

Long y Heath (1991) registraron en la ZNIET 751 especies de angiospermas pertenecientes a 407 géneros y 138 familias. En un estudio comparativo sobre la diversidad de árboles en los bosques de niebla de Centroamérica y Colombia, Vázquez-García (1993) encontró que El Triunfo fue el más diverso. Por otro lado el Herbario CHIP del Instituto de Historia Natural de Chiapas ha recopilado una lista de 977 especies de angiospermas en la REBITRI (ver INE/SEMARNAP 1999).

5.4. Fauna de la REBITRI

En la REBITRI se han registrado 548 especies de vertebrados terrestres, que representan el 45% de los reportados para Chiapas y el 22% de los registrados en México (Espinoza *et al.* 1998). En particular se han documentado 22 especies de anfibios que representa el 23% de las registradas para Chiapas y el 7.5% de las registradas en el país. Se ha documentado, a su vez, la presencia de 63 especies de reptiles, lo que equivale a un 32% de las especies conocidas en Chiapas y el 9% de las registradas a nivel nacional. Las aves forman el grupo más diverso y más estudiado de los vertebrados de la REBITRI, con 390 especies, que equivalen al 56% de las especies registradas en Chiapas y al 37% de las del país (INE/SEMARNAP 1999).

En cuanto a los mamíferos, se han registrado 112 especies lo que corresponde al 56% de las especies de Chiapas y el 23% de las de México. La reserva de la Biosfera El Triunfo ocupa el segundo lugar en riqueza de especies de mamíferos entre las Áreas Naturales Protegidas del país, después de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (INE/SEMARNAP 1999). La mastofauna de la reserva es principalmente neotropical o mesoamericana, con un bajo nivel de filiación neártica (Espinoza *et al.* 1998).

Finalmente, resalta la presencia en la reserva de especies muy importantes desde diversos puntos de vista, como son el quetzal (*Pharomachrus mocinno*), el pavón (*Oreophasis derbianus*), la tångara de alas azules (*Tangara cabanisi*), el pajuil (*Penelopina nigra*), el

zopilote rey (*Sarcoramphus papa*), el mono araña (*Ateles geoffroyi*), el tapir (*Tapirus bairdii*) y cinco especies de felinos, incluido el jaguar (*Panthera onca*) y el puma (*Puma concolor*). Entre las especies endémicas para Chiapas, resaltan la salamandra del cerro Ovando (*Dendrotriton xolocalcae*) y el chupahuevo (*Campylorhynchus chiapensis*) (INE/SEMARNAP 1999).

5.5. Problemática de conservación de la REBITRI

El área de influencia de la reserva y algunas partes en el interior de la misma han sido taladas para realizar actividades agropecuarias y para la obtención de leña y carbón (INE/SEMARNAP 1999). En el área solo existe un estudio enfocado a analizar los patrones de deforestación, este fue realizado por March y Flamenco (1996). Ellos evaluaron la deforestación en las áreas naturales protegidas de Chiapas entre los años de 1970 y 1993. Encontrando que la pérdida de hábitat natural en la REBITRI ha afectado más las partes bajas. Esto ha provocado que los remanentes de vegetación en buen estado de conservación se vayan restringiendo a los parteaguas de las montañas. Asimismo, encontraron que durante el período analizado se afectó un 9% del total de área de la reserva. Aunque esta tasa de transformación es proporcionalmente alta, se estima que El Triunfo aún mantiene más de 65,000 hectáreas de bosques y selvas en buen estado de conservación.

Las altas densidades poblacionales en la región (41 hab/km² para la región Istmo-Costa y 35 hab/km² en la región de la Frailesca (INEGI 2010)) representan un gran reto social y ambiental, ya que generan altos índices de desnutrición, morbilidad y muerte, deserción escolar y baja calidad en la prestación de servicios básicos (INE/SEMARNAP 1999). Es previsible que el crecimiento poblacional impacte sobre varios componentes del ambiente dado la utilización que se hace localmente de elementos de la flora y fauna. Un claro ejemplo es el caso de los mamíferos. Un estudio realizado por Espinoza y colaboradores (1998),

encontró que al menos 23 especies de mamíferos son aprovechadas localmente o comercializadas como alimento (*Mazama temama*, *Pecari tajacu*, *D. virginiana*, *Tapirus bairdii*, *Agouti paca*, *Dasyprocta punctata* y *Potos flavus*) y trofeos de cacería (*Tamandua mexicana*, *puma yagouarundi*, *Leopardus wiedii*, *Leopardus pardalis*, *Panthera onca* y *Puma concolor*). Las especies *Dasyopus novemcintus* y *Ateles geoffroyi* son las más explotadas para el comercio. De manera similar, Ventura (2000) reportó la utilización de 18 especies de mamíferos con fines alimentarios y peleteros en tres comunidades del municipio de Mapastepec, aledañas a la Reserva de la Biósfera El Triunfo, entre las que destacaron el armadillo, tepezcuintle, venado temazate, pecarí de collar y coatí.

Las amenazas sobre la REBITRI aumentan por el hecho que en tiempos recientes, se ha dado un incremento en las concesiones de explotación minera para extraer metales preciosos principalmente oro, titanio y zinc (C. Guichard.com. pers.).

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Diseño de foto-trampeo

Se realizaron dos temporadas de foto-trampeo, la primera duró de diciembre del 2010 a mayo del 2011 (temporada de muestreo 1) y la segunda de agosto a diciembre del 2012 (temporada de muestreo 2). En la temporada de muestreo 1 se utilizaron 25 foto-trampas digitales con sensores infrarrojos de movimiento (20 modelo Bushnell Trophy 119436CWP y 5 Cuddeback CaptureIR). Las foto-trampas se ubicaron tomando como guía los senderos Bandera (6 cámaras), Palo gordo (11 cámaras) y Costa (8 cámaras) (Figura 5). Las estaciones de monitoreo fueron colocadas a una distancia mínima entre sí de 500 metros en línea recta, que se midió con la ayuda de un gps (Garmin 60Cxs). Las foto-trampas se colocaron fuera del sendero a una distancia perpendicular de aproximadamente 30 m, fijadas a troncos de árboles a una altura aproximada de 70 cm. La vegetación enfrente de las cámaras fue parcialmente removida para evitar interferencias con el sensor de las cámaras y para extender su campo de visión. Las estaciones de muestreo abarcaron un ámbito altitudinal entre 1,474 y 2,291 m.

En la temporada de muestreo 2 se utilizaron 20 foto-trampas digitales con sensores infrarrojos de movimiento (17 modelo Stealth cam STC-AC54OIR Digital Scouting Camera y 3 modelo Bushnell Trophy 119436CWP). Estas cámaras fueron colocadas en puntos seleccionados al azar sobre los senderos (la distancia promedio entre cámaras fue menor a 300 m). Se monitorearon simultáneamente dos senderos seleccionados al azar por espacio de un mes al cabo del cual las cámaras se movieron a otro par de senderos. De esta manera, en un lapso de tres meses se monitorearon los seis senderos: Palo Gordo (10 cámaras), Bandera (11 cámaras), Costa (14 cámaras), Finca Prusia (9 cámaras), Monos (9 cámaras) y Cerro El Triunfo (5 cámaras) (Figura 6). En todas las estaciones de muestreo las foto-trampas se instalaron sobre el sendero fijas a el tronco de un árbol a una altura aproximada de 50 cm.

Como en la temporada anterior se removió la vegetación enfrente de las cámaras para evitar interferencias con los sensores. Las cámaras fueron selladas con cinta adhesiva y protegidas con una cubierta plástica para evitar el efecto de la humedad ambiental y la lluvia (Figura 7). Se abarcó un ámbito de variación altitudinal que fue de los 1,870 a los 2,314 m.

En ambas temporadas de foto-trampeo las cámaras se programaron para tomar una serie de 3 fotos cada vez que eran activadas, para posteriormente entrar en un periodo de reposo de un minuto. Las cámaras fueron revisadas mensualmente para asegurar su correcto funcionamiento y descargar las imágenes.

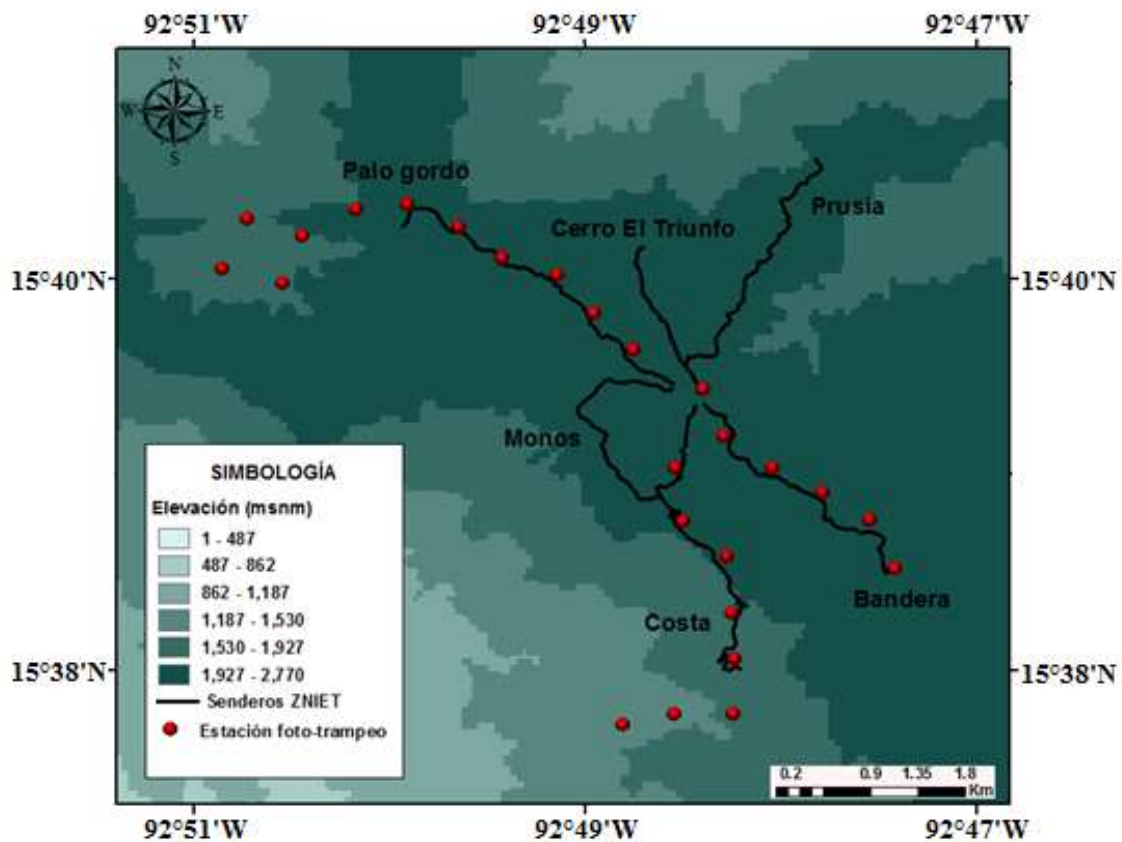


Figura 5. Ubicación de las estaciones de foto-trampeo en los senderos de la ZNIET para la temporada de muestreo 1.

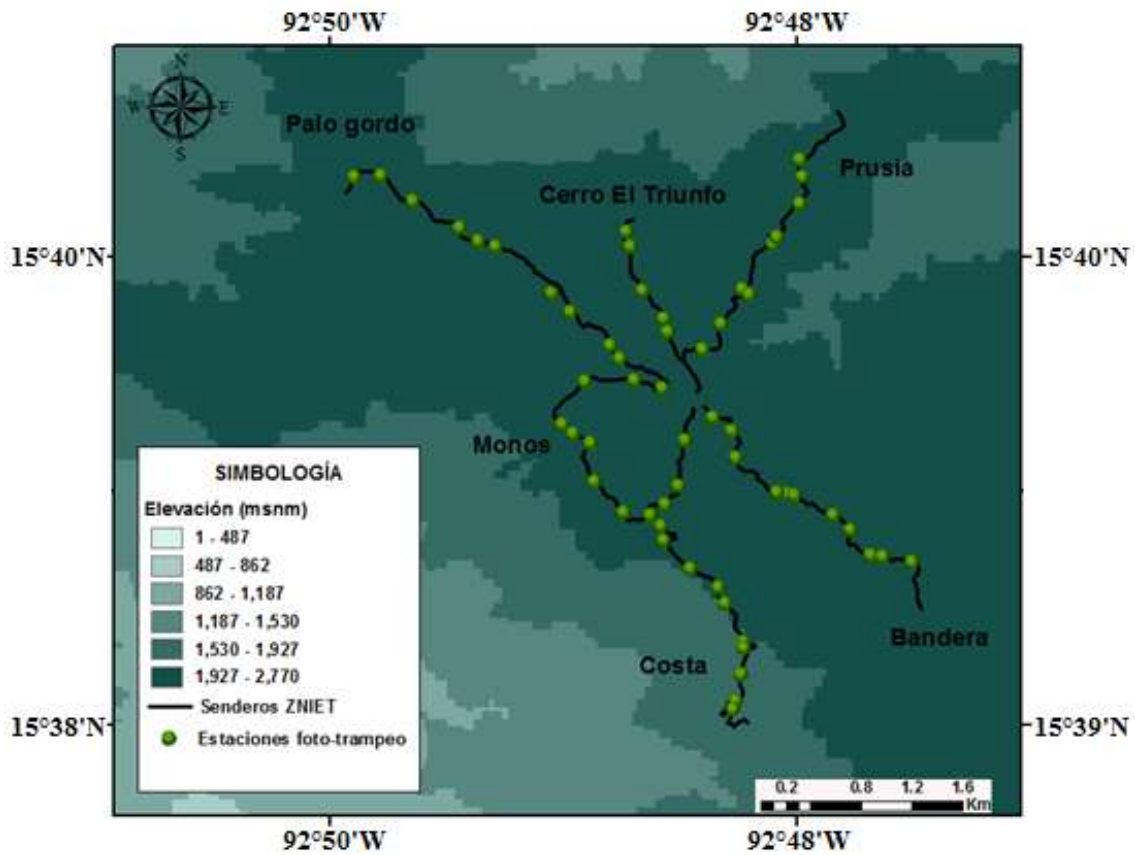


Figura 6. Ubicación de las estaciones de foto-trampeo en los senderos de la ZNIET para la temporada de muestreo 2.



Figura 7. Forma en cómo se colocaron las foto-trampas para la segunda temporada de muestreo.

6.2. Organización de la base de registros de foto-trampeo

Las fotos generadas en los dos periodos de foto-trampeo, se organizaron por especie, estación, hora y fecha de registro utilizando el software gratuito *Camera base 1.6* (Tobler 2013). Este software se configuró para que las imágenes de una especie, capturadas en un mismo sitio y dentro de un periodo de 60 minutos se consideraran como un sólo registro. Esto con el propósito de reducir la posibilidad de contar fotos múltiples de un mismo individuo como registros independientes. La ubicación de cada registro se ubicó en una mapa de la Zona Núcleo I creado con el software ArcGIS® 10 (ESRI 2011) utilizando una proyección UTM con Datum WGS84.

6.3. Estimación de la abundancia relativa

Se calculó el índice de abundancia relativa (IAR) propuesto por Hon y Shibata (2013):

$$IAR = \frac{\text{No fotografías de la especie } j \times 100}{\text{esfuerzo de muestreo}}$$

Donde el esfuerzo de muestreo se mide en días cámara-trampa (no. de cámaras multiplicado por el no. de días que estuvieron funcionando).

6.4. Análisis de los patrones de actividad diaria

Como primer paso se agruparon los registros de las especies por hora del día. A continuación se siguieron dos enfoques para analizar los patrones de actividad de las tres especies a lo largo del día. En primer lugar el día se dividió en tres periodos: diurno, nocturno y crepuscular. Esta división se hizo con base a la hora del atardecer y el amanecer que se determinaron para el área de estudio y temporada de muestreo utilizando el programa SUN TIMES v7.1 (Kay y Du Croz 2008). El periodo crepuscular se definió incluyendo una hora antes y después de la hora

del amanecer y atardecer, de tal manera que el periodo crepuscular, el día y la noche presentaran una duración de 4 h, 10 h y 10 h, respectivamente.

Una vez hecha esta división del día los registros fotográficos de las tres especies se asignaron al periodo correspondiente del día. Las especies se clasificaron siguiendo el criterio propuesto por Gómez *et al.* (2005) modificado posteriormente por Jiménez *et al.* (2010), donde se considera que las especies son diurnas cuando <10% de fotografías se registran en la noche, nocturnas cuando >90% de sus fotografías son de noche, mayormente diurnas cuando hay entre un 10 y 30% de fotografías en la noche, mayormente nocturnas cuando entre 70 y 90% de fotografías son de noche y crepusculares cuando 50% de la fotografías se registran durante la fase crepuscular. Las especies que no se ajustaron a ninguno de estos patrones se clasificaron como catemerales.

Dado que las horas del día están representadas en una escala circular, se generaron histogramas circulares para cada especie y temporada de foto-trampeo, para describir sus patrones de actividad (Zar 1998). Asimismo, se obtuvieron los valores de la hora de actividad promedio, su desviación estándar y su intervalo de confianza al 95 %.

Se realizaron pruebas de Rayleigh para evaluar la hipótesis nula que asumía que la distribución de registros a lo largo del día era uniforme (Zar 1998). Además se efectuaron pruebas de U^2 de Watson para evaluar si existía diferencia en los patrones de actividad entre las especies (Zar 1998). Los gráficos y las pruebas estadísticas descritas fueron realizadas utilizando el software *Oriana Versión 4.0* (Kovach Computing Services) (Apéndice 2). De manera complementaria, se aplicó un modelo lineal de efectos mixtos para comparar los patrones de actividad a lo largo del día de las tres especies utilizando la biblioteca “nml” del software R versión 3.0.1. (Pinheiro *et al.* 2009). Con la ayuda de la biblioteca de R “CircStats”

(Lund y Agostinelli 2012) y la función “rad”, se transformaron las horas del día a direcciones angulares en radianes antes de ser analizadas (Apéndice 3).

Finalmente, se utilizó la biblioteca “vegan” de R (Oksanen *et al.* 2013) y la función “metaMDS” para realizar un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS). Esto con el fin de representar en un espacio bidimensional a las tres especies en función de sus patrones de actividad diaria (Apéndice 4).

6.5. Análisis de los patrones de actividad espacial

Con la finalidad de describir los patrones de distribución espacial de la actividad de las 3 especies se generaron mapas en ArcMap™ 10.0. Se utilizaron las herramientas: *Distribución direccional* y *Centro medio*. La primera de estas herramientas permitió dibujar elipses con base a la desviación estándar de las distancias euclidianas existentes entre las coordenadas geográficas de los registros de cada una de las especies. La segunda herramienta permitió identificar el centro geográfico (o el centro de concentración) alrededor del cual se agruparon los registros de foto-trampeo de cada especie (Apéndice 5).

Por otra parte, para cada temporada de foto-trampeo se evaluó la preferencia de hábitat de las tres especies a lo largo de un gradiente altitudinal (Tabla 2).

Tabla 2. Esfuerzo de muestreo e intervalos de altitud utilizados para medir la preferencia de hábitat de las tres especies analizadas para la primera y segunda temporada de muestreo.

Hábitat	2010-2011		2012	
	Rango de Altitud (m)	Días cámara trampa	Rango de Altitud (m)	Días cámara trampa
Bajo	1474 -1746	611	1870 – 2018	805
Medio	1746 – 2018	1679	2018 – 2166	1152
Alto	2018 – 2291	1527	2166 – 2314	201

Para calcular la preferencia de hábitat primero se calculó el índice de selección propuesto por Manly *et al.* (1993) con la ayuda del programa Ecological Methodology© ver. 5.2 (Krebs 2000). El índice se calculó con la siguiente fórmula:

Donde:

$$\hat{W}_i = \frac{\hat{O}_i}{\hat{P}_i}$$

\hat{O}_i = Proporción de registros de la especie en el hábitat i

\hat{P}_i = Proporción de hábitat i disponible

Dado que esta forma del índice puede tomar valores de 0 a ∞ , lo cual dificulta su interpretación, se calculó una versión estandarizada de este índice también propuesta por Manly *et al.* (1993), la cual presenta una escala de preferencia que va de 0 (rechazo) a 1 (preferencia). Un valor de $1/3 = 0.33$ de este índice estandarizado indica que no hay preferencia, mientras que valores inferiores a 0.33 indican rechazo y superiores preferencia. Para poner a prueba la hipótesis nula de que los animales seleccionan el hábitat al azar, se aplicó una prueba de G de acuerdo a lo sugerido por Manly *et al.* (1993) (Apéndice 6).

De manera complementaria se utilizó el método descrito por Neu *et al.* (1974), el cual emplea una prueba de Chi-cuadrada (χ^2) e intervalos de confianza de Bonferroni. La prueba de Chi-cuadrada (χ^2) permite determinar si existe una diferencia significativa entre la distribución de las frecuencias del uso esperado (obtenida en este caso con base en el esfuerzo de muestreo realizado en cada intervalo de altitud) y el uso observado de un determinado intervalo de altitud. Sin embargo, esta prueba por sí sola no permite identificar de manera directa las frecuencias responsables de la diferencia significativa entre la distribución esperada y la distribución observada. El método propuesto por Neu *et al.* (1974) usa los intervalos de

confianza de Bonferroni, para así establecer si cierta frecuencia está significativamente por encima o por debajo de lo esperado (Sainz y Nunes 2001). La fórmula usada para construir estos intervalos es la siguiente:

$$P_i - Z_{\alpha/2k} \sqrt{\frac{P_i(1-P_i)}{n}} \leq P_i \leq P_i + Z_{\alpha/2k} \sqrt{\frac{P_i(1-P_i)}{n}}$$

Donde P_i es la proporción de registros de la especie analizada encontrados en el i -ésimo intervalo de altitud, $Z_{\alpha/2k}$ el valor límite de la Distribución Normal Estándar correspondiente a una probabilidad de $\alpha / 2k$; donde k son el número de intervalos de altitud y $\alpha = 0.05$ (nivel de significancia y n es la cantidad de registros fotográficos totales).

6.6. Amplitud de nicho espacial y temporal

Para cuantificar las amplitudes de la actividad temporal y espacial de las 3 especies analizadas se construyó una matriz de recursos en donde las filas correspondían a las especies y las columnas a los estados del recurso (i.e., horas del día y estaciones de foto-trampeo) (Krebs 1999). Con base a esta matriz se calculó el índice de Levins (1968) estandarizado por Hurlbert (1978) (ver Krebs 1999) y se obtuvo el número de recursos frecuentemente usados. La estandarización de este índice se consideró la más robusta para evaluar la amplitud de nicho, por su fácil interpretación ecológica y su variación en una escala que va de 0 (mínimo) a 1 (máximo) (Krebs 1999). La fórmula del índice de Levins es:

$$B = \frac{1}{\sum \hat{p}_j^2}$$

Donde, P_j = Proporción de individuos encontrados en o usando el estado de recurso j

La fórmula del índice de Levins estandarizado según Hurlbert (1978) es:

$$B_A = \frac{B-1}{n-1}$$

Donde:

n = Número de posibles estados del recurso

B = Índice de Levins

Por otra parte el recuento del número de recursos frecuentemente usados es una forma simple de medir la amplitud de nicho ya que sólo requiere contar el número de recursos que se utilizan por encima de una cantidad mínima (Krebs 1999). El valor de esta cantidad mínima que se utilizó para definir que un recurso era utilizado de manera frecuente fue 5%, ya que se ha observado que cuando se selecciona un valor más alto (p.ej., > 10%) el número de recursos frecuentemente utilizados resulta fuertemente reducido. Los cálculos para obtener estos índices se realizarán con el programa Ecological Methodology© ver. 5.2 (Krebs 2000).

6.7. Análisis del traslape en los patrones de actividad espacial y temporal

Para evaluar el grado del traslape de nicho en los ejes temporal y espacial para cada temporada de foto-trampeo y cada par de las especies analizadas se aplicó el método propuesto por Winemiller y Pianka (1990) (ver Krebs 1999). Con este fin se construyeron matrices que contenían datos de uso del espacio (No. de registros/estación de foto-trampeo) y actividad diaria (No. de registros/hora del día) para las tres especies (Santoyo y Lemos-Espinal 2010). Como medida de traslape se utilizaron los índices de Pianka (1973) y el de similitud de Morisita (1959) (ver Krebs 1999). Ambos son índices que requieren de pocos datos, son de uso común (e.g. Juarez y Marinho-Filho 2002, Jácomo *et al.* 2004, Zapata *et al.* 2005), su interpretación es simple y son simétricos, es decir, el traslape entre las especies A y la especie

B es idéntico al traslape entre las especies B y especie A. Se calculo un valor del índice para cada par de especies. El índice de Pianka (1973) es calculado como:

$$\hat{O}_{jk} = \frac{\sum_i^n \hat{P}_{ij} \hat{P}_{ik}}{\sqrt{\sum_i^n \hat{P}_{ij}^2 \sum_i^n \hat{P}_{ik}^2}}$$

Donde:

P_{ij} = Proporción que el recurso i representa del total de recursos utilizados por la especie j

P_{ik} = Proporción que el recurso i representa del total de recursos utilizados por la especie k

n = Número total de recursos (no. de horas o no. estaciones de foto-trampeo)

Esta medida de la superposición varia de 0 (no hay recursos utilizados en común) a 1 (solapamiento completo).

El índice de similitud de Morisita (1959) fue formulado para trabajar con datos que corresponden a número de individuos (en este caso no. de registros fotográficos por hora del día o estación de foto-trampeo). Smith y Zaret (1982) recomiendan su uso para minimizar el sesgo en la estimación de traslape de nicho (Krebs 1999). Este índice se calcula a partir de la siguiente fórmula:

$$\hat{C} = \frac{2 \sum_i^n \hat{P}_{ij} \hat{P}_{ik}}{\sum_i^n \hat{P}_{ij} \left[\frac{(n_{ij} - 1)}{(N_j - 1)} \right] + \sum_i^n \hat{P}_{ik} \left[\frac{(n_{ik} - 1)}{(N_k - 1)} \right]}$$

Donde:

P_{ij} = Proporción que el recurso i representa del total de recursos utilizados por la especie j

P_{ik} = Proporción que el recurso i representa del total de recursos utilizados por la especie k

n_{ij} = Número de individuos de la especie j que utilizan la categoría de recursos i (No. de horas o No. de estaciones de foto-trampeo)

n_{ik} = Número de individuos de la especie k que utilizan la categoría de recursos i (No. de horas o No. de estaciones de foto-trampeo)

$$\sum_{i=1}^n n_{ij} = N_j, \sum_{i=1}^n n_{ik} = N_k$$

Este índice varia de 0 (no hay recursos utilizados en común) a 1 o superior (solapamiento completo). El valor predeterminado para los estados del recurso (representado por las horas del día y las estaciones de fototrampeo) es "equiprobable", es decir, se asume que el recurso es igualmente abundante (Gotelli y Entsminger 2001). Los cálculos se realizarán con la ayuda del programa Ecological Methodology© ver. 5.2 (Krebs 2000).

Finalmente para tener una visión de la relación del traslape de nicho en las especies analizadas se realizaron gráficas de dispersión utilizando el programa Statistica 7.0 donde, el eje de las x 's estuvo representado por el valor del índice de Pianka en el eje espacial para la especie j y k y el eje de las y 's estuvo representado por el valor del índice de Pianka en el eje temporal para la especie j y k .

7. RESULTADOS

7.1. Datos del foto-trampeo

Durante la temporada de muestreo 1 (2010-2011), se completó un esfuerzo de 3,817 días/trampa y se obtuvieron 254 registros fotográficos de la fauna. Los registros de *Mazama temama* fueron los más frecuentes ya que representaron el 69% (175) del total. Asimismo, el valor de IAR para esta especie fue el más alto y fue equivalente a 4.60 registros por 100 días cámara-trampa. En segundo lugar de frecuencia de registros estuvo *Tapirus bairdii* con 20% del total y un valor de IAR de 1.31 registros por 100 días cámara-trampa. Finalmente, se obtuvieron 29 registros (11% del total) de *Pecari tajacu* que a su vez tuvo un valor de IAR 0.76 registros por 100 días cámara-trampa.

En la segunda temporada de foto-trampeo (2012), se acumuló un esfuerzo de muestreo de 2,158 días/trampa y se obtuvieron 82 registros de las especies de estudio. *T. bairdii* fue la especie más común con 48 registros (59% del total) y un IAR de 2.22 capturas por 100 días cámara-trampa. En segundo lugar estuvo *P. tajacu* con 25 registros (30% del total) y un valor de IAR de 1.16 registros por 100 días cámara-trampa. Finalmente, la especie menos común fue *M. temama* que sólo presentó nueve registros (11% del total) y tuvo un IAR de 0.42 registros por 100 días cámara-trampa (Figura 8).

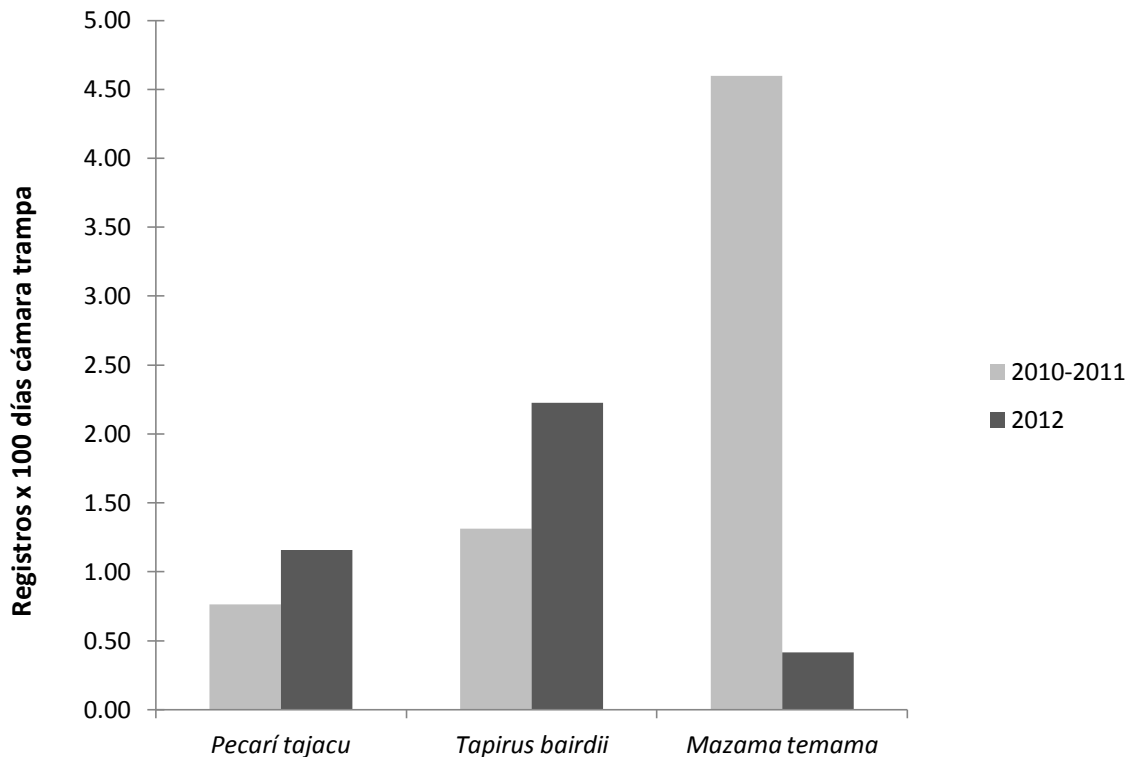


Figura 8. Índices de abundancia relativa (IAR) por especie en las dos temporadas de muestreo.

7.2. Patrones de actividad diaria de la fauna de estudio

Se rechazó la hipótesis nula en las dos temporadas de muestreo que asumía que la actividad a lo largo del día de las tres especies se distribuía de manera uniforme con base a los resultados de la prueba de Rayleigh ($P < 0.05$) (Tabla 3). En la temporada de muestreo 1 *T. bairdii* y *M. temama* presentaron su pico de actividad entre las 18:00 y 19:00 hrs. (media = 19:28 hrs \pm 57 min y media = 18:04 hrs \pm 57 min, respectivamente). En comparación *P. tajacu* tuvo su pico de actividad entre las 10:30 y 16:30 hrs. (media = 13:12 hrs \pm 47 min) (Figura 9). Se encontraron diferencias significativas entre los patrones de actividad de cada par de especies: tapir-venado ($U^2 = 0.2$, $p < 0.05$), tapir-pecarí ($U^2 = 0.45$, $p < 0.001$) y venado-pecarí ($U^2 = 0.31$, $p < 0.005$). Estos resultados fueron similares a los encontrados con los modelos lineales mixtos en donde el factor especie tuvo un efecto significativo aunque no la interacción (Tabla 4).

De acuerdo a sus patrones de actividad a lo largo del día tanto *T. bairdii* como *M. temama* se pueden clasificar como especies catemerales ya que fueron activas tanto en el día (20% y 38% de sus registros, respectivamente) como en la noche (40% y 36% de sus registros, respectivamente). En contraste, la actividad de *P. tajacu* correspondió a la de una especie diurna ya que fue en este periodo en donde se concentraron la mayoría de sus registros (79%).

En la temporada de muestreo 2 el pico de actividad para *T. bairdii* se registró entre las 12:00 y 1:00 a.m. (media =23:56 hrs \pm 40 min). En contraste *P. tajacu* presentó dos picos de actividad uno por la mañana entre las 07:30 y 10:30 a.m. y otro por la tarde a las 18:00 p.m. (media =13:45 hrs \pm 01:03 hrs). En *M. temama* el pico de actividad se presentó entre las 7:30 y las 09:00 a.m. (media =11:28 hrs \pm 01:11 hrs) (Figura 10). Los patrones de actividad de los pares de especies tapir-pecarí ($U^2 = 0.74$, $p < 0.001$) y tapir-venado ($U^2 = 0.51$, $p < 0.001$) fueron diferentes estadísticamente pero no los del par venado-pecarí ($U^2 = 0.04$, $p > 0.5$). Estos resultados fueron diferentes a los encontrados con los modelos lineales mixtos en donde el factor especie y la interacción fueron significativos (Tabla 4).

De acuerdo a los resultados de la segunda temporada de muestreo *P. tajacu* puede ser clasificada como una especie mayormente diurna y *M. temama* como una especie diurna ya que presentaron 64% y 89% de sus registros durante el día, respectivamente. En contraste la actividad de *T. bairdii* correspondió a la de una especie mayormente nocturna ya que fue durante esta parte del día que se concentraron la mayoría de sus registros (81%).

Tabla 3. Resultados de la prueba Rayleigh para evaluar la hipótesis nula de que la actividad de los animales era uniforme a lo largo del día y clasificación de las especies de acuerdo a sus patrones de actividad temporal.

2010-2011			2012	
Especie	Estadístico de la prueba de Rayleigh y valor de p asociado	Clasificación	Estadístico de la prueba de Rayleigh y valor de p asociado	Clasificación
<i>M. temama</i>	Z = 4.04, p = 0.013	Catemeral	Z = 4.31, p = 0.013	Diurna
<i>P. tajacu</i>	Z = 5.68, p = 0.003	Diurna	Z = 9.45, p < 0.001	Mayormente diurna
<i>T. bairdii</i>	Z = 13.77, p < 0.001	Catemeral	Z = 7.37, p < 0.001	Mayormente nocturna

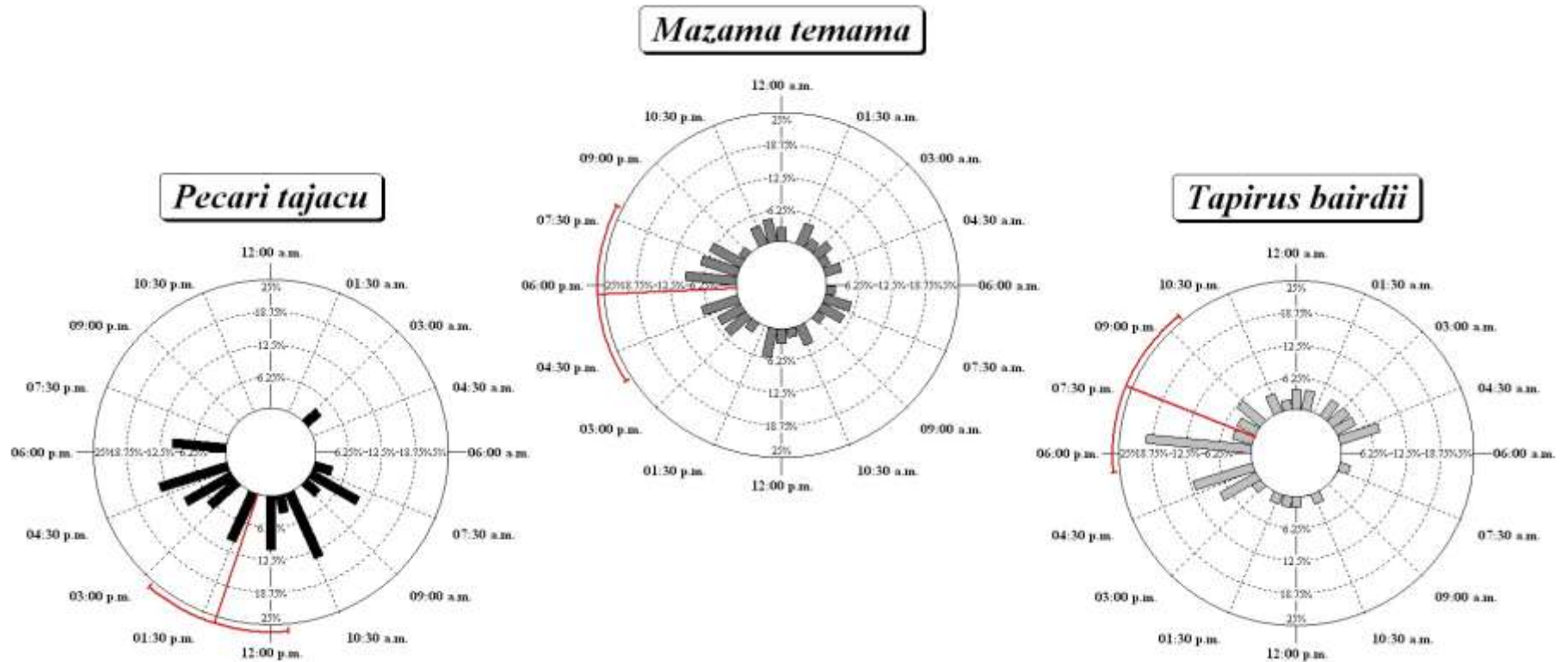


Figura 9. Patrón de actividad a lo largo del día de las especies estudiadas en la temporada de muestreo 1 (2010-2011). La longitud de las barras indica la cantidad de imágenes registradas en cada uno de los 24 intervalos de una hora en los que se divide el día. Los círculos concéntricos en línea puntuada corresponden a la escala que mide el número de registros (%). El radio en color rojo indica la localización del valor de la media y el arco perpendicular muestra la amplitud del intervalo de confianza del 95%.

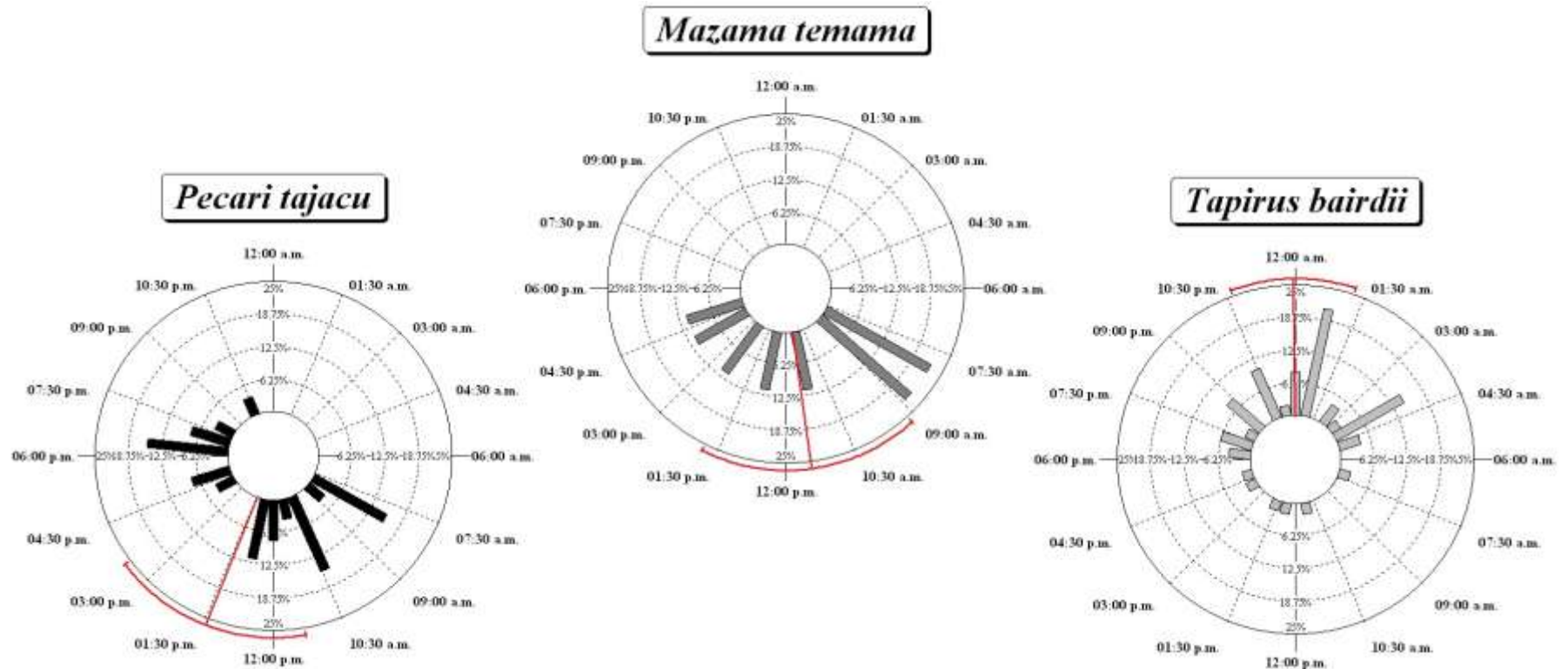


Figura 10. Patrón de actividad a lo largo del día de las especies estudiadas en la temporada de muestreo 2 (2012). La longitud de las barras indica la cantidad de imágenes registradas en cada uno de los 24 intervalos de una hora en los que se divide el día. Los círculos concéntricos en línea puntuada corresponden a la escala que mide el número de registros (%). El radio en color rojo indica la localización del valor de la media y el arco perpendicular muestra la amplitud del intervalo de confianza del 95%.

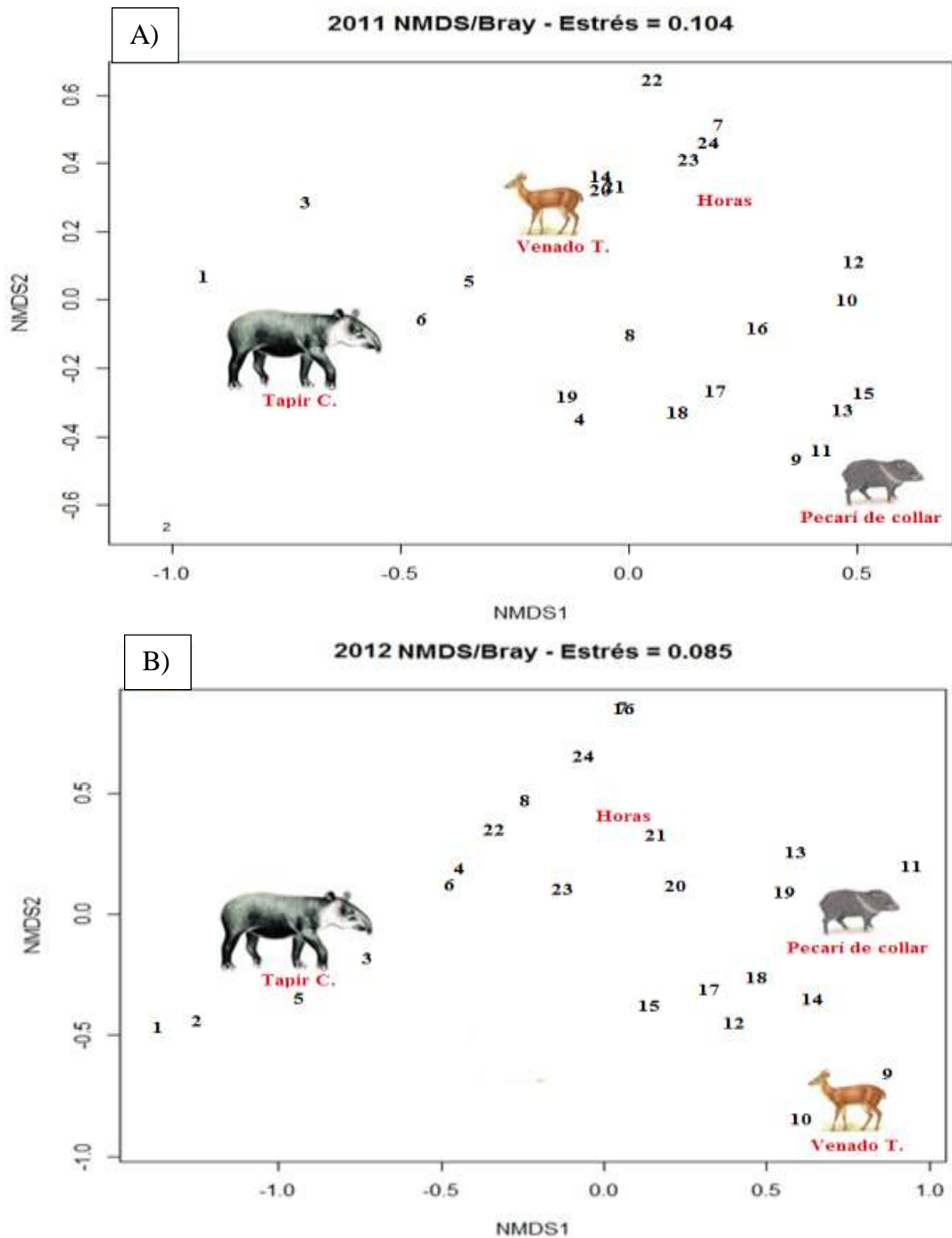


Figura 11. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico para comparar los patrones de actividad diaria de las especies de ungulados analizadas en ambas temporadas de muestreo. Los números que se muestran corresponden a las horas del día. Entre más cerca una especie de un cierto conjunto de horas más importancia tienen éstas en definir su actividad. A) 2010-2011 y B) 2012.

Tabla 4. Análisis de los patrones de actividad diaria de las tres especies analizadas en las dos temporadas de muestreo. Los valores que se muestran resultan de la aplicación de modelos lineales generalizados mixtos.

ANOVA (REGISTROS) ~ HR * ESPECIE					
	2011			2012	
	GL	Valor-F	Valor-p	Valor-F	Valor-p
(Intercept)	32	3.46064	0.0721	25.117153	<.0001
HR	18	1.96842	0.1776	7.898236	0.0116
ESPECIE	32	45.9579	<.0001	10.302603	0.0004
HR:ESPECIE	18	2.26606	0.1325	15.120261	0.0001

7.2.1. Amplitud de la actividad temporal

Durante la temporada de foto-trampeo 1 la mayor amplitud de actividad a lo largo del día de acuerdo al índice estandarizado de Levins y el conteo del número de recursos frecuentemente usados fue para *P. tajacu* ($B_A = 0.81$; R.F.U= 8), seguido por *M. temama* ($B_A = 0.79$; R.F.U= 9), mientras que el más bajo fue para *T. bairdii* ($B_A = 0.56$; R.F.U= 5). En la temporada de foto-trampeo 2 la mayor amplitud de actividad se observó en *M. temama* ($B_A = 0.87$; R.F.U= 7), seguido por *P. tajacu* ($B_A = 0.76$; R.F.U= 7) y la menor en *T. bairdii* ($B_A = 0.51$; R.F.U= 6).

7.2.2. Traslape de la actividad temporal

Durante la temporada de muestreo 1 el traslape en los patrones de actividad a lo largo del día fue mayor para el par *T. bairdii*-*M. temama* (Índice de Pianka = 0.808 ± 0.014 ; Índice de Morisita = 0.949), seguido por *M. temama*-*P. tajacu* (Índice de Pianka = 0.659 ± 0.016 ; Índice de Morisita = 0.829). En contraste el par de especies que mostró el menor traslape en su actividad fue *T. bairdii* - *P. tajacu* (Índice de Pianka = 0.598 ± 0.024 ; Índice de Morisita = 0.817). En comparación, durante la temporada de muestreo 2 se encontró que el mayor traslape en la actividad a lo largo del día fue entre *P. tajacu*-*M. temama* (Índice de Pianka =

0.508 ± 0.029 ; Índice de Morisita = 1.062) seguido por *T. bairdii* - *P. tajacu* (Índice de Pianka = 0.215 ± 0.025 ; Índice de Morisita = 0.293) y la menor entre *T. bairdii*-*M. temama* (Índice de Pianka = 0.090 ± 0.028 ; Índice de Morisita = 0.167).

7.3. Patrones espaciales de actividad de la fauna de estudio

7.3.1. Descripción general de los patrones de actividad de las tres especies

En la primera temporada de muestreo se encontró evidencia de la existencia de tres zonas donde se concentró la actividad de *M. temama*, dos para *T. bairdii* y tres para *P. tajacu*. El grado de traslape entre los centros de actividad de las tres especies varió siendo mayor entre *T. bairdii* y *M. temama* (20.1% del área total, Fig.13A), intermedio entre *M. temama* y *P. tajacu* (15.8% del área total, Fig. 14A) y mínimo entre *T. bairdii* y *P. tajacu* (14.2% del área total, Fig. 12A).

En la segunda temporada de muestreo se encontró evidencia de la existencia de una zona donde se concentró la actividad de *M. temama*, dos en donde se concentró la de *T. bairdii* y dos más en donde se concentró la de *P. tajacu*. El grado de traslape entre los centros de actividad de las tres especies variaron siendo mayor entre *T. bairdii* y *P. tajacu* (15.5% del área total, Fig. 12B), intermedio entre *M. temama* y *P. tajacu* (1.1% del área total, Fig. 14B) y mínimo entre *T. bairdii* y *M. temama* (0.6% del área total, Fig. 13B).

A)



B)

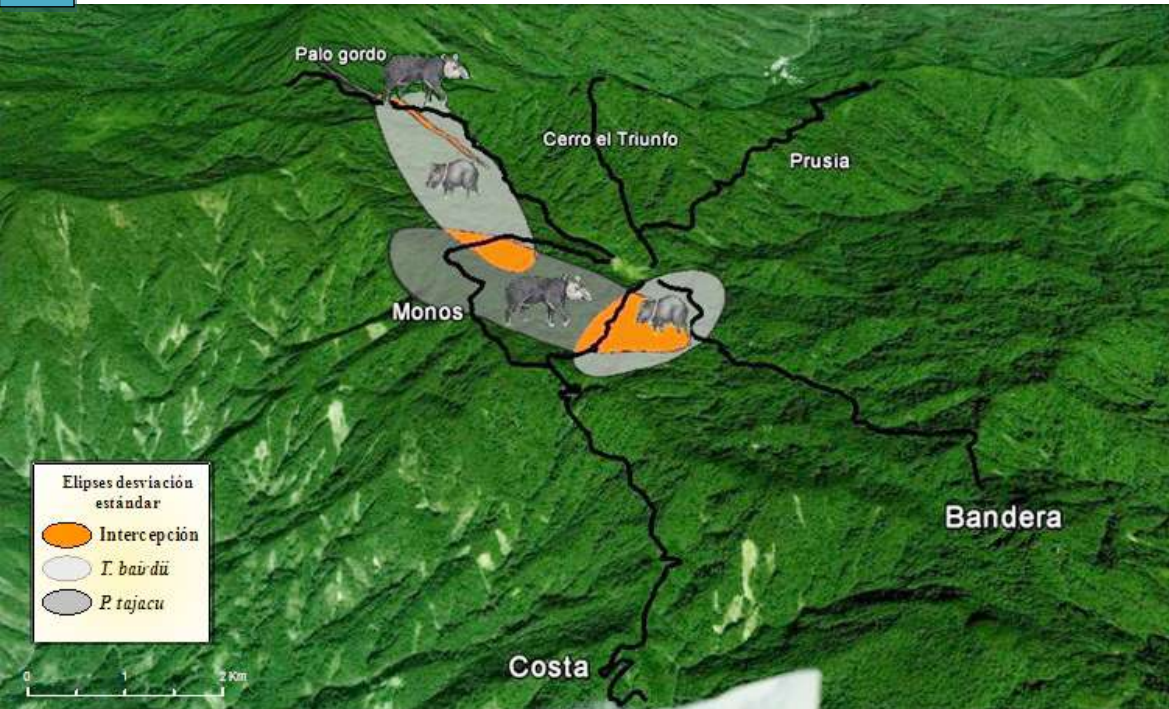


Figura 12. Áreas de actividad (gris) y grado de traslape (anaranjado) entre *Tapirus bairdii* y *Pecari tajacu* a lo largo de dos periodos de estudio: A) 2010-2011 y B) 2012.

A)



B)



Figura 13. Áreas de actividad (gris) y grado de traslape (anaranjado) entre *Tapirus bairdii* y *Mazama temama* a lo largo de dos periodos de estudio: A) 2010-2011 y B) 2012.

A)



B)



Figura 14. Áreas de actividad (gris) y grado de traslape (anaranjado) entre *Mazama temama* y *Pecari tajacu* a lo largo de dos periodos de estudio: A) 2010-2011 y B) 2012.

7.3.2. Amplitud de la actividad espacial

En la temporada de muestreo 1 la amplitud de la actividad espacial de acuerdo al índice estandarizado de Levins fue mayor para *P. tajacu* ($B_A = 0.64$; R.F.U= 7), seguido por *M. temama* ($B_A = 0.58$; R.F.U= 7), y el menor fue para *T. bardii* ($B_A = 0.47$; R.F.U= 4). Estos resultados fueron consistentes con los obtenidos durante la temporada de muestreo 2 en donde el índice de Levins tuvo un valor mayor para *P. tajacu* de $B_A = 0.72$ y R.F.U= 7, seguido nuevamente por *M. temama* con $B_A = 0.54$ y R.F.U= 4, y los valores menores fueron para *T. bairdii* con $B_A = 0.28$ y R.F.U= 4.

7.3.3. Superposición en la actividad espacial

En la temporada de muestreo 1 el mayor grado de traslape en la actividad espacial fue entre *M. temama* - *P. tajacu* (Índice de Pianka = 0.67 ± 0.028 ; Índice de Morisita = 0.768), seguido por *T. bardii* - *M. temama* (Índice de Pianka = 0.488 ± 0.029 ; Índice de Morisita = 0.471), mientras que el menor grado de superposición fue entre *T. bardii* - *P. tajacu* (Índice de pianka = 0.468 ± 0.033 ; Índice de Morisita= 0.506). Por otra parte en la temporada de foto-trampeo 2 la mayor superposición fue entre *T. bardii* - *P. tajacu* (Índice de Pianka = 0.429 ± 0.023 ; Índice de Morisita = 0.518), seguido por *T. bardii* - *M. temama* (Índice de Pianka = 0.162 ± 0.025 ; Índice de Morisita = 0.181) y la menor entre *M. temama* - *P. tajacu* (Índice de Pianka = 0.111 ± 0.023 ; Índice de Morisita = 0.119).

7.4. Traslape combinado de la actividad temporal y espacial

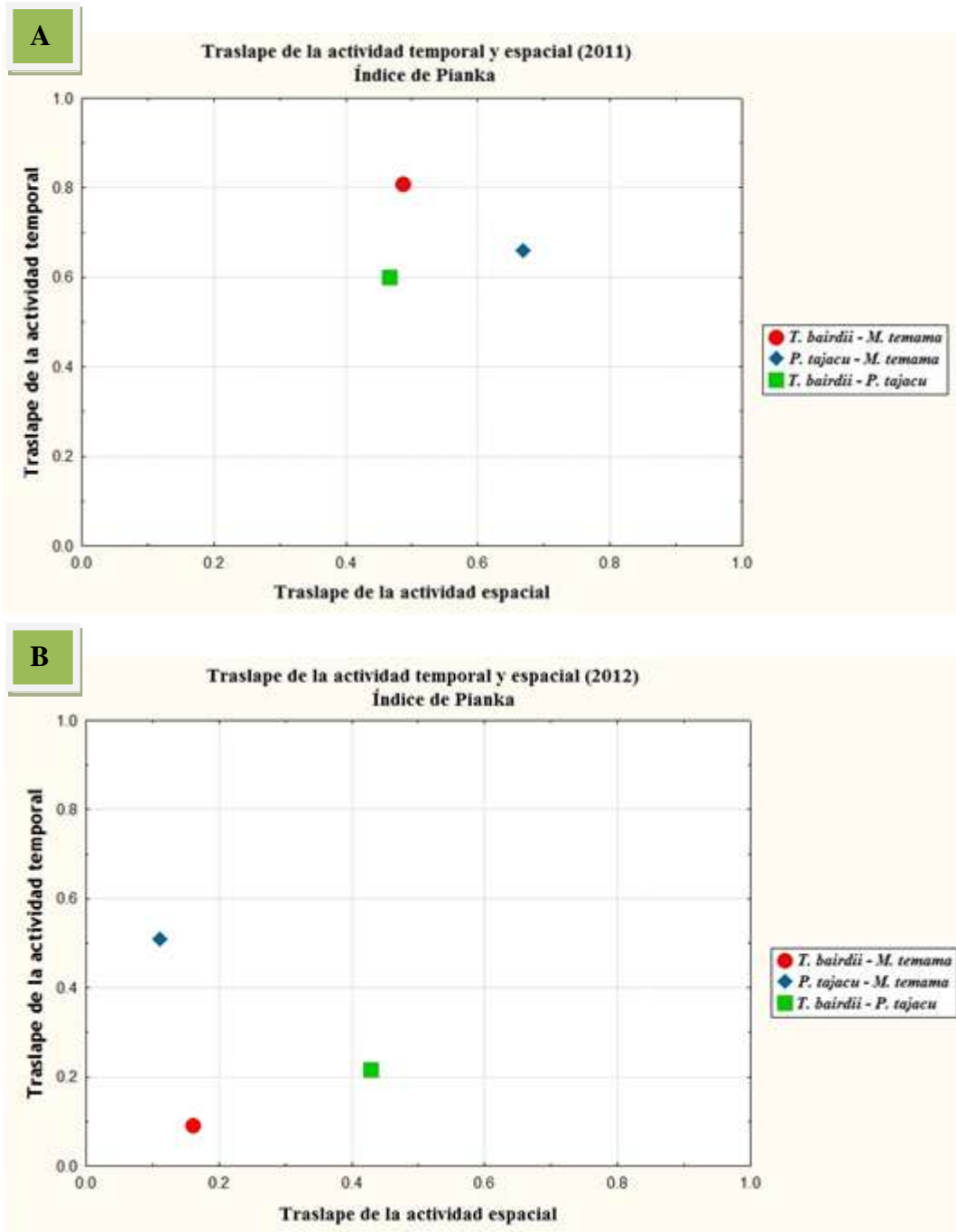


Figura 15. Índice de traslape de Pianka de los patrones de actividad espacial y temporal para cada periodo de estudio y cada par de especies analizadas: A) 2010-2011 y B) 2012

7.5. Preferencia de hábitat

En la temporada de muestreo 1 tanto el método de estimación de preferencia de hábitat de Manly *et al.* (1993) como el de Neu *et al.* (1974), indicaron que *M. temama* ($\chi^2 = 44.36$, $p < 0.001$ y $\chi^2 = 9$, $p = 0.009$; respectivamente) y *T. bairdii* ($\chi^2 = 81.98$, $p < 0.001$ y $\chi^2 = 54$, $p < 0.001$; respectivamente) tuvieron una preferencia por los sitios localizados en altitudes intermedias. En contraste *P. tajacu* mostró una preferencia por sitios localizados a una altitud media y alta empleando el índice de Manly *et al.* ($\chi^2 = 11.77$, $p = 0.003$) y una selección de hábitat independiente a los pisos altitudinales utilizando el método de Neu *et al.* (1974), al no existir diferencia significativa entre el uso observado y el uso esperado ($\chi^2 = 2$, $p = 0.3673$) (Tabla 5 y 6).

En la temporada de muestreo 2 los resultados de ambos métodos de selección de hábitat indicaron que *T. bairdii* prefirió los sitios de altitud media ($\chi^2 = 40.68$, $p < 0.001$ y $\chi^2 = 10$, $p = 0.0084$; respectivamente) y *M. temama* mostró una preferencia por sitios localizados a una altitud baja ($\chi^2 = 10.24$, $p = 0.006$ y $\chi^2 = 6$, $p = 0.0402$; respectivamente). En contraste *P. tajacu* prefirió los sitios de altitud baja y media según el método de Manly *et al.* (1993) ($\chi^2 = 13.43$, $p < 0.001$), mientras que el método de Neu *et al.* (1974) una selección de hábitat independiente a los pisos altitudinales ($\chi^2 = 1$, $p = 0.5854$) (Tabla 5 y 7).

Tabla 5. Análisis de selección de hábitat en función de la altitud para las especies de estudio en la ZNIET, empleando el índice de Manly *et al.* (1993).

2011						2012			
Especie	Hábitat (m s. n. m.)	Índice de selección (W)	Límites de confianza del 95%	Índice de selección estandarizado	Estadístico de prueba y valor de p asociado	Índice de selección (W)	Límites de confianza del 95%	Índice de selección estandarizado	Estadístico de prueba y valor de p asociado
<i>Mazama temama</i>	Bajo	0.36	$0.18 \leq W \leq 0.54$	0.12	$\chi^2 = 44.36,$ $p < 0.001$	2.33	$1.34 \leq W \leq 3.32$	0.78	$\chi^2 = 10.24,$ $p = 0.006$
	Medio	1.66	$1.33 \leq W \leq 2$	0.55		0.67	$0 \leq W \leq 1.67$	0.22	
	Alto	0.97	$0.70 \leq W \leq 1.26$	0.33		0	0	0	
<i>Pecari tajacu</i>	Bajo	0.21	$0 \leq W \leq 0.54$	0.07	$\chi^2 = 11.77,$ $p = 0.003$	1.32	$0.61 \leq W \leq 2.033$	0.44	$\chi^2 = 13.43,$ $p < 0.001$
	Medio	1.34	$0.66 \leq W \leq 2.01$	0.45		1.56	$0.84 \leq W \leq 2.28$	0.52	
	Alto	1.45	$0.78 \leq W \leq 2.11$	0.48		0.12	$0 \leq W \leq 0.40$	0.04	
<i>Tapirus bairdii</i>	Bajo	0	0	0	$\chi^2 = 81.98,$ $p < 0.001$	0.69	$0.24 \leq W \leq 1.14$	0.23	$\chi^2 = 40.68,$ $p < 0.001$
	Medio	2.76	$2.48 \leq W \leq 3.04$	0.92		2.25	$1.67 \leq W \leq 2.83$	0.75	
	Alto	0.24	$0 \leq W \leq 0.52$	0.08		0.06	$0 \leq W \leq 0.21$	0.02	

Tabla 6. Selección de hábitat en función de la altitud para las especies de estudio en la ZNIET en el periodo de fototrampeo 2011, empleando el método propuesto por Neu *et al.* (1974).

Especie	Hábitat (m s. n. m.)	Uso esperado	Uso observado	%	Prop. Esperada (P _{io})	Prop. Observada (P _i)	Significación (95%)		Estadístico de prueba y valor de p asociado
							Intervalos de Bonferroni (P _i)	Selección*	
<i>Mazama temama</i>	BAJO	28	21	12	0.16	0.12	0.0633 ≤ P _i ≤ 0.177	=	$\chi^2 = 9,$ p = 0.0093
	MEDIO	77	97	55	0.44	0.55	0.4632 ≤ P _i ≤ 0.6368	+	
	ALTO	70	57	33	0.4	0.33	0.2479 ≤ P _i ≤ 0.4121	=	
<i>Pecari tajacu</i>	BAJO	5	2	7	0.16	0.07	0 ≤ P _i ≤ 0.1794	=	$\chi^2 = 2,$ p = 0.3673
	MEDIO	13	13	45	0.44	0.45	0.2367 ≤ P _i ≤ 0.6633	=	
	ALTO	12	14	48	0.4	0.48	0.2658 ≤ P _i ≤ 0.6942	=	
<i>Tapirus bairdii</i>	BAJO	8	0	0	0.16	0	0	≠	$\chi^2 = 54,$ p < 0.001
	MEDIO	22	46	92	0.44	0.92	0.8314 ≤ P _i ≤ 1.009	+	
	ALTO	20	4	8	0.4	0.08	0 ≤ P _i ≤ 0.169	-	

*Selección: = si no existe diferencia significativa entre el uso esperado y el observado (independiente al tipo de hábitat),+ si el uso observado es significativamente superior al uso esperado (preferencia),- si el uso observado es significativamente inferior al uso esperado (evitado) y ≠ no se evalúan los intervalos con proporción observada = 0

Tabla 7. Selección de hábitat en función de la altitud para las especies de estudio en la ZNIET en el periodo de fototrampeo 2012, empleando el método propuesto por Neu *et al.* (1974).

Especie	Hábitat (m s. n. m.)	Uso esperado	Uso observado	%	Prop. Esperada	Prop. Observada (Pi)	Significación (95%)		Estadístico de prueba y valor de p asociado
							Intervalos de Bonferroni (Pi)	Selección*	
<i>Mazama temama</i>	BAJO	3	7	78	0.3	0.78	$0.4612 \leq P_i \leq 1.0988$	+	$\chi^2 = 6,$ $p = 0.0402$
	MEDIO	5	2	22	0.56	0.22	$0 \leq P_i \leq 0.5388$	-	
	ALTO	1	0	0	0.1	0	0	≠	
<i>Pecari tajacu</i>	BAJO	9	11	44	0.36	0.44	$0.2108 \leq P_i \leq 0.6692$	=	$\chi^2 = 1,$ $p = 0.5854$
	MEDIO	14	13	52	0.56	0.52	$0.2893 \leq P_i \leq 0.7507$	=	
	ALTO	2	1	4	0.08	0.04	$0 \leq P_i \leq 0.1305$	=	
<i>Tapirus bairdii</i>	BAJO	18	11	23	0.38	0.23	$0.0897 \leq P_i \leq 0.3703$	-	$\chi^2 = 10,$ $p = 0.0084$
	MEDIO	26	36	75	0.54	0.75	$0.6057 \leq P_i \leq 0.8943$	+	
	ALTO	4	1	2	0.08	0.02	$0 \leq P_i \leq 0.0667$	-	

*Selección: = si no existe diferencia significativa entre el uso esperado y el observado (independiente al tipo de hábitat),+ si el uso observado es significativamente superior al uso esperado (preferencia),- si el uso observado es significativamente inferior al uso esperado (evitado) y ≠ no se evalúan los intervalos con proporción observada = 0

8. DISCUSIÓN

8.1. Abundancia de las especies analizadas en la zona núcleo I

La técnica de foto-trampeo resultó ser una herramienta eficiente para el registro de las tres especies de estudio. Existe una serie de métodos “tradicionales” que son empleados para el estudio de mamíferos grandes entre los cuales se pueden mencionar: el recorrido de transectos y conteos desde vehículos terrestres o aéreos. Estos métodos, sin embargo, resultan más eficientes cuando se trabaja en un hábitat con alta visibilidad (Roberts *et al.* 2006). En nuestro sitio de estudio sus características (topografía muy escarpada y cobertura vegetal densa) hacen que el uso de cámaras- trampa sea un método más útil que los anteriores (Monroy-Vilchis *et al.* 2011).

Mazama temama fue la especie más abundante de los tres ungulados considerando el promedio de los dos años de foto-trampeo en la REBITRI (IAR= 2.51 ± 2.09). Sin embargo, existió una importante variación en la abundancia relativa de esta especie entre temporadas de muestreo (IAR= 4.6 capturas por 100 días cámara-trampa en el año 2011 vs. IAR= 0.42 capturas por 100 días cámara-trampa en el año 2012). Este contraste en los valores de abundancia relativa puede deberse a cambios en el tamaño de la población a consecuencia por ejemplo de una alta depredación, sin embargo, muy probablemente está asociado al uso de diferentes metodologías en el diseño de foto-trampeo en las dos temporadas de muestreo. La abundancia de *M. temama* fue mayor cuando las cámaras se colocaron fuera de los senderos. Otros estudios han encontrado que los venados del género *Mazama* prefieren hacer un uso de áreas con alta cobertura vegetal y que evitan los senderos donde la vegetación es más abierta (Noss y Cuéllar 2000, Gonzalez 2006).

Solo dos estudio han reportado estimaciones de la abundancia relativa de la especie en el país, utilizando métodos de muestreo similares basadas en el uso de foto-trampeo. En el

primer caso en un estudio realizado por Lira-Torres y Briones-Salas (2012) en la región de los Chimalapas, Oaxaca se obtuvo un IAR total = 0.308 capturas por 100 días cámara-trampa. En el segundo caso Ávila (2009) calculó para un bosque tropical en la Huasteca Potosina, un IAR= 0.416 capturas por 100 días cámara-trampa. De esta manera si consideramos el valor de IAR de *M. temama* encontrado en la primera temporada de muestreo en nuestra área de estudio (4.6 capturas por 100 días cámara-trampa), se podría pensar que su abundancia es relativamente alta. Es indudable, sin embargo, que la escasez de estudios de la especie basados en foto-trampeo dificulta hacer una comparación más robusta de sus patrones de abundancia.

Tapirus bairdii fue la segunda especie más abundante de los tres ungulados considerando el promedio de los dos años de foto-trampeo en la REBITRI (IAR= 1.77 ± 0.46). La variación del valor de IAR para los dos años fue de 1.31 la primera temporada de muestreo y 2.2 en la segunda temporada de muestreo. Se sabe que esta especie usa los senderos para desplazarse a distintas partes de su área de actividad (March y Naranjo 2005). Es posible entonces que estas diferencias sean por lo menos en parte consecuencia de un uso preferencial de los senderos por parte de esta especie, aumentando la abundancia cuando las cámaras se colocaron sobre los senderos. Asimismo, otra explicación podría ser que esta variación sea debido a cambios en la dinámica poblacional de la especie, consecuencia de depredación por parte del puma (*Puma concolor*) y jaguar (*Panthera onca*) dos felinos de talla grande presentes en la zona o variaciones drásticas en el ambiente como temperatura o precipitación. Sin embargo, debido a que el jaguar es una especie con poca presencia en la zona (apenas un registro durante ambos periodos de fototrampeo) la mayor depredación sería por parte del puma, pero debido al gran tamaño de los individuos adultos del tapir (más de 1 metro de altura, 2 metros de largo y más de 300 kg de peso) es poco probable su depredación, pudiéndose presentar solo en individuos muy jóvenes (posiblemente menores a un año de

edad). Por otro lado, debido a que el área está dominada por un bosque mesófilo de montaña un hábitat con cambios estacionales relativamente pequeños no es de esperarse una variación muy marcada en la disponibilidad de recursos. Tratar de determinar si esta variación se debe a los diseños de muestreo utilizados o a cambios en la dinámica poblacional de la especie consecuencia de efectos de tipo determinísticos (e.g. cambios en la calidad del hábitat) o estocásticos (e.g. estocasticidad demográfica, ambiental y genética) resulta de gran relevancia para estudios posteriores.

En México son pocos los estudios publicados que presentan estimaciones de abundancias del tapir, de ellos sólo tres estudios han reportado estimaciones de la abundancia relativa de la especie en el país utilizando métodos de muestreo similares basadas en el uso de foto-trampeo. En el primer caso en un estudio realizado por Pérez-Cortez *et al.* (2012), en la selva de Calakmul dentro de la Reserva de la Biosfera Calakmul se obtuvo un IAR=3.8 capturas por 100 días cámara-trampa. En el segundo caso Pérez-Cortez y Matus-Pérez (2010) calcularon para la región sureste del Área de Protección de Flora y Fauna Bala'an Ka'ax, Quintana Roo un IAR= 3.7 capturas por 100 días cámara-trampa. Por último, en el tercer caso Lira-Torres y Briones-Salas (2012) estimaron para la región de los Chimalapas, Oaxaca un IAR total= 0.82 capturas por 100 días cámara-trampa. De esta manera, si consideramos los valores de IAR de *T.bairdii* estimados en nuestra área de estudio (IAR= 1.31 la primera temporada de muestreo y 2.2 en la segunda temporada de muestreo), se puede pensar que su abundancia en términos comparativos es de intermedia a alta sobre todo si se considera que las estimaciones obtenidas en los estudios en Quintana Roo y Campeche se obtuvieron en aguadas que son áreas utilizadas preferencialmente por esta especie.

La abundancia promedio de *P. tajacu* estimada a través del IAR fue igual a 0.96 ± 0.20 y fue la que menos contrastó entre temporadas. Esto resulta congruente, ya que es una especie

que se ha reportado que tiene una gran capacidad de adaptación a diferentes tipos de hábitats (Lira-Torres y Naranjo 2003, Lira-Torres y Briones-Salas 2012).

La abundancia estimada para esta especie (0.76 capturas por 100 días cámara-trampa en la primera temporada y 1.16 capturas por 100 días cámara-trampa en la segunda temporada) es inferior a la registrada por Lira-Torres y Briones-Salas (2012) en un estudio de foto-trampeo en la selva de los Chimalapas al sureste de México (IAR = 1.748 capturas por 100 días cámara-trampa), pero bastante parecida a la reportado por Monroy-Vilchis *et al.* (2011) en la Sierra Nanchititla, México (IAR = 1.02 capturas por 100 días cámara-trampa) que es una zona que presenta parches relativamente extensos de Bosque Mesófilo de Montaña, el tipo de vegetación que predomina en el polígono I de la REBITRI. Otro estudio con resultados similares es el de Ávila (2009), él calculó en un bosque tropical de la Huasteca potosina un IAR de 0.42 y 0.83 capturas por 100 días cámara-trampa para los años 2007 y 2008, respectivamente. De esta manera, la abundancia de esta especie en nuestra área de estudio parece relativamente alta.

En suma, los resultados recién referidos permiten suponer que la abundancia de las especies analizadas es relativamente alta, lo que puede favorecer que se manifiesten interacciones a nivel inter-específico.

8.2. Patrones de actividad a lo largo del día

El monitoreo mediante cámaras trampa permite generar datos mucho más detallados sobre los patrones de actividad de las especies a lo largo del día que los que se pueden obtener con otras metodologías tales como las observaciones directas oportunistas o aun los que se hacen de

manera sistemática pero que se restringen sólo a una porción del día (p.ej. recorrido de transectos en la mañana y en la noche) (Maffei *et al.* 2002). La información detallada de los patrones de actividad diarios de las especies es una información muy relevante en términos del conocimiento de la ecología de las especies pero que también tiene un uso en los planes de manejo y conservación de las especies (Carazo 2009).

Se encontró que las tres especies tienen patrones característicos a lo largo del día. Estos patrones, sin embargo, variaron entre temporadas. Esta variación puede estar asociada tanto a cambios en las características del ambiente o variaciones en la actividad de los depredadores que se hayan registrado entre ambas temporadas como al efecto del uso de metodologías de foto-trampeo ligeramente distintas. La colocación de cámaras dentro y fuera de senderos puede tener como efecto que se registren distintas facetas de la actividad de las especies o que se registre un mayor o menor número de imágenes.

De acuerdo a sus patrones de actividad, el tapir fue clasificado como catemeral (activa tanto en el día como en la noche sin patrones claros) y nocturno en las temporadas 1 y 2 de muestreo respectivamente. Otros estudios coinciden en señalar en que esta especie es particularmente activa durante las primeras y las últimas horas de la noche (March y Naranjo 2005, Naranjo 2009, Lira-Torres y Briones-Salas 2012), pudiendo llegar a ser activos en el día (Naranjo 2009). Para el primer año de estudio el tapir se clasificó como una especie con un patrón de actividad catemeral, lo cual contrasta con la mayoría de los estudios sobre los patrones de actividad en esta especie los cuales la clasifican como un animal de hábitos primordialmente nocturnos. Sin embargo, el análisis más detallado realizado a través de la prueba estadística de Rayleigh muestra que si bien hay actividad a lo largo del día esta se concentra principalmente en el crepúsculo. Esta discrepancia apunta hacia la relevancia en los

métodos de clasificación de las especies de acuerdo a los patrones de actividad diaria, considerando en particular que el uso de fototrampeo permite la posibilidad de un análisis más detallado. Los patrones parecen relacionarse, según algunos autores, con el hecho que los tapires descansan y se refugian en sitios con vegetación más cerrada durante el día y que luego de la puesta del sol, se desplazan hacia los sitios de forrajeo donde permanecen hasta la salida del sol. De esta manera, la actividad registrada por las cámaras trampa correspondería principalmente a los desplazamientos entre un sitios de forrajeo y descanso (Tobler 2008, Cruz 2012). Se ha sugerido que los tapires concentran su actividad en el periodo nocturno cuando existe una perturbación humana evidente. En este sentido la observación de actividad durante el día en la REBITRI por parte del tapir podría tomarse como indicativo de que la reserva está cumpliendo en su papel de conservar esta especie (Naranjo y Cruz 1998).

El pecarí de collar fue en general diurno para ambos periodos de estudio lo cual concuerda con lo registrado por Tobler *et al.* (2009) el cual menciona que *P. tajacu* es una especie completamente diurna. Sin embargo, contrasta con lo señalado por otros autores que indican que esta especie es activa durante el día y la noche (Lira-Torres y Briones-Salas 2012) o que concentra su actividad en el periodo crepuscular (Ceballos y Miranda 2000, Villa y Cervantes 2003). Estas diferencias pueden deberse por una parte a la variación temporal de la actividad de los depredadores y el riesgo de depredación (Lima y Dill 1990) reduciendo al máximo los riesgos de mortalidad mientras se maximiza el forrajeo (Kronfeld-Schor y Dayan 2003), pero también puede deberse a contrastes en los hábitats en donde se presentan las poblaciones de pecarí. Por ejemplo en el caso del estudio de Ceballos y Miranda (2000) la concentración de actividad durante el crepúsculo puede resultar de una conducta dirigida a evitar las horas de mayor insolación.

Por otra parte *Mazama temama* resultó clasificada, respectivamente en la temporada 1 y 2, como una especie catemeral y mayormente diurna. Existen pocos estudios sobre esta especie en general y en particular sobre sus patrones de actividad diaria. Sin embargo, la poca información existente señala que esta es una especie que muestra una actividad amplia a lo largo del día (Lira-Torres y Briones-Salas 2012).

Adaptaciones complejas han evolucionado para acompañar formas de vidas diurnas y nocturnas. Las adaptaciones de vida a una actividad nocturna pueden diferir drásticamente de las de una actividad diurna, y adaptaciones a un cierto modo de la actividad pueden resultar ser perjudiciales para la otra (Kronfeld-Schor y Dayan 2003). Así por ejemplo, retinas de mamíferos nocturnos y diurnos difieren en sus fotorreceptores, las adaptaciones a la visión en un nivel de luz dado tienden a reducir la eficiencia de actividad en ciertos momentos del día (Van Schaik y Griffiths 1996, Kronfeld-Schor y Dayan 2003). De tal forma que esta complejidad conductual y fisiológica resulta de una integración entre sus ritmos circadianos endógenos (que permiten a los animales anticipar los cambios ambientales), la respuesta directa a los estímulos ambientales y a las interacciones biológicas que enmascaran la expresión del ritmo circadiano endógeno y la influencia del medio ambiente e interacciones biológicas sobre su reloj circadiano endógeno.

8.3. Patrones de actividad espacial

Si bien la descripción de los patrones de actividad de las especies no permite determinar qué factores los están originando, representan una información valiosa sobre las áreas que concentran mayor actividad (Maestre 2006). La distribución de individuos refleja sus patrones de movimiento. Para todas las especies se encontró en ambas temporadas de muestreo que su actividad se concentró en sólo ciertos puntos del área evaluada. Si bien no fue posible

identificar a los individuos fotografiados, si tomamos en cuenta la naturaleza del análisis el cual está basado en el ámbito hogareño estimado para la especie en el área de estudio, posiblemente estas tres concentraciones correspondan a individuos diferentes. Esto puede estar reflejando que distintas porciones de la ZNIET ofrecen distintos patrones de disponibilidad de recursos para las tres especies. Resulta de gran relevancia para estudios posteriores evaluar de manera más fina cuáles son las características del ambiente que se asocian con la existencia de estos centros de concentración de la actividad.

La altitud es una variable ambiental compleja, ya que involucran cambios en factores como temperatura, lluvia, velocidad del viento y la disponibilidad de recursos (Arzate 2009). Este tipo de factores abióticos tienen una fuerte influencia sobre los patrones de forrajeo, afectando la distribución de los herbívoros de talla grande (Bailey y Provenza 2008). El tapir presentó una marcada preferencia para usar áreas con de altitud media (1746 m a los 2166 m), lo que contrasta con lo obtenido por González-Maya *et al.*(2010) en la región de Talamanca, Costa Rica, donde el tapir fue más abundante y prefirió áreas a más de 2300 m, sin embargo a pesar estas diferencias ambos trabajos parecen concordar en que esta especie parece hacer uso de áreas con menor perturbación humana, las cuales por lo general se localizan a mayores altitudes, esto debido en muchas ocasiones a la pérdida de hábitat en las elevaciones bajas y medias combinadas con una alta incidencia de la caza (González-Maya *et al.*2010). El venado temazate mostró una preferencia por áreas de altitud media-baja, lo cual se encuentra dentro del ámbito de distribución altitudinal descrito para esta especie el cual va de tierras bajas hasta paramos a más de 2800 m s. n. m. (Bello *et al.* 2008), sin embargo, no existen estudios publicados sobre su preferencia por pisos altitudinales que permitan hacer una comparación más robusta. Por otro lado, el pecarí de collar no presentó una tendencia evidente por algún

intervalo de altitud, por lo que su selección de hábitat no parece estar fuertemente influido por esta variable en la zona de estudio. Este último resultado concuerda con lo descrito por otros autores que la catalogan como una especie generalista (March y Mandujano 2005). Estas tres especies de ungulados parecen hacer un uso limitado de las áreas con mayor elevación probablemente porque éstas resultan más expuestas al efecto de las bajas temperaturas y la lluvia (Bailey y Provenza 2008). Por otra parte, las zonas más bajas pueden ofrecer ya sea sitios más protegidos para el descanso, resguardo contra depredadores o mayor disponibilidad de recursos. Tanto el análisis de la preferencia de hábitat como los mapas de concentración de la actividad, indican evidencia de segregación en los patrones de actividad la cual puede favorecer la disminución de interacciones negativas y por lo tanto la coexistencia. Este tipo de análisis permite ampliar la información sobre el ámbito de distribución altitudinal de las especies.

8.4. Amplitud de los patrones de actividad temporal y espacial

Las especies con amplitudes más grandes de la actividad temporal y espacial para ambos periodos de muestreo fueron *P. tajacu* y *M. temama*. Estos resultados indican que ambas especies son las más flexibles en términos de sus requerimientos de hábitat y recursos. Esto concuerda con lo descrito por otros autores quienes reportan que *P. tajacu* es una especie generalista lo que se ha asociado a su capacidad de usar una variedad muy amplia de recursos para su alimentación y a que es adaptable a utilizar áreas con distintos tipos de vegetación e incluso zonas perturbadas (March y Mandujano 2005). Asimismo, se sabe que *M. temama* es una especie adaptable a vivir en distintos tipos de vegetación, aunque en este caso esta especie es más abundante en lugares con escasa perturbación (Gallina 2005, Bello *et al.* 2010). Estudios previos han mostrado que ambas especies pueden ser activas tanto en el día como en

la noche (Lira y Naranjo 2003, Gallina 2005, Weber 2005, March y Mandujano 2005, Bello *et al.* 2010).

En contraparte, *T. bairdii* fue la especie que de manera consistente, en ambas temporadas de muestreo, presentó patrones de actividad espacial y a lo largo del día más restringidos por lo que se le podría considerar una especie más especialista. La información obtenida en algunos estudios de campo sugiere que este mamífero realiza sus desplazamientos a lugares de forrajeo particularmente dentro de las primeras y últimas horas de la noche (March y Naranjo 2005, Tobler 2008, Cruz 2012). Además, se sabe que esta especie concentra su actividad en áreas con un alta disponibilidad de cuerpos de agua y un sotobosque diverso y denso (lo que implica mayor abundancia de forraje) (Foerster 1998, Naranjo y Cruz 1998, Muench 2001). En México, a partir de conteos de huellas y heces realizados en la Reserva de la Biosfera La Sepultura (REBISE), Chiapas, Naranjo y Cruz (1998) observaron que los tapires prefieren áreas densas de selva mediana subperennifolia y bosque mesófilo de montaña con arroyos y estanques permanentes. En cambio, los tipos de hábitat más secos, abiertos y perturbados (bosques de pino y pastizales) fueron en general evitados por los tapires.

8.5. Superposición de los patrones de actividad temporal y espacial

Considerando el promedio de los índices de traslape de nicho se encontró que en términos de los patrones de actividad diaria el par de especies con mayor superposición en ambas temporadas de muestreo fue *T. bairdii* - *M. temama*. En contraste los pares de especies con valores bajos de superposición de nicho fueron *M. temama* - *P. tajacu* y *T. bairdii* - *P. tajacu*. Estos resultados apoyarían la posibilidad de que la interacción negativa entre *P. tajacu* y las otras especies fue relativamente más importante que la similitud en los hábitos alimentarios para determinar los patrones de segregación de la actividad.

Por otra parte, se encontró que el par de especies con el mayor grado de superposición en sus patrones de actividad espacial fue *M. temama* - *P. tajacu*, mientras que los pares de especie con una menor superposición de actividad espacial fueron *T. bairdii* - *M. temama* y *T. bairdii* - *P. tajacu*. En este caso parecería que contrario a lo anterior la interacción negativa derivada de la defensa del territorio por parte de *P. tajacu* no fuera tan importante para definir una segregación marcada con *M. temama* en términos de la actividad espacial. El bajo grado de traslape entre *T. bairdii* - *M. temama* y *T. bairdii* - *P. tajacu* podría indicar que en este caso los factores que median la segregación varía entre pares de especies.

Cuando se considera la grafica de los índices de superposición espacial y temporal en la primera temporada de muestreo los pares *M. temama* - *P. tajacu* y *T. bairdii* - *M. temama* son los que presentan mayor grado de superposición, mientras que el par *T. bairdii* - *P. tajacu* es el que presenta menor grado de superposición en ambos ejes. Esto sugeriría la ausencia de una interacción negativa entre *M. temama* y *P. tajacu* pero si entre *T. bairdi* y *P. tajacu*. Asimismo, sugeriría que la similitud en la dieta no es un factor de mucho peso en definir una segregación en los patrones de actividad de *T. bairdi* y *M. temama*.

En contraparte, en la temporada de muestreo 2 en términos generales la mayor superposición de nicho fue entre *T. bairdii* - *P. tajacu*, seguido por *M. temama* - *P. tajacu* y finalmente *T. bairdii* - *M. temama* con la menor superposición de nicho espacio-temporal. Estos resultados sugieren la ausencia de un fuerte peso por parte de la posible interacción negativa derivada de la defensa del territorio de *P. tajacu* para definir sus patrones de actividad en relación a las otras dos especies analizadas y sugeriría que la similitud en la dieta es un factor de peso en definir una segregación en los patrones de actividad de *T. bairdi* y *M. temama*. Sin embargo, en este caso es importante considerar que los valores de traslape de nicho fueron de manera general bajos.

Existen varios factores que podrían explicar las variaciones en los grados de superposición de nicho observados. Por una parte están los que se relacionan con la ecología e historia de vida de las especies y por otra parte los que se relacionan mas con aspectos metodológicos en la disposición de las cámaras utilizados en ambos periodos de muestreo. En el primer caso resulta razonable pensar que variaciones estacionales en la disponibilidad de recursos o en el estado reproductivo de las especies pueden producir cambios en la relación que se establece entre los pares de especie analizados. Asimismo, variaciones en la abundancia de las especies pueden reflejarse en el grado de traslape de sus actividades. Estas variaciones en las abundancias además podrían estar mediadas por depredadores favoreciendo la coexistencia a través del consumo de especies competitivamente dominantes o el consumo de las especies más abundantes. En el caso de los factores metodológicos la fuente más posible de diferencias entre las dos temporadas puede ser los distintos métodos de muestreo utilizados. Como se indica en la metodología en el caso de la primera temporada de muestreo las cámaras se colocaron fuera de los senderos, mientras que en el segundo se colocaron sobre los senderos, esto junto con las diferencias en la amplitud del muestreo pueden haber provocado diferencias en la abundancia relativa de las especies que se registraron. Se sabe que especies como el temazate evitan las áreas más abiertas y prefieren las zonas con vegetación más densa (Gallina 2005, Bello *et al.* 2010). Esta pauta conductual puede favorecer que como se observó esta especie fuera más común en la primera temporada de muestreo que en la segunda. Una baja cantidad de registros de una especie puede a su vez resultar en una incapacidad para detectar de manera confiable como su actividad se traslapa con la de otras.

9. CONCLUSIONES

El estudio de los patrones de actividad de los mamíferos tropicales resulta de gran relevancia tanto desde el punto de vista de la ecología básica como desde el punto de vista de generar información científica sólida que permita crear mejores estrategias de manejo y conservación. En este estudio el uso de foto-trampeo permitió generar información cuantitativa muy detallada sobre los patrones de actividad de los tres mamíferos de mayor talla presentes en una región prioritaria para la conservación. Los resultados de este estudio sugieren que la interacción negativa entre el Pecarí de collar y las otras dos especies analizadas pudiera ser más relevante para explicar los patrones de segregación a lo largo del día que la similitud en los hábitos alimentarios. En el caso de la actividad espacial no resulta del todo evidente si las interacciones negativas o la similitud en los hábitos alimentarios son los factores con mayor peso para determinar el grado de traslape en la actividad. Este estudio permite identificar líneas de investigación que pueden abordarse con mayor profundidad en posteriores trabajos. Asimismo, los resultados de este estudio permiten generar una línea base de datos que puede permitir evaluar de manera mucho más precisa el efecto que las prácticas de manejo de la REBITRI y las perturbaciones humanas, como el cambio climático, pueden tener sobre las poblaciones de las especies como las evaluadas en este estudio.

10. LITERATURA CITADA

- Álvarez del Toro, M. 1991. **Los mamíferos de Chiapas**. Gobierno del Estado de Chiapas. 2da Edición. 133 pp.
- Aranda M. 2000. **Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México**. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 212 pp.
- Arzate, G. K. M. 2009. **Distribución de cinco especies de *Agave* y su relación con algunos parámetros ambientales en Metztlán, Hidalgo**. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 92 pp.
- Ávila, N. D. M. 2009. **Abundancia del jaguar (*Panthera onca*) y de sus presas en el municipio de Tamasopo, San Luis Potosí**. Tesis de maestría. Postgrado de Recursos Genéticos y Productividad Ganadería. Institución Enseñanza e Investigación en Ciencias Agrícolas. Campus Montecillo. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Edo. de México. 84 pp.
- Baghli, A., E. Engel y R. Verhagen. 2002. **Feeding habits and trophic niche overlap of two sympatric Mustelidae, the polecat *Mustela putorius* and the beech marten *Martes foina***. European Journal of Wildlife Research, **48**: 217–225.
- Bailey, D. W. y F. D. Provenza. 2008. **Mechanism determining large-herbivore distribution**. En: Prins, H. H. T., Frank van Langevelde (eds). **Resource Ecology: Spatial and Temporal Dynamics of Foraging**. pp. 7-28
- Beck, H. 2006. **A review of peccary-palm interactions and their ecological ramifications across the Neotropics**. Journal of Mammalogy, **87**: 519-530.
- Begon M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1996. **Ecology: Individuals, Populations and Communities**. 3th edition. Blackwell Science, Oxford. 1068 pp.
- Begon M., C. R. Townsend y J. L. Harper. 2006. **Ecology: From Individuals to Ecosystems**. 4th edition. Wiley-Blackwell. 752 pp.
- Bell, R.H.V. 1970. **The use of the herb layer by grazing ungulates in the Serengeti**. En: Waston, A. 1970 (ed.) **Animal populations in relation to their food resources**. Blackwell Scientific Publications. pp. 111- 124.
- Bell, R.H.V. 1971. **A grazing ecosystem in the Serengeti**. Scientific American, **225**: 86-93.
- Bello, J., Reyna, R. y Schipper, J. 2008. **Mazama temama**. In: IUCN 2013. **IUCN Red List of Threatened Species**. Version 2013.1. <www.iucnredlist.org>.

- Bello-Gutiérrez, J., R. Reyna-Hurtado y J. Wilham. 2010. **Central American red brocket deer *Mazama temama* (Kerr, 1992)**. En: J. M. B. Duarte y S. González (eds.). **Neotropical cervidology: biology and medicine of Latin American deer**. Funep, Jaboticabal, Brasil/ IUCN, Gland. pp. 166-171
- Bodmer, R. E., L. Moya y T. Fang, 1988. **Ungulates management and conservation in the peruvian amazon** *Biology Conservation*, **45**: 303-310.
- Bodmer, R. E. 1989. **Ungulate biomass in relation to feeding strategy within Amazonian forest**. *Oecologia*, **81**: 547-500.
- Bodmer, R. E. y Sowers L. K. 1993. **The Collared Peccary (*Tayassu tajacu*)**. En: William L. R. Oliver. 1993. **Status survey and conservation action plan: Pigs, Peccaries and Hippos**. IUCN. pp.7-13.
- Bolaños J. E. y E. J. Naranjo. 2001. **Abundancia, Densidad y Distribución de Las Poblaciones De Ungulados en la Cuenca del Río Lacantún, Chiapas, México**. *Revista Mexicana de Mastozoología*, **5**:45-57.
- Cáceres, C. Nilton y Arielli F. Machado. 2013. **Spatial, Dietary and Temporal Niche Dimensions in Ecological Segregation of Two Sympatric, Congeneric Marsupial Species**. *The Open Ecology Journal*, **6**: 10-23
- Carazo, S. J. 2009. **Cambios en las poblaciones de jaguares (*Panthera onca*), sus presas potenciales y manigordos (*Leopardus pardalis*), en dos periodos de tiempo sujetos a diferentes esfuerzos de control de cacería en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica**. Tesis de maestría. Universidad Nacional. Heredia. Costa Rica. 74 pp.
- Castellanos, A., Foerester, C., Lizcano, D.J., Naranjo, E., Cruz-Aldan, E., Lira-Torres, I., Samudio, R., Matola, S., Schipper, J. y Gonzalez-Maya. J. 2008. ***Tapirus bairdii***. In: IUCN 2013. **IUCN Red List of Threatened Species**. Version 2013.1. <www.iucnredlist.org>.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 2000. **Guía de campo de los mamíferos de la costa de Jalisco, México**. Fundación Ecológica de Cuixmala, A. C. Instituto de Ecología e Instituto de Biología, UNAM. México, D.F. 502 pp.
- Chapman, N.G., Claydon, K., Claydon, M., Forde, P.G. y Harris, S. 1993. **Sympatric populations of muntjac (*Muntiacus reevesi*) and roe deer (*Capreolus capreolus*): a comparative analysis of their ranging behaviour, social organization and activity**. *Journal of Zoology*, **229**: 623-640.

- Chiang, Po-Jen, K. Jai-Chyi Pei, M. R. Vaughan y Ching-Feng Li. 2012. **Niche Relationships of Carnivores in a Subtropical Primary Forest in Southern Taiwan**. *Zoological Studies*, **51**: 500-511
- Corbalán V. y Ojeda R. 2004. **Spatial and temporal organisation of small mammal communities in the Monte desert, Argentina**. *Mammalia*, **68**: 5-14.
- Cruz, M. P. 2012. **Densidad, uso del hábitat y patrones de actividad diaria del tapir (*Tapirus terrestris*) en el Corredor Verde de Misiones, Argentina**. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Departamento de Ecología, Genética y Evolución. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires, Argentina. 63 pp.
- Dolédec S., Olivier J.M., y Statzner B. 2000. **Accurate description of the abundance of taxa and their biological traits in stream invertebrate communities: Effects of taxonomic and spatial resolution**. *Achiv für Hydrobiologie*, **148**: 25-43.
- Eisenberg, J. 1989. **Mammals of the neotropics: The Northwest Neotropics**. Vol.1. The University of Chicago. Chicago, Estados Unidos. 449 pp.
- Eisenberg, J.F. 1997. **Introduction**. Pp. 1-2 in D.M. Brooks, R.E. Bodmer, and S. Matola (eds.). **Tapirs: status survey and conservation action plan**. IUCN/SSC Tapir Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, U.K. 164 pp.
- Espinoza, A. Anzures y E., Cruz E. 1998. **Mamíferos de la Reserva De La Biosfera El Triunfo, Chiapas**. *Revista Mexicana de Mastozoología*, **3**: 79-94.
- Estrada, C. G. 2006. **Dieta, uso de hábitat y patrones de actividad del puma (puma concolor) y el jaguar (panthera onca) en la selva Maya**. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias Químicas y Farmacia. Universidad de San Carlos de Guatemala. Guatemala. 47 pp.
- Foerster, C. R. y C. Vaughan. 2002. **Home Range, Habitat Use, and Activity of Baird's Tapir in Costa Rica**. *Biotropica*, **34**: 423-437.
- Fragoso J. M. 1991. **The effect of selective logging on Baird's Tapir**. En: Mares M. A., D. J. Schmidly. **Latin American Mammalogy: History, Biodiversity, and Conservation**. Oklahoma Museum of Natural History. University of Oklahoma Press, USA. pp. 295-304.
- Fragoso J. M. 1998. **Home Range and Movement Patterns of White-lipped Peccary (*Tayassu pecari*) Herds in the Northern Brazilian Amazon**. *Biotropica*, **30**: 458-469.
- Fragoso J. M. y J. M. Huffman. 2000. **Seed-dispersal and seedling recruitment patterns by the last Neotropical megafaunal element in Amazonia, the tapir**. *Journal of Tropical Ecology*, **16**: 369-385.

- Fragoso J. M. V., K. Silvius, J. A. Correa. 2003. **Long-distance seed dispersal by tapirs increases seed survival and aggregates tropical trees**. *Ecology*, **84**: 1998–2006.
- Gallina, Sonia. 2005. Temazate: En: Ceballos, G. y G. Oliva. 2005. **Los mamíferos silvestres de México**. CONABIO – Fondo de Cultura Económica, México D.F., pp. 512-513.
- Geist, V. (1998) **Deer of the World, Their Evolution, Behavior and Ecology**. Stackpole Books. Pennsylvania. 421 pp.
- Gómez, H., R. B. Wallace, G. Ayala, y R. Tejada. 2005. **Dry season activity periods of some Amazonian mammals**. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **40**: 91-95.
- Gongora, J., Reyna-Hurtado, R., Beck, H., Taber, A., Altrichter, M. y Keuroghlian, A. 2011. **Pecari tajacu**. In: IUCN 2013. **IUCN Red List of Threatened Species**. Version 2013.1. <www.iucnredlist.org>.
- González, R. M. 2006. **Los ungulados de la Reserva Ecológica el Edén, Quintana Roo, México: Un estudio sobre la densidad y distribución de *Odocoileus virginianus yucatanensis*, *Mazama* spp. y *Pecari tajacu yucatanensis***. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz, México. 81 pp.
- González, R. M., S. Gallina, S. Mandujano y M. Weber. 2008. **Densidad y distribución de ungulados silvestres en la reserva ecológica El Edén, Quintana Roo, México**. *Acta Zoológica Mexicana*, **24**: 73-93.
- Gordon, C. E. 2000. **The coexistence of species**. *Revista Chilena de Historia Natural*, **73**: 175–198.
- Gwyne, M. D. y R. H. V. Bell. 1968. **Selection of vegetation components by grazing ungulates in the Serengeti National Park**. *Nature*, **220**: 390-393.
- Guzmán, A. D. 2012. **Comparación de algunos R² como medidas de bondad de ajuste en modelos lineales mixtos**. Tesis de maestría. Facultad Ciencias, Escuela de Estadística Universidad Nacional de Colombia. Medellín, Colombia. 58 pp.
- Harmsen, J. Bart, Rebecca J. Foster, Scott C. Silver, Linde E. T. Ostro, y C. Patrick Doncaster. 2009. **Spatial and temporal interactions of sympatric jaguars (*panthera onca*) and pumas (*puma concolor*) in a neotropical forest**. *Journal of Mammalogy*, **90**:612–620.
- Hon, J. y S. Shibata. 2013. **Temporal Partitioning by Animals Visiting Salt Licks**. *International Journal of Environmental Science and Development*, **4**: 44-48.
- Hutchinson, G.E. 1957. **Concluding remarks**. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, **22**: 415–427.

- INE / SEMARNAP. 1999. **Programa de Manejo de la Reserva de La Biósfera El Triunfo, México.** INE– SEMARNAP. México D.F. 107 pp.
- INEGI 2010. **Principales resultados del censo de población y vivienda 2010: Chiapas.** Instituto Nacional de Estadística y Geografía, México.
- IUCN 2013. **IUCN Red List of Threatened Species.** Version 2013.1. <www.iucnredlist.org>.
- Jiménez, C. F., H. Quintana, V. Pacheco, D. Melton, J. Torrealva y G. Tello. 2010. **Camera trap survey of medium and large mammals in a montane rainforest of northern Peru.** Revista Peruana de Biología, **17**: 191-196.
- Jorge W. y K. Benirschke. 1977. **Centromeric heterochromatin and G-banding of the red brocket deer. Mazama Americana temama (Cervoidea, Artiodactyla) with a probable non Robertsonian translocation.** Cytologia, **42**: 711-721.
- Karanth, K. U. y M. E. Sunquist. 1995. **Prey selection by tiger, leopard and dhole in tropical forests.** Journal of Animal Ecology, **64**: 439-450.
- Kay, S. and Du Croz, T., 2008. **Sun Times.** Version 7.1. <http://www.aptl72.dsl.pipex.com/suntimes.htm>
- Krebs, C.J. 1999. **Ecological Methodology**, 2nd ed. Addison-Wesley Educational Publishers, Inc. 620 pp.
- Kronfeld-Schor, N. y T. Dayan. 2003. **Partitioning Of Time As An Ecological.** Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, **34**:153–81
- Lanszki J., S. Körmedi, C. Hancz y A. Zalewski. 1999: **Feeding habits and tropic niche overlap in a Carnivora community of Hungary.** Acta Theriologica. **44**: 429–442.
- Latham, J. 1999. **Interspecific interactions of ungulates in European forests: an overview.** Forest Ecology and Management, **120**: 13-21.
- Lima, S.L y Dill L.M. 1990. **Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus.** Canadian Journal of Zoology. **68**: 619–40
- Lira-Torres, I. y E. J. Naranjo. 2003. **Abundancia, preferencia de habitat e impacto del ecoturismo sobre el puma y dos de sus presas en la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas, México.** Revista Mexicana de Mastozoología, **7**: 20-39.
- Lira-Torres, I. y M. Briones-Salas. 2012. **Abundancia relativa y patrones de actividad de los mamíferos de los Chimalapas, Oaxaca, México.** Acta Zoológica Mexicana, **28**: 566-585.

- Lira, T. I., E. J. Naranjo, D. M. Güiris y Cruz E. 2004. **Ecología de Tapirus bairdii (perissodactyla: tapiridae) en la Reserva de la Biosfera El Triunfo (polígono D), Chiapas, México.** Acta Zoológica Mexicana, **20**: 1-21.
- Looijen, R. C. 2000. **Holism and reductionism in biology and ecology. The mutual dependence of higher and lower level research programmes.** Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Lund U. (S-plus original) and Agostinelli C. (R port). 2012. **CircStats: Circular Statistics, from "Topics in circular Statistics" (2001).** R package version 0.2-4. <http://CRAN.R-project.org/package=CircStats>
- Maestre, F.T. 2006. **Análisis y modelización de datos espacialmente explícitos en Ecología.** Ecosistemas, **15**: 1-6.
- Maffei, L., E. Cuellar y A. Noss. 2002. **Uso de trampas-cámara para la evaluación de mamíferos en el ecotono Chaco-Chiquitanía.** Revista Boliviana de Ecología, **11**: 55-65
- Mandujano, S. 1991. **Notas sobre el pecarí de collar en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco.** En: Mem. IX Simposio sobre fauna silvestre. Universidad Nacional Autónoma de México. pp: 222-228
- Mandujano, S. y L.E. Martínez-Romero. 2002. **Pecarí de collar (Pecari tajacu sonorensis, Mearns 1897).** En: Noguera F.A., J.H. Vega, A.N. García-Aldrete y M. Quesada. Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología UNAM. México, D. F. pp. 411-415.
- Mandujano, S. 2004. **Análisis bibliográfico de los estudios de venados en México.** Acta Zoológica Mexicana, **20**: 211–251.
- Manly, B.F.J., McDonald, L. y Thomas, D.L. 1993. **Resource selection by animals: Statistical design and analysis for field studies.** Springer, U.K. 177 pp.
- March, I.J. y Á. Flamenco. 1996. **Evaluación rápida de la deforestación en las áreas naturales protegidas de Chiapas (1970-1993).** Informe para The Nature Conservancy, El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. 105 pp.
- March, J. y S. Mandujano. 2005. Pecarí de collar: En: Ceballos, G. y G. Oliva 2005. **Los mamíferos silvestres de México.** – Fondo de Cultura Económica, México D.F., pp.496-497
- March, J. y E. Naranjo. 2005. Tapir: En: Ceballos, G. y G. Oliva 2005. **Los mamíferos silvestres de México.** – Fondo de Cultura Económica, México D.F., pp.496-497

- Martínez-Romero, L. E. y S. Mandujano. 1995. **Hábitos alimentarios del pecarí de collar (Pecari tajacu) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco, México.** Acta Zoológica Mexicana, **64**: 1-20.
- Matola, S., A. D. Cuarón, and H. Rubio-Torgler. 1997. **Status and action plan of Baird's tapir (Tapirus bairdi).** En: Tapirs Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Tapir Specialist Group. Compiled by D. M. Brooks, R. E. Bodmer, and S. Matola. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. Available online at <http://www.tapirback.com/tapirgal/iucn-ssc/tsg/action97/default.htm>
- McCoy, M. B., C. S. Vaughan, M. A. Rodríguez y D. Kitchen. 1990. **Seasonal movement, home range, activity and diet of the collared peccaries (Tayassu tajacu) in Costa Rican dry-forest.** Vida Silvestre Neotropical, **2**: 6-20.
- Medellín, R. A., A.L. Gardner y J. M. Aranda. 1998. **The taxonomic status of the Yucatán brown brocket, Mazama pandora (Mammalia: Cervidae).** Proceedings of the Biological Society of Washington, **111**:1-14.
- Medici, E. P., L. Carrillo, O.L. Montenegro, P.S. Miller, F. Carbonell, O. Chassot, E. Cruz-Aldán, M. García, N. Estrada-Andino, A.H. Shoemaker y A. Mendoza. 2006. **Taller de Conservación de la Danta Centroamericana: Reporte Final.** IUCN/SSC Tapir Specialist Group (TSG) & IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group (CBSG), Apple Valley, MN, USA. 176 pp.
- Mendoza, E. y J. P. Carbajal. 2011. **Avances y perspectivas para la conservación del tapir centroamericano en México.** CONABIO. Biodiversitas, **99**: 12-16
- Mendoza, E., T. L. Fuller, H. A. Thomassen, W. Buermann, D. Ramírez-Mejía y T. B. Smith. 2013. **A preliminary assessment of the effectiveness of the Mesoamerican Biological Corridor for protecting potential Baird's tapir (Tapirus bairdii) habitat in southern Mexico.** Integrative Zoology, **8**: 35–47.
- Milesi, F. A. y J. Lopez. 2005. **El concepto de nicho en Ecología aplicada: del nicho al hecho hay mucho trecho.** Ecología Austral, **15**:131-148.
- Mishra C., S. E. Van Wieren, I. M. A. Heitkönig y H. H. T. Prins. 2002. **A theoretical analysis of competitive exclusion in a Trans-Himalayan large-herbivore assemblage.** Animal Conservation, **5**: 251–258.
- Monroy-Vilchis, O., M. M. Zarco-González, C. Rodríguez-Soto, L. Soria-Díaz y V. Urios. 2011. **Fototrampeo de mamíferos en la Sierra Nanchititla, México: abundancia relativa y patrón de actividad.** Revista de Biología Tropical, **59**: 373-383.

- Muench, C. 2001. **Patrones de uso del hábitat del Tapir (*Tapirus bairdii*) en dos localidades de la Selva Lacandona, Chiapas.** Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México. 67 pp.
- Naranjo, E.J. 1995a. **Abundancia y uso de hábitat del tapir (*Tapirus bairdii*) en un bosque tropical húmedo de Costa Rica.** Vida Silvestre Neotropical, **4**:20-31.
- Naranjo, E.J. 1995b. **Hábitos de alimentación del tapir (*Tapirus bairdii*) en un bosque lluvioso tropical de Costa Rica.** Vida Silvestre Neotropical, **4**:32-37
- Naranjo, E. J. 2001. **El tapir en México.** Biodiversitas, **36**: 9-11.
- Naranjo, E.J. 2002. **Population ecology and conservation of ungulates in the Lacandon Forest, Mexico.** Ph.D. Dissertation, University of Florida, Gainesville, FL, USA. 160 pp.
- Naranjo E. J. 2009. **Ecology and Conservation of Baird's tapir in Mexico.** Tropical Conservation Science, **2**:140-158.
- Naranjo, E. J. y E. Cruz. 1998. **Ecología del tapir (*Tapirus bairdii*) en la Reserva de la Biosfera La Sepultura, Chiapas, México.** Acta Zoológica Mexicana, **73**: 111-125.
- Naranjo, E.J. y C. Vaughan. 2000. **Ampliación altitudinal del tapir centroamericano (*Tapirus bairdii*).** Revista de Biología Tropical, **48**:724.
- Naranjo, E. J. y R. E. Bodmer. 2002. **Population ecology and conservation of baird's tapir (*Tapirus bairdii*) in the Lacandon forest, Mexico.** Tapir Specialist Group, **11**: 25-33
- Naranjo, E.J. y R.E. Bodmer. 2007. **Source-sink systems of hunted ungulates in the Lacandon Forest, Mexico.** Biological Conservation, **138**: 412 - 420.
- Neu, C.W., Byers, C.R. y J.M. Peek. 1974. **A technique for analysis of utilization-availability data.** Journal Wildlife Management, **38**: 541-545.
- Noss, A. y E. Cuéllar. 2000. **Índices de abundancia para fauna terrestre en el Chaco boliviano: huellas en parcelas y en brechas barridas.** En: E Cabrera, C Mercolli, y R Resquin. **Manejo de fauna silvestre en Amazonía y Latinoamérica.** CITES (Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres) Paraguay, Fundación Moises Bertoni, University of Florida, Asunción, Paraguay. pp. 73-82
- Oksanen J., F. Guillaume Blanchet, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin L. Simpson, Peter Solymos, M. Henry H. Stevens and Helene Wagner (2013). **Vegan: Community Ecology Package.** R package version 2.0-8. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Oriana - Copyright © 1994-2011 Kovach Computing Services. All Rights Reserved.

- Palacios, M. G. 2005. **Hábitos Alimentarios de Panthera onca Linnaeus (1758) y Puma concolor Linnaeus (1771) en la Sierra Madre de Chiapas, México.** Tesis Licenciatura Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Chiapas, México.
- Pérez-Cortez S. y R. Reyna-Hurtado. 2008. **La dieta de los pecaríes (Pecari tajacu y Tayassu pecari) en la región de Calakmul, Campeche, México.** Revista Mexicana de Mastozoología, **12**:17-42.
- Pérez-Cortéz,, S. y E. S. Matus. 2010. **El tapir Tapirus bairdii en la región sureste del Área de Protección de Flora y Fauna Bala'an Ka'ax, Quintana Roo, México.** Therya, **1**: 137-144.
- Pérez-Cortéz, S., P. L. Enríquez, D. Sima-Panti, R. Reyna-Hurtado, y E. J. Naranjo. 2012. **Influencia de la disponibilidad de agua en la presencia y abundancia de Tapirus bairdii en la selva de Calakmul, Campeche, México.** Revista Mexicana de Biodiversidad, **83**: 753-761.
- Pianka, E. R. 1974. **Niche overlap and diffuse competition.** Proc. Nat. Acad Sci. **71**: 2141-2145. (Reprinted in 1975 in R. H. Whittaker and S. A. Levin (eds.) Niche: theory and application, Benchmark Papers in Ecology. Dowden, Hutchinson and Ross.).
- Pinheiro Jose, Douglas Bates, Saikat DebRoy, Deepayan Sarkar and the R Development Core Team (2013). **nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.** R package version 3.1-109.
- Prins, H. H. T. 2000. **Competition between Wildlife and Livestock in Africa.** En: Prins H. H. T, Grootenhuis JG, Dolan TT, editors. **Wildlife conservation by sustainable use.** Boston: Kluwer Academic Publishers. pp. 51–80.
- Prins, H. H. T., W. F. de Boer¹, H. van Oeveren, A. Correia, J. Mafuca y H. Olf. 2006. **Coexistence and niche segregation of three small bovid species in southern Mozambique.** Journal Compilation, East African Wild Life Society, **44**: 186–198.
- Prins, H.H.T., A.M.H. Brunsting y W. F. De Boer. 2008. **Comments on “structuring herbivore communities: the role of habitat and diet”.** En: Prins H.H.T., van Langevelde F. (eds.), **Resource Ecology: Spatial and Temporal.** Dynamics of Foraging. pp. 263-266.
- Putman, R.J. 1996. **Competition and Resource Partitioning in Temperate Ungulate Assemblies.** Volume 3 of Wildlife Ecology and Behaviour Series. 1ra ed. Publisher Springer. 131 pp.
- Quinto, F. 1994. **Estudio sobre la Distribución y Abundancia del Jabalí de Collar en Ejidros Forestales de Quintana Roo.** En: Memorias del XII Simposio sobre Fauna

- Silvestre. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Nacional Autónoma de México.
- R Core Team (2013). **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Reyna-Hurtado R. y G. W. Tanner. 2005. **Habitat Preferences of Ungulates in Hunted and Nonhunted Areas in the Calakmul Forest, Campeche, Mexico**. *Biotropica*, **37**: 676–685
- Roberts, C. W., B. L. Pierce, A. W. Braden, R. R. Lopez, N. J. Silvy, P. A. Frank, y D. Ransom Jr. 2006. **Comparison of camera and road survey estimates for white-tailed deer**. *Journal of Wildlife Management*, **70**: 263–267.
- Salsamendi E., I. Garin, I. Arostegui, U. Goiti y J. Aihartza. 2012. **What mechanism of niche segregation allows the coexistence of sympatric sibling rhinolophid bats?** *Frontiers in Zoology*, **9**: 1-12.
- Santoyo-Brito, E. y J. A. Lemos-Espinal. 2010. **Reparto de recursos de los gremios de lagartijas en el cañón de Chínipas, Chihuahua, México**. *Acta Zoológica Mexicana*, **26**: 435-450.
- Schoener, T. W. 1974. **Resource partitioning in ecological communities**. *Science*, **185**: 27-39.
- Scognamillo, D., I. E. Maxit, M. Sunquist y J. Polisar. 2003. **Coexistence of jaguar (Panthera onca) and puma (Puma concolor) in a mosaic landscape in the Venezuelan Llanos**. *Journal of Zoology*, **259**:269–279.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2009. **Programa de Acción para la Conservación de la Especie: Tapir Centroamericano (Tapirus bairdii)**. https://docs.google.com/viewer?a=v&pid=explorer&chrome=true&srcid=0B4QXYW6LBy%20LUMWYyMTYzMzctMGI0Mi00NGQwLThiZWUtOTBkZjM4ODA1OGMz&hl=en_US
- Shrestha, R. y P. Wegge. 2008. **Wild sheep and livestock in Nepal Trans-Himalaya: coexistence or competition?** *Environmental Conservation*, **35**: 125–136.
- Sicilia G. M. 2011. **Ecología y comportamiento de ungulados en simpatría en un ambiente mediterráneo: interacciones entre especies nativas y exóticas de interés cinegético**. Tesis doctorado. Instituto de Investigación en Recursos Cinegéticos. Departamento de Ciencia y Tecnología Agroforestal. Universidad de Castilla-La Mancha. Castilla-La Mancha, España. 208 pp.
- Sowls L. K. 1997. **Javelinas and Other Peccaries: Their Biology, Management, and Use**. 2a. ed. Texas A&M University Press, U.S.A. 325 pp

- StatSoft, Inc. (2004). **STATISTICA** (data analysis software system), version 7. www.statsoft.com.
- Stewart, K.M, Bowyer, R.T., Kie, J.G., Cimon, N.J. y Johnson, B.K. 2002. **Temporospatial distributions of elk, mule deer, and cattle: resource partitioning and competitive displacement**. *Journal of Mammalogy*, **83**: 229-244.
- Tobler, M.W. (2008) **The ecology of the lowland tapir in Madre de Dios, Peru: using new technologies to study large rainforest mammals**. PhD thesis, Texas A&M University.
- Tobler, M.W., Carrillo-Percestequi SE, Powell G. 2009. **Habitat use, activity patterns and use of mineral licks by five species of ungulate in south eastern of Peru**. *Journal of Tropical Ecology*, **25**: 261-270
- Tobler, M. W. 2013. **Camera Base**. Microsoft Office Access. Ver. 1.6 USA. <http://www.atrium-biodiversity.org/tools/camerabase/>
- Van De Koppel J. y H.H.T. Prins. 1998. **The importance of herbivore interactions for the dynamics of African savanna woodlands: an hypothesis**. *Journal of Tropical Ecology*, **14**: 565–576.
- Van Schalk, C.P. y M. Griffiths. 1996. **Activity periods of Indonesian rain forest mammals**. *Biotropica*, **28**:105–12
- Villa, R. B. y F.A. Cervantes. 2003. **Los mamíferos de México**. Instituto de Biología y grupo. Editorial Iberoamérica. México D.F. 140 pp.
- Villarreal O. A., I. R. Cortes, F. Guevara, J. Franco, L.E. Campos, J.C. Castillo, T. Barrera, G. Guevara. 2006. **Alimentación del Venado Cola Blanca (*Odocoileus virginianus*) en la Mixteca Poblana, México**. IV Congreso Latinoamericano de Agroforestería para la Producción Pecuaria Sostenible.
- Villarreal-Espino-Barros, O.A., L.E. Campos, T.A. Castillo, I. Cortes, F.X. Plata y G.D. Mendoza. 2008. **Composición botánica de la dieta del venado temazate rojo (*Mazama temama*), en la sierra nororiental del estado de Puebla**. *Universidad y Ciencia*, **24**: 183-188.
- Voeten M. M. y H. H.T. Prins. 1999. **Resource partitioning between sympatric wild and domestic herbivores in the Tarangire region of Tanzania**. *Oecologia*, **120**:287-294
- Weber, M. y González, S. 2003. **Latin America deer diversity and conservation: A review of status and distribution**. *Ecoscience*, **10**:443-454.

- Weber, M. 2005. **Ecology and conservation of sympatric tropical deer populations in the Greater Calakmul Region, Mexico.** School of Biological and Biomedical Sciences Ph.Sc. dissertation. University of Durham. Durham, United Kingdom. 245 pp.
- Zabala, J., I. Zuberogoitia y J. A. Martínez. 2009. **Testing for niche segregation between two abundant carnivores using presence-only data.** *Folia Zoologica*, **58**: 385–395.
- Zamora R., P. García-Fayos y L. Gómez-Aparicio. 2004. **Las interacciones planta-planta y planta animal en el contexto de la sucesión ecológica.** En: Valladares, F. 2004. **Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante.** Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. pp. 371-393.
- Zar, J. H. 1998. **Biostatistical Analysis.** 4th Edition. Pearson Prentice-Hall, Upper Saddle River, N.J. 929 pp.

11. APENDICES

Apéndice 1. Familias de plantas consumidas por las tres especies de estudio en México.

Familia	Especies de estudio		
	<i>Tapirus bairdii</i> ¹	<i>Mazama temama</i> ²	<i>Pecarí tajacu</i> ³
<i>Acanthaceae</i>	X	X	
<i>Actinidiaceae</i>	X	X	
<i>Araceae</i>	X	X	X
<i>Araliaceae</i>	X	X	
<i>Arecaceae</i>	X	X	X
<i>Aspleniaceae</i>		X	
<i>Asteraceae</i>	X	X	
<i>Begoniaceae</i>	X		
<i>Blechnaceae</i>		X	
<i>Boraginaceae</i>			X
<i>Caesalpinaceae</i>			X
<i>Campanulaceae</i>		X	
<i>Capparidaceae</i>			X
<i>Celastraceae</i>			X
<i>Clethraceae</i>	X		
<i>Clidemia</i>		X	
<i>Convolvulaceae</i>			X
<i>Cornaceae</i>		X	
<i>Crataegus</i>		X	
<i>Curcubitaceae</i>	X	X	X
<i>Cyathea</i>		X	
<i>Cyatheaceae</i>		X	
<i>Dalia</i>		X	
<i>Dennstaetiaceae</i>		X	
<i>Deppea</i>		X	
<i>Ebenaceae</i>			X
<i>Ephorbiaceae</i>			X
<i>Fabaceae</i>		X	
<i>Fagaceae</i>	X	X	
<i>Gesneriaceae</i>	X		

Apéndice 1. Continuación...

Familia	Especies de estudio		
	<i>Tapirus bairdii</i> ¹	<i>Mazama temama</i> ²	<i>Pecarí tajacu</i> ³
<i>Gramineaceae</i>		X	
<i>Laboiaceae</i>		X	
<i>Lacstemataceae</i>		X	
<i>Lauraceae</i>	X		
<i>Leguminosae</i>		X	X
<i>Lophosoriaceae</i>		X	
<i>Marattiaceae</i>		X	
<i>Melastomateaceae</i>	X	X	
<i>Miconia</i>		X	
<i>Mimosaceae</i>			X
<i>Moraceae</i>	X		X
<i>Myrsinaceae</i>	X	X	
<i>Nymphaeaceae</i>			X
<i>Oreopanax</i>		X	
<i>Orquidaceae</i>			X
<i>Orticaceae</i>		X	
<i>Osmundaceae</i>		X	
<i>Papaveraceae</i>	X		
<i>Passifloraceae</i>			X
<i>Phytolaccaceae</i>	X		
<i>Pinaceae</i>	X		
<i>Piperaceae</i>		X	X
<i>Poaceae</i>	X	X	
<i>Quercus</i>		X	
<i>Rapanea</i>		X	
<i>Rosaceae</i>		X	
<i>Rubiaceae</i>	X	X	
<i>Rubus</i>		X	
<i>Rutaceae</i>		X	
<i>Salviniaceae</i>			X
<i>Sapindaceae</i>			X
<i>Sapotaceae</i>			X
<i>Saurauiceae</i>	X		
<i>Scrophulariaceae</i>	X		
<i>Smilacaceae</i>	X		
<i>Solanaceae</i>	X	X	

Apéndice 1. Continuación...

Familia	Especies de estudio		
	<i>Tapirus bairdii</i> ¹	<i>Mazama temama</i> ²	<i>Pecarí tajacu</i> ³
<i>Symplocaceae</i>	X		
<i>Tiliaceae</i>	X		
<i>Ulmaceae</i>		X	
<i>Urtiaceae</i>		X	
<i>Verbenaceae</i>			X
<i>Violaceae</i>			X
<i>Vitaceae</i>		X	

Fuentes: 1) Lira *et al.*, 2004, 2) Villareal *et al.*, 2008, 3) Pérez-Cortez *et al.*, 2008.

Apéndice 2. Estadístico calculado para generar histogramas circulares, estadística descriptiva, prueba de Rayleigh y de U^2 de Watson.

En general podemos convertir x unidad de tiempo a una dirección angular (a , en grados), donde x se ha medido en una escala circular que tiene k unidades de tiempo en el ciclo completo (Zar 1999):

$$a = \frac{(360^\circ)(X)}{k}$$

Donde, $k= 24$ horas y $x=$ hora del día a ser transformada. Para describir la distribución circular se calculó el vector medio designado por 2 propiedades su longitud (r) y su dirección (el ángulo medio, μ) utilizando las formulas dispuestas por Zar (1999), donde:

$$r = \sqrt{x^{-2} + y^{-2}}$$

$$\bar{x} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \sin(\alpha_i) = \frac{1}{n} [\sin(\alpha_1) + \sin(\alpha_2) + \sin(\alpha_n)]$$

$$\bar{y} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \cos(\alpha_i) = \frac{1}{n} [\cos(\alpha_1) + \cos(\alpha_2) + \cos(\alpha_n)]$$

En el que n es el número de observaciones, α_i es la i -ésima observación o azimut. El valor resultante de r (longitud) estará en el intervalo de 0 a 1; un valor de r mayor (más cercano a 1) indica que las observaciones se agrupan más estrechamente alrededor de la media y siguen una sola dirección. Si los datos están distribuidos al azar, entonces r será pequeña (cerca de 0). La concentración (κ) es un parámetro específico para la distribución von Mises y

mide la salida de la distribución a partir de un círculo perfecto (o una distribución uniforme) (Zar1999; Kovach 2012).

El valor del ángulo medio, μ , se calculó con las siguientes ecuaciones:

$$\sin(\mu) = \frac{\bar{x}}{r} \rightarrow \mu = \sin^{-1}\left(\frac{\bar{x}}{r}\right) \quad Y \quad \cos(\mu) = \frac{\bar{y}}{r} \rightarrow \mu = \cos^{-1}\left(\frac{\bar{y}}{r}\right)$$

Sólo hay una única solución entre 0 y 359 que satisface ambas ecuaciones. El ángulo correcto puede determinarse mirando si x es positivo (+) o negativo (-) utilizando esta ecuación:

$$\begin{aligned} X \\ + \quad \Theta &= \cos^{-1}\left(\frac{\bar{y}}{r}\right) \\ - \quad \Theta &= 360 - \cos^{-1}\left(\frac{\bar{y}}{r}\right) \end{aligned}$$

Varianza se calculó a partir de la longitud del vector medio a través de una simple fórmula: $V = 1 - r$; la desviación estándar se calculó a continuación por $S = (-2 \ln(r))^{1/2}$. El resultado S, que es en radianes, se convirtió entonces a grados multiplicando por $180 / \pi$ (Mardia 1972: 24) (Zar 1999).

El valor crítico, Z, para la prueba de Rayleigh se calcula simplemente utilizando la siguiente fórmula:

$$Z = nr^2$$

Donde n es el número de observaciones y r es la longitud del vector medio. Un valor más grande que resulta de Z significa una mayor concentración de los datos alrededor de la media, y por tanto, menos probabilidad de que los datos sean distribuidos de manera uniforme. El cálculo de la probabilidad se realizó siguiendo las ecuaciones de Fisher (1993):

$$p \approx \exp(-z) = \exp(-nr^2)$$

Una probabilidad de menor a su nivel de significación elegido (0.05) indica que los datos no se distribuyen uniformemente y que muestran evidencia de una dirección preferida, la dirección media preferida es indeterminada.

La prueba estadística U^2 de Watson fue calculada como:

$$U^2 = \frac{n_1 n_2}{N^2} \left[\sum_{k=1}^N d_k^2 - \frac{\left(\sum_{k=1}^N d_k \right)^2}{N} \right]$$

El número total de datos es $N = n_1 + n_2$. Las frecuencias relativas acumuladas de las observaciones de la muestra 1 es i/n_1 y la de la muestra 2 es j/n_2 , entonces definimos valores de d_k (donde k va desde 1 a N) como las diferencias entre las dos distribuciones de frecuencias relativas acumuladas.

Apéndice 3. Lectura de datos, ajuste y cálculos estadísticos del modelo lineal de efectos mixtos.

Se cargó la base de datos dispuesta sobre tres columnas (ESPECIE, HORAS, REGISTRO) y se transformaron los datos en unidades de tiempo a una dirección angular en radianes:

```
> HORAS <- HORAS *15
> library(CircStats)
> HR <- cos (rad (HORAS))
```

Utilizando el paquete ‘nlme’ (Pinheiro *et al.* 2013) y la función ‘lme’ se creó y ajustó el modelo MLEM y se guardó en un vector (M) para así poder usar las funciones ‘plot’, ‘anova’ y ‘summary’, el modelo considera que la probabilidad de tener registros de las especies de estudio se encuentran relacionadas linealmente con la hora del día:

```
> M <- lme ((REGISTROS) ~ HR * ESPECIE, random = ~1|HR/ESPECIE, weights =
varComb(varExp(), varFixed(~HR)), cor= corCompSymm(form=~1|HR/ESPECIE))
```

Donde:

lme, es la función del Modelo Lineal de Efectos Mixtos.

random, es al factor (s) aleatorio del modelo con las especificaciones: ~1 (1, es el promedio general de los datos) indica que cuantifique la variación de la constante causada por las diferencias entre los niveles del factor de los efectos aleatorios; después una barra vertical | que significa “dada la siguiente distribución de las variables aleatorias, en este caso 2 factores aleatorios “HR anidado dentro de ESPECIE”.

weights, describe la estructura de la heterocedasticidad (varianza) dentro del grupo, *varComb()*, es una función de combinación de dos funciones de varianza para este caso

representadas por *varExp()* y *varfixed()*. La primera denota la varianza de la covariable fijada de forma exponencial el valor de default es 0 propio para una varianza constante igual a 1 y la segunda permite que la varianza de alguna covariable permanezca fija.

cor, describe el cálculo de la correlación dentro del grupo y *corCompSymm* es una función que representa una correlación uniforme.

Enseguida haciendo uso de la función '*plot*' (), se realizó una grafica de dispersión o distribución de los residuales para comprobar el supuesto de homocedasticidad (variación de los residuales).

```
> plot (M)
```

Se aplico la función '*anova*', a la devianza de los residuales del modelo y se seleccionó anova de tipo "marginal" o de suma de cuadrados tipo 3, propia para modelos restringidos, con el siguiente código:

```
> anova (M, type = "marginal")
```

Con la función '*summary*' () se calcula el valor estimado de las betas (β) de los interceptos y pendientes, con sus respectivos errores estándar, grados de libertad y pruebas de t:

```
>summary (M)
```

Enseguida se realizó una matriz de 0 y 1 que representan a los interceptos y pendientes de las variables (β) seleccionadas, mismas que se asignaron a nuevos vectores (vectores de ponderación):


```
#INTERCEPTOS#
```

```
PE <- c(1, 0, 0, 0, 0, 0)
```

```
TA <- c(1, 0, 1, 0, 0, 0)
```

```
VE <- c(1, 0, 0, 1, 0, 0)
```

```
#PENDIENTES#
```

```
PE. H <- c(0, 1, 0, 0, 0, 0)
```

```
TA. H <- c(0, 1, 0, 0, 1, 0)
```

```
VE. H <- c(0, 1, 0, 0, 0, 1)
```

Se sacaron las diferencias entre las medias de las betas con la función *'estimable'* del paquete *'gmodels'* (Warnes 2005) y con la función genérica *'rbind'* se realizó la combinación del cálculo para todas las β :

```
#INTERCEPTOS#
```

```
> estimable(M, rbind(PE, TA, VE, PE. H, TA. H, VE. H))
```

```
#PENDIENTES#
```

```
> estimable(M, rbind(PE-TA, PE-VE, TA-VE, PE. H-TA. H, PE. H-VE. H, TA. H-VE. H))
```

Con ayuda del paquete *'Funciones'* (Proporcionado por el Dr. Roger Guevara, INECOL, Xalapa) se realizaron las graficas de dispersión de los puntos para cada especie, generando una secuencia de valores con la función *'seq'* y con la función *'predict'* generando predicciones para los resultados del modelo (interceptos y pendientes) y finalmente graficando una línea de los para cada dato (especie).

Apéndice 4. Análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico.

Se cargó la base de datos dispuesta sobre cuatro columnas (HORAS, TAPIR, VENADO T., PECARÍ DE C.). Con la ayuda de la biblioteca de R “vegan” (Oksanen *et al.*, 2013) y la función “metaMDS”, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) el cual considera la similitud de los registros de las especies de estudio con las horas del día:

```
> library(vegan)
> spe.nmms <- metaMDS(spe, distance="bray")
> spe.nmms
> spe.nmms$stress
```

Donde:

metaMDS, función del NMDS.

distance, índice de disimilitud utilizado (Bray-Curtis).

Finalmente para representar de manera grafica los resultados se generaron mapas utilizando la función función ‘*plot*’:

```
> windows(title="Actividad diaria")
> plot(spe.nmms, type="t", main=paste("2011 NMDS/Bray - Estrés =",
round(spe.nmms$stress, 3)))
```

Apéndice 5. Formulas para obtener la Distribución direccional y Centro medio.

La elipse de desviación estándar está dada como:

$$SDE_x = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (x_i - X)^2}{n}}$$

$$SDE_y = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (y_i - Y)^2}{n}}$$

Donde x_i y y_i son las coordenadas para el registro de la imagen i , $\{X, Y\}$ representan el centro medio para los registros y n es igual al número total de registros. El ángulo de rotación se calculo como:

$$\tan \Theta = \frac{A + B}{C}$$

$$A = \left(\sum_{i=1}^n \tilde{x}_i^2 - \sum_{i=1}^n \tilde{y}_i^2 \right)$$

$$B = \sqrt{\sum_{i=1}^n \tilde{x}_i^2 - \sum_{i=1}^n \tilde{y}_i^2 + 4 \left(\sum_{i=1}^n \tilde{x}_i^2 \tilde{y}_i^2 \right)^2}$$

$$C = 2 \sum_{i=1}^n \tilde{x}_i \tilde{y}_i$$

Donde \tilde{X}_i y \tilde{Y}_i , son las desviaciones de las coordenadas-xy a partir del centro medio.

La desviación estándar para el eje x y eje y son:

$$\sigma_x = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (\tilde{x}_i \cos \Theta - \tilde{y}_i \sin \Theta)^2}{n}}$$

$$\sigma_y = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (\tilde{x}_i \sin \Theta - \tilde{y}_i \cos \Theta)^2}{n}}$$

El Centro Medio esta dado como:

$$\bar{X} = \frac{\sum_{i=1}^n x_i}{n}, \quad \bar{Y} = \frac{\sum_{i=1}^n Y_i}{n}$$

Donde x_i y y_i son las coordenadas para el registro de la imagen i, y n es igual al número total de registros.

El Centro medio ponderado o con peso se extiende a la siguiente:

$$\bar{X}_w = \frac{\sum_{i=1}^n w_i x_i}{\sum_{i=1}^n w_i}, \quad \bar{Y}_w = \frac{\sum_{i=1}^n w_i y_i}{\sum_{i=1}^n w_i}$$

Donde w_i es el peso de la característica i (No. de registros para la estación i).

Para ambas herramientas se utilizó la distancia promedio del ámbito hogareño para cada especie como un campo de caso o Case_Field, para agrupar entidades antes del análisis y un campo de peso o Weight Field representado por el No. de registros para cada estación. Finalmente utilizando la herramienta *intersección* de ArcMap™ 10.0 se calculó el grado de superposición de las elipses.

Apéndice 6. Preferencia de hábitat.

Formula del índice de preferencia de forrajeo estandarizado (Manly *et al.* 1993):

$$\hat{B}_i = \frac{\hat{W}_i}{\sum_{i=1}^n \hat{W}_i}$$

Donde:

\hat{W}_i = Foratio ratio (proporción de forrajeo) para la especie i.

Formula de la prueba de G (Manly *et al.* 1993):

$$X^2 = 2 \sum_{i=1}^n \left[u_i \ln \left(\frac{u_i}{U p_i} \right) \right]$$

u_i = Numero de registros en el hábitat i

U = Número total de registros de uso = $\sum u_i$

X^2 = Valor de chi-cuadrada con (n-1) grados de libertad

n = Numero de categorías hábitat

□ La desviación estándar del coeficiente de selección:

Donde:

$$S_{\hat{W}_i} = \sqrt{\frac{\hat{O}_i(1 - \hat{O}_i)}{U \hat{P}_i^2}}$$

O_i = Proporción de utilización observada del hábitat i

U = Número total de registros de uso

P_i = Proporción del hábitat tipo i disponible en el área de estudio

Los límites de confianza del 95% para este índice de selección se calcularon usando la siguiente fórmula:

$$\hat{W}_i \pm Z_{\alpha} \hat{S}_{\hat{W}_i}$$

Donde Z_{α} es la desviación estándar normal (1.96 - 95%).