El Colegio de la Frontera Sur

Uso de hábitat y patrones de actividad de los pecaríes (*Tayassu pecari* y *Dicotyles crassus*) y el tapir (*Tapirella bairdii*) en la Selva Lacandona, Chiapas, México

TESIS

Presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural

Por

Fredy Alberto Falconi Briones

2017

Dedicatoria

A mi amada madre Lucy Briones, mis hermanos C. Gabriel y J. Daniel
Mi hija Frida Falconi y mi esposa Laura González.

Agradecimientos

A mi consejo tutelar por los comentarios y sugerencias que complementaron este escrito, los doctores Darío Navarrete y Rafael Reyna. Al Dr. Eduardo Naranjo, por atender las directrices del presente documento y a mis sinodales, las doctoras Paula Enríquez Rocha, Consuelo Lorenzo y Gabriela Marmolejo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca (No. 307773) otorgada para la realización de mis estudios de posgrado y al proyecto "Abundancia y uso de fauna silvestre en la Selva Lacandona Chiapas" (Fondo Ciencia Básica CONACYT 105896).

De igual manera agradezco al Dr. Manuel Spínola y al Dr. Joel Sáenz, por recibirme en la UNA de Costa Rica, y dar directrices oportunas y pertinentes que ayudaron a mejorar la calidad del escrito.

Mis más sinceros agradecimientos van dirigidos, a Cristian Kraker, mi compadre y colega, quien ha formado parte valiosa ya, de mi vida profesional y personal, al igual que al apoyo que me fue brindado por su pareja, mi amiga Elida Leyva. A Saúl Abraham Amador, de quien agradezco su apoyo a la distancia y en lo virtual, sé que la dimensión emocional entre ambos siempre es positiva, Gracias. A Sergio Rakshid, Jazmín Ramírez, quienes me acompañaron y apoyaron gustosamente en campo, al igual que Ana Peralta; fueron gratos momentos. No puede faltar mi gran amigo José Antonio Roque, quien me brindo mucho apoyo, moral, emocional y estuvo presente en momentos difíciles, no lo olvidaré nunca, gracias "Pepe".

Un especial agradecimiento a los ejidatarios de los poblados que visité , quienes me apoyaron de diversas formas e hicieron grata mi estancia en campo, entre ellas a Rubén Jiménez, guía y amigo, a su esposa Ana, Don Wenceslao del Ejido Galacia, quien me transmitió mucha información valiosa para la obtención de los datos de este trabajo en campo. De igual forma, agradezco a Rubén “el Pony” del ejido Santa Rita, futbolero, entusiasta y muy enérgico para las caminatas.

Índice

Resumen 7

Abstract 8

Introducción 9

Antecedentes 17

Área de estudio 23

Materiales y Métodos 27

Monitoreo 29

Recorrido en transectos lineales 32

Patrones de actividad temporal 33

Resultados 37

Uso de hábitat 38

Abundancia relativa 39

Variaciones en las abundancias relativas 41

Patrones de actividad 43

Discusión 46

Uso de hábitat 46

Abundancias poblacionales 50

Patrones de actividad temporal 53

Consideraciones del monitoreo 56

Conclusiones 58

Recomendaciones generales 59

Literatura citada 60

Apéndices 76

Anexo 1. Artículo 80

Resumen 80

Introducción 82

Materiales y métodos 84

Resultados 86

Discusión 87

Agradecimientos 90

Referencias 91

Resumen

En la Selva Lacandona en Chiapas, México, habitan simpátricamente tres especies de ungulados, el pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*), el pecarí de collar (*Dicotyles crassus* y el tapir centroamericano (*Tapirella bairdii*). Estos mamíferos contribuyen a mantener la dinámica, estructura y funcionamiento de los bosques tropicales por medio de interacciones tróficas y mutualistas (*i.e.,* herbivoría, dispersión y depredación de semillas, y como presas de grandes carnívoros). El objetivo general del presente estudio consistió en evaluar el uso de hábitat y patrones de actividad del tapir, el pecarí de labios blancos y el pecarí de collar en áreas adyacentes y dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas. Se estimaron la frecuencia, ocurrencia, abundancia y los patrones de actividad temporal de las tres especies en un paisaje con selva continua y en otro con selva fragmentada. Se utilizaron cámaras-trampa y recorridos en senderos en el área de estudio de febrero a noviembre de 2015 con un esfuerzo de muestreo de 8,463 días-cámara. Los resultados mostraron que las dos especies de pecaríes usaron en forma similar ambos sitios, excepto el tapir. El tapir y el pecarí de labios blancos fueron más selectivos en el uso del hábitat en comparación con los pecaríes de collar, quienes presentaron mayor tolerancia a las zonas antrópicas (*i.e.*, caminos e infraestructura urbana) y áreas con baja disponibilidad de agua. Los resultados sugieren que a mayor desarrollo de infraestructura y fragmentación de la cobertura forestal, existe una menor probabilidad de ocurrencia de tapires y pecaríes de labios blancos. Esta información es

útil como referencia para la conservación de estas especies y sus hábitats en la Selva Lacandona.

Palabras clave: Coexistencia, ungulados, partición de recursos, bosque tropical

Abstract

Three species of Neotropical ungulates occur sympatrically in the Lacandon Forest of Chiapas Mexico: Baird's tapir (*Tapirella bairdii*), the white-lipped peccary (*Tayassu pecari*), and the collared peccary (*Dicotyles crassus*). These species contribute to maintain the structure and function of the ecosystem through trophic and mutualistic interactions (herbivory, seed dispersal and seed predation, as well as being prey of large carnivores). This study analyzes habitat selection (spatial dimension), and activity patterns (temporal dimension) of these three ungulates aiming to assess their level of temporal-spatial selection in a tropical landscape. Their occurrence, frequency, activity patterns, and abundance were determined in two sites: a continuous tropical forest and a fragmented tropical forest. Data collection methods included camera-trapping and transect sampling in the southern region of Montes Azules Biosphere Reserve and surrounding localities. The study was carried out from late February through November 2015 using 45 cameras running over the course of 8,463 days. The results suggest that the three species ubiquitously used both habitat types. Nevertheless, a species-specific condition was found regarding the spatial and temporal use of the two habitats. Baird's tapir and the white-lipped peccary were more habitat-selective than the collared peccary,

and the first two species showed little attraction towards anthropogenic (*i.e.,* roads and infrastructures) and drier zones. Our findings suggest that the intensification of human development and infrastructure as well as forest cover loss lead to a lower probability of tapir and white-lipped peccary occurrence in the study area.

Key words: coexistence, ungulates, resource partition, and tropical forest.

Introducción

Actualmente muchas de las poblaciones de fauna silvestre neotropical se han reducido por las actividades humanas (Bodmer et al. 1997; Lindenmayer y Burgman 2005; Reyna-Hurtado 2009; Naranjo et al. 2015). Esta situación amenaza la supervivencia de especies y la integridad de los ecosistemas en donde habitan (Creighton 1997). Los bosques tropicales son los ecosistemas que contienen la mayor riqueza de especies del planeta, las cuales participan en una compleja red de procesos e interacciones ecológicas (Cuarón 2000; Muscarella y Fleming 2007; Challenger 2014). La Selva Lacandona de Chiapas es una región que alberga uno de los mayores remanentes de bosque tropical en México, donde coexisten numerosas especies de flora y fauna silvestre, muchas de las cuales además constituyen un recurso natural para los habitantes de las comunidades rurales (Leopold 1959; Naranjo, López-Acosta y Dírzo 2010; Nations 2010). En esta región en particular, así como en el sur del país en general, muchas especies de vertebrados tropicales están amenazadas no solo por la explotación directa a través de la cacería o captura de ejemplares (Naranjo, 2008), sino también por la pérdida de hábitat debido a la expansión de prácticas productivas no sustentables, como la ganadería extensiva y la agricultura comercial, que ocurren en el paisaje y contribuyen a la extinción

de poblaciones locales (Naranjo 2009; Tejeda-Cruz et al. 2009). Se ha demostrado que el deterioro, la fragmentación y sobre todo la pérdida de hábitat en estos bosques tropicales ha provocado la desaparición local - regional y el aislamiento de poblaciones de tapires (*Tapirella bairdii*) y pecaríes de labios blancos (*Tayassu pecari*) (Naranjo et al. 2005; Tejeda-Cruz et al. 2009). Estas dos especies junto con el pecarí de collar (*Dicotyles crassus*), habitan simpátricamente en el sur de México (Naranjo 2014). Actualmente estas dos especies de pecaríes han sido consideradas del Apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna Silvestre (CITES), que regula el comercio internacional de cualquier especie de fauna o producto derivado de ella que pudiera amenazarla (CITES 2014). El pecarí de labios blancos aparece en la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) como Vulnerable (VU) (Keuroghlian et al. 2014) y es considerada una especie con estatus en peligro de extinción en México en la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT 2010). Por su parte, el pecarí de collar es considerada de Preocupación Menor (LC), mientras que el tapir, está en Peligro de Extinción (EN) en las listas de la IUCN (IUCN 2015) y en las listas mexicanas (NOM-059-SEMARNAT-2010), además de encontrarse incluido en el Apéndice I de CITES.

Las poblaciones de tapir y pecaríes (ordenes Perissodactyla y Artiodactyla, respectivamente, denominados ungulados) tienen funciones ecológicas importantes (Eisenberg 1989; Bodmer 1991; Olmos et al. 1999). Como consumidores primarios, contribuyen en la dinámica y estructuración de los ecosistemas donde habitan por medio de la herbivoría, la dispersión, depredación de semillas y como presas de grandes carnívoros (Naranjo 2009, Reyna-Hurtado et al. 2014). Algunos autores consideran al

tapir y al pecarí de labios blancos como especies ingenieras del ecosistema por su participación e impacto en otros procesos ecosistémicos (García-Marmolejo et al. 2013), ya que generan cambios favorables en las condiciones bióticas y abióticas del lugar donde viven (Beck et al. 2010; Cruz et al. 2014; Reyna-Hurtado 2016), lo que en suma contribuye a conservar la integridad ecológica de los bosques tropicales (Naranjo 2002; García-Marmolejo et al. 2013). Por lo anterior, la presencia de tapir y de pecarí de labios blancos suele relacionarse con un estado de salud favorable de los bosques tropicales dónde habitan (Foerster y Vaughan 2002; Briceño-Méndez et al. 2014; Reyna-Hurtado 2016).

La distribución histórica del tapir era en los bosques tropicales, subtropicales y mesófilos del sur del país en altitudes de 0 a 2000 m. Sin embargo, en la actualidad esta especie se encuentra solo en algunas áreas silvestres extensas remanentes, principalmente en áreas protegidas (March y Naranjo 2005). Las poblaciones del tapir en Oaxaca y Quintana Roo no se ha estimado aún (Lira-Torres y Briones-Salas 2014; Pérez y Pérez 2015; Camarillo-Cháves et al. 2015); en algunas áreas de Chiapas, y Campeche se tiene mayor conocimiento, sin embargo, las tendencias poblacionales disminuyen y el consecuente aislamiento de las poblaciones (Naranjo 2009).

El pecarí de collar, se distribuye desde el sudoeste de Estados Unidos hasta América Central y gran parte de Sudamérica que llega al centro de Argentina y Chile (Naranjo 2002). Se ha registrado en una gran variedad de tipos de hábitat, aún en aquellos con un grado de alteración moderada (Reyna y Tanner 2005, Tejeda-Cruz et al. 2009; García-Marmolejo et al. 2013). En México, se distribuye ampliamente por el

territorio nacional, exceptuando la península de Baja California y gran parte de la altiplanicie central (March 2005); y se han logrado registros de la presencia de esta especie en el centro del país (Estado de Morelos; Reyna-Hurtado et al. 2014). Este ungulado cuenta con una mayor tolerancia a ambientes fragmentados o alterados siendo una especie de hábitos generalistas, lo que presenta mayores oportunidades para su conservación en el Neotrópico (Reyna-Hurtado et al. 2014).

El pecarí de labios blancos es una especie que ha sido escasamente estudiada en México. Considerada ahora rara en Mesoamérica, forma los grupos más grandes entre los ungulados de los bosques tropicales (>300 individuos; Mayer y Wetzel 1987). En México, la distribución histórica de este mamífero incluyó las planicies costeras cubiertas por bosques tropicales húmedos y subhúmedos del Golfo de México, Mar Caribe y Pacífico sur, incluyendo los estados de Veracruz, Tabasco, Campeche, Yucatán, Quintana Roo, Oaxaca y Chiapas (Altrichter et al. 2012). En estos últimos dos estados, los bosques mesófilos de montaña por debajo de los 2000 metros de altitud también albergaron poblaciones de pecaríes de labios blancos hasta hace algunas décadas (Naranjo 2002; March 2005; Reyna-Hurtado 2007). En la actualidad esta especie prácticamente ya no se encuentran en los estados de Tabasco, Veracruz (Uxpanapa) donde históricamente habitaban (March 2005; Reyna-Hurtado et al. 2014); mientras que en Yucatán (Dzilam) sobreviven poblaciones pequeñas y aisladas (Naranjo et al. 2015). Únicamente los estados de Campeche (Calakmul), Chiapas (Selva Lacandona), Oaxaca (Chimalapas) y Quintana Roo (Sian Ka'an) conservan poblaciones importantes de esta especie (Naranjo et al. 2015). Estudios recientes han estimado que ha desaparecido en un 84% de su área de distribución histórica en México (Altrichter et al. 2012; Reyna-

Hurtado et al. 2014), debido principalmente a la cacería intensa y la fragmentación del hábitat y cambios de uso de suelo (Naranjo y Bodmer 2007; Reyna-Hurtado y Tanner 2007).

Los procesos de fragmentación en el paisaje generan una disminución de la superficie de hábitat disponible para las especies (*i.e.,* pérdida del hábitat), transformándolo en fragmentos o parches más pequeños y aislados entre ellos, en una matriz de hábitats diferentes al original (Franklin et al. 2002; Fahrig 2003). Esto ocasiona aislamiento genético y geográfico para estas especies y otras poblaciones de fauna silvestre (*i.e*., felinos y primates) que requieren grandes extensiones de bosques tropicales para mantener poblaciones viables (Fahrig 2003; Bennet et al. 2006). La pérdida del hábitat y el aislamiento geográfico en conjunto, amenazan a los ecosistemas de manera global, lo cual contribuye a la actual "crisis de la biodiversidad" (Soulé 1985; Santos y Tellería 2006). En el sur de la Selva Lacandona, estos procesos ecológicos están siendo ocasionados principalmente por diversas actividades humanas, y contribuyen a la pérdida de biodiversidad y a la alteración de los procesos ecosistémicos de la región (Cuarón, 1997; Cayuela, 2006; Muench y Martínez-Ramos 2016) que generan cambios en la abundancia, distribución y la forma en que la fauna hace uso del hábitat (Pianka, 1983; Dirzo et al. 2014).

El hábitat representa para las especies un lugar físico donde estas encuentran la suma de recursos específicos y condiciones que necesitan, en un área de ocupación dada, para su supervivencia y reproducción (Hall et al. 1997). De lo anterior subyace una relación entre el hábitat y las especies; el hábitat es de carácter especie-especifico, es

decir, no todo hábitat satisface a toda especie, porque los componentes necesarios para la sobrevivencia y reproducción no son los mismos para todas las especies (Hall et al. 1997; Krausman, 1999; Morrison et al., 2008). Ahora bien, el uso del hábitat se refiere a la manera en que la fauna usa o consume los recursos bióticos y abióticos en su entorno (*i.e*., para la alimentación y su búsqueda, resguardo, anidación, escape, acecho, u otro rasgo de la historia de vida de determinado organismo (Krausman 1999). Los ungulados tienden a usar el hábitat en función de ciertos atributos tales como la cobertura vegetal disponible, la calidad, la abundancia y disponibilidad del recurso (*i.e*., espacio, alimento y agua) o la presencia de rutas de dispersión (Johnson 1980; Hall et al. 1997; Weber 2008; Reyna et al. 2009). Johnson (1980) argumenta que la fauna selecciona el hábitat a través de un proceso que opera a una escala espacial jerárquica, comprendida en cuatro niveles: 1) a nivel del área de distribución geográfica; 2) a nivel del área que recorre un individuo en sus actividades cotidianas en tanto busca alimento, refugio, reproducirse y cuidado de sus crías (*i.e*., de ámbito hogareño; Burt 1943); 3) a nivel de sitios específicos o de componentes específicos dentro de sus ámbitos hogareños (*i.e*., tipos de vegetación), y 4) de acuerdo a cómo aprovisionan y seleccionan los recursos disponibles en el nivel anterior (Krausman 1999; Reyna et al. 2009).

La selección del hábitat es un proceso ecológico jerárquico, que varía entre especies y regiones, e involucra una serie de decisiones conductuales innatas o aprendidas por un animal acerca de cuál hábitat podría usar este, en diferentes escalas del ambiente (Arthur et al. 1996; Weber 2008). El tapir y los pecaríes que habitan la región Lacandona viven simpátricamente y además se alimentan de los mismos frutos, tallos, y hojas (Naranjo 2014; Reyna et al., 2014), por lo que existe cierta separación en

la manera en que usan los recursos (*i.e.,* selección de los recursos), mecanismo mediante el cual se hace tolerable la coexistencia de especies. De lo contrario especies que comparten totalmente los recursos, mostrarían una fuerte competencia que podría causar la exclusión de alguna de ellas; es el llamado principio de exclusión competitiva (Gauss 1934). El uso de diversos recursos por las especies recae finalmente en la diferenciación o partición de nicho (Krebs 1994; Bagchi Goyal y Sankar 2003).

El uso de hábitat y los patrones de actividad, pueden explicarse con base en fundamentos teóricos, como la teoría del nicho ecológico la cual, conceptualmente, ocupa un lugar central en ecología. La definición del termino nicho aún no es consensuada, es arbitraría y difusa (Patten y Auble 1981; Leibold 1995). De hecho, la más popular y ampliamente aceptada históricamente hasta la actualidad es la propuesta por Hutchinson (1957) considerando al nicho como la región en un espacio n – dimensional (o *híper* volumétrico) que ocupa un organismo, al prevalecer las condiciones ambientales necesarias que le permiten sobrevivir y reproducirse (Bagchi Goyal y Sankar 2003).

El modelo multidimensional propuesto por Hutchinson (1957) es demasiado abstracto y complejo para su uso práctico y real (Mac Arthur 1969, Schoener 1983; Pianka 1983; Pulliam 2000; Chase y Leibhold 2003). El estudio del nicho en las comunidades está relacionado con factores como la diversidad, exclusión competitiva y la distribución de los organismos (Schoener 1983; Pianka 1983). Autores Como Pianka (1983) y Weber (2008) sugieren que las dimensiones necesarias para delimitar al nicho ecológico son: el espacio, la dieta y el tiempo. Por ello en el presente estudio se consideró únicamente el análisis de ocurrencia y frecuencia en los hábitats disponibles (dimensión espacial) y los

patrones de actividad (dimensión temporal) de los ungulados focales en la Selva Lacandona. No obstante, se omitió la dimensión trófica, dado que se hacía necesario el uso de técnicas más particulares de muestreo y un mayor esfuerzo para invertir en el estudio, (*i.e*., colecta y análisis de excretas). Además, que existe un nivel de información básica en la dieta de las tres especies que nos permite elaborar predicciones respecto a la dieta de las tres especies (Sowls 1997; Naranjo 2014; Reyna-Hurtado et al. 2014)

Actualmente se cuenta con información general sobre el estado de algunas poblaciones de las tres especies de ungulados en el sureste de México (March 1990; Naranjo 2014; Reyna et al. 2014). Sin embargo, se requieren estudios específicos sobre las relaciones de estos mamíferos con el medio donde habitan, incluyendo la influencia antrópica (*i.e*., cacería, fragmentación por expansión de frontera agropecuaria). Considerando que estas especies han sido cultural y socioeconómicamente importantes en la región (Berkes y Folke 1998; Reyna y Tanner 2007; Naranjo, López-Acosta y Dirzo 2010), es importante proporcionar información que ayude a identificar alguno de los patrones ecológicos y conductuales necesarios para conservar y manejar sustentablemente estas especies (Reyna-Hurtado 2009; Valdez 2014). Estimar la ocurrencia y frecuencia en los distintos tipos de hábitat, así como algunos patrones de movimientos y conductuales de estos ungulados (*i.e*., patrones de actividad y ámbito hogareño), permite proponer alternativas para disminuir conflictos con la gente en esta región y elaborar planes de conservación.

Lo anterior es particularmente importante en las Áreas Naturales Protegidas (ANP) en las cuales, entre los principales propósitos de su implementación, es mantener

la diversidad de especies, los procesos ecológicos y evolutivos (SEMARNAT, 2014). La información que se produce es de gran relevancia para generar estrategias de conservación y fortalecer planes de manejo. Además, contribuye a tener un panorama más completo sobre sus requerimientos ecológicos, las perspectivas y necesidades de conservación para estas especies y su hábitat a nivel local y regional.

Antecedentes

Los estudios sobre el uso de hábitat y de simpatría de ungulados en los bosques tropicales del sureste de México han sido escasos (Naranjo 2009; Reyna y Tanner 2005, 2007; Tejeda et al. 2009). Ninguno de estos estudios han abordado con suficiente profundidad aspectos de selección y partición de recursos. La mayoría de los trabajos en la región de la Selva Lacandona se han centrado en recopilaciones de datos generales sobre la composición faunística; por ejemplo, destacan los estudios mastofaunísticos de Leopold (1959, 1977), Burnett y Lyman (1957) y el de Álvarez del Toro (1977). Hasta hace no más de dos décadas se han efectuado estudios más rigurosos y robustos, respecto a la mastofauna de la Selva Lacandona (Medellín et al. 1986); por ejemplo, los estudios de Naranjo (1998) en la cuenca del río Lacantún y Cruz-Lara et al. (2004) en la subregión de las Cañadas en tipos de vegetación de selvas medianas y en usos de suelo como cafetales; en los que se estimó la densidad, distribución y abundancia de fauna silvestre. Trabajos recientes han considerado la ecología y conservación de poblaciones de mamíferos silvestres, su rango de distribución al interior y la periferia de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (REBIMA; 3,312 km^2) y en otras áreas de la Selva

Lacandona, como los estudios de Naranjo (2002) y Falconi (2011), que han mostrado que los mamíferos no solo representan fuentes importantes de proteína o recursos para sus pobladores, sino que también han logrado identificar algunas amenazas poblacionales relacionadas con presiones antrópicas y los tamaños poblacionales de esta fauna. Lo anterior ha permitido observar tendencias y detectar cambios en algunos parámetros poblacionales, como la abundancia, densidad y distribución mastofaunística, considerando aspectos ecológicos y, también antrópicos (Naranjo 2008; Falconi 2011; Towns et al. 2013).

En cuanto a estudios relacionados con aspectos del uso del hábitat, patrones de actividad y movimientos en ungulados, en el sureste de México, destaca el estudio de Tejeda-Cruz et al. (2009), quienes describieron aspectos sobre las preferencias de hábitat de cinco ungulados (tapir, pecarí de collar, pecarí de labios blancos, venado temazate y venado cola blanca) en paisajes fragmentados de la Selva Lacandona. Los hallazgos más esenciales indican que el pecarí de labios blancos fue la especie más demandante de hábitats con selvas altas, y la más sensible a efectos de perturbación en comparación a las otras cuatro especies restantes. Otro estudio importante fue el de Reyna-Hurtado y Tanner (2005), quienes estimaron las preferencias de cuatro tipos de hábitat en una comunidad de seis ungulados (los venados temazates rojos y pardos [*Mazama temama* y *Mazama pandora*], el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), el tapir, los pecaríes de collar y labios blancos, en el bosque tropical de la Región de Calakmul, Campeche, México. Los hallazgos más sobresalientes fueron las evidentes preferencias de hábitat según la especie y tipo de hábitat presente en áreas con o sin cacería, encontrando un mayor uso del bosque bajo inundable en las áreas con cacería

por las especies citadas. Reyna-Hurtado y Tanner (2007), para la misma comunidad de ungulados, reportaron que los venados temazates, el venado cola blanca y el pecarí de collar son más tolerantes a la presión de la cacería, en contraste con el pecarí de labios blancos y el tapir en áreas por este tipo de presión antrópica.

En relación al tapir, Carrillo-Reyna (2013) reporta información para la misma región de Calakmul, acerca de la selección de hábitat de este ungulado y de aspectos que determinan su distribución, encontrando, que los tapires son organismos potencialmente aptos para distribuirse incluso en zonas con poca agua. Recientemente Reyna-Hurtado et al. (2016) estimaron el ámbito hogareño para el tapir en Calakmul, con resultados que indican que dicho ámbito hogareño varía de 4.0 km^2 a 39 km^2.Uno de los estudios más robustos que se han efectuado acerca del ámbito hogareño, uso del hábitat y los patrones de actividad de ungulados, fue hecho por Foerster y Vaughan (2002) para el tapir, en el Parque Nacional Corcovado (PNC) de Costa Rica, donde estimaron dichos parámetros para cinco tapires mediante telemetría, encontrando que, aunque los valores de uso de hábitat variaron de acuerdo a la estacionalidad, y que los tapires usan el bosque primario y secundario de acuerdo a su disponibilidad, este ungulado prefirió durante el estudio el bosque secundario, a pesar de estar menos disponible en el área de estudio. Por su parte, Fragoso (1998) en Brasil, incursionó en la aplicación de radiotelemetría con pecaríes de labios blancos, y observo que los patrones de distribución y el ámbito hogareño fue de 109.6 km^2 para un grupo de 130 individuos. En Talamanca, Costa Rica, Tobler (2002) estimó el uso de hábitat para el tapir, mediante el recorrido en transectos lineales encontrando menores abundancias en áreas con presencia humana, pero mayores incidencias de tapir en pendientes poco pronunciadas alejadas de la gente,

usadas para forrajeo, dónde consumieron entre 40-55 % de fibras, 10-30% de hojas y 15% de brotes de diversas especies vegetales.

Usando técnicas de telemetría y recorridos en transectos lineales, Reyna et al. (2009) lograron seguir cuatro grupos de pecaríes de labios blancos durante los años 2005 y 2006 en la Reserva de la Biosfera de Calakmul (REBICA), reportando ámbitos hogareños de hasta más de 121 km^2, además de evidenciar que, factores limitantes como la disponibilidad y abundancia de alimento, y agua, afectan el desplazamiento de estos mamíferos, sobre todo en época de estiaje. En un esfuerzo por comprender los patrones de movimiento de los pecaríes de labios blancos en la REBICA, asociados con la abundancia, disponibilidad y distribución de los recursos, Reyna-Hurtado et al. (2012) encontraron que estos ungulados adoptan estrategias dirigidas a la optimización del forrajeo, basados en estrategias de movimiento y concentración en torno a los recursos como agua y alimento. También para el pecarí de labios blancos, Briceño-Méndez et al. (2014) evaluaron, en sitios del sector sur de la REBICA, las preferencias de hábitat y la abundancia relativa (AR), mediante el uso de transectos lineales y fototrampeo en estaciones de lluvia y estiaje. Los análisis indicaron que los pecaríes de labios blancos, con un índice de abundancia relativa de 0.53 registros/km, prefirieron la vegetación baja inundable, así como el consumo de los frutos del ramón (*Brosimum alicastrum* Swartz) y del zapote (*Manilkara zapota* (L.) P. Royen), con más de 80% de frecuencia del total de los registros de la dieta.

En relación a los estudios de uso de los recursos, Kiltie (1982) describió cómo pueden producirse algunos mecanismos de separación de los recursos tróficos,

considerando la diferencia en tamaño y fuerza de la mordida entre especies de pecaríes. Por ejemplo, el pecarí de labios blancos reflejó un índice de mordida más potente que la del pecarí de collar. Estudios más recientes como los de Keuroghlian y Eaton (2008 y 2009); Desbiez et al. (2009), y los trabajos de Vidolin et al. (2011), abordan temas más afines a los intereses de este estudio, donde encontraron diferencias sobresalientes en el uso de hábitats entre el pecarí de collar y pecarí de labios blancos, en función de variables como la estacionalidad y la presencia de agua, mostrando preferencia por hábitats grandes (>1,000 ha) y heterogéneos por parte del pecarí de labios blancos. Un enfoque similar a este trabajo, es el de Cruz et al. (2014) en el bosque atlántico de Argentina, quienes aportaron datos relevantes acerca de los patrones de uso de hábitat y de actividad del tapir de tierras bajas (*Tapirus terrestris*) en relación a variables ambientales y antrópicas, mediante uso de cámaras trampa y análisis de modelos de ocupación. Los resultados evidenciaron que este ungulado es predominantemente de hábitos nocturnos, y que la protección (sobre todo de la cacería) en áreas donde habita es fundamental para lograr la viabilidad de sus poblaciones. Para las poblaciones de tapir que habitan en Brasil, algunos estudios han identificado, de forma general que los bosques secundarios, y áreas ribereñas son los hábitats preferidos para el género *Tapirus,* porque les confiere grandes cantidades de alimento, a causas de una alta tasa de productividad primaria característica de dicho tipo de vegetación; además de servirles como refugio (Naranjo 1995; Salas 1996; Tobler 2002).

Las preguntas centrales de este estudio consistieron en identificar el grado de selección (*i.e.,* partición) espacio-temporal que permite la coexistencia de los tres ungulados de estudio, y cuáles son las condiciones que podrían favorecer la abundancia

y la distribución de los ungulados en un paisaje de la Selva Lacandona. El tapir y los pecaríes que habitan en la región Lacandona viven simpátricamente, por lo que suponemos que existe un grado de selección en el uso de los recursos. Como hipótesis, se esperaba que tanto el tapir como el pecarí de labios blancos mostrarían mayor actividad en la REBIMA en el uso de la dimensión espacial y temporal, al ser un sitio sin presencia humana frecuente (con fragmentos grandes de bosque tropical perennifolio continuo). En contraparte, que el pecarí de collar no mostraría selectividad por alguno de los sitios de muestreo, tampoco diferencias en sus patrones de actividad en el área de estudio. Finalmente se esperaba que los tres ungulados mostrarían un mayor grado de selección temporal (horarios de actividad), que espacial (usos de elementos del hábitat, como tipos de vegetación, proximidad a cuerpos de agua, distancias a poblados y caminos).

El objetivo general del presente estudio consistió en evaluar el uso del hábitat y patrones de actividad del tapir, el pecarí de labios blancos y el pecarí de collar en áreas adyacentes y dentro de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas, México. En particular, 1) se estimó y comparó la ocurrencia, frecuencia y patrones de actividad de las poblaciones de tapir, pecaríes de labios blancos y de collar dentro de sitios con y sin presencia humana frecuente; y 2) se calcularon índices de abundancia relativa con base en las frecuencias de rastros (huellas y excretas) por kilómetro recorrido.

Área de estudio

El trabajo se llevó a cabo de febrero a octubre de 2015 en el sector sur de la Selva Lacandona, un ecosistema tropical de Chiapas, México. Se abarcó un área que contiene la mayoría de los elementos heterogéneos propios del actual paisaje en la región (*i.e.*, ríos, arroyos, zonas inundables, vegetación selvática, y agroforestal [cultivos agrícolas, pastizales y potreros], desarrollo urbano y rural; Figura 1).

Se consideraron dos condiciones de hábitat denominadas “sitios sin presencia humana frecuente” (REBIMA) y “sitios con presencia humana frecuente” (AFC), por ser esta condición antrópica uno de los factores más determinantes en la abundancia y distribución de tapires y pecaríes (Naranjo et al. 2014). La REBIMA está representada por la Reserva de la Biosfera Montes Azules (REBIMA) (Reserva Federal de 3,312 km^2 administrada por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, CONANP), donde se ubicaron dos zonas de monitoreo; la primera frente al ejido Playón de la Gloría, en el sector Este de esta reserva (REBIMA-E), y el segundo frente al ejido Loma Bonita, en el sector sur (REBIMA-S). Para fines de análisis estadísticos los datos de estas dos zonas se agruparon en un solo sitio (REBIMA). El segundo sitio (áreas forestales comunitarias), representa al AFC, y se ubica adyacente a la REBIMA, en las inmediaciones forestales de los ejidos Galacia, Adolfo López Mateos, El Pirú y Santa Rita (Figura 1); mismos que pertenecen a un paisaje tropical modificado cuyas superficies forestales corresponden en su mayoría a áreas protegidas comunitarias.

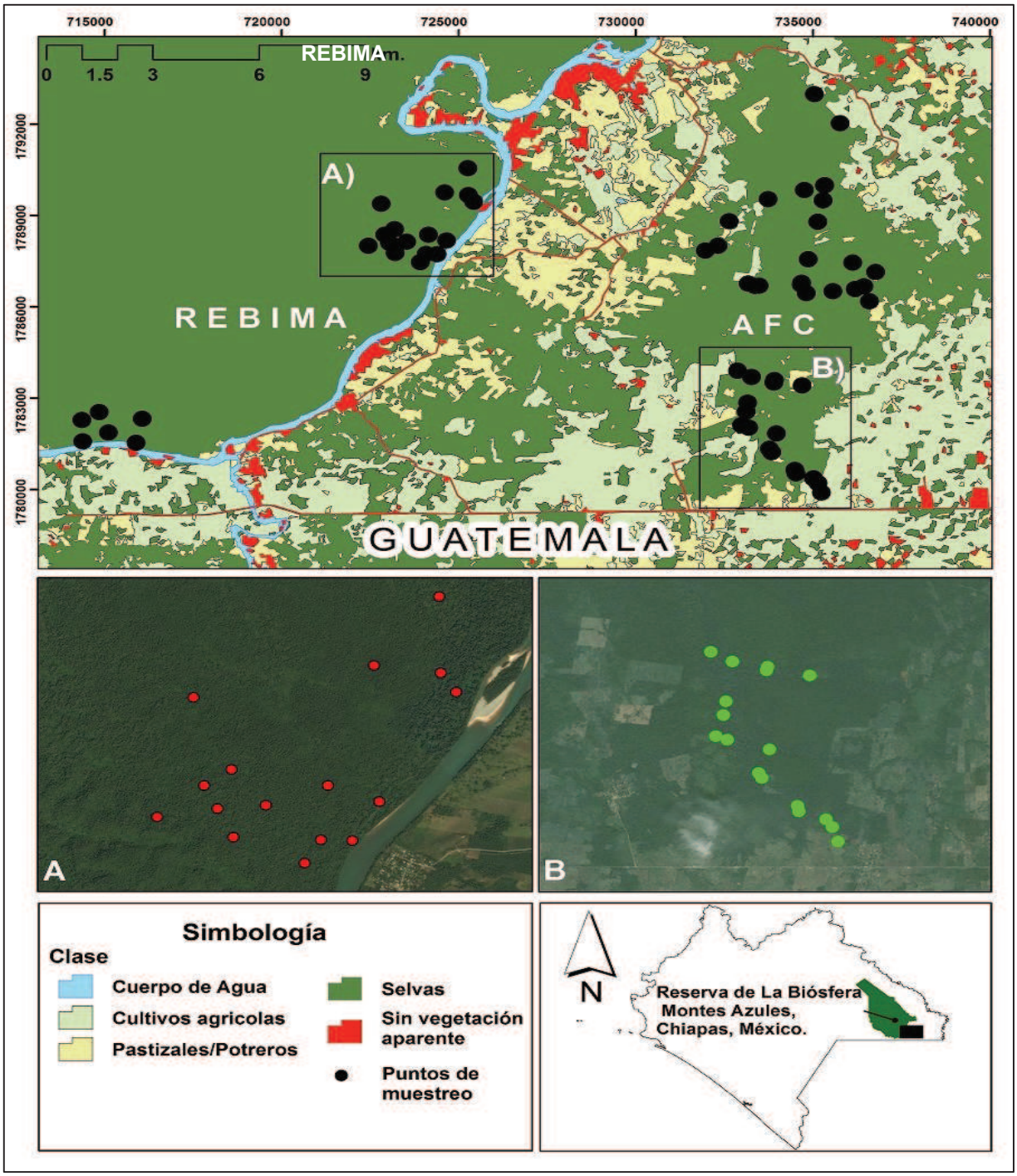


Figura 1. Área de estudio. Ubicación de los sitios muestreados, que incluyen una porción del sector sur de la Reserva de La Biósfera Montes Azules (REBIMA), y las áreas forestales comunitarias (AFC). A= Porción del área de muestreo en el sitio REBIMA; B= Porción del área de muestreo en el sitio AFC. Selva Lacandona, Chiapas, México (Febrero – octubre de 2015).

Los sitios de estudio se encuentran entre las coordenadas 16°08’56”-16°11’ 58.3” N, y 90°53’57” - 91°18’45” O, a una altitud entre 140 y300 m. La topografía del paisaje de estudio es heterogénea y compleja, incluye lomeríos bajos, zonas inundables y serranías que corren en dirección noroeste-sureste, separadas por cañadas intrincadas de diversa profundidad (García y Lugo 1992; Naranjo 2002) El clima predominante de la región es de tipo cálido húmedo con abundantes lluvias en verano (Am (i’) gw”) (García 2004). La precipitación media anual alcanza valores superiores a los 3,000 mm con una estación seca corta de enero a mayo. La temperatura media anual es generalmente superior a 24 ºC (García y Lugo, 1992). Las comunidades sureñas se asientan cerca del Río Lacantún, el cual es uno de los principales afluentes al río Usumacinta, el Río de mayor extensión en México con 115,507 km^2 (INE, 2000).

La Selva Lacandona a pesar de ser una de las regiones con mayor biodiversidad del país, es también una de las más amenazadas, que ha perdido cerca de dos terceras partes de su cobertura original (Mendoza y Dirzo 1999; Towns et al. 2013). Las principales amenazas reportadas para la región son la expansión de la frontera agrícola y ganadera, y otras prácticas no sustentables, como la cacería y el comercio ilegal de fauna (Naranjo et al. 2004), y además el acelerado crecimiento demográfico asociado a altas tasas de deforestación y extracción de recursos naturales desde la década de los noventas (Medellín 1994). Se ha estimado que esta región contiene más de 4,000 especies de plantas vasculares y alberga entre 20 % y 25 % de la diversidad de especies de plantas y animales de México (Medellín 1994; Davis et al. 1997). En lo que respecta a la fauna que conforma la comunidad de mamíferos de la región se han documentado la presencia de 114 especies de mamíferos, 345 especies de aves y 84 especies de reptiles (Amador-

Alcalá 2011), incluyendo flora y fauna endémica que representan familias nuevas para la ciencia (*Lacandonia schismatica*, Martínez y Ramos 1989 y *Lacantunia enigmática,* Rodiles et al. 2005), y especies bajo alguna categoría de amenaza en México y el mundo, como el tapir centroamericano, el pecarí de labios blancos, la nutria (*Lontra longicaudis*), el jaguar (*Panthera onca*), el tigrillo (*Leopardus wiedii*), el mono araña (*Ateles geoffroyi*), el águila arpía (*Harpia harpyja*), el cocodrilo de río (*Crocodylus acutus*) y la tortuga blanca (*Dermatemys mawii*; Lazcano et al. 1992; Naranjo et al. 2004).

Algunas de las actividades económicas más importantes en la región son la agricultura de temporal y la ganadería extensiva, y en menor medida otras prácticas alternativas como la cacería y pesca (Tejeda-Cruz 2009); aunado al aprovechamiento consuntivo forestal (Amador-Alcala et al. 2013). Los cultivos agrícolas de forma generalizada en los AFC, son en gran medida basados en el sistema de milpa tradicional, incluyendo el maíz (*Zea mays*), y el frijol (*Phaseolus vulgaris*), y en ciertas temporadas y sitios (*i.e*., lluvias en orillas de ríos), suelen acompañar estos cultivos, con algunas cucurbitáceas (calabazas), y solanáceas, (chiles y tomates, Rúan-Soto 2005).

La cobertura predominante en la REBIMA son fragmentos de selva alta perennifolia (bosque tropical perennifolio *sensu* Rzedowski 2006), y de selva mediana, zonas inundables con áreas de vegetación en diversos estadios sucesionales (acahuales); en tanto que en el AFC, además de los tipos de vegetación arriba mencionados se encuentran presentes los cultivos y pastizales inducidos (Naranjo 2001), que conforman, en su conjunto un paisaje heterogéneo de entremezcla entre agroecosistemas y ecosistemas tropicales. Entre las especies arbóreas más

representativas de la región se encuentran *Attalea butyracea* (Mutis ex L. f.) Wess. Boer (*Palmae*), *Bactris balanoidea* (Oerst.) H. Wendl. (*Palmae*), *Brosimum alicastrum,* Sw. (*Moraceae*), *Ceiba pentandra,* (L.) Gaertn (*Bombacaceae*), *Dialium guianense* (Aubl.) Sandwith (*Leguminosae*), *Ficus insipida* Willd. (*Moraceae*), *Licania platypus* (Hemsl.) Fritsch (*Rosaceae*), *Pouteria sapota* (Jacq.) H.E.Moore & Stearn (*Sapotaceae*), *Scheelea liebmannii* Becc. (*Palmae*), *Spondias mombin* L. (*Anacardiaceae*), *Swietenia macrophylla* King (*Meliaceae*), y *Terminalia amazonia* (J.F. Gmel.) Exell (*Leguminosae*) (Naranjo 2002; Ramírez-Albores 2006).

Materiales y Métodos

El estudio en campo transcurrió en el lapso de 250 días entre febrero y octubre de 2015. Se utilizaron 22 cámaras dentro del sector sur de la REBIMA (REBIMA) y 23 cámaras en las áreas forestales comunitarias (AFC). Se recorrieron en total 253.2 km en 16 transectos de longitud variable, siete en REBIMA y nueve en AFC para colectar datos de los horarios de actividad, ocurrencia y frecuencia de cada uno de los tres ungulados en el área de estudio a través del registro de individuos o sus rastros. Usando un sistema de información geográfica (SIG) se delimitó espacialmente el área de estudio y se obtuvieron las proporciones de distintos tipos de cobertura forestal, usos de suelo y cuerpos de agua y proximidad a elementos antropogénicos alrededor (*i.e*., caminos y poblados).

El muestreo se llevó a cabo en coberturas densas de selva alta y mediana, así como en porciones de vegetación ribereña, para registrar individuos y sus rastros, así

como para usarlas como sitios de instalación de las cámaras-trampa, evitando los pastizales y potreros, por no ser sitios referidos en la literatura, como hábitats que suelan usar las poblaciones de tapires o pecaríes de labios blancos en México (66.6 % de las especies focales del estudio).

Cuadro 1. Atributos de los transectos recorridos durante el estudio. Selva Lacandona, Chiapas, México (Febrero – octubre de 2015).

Sitios	Transectos	Longitud (km)	Frecuencia (L- E)	Distancia total acumulada (km)
REBIMA	Cañadas	3.3	3-5	26.4
	Ceibas-zapotal	3.71	3-5	29.68
	Mona	3.1	3-5	24.8
	Jaguar	3.25	1-1	6.5
	Arenas	2.4	0-2	4.8
	Ceibas	2.2	0-2	4.4
	Ruinas	2.89	0-2	5.78
Áreas forestales comunitarias	Pirú 1	2.3	4-4	18.4
	Pirú 2	3.7	4-4	29.6
	Pirú 3	0.9	3-5	7.2
	Galacia 1	4.1	3-4	28.7
	Galacia 2	4	2-3	20
	Santa Rita 1	3.15	2-3	15.75
	Santa Rita 2	2	2-3	10
	Santa Rita Extreme	16	0-1	6
	Platanal-Manzanares	3.8	2-2	15.2
				253.2

* Los recorridos se realizaron a una velocidad estandarizada aproximada de 1.5 km/h. Temporada de lluvias – estiaje (L – E). Frecuencia: se refiere al número de veces que se recorrió cada transecto por temporada.

Monitoreo

Para obtener información de los horarios de actividad, estimar el uso del hábitat así como las abundancias de los ungulados bajo estudio, se utilizaron 45 cámaras-trampa con sensores pasivos de movimiento en infrarrojo de la marca y modelo *Cudde back® Black Flash* E3 de 35 mm de distancia focal, con una zona de detección de ≈134m^2. De las 45 cámaras-trampa (en adelante estaciones de fototrampeo), 22 se instalaron en REBIMA y

las 23 restantes en AFC. Las estaciones de fototrampeo, fueron individuales y únicamente 19 de las 23 ubicadas en AFC variaron tanto en tiempo como espacio durante el estudio, porque se requirió mover temporalmente para librarlas de zonas de riesgo ante la amenazada de posible robo e inundación. Lo anterior provocó que fuesen 64 en total las estaciones de fototrampeo que trabajaron a lo largo del estudio.

La mayoría de las estaciones de fototrampeo (61) estuvieron sujetas comúnmente a troncos de árboles o en ocasiones montadas entre rocas, a ≈ 0.5 m respecto al suelo. Tres de las estaciones de fototrampeo se sujetaron a ramas por encima de los 2 m de altura, con inclinación semi-perpendicular respecto al suelo. La configuración espacial de las estaciones de fototrampeo consistió en un arreglo reticular dentro de cada uno de los sitios de estudio, (REBIMA y AFC) separadas por una distancia mínima de ≈1 km (± 200 m, modificado de Silver 2004 y Chávez et al. 2013; Figura 2) y máxima de hasta 3 km. Las estaciones de fototrampeo se ubicaron en espacios dentro del cuadrado de la retícula, tales como abrevaderos, cañadas, rutas de aparente transito animal, comederos, bañaderos y orillas de cuerpos de agua (*i.e.*, límites de franjas de vegetación raparía y playas de ríos).

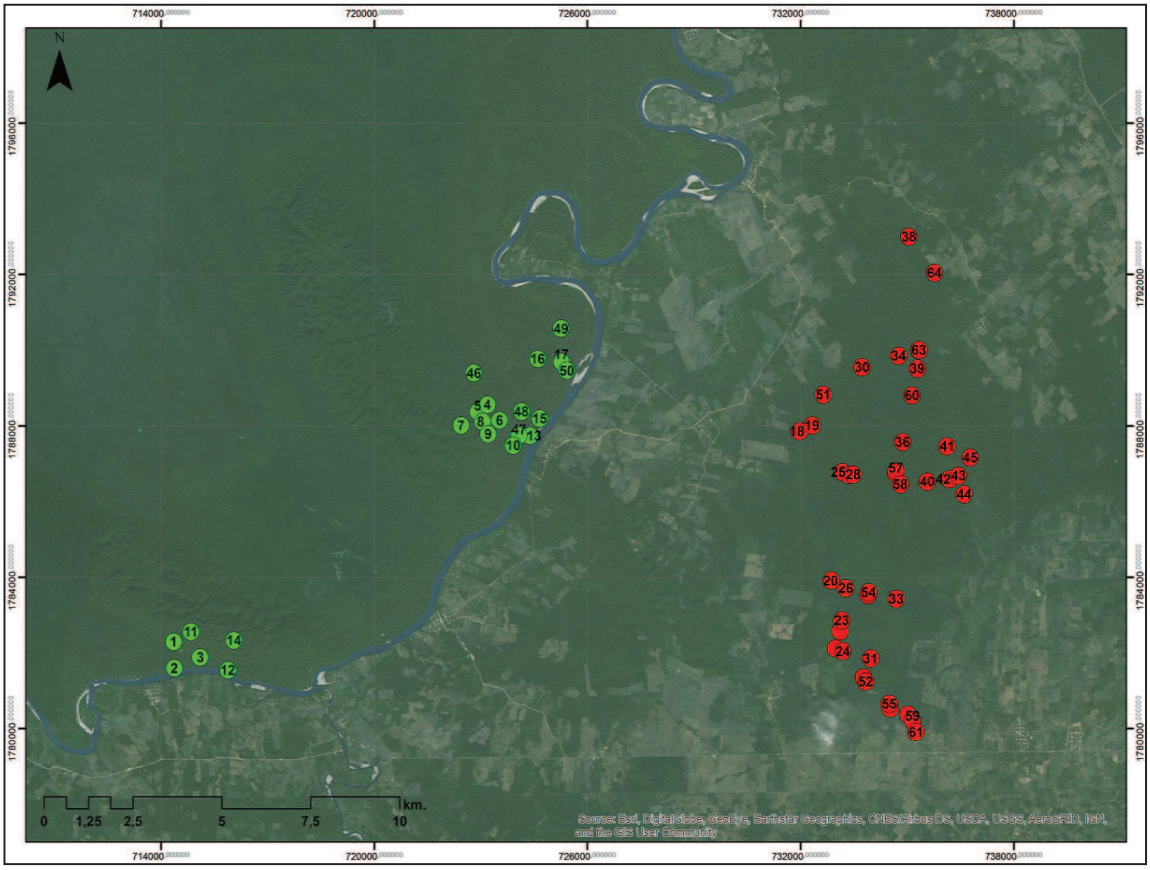


Figura 2. Configuración de 64 estaciones de fototrampeo en REBIMA (círculos verdes) y AFC (círculos rojos). Selva Lacandona, Chiapas, México, Chiapas (Febrero – octubre de 2015).

Las cámaras-trampa se programaron para que funcionaran las 24 hrs. del día y para capturar secuencias de tres fotos y 30 segundos de video en cada minuto en caso de detectar movimiento. Mensualmente se supervisó el correcto funcionamiento de los equipos, los niveles de carga de las baterías, y se salvaron los archivos multimedia en una computadora portátil. De las 45 trampas iniciales, 32 permanecieron con vida útil durante los nueve meses de muestreo (11 en REBIMA y 21 en AFC), un lapso que cubrió gran parte de las dos estaciones del año (temporadas de estiaje y de lluvias). Se

obtuvieron cerca de 11 mil fotografías, por ello se aplicó un filtro en los registros fotográficos totales para seleccionar las imágenes de las especies focales en este estudio (Apéndice1). En cada registro fotográfico se verificó la fecha, hora y la ubicación geográfica de cada estación de fototrampeo, así como el número de individuos registrados (*Ver* Apéndice 6).

Recorrido en transectos lineales

Se efectuaron observaciones y conteos de rastros y huellas en los dos sitios de estudio. Se recorrieron siete transectos en REBIMA y nueve más en AFC, con una frecuencia variable de una a cinco veces durante el estudio, sumando un total acumulado de 32 km en la reserva y 51 km en AFC. Durante los recorridos, únicamente un observador recolectó los datos de los transectos, los cuales fueron de 0.9 a los seis km, con amplitud variable de 0 a los 4 m, en los que se registraron individuos o rastros. Los transectos usados fueron rutas de acceso natural, como laderas, márgenes de arroyos, y cualquier camino de origen antrópico existente (senderos ecoturísticos, brechas de colindancia y corta fuegos), en distintas coberturas dentro del área de estudio.

Los recorridos se realizaron a una velocidad estandarizada de ~1.5 km/h, con inicio entre las 6:00 y las 7:00 h, y con término variable entre las 11:00 y 18:00 h. En los recorridos se anotaron los individuos o grupos observados, la distancia perpendicular entre éstos y el sendero, así como la longitud total recorrida en cada transecto, el cual tuvo una distancia de ancho variable aproximada entre 0 y 100 m.

Los grupos o series de huellas y heces encontradas de una misma especie en particular se consideraron como un único registro independiente y se borraron del transecto para evitar sobrestimaciones (Bolaños y Naranjo 2001). Con el propósito de continuar con el mismo criterio estandarizado por parte de investigaciones anteriores en la región, se asumió una distancia mínima de 100 m entre grupos de indicios de pecarí de collar, como registros independientes y 300 m para el tapir y el pecarí de labios blancos (Bolaños y Naranjo, 2001; Falconi, 2011).

Patrones de actividad temporal

En este estudio se consideró como “animal en actividad” a todo aquel individuo o grupo de cualquier población de ungulados bajo estudio, que fue fotografiado durante su movimiento a causa de probable búsqueda de forraje, o pareja, por salida o entrada a un refugio, por probables escape de depredadores (Krausman, 1999), o bien en caso de una probable dispersión o migración (Reyna-Hurtado et al. 2009).

Para determinar el patrón de actividad se trabajó únicamente con el total de registros fotográficos independientes que se obtuvieron de individuos o grupos, por especie (sin considerar número de individuos). En cada fotografía se observó la fecha y hora del evento de captura. En las fotografías se cuantificó el número de eventos de captura obtenidos en intervalos de dos horas, así como el tiempo de actividad observado (TAO, ver Apéndice 1) de un mismo animal o grupo frente a la cámara, con la finalidad de encontrar patrones en los horarios de actividad reales de cada especie estudiada (Tobler

et al. 2009; Monroy-Vilchis et al. 2011). Los horarios de actividad de los ungulados se clasificaron en tres categorías: a) diurnos, fotografías con luz solar visible; b) nocturnos cuando no se observó luz solar, y c) crepusculares, registros específicos logrados en las primeras horas del día (06:00-08:00hrs) o ultimas de la tarde (18:00-20:00hrs; Monroy-Vilchis et al. 2011).

Estimación de abundancia relativa

Se estimaron índices de abundancia relativa a partir de dos técnicas de muestreo complementarias entre sí: 1) el uso de cámaras-trampa, 2) conteo de rastros e individuos en transectos lineales. Para tratar de evitar auto-correlación en el número de registros fotográficos se establecieron criterios de selección (Silveira et al. 2013; Foster et al. 2013), bajo el cumplimiento de las siguientes premisas:

Los registros fotográficos fueron considerados como eventos independientes cuando se observaron: 1) individuos de distinta especie sin importar la estación de fototrampeo (misma o diferente), ni la hora del evento, 2) individuos de la misma especie foto-capturados en diferentes estaciones de fototrampeo, sin importar la hora del registro fotográfico, 3) individuos de la misma especie, en la misma estación de fototrampeo, pero cuyas características morfológicas y anatómicas hayan sido evidentemente distintas para permitir descartar entre registro fotográficos y, 4) animales foto-capturados de la misma especie en la misma estación de fototrampeo, difíciles de discernir por rasgos anatómicos, morfológicos o por número de individuos, siempre y cuando el tiempo entre

los registros fotográficos haya superado el tiempo de actividad observado (TAO) máximo la especies de ungulado en este estudio.

Para la estimación de las abundancias, se calcularon índices para cada ungulado de las siguientes maneras:

1) Índice de abundancia relativa (IAR) con base en los registros fotográficas (IAR-f) sugerido por Sanderson (2004)

Se utilizó la ecuación:

IAR-tf= $\sum Ind_f$/UEM *1000; donde:

$\sum Ind_f$ = sumatoria de individuos observados en los registros independientes, por sitio particular o general a lo largo del estudio o en un lapso determinado; UEM= Unidad de esfuerzo de muestreo, ponderado en días-cámara; 1000= unidad de estandarización.

2) Con base en las frecuencias de individuos observados y rastros

También se procedió a calcular índices de abundancia relativa por kilometraje recorrido, multiplicado por 100 (Carrillo et al. 2000; Naranjo 2000; Sanderson 2004):

I = (número de registros/UEM)* 100.

Se consideraron los meses de febrero a mayo, como de estiaje y, de mayo a octubre, como de lluvia.

Edición y manejo de información geográfica.

Todos los datos espaciales de los registros de fauna, incluyendo la ubicación geográfica de las estaciones de fototrampeo, así como de elementos del paisaje fueron basados en el sistema de proyección UTM (*Universal Transversal of Mercator*), y archivados en hojas de cálculo de Excel (Microsoft Corporation). Los análisis geográficos se realizaron en el Sistema de Información geográfica (SIG) ArcMap™ 10.1 (ESRI, 2012), y en la plataforma de R studio, con la asistencia de paqueterías especializadas.

Se empleó una imagen satelital multiespectral de alta resolución del año 2014 (Landsat 8 Oli Tirs), y se utilizó una clasificación de las coberturas vegetales y usos del suelo, previamente generada en el Laboratorio de Análisis de Información Geográfica (LAIGE) de ECOSUR. Esta clasificación supervisada se modificó en el programa ArcMap, para obtener un mapa del área con 4 diferentes tipos de clasificación de los elementos del paisaje de estudio: 1) cuerpos de agua, 2) asentamientos humanos, 3) caminos-carreteras, y 4) vegetación y uso de suelo. Los registros de la ocurrencia de cada especie, dentro de cada sitio categórico del paisaje de estudio (REBIMA y AFC), contaron con los siguientes atributos: fecha y hora del evento, posicionamiento geográfico, número de individuos y distancia a elementos del paisaje (*i.e*., tipo de vegetación selvática, cuerpo de agua, agroecosistema, caminos o asentamientos humanos). Cuando fue posible, sexo y edad de los individuos observados

Los eventos de frecuencia y ocurrencia de las especies en los sitios también se categorizaron conforme acontecieron dentro de las dos clases de tratamiento: 1) sitio sin presencia humana frecuente (REBIMA) y sitio con presencia humana frecuente (AFC).

Las comparaciones espacio-temporales de los registros de ocurrencia entre la misma especie se realizaron mediante análisis paramétricos (t-student), y no paramétricos (prueba U de Mann-Whitney), para evaluar las diferencias entre los valores de los parámetros poblacionales (*i.e*., frecuencia, ocurrencia y abundancia relativa) dentro y entre tipos de condiciones de los sitios del área de estudio, uno sin presencia humana frecuente (REBIMA) y otro con presencia humana frecuente (AFC) a lo largo del estudio (Sokal y Rohlf, 1995). Estos estadísticos fueron calculados con el software GraphPad Prism 6®.

Resultados

En los sitios de estudio (REBIMA y AFC), el esfuerzo de muestreo fue de 8,463 días-cámara y 253.21 km recorridos en transectos lineales. En total se obtuvieron 312 registros (eventos independientes) de las tres especies estudiadas, distribuidas de la siguiente manera: nueve registros fueron por observación directa de individuos o grupos, 68 registros por medio de rastros o huellas, y 235 registros fotográficos (Cuadro 2). Del total de los registros fotográficos, se contaron 91 tapires (61 en REBIMA y 30 en AFC); 101 pecaríes de collar *(*28 en REBIMA, y 73 en AFC)*, y* 685 pecaríes de labios blancos (262 en REBIMA y 423 en AFC; Cuadro 2). En los registros fotográficos de tapires se pudieron identificar el sexo de 32 individuos (35.2%) de los 91 foto-capturados (22 machos [68.75%], 10 hembras [31.25%]). Se obtuvieron cinco registros de hembras de tapir en cada sitio de muestreo, siete machos en AFC y 15 machos en la REBIMA.

Cuadro 2. Registros y métodos de detección de las tres especies de ungulados en el área de estudio. RF= registros fotográficos, Ind/f= Individuos foto-capturados, Ind.= individuos avistados, RD= registros directos (avistamientos), RI= registros indirectos. Febrero - octubre de 2016.

Especie	N° de Registros REBIMA			N° de Registros AFC		
	RF [Ind/f]	RD [Ind.]	RI [rastros]	RF [Ind/f]	RD [Ind.]	RI [rastros]
Tapirella bairdii	59 [61] (15♂, 5♀)	1 [1]	11	28 [30] (7♂, 5♀)	1[1♀]	16
Dicotyles crassus	20 [28]	0	3	47 [73]	5 [21]	18
Tayassu pecari	33 [262]	1	3	48 [423]	1	17
Total	**112**	**2**	**17**	**123**	**7**	**51**

Uso de hábitat

De las 64 estaciones de fototrampeo, en 24 se registraron tapires (11 en REBIMA y 13 en AFC), sin embargo no hubo diferencias significativas entre los registros entre sitios (U= 155; $P = 0.28$). Para el pecarí de collar se detectaron en 27 estaciones de fototrampeo (11 en REBIMA y 16 en AFC), tampoco hubo diferencia de los registros entre sitios ($t_{26} = 1.24$, $P = 0.22$). Para el pecarí de labios blancos se registró en 18 estaciones (6 en REBIMA y 12 en AFC), donde tampoco hubo diferencias ($t_{17} = 0.72$, $P = 0.47$).

De acuerdo a las frecuencias de los registros fotográficos de estas especies, el tapir usó considerablemente más las selvas continuas (REBIMA; n=59), que las selvas fragmentadas (AFC, n = 28; U= 89.5, $P= 0.01$,) y que, de acuerdo a la proporción de sexos entre sitios, hubo una mayor proporción de machos en REBIMA, que en AFC (U= 30; P = 0.01); pero este no fue diferente para las hembras que la proporción fue similar entre sitios (U = 66.5, $P = 0.78$). El pecarí de collar mostró preferencia por el sitio AFC, ya que aunque las diferencias del número de registros no fueron estadísticamente diferentes, esta especie uso más el sitio AFC que la REBIMA (n = 47, contra 20;

respectivamente; U= 218, *P* = 0.77). Para los pecaríes de labios blancos, aunque también usaron más el sitio AFC con 48 registros y en la REBIMA fueron 33 las diferencias de estos no fueron estadísticamente diferentes (U = 127; *P* = 0.60).

Abundancia relativa

De acuerdo a las estimaciones de las abundancias por especies, el pecarí de labios blancos presentó las mayores abundancias totales de las tres especies con 80.9 ind/1000 días-cámara; 18.9 ± 4.24 D.E. ind/100 km), y 7.60 [0.19] rastros/ 100 km. En contraste, para el tapir se estimaron abundancias de 10.8 ind/1000 días-cámara; 0.76 ± [0.1] ind/100 km; 10.3 [0.03] rastros/100 km; y el pecarí de collar con 11.9 ind/1000 días-cámara; 7.98 [4.25] ind/100 km y 7.98 [0.05] rastros/100 km (Cuadro 3 - 5).

Cuadro 3. Abundancia relativa de individuos en el área de estudio. (Febrero - octubre 2015). Abundancia relativa (AR) en temporada de estiaje (TE), de lluvias (TL) en cada sitio (ARs) , Abundancia relativa total en el área de estudio(AE). REBIMA: Reserva de La Biosfera Montes Azules. AFC: Área forestal comunitaria.

Especie	**Esfuerzo (km recorrido)**				**Abundancias (Ind/km recorrido*100)**						**AE**
	REBIMA (102.36)		AFC (160.85)		REBIMA			AFC			
	TE	TL	TE	TL	AR_{TE}	AR_{TL}	**AR_S**	AR_{TE}	AR_{TL}	**AR_S**	
T. bairdii	33.6	68.8	64.9	96.0	0	1.45	**0.97** (± 0.03)	0	1.04	**0.62** (± 0.12)	**0.76** (± 0.10)
D. crassus	33.6	68.8	64.9	96.0	0	0	**0**	0	21.8	**13.1** (± 2.15)	**7.98** (± 4.25)
T. pecari	33.6	68.8	64.9	96.0	0	40.7	**27.4** (± 6.8)	33.9	0	**13.7** (± 2.25)	**18.9** (± 4.24)

Cuadro 4. Abundancia relativa de rastros en el área de estudio. (Febrero-octubre 2015). Abundancia relativa (AR) en temporada de estiaje (TE), de lluvias (TL) en cada sitio (ARs) durante el estudio, Abundancia relativa total en el área de estudio (AE). REBIMA: Reserva de La Biosfera Montes Azules. AFC: Área forestal comunitaria.

Especie	Esfuerzo (km recorridos)				Abundancias (rastros/km recorrido*100)						
	REBIMA (102.36)		AFC (160.85)		REBIMA			AFC			**AE**
	TE	TL	TE	TL	AR_{TE}	AR_{TL}	**ARs**	AR_{TE}	AR_{TL}	**ARs**	
T. bairdii	33.6	68.8	64.9	96.0	23.8	20.4	10.7 (± 3.50)	1.54	4.16	9.95 (± 1.75)	**10.3** (± 2.65)
D. crassus	33.6	68.8	64.90	96.0	2.38	2.90	2.93 (± 0.77)	10.8	4.17	11.2 (± 0.15)	**7.98** (± 0.05)
T. pecari	33.6	68.8	64.90	96.0	5.95	8.72	7.81 (± 1.15)	13.9	3.12	7.46 (± 0.15)	**7.60** (± 0.19)

Cuadro 5. Abundancia relativa de individuos basados en registros fotográficos independientes en el área de estudio. (Febrero-octubre 2015). Abundancia relativa (AR) en temporada de estiaje (TE), de lluvias (TL) en cada sitio (ARs) durante el estudio (AE). REBIMA: Reserva de La Biosfera Montes Azules. AFC: Área forestal comunitaria.

Sp.	**Esfuerzo (días-cámara)**				**Abundancias (Ind/días-cámara*1000)**						
	REBIMA (2,909)		AFC (5,554)		REBIMA			AFC			**AE**
	TE	TL	TE	TL	AR_{TE}	AR_{TL}	**ARs**	AR_{TE}	AR_{TL}	**ARs**	
T. bairdii	1,120	1,789	2,312	3,242	12.5	26.2	20.9	3.5	6.70	5.40	**10.8**
D. crassus	1,120	1,789	2,312	3,242	11.3	7.8	9.6	14.2	12.3	11.3	**11.9**
T. pecari	1,120	1,789	2,312	3,242	40.7	80.3	69.0	98.6	78.9	80.7	**80.9**

Variaciones en las abundancias relativas

La abundancia de *T. bairdii* por medio del foto trampeo mostró mayores estimaciones en REBIMA (U = 305, *P* = 0.02,), que, en AFC. En las selvas continuas (REBIMA) los valores fueron 2.77 ind/km recorrido (D.E = 3.4), mientras que en las selvas fragmentadas (AFC) fue de 0.714 (D.E = 1.6) (Figura 3). El pecarí de collar presentó una mayor abundancia en el sitio AFC (1.73 ind/ km, D.E = 2.9) que en la REBIMA (1.27 ind/km. D.E = 1.9), pero el análisis estadístico no mostró diferencia de las abundancias entre sitios (U= 449, *P* = 0.86,) (Figura 4); para el pecarí de labios blancos en la REBIMA hubo mayor abundancia de este pecari que en la AFC. Pero las diferencias son tan mínimas que estadísticamente no son diferentes el pecarí de labios blancos, con una media de 11.9 (D.E= 32.4) en REBIMA, y de 10.1 en AFC, sin una diferencia significativa estadísticamente (U= 453, *P* = 0.90; Figura 5).

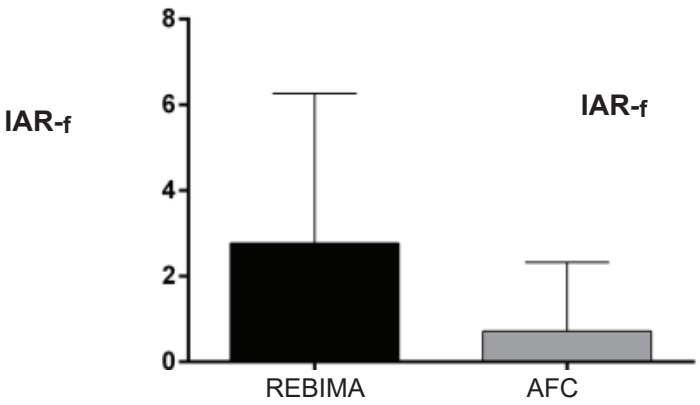


Figura 3. Tamaño de grupo de *T. bairdii* entre sitios (Medias y SD). IAR-f = Índice de abundancia relativa al fototrampeo; n = 61 en REBIMA y 30 en AFC.

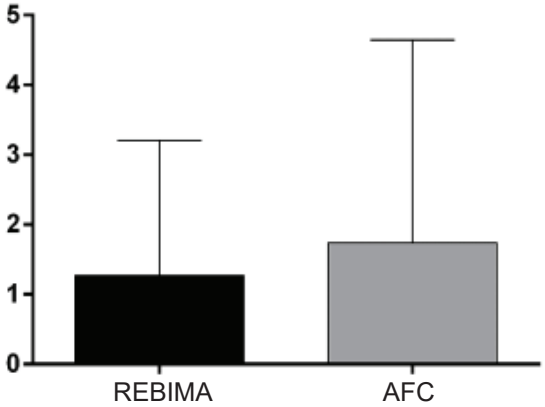


Figura 4. Tamaño de grupo de *D. crassus* entre sitios (Medias y SD). IAR-f = Índice de abundancia relativa al fototrampeo; n = 28 en REBIMA y 73 en AFC.

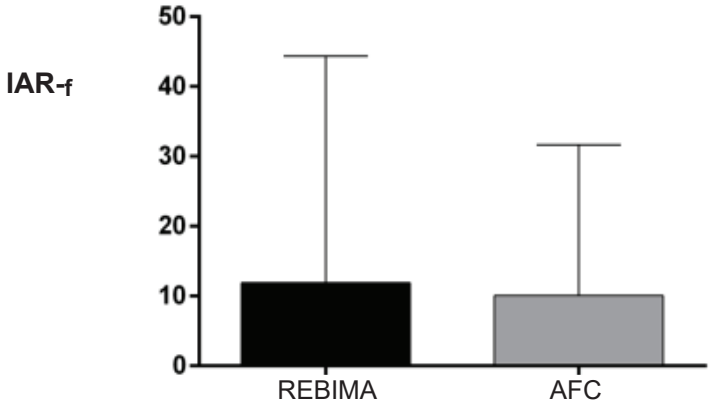


Figura 5. Tamaño de grupo de *T. pecari* entre sitios (Medias y SD). IAR-f = Índice de abundancia relativa al fototrampeo; n= 262 en REBIMA y 423 en AFC.

Patrones de actividad

El total de los 224 registros fotográficos se utilizaron para analizar los patrones de actividad diarios de cada especie. El tapir presentó una clara tendencia por la actividad nocturna y crepuscular (concentrada principalmente en las primeras horas del día. Se observó una marcada diferencia en la actividad temporal en las horas del día de las poblaciones de tapires entre ambos sitios (Figura 6), mostrando más actividad en la REBIMA (*e.g.* 25 registros entre las 20:00 – 4:00 hrs.) que en AFC (n= 15 en mismos intervalos temporales, los cuales fueron las horas con mayor actividad en ambos sitios para esta especie; t_{11}= 2.21, *P* = 0.04).

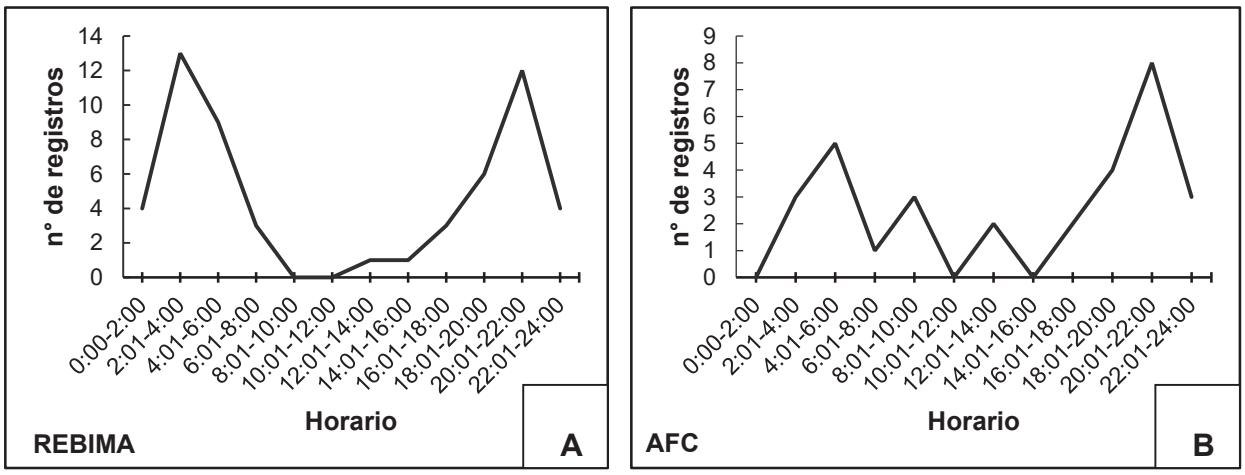


Figura 6. Horarios de actividad de *T. bairdii* en cada sitio del área de estudio. Selva Lacandona, Chiapas, México. (Febrero-octubre de 2015; n= 59 en REBIMA y 28 en AFC)

De acuerdo a las diferencias en los horarios de actividad en los tapires machos entre sitios (U = 50.5, *P* = 0.45; Figura 7); al igual que para las hembras (U=68.5, *P* = 0.85). Los machos (n = 22) y hembras (n = 10) presentaron patrones similares de actividad diaria siendo más nocturnos (U = 54.5, *P* = 0.32). Un atributo secundario que se observó en el análisis temporal en los registros fotográficos, fue el tiempo de actividad observado (TAO) para esta especie, en promedio 1.95 min (DE= ± 5.60; mín = 1 minuto; máx = 7 min) frente a una estación de foto trampeo, en contraste con las 23.6 hrs. de permanencia que mantuvo un grupo de pecaríes de labios blancos.

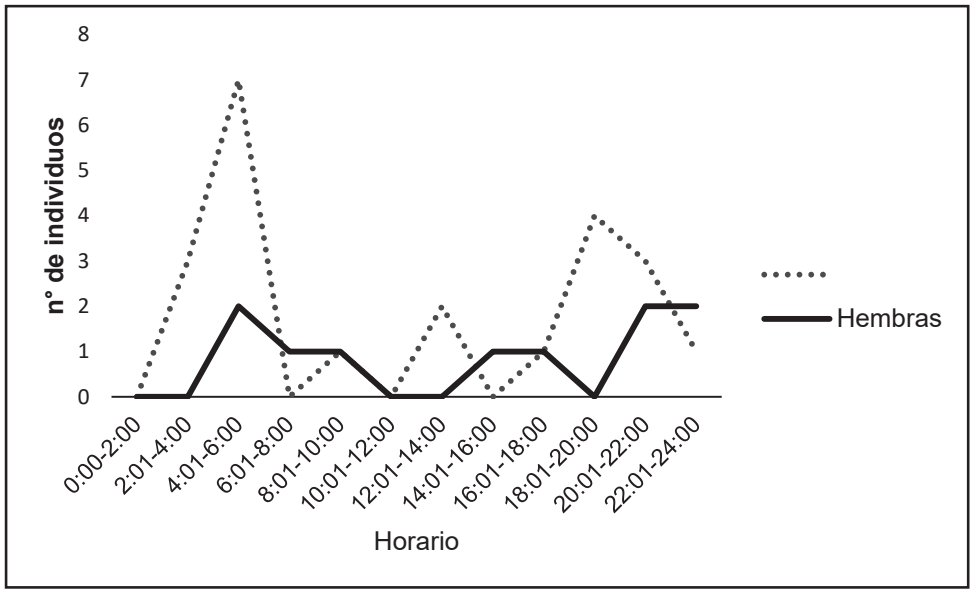


Figura 7. Patrón de actividad diario observado en tapires machos y hembras entre sexos en toda el área de estudio. Selva Lacandona, Chiapas, México. (Febrero- Octubre de 2015; n = 22 machos y 10 hembras)

Contrario a la actividad del tapir, el pecarí de collar y de labios blancos presentaron actividad principalmente diurna, con ligera tendencia a ser activos por las tardes (después de las 16:00 h), y prácticamente sin actividad por las noches (Figura 8). El TAO observado para los pecaríes, fue en promedio 3.0 minutos (DE= ± 8.46 minutos; mín = 1 minuto; máx = 49 minutos) para el pecarí de collar y de 31.8 minutos (DE= ± 159.7 minutos; mín = 1 minuto; máx. = 23.6 h) para el pecarí de labios blancos.

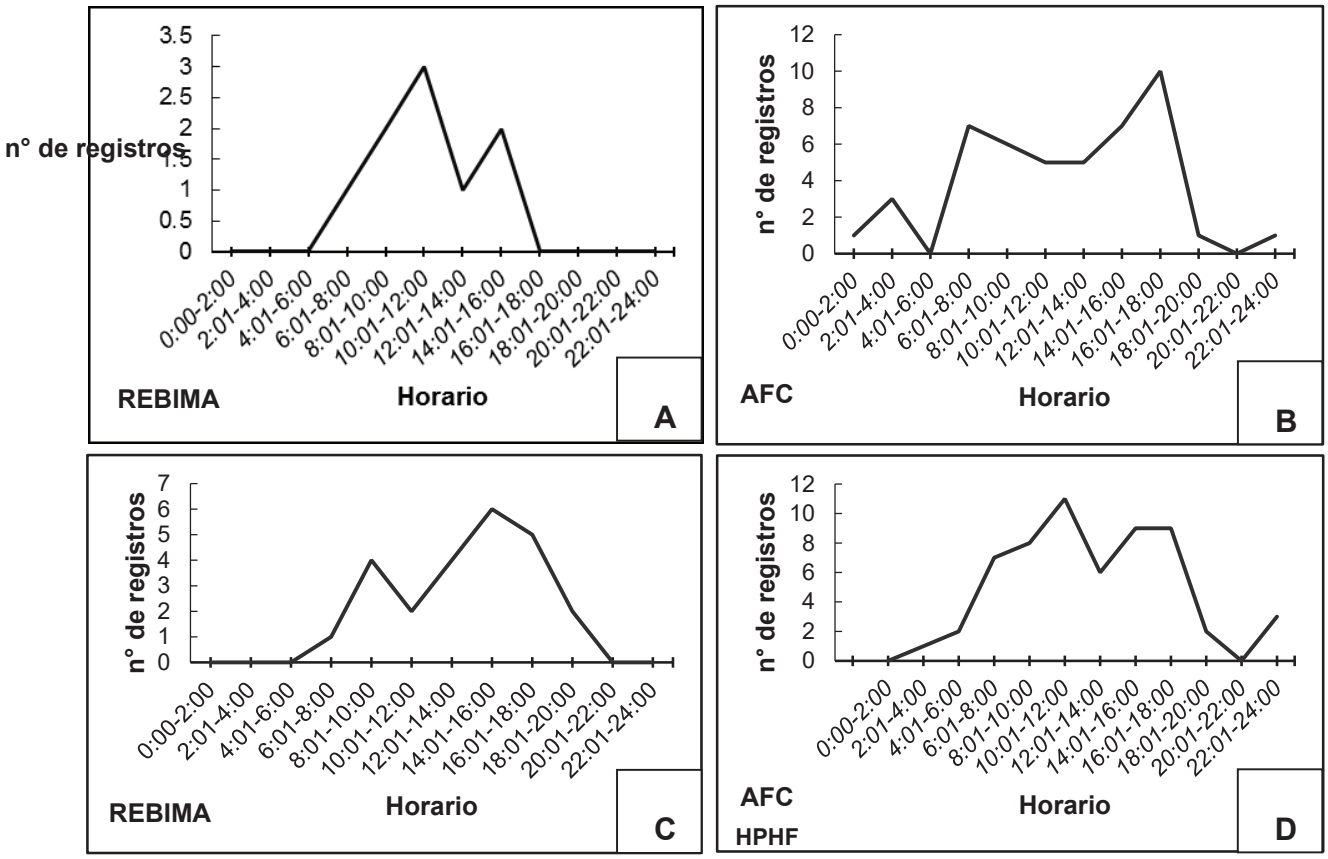


Figura 8. Horarios de actividad de los pecaríes. Pecarí de collar (*D. crassus*) en REBIMA (A; n = 20) y en AFC (B; n = 47). Pecarí de labios blancos (*T. pecari*) en REBIMA (C; n = 33) y en AFC (D; n = 48). Selva Lacandona, Chiapas, México (Febrero – octubre de 2015).

Discusión

Uso de hábitat

Los registros fotográficos pueden considerarse como medida indirecta de la intensidad de uso de hábitat, y aquí se evidenció que solamente el tapir fue la especie con mayor uso en la selva alta perennifolia conservada (REBIMA). El tapir es una especie que requiere sitios específicos de hábitat, como son la presencia de cuerpos de agua de buena calidad, un sotobosque provisto de alimento, cobertura entremezclada con vegetación ribereña, y zonas con mínima actividad antropogénica (*i.e*., cacería, deforestación; Foerster y Vaughan 2002; Naranjo 2009). Sin embargo, las selvas fragmentadas o perturbadas (AFC), si bien presenta sitios adecuados que puede usar el tapir. Este sitio está inmerso en un paisaje modificado, donde existen prácticas productivas no sustentables (*i.e*., ganadería, agricultura y cacería) y desarrollo propiciado por asentamientos humanos (Muench y Martínez-Ramos 2016); aspectos que afectan significativamente a las poblaciones de tapir y pecaríes (Chiarello, 1999; Tejeda-Cruz, 2009; Naranjo, 2009). Las condiciones del hábitat en AFC, además, presenta áreas comunes sin restricciones de acceso, en donde se continúa en cierta medida, prácticas de cacería (Naranjo y Bodmer 2007; Amador et al. 2013) lo que actualmente, se corrobora con observaciones personales realizadas en este estudio, y con registros fotográficos de pobladores armados y perros.

Los pecaríes de labios blancos tuvieron una frecuencia de uso similar en ambos sitios de muestreo, lo que representa un dato particular, que hace contrastar la hipótesis en la que se esperaba que tanto el tapir como el pecarí de labios blancos hicieran mayor

uso (*i.e.,* mayor actividad conforme a las ocurrencias y frecuencias de registros en los sitios) en REBIMA, que en AFC, y que los tres ungulados mostrarían un mayor grado de selección temporal entre ellos (*i.e.,* separación en horarios de actividad), que espacial (*i.e*., usos de características del hábitat, como tipos de vegetación, proximidad a cuerpos de agua, distancias a poblados y caminos).

El hecho que los pecaríes de labios blancos guardaran similitud en la intensidad de uso de ambos sitios, aun considerando los factores de perturbación antrópica que se describen para el sitio AFC, posiblemente se deba a que las condiciones ecológicas en el AFC, están satisfaciendo los requerimientos de recursos (*i.e*., agua, alimento, cobertura, refugio, entre otros) necearías como para haber generado la ocupación de esta especie en dicho sitio. Los argumentos que apoyan esta hipótesis, podrían ser los resultados de Muench y Martínez-Ramos (2016) donde el sitio AFC (sitio modificado), mostró mantener todas las especies del ensamblaje regional de mamíferos de talla medida y grande, Por lo que a pesar de las presiones antrópicas descritas, aún presenta elementos de vegetación ribereña, remanentes de selva alta para mantener poblaciones de pecaríes (Soúle 1991; Beck 2006; Fryxell 2014). Sin embargo para saber cuan viables pueden mantenerse las poblaciones de estos ungulados, se requieren de estudios poblacionales sobre las estructuras de edades y de su ecología de movimiento que puedan indicar que la especie se está reproduciendo en el área y que la población podrá mantenerse a largo plazo.

Muench y Martínez-Ramos (2016) reportaron que la diversidad y abundancia en los mismos sitos (REBIMA y AFC) fue similar para la comunidad de mamíferos, pero hubo

una variación significativa en la composición de especies, ya que no detectaron a ninguno de los grandes depredadores (*i.e*. jaguar y puma) en una zona dentro del AFC (Ejido Adolfo López Mateos, contiguo a ejido Galacia. Esta información puede determinar que la escasez de depredadores en el AFC, ha permitido el incremento de sus presas naturales, entre ellas, los pecaríes de labios blancos. Durante este estudio se fotografió solamente a un jaguar, en dos eventos distintos (se pudo identificar el patrón de sus rosetas). Mientras que en REBIMA se fotografiaron cinco individuos de jaguar (2 identificados de igual manera) y seis de puma (individuos no identificados). Por lo anterior, los posibles procesos de las interacciones depredador-presa, en este caso puede ser explicado por los efectos de tipo *Top-down,* donde la supresión o disminución de depredadores, permite el incremento de las poblaciones presas (Fryxell et al. 2014).

La abundancia registrada para el pecarí de labios blancos, puede representar grupos remanentes y confinados, en el AFC, persistentes bajo dinámicas metapoblacionales que les permite mantener flujo genético ocasional, aún con bajas tasas de colonización (Naranjo y Bodmer 2007) favoreciendo así la persistencia de esta especie en el área de estudio. Bajo el enfoque del modelo *Source-sink* (fuente-sumidero)*,* se pueden considerar como fuentes a las áreas tropicales con fragmentos forestales grandes (>100 ha), como el REBIMA en la Selva Lacandona y el de la Laguna Lachúa, en el noreste de Guatemala, donde aún habitan poblaciones de grandes ungulados como el tapir y el pecarí de labios blancos (Hermes y Rosales-Meda 2011), a su vez se infiere que el relicto de bosque tropical presente en el AFC podría fungir como el *sumidero* (Naranjo y Bodmer 2007). Es importante señalar que aunque en Guatemala, actualmente se estima que el pecarí de labios blancos habita en menos del 20% de su rango de

distribución histórica (Moreira-Ramírez et al. 2016), esta especie también pueden mostrar cierta resiliencia, y adaptarse a las condiciones alternativas a las idóneas (Berry et al., 2008; Granados et al. 2016) ; como en este caso, los pecaríes de labios blancos, mostraron actividad y persistencia espacial y temporal (durante 9 meses) en áreas de bosque secundario , y perturbado por humanos (AFC), por lo que es importante considerar estas áreas como posibles zonas de conectividad, y fuente de alimento y de agua en época de estiaje.

Dadas las frecuencias y ocurrencias observadas en los registros de pecarí de collar dentro y entre ambos sitios, se acepta la hipótesis nula planteada en este estudio, esta especie uso de forma indiscriminada ambos tipos de sitios. Este resultado está relacionado con lo habitualmente encontrado en otros estudios realizados en América para la especie, los cuales reportan la presencia de la especie en una gran variedad de tipos de hábitats y condiciones ambientales; así como una alta tolerancia a presiones antrópicas (Kiltie 1982; Cullen et al. 2000; Reyna et al. 2014; Silva et al. 2016; Briceño-Méndez et al. 2016), atributo que se refleja en algunos de sus parámetros poblacionales evaluados para la especie (*i.e*., abundancia, densidad, tasas de reproductividad).

Cabe señalar que en este estudio no se consideraron diferentes estratos y tipos de vegetación, por lo que no se puede relacionar la selección por un tipo de vegetación en el sitio por parte de estas especies. Sin embargo, se ha mencionado que el tapir usa ecotonos (Foerster y Vaughan 2002), como los bosques secundarios en planos, e incluso que puede evadir zonas con bosque primario (Naranjo 1995), sin embargo los resultados reportados en este estudio, sugieren que el tapir tiene altas probabilidades de seleccionar

hábitats que presenten áreas cercanas a cuerpos de agua, a la vez que se encuentren distantes de caminos o localidades humanas. De igual forma se conoce que el pecarí de collar es una especie generalista y tolerante a hábitats transformados, y que puede adaptarse a vivir en diferentes tipos de hábitats, de ahí que presenta una amplia distribución y abundancia en América (Beck, 2006; Tejeda-Cruz, 2009; Reyna-Hurtado et al. 2014) y que, incluso, presenta tendencias por seleccionar zonas de vegetación en estadios secundarios y contiguos a cultivos agrícolas o sistemas agroforestales (Reyna-Hurtado et al. 2014). Por el contrario, el pecarí de labios blancos selecciona hábitats con presencia de cuerpos de agua, como uno de los factores principales en su elección de ocupación de hábitat (Keuroghlian y Eaton 2008; Reyna-Hurtado 2009), y los bosques tropicales húmedos (Reyna-Hurtado et al. 2014), donde la abundancia de frutos es alta (Biondo et al. 2011), lo que representa una fuente potencial de alimento.

Abundancias poblacionales

La abundancia estimada en este estudio a partir de observaciones de individuos o rastros y de registros fotográficos para los tres ungulados, fue similar a las estimadas en otros estudios en la última década (Naranjo y Cruz 1998; Naranjo y Bodmer 2002; Lira et al. 2004; Reyna y Tanner 2007; Tobler et al. 2008; Naranjo 2009; Tejeda et al. 2009; Naranjo et al. 2015; Martínez, 2016; Apéndice 5). Se encontraron diferencias, en relación a estudios, como el de Carrillo (2013) en Calakmul, México, quien obtuvo menores registros de rastros para tapires, pero mayores tasas de registro fotográficos (0.33 rastros/km recorridos; 17.1 ind/1000 días cámara). Esto puede deberse a que el muestreo realizado por medio de uso de cámaras trampa en Calakmul, se realizó principalmente en aguadas,

lo que predispone a un sesgo por la atracción que estos cuerpos de agua representan para la especie, sobre todo en época de estiaje. Recientes estudios han confirmado la importancia de los cuerpos de agua para el tapir y otros ungulados (Sandoval-Serés, 2016; Martínez, 2016) lo que predispone una alta incidencia de visitas en áreas con disponibilidad de agua, tal como aguadas, arroyos y abrevaderos.

El tapir mostró una abundancia considerable en este estudio, comparado con otros realizados en su área de distribución (*Ver* Apéndice 5) lo que podría indicar que es una especie poco cazada (Naranjo, 2002); y a los posibles efectos de los programas de conservación gubernamental ejecutados en el área desde hace más de 15 años (*i.e.,* pago por servicios ambientales (Valdez 2015), los cuales fomentan la conservación de áreas protegidas comunitarias donde se prohíbe cazar y extraer flora y fauna silvestre (CONANP 2010).

Para el caso de los pecaríes de collar y labios blancos, se hizo evidente que la temporalidad influyó en los valores de sus abundancias, ya que se obtuvieron valores más altos en los índices de abundancia relativa de los pecaríes en la temporada de lluvia. Para el caso del tapir no hubo una diferencia en los valores de abundancias entre temporadas. Lo anterior probablemente se deba al hecho de que los pecaríes incluyen más frutos en su dieta que el tapir (Naranjo, 1995; Foerster, 1998), mismos que se encontraron más disponibles entre los meses de mayo y julio en el área de estudio (obs. pers). Este fue el caso de frutos de ramón (*Brosimum alicastrum* Sw.)*;* amate (*Ficus spp.*)*;* Hule (*Castilla elástica* Sessé)*; palo mulato* (*Bursera simaruba* (L.) Sarg.)*;* mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore & Stearn)*, y aguacate* (*Persea americana* Mill.)*.*

El haber obtenido índices de abundancia relativa, mayores, para las poblaciones de pecarí de labios blancos en AFC, que en REBIMA no necesariamente indica que se traten de poblaciones sanas y viables a largo plazo en el área de estudio, ya que diversas investigaciones han documentado cambios negativos y drásticos en la abundancia y distribución de las poblaciones de esta especie a través de su rango de su distribución (Redford, 1992; Chiarello, 1998; Reyna et al. 2014).

Diversas variables pudieron haber influido en los valores obtenidos de los índices de abundancia relativa de los ungulados en este estudio, como el tipo de vegetación presente, la proximidad de los sitios a asentamientos humanos (Fahrig y Merriam 1994), el contexto del paisaje y los elementos que lo rodean (McIntyre y Barret 1992; Bennet et al. 2006); además de la conducta de las especies (Naranjo y Bodmer, 2007; Reyna y Tanner, 2007). Por ejemplo, el tapir tiene una conducta elusiva, al ser muy sensible a la presencia humana (Foerster y Vaughan 2002). Lo anterior pudo haberse reflejado en los recorridos en transectos (n= 2 individuos); aunado a que la actividad de esta especie fue principalmente nocturna en el área de estudio (horario no considerado para los recorridos). En el caso de los pecaríes de labios blancos, debe considerarse que, al ser animales extremadamente móviles, hacen más probable su observación directa, puesto que logran desplazarse hasta 17 km en un solo día, tal como lo evidenció Reyna (2009) en un bosque tropical de Calakmul, Campeche, México. Otro factor está relacionado al tamaño del remanente de bosque tropical, que en AFC es más pequeño que en REBIMA (374.5 km^2 contra 3,312 km^2 de superficie, respectivamente). En este sentido el tamaño del área pudo haber afectado la abundancia y ocupación registrada de individuos de poblaciones de tapir en el área de estudio, puesto que; 1) el forraje del que se alimenta

(al menos 98 especies de plantas, Naranjo 2015) se esperaría que estuviese más disponible, en teoría, en un área mayor de selva húmeda (Mc Arthur y Wilson 1967; Challenger 2014) como en la REBIMA, que en fragmentos más pequeños (AFC), que además se consideran de menor calidad ante uno más grande al proveer menor capacidad sustentadora para individuos y poblaciones silvestres (Pulliam y Danielson 1991 y Pulliam 2000).No obstante autores como Fragoso (1991) y Naranjo (1995 y 2002) ha registrado la presencia de tapir en bosques secundarios y áreas de con diversas presiones antrópicas (*e.g.* extracción de madera y cacería), siempre y cuando el forraje y otras condiciones como sitios de descaso y refugio, también se encuentren presentes (March y Naranjo 2005).

Patrones de actividad temporal

Mediante el foto-trampeo se obtuvo una muestra mínima de 87 registros de tapir (n = 87) mientras que Maffei y Noss (2007) consideran 11 registros como una muestra viable, y en tanto que en otros estudios se logran menores registros (Sandoval-Seres et al. 2016, n= 37). Estudios que evaluaron los patrones de actividad del tapir en México y otros países reportan patrones de actividad delimitados en un específico rango de horas (nocturnos o diurnos específicamente, Eisenberg; 1989; Noss et al. 2003; Sanderson y Trolle 2005), o con horarios de actividad particionados en dos lapsos del día entero (típicamente de día y noche; Foerster 1998; Bodmer y Brooks 1997). En este estudio se observó que el tapir presenta patrones de actividad que varían a lo largo del día, con

tendencias de movimiento durante las últimas horas de la noche y primeras de la madrugada, presentando hábitos crepusculares, pero principalmente nocturnos.

El presentar mayor intensidad de actividad del tapir en REBIMA, con 56 registros y en AFC 31, puede indicar que los tapires en REBIMA fueron más abundantes que en AFC (20.9 ind/1000 días-cámara ante 10.8 ind/ 1000 días cámara en AFC). Sin embargo, de la distribución del tiempo que usan los sitios, se destaca que el 35% de los registros (n=11) en AFC fueron efectuados en las últimas 4 h del día (20-24 h); y el 28.5% de los registros (16) en la REBIMA, para el mismo intervalo de tiempo. Esto puede explicarse por la conducta que despliegan los tapires, en áreas con presencia humana y con factores como la cacería; tal como lo señalan Naranjo y Cruz (1998), con el tapir centroamericano, en México, y Zapata-Ríos y Branch (2015) con el tapir de montaña (*Tapirus pinchaque*), en Ecuador.

Se ha documentado que la presencia de canidos domésticos o ferales, también pueden conducir a cambios en el uso del hábitat de las especies nativas, afectado su movimiento y horarios de actividad (Vanak y Gompper 2009; Silva-Rodríguez et al. 2010). Se registraron 7 eventos de intrusión de perros domésticos durante el estudio en AFC, y ninguno en REBIMA.

En cuanto a los patrones de actividad registrados para ambas especies de pecaríes, se obtuvo que fueron principalmente diurnos, con esporádica actividad por las tardes o noches, lo cual difiere con un estudio reciente en Brasil, de Galetti et al. (2015), quienes registraron picos de actividad para el pecarí de labios blancos entre 5:00 y 10:00

h, y para el pecarí de collar de 17:00 a 22:00 h. En contraste, en el presente estudio, los picos de actividad se observaron entre las 14:00 y 18:00 h. para ambas especies.

Independientemente de los resultados en otras áreas tropicales de América, la información generada en este estudio indica una clara selección del uso del hábitat de las especies de ungulados en la dimensión temporal, ya que los horarios de actividad de los pecaríes no se traslaparon con los de los tapires. No obstante, entre las especies de pecaríes se presentó un traslape temporal (grado no estimado) considerando el tiempo como factor. De lo anterior, se infiere que estas no compiten directamente, como para inhibirse o excluirse competitivamente (Gauss 1934). Sale (1974), Del Val E y Boege (2012) proponen que en condiciones de competencia y explotación de recursos semejantes por parte de las especies, la disponibilidad y abundancia de uno o más recursos en el hábitat (*i.e.,* como el alimento y el espacio) no afecta la coexistencia y viabilidad de las poblaciones cuando los recursos son abundantes. Considerando lo anterior, se asume que en el área de estudio los recursos han sido lo suficientemente abundantes como para mantener una condición simpátrica estable de ambas especies de pecaríes (i.e., coexistencia, según la prevalencia de registros históricos desde Burnett y Lyman en 1957). Pese a que ambas especies son omnívoras, la diferencia de talla, tamaño de grupos y características morfo-fisiológicas y conductuales, hacen que los pecaríes de collar exploten un espectro más amplio de alimento que los de pecaríes de labios blancos (Reyna-Hurtado et al. 2014). Lo anterior podría ser uno del mecanismo plausible que expliquen la separación de nicho, y específicamente la coexistencia en una misma región, más que la selección temporal, la cual es una característica que comparten (*i.e.,* traslape temporal)

Por otra parte, Keuroghlian et al. (2004), observaron en un paisaje del sureste de Brasil, a diferencia de este estudio, un traslape espacial, pero no temporal entre grupos de pecaríes. En el Parque Nacional de Corcovado en Costa Rica, Sáenz y Carrillo (1999), observaron traslapes espaciales de estas especies, lo que en conjunto sugiere que estas especies coexisten en gran parte de su distribución, debido a los mecanismos conductuales, fisiológicos y sobre todo por separación en sus dimensiones tróficas descritos arriba, más que por compartir una dimensión espacial (Kiltie, 1982; Carrillo et al. 2002; Reyna et al. 2014). A escalas más finas, por ejemplo considerando los tipos de vegetación presentes en un sitio, los pecaríes de collar y de labios blancos tienden a usar el hábitat de manera diferente (Fragoso 1998), los pecaríes de collar son más tolerantes a hábitats perturbados, mientras que los de labios blancos prefieren los bosques húmedos bien conservados (Reyna-Hurtado et al., 2014).En este estudio se encontró que ambas especies de pecaríes usaron de manera semejante ambos sitios del área de estudio, incluso

Consideraciones del monitoreo

Estudios recientes como el de Martínez (2016), quien utilizó 34 cámaras con un total de 5,201 días-cámara en la Selva Maya, presentó un total de 252 registros de tapir, en contraste con los 87 registros en este estudio. Esta diferencia puede estar relacionada a que las cámaras en ese estudio se instalaron principalmente en proximidad a las aguadas de Calakmul, que funcionan básicamente como atrayentes, sobre todo en época de estiaje (Martínez-Kú et al. 2008; Reyna et al. 2009; Pérez-Cortez 2012). El hecho de haber ocupado solo datos provenientes del foto trampeo para la evaluación del uso de

hábitat y los horarios de actividad, fue con la intención disminuir el sesgo y facilitar comparación de los datos (Silveira et al. 2013). Es recomendable repetir la ejecución de un diseño de muestreo específico para la obtención de información de las especies en uno o varios sitios que permitan obtener comparaciones de la misma área durante un tiempo específico, lo cual se cumple apropiadamente con el uso de cámaras-trampa (Sanderson, 2004; Tobler y Sanderson, 2010; Ahumada et al. 2013).

Se advierte que no se consideraron algunos factores que pudieron haber afectado la dinámica de poblaciones de los ungulados durante este estudio. Por ello se considera el supuesto de monitoreo de una población demográficamente cerrada (Silver et al. 2004; Maffei y Noss 2007), donde se asume que no hay crecimiento, ni decremento poblacional, migraciones, emigraciones, y además se omiten las interacciones ligadas a la presencia, abundancia, distribución de los principales depredadores que habitan en el área de estudio. Entre ellos están el jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Puma concolor*) y el ocelote (*Leopardus pardalis;* García-Alaniz et al. 2010; Amador-Alcalá et al. 2013), los cuales se sabe que modulan de forma importante algunos parámetros ecológicos de sus presas, mediante dinámicas de depredación (sistemas depredador-presa). Además, que estos pueden forzar las conductas de movimiento de las presas (teoría del miedo; Brown 1999)

Conclusiones

Los valores de uso de hábitat y patrones de actividad entre las especies mantuvieron similitud para los pecaríes, pero no para el tapir. El tapir varió considerablemente de los pecaríes que coexisten en la Selva Lacandona, usando características del hábitat, como son los recursos espaciales y temporales en forma distinta a los primeros (*i.e.,* selección espacio-temporal). El tapir hizo mayor uso y mostró mayor actividad en sitios sin presencia humana frecuente (fragmentos grandes de bosque tropical perennifolio continuo, REBIMA). En contraparte a los pecaríes de labios blancos usaron de forma similar ambos sitios, sin importar las condiciones de perturbación presentes en AFC.

De las tres especies de ungulados estudiadas, el pecarí de collar fue el más común y fácil de detectar en el área de estudio, en cualquier condición del hábitat, ya sea perturbado o conservado. Sin embargo, el mayor número de registros fue para el pecarí de labios blancos; y los menores, durante el estudio, fueron para el tapir.

El sitio AFC representa un importante relicto de bosque tropical conservado por decisión de las comunidades locales y con una de las coberturas forestales más extensas de la región, después de la REBIMA.

Los resultados reafirman la importancia de generar más investigación de la ecología de grandes mamíferos amenazados y de su hábitat, La conservación de estas poblaciones y otros recursos naturales en la Selva Lacandona se torna urgente debido a las prácticas productivas que se observaron en zonas adyacentes al área natural protegida.

Recomendaciones generales

Son necesarios estudios sobre ámbitos hogareños en el caso del tapir y pecarí de labios blancos en la región lacandona, para determinar sus necesidades de conservación. Así también se deben generar estudios sobre la salud de las poblaciones de estos ungulados.

Para incrementar información sobre los requerimientos poblacionales de cada especie, es necesario realizar análisis de los tipos de vegetación asociada a cada punto de muestreo, así como obtener un índice de alimentos disponibles por medio del uso de cámaras trampa, y recorridos. La telemetría vía satelital, como herramienta para obtener mayor información ecológica puede ser necesaria o indispensable.

Para seleccionar los sitos donde colocar las cámaras trampa se sugiere instalarlas lejos de caminos o veredas de uso frecuente por personas locales, y evitar sitios abiertos en el área (abrevaderos, claros y otros sitios con antecedentes de cacería) para evitar pérdidas del equipo por robo.

Se recomienda establecer redes de trabajo en la zona de estudio, con actores políticos, académicos, organizaciones no gubernamentales (ONG), y ciudadanía en general, para sumar esfuerzos y trabajar con la información que se tiene actualmente, bajo un enfoque de manejo adaptativo que contemple tanto los factores biológicos como los sociales que imperan en la región.

Finalmente, se recomienda realizar más estudios sobre la ecología de los tapires y pecaríes (sobre todo de *T. pecari*), para evaluar tendencias que aporten a la toma de decisiones, sobre el manejo y conservaciones de estas especies y su hábitat. Así mismo

se sugiere encaminar acciones relacionadas al manejo de hábitat (*i.e.,* restauración y enriquecimiento del hábitat). Realizar un monitoreo diagnóstico de las áreas potenciales como corredores biológicos para el tapir y el pecarí de labios blancos en la región sur de la Selva Lacandona- contigua en inmersa en la región de Guatemala, podría iniciar usando 20 cámaras trampa para el monitoreo de esta fauna silvestre y una revisión bibliográfica de los aspectos socioeconómicos, culturales y biológicos del área de interés.

Literatura citada

Ahumada J.A., Hurtado J, y Lizcano D. 2013. Monitoring the status and trends of tropical forest terrestrial vertebrate communities from camera trap data: a tool for conservation. PLoS ONE 8(9): e73707. doi:10.1371/journal.pone.0073707.

Alldredge J.R. Ratti J.T. 1992. Further comparison of some statistical techniques for analysis of resource selection. J. Wildl. Manage. 56: 1-9.

Altrichter, M., A. Taber, H. Beck, R. Reyna y A. Keuroghlian. 2012. Might the white-lipped peccary become ecologically extinct? A report of range-wide declines for a critical Neotropical ecosystem architect. Oryx 46:87-98.

Álvarez del Toro, M. 1977. Los mamíferos de Chiapas. Universidad Autónoma de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. 147 pp.

Amador-Alcalá, S., E.J. Naranjo y J.G. Jiménez-Ferrer. 2013. Wildlife predation on livestock and poultry: implications for predator conservation in the rainforest of south-east Mexico. Oryx 47:243-250.

Arthur S.M., Manly B.F.J., MacDonald L.L., y Garner G.W. 1996. Assessing habitat selection when availability changes. Ecology 77: 215-227.

Bagchi, S., Goyal, S.P., y Sankar, K. 2003. Habitat separation among ungulates in dry tropical forests of Ranthambhore national park Rajasthan. Tropical Ecology 44(2), pp.177–183.

Beck, H, Thebpanya, P. y M. Filiaggi. 2010. Do Neotropical peccary species (Tayassuidae) function as ecosystem engineers for anurans?. Journal of Tropical Ecology 26:407-414.

Beck, H. 2006. A review of peccary-palm interactions and their ecological ramifications across the Neotropics. Journal of Mammalogy 87:519-530.

Bennett, A.F., Radford, J.Q. y Haslem, A., 2006. Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments.

Berkes, F. and C. Folke. 1998. Linking social and ecological systems: management practices and social mechanisms for building resilience. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Berry, N.J., Phillips, O.L., Ong, R.C., Hamer, K.C., 2008. Impacts of selective logging on tree diversity across a rainforest landscape: the importance of spatial scale. Landscape. Ecology. 23, 915–929.

Biondo, C., A. Keuroghlian, J. Gongora, y C. Y. Miyaki. 2011. Population genetic structure and dispersal in the white-lipped peccaries (*Tayassu pecari*) from the Brazilian Pantanal. Journal of Mammalogy. 92: 267–274.

Bodmer R. E, Brooks DM. 1997. Status and action plan of the lowland tapir (*Tapirus terrestris*). Gland, Switzerland. Cambridge, UK.: IUCN/SSC Tapir Specialist Group.

Bodmer, R. E. 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian ungulates. Biotropica 23: 255–261.

Bodmer, R., J. F. Eisenberg y K. H. Redford. 1997. Hunting and the likelihood of extinction of Amazonian mammals. Conservation Biology 2:460-466.

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.

Briceño-Méndez, M. A., R. Reyna-Hurtado, S. Calme, y G. García-Gil. 2014. Preferencias de hábitat y abundancia relativa de *Tayassu pecari* en un área con cacería en la región de Calakmul, Campeche, México. Revista Mexicana de Biodiversidad 85:242–250.

Briceño-Méndez, M., Naranjo, E., Mandujano, S., Altricher, M., y Reyna-Hurtado, R. 2016. Responses of two sympatric species of peccaries (*Tayassu pecari* and *Pecari tajacu*) to hunting in Calakmul, Mexico. Tropical Conservation Science.: Julio-Septiembre. Pp.1–11

Burnett, F. L, y C.P. Lyman. 1957. Mammals collected at Laguna Ocotal. Pages 290-298 in R. A. Paynter, Jr., Editor. Biological Investigations in the Selva Lacandona, Chiapas, México. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard 116:193-298.

Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. J Mammal 24: 346-352.

Byers, C. R., R.K. Steinhorsta y Krausman P. R. 1984. Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. J. Wildl. Manag.48: 1050-1053.

Carrillo E., Wong G. y Cuaron A.D. 2000. Monitoring mammal populations in Costa Rican protected areas under different hunting restrictions. Conserv. Biol. 14: 1580–1591.

Carrillo, E., J. C Saenz y T.K. Fuller. 2002. Movements and activities of white-lipped peccaries in Corcovado National Park, Costa Rica. Biological Conservation 108:317-324.

Carrillo-Reyna, N. 2013. Abundancia relativa, selección de hábitat y distribución potencial del tapir centroamericano en la península de Yucatán: estudio a escala local y regional. Tesis de maestría. El Colegio de la Frontera Sur. Chetumal, Chetumal, México.

Cayuela, L., 2006. Deforestación y fragmentación de bosques tropicales montanos en los Altos de Chiapas, México. Efectos sobre la diversidad de árboles. Ecosistemas 15 (3): 192-198.

Challenger, A. 2014. Paisajes naturales y humanos de México. en: R. Valdez, y A. Ortega (eds.), Ecología y manejo de fauna silvestre en México. pp . 41-71. El Colegio de Posgraduados. México.

Chase, JM y MA Leibold. 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press.

Chávez, C., A de la Torre, H. Bárcenas, R.A. Medellín, H. Zarza y G. Ceballos. 2013. Manual de fototrampeo para estudio de fauna silvestre. El jaguar en México como estudio de caso. Alianza WWF-Telcel, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Chiarello, A G. 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. Biological Conservation 89, 71-82.

CITES (2014). Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. [En línea] Disponible en: http://www.cites.org/ [Último acceso: 23 Noviembre 2014].

Cruz-Lara, L. E., C. Lorenzo, L. Soto, E. Naranjo y N. Ramírez-Marcial. 2004. Diversidad de Mamíferos en Cafetales y Selva Mediana de las Cañadas de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Acta Zoológica Mexicana (nueva serie), 20(1):63-81.

Cuarón AD. 2000. A global perspective on habitat disturbance and tropical rainforests mammals. Conser. Biol. 14(6=: 1574-1579.

Cuarón, A.D. 1997. Land-cover changes and mammal conservation in Mesoamerica. Ph.D. Dissertation, University of Cambridge, Cambridge, U.K.

Cullen Jr., L., Bodmer, R.E., Valladares-Pádua, C.2000. Effects of hunting in habitat fragments of the Atlantic Forests, Brazil.Biol.Conserv.95: 49-56.

Cullen Jr., L.,Bodmer, R.E.,Valladares-Pádua,C. 2001.Ecological consequences of hunting in Atlantic forest patches, São Paulo, Brazil. Oryx 35,137-144.

Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., y Collen, B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. Science, 345(6195), 401

Eisenberg, J.F. 1989. Mammals of the neotropics. Volumen 1: The northern neotropics. University of Chicago Press. Chicago Illinois, EUA.

Fahrig, L. 2003 Effects of habitat fragmentation on biodiversity. Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics.34, 487–515.

Fahrig, L. y Merriam, G. 1994. Conservation of fragmented populations. Conservation Biology 8 (1): 50-59.

Falconi, F. 2011. Densidad y abundancia de relativa de aves y mamíferos en el sector sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules y comunidades adyacentes de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, México.

Foerster, C. R. y C. Vaughan. 2002. Home range, habitat use, and activity of Baird's tapir in Costa Rica. Biotropica 34:423-437.

Foerster, C.R. 1998. Ecología de la danta centroamericana (*Tapirus bairdii*) en un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. Tesis. Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.

Foster, V.C., Sarmento, P., Sollmann, R., Tôrres, N., Jácomo, A.T.A., Negrões, N., Fonseca, C. y Silveira, L., 2013. Jaguar and puma activity patterns and predator-prey Interactions in Four Brazilian Biomes. Biotropica, [online] 45(3), pp.373–379. Disponible en: http://dx.doi.org/10.1111/btp.12021

Fragoso, J.M. V., 1998. Home range and movement patterns of white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) herds in the northern Brazilian Amazon. Biotropica, [online] 30, pp.458–469.

Franklin, A. B., Noon, B. R. y George T. L. 2002. What is habitat fragmentation?: Studies in Avian Biology No. 25:20-29, 2002.

Galetti M, Camargo H, Siqueira T, Keuroghlian A, Donatti CI, Jorge MLSP, et al. 2015. Diet Overlap and Foraging Activity between Feral Pigs and Native Peccaries in the Pantanal. PLoS ONE 10(11): e0141459. doi:10.1371/journal.pone.0141459. Accesado: 2016.10.12.

García, E. 2004, Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen, Serie Libros, núm. 6, Instituto de Geografía, UNAM, México.

García-Alaníz, N., Naranjo, E. J., y Mallory, F. F. 2010. Hair-snares: A non-invasive method for monitoring felid populations in the Selva Lacandona. Tropical Conservation Science Vol.3 (4):403-411.

García-Gil J.G. y Lugo-Hupb J. 1992. Las formas del relieve y los tipos de vegetación en la Selva Lacandona. En Vázquez-Sánchez M.A. y Ramos M.A. Eds. Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación, pp. 39-49. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. Publicaciones Especiales de Ecosfera 1, San Cristóbal de las Casas, Chiapas.

García-Marmolejo, G., Chapa-Vargas, L., Huber-Sannwald, E., Weber, M., Rosas-Rosas, O. C. y J. Martínez-Calderas. 2013. Potential distributional patterns of three wild ungulate species in a fragmented tropical region of northeastern Mexico. Tropical Conservation Science. 6(4):539-557.

Gause, I. (1934) The Struggle for Existence. Williams y Wilkins, Baltimore, MD.

Granados, A., Crowther, K., Brodie, J. F., y Bernard, H. 2016. Persistence of mammals in a selectively logged forest in Malaysian Borneo. Mammalian Biology, 81(3):268–273. doi:10.1016/j.mambio.2016.02.011.

Hall, L.S., P.R. Krausman, y M.L. Morrison. 1997. The habitat concept and a plea for -.standard terminology. Wildl. Soc. Bull. 25:173-182.

Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks.Cold Spring Harbor Symp Quantitative Biol. 22:415–427.

INE. 2000. Estrategia nacional para La vida silvestre. Instituto Nacional de Ecología, México, D.F.

IUCN 2015. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015-4. http://www.iucnredlist.org>. Downloaded on 19 November 2015.

Johnson, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resources preference. Ecology 61: 65–71.

Kernohan, B. J., R. A. Gitzen y J. J. Millspaugh. 2001. Analysis of animal space use and movements. pp. 125-166 en J. J. Millspaugh y J. M. Marzluff, eds. 2001. RadioTracking and Animal Populations. USA: Academic Press

Keuroghlian, A. y Eaton, D.P. 2008. Importance of rare habitats and riparian zones in a tropical forest fragment: preferential use by *Tayassu pecari*, a wide ranging frugivore. Journal of Zoology 275:283–293.

Keuroghlian, A., Desbiez, A., Reyna, R., Altrichter, M., Beck, H., Taber, A. y Fragoso, J.M.V. 2013. *Tayassu pecari*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>. Accessed el 17 de noviembre de 2014.

Keuroghlian, A., Eaton, D.P. y Longland, W.S. (2004) Area use by white-lipped and collared peccaries (*Tayassu pecari* and *Tayassu tajacu*) in a tropical forest fragment. Biological Conservation, 120: 411–425.

Kiltie, R.A., 1982. Bite force as a basis for niche differentiation between rain forest peccaries (*Tayassu tajacu* and *T. pecari*). Biotropica, 14: 188–195.

Krausman, P.R. 1999. Some basic principles of habitat use. Grazing Behavior of Livestock and Wildlife (eds K. Launchbaugh, K. Sanders & J. Mosley), pp. 85–90. University of Idaho Forest, Wildlife & Range Exp. Sta. Bull. #70, Univ. of Idaho, Moscow, ID.

Krebs, C.J. 1994. Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. 4a ed. Harper Collins College Publishers, New York.

Leibold, MA. 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. Ecology 76:1371-1382.

Leopold, A. S. 1977. Fauna Silvestre de México (aves y mamíferos de caza). Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México.

Leopold, A.S. 1959. Wildlife of Mexico: The Game Birds and Mammals. University of California Press, Berkeley.

Lira, I., E. J. Naranjo, D.M. Guiris, y E. Cruz. 2004. Ecología de *Tapirus bairdii* (Perissodactyla: Tapiridae) en la Reserva de la Biosfera el Triunfo (Polígono I), Chiapas, México. Acta Zoológica Mexicana 20:1-21.

Looijen, RC. 2000. Holism and reductionism in biology and ecology. The mutual dependence of higher and lower level research programmes. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Maffei, L., Cuéllar, E. y Noss, J. (2002). Uso de trampas cámara para la evaluación de mamíferos en el ecotono Chaco-Chiquitanía. Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental 11: 55–65.

March, I.J. 2005. Pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*). Pp. 522-524 en: G. Ceballos y G. Oliva (eds.). Los mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, y Fondo de Cultura Económica, México, D.F. 986 pp.

March, I.J. y E.J. Naranjo. 2005. Tapir (*Tapirus bairdii*). Pp. 496-497 en: G. Ceballos y G. Oliva (eds.). Los mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, y Fondo de Cultura Económica, México, D.F. 986 pp.

Martínez, W. E. (2016). Abundancia relativa y ocupación del tapir (*Tapirus bairdii*) en cuerpos de agua en la Selva Maya El Colegio de la Frontera Sur. Tesis. Campeche, México.

McArthur, R.H. 1969. Patterns of Communities in the Tropics. Biol. Jour. Linn. Soc..1:19-30.

Moreira-Ramírez, J.F., Reyna-Hurtado, R., Hidalgo, M., Naranjo, E., Ribeiro, M., García, R., Mérida, M. y Ponce-Santizo G. (2016) Importance of waterholes for white-lipped peccary (*Tayassu pecari*) in the Selva Maya, Guatemala. Therya 7:51-64.

Muench, C., Ramos, M. M. 2016. Can community protected areas conserve biodiversity in human modified tropical landscapes ? The case of terrestrial mammals in southern Mexico,Tropical conservation Science. 9(1), 178–202.

Muscarella, R. y Fleming T. 2007. The Role of Frugivorous Bats in Tropical Forest Succession. Biol. Rev. (2007), 82, pp. 573–590.

Naranjo, E.J. 2002. Population ecology and conservation of ungulates in the Lacandon Forest, México. PhD Thesis, University of Florida, Gainesville, FL. USA. 160 pp.

Naranjo, E.J. 2008. Uso y conservación de mamíferos en la Selva Lacandona, Chiapas, México. Pp. 675-691 en: C. Lorenzo, E. Espinoza y J. Ortega (eds.), Avances en el estudio de los mamíferos de México II. Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. (AMMAC). San Cristóbal de Las Casas, México. 691 pp.

Naranjo, E.J., 2009. Ecology and Conservation of Baird's tapir in Mexico. Tropical Conservation Science, 2(2), pp.140–158.

Naranjo, E.J., C. Lorenzo y A. Horváth. 2005. La diversidad de mamíferos en Chiapas. Pp. 221-263 en: M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial y L. Ruiz-Montoya (eds.), Diversidad biológica en Chiapas. Plaza y Valdés, México, D.F. 484 pp.

Naranjo, E.J., J.C. López-Acosta y R. Dirzo 2010. La cacería en México. Biodiversitas, 91:6-10.

Patten, B.C. y Auble, G.T. 1981. System Theory of the Ecological Niche. The American Naturalist. 117(6), 893–922.

Pianka, E. R. 1983. Evolutionary biology. Third edition. Harper and Row, New York, New York, USA.

Pulliam, R. 2000. On the relationship between niche and distribution. Ecology Letters 3:349-361.

Reyna, R. 2016. Tropical ungulates special number. Therya, Vol. 7 (1): 1-2.

Reyna, R. y G. Tanner. 2007. Ungulate relative abundance in hunted and non-hunted sites in Calakmul forest (Southern Mexico). Biodiversity and Conservation 16:743-756.

Reyna, R., C.A. Chapman, S. Calme y E. Pedersen. 2012. Searching in heterogeneous environments: foraging strategies in the white-lipped peccary (*Tayassu pecari*). Journal of Mammalogy 93:124-133.

Reyna, R., E. Rojas-Flores, y G. W. Tanner. 2009. Home range and habitat preferences of white-lipped peccaries (*Tayassu pecari*) in Calakmul, Campeche, Mexico. Journal of Mammalogy 90:1199–1209.

Reyna, R., March, I., Naranjo, E., y Mandujano, S. 2014. Pecaríes en México. Pp. 377-387 in Ecología y manejo de fauna silvestre en México (Valdez, R., y J. A.Ortega, eds.). Colegio de Postgraduados y New Mexico State University. Texcoco, México.

Reyna, R., y G. W. Tanner. 2005. Habitat preferences of an ungulate community in Calakmul Forest, Campeche, Mexico. Biotropica. 37:676-685.

Rzedowski, J., 2006. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.

Sanderson, J.G. 2004. Tropical ecology, assessment and monitoring initiative: Camera phototrapping monitoring protocol. The Center for Applied Biodiversity Science (CABS) and Conservation International. Washington, D.C., USA.

Santos JL. y Tellería (2006) T. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies; Ecosistemas, año XV,numero 002;asociación Española de Ecología terrestre, Alicante, España, pp. 1-7

Schoener, T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. American Naturalist 122: 240-285.

Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales (SEMARNAT). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010. Protección ambiental, especies de flora y fauna silvestres de México, categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio, y lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, Jueves 30 de diciembre de 2010, 1: 1-77.

Silveira, L., Jácomoa, A. y Diniz-Filho, J. 2013. Camera trap, line transect census and track surveys:a comparative evaluation. Biological Conservation, 114: 351-355.

Silver, S. 2004. Assessing jaguar abundance using remotely triggered cameras. Jaguar Conservation Program, Wildlife Conservation Society, New York. Pp. 25.

Soulé, M. E. 1985. What is conservation biology? Bioscience 35:727-734.

Forman R., T. T. y M. Godron. 1986. Landscape ecology, John Wiley, New-York.

Tejeda-Cruz, C. E.J. Naranjo, A.D. Cuarón, H. Perales, y J.L. Cruz-Burguete. 2009. Habitat use of wild ungulates in fragmented landscapes of the Lacandon Forest, southern Mexico. Mammalia 73:211-219.

Tobler, M. W., Carrillo-Percastegui, S. E., Leite Pitman, R., Mares, R., y Powell, G. (2008). An evaluation of camera traps for inventorying large- and medium-sized terrestrial rainforest mammals. Animal Conservation 11(3): 169–178.

Tobler, M.W., 2002. Habitat Use and Diet of Baird's Tapirs (*Tapirus bairdii*) in a Montane Cloud Forest of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. Biotropica, [online] 34, pp.468–474.

Vidolin, G., Batista, D., Wandembruck, A. 2011. Landscape valuation based on the ecological requirements of '*Tayassu pecari*' and '*Tapirus terrestris*' - a forest with araucaria, in Paraná state, Brazil. Ciéncia Forestal. Vol. 21, n. 3, p. 509-519.

Weber M. 2008. Un especialista, un generalista y un oportunista: uso de tipos de vegetación por tres especies de venados en Calakmul, Campeche. Pp. 579-592 en: C. Lorenzo, E. Espinoza y J. Ortega (eds.), Avances en el estudio de los mamíferos de México II. Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. (AMMAC). San Cristóbal de Las Casas, México. 691 pp.

World Boundaries and Places - Esri, HERE, DeLorme, MapmyIndia, © OpenStreetMap contributors, and the GIS user community

World Imagery - Source: Esri, DigitalGlobe, GeoEye, Earthstar Geographics, CNES/Airbus DS, USDA, USGS, AEX, Getmapping, Aerogrid, IGN, IGP, swisstopo, and the GIS User Community

Apéndices

Apéndice 1. Datos generales de la colecta de datos mediante el fototrampeo efectuado durante el estudio.

Número de estaciones de fototrampeo (Estaciones); cantidad total de fotografías generadas por todas las cámaras (FPool); Fotos sin vertebrados silvestre (Fs/n); Fotos efectivas, con vertebrados silvestres, domésticos o humanos (FE); Fotos con gente (FGen); Fotos con presencia de animales domésticos (FGan); Fotos de vertebrados silvestres mayores (F Silv); Totalidad de fotos exclusivas de las especies de estudio (F-Sp). Fotos de tapir, fotos de pecarí de collar y fotos de pecarí de labios blancos (Ftap; Fpec y Fplb). TAO (tiempo de actividad observado) = tiempo de exposición frente a la cámara en minutos.

Estaciones	F Pool	Fs/n	FE	FGen	FGan	FSilv	F-Sp	Ftap	Fpec	Fplb
64	27,180	6,579	20,601	24	10	20,567	1,097	199	148	750
							TAO	85	156	1,416

Apéndice 5. Comparativo de las abundancias de tapir generadas en este estudio, respecto a otros en México y países de américa tropical. IAR= índice de abundancia relativa. UE= unidad de esfuerzo

Área de estudio	Método	IAR	U E	Autor(año)
Presente estudio (Sector sur de la Selva lacandona)	fototrampeo	10.8ind /1000días-cámara	8,463 días-cámara	Presente estudio
	Avistamientos indirectos	1.03 rastros/100km	263.2 km recorridos	
	Avistamientos directos	0.76ind/km recorridos		
Reserva de la Biosfera La Sepultura, México	Avistamientos indirectos	0.24 rastros/km	482.4 km recorridos	Naranjo y Cruz (1998)
	Conteo de excretas	0.38 excretas/km		
Reserva de la Biosfera El triunfo, México	Avistamientos indirectos	0.67 rastros/km	456.9 km recorridos	Lira et al. (2004)
		0.25 excretas/km		
	Avistamientos directos	0.40 ind/100km		
Selva Lacandona, México (Sitios con intensidad baja de cacería)	Avistamientos indirectos	1.07 rastros/km	1908 km recorridos	Naranjo y Bodmer (2007)
Selva Lacandona, México (Sitios con mayor intensidad de cacería)	Avistamientos indirectos	0.50 rastros/km		
Suroeste de la Selva Lacandona, México (Sitios con presencia humana frecuente)		0.47rastros/km recorrido	683.4 km recorridos	Tejeda-Cruz (2009)
Reserva de la Biosfera Calakmul, México	fototrampeo	62.32	1,312 Días-cámara	Martínez, (2016)
Nuevo Becal, México		57.66	827 Días-cámara	
Runaway Creek, Belize		48.43	1578 Días-cámara	
Laguna del tigre, Guatemala		39.08	1484 Días-cámara	
Pantanal, Brasil.	fototrampeo	0.69 ind/504 días-cámara	504 Días-cámara	Trolle et al. (2008)

Apéndice 6a. Registros fotográficos obtenidos de la fauna focal en REBIMA. Selva Lacandona, Chiapas, México. (Febrero – octubre de 2015).

1. *T. bairdii* atravesando la vegetación acuática. 2. grupo de *T. pecari* en un "bañadero". 3. *T. bairdii* (tuerto). 4. grupo de *T. pecari* cercano a un abrevadero natural. 5. *D. crassus* cerca de abrevadero. Inferior der. 6. *D. crassus* con dos crías. Reserva de la Biosfera Montes Azules, Chiapas, México. 2015.

Apéndice 2b. Registros fotográficos obtenidos de la fauna focal en AFC. Selva Lacandona, Chiapas, México. (Febrero – octubre de 2015).

1. Grupo de *T.pecari* en reserva ejidal de Santa Rita. 2. grupo de *T. pecari* avistado en reserva ejidal de Galacia.3. Grupo de *T. pecari* en reserva ejidal de Galacia. 4. Grupo de *T. pecari* en reserva ejidal de El Pirú. 5. *T. bairdii* en inmediaciones de la reserva ejidal de El Pirú. 6. *D. crassus* en bosque secundario, dentro de la reserva ejidal de Santa Rita. Municipio de Marqués de Comillas. Región Selva Lacandona Chiapas, México. 2015.

Anexo 1. Artículo

Patrones de actividad de tres ungulados en la Selva Lacandona, Chiapas, México

Activity Patterns of three ungulates in the Lacandon Forest, Chiapas, Mexico.

Alberto Falconi-[1,*], Eduardo Naranjo[1], Rafael Reyna-Hurtado[1] y Darío Navarrete-Gutiérrez[1]

[1]Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, Barrio María Auxiliadora, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México, 29290.

*fafalconi@ecosur.edu.mx

Resumen

En la Selva Lacandona, Chiapas, México, habitan simpátricamente tres especies de ungulados, el tapir centroamericano (*Tapirus bairdii*), el pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*) y el pecarí de collar (*Pecari tajacu*); lo cuales contribuyen a mantener la dinámica, estructura y funcionamiento de los bosques tropicales por medio de interacciones tróficas y mutualistas (i.e., herbivoría, dispersión y depredación de semillas, y como presas de grandes carnívoros). En este estudio se analizaron los patrones de actividad de los tres ungulados mencionados, con el objetivo de evaluar el grado de segregación temporal entre las tres especies en la porción sur de

la Reserva de la Biosfera Montes Azules y comunidades circundantes. La técnica de colecta de datos fue mediante el uso de cámaras-trampa en el área de estudio. El trabajo de campo se llevó a cabo de febrero a octubre de 2015 con un esfuerzo de muestreo de 8,463 días-cámara. Los resultados evidenciaron que el tapir discrepó considerablemente de los pecaríes que coexisten en la Selva Lacandona, segregándose los recursos e temporales en forma distinta a los primeros. Se espera que esta información sea útil como punto de referencia para la conservación de estas especies y sus hábitats en la Selva Lacandona.

Palabras clave: Coexistencia, ungulados, partición de recursos, bosque tropical, herbívoros.

Abstract

Three species of threatened Neotropical ungulates occur sympatrically in the Lacandon Forest of Chiapas Mexico: the Baird's tapir (*Tapirus bairdii*), the white-lipped peccary (*Tayassu pecari*), and the collared peccary (*Pecari tajacu*). These species contribute to maintain the ecosystem functioning through trophic and mutualistic interactions (herbivory, seed dispersal, and seed predation), as well as they act as prey for large carnivores. In this study we analyzed their activity patterns in two areas characterized by continuous and fragmented forests. The data collection was based on camera-trapping in the southern region of Montes Azules Biosphere Reserve, and surroundings. The study was carried out from February to November 2015, using 45 cameras running over the course of 8,463 days-cameras. We found that the Baird's tapir was almost exclusively nocturnal with a trend towards crepuscular schedules, and that both peccary species

were diurnal, therefore showing a high daily temporal segregation. The activity estimations for both peccaries between the study areas were similar, but for the Baird's tapir the activity was higher in continuous forest. We suggest this information may be valuable for the conservation of these species and their habitats in the Lacandona region.

Key words: coexistence, ungulates, resource partition, tropical forest and hervivores.

Introducción

La Selva Lacandona de Chiapas es una región que alberga uno de los mayores remanentes de bosque tropical en México, donde coexisten numerosas especies de flora y fauna silvestre, muchas de las cuales además constituyen un recurso natural para los habitantes de las comunidades rurales (Leopold, 1959; Naranjo, López-Acosta y Dirzo 2010; Nations, 2010). Se ha demostrado que el deterioro, la fragmentación y sobre todo la pérdida de hábitat en estos bosques tropicales ha provocado la desaparición local - regional y el aislamiento de poblaciones de pecaríes de labios blancos (*Tayassu pecari*) y tapires (*Tapirus bairdii*) (Naranjo, et al. 2005; Tejeda-Cruz et al., 2009). Estas dos especies junto con el pecarí de collar (*Pecari tajacu*), habitan simpátricamente en el sur de México (Naranjo, 2014).

Actualmente las dos especies de pecaríes arriba citadas están consideradas dentro del Apéndice II de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna

Silvestre (CITES 2014). El pecarí de labios blancos aparece en la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) como Vulnerable (VU) (Keuroghlian et al., 2014) y es considerada una especie con estatus en peligro de extinción en México en la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010). Por su parte, el pecarí de collar está catalogado como de preocupación menor (LC), mientras que el tapir, está considerado en Peligro de Extinción (EN) en las listas de la IUCN (IUCN 2015) y en las listas mexicanas (NOM-059-SEMARNAT-2010), además de encontrarse incluido en el Apéndice I de CITES.

Las poblaciones de tapir y pecaríes (ordenes Perissodactyla y Artiodactyla, respectivamente, denominados como ungulados en adelante) tienen funciones ecológicas importantes (Bodmer, 1991; Eisenberg, 1989; Olmos et al., 1999). Como consumidores primarios, contribuyen en la dinámica y estructuración de los ecosistemas donde habitan, por medio de la herbivoría, la dispersión, depredación de semillas y como presas de grandes carnívoros (Naranjo, 2009; Reyna-Hurtado et al., 2014). Los ungulados tienden a usar el hábitat en función de ciertos atributos tales como la cobertura vegetal disponible, la calidad, la abundancia y disponibilidad del recurso (i.e., espacio, alimento y agua) o la presencia de rutas de dispersión (Hall et al., 1997; Johnson, 1980; Reyna et al., 2009; Weber, 2008). El tapir y los pecaríes que habitan la región Lacandona viven simpátricamente y además se sabe que, aunque usan de forma diferenciada el hábitat (i.e., preferencia por hábitats distintos; Cruz-Tejeda, 2009) se alimentan de muchos elementos similares entre frutas, tallos, y hojas (Naranjo 2014; Reyna et al., 2014), por lo que se supone existe cierta separación en sus horarios de actividad, una de las estrategias que hace tolerable la coexistencia de especies (Gauss 1934). Por ello en este estudio se consideró únicamente el

análisis de los patrones de actividad de los ungulados focales. Actualmente se cuenta con información general sobre el estado de algunas poblaciones importantes de los tres ungulados en el sureste de México (March, 1990; Naranjo, 2014; Reyna et al., 2014). Sin embargo, se requieren estudios específicos sobre las relaciones que guardan estos mamíferos con el medio donde habitan, incluyendo la influencia antrópica (i.e., cacería, fragmentación por expansión de frontera agropecuaria). Es importante proporcionar información que ayude a identificar alguno de los patrones ecológicos y conductuales necesarios para conservar y manejar sustentablemente estas especies (Reyna-Hurtado, 2009; Valdez, 2014). La información que se produce es de gran relevancia para generar estrategias de conservación y fortalecer planes de manejo. Además, contribuye a tener un panorama más completo sobre sus requerimientos ecológicos, las perspectivas y necesidades de conservación para estas especies y su hábitat a nivel local y regional.

Materiales y métodos

El trabajo se llevó a cabo de febrero a octubre de 2015 en el sector sur de la Selva Lacandona, donde se abarcó un área que contiene la mayoría de los elementos heterogéneos propios del actual paisaje en la región (i.e., ríos y otros cuerpos de agua, vegetación selvática, y agroforestal [cultivos agrícolas, pastizales y potreros], desarrollo urbano y rural; Figura 1).

Se consideraron dos condiciones de hábitat denominadas “sitios sin presencia humana frecuente” (REBIMA) y “sitios con presencia humana frecuente” (AFC), por ser esta condición antrópica

uno de los factores más determinantes en la abundancia y distribución de tapires y pecaríes (Naranjo et al., 2014). El sitio REBIMA es representado por la Reserva de la Biosfera Montes Azules (3,312 km^2) El segundo sitio representa al AFC, y se ubica adyacente a la REBIMA, en las inmediaciones forestales de los ejidos Galacia, Adolfo López Mateos, El Pirú y Santa Rita; mismos que pertenecen a un paisaje tropical modificado cuyas superficies forestales corresponden en su mayoría a áreas protegidas comunitarias.

Los sitios de estudio se encuentran entre las coordenadas 16°08'56"-16°11' 58.3" N, y 90°53'57-91°18'45" O, a una altitud entre 140-300 msnm. La topografía del paisaje de estudio es heterogénea y compleja incluye lomeríos bajos, zonas inundables y serranías que corren en dirección noroeste-sureste, separadas por cañadas intrincadas de diversa profundidad (García y Lugo, 1992; Naranjo, 2002) El clima predominante de la región es de tipo cálido húmedo con abundantes lluvias en verano (Am (i') gw") (García, 2004).

El estudio transcurrió entre febrero y octubre de 2015. Para obtener datos de los horarios de actividad se utilizaron 22 cámaras dentro del sector sur de la REBIMA (REBIMA) y 23 cámaras en las áreas forestales comunitarias (AFC; Modelos Cudde back® Black Flash E3 de 35 mm). La configuración espacial de las estaciones de fototrampeo consistió en un arreglo reticular dentro de cada uno de los sitios de estudio, (REBIMA y AFC), procurando que fuesen separadas por una distancia mínima de ≈1 km (± 200 m, modificado de Chávez et al., 2013 y Silver, 2004; Figura 2). Las cámaras-trampa se programaron para que funcionaran las 24 hrs. del día y para capturar secuencias de tres fotos y 30 segundos de video en cada minuto en caso de detectar movimiento.

En cada registro fotográfico se verificó la fecha, hora y la ubicación geográfica de cada estación de fototrampeo, así como el número de individuos registrados.

Para determinar el patrón de actividad se trabajó únicamente con el total de registros fotográficos independientes, con horario visible en la fotografía, que se obtuvieron por especie. En las fotografías se cuantificó el número de eventos de captura obtenidos en intervalos de dos horas con la finalidad de encontrar patrones en los horarios de actividad reales de cada especie estudiada (Monroy-Vilchis et al., 2011; Tobler et al., 2008). Los horarios de actividad de los ungulados se clasificaron en tres categorías: a) diurnos, fotografías con luz solar visible; b) nocturnos cuando no se observó luz solar, y c) crepusculares, registros específicos logrados en las primeras horas del día (06:00-08:00hrs) o ultimas de la tarde (18:00-20:00hrs; Monroy-Vilchis et al. 2011).

Resultados

Se obtuvieron 224 registros fotográficos de los ungulados bajo estudio, todos presentaron fecha y hora visible, datos que fueron usados para analizar y documentar los patrones de actividad diarios de cada especie. Para el tapir, la evidencia fotográfica reflejó una clara tendencia por la actividad nocturna y crepuscular (concentrada en las primeras horas de la mañana; Figura 3). Se observó una marcada diferencia en la actividad temporal de las poblaciones de tapires entre ambos sitios (Figuras 4 y 5), mostrando más intensidad en REBIMA (i.e., 25 registros entre las

20:00 – 4:00 hrs.) que en AFC (n= 15 en mismos intervalos temporales, los cuales fueron las horas con mayor actividad en ambos sitios para esta especie; P=0.04; t= 2.21; gl=11).

En cuanto a categoría de sexos, no se observaron diferencias en los horarios de actividad generales reportados en este estudio para los tapires machos entre hábitats (P=0.45, U=50.5; Figura 6); al igual que para las hembras (P=0.85, U=68.5). También se observó que machos (n=22) y hembras (n=10) presentaron patrones similares de actividad diaria (P=0.32, U=54.5). Un atributo secundario que se observó en el análisis temporal en los registros fotográficos, fue el tiempo de actividad observado (TAO) para esta especie fue en promedio 1.95 min (DE= 5.60; mín = 1 minuto; máx = 7 min) frente a una estación de foto trampeo, en contraste con las 23.6 hrs. de permanencia que mantuvo un grupo de pecaríes de labios blancos.

Los registros fotográficos de pecarí de collar y de labios blancos sugieren que ambas especies son de hábitos principalmente diurnos, con ligera tendencia a ser activos por las tardes (después de las 16:00 h), y prácticamente sin actividad por las noches (Figuras 7-10).

Discusión

El fototrampeo arrojó evidencia considerable, con una muestra amplia de registros de tapir (n= 87) mientras que Maffei y Noss (2007) consideran 11 registros como una muestra viable, y en tanto que en otros estudios se logran muchos menos (Sandoval-Seres et al., n= 37). Estudios que evaluaron los patrones de actividad del tapir en México y otros países reportan patrones de actividad delimitados en un específico rango de horas (nocturnos o diurnos específicamente; Eisenberg, 1989; Noss et al. 2003; Sanderson y Trolle, 2005), o con horarios de actividad

particionados en dos lapsos del día entero (típicamente de día y noche; Bodmer y Brooks, 1997; Foerster, 1998). En este estudio se observó que el tapir presenta patrones de actividad que varían a lo largo del día, con tendencias de movimiento durante las últimas horas de la noche y primeras de la mañana, presentando hábitos crepusculares, pero principalmente nocturnos.

El haber encontrado más intensidad de actividad del tapir en REBIMA, tomando en cuenta la proporción de registros (n=56 y n= 31 en REBIMA y en AFC, respectivamente), puede deberse a que los tapires en REBIMA fueron más abundantes que en AFC (20.9 ind/1000 días-cámara ante 10.8 ind/ 1000 días cámara en AFC). Sin embargo, de la distribución del tiempo que usan los sitios, se destaca que el 35% de los registros (n=11) en AFC fueron efectuados en las últimas 4 h del día (20-24 h); son similares con el 28.5% de los registros (16) en REBIMA, para el mismo intervalo de tiempo. Esto puede explicarse por la conducta que despliegan los tapires, en áreas con presencia humana y con factores como la cacería; tal como lo señalan Naranjo y Cruz (1998), con el tapir centroamericano, en México y Zapata-Ríos y Branch (2015) con el tapir de montaña (Tapirus pinchaque), en Ecuador.

Se ha documentado que la presencia de canidos domésticos o ferales, también pueden conducir a cambios en el uso del hábitat de las especies nativas, afectado su movimiento y horarios de actividad (Silva-Rodríguez et al., 2010; Vanak y Gompper, 2009). Este fenómeno podría cobrar importancia si se tuviera mayor evidencia de ello, en el área de estudio, ya que se registraron 7 eventos de intrusión de perros domésticos durante el estudio en AFC.

En cuanto a los patrones de actividad registrados para ambas especies de pecaríes, se obtuvo que fueron principalmente diurnos, con esporádica actividad por las tardes o noches, lo cual discrepa ligeramente, con un reciente estudio en Brasil, de Galetti et al. (2015), quienes registraron picos de actividad para el pecarí de labios blancos entre 5:00 y 10:00 h, y para el pecarí de collar de 17:00 a 22:00 h. En contraste, en el presente estudio, los picos de actividad se observaron entre las 14:00 y 18:00 h. para ambas especies.

Independientemente de los resultados en otras áreas tropicales de América, la información generada en este estudio da lugar a confirmar una clara segregación del uso del hábitat de estas especies, con respecto al tapir en el área de estudio, toda vez que evidentemente los horarios de actividad no se traslaparon. No obstante, entre las especies de pecaríes, se presentó un traslape considerando el tiempo como factor. De lo anterior, se infiere que estas no compiten directamente, como para inhibirse o excluirse competitivamente (Gauss 1934). Existe una teoría, que además explica que, en condiciones de competencia y explotación de recursos semejantes, la disponibilidad y abundancia de uno o más recursos en el hábitat, como el alimento y el espacio, no afectan la coexistencia y viabilidad de las poblaciones, si estos fuesen abundantes (Del Val E y Boege, 2012; Sale, 1974).

Por otra parte, Keuroghlian et al., (2004), al igual que este estudio, pero con ayuda de telemetría, observaron en un paisaje del sureste de Brasil, un traslape espacial, aunque no temporal entre grupos de pecaríes. En el Parque Nacional de Corcovado en Costa Rica, Sáenz y Carrillo (1999), observaron traslapes espaciales de estas especies, lo que en conjunto hace suponer, que estas

especies coexisten en gran parte de su distribución, gracias a mecanismos conductuales, fisiológicos y sobre todo por separación en sus dimensiones tróficas. Mecanismos ecológicos que les permite coexistir (Carrillo et al. 2002; Kiltie, 1982; Reyna et al., 2014). Se sabe que, a escala más fina, por ejemplo considerando los tipos de vegetación presentes en un sitio, los pecaríes de collar y de labios blancos tienden a usar el hábitat de manera diferente (Fragoso, 1998), los pecaríes de collar son más tolerantes mientras que los de labios blancos prefieren los bosques húmedos bien conservados (Reyna-Hurtado et al., 2014).

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para la realización de mis estudios de posgrado, y al proyecto “Abundancia y uso de fauna silvestre en la Selva Lacandona Chiapas” (Fondo Ciencia Básica CONACYT 105896). A los pobladores de las comunidades rurales visitadas, quienes aparte de fungir como guías en campo, también mostraron compromiso serio con el monitoreo biológico realizado.

Referencias

Bodmer, R. E. (1991). Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonian ungulates. Biotropica 23: 255–261.

Bodmer R. E, Brooks DM. (1997). Status and Action Plan of the Lowland tapir (Tapirus terrestris). Gland, Switzerland. Cambridge, UK.: IUCN/SSC Tapir Specialist Group.

Carrillo, E., J. C Saenz y T. K. Fuller. (2002). Movements and activities of whie-lipped peccaries in corcovado National Park, Costa Rica. Biological Conservation 108:317-324.

Chávez, C., A de la Torre, H. Bárcenas, R.A. Medellín, H. Zarza y G. Ceballos. (2013). Manual de fototrampeo para estudio de fauna silvestre. El jaguar en México como estudio de caso. Alianza WWF-Telcel, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

CITES (2014). Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. Recuperado el 23 Noviembre, 2014 de: http://www.cites.org/

Eisenberg, J. F. (1989). Mammals of the neotropics. Volumen 1: The northern neotropics. University of Chicago Press. Chicago Illinois, EUA.

Foerster, C. R. (1998). Ecología de la danta centroamericana (Tapirus bairdii) en un bosque lluvioso tropical de Costa Rica. Tesis. Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.

Fragoso, J. M. V. (1998). Home Range and Movement Patterns of White-lipped Peccary (*Tayassu pecari*) Herds in the Northern Brazilian Amazon. Biotropica, [online] 30, pp.458–469.

García, E. (2004), Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen, Serie Libros, núm. 6, Instituto de Geografía, UNAM, México.

Gause, I. (1934) The Struggle for Existence. Williams y Wilkins, Baltimore, MD.

Hall, L. S., P. R. Krausman, y M. L. Morrison. (1997). The habitat concept and a plea for standard terminology. Wildl. Soc. Bull. 25:173-182.

Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks.Cold Spring Harbor Symp Quantitative Biol. 22:415–427.

IUCN (2015). The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2015-4. Recuperado el 19 noviembre, 2015 de: http://www.iucnredlist.org

INE. (2000). Estrategia nacional para La vida silvestre. Instituto Nacional de Ecología, México, D.F.

Johnson, D. H. (1980). The comparison of usage and availability measurements for evaluating resources preference. Ecology 61: 65–71.

Keuroghlian, A., Eaton, D. P. y Longland, W. S. (2004). Area use by white-lipped and collared peccaries (Tayassu pecari and Tayassu tajacu) in a tropical forest fragment. Biological Conservation, 120, 411–425.

Keuroghlian, A., Desbiez, A., Reyna, R., Altrichter, M., Beck, H., Taber, A. y Fragoso, J. M. V. (2014). Tayassu pecari. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. Recuperado el 17 noviembre, 2014 de; www.iucnredlist.org.

Kiltie, R. A. (1982). Bite force as a basis for niche differentiation between rain forest peccaries (Tayassu tajacu and T . pecari). Biotropica, 14, pp.188–195.

Maffei, L., Cuéllar, E. y Noss, J. (2002). Uso de trampas cámara para la evaluación de mamíferos en el ecotono Chaco-Chiquitanía. Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental, 11, 55–65.

Naranjo, E. J. (2002). Population ecology and conservation of ungulates in the Lacandon Forest, México. Tesis Doctoral. Universidad de Florida, Gainesville, FL. USA. 160 pp.

Naranjo, E. J. (2008). Uso y conservación de mamíferos en la Selva Lacandona, Chiapas, México. Pp. 675-691 en: C. Lorenzo, E. Espinoza y J. Ortega (Eds.), Avances en el estudio de los mamíferos de México II. Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. (AMMAC). San Cristóbal de Las Casas, México. 691 pp.

Naranjo, E. J. (2009). Ecology and Conservation of Baird's tapir in Mexico. Tropical Conservation Science, 2(2), pp.140–158.

Naranjo, E. J., C. Lorenzo y A. Horváth. (2005). La diversidad de mamíferos en Chiapas. Pp. 221-263 en: M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial y L. Ruiz-Montoya (Eds.), Diversidad biológica en Chiapas. Plaza y Valdés, México, D.F. 484 pp.

Naranjo, E. J., J. C. López-Acosta y R. Dirzo. (2010). La cacería en México. Biodiversitas, 91:6-10.

Reyna, R., March, I., Naranjo, E., y Mandujano, S. (2014). Pecaríes en México. Pp. 377-387 in Ecología y manejo de fauna silvestre en México (Valdez, R., y J. A.Ortega, Eds.). Colegio de Postgraduados y New Mexico State University. Texcoco, México.

Reyna, R., E. Rojas-Flores, y G. W. Tanner. (20099. Home range and habitat preferences of white-lipped peccaries (Tayassu pecari) in Calakmul, Campeche, Mexico. Journal of Mammalogy 90:1199–1209.

Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales (SEMARNAT). (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010. Protección ambiental, especies de flora y fauna silvestres de México, categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio, y lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, Jueves 30 de diciembre de 2010, 1: 1-77.

Silver, S. (2004). Assessing jaguar abundance using remotely triggered cameras. Jaguar Conservation Program, Wildlife Conservation Society, New York. Pp. 25.

Tejeda-Cruz, C., E. J. Naranjo., A. D. Cuarón., H. Perales, y J. L. Cruz-Burguete. (2009). Habitat use of wild ungulates in fragmented landscapes of the Lacandon Forest, southern Mexico. Mammalia 73:211-219.

Tobler, M. W., Carrillo-Percastegui, S. E., Leite Pitman, R., Mares, R., y Powell, G. (2008). An evaluation of camera traps for inventorying large- and medium-sized terrestrial rainforest mammals. Animal Conservation, 11(3), 169–178.

Weber M. (2008). Un especialista, un generalista y un oportunista: uso de tipos de vegetación por tres especies de venados en Calakmul, Campeche. Pp. 579-592 en: C. Lorenzo, E. Espinoza y J. Ortega (Eds.), Avances en el estudio de los mamíferos de México II. Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C. (AMMAC). San Cristóbal de Las Casas, México. 691 pp.

Figuras.

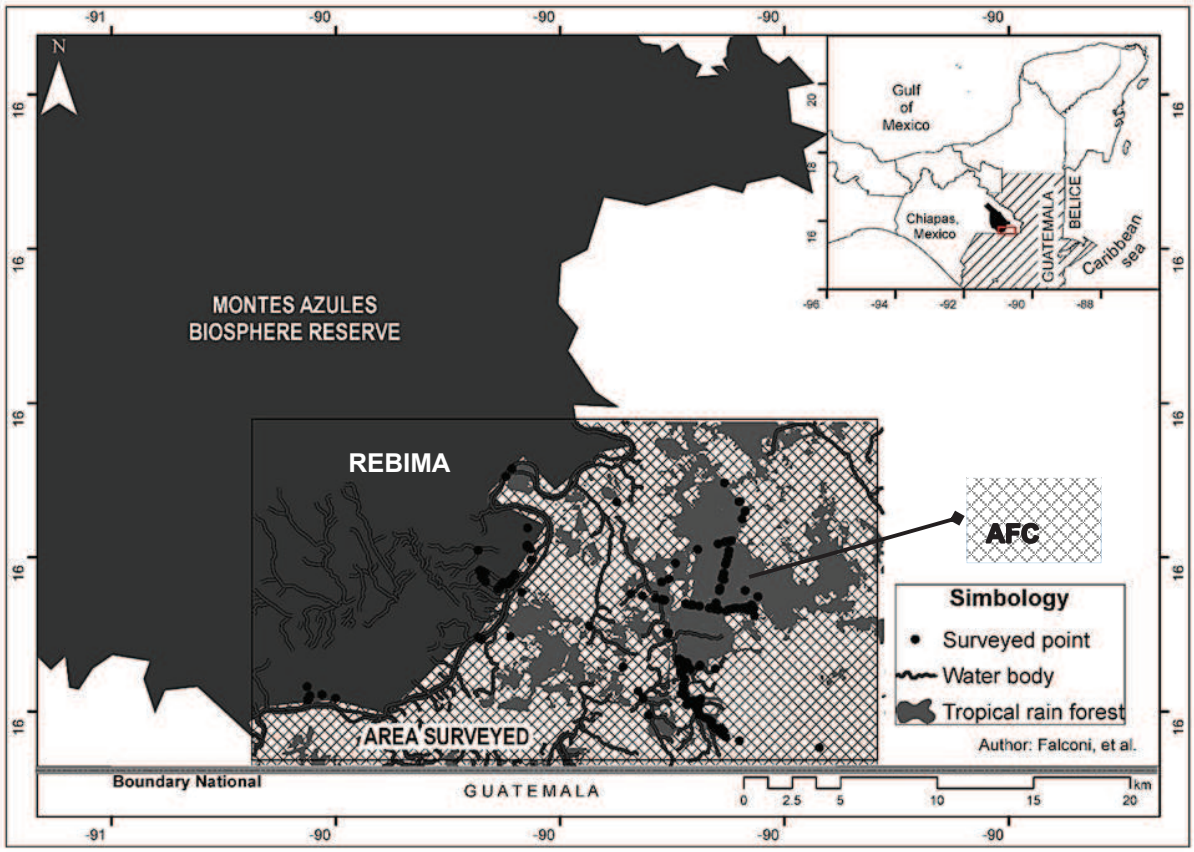


Figura 1. Área de estudio. Ubicación de los sitios muestreados, durante el 2015, que incluyen una porción del sector sur de la REBIMA, y las áreas forestales comunitarias (AFC).

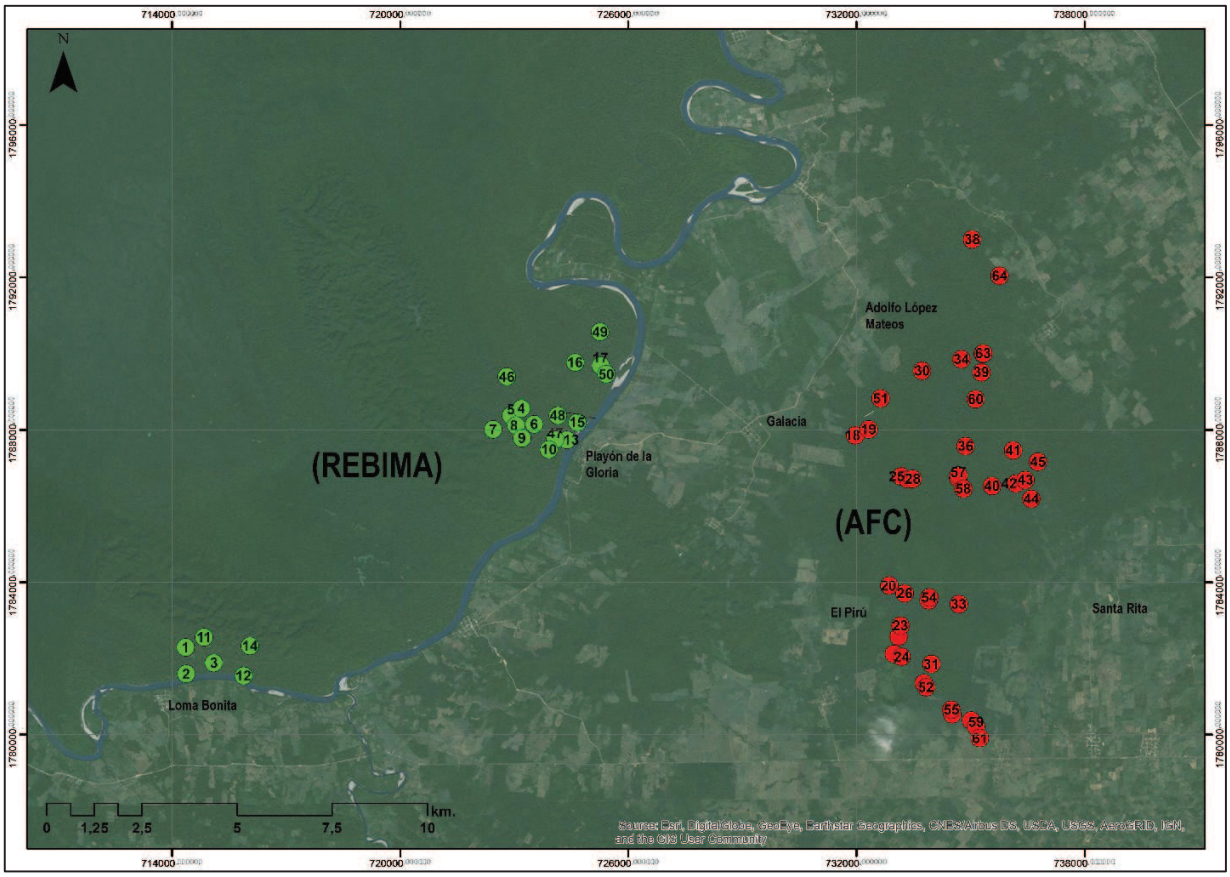


Figura 2. Estaciones de fototrampeo en cada uno de los sitios del área de estudio.

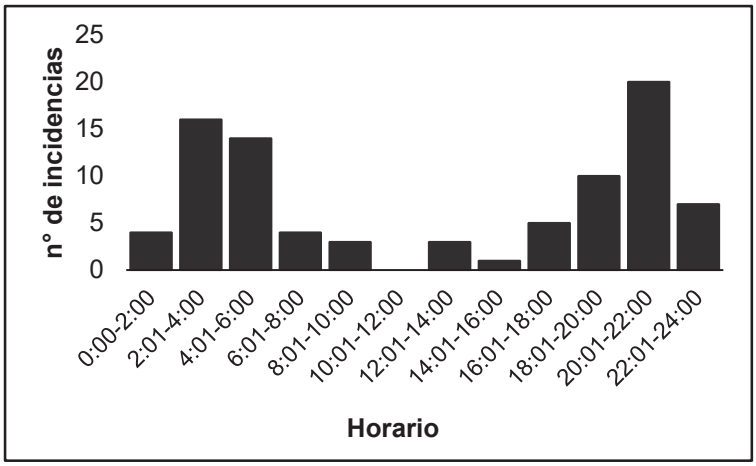
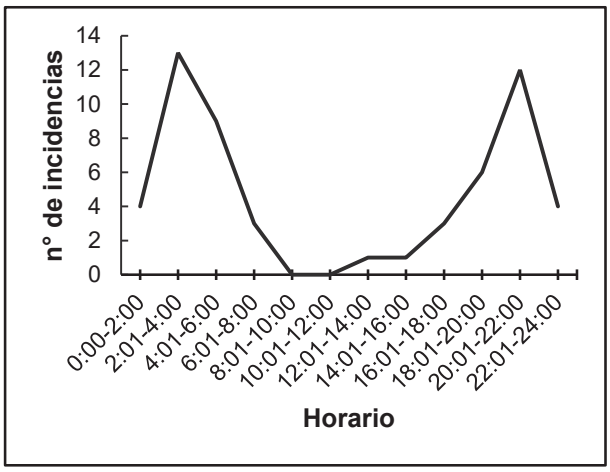
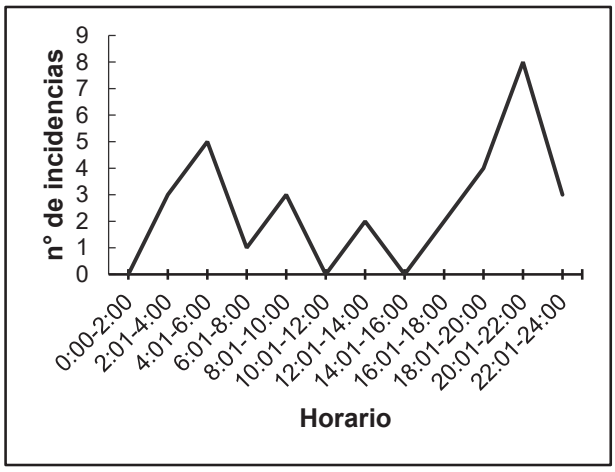


Figura 3. Proporción de registros independientes (n= 87) de uno o más tapires por evento de foto-captura, a intervalos de dos horas, basado en el área de estudio**.**





Figuras 4 y 5. Horarios de actividad de *T. bairdii* en cada sitio del área de estudio.

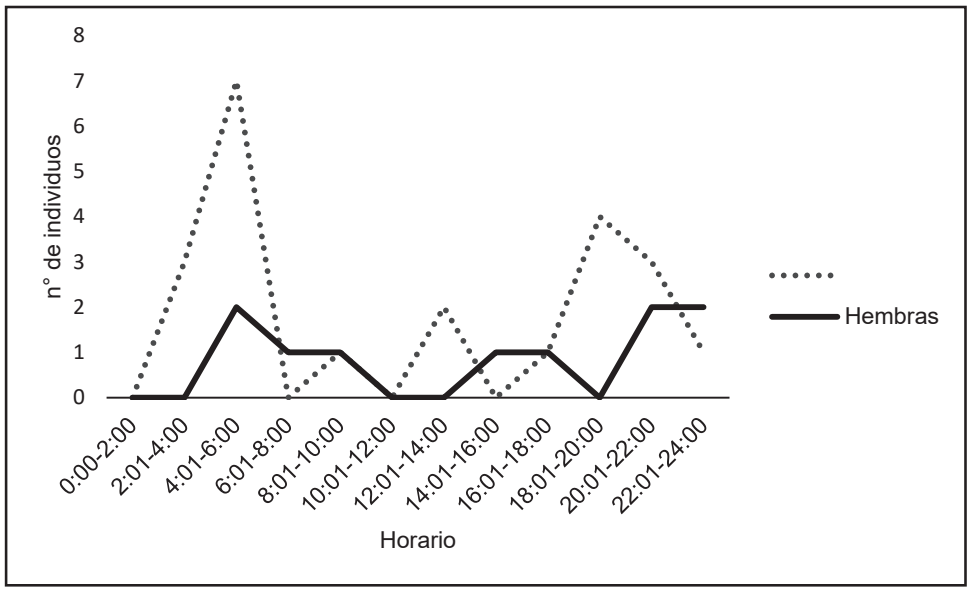


Figura 6. Comparativo del patrón de actividad observado en tapires machos y hembras durante el estudio.

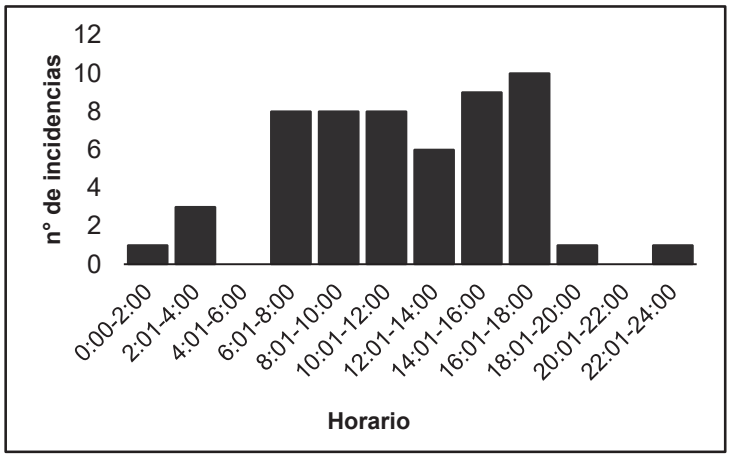
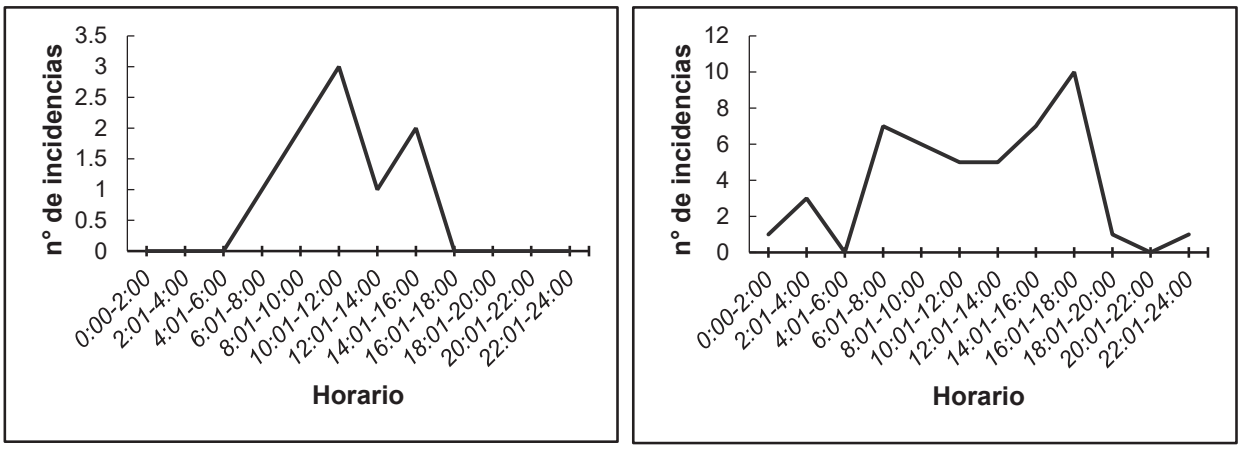


Figura 7. Proporción de registros independientes (n= 67) de individuos o grupos de pecaríes de collar por evento de foto-captura, a intervalos de dos horas, basado en el área de estudio.



Figuras 8 y 9. Horarios de actividad de *P. tajacu* en cada sitio del área de estudio

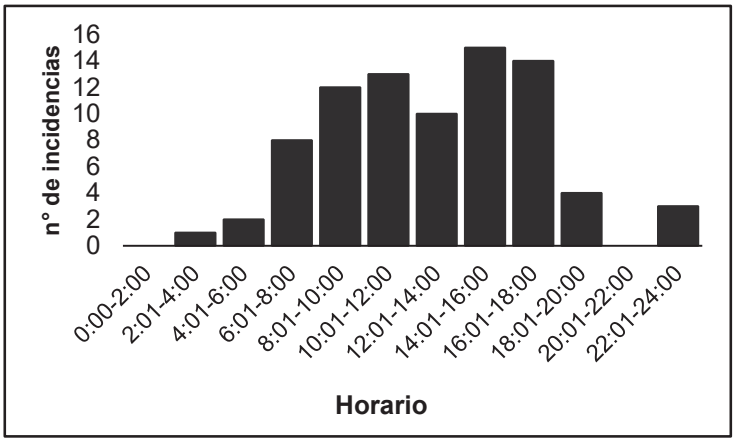
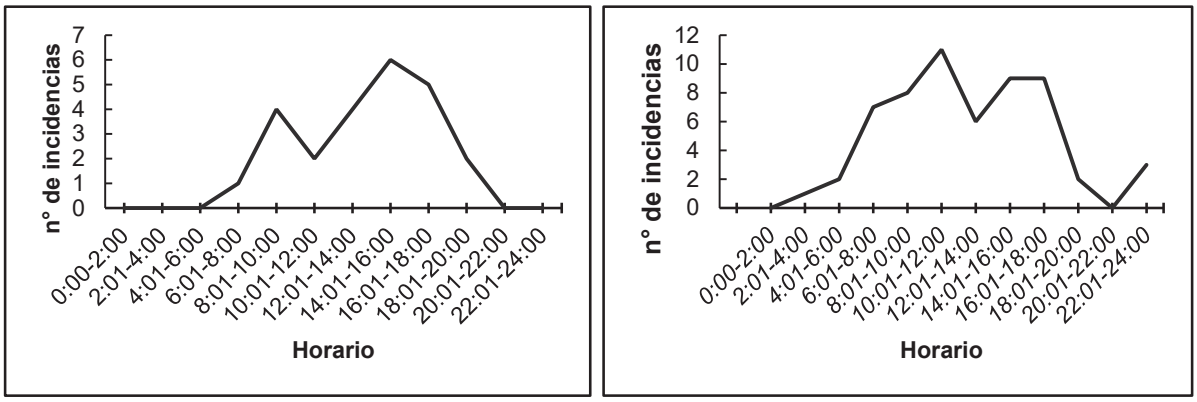


Figura 10. Proporción de registros independientes (n= 81) de individuos o grupos de pecaríes de labios blancos por evento de foto-captura, a intervalos de dos horas, basado en el área de estudio.



Figuras 11 y 12. Horarios de actividad de *T. pecari* en cada sitio del área de estudio.