

00381

K/
2ej



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**" ECOLOGÍA DEL VENADO COLA BLANCA EN UN
BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO DE JALISCO "**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)**

PRESENTA

SALVADOR MANDUJANO RODRÍGUEZ

Director de Tesis

Dra. Sonia Antonieta Gallina Tessaro

1999

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

269801-



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

PAGINACION

DISCONTINUA.

CONTENIDO

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN	5
OBJETIVOS	11
ESTRUCTURA DE LA TESIS	12

ARTÍCULOS DE LA TESIS

PARTE 1. DESCRIPCIÓN Y USO DEL HÁBITAT DEL VENADO

MANDUJANO, S. y S. GALLINA. 1995. Disponibilidad de agua para el venado cola blanca en un bosque tropical caducifolio de México. Vida Silvestre Neotropical 4:107-118.

MANDUJANO, S., S. GALLINA y S. H. BULLOCK. 1994. Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical dry forest of México. Revista de Biología Tropical 42:105-112.

MANDUJANO, S. y L. E. MARTÍNEZ-ROMERO. 1997. Fruit fall caused by chachalacas (*Ortalis poliocephala*) on red mombin trees (*Spondias purpurea*): impact on terrestrial fruit consumers, especially the white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). Studies on Neotropical Fauna and Environment 32:1-3.

SÁNCHEZ-ROJAS, G., S. GALLINA y S. MANDUJANO. 1997. Área de actividad y uso del hábitat de dos venados cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical de la costa de Jalisco, México. Acta Zoológica Mexicana (nueva serie) 72:39-54.

MANDUJANO, S., S. GALLINA, G. ARCEO, G. SÁNCHEZ-ROJAS, G. SILVA-VILLALOBOS y L. A. PÉREZ-JIMÉNEZ. Descripción y uso de los tipos vegetacionales por el venado cola blanca en un bosque tropical de México. Southwestern Naturalist (en preparación).

ARCEO, G., S. MANDUJANO, S., S. GALLINA y L. A. PÉREZ-JIMÉNEZ. Food habits of white-tailed deer in a mexican tropical forest. Journal of Wildlife Management (en preparación).

PARTE 2. ESTRUCTURA Y DINÁMICA DE LA POBLACIÓN DE VENADO

MANDUJANO, S. y S. GALLINA. 1996. Size and composition of white-tailed deer groups in a tropical dry forest in México. Ethology Ecology & Evolution 8:255-263.

MANDUJANO, S. y S. GALLINA. 1993. Densidad del venado cola blanca basada en conteos en transectos en un bosque tropical de Jalisco. Acta Zoológica Mexicana (nueva serie) 56:1-37.

MANDUJANO, S. y S. GALLINA. 1995. Comparison of deer censusing methods in a tropical dry forest. Wildlife Society Bulletin 23:180-186.

MANDUJANO, S. y S. GALLINA. Análisis preliminar de la dinámica poblacional del venado cola blanca en un bosque tropical caducifolio. (en preparación).

CONCLUSIONES GENERALES DEL ESTUDIO	130
BIBLIOGRAFÍA	136

AGRADECIMIENTOS

El presente estudio forma parte del Departamento de Ecología y Comportamiento Animal del Instituto de Ecología A. C. El estudio fue financiado por los proyectos CONACYT P220CC0R-892154, P020CCOR-903703 y 0327N9107, y SEP DGICSA-902467. Además, el CONACYT otorgó beca para estudios de posgrado. La Estación de Biología "Chamela" del Instituto de Biología de la UNAM brindó todas las facilidades y días de estancia.

Agradezco al Dr. Gonzalo Halffter todo el apoyo y confianza que me brindó para formar parte del equipo del Instituto de Ecología A. C. Mi reconocimiento al Dr. Sergio Guevara por tener la visión de crear un proyecto de crecimiento del instituto en tiempos en que el país ha caído de nuevo en crisis. Por supuesto, también a la Sra. Violeta Halffter.

De manera muy especial agradezco a Sonia Gallina todo el apoyo que me ha brindado por ya doce años de colaboración y simbiosis. Si bien no estamos de acuerdo en algunos aspectos, la colaboración continua con ella me ha ayudado a madurar como biólogo y aprender que es el trabajo en equipo el que brinda grandes satisfacciones. Además, en el plano no biológico la considero una buena amiga. Deseo que todo esto continúe siempre.

Les agradezco a Victor Sánchez-Cordero, Miguel Equihua, Rodrigo Medellín, Alondra Castro, Sonia Gallina, Gerardo Ceballos, Victor Rico-Gray, Rodolfo Dirzo, Exequiel Ezcurra, Marcelo Aranda y Alberto González-Romero sus sugerencias y críticas al trabajo general.

También agradezco al personal de Chamela, particularmente a Felipe Noguera, Ricardo Ayala, Enrique, Ignacio Ramírez, Alicia, Eva, María Elena y Ramón. Además, a todas las personas con quienes compartí mis días en la Estación. Particularmente a Stephen H. Bullock por su apoyo durante la primera fase del estudio.

Mi reconocimiento a todos los que son o han sido integrantes del equipo "venado": Sonia Gallina, Gerardo Sánchez-Rojas, Gloria Arceo, Rosa Elena Sánchez-Mantilla, Luis Enrique Martínez-Romero, Gabriela Silva-Villalobos, Alejandro Pérez-Arteaga, Nora Delia López-Rivera, Joaquín Bello, Christian A. Dellín, Socorro Lara-López, Carlos Contreras y Alejandra Soto-Werschitz.

Un recuerdo a mis inolvidables amigas(os) de la UAM- Xochimilco, a los de la maestría del INIREB, a los de mi "primera época" Xalapeña y a los actuales del CSC. Particularmente a Pilar Rodríguez, Manuel Totopo, Paty, Felisa, Coca, Elisa, Norita, Flor, Gustavo Chirinos, Gude, Reme. También a Tina.

Por supuesto, a mi familia Salvador, Consuelo, Sergio, Martha, Mónica, los cuñados Natalia, Gerardo y Juan, mi sobrina Yamilka, y a todos los tíos(as) y primos(as).

A los editores y revisores de cada uno de los artículos que constituyen esta tesis.

Son insuficientes las palabras escritas para agradecer a todas aquellas bellísimas e inolvidables personas con las cuales he tenido la fortuna de compartir el andar por este Planeta Tierra. Todas me han ayudado a mejorar como biólogo, hombre y, principalmente, como ser humano. Donde quiera que ahora estén: gracias eternas.

Finalmente, quiero hoy agradecer anticipadamente por el mañana. Especialmente a Ivette Chamorro Florescano por la nueva oportunidad de vida que nos hemos dado y que espero tengamos la inteligencia de hacerla crecer. (Gracias por tu paciencia, fuerza y cariño).

RESUMEN

1.- El venado cola blanca (*Odocoileus virginianus sinaloae*) es una especie residente del bosque tropical caducifolio de "Chamela" en la costa del estado de Jalisco, México. La estructura y dinámica de esta vegetación es determinada por la marcada estacionalidad de las lluvias lo que origina una época húmeda y una época seca de 6 a 7 meses de duración. En este sitio, el bosque tropical caducifolio (BTC) es la comunidad vegetal principal y se establece en los lomeríos; mientras que en los arroyos se establece el bosque tropical subperennifolio (BTS). Ambas comunidades difieren en su composición florística, fenología, biomasa y productividad. Como consecuencia, el venado debe enfrentar una variación espacial y temporal en la cantidad y calidad del alimento, en la disponibilidad de fuentes de agua durante la época seca, y en la cobertura de protección contra el clima y la constante presencia de depredadores y cazadores. De 1989 a 1995 se realizó un estudio de esta especie de venado en la Estación de Biología "Chamela" de la UNAM. El estudio tuvo el objetivo general de conocer las estrategias que tienen los individuos (hábitos alimentarios, uso del hábitat, y patrones de actividad) y la población (estructura y dinámica) en este tipo de hábitat tropical. Con el fin de proponer alternativas de manejo en los que se considere la conservación del venado dentro del área de estudio y su posible aprovechamiento en las zonas aledañas.

2.-- El BTC y BTS ofrecen distinta cantidad y calidad de forraje para el venado dependiendo de la época del año. Durante la época húmeda, tanto el sotobosque del BTC como el del BTS tuvieron similar riqueza de especies y biomasa foliar; mientras que en la época seca el BTS tuvo mayor riqueza y biomasa en comparación al BTC. Considerando únicamente las especies que consume el venado durante la época seca, se encontró que el BTC tuvo mayor biomasa relativa de alimento potencial en comparación al BTS. El valor nutricional de algunas plantas del BTC fue más alto (mayor porcentaje de proteína y extracto libre de nitrógeno) en comparación a plantas del BTS las cuales tuvieron menor valor nutricional (mayor porcentaje de fibra y polifenoles). Las plantas de ambos bosques tuvieron mayor valor nutricional durante la época húmeda y menor en la época seca.

3.-- No existen fuentes permanentes de agua libre por lo que el venado aprovecha el rocío y el contenido de humedad de la vegetación y los frutos. La disponibilidad potencial de agua aportada por las plantas consumidas por el venado al final de la época seca se estimó en 31 litros por hectárea pero varió considerablemente de un año a otro dependiendo de la producción de biomasa foliar en el sotobosque. La demanda de agua por la población al final de la época seca (de mediados de mayo a mediados de junio) se estimó entre 5 y 12 litros por hectárea. La temperatura máxima ambiental no es un factor que influya en los requerimientos diarios de agua de los venados debido a que durante la época seca, excepto junio, no supera al límite máximo de la zona termoneutral de este herbívoro. Los venados no emigran a otros sitios durante la época seca en búsqueda de fuentes de agua libre.

4.-- Los frutos del árbol dioico *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) son un recurso importante que potencialmente puede proveer hasta con 10 litros de agua por hectárea al final de la época seca (entre mayo y junio). Este árbol tiene una densidad relativamente baja, la producción de frutos varía dependiendo de la precipitación, y el 90% de los árboles se establecen en el BTC. Los frutos de este árbol constituyen el 15% de la dieta del venado, sus semillas son alejadas del árbol parental y regurgitadas en sitios cercanos a los echaderos de este herbívoro. La tasa de germinación de las semillas regurgitadas es mayor en comparación a las semillas de los frutos no son consumidos por el venado. El modo de forrajeo de la chachalaca (*Ortalis poliocephala*) sobre *Spondias* provoca que caigan frutos y queden disponibles en el suelo donde el venado los consume. En ausencia de esta ave la tasa de caída de frutos es cinco veces menor que en su presencia.

5.-- La dieta del venado estuvo constituida por 178 especies incluidas en 30 familias. Las familias más importantes fueron Euphorbiaceae, Leguminosae, Convolvulaceae, Malvaceae y Anacardiaceae. Sin embargo, solo siete especies representaron el 50% de la dieta, estas fueron: *Acalypha langiana*, *Cardiospermum halicacabum*, *Coursetia caribaea*, *Croton* sp., *Abutilon* sp., *Spondias purpurea* y *Ayenia micrata*. El consumo de partes vegetativas (hojas y ramas) fue alto durante todo el año; mientras que durante la época seca las partes reproductivas (flores y frutos) aumentaron hasta un 29% en la dieta. Los arbustos (*Acalypha* spp.) y bejucos (*Ipomoea* spp.) fueron las formas de vida más importantes en la dieta

durante la época húmeda, y los árboles y arbustos en la época seca. Las especies que se establecen principalmente en el BTC contribuyeron a la dieta en mayor proporción durante todo el año. Las plantas consumidas por el venado tuvieron más proteína, extracto libre de nitrógeno y polifenoles, y menor porcentaje de fibra en comparación de algunas especies que no consume. La estrategia de forrajeo del venado incluye ser más selectivo en su dieta durante la época de lluvias cuando el hábitat provee con alta abundancia de plantas de alto valor nutricional. Mientras que incrementa la diversidad de la dieta durante la época seca cuando hay menor cantidad de alimento y éste es de baja calidad nutricional.

6.-- Durante todo el año el venado prefiere el BTC como área de forrajeo, descanso y crianza. Durante la época seca el venado selecciona las partes altas de las colinas con exposición norte debido a la mayor humedad que presentan estos sitios. La baja calidad de las plantas y la constante presencia de felinos, podrían ser factores que influyan en el bajo uso del BTS como áreas de resguardo y forrajeo no obstante que durante la época seca este tipo de bosque tenga una mayor riqueza y biomasa foliar de plantas en el sotobosque.

7.-- Resultados preliminares sugieren que durante la época seca la estrategia de los venados es moverse menos (1.4 km/día) dentro de un área pequeña (11 ha) con el fin de disminuir los gastos energéticos y los riesgos de depredación en un momento cuando la disponibilidad de recursos en el hábitat es baja. Por el contrario, durante la época de lluvias los venados incrementan sus desplazamientos (2.5 km/día) y su área de actividad (24 a 44 ha) lo cual debe estar relacionado con un balance positivo entre la energía invertida en la búsqueda de alimento y la recompensa obtenida al encontrar las plantas en un periodo cuando el hábitat ofrece una abundante disponibilidad de recursos de alta calidad nutricional, y mayor cobertura de protección contra el clima y depredadores.

8.-- En este hábitat el venado no forma manadas sino que es más frecuente observar a individuos solitarios durante todo el año; mientras que las hembras con sus crías de ese año, y en ocasiones una cría hembra del año anterior, son el grupo social más frecuente. No se observaron grupos constituidos exclusivamente de machos. Este tamaño de grupo debe estar relacionado con el ciclo reproductivo, la cobertura del hábitat, y la presencia de depredadores.

9.-- Las estimaciones de la densidad obtenidas con tres métodos variaron considerablemente y fueron de 2, 11 y 28 venados/km² con el conteo de huellas (Tyson), conteo directo en transectos de línea (Fourier), y conteo de excrementos (Eberhardt y Van Etten), respectivamente. La mayor desventaja de los métodos de conteo de huellas y excrementos es que se carece con la información adecuada (el rango de desplazamiento al día y la tasa de defecación) en este tipo de hábitat para convertir a número de animales a partir del conteo de sus rastros. El método de conteo directo de venados en transectos no requiere ningún factor de conversión para estimar la densidad. Los tres métodos dieron estimaciones similares de la densidad relativa.

10.-- No se encontraron cambios significativos en la densidad (11 a 16 venados/km²), estructura de edades y proporción de sexos durante los cinco años que abarca el período de estudio. Hubo tendencia de que a mayor lluvia dos años antes la densidad se incrementa y el porcentaje de hembras adultas sin crías disminuye. La tasa de natalidad fue de 1.03 crías/hembras adultas. Menos del 50% del total de las hembras tuvieron crías. Aparentemente, la hembras jóvenes no se reproducen sino hasta el segundo año de vida. Hubo correlación positiva entre la densidad y el porcentaje de hembras adultas sin crías, y una tendencia negativa entre la densidad y la tasa de natalidad. Las tasas de sobrevivencia de la categoría crías a jóvenes fue de 0.79, y de 0.63 de juveniles a adultos. La primera época seca a la que se enfrentan los venados jóvenes es determinante para su sobrevivencia, en particular para los machos. La sobrevivencia de las crías hembras es mayor pues permanecen por más de un año con sus madres. Los principales factores de mortalidad podrían ser la depredación y la cacería ilegal. Los años del estudio puede considerarse como un período relativamente húmedo por lo que la alta disponibilidad de recursos en este lapso podría favorecer el crecimiento de la población para los años siguientes. El final de la época seca (entre mayo y junio) puede considerarse el "cuello de botella" del crecimiento de la población en este bosque tropical caducifolio.

ABSTRACT

1.— The white-tailed deer (*Odocoileus virginianus sinaloae*) is a species that resides in the Chamela Tropical Deciduous Forest on the Pacific Coast of the state of Jalisco, Mexico. A marked seasonability in rainfall, manifested in rainy and dry seasons of 6-7 months, determines both the structure and dynamics of vegetation. Tropical deciduous forest (TDF), which grows on the area's hillsides, constitutes the principal type of vegetation community; there is also tropical semideciduous forest (TSF) growing near streams. The two communities differ in floristic composition, phenology, biomass, and productivity. In consequence, deer face spatial and temporal variability in the quality and quantity of food, water availability, and cover to protect them from harsh climate, and constant threat of predators and hunters. Research on this species of deer was carried out from 1989 to 1995 at the UNAM's Chamela Biology Station. The general objectives were to know the strategies adopted by individuals (feeding habits, habitat use, and patterns of activity) and to estimate the structure and dynamics of the deer population in this type of tropical habitat. The ultimate goal of the research was to use these data to propose management alternatives designed for deer conservation in this zone as well as utilization in nearby areas.

2.— Depending on the season, TDF and TSF offer the deer different quantities and qualities of food for forage. During the rainy season, TDF and TSF understories had similar species richness and net biomass production (NBP); but during the dry season, there was greater richness and NBP in TSF than in TDF. Upon exclusive consideration of the species consumed by deer during the dry season, we found that TDF had greater relative biomass of potential food than TSF. The nutritional value of some plants found in TDF was higher (having a greater percentage of protein and nitrogen-free extract [NFE]) than those found in TSF which had higher percentage of fiber and polyphenols. Plants from both forests had a higher nutritional value during the rainy season than during the dry season.

3.— There are no permanent sources of free-flowing water in the study area; therefore, deer take advantage of dew as well as the moisture found in vegetation and fruits. Potential water made available by the consumption of plants was estimated to be 31 liters per hectare in the late dry season, although these data varied considerably from year to year depending on the production of leaf biomass on the understory. The population's water demand near the end of the dry season (which runs from mid-May to mid-June) was estimated between 5 and 12 liters per hectare. Maximum environmental temperature is not a factor that influences the deer's daily water requirements because during the dry season, except the month of June, does not exceed the maximum thermoneutral zone. Deer do not, therefore, migrate to other sites in search of water, even during the critical dry season.

4.— Fruit from the dioecious *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) tree is an important resource that has the potential to provide up to 10 liters of water per hectare in the late-dry season. This tree has a low relative density, and fruit production varies depending on rainfall; 90% of the trees grow in TDF. Fruit from this tree constitutes 15% of the deer's diet. Its seeds are carried far from the parent tree and are regurgitated near the deer's resting sites; the germination rate for regurgitated seeds is higher than that of unconsumed seeds. Another crucial factor is the foraging method of the chachalaca (*Ortalis poliocephala*). Its activity causes *Spondias* fruit to fall, making it available for the deer to consume from the ground. In the absence of this bird, the fruitfall rate is five times lower.

5.— The deer diet is made up of 178 species that include 30 families. The most important were Euphorbiaceae, Leguminosae, Convolvulaceae, Malvaceae, and Anacardiaceae. However, only seven species represented 50% of the diet: *Acalypha langiana*, *Cardiospermum halicacabum*, *Coursetia caribaea*, *Croton* sp., *Abutilon* sp., *Spondias purpurea* and *Ayenia micrata*. The consumption of leaves and branches was high throughout the year; during the dry season, the consumption of reproductive parts (flowers and fruit) increased by 29%. Bushes (*Acalypha* spp.) and vines (*Ipomoea* spp.) were the most important life forms in the deer diet during the rainy season, as were trees and bushes during the dry season. Species that grow mainly in the TDF made up a larger proportion of the diet throughout the year. In terms of the plants generally preferred by the deer, these were higher in protein, NFE, and polyphenols and lower in fiber than unconsumed species. The deer's foraging strategies include a greater selectivity during the rainy season, when the habitat provides a great abundance of highly nutritious plants. In the dry season, in contrast, we

found a greater diversity in the diet due to a decrease in the amount of food available and in its nutritional value.

6.-- Throughout the year, deer preferred the TDF as an area for foraging, resting, and breeding. During the dry season, deer selected hilltops with northern exposure due to the greater moisture content that characterizes such sites. Some of the factors that explain the low use of TSF for forage and cover could be the inferior quality of plants as well as the constant presence of felines, although during the dry season TSF has greater richness and leaf biomass on the understory.

7.-- Our preliminary results suggest that during the dry season, the strategy that deer adopt is to move as little as possible (1.4 km/day) within a limited area of 11 ha in order to lower the amount of energy expended and the risk of predation at a time when the habitat provides limited resources. During the rainy season, in contrast, deer increased their movement to 2.5 km/day and expanded their area of activity to 24-44 ha; this illustrates a positive balance between energy invested in the search for food and the reward obtained from finding plants during a season when the habitat offers abundant and highly nutritious resources along with greater cover to protect the deer from climate and predators.

8.-- In this habitat, deer do not form herds; solitary individuals are observed throughout the year. The social group most often noted consists of females with that year's fawns and a yearling female. Such grouping is related to the reproductive cycle, cover, and the presence of predators. Groups made up only of males were not observed during any season.

9.-- Density estimates obtained by three methods, were 2, 12, and 28 deer/km² using the track count (Tyson method), linear transect count (Fourier model), and pellet-group count methods (Eberhardt and Van Etten method), respectively. The major disadvantage of the track and pellet-group methods in this particular habitat is the unknown of crucial information (the range of movement on a particular day and the defecation rate). The direct transect count method requires no conversion factor for the calculation of density, making it a potentially more accurate method under these circumstances. All three methods, however, yielded similar calculations of relative density.

10.-- During five years of research, no significant changes in density (11-16 deer/km²), age structure, and sex ratio were observed. The birthrate was 1.03 fawn/adult female; less than 50% of the total females had young. Apparently, young females do not reproduce until their second year. There was a positive tendency among the two years after rainfall, and density and birthrate. Also, there was a positive correlation between density and the percentage of adult females without young, and a negative correlation between density and birthrate. The survival rate for deer in the fawn category was 0.79 and 0.63 for the yearling to adult category. Facing the first dry season is vital for the survival of young deer, especially males. More young females survive this period because they stay with their mothers for more than a year. In general, the principal factors that influence mortality are predation and illegal hunting. The years when this research was conducted can be described as a relatively humid period; the increased availability of resources could, therefore, have favored population growth for subsequent years. The late-dry season can be considered a "bottleneck" for population growth in this tropical deciduous forest.

INTRODUCCIÓN

1. Importancia de los Ungulados en México.

En México habitan cuatro especies de venados de la Familia Cervidae pertenecientes a dos géneros: *Odocoileus* y *Mazama*. Del primer género existen dos especies *O. virginianus* y *O. hemionus* (Hall 1981), mientras que del segundo género por muchos años ha habido controversia del número de especies que existen en el país. Hall (1981) reconoce solo a *M. americana*; mientras que Leopold (1965) reporta además de esta especie a *M. goauezubira* como especie que habita en el norte de la península de Yucatán. De hecho, la SEMARNAP en su calendario cinegético ha reconocido desde hace varios años la presencia de estas dos especies de *Mazama*. Recientemente, Medellín *et al.* (1998) han reanalizado al género *Mazama* en México y proponen que en Yucatán no es *M. goauezubira* la especie existente sino *M. pandora*. Además de estas especies de venados, en México existen o han existido otras cuatro especies más de ungulados pertenecientes a tres Familias. Las especies existentes son *Antilocapra americana* y *Ovis canadensis* (Hall 1981). Las otras dos especies que abarcaban el norte de México dentro la parte más sureña de su ámbito de distribución geográfica, son *Bison bison* y *Cervus elaphus*. Estas cuatro especies, junto con *O. hemionus*, presentan problemas muy serios para su conservación (Ceballos y Navarro 1991).

El venado cola blanca, *Odocoileus virginianus* (Zimmerman, 1780), es una de las especies más importantes en Norteamérica debido a su amplia distribución, adaptación a vegetación subclímax y valor económico (Halls 1984). Se distribuye desde el sur de Canadá hasta el norte de Brasil y Perú, y se han descrito 35 subespecies (Hall 1981, Eisenberg 1989). En México se le encuentra en casi todo el territorio, excepto la península de Baja California y el norte de Sonora, y están reportadas 14 subespecies (Hall 1981). Habita en una gran variedad de tipos vegetacionales como son bosques templados, matorrales xerófilos, pastizales, bosques tropicales caducifolios, subperennifolios y perennifolios (Leopold 1965). El venado cola blanca ha sido cazado desde la época prehispánica, formando parte no sólo de la alimentación de los distintos grupos indígenas que los aprovechaban, sino también como tributos y en su mitología (Serra y Valdez 1989). Esta importancia no ha disminuido en la actualidad, ya que sigue complementando parte de la dieta de grupos étnicos y campesinos (Mandujano y Rico-Gray 1991, Greenberg 1992, Jorgenson 1993). Además, esta especie de venado es un recurso muy apreciado desde una perspectiva de aprovechamiento como trofeo de caza, principalmente en el noreste del país (Villarreal 1995).

2. Características Ecológicas del Venado.

El venado cola blanca es un ungulado de talla relativamente pequeña y está clasificado dentro de los rumiantes que seleccionan plantas ricas en contenidos celulares de rápida fermentación, fácilmente digeribles y nutritivos, debido a que no toleran una lenta digestión de fibra, ya que su rumen es pequeño en relación al tamaño corporal (Short 1963, Hanley

1982 y 1997, Vangilder *et al.* 1982, Demment y Van Soest 1985, Henke *et al.* 1988). Por consiguiente, esta especie consume hojas y ramas jóvenes, plántulas, frutos y flores. Por lo tanto, la dieta de este herbívoro está limitada por los nutrientes y toxinas consumidas, las tasas de ingestión y digestión, que dependen de su aparato digestivo, y por el tiempo que tienen durante el día para buscar, consumir y rumiar el alimento (Belovsky 1981, Laca y Demment 1991, Belovsky y Schmitz 1991).

Lo anterior implica que los patrones de forrajeo del venado varían en el tiempo y en el espacio, y los individuos tienen que tomar decisiones para balancear y maximizar la energía y nutrientes que pueden obtener de las plantas, contra el riesgo de exponerse a condiciones climáticas adversas, depredadores, parásitos y al efecto negativo de algunos factores como compuestos secundarios y alto contenido de fibra (Crawley 1983, Belovsky y Schmitz 1991, Batzli 1994, Shipley y Spalinger 1995). La variación en la disponibilidad de las plantas influye sobre el éxito individual y los patrones de distribución y abundancia de las poblaciones de mamíferos herbívoros (Batzli 1994). Por lo tanto, los herbívoros tienen respuestas espaciales como movimientos y selección de hábitat, y temporales como patrones de actividad y demográficos, a variaciones en la disponibilidad de alimento y la cobertura vegetal. Estos aspectos han sido muy estudiados en las zonas templadas y semiáridas de la distribución geográfica de esta especie; por el contrario, en las regiones tropicales ha sido muy poco estudiado.

Estudios recientes han mostrado que la dinámica poblacional de ungulados es afectada por una combinación de factores ambientales y denso-dependientes (Bonsall *et al.* 1998, Gaillard *et al.* 1998). Entre los ambientales se tienen al clima (Picton 1984, Owen-Smith 1990, Langvatn *et al.* 1996, Sæther 1997, Post y Stenseth 1998), la cantidad y calidad del alimento (Sinclair *et al.* 1985, Choquenot 1991, Sæther *et al.* 1996), la depredación y parasitismo (Terborgh 1990, Skogland 1991), y la cacería (Dusek *et al.* 1992). Estos factores determinan aspectos como las condiciones físicas de las hembras previo al apareamiento y durante la gestación (Sams *et al.* 1996), la fecha de nacimiento de las crías (Carroll y Brown 1977, McGinnes y Downing 1977, Nelson y Mech 1986), el peso de los cervatillos y su vulnerabilidad a enfermedades y a la depredación (Cook *et al.* 1971, Guinness *et al.* 1978, Fairbanks 1993), las necesidades nutricionales para el crecimiento y acumulación de grasas de los animales jóvenes (Robbins y Moen 1975, Verme y Ozoga 1980a y 1980b), la vulnerabilidad a la depredación de los machos jóvenes en proceso de dispersión (Holzenbein y Marchinton 1992), la edad a la que alcanzan la madurez sexual (Sæther y Heim 1993, Festa-Bianchet *et al.* 1995), el peso corporal y el crecimiento de las astas en los machos (Solberg y Sæther 1994, Smith 1998). A su vez, algunos de estos parámetros son influenciados por mecanismos que dependen de la densidad los cuales operan cuando la población está cerca de la capacidad de carga del hábitat (Sams *et al.* 1996) y por el comportamiento de los individuos (Clutton-Brock *et al.* 1982, Ozoga *et al.* 1982).

3. Estudios sobre el Venado Cola Blanca en México.

Halls (1984) menciona que el venado cola blanca es una de las especies más estudiadas en todo el mundo. Sin embargo, la mayoría de los estudios se han realizado en Estados Unidos y Canadá. Para el caso de México una revisión reciente Mandujano (1998) hace un análisis de la información publicada entre 1952 y 1996 sobre los estudios de venado en México. En dicho estudio se recopilaron 253 trabajos, de los cuales tres son libros, 71 son artículos en revistas o libros arbitreados, 43 corresponden a trabajos de tesis y 136 son trabajos publicados en memorias en extenso de simposios. Del total de artículos, 32 han sido publicados en revistas nacionales e internacionales especializadas, 21 en revistas de divulgación y 18 como capítulos de libros. Del total de tesis (algunas sin concluir), 32 son de nivel licenciatura, 7 de maestría y 4 de doctorado. Considerando el total de trabajos, 220 son estudios sobre el venado cola blanca, 18 del venado bura y 15 son sobre los venados temazates.

A nivel de subespecies del venado cola blanca, *texanus* y *couesi* han sido las más estudiadas en México. La primera desde el punto de vista de manejo por ser la subespecie de venado más importante desde el punto de vista cinegético; mientras que la segunda ha sido estudiada en sus aspectos ecológicos. Las subespecies *sinaloae* y *mexicanus* son las siguientes en orden de importancia respecto al número de estudios de que han sido objeto. Por otro lado, las subespecies *yucatanensis*, *miquihuanensis*, *veraecrucis* y *toltecus* han sido objeto de muy pocos estudios. Finalmente, hay un grupo de subespecies que no han recibido atención en ningún estudio publicado, estas son *truei*, *nelsoni*, *oaxacensis*, *acapulcensis*, *thomasi* y *carminis*, excepto esta última, todas las demás subespecies habitan en regiones tropicales del país donde continúan siendo muy aprovechadas a nivel de cacería de subsistencia.

Particularmente la subespecie *sinaloae*, que es la que se encuentra en la región de "Chamela" (sitio de trabajo del presente estudio), ha sido estudiada principalmente dentro de la Estación de Biología "Chamela" (Mandujano 1992, Mandujano y Gallina 1993, 1995a, 1995b, 1996, Mandujano *et al.* 1994, Sánchez-Rojas 1995, Silva-Villalobos 1996, Mandujano y Martínez-Romero 1997, Sánchez-Rojas *et al.* 1997, Arceo 1999). Además, se ha estudiado en la Reserva de la Biosfera de "Manantlán" (Zavala 1992, González *et al.* 1994, González-Pérez, en preparación); en el Bosque "La Primavera" en Jalisco (Valenzuela 1994); en algunos sitios en Colima (Castillo 1998) y en la sierra de "Navachiste" en Sinaloa (Cervantes *et al.* 1998).

4. Asociación del Venado Cola Blanca con los Tipos Vegetacionales en México.

Recientemente en un análisis preliminar Mandujano y Bello (1998) clasificaron las 14 subespecies en función de los principales tipos vegetacionales dentro de su área de distribución. Con base en este análisis, se tiene que las 14 subespecies se pueden clasificar en tres grupos. El primer grupo incluye a las subespecies *texanus*, *miquihuanensis* y *carminis* las cuales habitan en la "vegetación abierta" (pastizales y matorral xerófilo) en el

noreste y centro del país. El segundo grupo incluye a *couesi*, *sinaloae*, *acapulcensis*, *oaxacensis* y *mexicanus*, que habitan en los "bosques montanos" (bosque templado, bosque tropical caducifolio, vegetación arbusto-espinosa, y bosque de niebla) del occidente de México. Mientras que el tercer grupo incluye a *nelsoni*, *truei*, *thomasi*, *yucatanensis*, *veraecrucis* y *toltecus*, que habitan en las "selvas tropicales" (bosque tropical subcaducifolio y bosque tropical perennifolio) del sureste y en la península de Yucatán.

La subespecie *sinaloae* se distribuye a lo largo de la costa Pacífica y en las regiones montañosas de la sierra Madre Occidental, desde el norte de Sinaloa hasta el sur y el oeste de Jalisco (Taylor 1956). Esta subespecie abarca dentro de su área de distribución geográfica una superficie de 139,540 km² que corresponde al 7.9% del territorio nacional. Dentro de esta área habita principalmente en el bosque tropical caducifolio y en los bosques templados de coníferas, y en menor porcentaje en el bosque tropical subcaducifolio y la vegetación arbusto-espinosa y es la que habita en la región de Chamela. Esta subespecie es de tamaño pequeño, similar a *couesi*, pero con las orejas más cortas, el color un poco más claro y grisáceo, y las astas no muy grandes con dos o cuatro puntas.

5. El Bosque Tropical Caducifolio como Hábitat para el Venado.

La dinámica poblacional y el uso del hábitat de los ungulados en ambientes estacionales se caracteriza por una marcada influencia de factores denso-independientes determinados por las condiciones climáticas durante el verano, lo cual influye en la calidad y cantidad del alimento (Sæther 1997). En hábitats templados, la época crítica normalmente sucede durante el invierno lo que determina temperaturas ambientales muy frías y baja accesibilidad al poco alimento debido a la acumulación de nieve (Picton 1984, Mech *et al.* 1987, Kaji *et al.* 1988, Langvatn *et al.* 1996, Post y Stenseth 1998). Mientras que en hábitats tropicales y semiáridos, el período crítico sucede durante la época seca cuando hay escasez de agua y las plantas tienen baja calidad nutricional y baja biomasa en pie (Coe *et al.* 1976, Smith y Lecont 1979, Sinclair *et al.* 1985, Owen-Smith 1990, Freeland y Choquenot 1990).

El bosque tropical caducifolio o selva baja caducifolia, se distribuye en el occidente por los estados de Sonora, Chihuahua, Sinaloa, Nayarit, Durango, San Luis Potosí, Zacatecas, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero y Oaxaca (Rzedowski 1978). En el centro en los estados de Puebla, Querétaro, Morelos y de México. Mientras que en el Golfo en los estados de Tamaulipas, Veracruz, Campeche y Yucatán. En 1981 ocupaba el 12.4% del territorio nacional, mientras que para 1992 disminuyó a un 8%; es decir, en una década se perdió el 5.4% de este tipo de vegetación (Flores-Villela y Geréz 1994). El bosque tropical caducifolio se caracteriza por una alta riqueza de especies y endemismos vegetales (Lott 1985, Labat 1987, Lott *et al.* 1987) y animales (Ceballos y Miranda 1986, Ceballos y García 1995). Particularmente, Flores-Villela y Geréz (1994) mencionan que en este tipo de vegetación se encuentra el 19.6% de las especies endémicas a Mesoamérica.

El bosque tropical caducifolio de la costa del estado de Jalisco se caracteriza por un notable contraste en la fenología de las plantas a lo largo del año, causado principalmente por la marcada estacionalidad en el régimen de lluvias. En la costa Pacífica, la variación anual en la precipitación es influenciada por los vientos Alisios durante el verano y los ciclones durante el invierno (García-Oliva *et al.* 1991), lo cual origina una época húmeda y una seca de seis a siete meses de duración (Bullock 1986). Esto influye sobre la composición florística (Lott *et al.* 1987), la fenología (Bullock y Solís-Magallanes 1990), la biomasa arbórea (Martínez-Yrizar *et al.* 1992) y la productividad (Martínez-Yrizar *et al.* 1996). Además, no hay fuentes de agua libre, como arroyos, durante todo el año por lo que el venado debe usar otras fuentes para cubrir sus requerimientos diarios. Los cambios en la vegetación influyen no sólo sobre la disponibilidad de alimento y agua, sino en la cobertura de protección contra las temperaturas extremas y de protección contra depredadores como el puma (*Puma concolor*), jaguar (*Panthera onca*), ocelote (*Leopardus pardalis*) y coyote (*Canis latrans*) (López-González *et al.* 1997). El otro ungulado silvestre importante en este sitio es el pecarí de collar (*Pecari tajacu*) (Martínez-Romero y Mandujano 1995, Mandujano 1999).

El venado cola blanca es residente en el bosque tropical caducifolio de la costa del Pacífico mexicano (Leopold 1965). En la región de Chamela no existe ningún grupo étnico. La población está conformada por "mestizos" que no tienen mucho tiempo de establecimiento. Esta gente llegó a la región a partir de la década de los 70's cuando se inauguró la carretera Manzanillo-Puerto Vallarta. La actividad económica se divide entre la agricultura, ganadería y turismo. En este sentido, el turismo es una actividad que en los últimos años ha incrementado en importancia, sobre todo a partir del desarrollo de Costa Alegre.

La cacería es una actividad común entre los hombres de las poblaciones aledañas a la Estación de Biología. Aunque no existe hasta el momento un estudio profundo sobre este aspecto, la cacería que se practica es de subsistencia y normalmente ocurre en los meses de mayor sequía, cuando es más fácil atraer o encontrar a los animales cerca de alguna fuente de agua. El venado cola blanca es la principal pieza de caza. Se cazan indiscriminadamente animales de ambos sexos y todas las edades. La carne está destinada al consumo y a la venta local. No existe ninguna regulación sobre esta cacería pese a que esta especie está en veda permanente en todo el estado de Jalisco. Dentro de la Estación existe caza ilegal pero aparentemente es menor en comparación a las zonas aledañas, debido a la vigilancia.

OBJETIVO GENERAL

Cuantificar las estrategias a nivel individual (uso del hábitat, hábitos alimentarios y movimientos) y a nivel poblacional (estructura y dinámica) del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus sinaloae*) en el bosque tropical de "Chamela" en Jalisco un hábitat caracterizado por una marcada variación estacional y espacial en la disponibilidad de alimento, agua y cobertura de protección contra el clima y depredadores.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Describir la variación espacial y temporal de los recursos en el hábitat del venado, particularmente:

- a) Estimar la variación temporal (entre las épocas húmeda y seca) y espacial (entre tipos el bosque tropical caducifolio y el bosque tropical subperennifolio) de la riqueza, producción foliar y valor nutricional de las especies en el sotobosque.
- b) Cuantificar la disponibilidad de fuentes de agua para el venado durante la época seca.
- c) Cuantificar la densidad de árboles y producción de frutos de la especie *Spondias purpurea*, y evaluar el papel de la chachalaca (*Ortalis poliocephala*) en hacer disponible en el suelo los frutos de *Spondias* para el venado.

2. Describir el uso espacio-temporal del hábitat por el venado, particularmente:

- a) Determinar las principales familias y especies vegetales en la dieta del venado y la variación estacional.
- b) Cuantificar el uso y preferencia del venado por el bosque tropical caducifolio y el bosque tropical subperennifolio, y su variación estacional.
- c) Estimar el ámbito hogareño y los desplazamientos de los venados durante las épocas húmeda y seca.

3. Analizar la estructura y dinámica de la población del venado, particularmente:

- a) Estimar el tamaño y composición de los grupos de venados y su variación a lo largo del año.
- b) Evaluar distintos métodos para estimar la densidad poblacional del venado en este tipo de hábitat.
- c) Evaluar la tendencia de la población de venados, y su relación con otros parámetros demográficos, y con la precipitación.

ESTRUCTURA DE LA TESIS

El presente trabajo de tesis incorpora toda la información que se obtuvo del estudio del venado cola blanca en "Chamela" entre los años de 1989 a 1995. Es importante enfatizar que los resultados de dicho estudio es el producto del esfuerzo de un equipo de trabajo del Instituto de Ecología A. C. La participación fue a nivel de trabajos de tesis (Mandujano 1992, Sánchez-Rojas 1995, Silva-Villalobos 1996, Arceo 1999) y la colaboración en la toma de otros datos no específicos a tesis. Por lo tanto, el presente trabajo de tesis doctoral está conformado en algunas de sus secciones por los artículos en coautoría que resultaron de dichos trabajos en colaboración.

La presente tesis se ha dividido en dos partes: descripción y uso del hábitat, y estructura y dinámica de la población de venado. En cada parte se han incluido los artículos (publicados, en prensa, en revisión o en preparación). En la primera parte se describen las características generales de este tipo de vegetación y su uso por el venado. En el primer trabajo, Mandujano y Gallina (1995a) cuantifican las fuentes potenciales de agua para el venado durante la época seca. En el segundo trabajo, Mandujano *et al.* (1994) analizan la frugivoría y dispersión de frutos del árbol *Spondias purpurea* los cuales son una fuente de agua muy importante para el venado al final de la época seca. En el tercer trabajo, Mandujano y Martínez-Romero (1997) evalúan la importancia que tiene la chachalaca (*Ortalis poliocephala*) en hacer disponible en el suelo los frutos de *Spondias* para el venado. En el cuarto trabajo, Arceo *et al.* (enviado) analizan los hábitos alimentarios del venado. En el quinto, Sánchez-Rojas *et al.* (1997) analizan la variación en el ámbito hogareño y desplazamientos de dos venados marcados con radiocollares. En el sexto, Mandujano *et al.* (enviado) cuantifican la heterogeneidad del sotobosque, determinada por la variación estacional y espacial de la riqueza, biomasa y valor nutricional de la vegetación, y analizan el uso del hábitat del venado.

En la segunda parte se analiza la estructura y la dinámica de la población. En el primer trabajo, Mandujano y Gallina (1996) describen la variación en el tamaño de los grupos de venados en relación con la estructura del sotobosque y como una estrategia antidepredatoria. En el segundo, Mandujano y Gallina (1993) evalúan varios modelos del método de conteo directo de venados en transectos de línea. En el tercer trabajo, Mandujano y Gallina (1995b) comparan las estimaciones de la densidad obtenida con tres métodos (conteo directo de venados en transectos, conteo de huellas y conteo de excrementos), y discuten las ventajas y limitaciones de cada método en el área de estudio. En el cuarto trabajo, Mandujano y Gallina (en preparación) describen la tendencia de la población a corto plazo y lo discuten en relación a la capacidad de carga y los factores limitantes del crecimiento de la población en este tipo de hábitat tropical.

PARTE 1

DESCRIPCIÓN Y USO DEL HÁBITAT DEL VENADO

DISPONIBILIDAD DE AGUA PARA EL VENADO COLA BLANCA EN UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO DE MÉXICO

SALVADOR MANDUJANO y SONIA GALLINA; Departamento de Ecología y Comportamiento Animal, Instituto de Ecología, A.C., Apdo. Postal 63, Xalapa, Veracruz 91000, México. (Tel: 28-18-6000, ext. 4110; FAX: 18-7809)

RESUMEN

La disponibilidad de agua para el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical caducifolio en Jalisco, México fue influenciada por la intensidad y distribución mensual de las lluvias, que varió entre años (\bar{x} de 15 años=735 mm, SD=210). Hubo una marcada estacionalidad en el patrón climático, que incluye de 6 a 7 meses secos al año con menos del 20% de la lluvia anual. No existen fuentes permanentes de agua libre, por lo que el venado debe satisfacer sus necesidades aprovechando otras fuentes como son el rocío y el contenido de humedad de la vegetación y los frutos. La disponibilidad de agua aportada por las especies vegetales consumidos por el venado al final de la época seca, se estimó en 31 l/ha, y varió considerablemente de un año a otro durante el estudio (1989-1993). Estimamos un aporte de 10 l de agua/ha por frutos del árbol *Spondias purpurea* muy consumidos por venados a finales de la época seca en 1991. Estimamos una demanda máxima de 12 l de agua/ha por parte de la población (\bar{x} de 4 años=11.0 venados/km², SE=1.0) al final de la época seca. La demanda no varió anualmente debido a que la densidad y estructura de la población se mantuvieron estables. Predicimos, a través de una regresión, que una precipitación menor de 120 mm desde octubre hasta mayo no permitiría que el sotobosque satisficiera las necesidades de la población, y así sería necesario proveer fuentes de agua al final de la época seca. Aparentemente, la temperatura máxima ambiental no es un factor que influya en los requerimientos diarios de agua de los venados debido a que, según fuentes bibliográficas, durante la época seca, excepto junio, no supera al límite máximo de la zona termoneutral de este herbívoro. Proponemos hipótesis sobre los patrones de actividad y uso del hábitat por parte del venado, debido a la variación espacial y temporal en la disponibilidad del agua.

PALABRAS CLAVE: bosque tropical caducifolio, demanda de agua, disponibilidad de agua, México, *Odocoileus virginianus*, venado cola blanca

ABSTRACT

Water availability for white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) in the tropical deciduous forest of Jalisco, Mexico was influenced by intensity and monthly distribution of rainfall, which varied annually (15-year \bar{x} =735 mm, SD=210). There was a marked, seasonal, climatic pattern of 6-7 dry months/yr with less than 20% annual rainfall. There are no permanent, natural water sources, which explains deer reliance on other sources, such as dew and humidity contained in vegetation and fruits, to satisfy needs. Water provided by the tropical deciduous forest's plant species, available for deer consumption at the end of the dry season, was estimated at 31 l/ha, and varied considerably annually during the study (1989-1993). In 1991 we estimated a water contribution of 10 l/ha from fruits of the *Spondias purpurea* tree, frequently consumed by white-tailed deer near the end of the dry season. We estimated the population's highest water demand at 12 l/ha at the end of the dry season. Water demand did not vary annually because of a stable population density and structure (4-year \bar{x} deer density=11.0

deer/km², SE=1.0). We predict, with a regression, that less than 120 mm of rainfall from October to May will result in the inability of the forest understory to satisfy the population's water demand; thus, necessitating the provision of additional water supplies at the end of the dry season. Apparently, maximum environmental temperature is not a factor which increases daily water requirements for deer because, according to bibliographical sources, the thermoneutral zone does not exceed the maximum limit for deer, except in June. We propose hypotheses regarding deer activity patterns and habitat use, due to spatial and temporal variations of water availability.

KEY WORDS: Mexico, *Odocoileus virginianus*, tropical deciduous forest, water availability, water demand, white-tailed deer.

RESUMO

A disponibilidade de água para o veado (*Odocoileus virginianus*) em uma floresta tropical caducifolia em Jalisco, México, foi influenciada pela intensidade e distribuição mensal das chuvas, que variou entre anos (\bar{x} de 15 anos=735 mm, SD=210). Houve uma marcada estacionalidade no padrão climático, que inclui de 6 a 7 meses secos por ano com menos de 20% de chuva anual. Não existem fontes permanentes de água livre, por isso o veado deve satisfazer as suas necessidades aproveitando outras fontes como são o orvalho e o conteúdo de umidade da vegetação e dos frutos. A disponibilidade de água aportada pelas espécies vegetais, que consumiu o veado ao final da época seca, se estimou em 31 l/ha, e variou consideravelmente de um ano a outro durante o estudo (1989-1993). Calculamos um aporte de 10 l de água/ha por frutos da árvore *Spondia purpurea*, muito consumidos pelo veado ao final da época seca de 1991. Calculamos uma demanda máxima de 12 l de água/ha por parte da população (\bar{x} de 4 anos=11.0 veados/km², SE=1.0) ao final da época seca. A demanda não variou anualmente devido a que a densidade e estrutura da população se mantiveram estáveis. Predizemos, através de uma regressão, que uma precipitação menor que 120 mm durante outubro a maio não permitiria que o sub-dossel satisfaça as necessidades da população, e assim seria necessário prover fontes de água ao final da época seca. Aparentemente, a temperatura máxima ambiental não é um fator que influi nos requerimentos diários de água para os veados devido a que durante a época seca, exceto junho, não supera o limite máximo da zona termoneutral de este herbívoro, segundo fontes bibliográficas. Proponemos hipóteses sobre os padrões de atividade e uso do habitat por parte do veado, devido à variação espacial e temporal na disponibilidade de água.

PALAVRAS-CHAVE: floresta tropical caducifolia, demanda de água, disponibilidade de água, México, *Odocoileus virginianus*, veado.

VIDA SILVESTRE NEOTROPICAL 4(2):107-118

El venado cola blanca se distribuye por una amplia región del continente Americano (Eisenberg 1989, Hall 1981), debido a su amplio rango de tolerancia ambiental (Hallis 1984, Moen 1973). Para comprender mejor los

patrones de uso del hábitat y la dinámica de la población en determinado sitio, es necesario analizar, entre otros aspectos, la variación temporal y espacial de los factores del hábitat y sus posibles efectos sobre la población.

El agua es un recurso importante para el venado cola blanca. Esta continuamente se pierde del cuerpo y debe ser reemplazada para que el animal permanezca en un balance hídrico (Edney y Nagy 1976). Si la pérdida es mayor que la ganancia entonces el venado entrará en estrés pudiendo morir si no satisface sus requerimientos. Se ha encontrado que algunos factores como la temperatura ambiental, el viento y la humedad, entre otros, tienen un efecto importante sobre los requerimientos de agua, la fisiología y el comportamiento de los venados del género *Odocoileus*, variando estos aspectos dependiendo del sexo y edad y de la época del año (Demarais *et al.* 1986, Hervert y Krausman 1986, Holter *et al.* 1975, Lautier *et al.* 1988, Marchinton y Hirth 1984, Mautz *et al.* 1992, Moen 1973, Ockenfels y Bissonette 1984, Rautenstrauch y Krausman 1989). Se ha establecido que los 30°C son el límite máximo de la zona termoneutral del venado (Hervert y Krausman 1986, Holter *et al.* 1975). Temperaturas mayores provocan que el animal tenga que perder agua por evapotranspiración para mantener estable la temperatura media de su cuerpo, lo que trae como consecuencia un incremento en su necesidad de agua.

El venado cola blanca es una especie residente en el bosque tropical caducifolio de la costa del Pacífico Mexicano (Leopold 1965). La presencia de este tipo de vegetación está determinada, en gran medida, por la marcada estacionalidad en el régimen de lluvias (Murphy y Lugo 1986, Rzedowski 1978). El prolongado período de sequía en la región es una de las causas de que numerosas especies arbóreas y arbustivas pierdan sus hojas por un período prolongado del año (Bullock y Solís-Magallanes 1990, Lott *et al.* 1987, Martínez-Yrizar *et al.* 1992). A su vez, esto tiene como consecuencia una disminución en la cobertura de protección, y en alimento y agua disponibles para el venado cola blanca (Mandujano y Gallina 1991).

A partir de 1989 se inició un proyecto de estudio sobre el venado cola blanca en el bosque tropical caducifolio de "Chamela" en el estado de Jalisco, México (Mandujano 1992, Mandujano y Gallina 1991, 1993, 1995, en prensa; Sánchez-Rojas 1995). El estudio tiene el propósito de conocer la dinámica de la población, el uso del hábitat, el comportamiento de los individuos, y los factores ambientales que lo determinan, para proveer las bases para el manejo de la población con fines de conservación y aprovechamiento. Como parte de esa investigación se planteó el presente trabajo cuyos objetivos fueron: a) analizar la disponibilidad de las fuentes potenciales de agua para el venado cola blanca, b) estimar la demanda de agua por la población al final de la época crítica o seca, c) proponer hipótesis sobre las implicaciones de la variabilidad en la disponibilidad de agua sobre el comportamiento de los individuos, y d) dar algunas recomendaciones para el manejo de fuentes de agua en este bosque tropical caducifolio.

ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo se realizó en la Estación de Investigación y Difusión Biológica "Chamela" de la Universidad Nacional Autónoma de México, situada en la costa de Jalisco, México (19°30'N y 105°00'O). La Estación tiene una extensión de 3200 ha. El sitio se caracteriza por una topografía irregular, con pendientes de 21° a 34°; el intervalo altitudinal es de 30 a 580 m, aunque la mayor parte del terreno no sobrepasa los 150 m (Bullock 1988). La temperatura media anual es de 25°C, con los meses más calientes entre mayo y setiembre (Bullock 1986). La precipitación media anual del periodo 1977-1993 fue 735 mm (SD=210). Un aspecto significativo es que Murphy y Lugo (1986) situaron a Chamela entre los bosques más secos al compararla con 16 lugares en el mundo con vegetación similar.

La vegetación dominante es el bosque tropical caducifolio (Lott *et al.* 1987). Se localiza en lomeríos con suelos someros, el estrato arbóreo tiene una altura de 4 a 15 m y presenta un sotobosque bien desarrollado; numerosas especies arbóreas y arbustivas pierden sus hojas durante la época seca. Algunas de las especies arbóreas más comunes son: *Cordia alliodora*, *Croton pseudoniveus*, *Lanchoarpus lanceolatus* y *Caesalpinia eriostachys*. También se encuentra el bosque tropical subperennifolio, el cual se desarrolla a lo largo de los arroyos principales, en los lugares protegidos sobre suelos profundos; el estrato arbóreo tiene una altura de 10 a 25 m. Las especies arbóreas más comunes son: *Thouinidium decandrum*, *Astronium graveolens*, *Brosimum alicastrum* y *Sideroxylon capiri* (Lott *et al.* 1987).

MÉTODOS

Análisis de Variables Climáticas

Con la finalidad de tener un patrón climático mensual del área de estudio, se aplicó un análisis de componentes principales para ordenar los meses en función de la media mensual de ocho variables climáticas empleando la matriz de correlación. Las variables fueron: precipitación de 1977-1993, temperaturas máximas y mínimas de 1977-1992, nubosidad de 1979-1992, insolación de 1978-1992, velocidad del viento de 1987-1992, evaporación de 1987-1992, y rocío de 1978-1988.

Para conocer si el periodo de estudio (1989-1993) fue distinto del periodo previo (1977-1988), en cuanto al patrón climático mensual, se compararon las medias mensuales empleando pruebas de t-Student pareadas para cada una de las variables consideradas (Sokal y Rohlf 1995), excepto para los datos de velocidad del viento, evaporación y rocío, de los cuales no se cuenta con los datos suficientes de años previos al periodo de estudio. Además, se hizo un análisis de componentes principales para ordenar los años en

función de la precipitación media mensual. Se utilizó únicamente la información sobre la precipitación, ya que análisis previos mostraron que esta variable es la que contribuye con la mayor información sobre la variación entre años.

Estimación de la Disponibilidad de Agua en la Vegetación

Se calculó la biomasa vegetal húmeda en el sotobosque al final de la época seca (junio) de 1990, 1991 y 1993, en el bosque tropical caducifolio y subperennifolio. Establecimos 25 parcelas permanentes de muestreo en cada tipo de bosque. Cada año colocamos una subparcela de 1 m² dentro de cada parcela. En cada subparcela cosechamos todas las plantas hasta una altura de 1.8 m, cortando únicamente las partes de las plantas potencialmente utilizables por el venado, como son hojas, ramas verdes y retoños, y medimos el peso húmedo. Cada año ubicamos la subparcela en otra área de la parcela. Aplicamos un análisis de varianza de dos vías para estimar diferencias en la biomasa entre tipos de bosque y años (Sokal y Rohlf 1995).

Para conocer la variación estacional del contenido de humedad (agosto, octubre y diciembre de 1989, y enero, marzo y junio de 1990), cortamos de 3 a 5 plantas de cada especie consumida por venado (30 a 70, dependiendo de la época del año). Todas las hojas, ramas y retoños cortadas, de todas las especies en conjunto, fueron pesados y luego secadas a temperatura constante por 72 h. Así, obtuvimos una estimación de porcentaje de humedad para cada tipo de bosque para cada mes.

Para estimar la disponibilidad de agua (l/ha) contenida en la vegetación durante el período crítico para la población de venado (mayo a junio antes de las primeras lluvias), se consideró sólo el porcentaje de biomasa de las especies que se sabe que el venado come en este sitio. Las estimaciones se hicieron por separado, tanto por tipo de vegetación, como por año. Se realizaron pruebas de regresión con la cantidad de agua aportada por las especies que el venado cola blanca consume como variable dependiente y la precipitación como independiente. Se exploraron varias opciones como variable independiente: lluvia anual total, lluvia de los meses que abarca la época de lluvias, lluvia de los meses que abarcan la época seca, y lluvia de los meses de octubre a mayo. Así, se obtuvo la ecuación para predecir cuál sería la cantidad de lluvia mínima necesaria para tener una disponibilidad de agua que cubriera las necesidades de la población.

Para cuantificar el agua disponible en los frutos de *Spondias purpurea* en mayo de 1991, se estimó la densidad de los árboles adultos obtenida a partir del método de transecto a lo largo de los caminos (Burnham *et al.* 1980), el porcentaje de árboles con frutos (debido a que es una especie dióica), el número de frutos por árbol, el peso me-

dio de los frutos, y su contenido medio de humedad (Mandujano *et al.* 1994). Sin embargo, la ecuación de regresión no tomó en cuenta el aporte de agua de los frutos de *S. purpurea*.

Estimación de la Demanda de Agua por Venados

Para tener una estimación burda de la demanda diaria de agua de un individuo en este tipo de hábitat, se calculó considerando una demanda mínima de 53 a 56 ($\bar{x}=54.5$) ml de agua por kg del peso animal al día, y una máxima de 104 a 119 ($\bar{x}=111.5$) ml/kg/día (Elder 1954, Hervert y Krausman 1986, Knox *et al.* 1969).

Para estimar la demanda de agua de la población (l/ha) al final de la época seca (de mediados de mayo a mediados de junio) de cada año, se multiplicó el peso medio de cada grupo de edad por su porcentaje de ocurrencia, por la densidad poblacional y por 30 días de uso del hábitat. El peso medio por grupo de edad fue de 15 kg en cervatillos (de casi 1 año de edad), 25 kg en jóvenes (casi 2 años) y 35 kg en adultos (>2 años), debido a que los individuos de la subespecie, *O. v. sinaloae*, presentes en el sitio de estudio, no son muy grandes (Leopold 1965).

La estimación de la densidad poblacional se obtuvo por medio de conteos directos en transectos lineales empleando el modelo Fourier y el programa TRANSECT (Burnham *et al.* 1980). Los muestreos se realizaron en caminatas diurnas a lo largo de 11 km de caminos de terracería durante varios meses en cada año. Para más detalle ver Mandujano (1992) y Mandujano y Gallina (1993, 1995). La estructura de edades (cervatillos, juveniles y adultos) de la población se obtuvo con base en estos conteos.

RESULTADOS

Patrón Climático Mensual

Precipitación

La época húmeda inicia en junio y, de julio a noviembre, cae el 80% de la lluvia anual (Fig. 1). El período húmedo termina en octubre y tiene una duración media de 126 días. Durante la época seca cae el 20% de la lluvia anual y tiene una duración media de 158 días (Bullock 1986).

La precipitación en los meses que abarcan el período seco ha sido muy variable (CV>100%), especialmente en febrero y mayo, lo cual indica que en el mismo mes se puede presentar una cantidad de precipitación diferente en distintos años (Fig. 1). La variación anual en el patrón de precipitación está influenciado principalmente por los vientos alisios y los ciclones del Pacífico (García-Oliva *et al.* 1991). Los primeros explican parte de la variabilidad anual de la lluvia que cae en junio y julio; mientras que los ciclones explican la variación de la lluvia entre agosto y octubre, además de tener gran influencia en la probabilidad

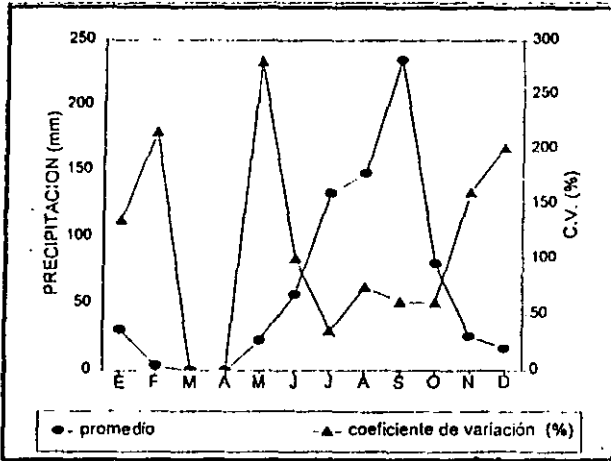


Figura 1. Patrón de precipitación media mensual del periodo 1977-1993, Chamela, México.

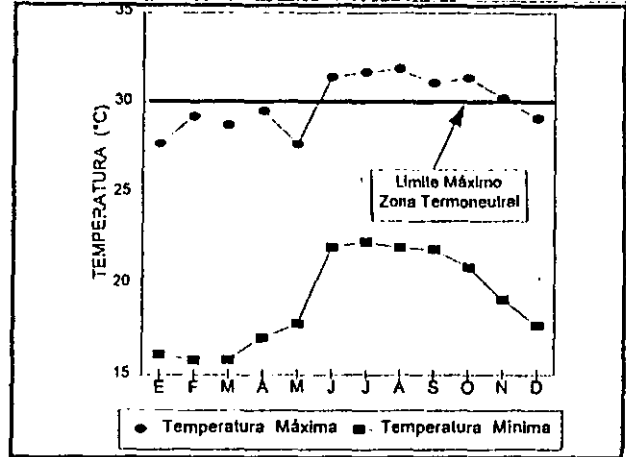


Figura 3. Patrón mensual promedio de la temperatura máxima y mínima ambiental. La línea horizontal es el límite máximo de la zona termoneutral del venado.

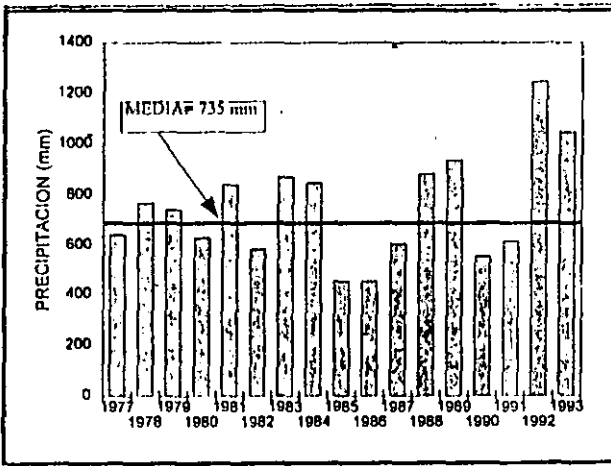


Figura 2. Precipitación total anual en el bosque tropical caducifolio de la región de Chamela, Jalisco, México.

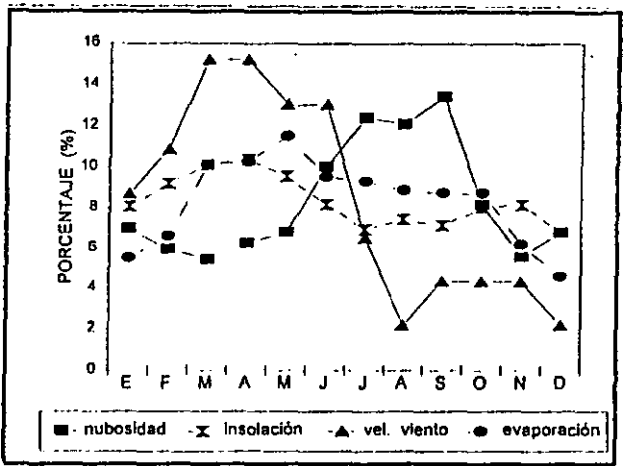


Figura 4. Patrón mensual promedio de nubosidad, insolación, velocidad de viento y evaporación, Chamela, México.

de precipitación durante el invierno.

De los años del periodo del estudio, 1989 y 1992 tuvieron una precipitación anual superior al promedio (Fig. 2). De hecho, la precipitación de 1992 ha sido de las más altas desde que se lleva registro en este sitio, ya que únicamente durante el mes de enero de ese año cayó la lluvia que suele caer durante un año completo. Los años 1990 y 1991 tuvieron una precipitación menor al promedio. Es importante resaltar que en los años 1985 y 1986 se presentó la menor cantidad de lluvia en este sitio.

Temperatura Máxima y Mínima

De junio a noviembre, en promedio, 23 días al mes tuvieron temperaturas máximas mayores a los 30.5°C (Fig. 3). De la segunda quincena de diciembre hasta la segunda

de mayo normalmente no se excedieron los 30°C, pero a partir de junio comenzó a incrementarse la temperatura máxima. La temperatura mínima es más alta durante la época húmeda y disminuye durante la época seca.

Nubosidad, Insolación, Viento y Evaporación

La nubosidad se incrementa a partir de junio y alcanza su máximo entre los meses de julio a setiembre; luego a partir de octubre comienza a disminuir llegando a su mínimo entre febrero y abril (Fig. 4). La insolación es mayor durante la época seca, llegando a su máximo en abril, después comienza a disminuir hasta el mínimo entre julio y setiembre (Fig. 4). La velocidad del viento se incrementa de febrero a junio, siendo mínimo durante la época húmeda entre agosto y diciembre (Fig. 4). La

Tabla 1. Coeficientes de correlación lineal entre las ocho variables climáticas consideradas. LLU=lluvia, TMX=temperatura máxima, TMN=temperatura mínima, NUB=nubosidad, INS=insolación, VV=velocidad del viento, EVA=evaporación, y ROC=rocío. *diferencia significativa ($P < 0.05$).

	LLU	TMX	TMN	NUB	INS	VV	EVA	ROC
LLU	1	0,69*	0,81*	0,95*	-0,69*	-0,62*	0,09	0,25
TMX		1	0,89*	0,70*	-0,45	-0,51	0,15	0,28
TMN			1	0,85*	-0,62*	-0,54	0,24	0,18
NUB				1	-0,62*	-0,52	0,25	-0,06
INS					1	0,84*	0,49	-0,19
VVI						1	0,51	-0,56
EVA							1	-0,19
ROC								1

evaporación es mayor en la época seca siendo el máximo pico entre marzo y junio; después comienza a disminuir llegando a su mínimo entre noviembre y enero (Fig. 4).

Ordenación de los Meses

Los dos primeros componentes principales explicaron el 80% de la variación. Las variables que contribuyeron positivamente en el Componente I fueron la precipitación, las temperaturas máxima y mínima, y la nubosidad, correlacionadas positivamente entre sí, y negativamente con la velocidad del viento y la insolación (Tabla 1). En el Componente II la evaporación y el rocío contribuyeron positivamente y negativamente, respectivamente, con la mayor información en la variación de los meses.

La ordenación caracterizó a la derecha del Componente I a los meses (julio, agosto, setiembre y octubre) con mayor precipitación, temperaturas máximas y mínimas altas, y nubosidad considerable (Fig. 5). A la izquierda, se ubicaron los meses (enero, febrero, marzo, abril y mayo) con mayor insolación y velocidad del viento. Por otro lado, en la parte superior del Componente II se encuentran los meses (abril, mayo, junio y julio) con alta evaporación. En la parte inferior se ubicaron los meses (octubre, noviembre, diciembre, enero y febrero) que presentaron mayor número de días con rocío.

Variación entre Años

Los valores de las variables climáticas del período de estudio (1989-1993) no difirieron del promedio previo (1977-1988) para la precipitación ($t=0,859$; $gl=11$; $P=0,41$), la temperatura máxima ($t=1,998$; $gl=11$; $P=0,07$), ni la nubosidad ($t=1,52$; $gl=11$; $P=0,16$). Mientras que sí difirieron para la temperatura mínima ($t=4,629$; $gl=11$; $P=0,001$) y la insolación ($t=-3,86$; $gl=11$; $P=0,003$), presentándose durante el período de estudio temperaturas mínimas

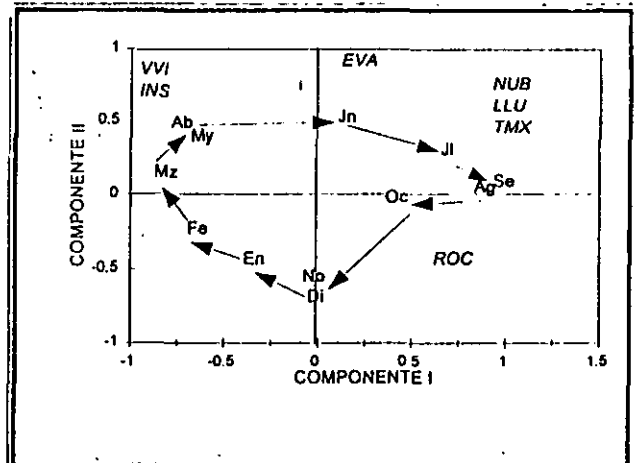


Figura 5. Representación gráfica del análisis de componentes principales donde se ordenan los meses en función de las variables climáticas. VVI=velocidad del viento, INS=insolación, EVA=evaporación, NUB=nubosidad, LLU=lluvia, TMX=temperatura máxima, TMN=temperatura mínima, y ROC=rocío.

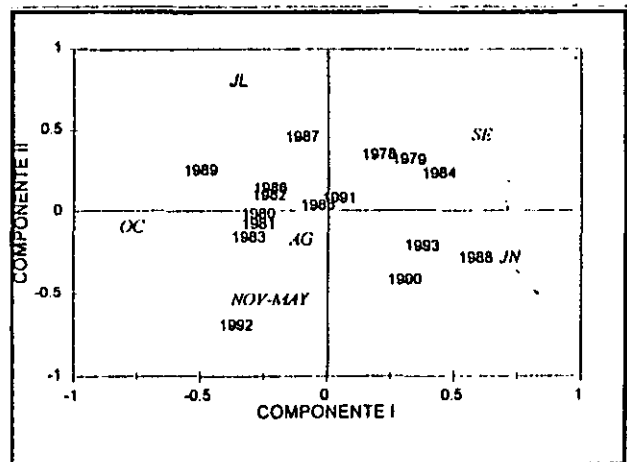


Figura 6. Ordenación de los distintos años en función de la precipitación media mensual del período 1977-1993.

más altas e insolación más baja que los años anteriores.

Los dos primeros componentes principales explicaron el 72% de la variación en los datos, y ordenaron los años (Fig. 6) en tres grupos: el primero comprende al año 1992, que presentó una lluvia, poco frecuente, mayor de 600 mm en el mes de enero; el segundo grupo a los años 1978, 1979, 1984, 1988, 1990 y 1993 que se caracterizaron por mayor cantidad de lluvia en los meses de junio y setiembre; y el tercer grupo abarcó a los demás años, que se caracterizaron por una mayor cantidad de lluvia en los meses de julio, agosto y octubre.

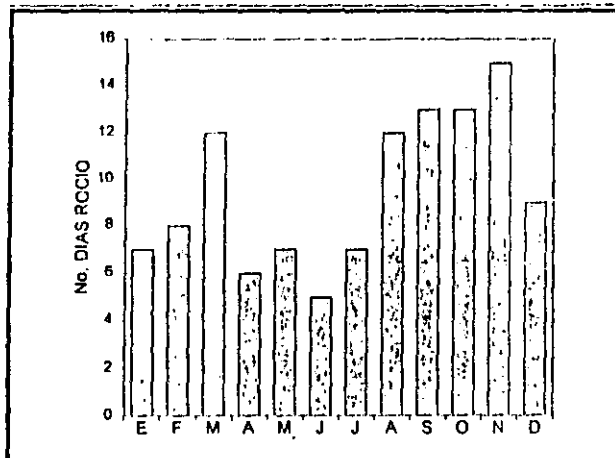


Figura 7. Número medio de días al mes con rocío del período 1978-1988 (basado en González 1992).

Fuentes de Agua

Arroyos y Ríos

La región se caracteriza por una topografía irregular, lo que conforma numerosos sistemas de cuencas pequeñas. El porcentaje medio de lluvia anual escurrido en las cuencas hidrológicas estudiadas fue de $1,6 \pm 0,8\%$, que equivale a $810 \pm 704 \text{ m}^3$. El restante se pierde por intercepción del dosel y por la hojarasca del suelo (Cervantes y Mass 1988). Todas las cuencas presentan escurrimientos temporales llevando la mayor cantidad de agua en seliembre. Por otro lado se observó que, dependiendo de la cantidad de lluvia, a finales de la época húmeda ya no hay agua en los lechos en los arroyos, y no vuelve a haber agua en éstos hasta el inicio de las lluvias. Fuera de los arroyos temporales sólo hay tres ríos permanentes a 100 km a la redonda de la Estación de Biología (Bullock 1986).

Rocío

Durante la época de lluvias, en promedio, de 7 a 15 días al mes tuvieron rocío (Fig. 7), mientras que en la época seca fue de 5 a 12, siendo junio el mes con menos días con rocío (González 1992). Esta misma autora mencionó que la cercanía del sitio de estudio al mar podría ser una de las razones para que la humedad del aire se mantenga relativamente alta todo el año, incrementándose la posibilidad de condensación de la humedad en forma de rocío. Encontró que hay variación en la concentración y duración del rocío dependiendo de la exposición y pendiente de la ladera, y el mes del año; y no hubo correlación significativa entre la precipitación anual y el número de días con rocío. No reportó datos de la cantidad de agua de rocío por superficie de área.

Tabla 2. Biomasa total (g de peso fresco/m²) y consumible, porcentaje de las especies que forman parte de la dieta del venado en el sitio y disponibilidad de agua (l/ha) en el bosque tropical caducifolio y bosque tropical subperennifolio, al final de la época seca (junio) de 1990, 1991 y 1993. Media \pm (desviación estándar).

BOSQUE TROPICAL	ÉPOCA SECA			TOTAL media (s.d.)
	1990	1991	1993	
CADUCIFOLIO				
biomasa total (g/m ²)	46,5 (66,0)	14,6 (16,0)	17,9 (30,3)	26,3 (17,5)
biomasa consumible (g/m ²)	11,5	2,0	5,5	6,3 (4,8)
% de biomasa consumible	24,7	13,7	30,7	23,0 (8,6)
disponibilidad de agua (l/ha)	56	10	27	31,0 (23)
SUBPERENNIFOLIO				
biomasa total (g/m ²)	76,8 (42,6)	33,6 (22,9)	63,6 (39,8)	58,0 (22,1)
biomasa consumible (g/m ²)	6,1	0,8	10,3	5,7 (4,8)
% de biomasa consumible	7,9	2,4	16,2	8,8 (6,9)
disponibilidad de agua (l/ha)	30	4	50	28,0 (23)
<i>Spondias purpurea</i> (l/ha) ^a		10		

^a no se estimó en 1990 ni 1993

Biomasa y Contenido de Humedad de la Vegetación

La biomasa media total del sotobosque durante la época seca fue menor en el bosque tropical caducifolio ($26,3 \text{ g/m}^2$) que en el bosque tropical subperennifolio ($58,0 \text{ g/m}^2$) ($F=18,86$; $gl=1, 132$; $P=0,0001$; Tabla 2); además, hubo diferencia entre años ($F=10,79$; $gl=2, 132$; $P=0,0001$). Sin embargo, no hubo diferencia en biomasa entre los dos tipos de bosque en 1990 ($P=0,07$); mientras que para los años 1991 y 1993 sí hubo diferencia ($P=0,001$), siendo mayor en ambos años la biomasa del bosque tropical subperennifolio. Por otro lado, para el bosque tropical caducifolio la biomasa fue significativamente mayor en 1990 que en 1991 y 1993 ($P=0,01$), mientras que no hubo diferencia entre 1991 y 1993 ($P=0,79$). Para el bosque tropical subperennifolio no hubo diferencia entre 1990 y 1993 ($P=0,24$), mientras que la biomasa de 1991 fue significativamente menor a la de 1990 y 1993 ($P=0,01$). Esto indica que el comportamiento o respuesta de la vegetación no tiene un patrón similar en los dos tipos de bosques.

Se estimó que la disponibilidad de biomasa de las especies que el venado cola blanca consume en el bosque tropical caducifolio varía de 2 a 12 g/m^2 dependiendo del año, lo que corresponde, en promedio, al 23% de la biomasa en pie en el sotobosque de este tipo de vegetación. Por otro lado, para el bosque tropical subperennifolio se estimó una disponibilidad de 1 a 10 g/m^2 de las especies consumidas, lo cual corresponde, en promedio, al 8,8% de la biomasa de este tipo de vegetación.

De julio a octubre el contenido de humedad en las plantas fue similar entre ambos tipos de bosques (65 al

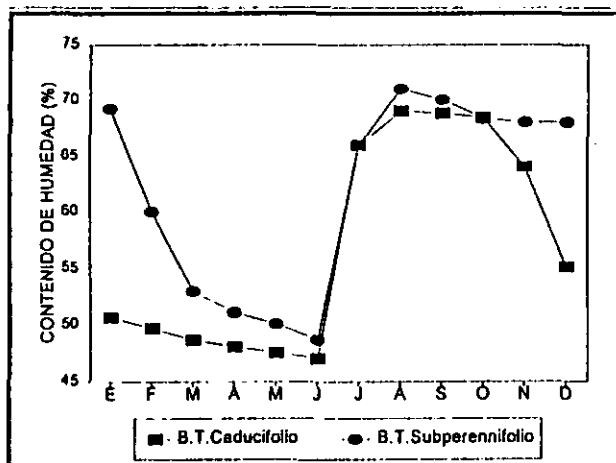


Figura 8. Contenido de humedad promedio de las plantas del bosque tropical caducifolio y bosque tropical subperennifolio.

70%, Fig. 8). A partir de noviembre el contenido de humedad decreció más rápidamente en las plantas del bosque caducifolio, llegando a su mínimo en junio (48%) debido a la pérdida de las hojas de la mayoría de las plantas. El contenido de humedad de las plantas del bosque tropical subperennifolio se mantuvo relativamente alto hasta febrero; luego decreció llegando a su mínimo en junio.

Frutos

La fructificación de las especies arbóreas tiende a concentrarse desde febrero hasta la primera quincena de abril y desde julio hasta agosto (Bullock y Solís-Magallanes 1990). Se observó que el venado consumía frutos de varias especies arbóreas durante la época seca, tales como *Ficus* spp., *B. alicastrum*, *S. capiri*, *Opuntia excelsa* y *S. purpurea*. Las dos últimas especies destacan por su alto contenido de agua.

Disponibilidad de Agua

Se estimó una disponibilidad media de 31 l/ha de agua aportada por la vegetación del bosque tropical caducifolio (que abarca más del 75% del área) al final de la época seca para el venado, variando considerablemente de un año a otro (Tabla 2). Mientras que en el bosque tropical subperennifolio se estimó una disponibilidad de 28 l/ha, que también varió considerablemente de un año a otro.

La mejor relación entre la lluvia (x) y la disponibilidad de agua (l/ha) aportada por la vegetación (y), se encontró para la lluvia de octubre a mayo ($y = -3,8 + 0,19x$; $r^2 = 0,94$; $F = 0,75$; $gl = 1$; $P = 0,55$). La estimación media de agua en los frutos de *S. purpurea* fue de 10 l/ha en 1991. Sin embargo, la producción de frutos por árbol fue muy variable,

Tabla 3. Estimaciones de la densidad, estructura y biomasa de población, y demanda de agua mínima y máxima de la población de venado cola blanca al día y al final de la época seca, del período 1990-1993 en un bosque tropical caducifolio de Jalisco, México. Media \pm (desviación estándar).

	ÉPOCA SECA			
	1990	1991	1992	1993
Densidad (venados/ha)	0,12 (0,2)	0,11 (0,1)	0,14 (0,4)	0,11 (0,2)
Estructura Poblacional				
% adultos	67,5	45,5	48,5	51,5
% juveniles	11,5	26,0	17,0	18,0
% crías	20,5	28,5	35,0	30,0
Biomasa Total (kg/ha) ^a	3,5 (0,6)	3,1 (0,4)	3,6 (1,1)	3,0 (0,5)
Demanda de Agua ^b :				
de la Población (l/ha) al día				
Mínima	0,19 (0,03)	0,17 (0,02)	0,20 (0,06)	0,16 (0,03)
Máxima	0,40 (0,06)	0,34 (0,03)	0,40 (0,12)	0,33 (0,05)
al final de la época seca (30 días de uso)				
Mínima	5,8 (0,9)	5,0 (0,5)	5,9 (1,8)	4,9 (0,8)
Máxima	11,9 (1,9)	10,2 (1,0)	12,0 (3,7)	9,9 (1,6)

^a considerando un peso medio de 35, 25 y 15 kg para venados adultos, juveniles y cervatillos, respectivamente.

^b considerando una demanda mínima de 54,5 y una máxima de 111,5 ml de agua por kilogramo del animal al día.

además de que la densidad de árboles con frutos fue relativamente baja (4 ± 1 individuos/ha). Un aspecto significativo es que más del 90% de los árboles de esta especie se establece en el bosque tropical caducifolio (Mandujano *et al.* 1994).

Demanda de Agua

Se estimó una demanda individual de agua mínima y máxima de 1,9 y 3,9 l/día para venados adultos, de 1,4 y 2,8 l/día para juveniles, y de 0,8 y 1,7 l/día para cervatillos, respectivamente. La demanda diaria de agua para toda la población de venados se estimó en un mínimo de 0,2 l/ha y un máximo de 0,4 l/ha (Tabla 3). Mientras que la demanda para la población durante el período final de la época seca (30 días de uso, mediados de mayo a mediados de junio) se estimó en un mínimo de 5 l/ha y un máximo de 12 l/ha. La demanda no varió de un año a otro debido a que la densidad y estructura de la población se mantuvieron relativamente constantes. La ecuación de regresión predice que si la lluvia durante los meses de octubre a mayo fuera menor de 120 mm, la disponibilidad de agua no satisficaría las necesidades de la población.

DISCUSIÓN

Durante gran parte del año no hay fuentes de agua libre en este tipo de hábitat, por lo que el venado cola blanca debe usar otras fuentes aprovechando el agua contenida en las plantas, frutos y rocío. Sin embargo, la alta variación en la caída de lluvia de un año a otro y la influencia poco predictiva de los ciclones tropicales, incide sobre la estructura, composición y dinámica de este tipo de vegetación (Bullock 1986, Bullock y Solís-Magallanes 1990, de Hita-Martínez y Barradas 1986, García-Oliva *et al.* 1991, Lott *et al.* 1987), variando por consiguiente, la cantidad de biomasa en el sotobosque y la disponibilidad de agua para el venado cola blanca.

Si bien desde el punto de vista del patrón de precipitación en el área de estudio, se consideran dos épocas (húmeda y seca) bien marcadas a lo largo del año (Bullock 1986, García-Oliva *et al.* 1991), el análisis de las variables climáticas consideradas mostró que, como patrón general, pueden considerarse cuatro períodos que tienen influencia sobre la demanda y disponibilidad de agua para la población de venados. Los períodos son: dos largos que son la época húmeda (julio, agosto, setiembre y octubre) y la época seca (febrero, marzo, abril y mayo), uno intermedio que es la transición lenta (noviembre, diciembre y enero) de la época húmeda a la época seca, y uno corto (junio) que es la transición rápida de la época seca a la época húmeda. A continuación se discute la disponibilidad y uso de agua por parte de los venados para cada uno de estos períodos.

Durante la época húmeda el venado cola blanca puede satisfacer sus necesidades bebiendo agua de arroyos, de charcos, del rocío, de la contenida en las plantas, o de los frutos. Particularmente, el agua contenida en las plantas es importante para el venado durante la época húmeda, como observaron Lauthier *et al.* (1988). En la transición de la época húmeda a la época seca, comienza a disminuir rápidamente la biomasa y el contenido de agua en las plantas, debido a que una proporción alta de especies pierde sus hojas durante la época seca (Bullock y Solís-Magallanes 1990). En este período el rocío podría aumentar en importancia relativa como fuente de agua, como mencionaron Hervert y Krausman (1986), pero esto debe variar dependiendo de la cantidad disponible de plantas, lo cual a su vez varía según la precipitación de cada año. Dado que la acumulación del rocío alcanza su máximo unas horas antes del amanecer (González 1992), es probable que el venado ajuste su actividad a estas horas para aprovechar al máximo esta fuente. Asimismo, la variación espacial en la acumulación del rocío debe influir sobre la selección de microhábitats.

En la época seca la disponibilidad de biomasa en el sotobosque y su contenido de humedad son muy bajos, por lo que el consumo de aquellas especies que tengan alto contenido de agua debe ser importante, como se encontró

para otros ungulados (Nagy y Knight 1994). En este sentido, en un estudio con dos herbívoros de talla grande en África, Taylor (1968) encontró que el consumo de plantas higroscópicas fue muy importante durante el período de sequía. Las plantas con propiedad higroscópica pueden absorber agua durante la noche, incrementando de esta manera su contenido relativo de humedad (Edney y Nagy 1976). En el estudio referido, se observó que la especie vegetal que los herbívoros utilizaban tenía un contenido de humedad del 1% en el día mientras que en las noches se incrementaba hasta un 40%; y esto tenía implicaciones sobre el patrón de actividad de los herbívoros incrementándose su actividad nocturna para aprovechar esta fuente de agua. Por lo tanto, es interesante determinar si las especies que el venado cola blanca consume durante el período seco en el sitio de estudio tienen esta propiedad, y si esto se refleja en cambios en su actividad nocturna.

Por otro lado, durante el período seco, el consumo de frutos de varias especies arbóreas es importante como fuente de agua; particularmente, aquellas especies que tienen frutos con un contenido alto de agua. Sin embargo, también el número de especies de árboles que fructifican va disminuyendo conforme avanza la sequía (Bullock y Solís-Magallanes 1990). Al final de la época seca y transición a la época de lluvias, la más crítica para el venado cola blanca en este sitio, una de las fuentes de agua más importante son los frutos de *S. purpurea* debido a su alto contenido de agua. Es prácticamente el único árbol que fructifica al final de la época seca y su aporte relativo de agua es alto respecto de las demás fuentes. Se ha demostrado anteriormente el alto consumo de frutos por el venado cola blanca en el área de estudio (Mandujano *et al.* 1994).

Entre junio y noviembre el venado podría requerir una mayor cantidad de agua por el efecto del aumento de la temperatura máxima ambiental más allá del límite superior de su zona termoneutral. Sin embargo, esto puede ser compensado debido a la abundancia de agua por las precipitaciones y a que el microclima es más fresco en el estrato inferior de la vegetación (Barradas y Fanjul 1985). Por otro lado, a lo largo de la época seca hasta junio, aunque no hay agua libre y existen pocas fuentes de ésta, las temperaturas inferiores al límite termoneutral tendrán como resultado que los requerimientos diarios de agua no se incrementen. Es decir, podría haber un efecto compensatorio entre la escasez de agua y la temperatura menor a los 30°C. Sin embargo, el efecto acumulado de los días sin beber y la escasa cobertura de protección contra el sol podrían incrementar la demanda de agua entre mayo y junio. Por lo que la preferencia por ciertos microhábitats y los cambios en los ritmos de actividad para evitar pérdidas por evapotranspiración, podrían ser muy importantes para compensar la falta de agua, como visto en otros estudios (Leopold y Krausman 1991, Ordway y Krausman 1986,

Rautenstrauch y Krausman 1989).

Se encontró que durante la época seca hay una mayor biomasa en el bosque tropical subperennifolio, pero no se observó que los venados consuman intensamente las partes vegetativas de las plantas (hojas y ramas). Consumen frutos de algunas especies arbóreas que se establecen en este tipo de vegetación, tales como *Ficus* spp., *B. alicastrum* y *S. capiri*. Posiblemente, factores como compuestos secundarios en las plantas del sotobosque, presencia de ectoparásitos y moscas, entre otros, determinen que el venado no use intensamente este tipo de hábitat durante la época seca, excepto para consumir algunos frutos. Datos preliminares sobre el uso de los tipos de vegetación durante la época seca, muestran que el venado cola blanca tiene mayor preferencia por el bosque tropical caducifolio a distintas horas del día, mientras que el bosque tropical subperennifolio sólo es usado a determinadas horas del día (Mandujano y Gallina, datos no publicados). Asimismo, el seguimiento de dos animales con radiocollares indica que prácticamente no usan el bosque tropical subperennifolio (Sánchez-Rojas 1995).

El bosque tropical caducifolio provee un porcentaje de alimento mayor, por metro cuadrado, comparado con el bosque tropical subperennifolio; no obstante en este último haya una mayor biomasa durante la época seca. Sin embargo, un aspecto significativo es que la biomasa en el sotobosque es muy variable. Esto podría tener como consecuencia que los movimientos y las distancias recorridas por el venado cola blanca se incrementen durante la época seca con el fin de poder cubrir sus requerimientos nutricionales y de agua diarios. En este sentido, resalta la importancia para el animal de localizar rápidamente los árboles que están produciendo frutos con contenido alto de agua.

Se ha observado que la tasa de caída de los frutos de *S. purpurea* es baja en ausencia de aves y animales que consumen los frutos en la copa del árbol, además de que la cantidad de frutos producidos por árbol es baja y variable (Mandujano *et al.* 1994). Existen varias especies animales que buscan los frutos caídos de este árbol, por lo que la competencia por éstos debe ser alta, beneficiándose aquellos individuos que localicen más rápidamente los árboles con mayor producción y tasa de caída de frutos. Se ha observado que el forrajeo de la chachalaca (*Ortalis poliocephala*) es muy importante sobre la tasa de caída de los frutos de este árbol (Mandujano y Martínez-Romero, datos no publicados), ya que es el ave frugívora más pesada en este sitio (Gurrola-Hidalgo 1986), llega en grupos de dos ó más individuos (Mandujano *et al.* 1994) y es un ave relativamente abundante (Ornelas *et al.* 1993). Esta ave forrajea durante todo el día en este periodo, por lo tanto, es muy probable que la actividad diurna de los venados esté relacionada en parte, con la actividad de la chachalaca durante el periodo de fructificación de *S. purpurea*. Es

recomendable estudiar con detalle esta posible relación por las importantes implicaciones prácticas para el manejo y conservación. Otro aspecto interesante para abordar es conocer si los venados que tienen un ámbito hogareño bien definido y estable, abarcan dentro de éste a árboles de *S. purpurea* con alta producción de frutos.

Fuera del área de estudio se localizan ríos donde sí hay agua durante la época seca, lo que podría tener como consecuencia que los venados realicen migraciones durante esta época. Sin embargo, las observaciones constantes de algunos individuos a lo largo del trabajo, sugieren que éstos no abandonan por un periodo prolongado su área de actividad habitual (Mandujano 1992). De hecho, estimaciones preliminares sobre el ámbito hogareño y desplazamientos diarios, apoyan la hipótesis de que el venado cola blanca no realiza migraciones ni movimientos temporales en este sitio (Sánchez-Rojas 1995). En otros estudios realizados en áreas muy diferentes, se han observado movimientos temporales, de unos cuantos días, hacia las fuentes de agua retornando una vez que han bebido (Henry y Sowsls 1980, Hervert y Krausman 1986).

Un aspecto significativo es que en el sitio de estudio los nacimientos se inician a finales de mayo (aunque el pico es entre junio y julio) por lo que hembras con crías estarán en mayor estrés debido al periodo de gestación y lactancia (Hazam y Krausman 1988, Short 1981). Por lo cual, la escasez de lluvias podría tener tanto efectos negativos sobre la sobrevivencia de los cervatillos y la tasa de natalidad, como implicaciones importantes en la dinámica de la población, como surgerido por otros autores (Smith y Lecount 1979). Es muy probable que en el sitio de estudio las crías y juveniles machos sean más susceptibles a morir durante la época seca debido a que no permanecen con su madre durante este periodo. Por el contrario, se ha observado que las crías hembras permanecen con su madre durante toda la época seca (Mandujano y Gallina, en prensa), lo cual podría incrementar su sobrevivencia.

A lo largo del periodo de estudio la densidad poblacional y la estructura de edades no han variado significativamente, pese a las diferencias en la cantidad de lluvia y distribución mensual de la misma (ver Tabla 3). Esto contrasta con lo encontrado en otros estudios donde se ha observado cambios en el nivel poblacional relacionados con la precipitación del año previo (Gallina 1990, Teer 1984). Por el momento no está claro por qué en el sitio de estudio no se ha observado una relación similar.

CONCLUSIONES

El bosque tropical caducifolio de "Chamela" del estado de Jalisco en México, presenta un déficit temporal en la disponibilidad de agua libre durante la época seca, por lo que el venado cola blanca debe satisfacer sus necesidades aprovechando otras fuentes como son el rocío, y la con-

tenida en la vegetación y en los frutos. Los datos sobre la disponibilidad de agua por superficie de área, indican que en algunos años el agua contenida en la vegetación puede cubrir potencialmente los requerimientos de la población, mientras que en otros no los cubre por lo que incrementa su importancia el agua contenida en los frutos de algunas especies arbóreas, como es el caso de *S. purpurea*.

Los datos sugieren que la variación en el tiempo y en el espacio de las distintas fuentes de agua, podría tener un efecto importante sobre los patrones de actividad y desplazamiento de los individuos durante la época seca. El análisis hace suponer que la búsqueda de agua tendrá como resultado una mayor actividad nocturna al inicio de la época seca y mayor actividad diurna al final de esta época. Asimismo, es muy posible que las distancias de desplazamiento de los individuos sea mayor en la época seca en comparación con la época húmeda. Este análisis también sugiere que el bosque tropical caducifolio será más usado durante toda la época seca debido a que hay una mayor cantidad de plantas preferidas por el venado y a la mayor cantidad de árboles de *S. purpurea*; mientras que el bosque tropical subperennifolio será usado únicamente cuando existan árboles con frutos atractivos para el venado cola blanca.

Por otro lado, los individuos que sean capaces de localizar más rápidamente las fuentes de agua durante la época seca, podrían beneficiarse incrementando sus posibilidades de sobrevivencia y adecuación. En este sentido, debe haber una relación entre la experiencia de los individuos y su sobrevivencia. Las observaciones sugieren que los cervatillos y juveniles machos son más susceptibles a morir durante la época seca. Por el contrario, debido a que las crías hembras permanecen por más de un año con su madre, se incrementa sus posibilidades de sobrevivencia. Lo anterior debe tener un efecto regulador del crecimiento de la población.

Durante la época húmeda el agua no es un factor limitante por lo que podría no tener importancia sobre los patrones de actividad. La búsqueda de alimento de alta calidad y concentración baja de compuestos secundarios, podría ser más importante como factor determinante del comportamiento y los desplazamientos de los individuos.

CONSIDERACIONES PARA EL MANEJO

Poder predecir los años durante los cuales la población de venado cola blanca se enfrentará a un déficit de agua, es un aspecto importante en los planes de manejo de esta especie. Asimismo, analizar esto a una escala geográfica más amplia podría permitir establecer estrategias de conservación de las diferentes subespecies de este herbívoro en el bosque tropical caducifolio de la costa Pacífica de México.

Bullock (1986) y García-Oliva *et al.* (1991) analizaron

de manera más profunda y a una escala mayor los patrones de precipitación de la región donde se localiza el sitio de estudio. La información de estos trabajos y la encontrada en el presente, permite evaluar de manera general la disponibilidad de agua para el venado cola blanca en los bosques tropicales caducifolios del Pacífico Mexicano (desde el estado de Nayarit hasta el de Oaxaca) (Rzedowski 1978). En esta área geográfica se encuentran las subespecies *O. v. sinaloae* (presente en el sitio de estudio), *O. v. acapulcensis* y *O. v. thomasi* (Hall 1981).

La aridez del bosque tropical caducifolio se incrementa conforme aumenta la latitud (Murphy y Lugo 1986). Sin embargo, García-Oliva *et al.* (1991) encontraron una correlación positiva entre la precipitación anual y la latitud (18° a 23°N), y un patrón general similar en la precipitación mensual: variaciones en la distribución de la lluvia durante los meses húmedos (junio a octubre) dependiendo de la latitud, y muy poca precipitación en los meses secos. Estos mismos autores mencionaron que si bien los ciclones afectan a toda la región, la incidencia de éstos es mayor al final de la época húmeda en las latitudes medias y bajas (menos de 20°N), lo que tiene como consecuencia una mayor probabilidad de lluvias durante el invierno (diciembre a marzo). Esto es de suma importancia para el venado cola blanca ya que, dada la ubicación del sitio de estudio (19°30'N), la vegetación responderá a la intensidad de las lluvias "invernales" durando más tiempo con el follaje verde (Bullock 1986, Bullock y Solís-Magallanes 1990) y, por lo tanto, ofreciendo más agua disponible para los venados.

Si bien debe tomarse con cautela, debido al bajo número de datos, la ecuación de regresión indica que la precipitación de los meses de octubre a mayo puede predecir la cantidad de agua disponible para el venado cola blanca en el bosque tropical caducifolio. Los datos indican que una precipitación total menor de 120 mm en ese periodo podría tener como consecuencia una baja disponibilidad de agua y, por lo tanto, se requeriría proporcionarles a los venados fuentes de este líquido. Sin embargo, es recomendable obtener esta información por varios años más con el fin de calcular una ecuación predictiva más confiable. Asimismo, debe investigarse con detalle cuan extrapolable sería esta ecuación para otras áreas con vegetación similar, pero alejadas del sitio de estudio. En particular, debe investigarse un modelo predictivo en el cual se incorpore no sólo la precipitación y la biomasa vegetal en el sotobosque potencialmente disponible para consumo del venado, sino también la información sobre los patrones de fructificación de las especies que consume, las temperaturas máximas, la presencia de rocío y la densidad poblacional.

Es común el establecimiento de fuentes de agua como práctica para mejorar la calidad del hábitat para el venado (Hazam y Krausman 1988, Hervert y Krausman 1986, Lautier *et al.* 1988, Remington *et al.* 1984, Villarreal

1990). Dependiendo del año, de mayo hasta antes de las lluvias, se presenta el período más crítico para el venado cola blanca en el sitio de estudio. Por lo cual, será necesario proveer de fuentes de agua durante este lapso, en años secos. Se ha visto que el venado cola blanca y otras especies como *Tayassu tajacu*, *Didelphis virginiana*, *Urocyon cinereoargenteus*, *Leopardus pardalis*, *Nasua narica* y varias aves utilizan los estanques donde ocasionalmente se les ha provisto de agua. Las fuentes deben estar escondidas para proteger a los animales de la cacería furtiva. Un aspecto significativo es manejar las especies arbóreas que proveen frutos con alto contenido de humedad para el venado cola blanca durante la época seca. Adicionalmente, es importante mantener la relación de frugivoría *O. poliocephala*-*S. purpurea* debido a que es muy importante para conservar al venado cola blanca en este tipo de hábitat.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo ha recibido apoyo de los proyectos CONACYT (P220CCOR-892154, P020CCOR-903703 y 0327N9107) y SEP (DGICSA-902467). La Estación de Biología "Chamela" de la Universidad Nacional Autónoma de México brindó facilidades para la realización de este trabajo. El manuscrito se benefició enormemente con los comentarios de dos revisores anónimos y de Eduardo Santana Castellón.

LITERATURA CITADA

- BARRADAS, V. L. y L. FANJUL. 1985. Equilibrio hídrico y evapotranspiración en una selva baja caducifolia de la costa de Jalisco. *Biótica* 10:199-210.
- BULLOCK, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in south coastal region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geophysics, and Bioclimatology* 36:297-316.
- _____. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* 77:5-17.
- _____. y J. A. SOLÍS-MAGALLANES. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* 22:22-35.
- BURNHAM, K. P., D. R. ANDERSON y J. L. LAKE. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildlife Monographs* 72. 202 pp.
- CERVANTES, L. y M. MASS. 1988. Relación lluvia-escurrimiento en un sistema pequeño de cuencas de selva baja caducifolia. *Ingeniería Hidráulica en México* 1:30-42.
- DE ITA-MARTÍNEZ, C. y V. L. BARRADAS. 1986. El clima y el patrón de distribución agrícola en una selva baja caducifolia en la costa de Jalisco. *Biótica* 11:237-245.
- DEMARAIS, S., J. W. FUQUAY y H. A. JACOBSON. 1986. Seasonal rectal temperatures of white-tailed deer in Mississippi. *Journal of Wildlife Management* 50:702-705.
- EDNEY, E. B. y K. A. NAGY. 1976. Water balance and

- excretion. Páginas 106-132 en J. Bligh, J. L. Cloudsley-Thompson y A. G. MacDonald, eds. *Environmental physiology of animals*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, England, United Kingdom. 456 pp.
- EINSENERO, J. F. 1989. *Mammals of the Neotropics: The northern Neotropics*. Vol. 1. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, U.S.A. 449 pp.
- ELDER, J. B. 1954. Notes on summer water consumption by desert mule deer. *Journal of Wildlife Management* 18:540-541.
- GALLINA, S. 1990. El venado cola blanca y su hábitat en La Michilla, Durango. Tesis Doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., México. 97 pp.
- GARCÍA-OLIVA, F., E. ESCURRA y L. GALICIA. 1991. Pattern of rainfall distribution in the central Pacific coast of Mexico. *Geografiska Annaler* 73:179-186.
- GONZÁLEZ, M. G. 1992. Importancia ecológica del rocío en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., México. 70 pp.
- GURROLA-HIDALGO, M. A. 1986. Aspectos de la biología de la chachalaca *Ortalis poliocephala*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., México. 62 pp.
- HALL, E. R. 1981. *The mammals of North America*. Vol. 2. John Wiley and Sons, New York, New York, U.S.A. 1181 pp.
- HALLS, L. K., ed. 1984. *White-tailed deer: Ecology and management*. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania, U.S.A. 870 pp.
- HAZAM, J. E. y P. R. KRAUSMAN. 1988. Measuring water consumption of desert mule deer. *Journal of Wildlife Management* 52:528-534.
- HENRY, R. S. y L. K. SOWLS. 1980. White-tailed deer of the Organ Pipe Cactus National Monument, Arizona. Technical Report No. 6. National Park Service and University of Arizona, Tucson, Arizona, U.S.A. 85 pp.
- HERVERT, J. J. y P. R. KRAUSMAN. 1986. Desert mule deer use of water developments in Arizona. *Journal of Wildlife Management* 50:670-676.
- HOLTER, J. B., W. E. URBAN, H. H. HAYES, H. SILVER y H. R. SKUTT. 1975. Ambient temperature effects on physiological traits of white-tailed deer. *Canadian Journal of Zoology* 53:679-685.
- KNOX, K. L., J. G. NAGY y R. D. BROWN. 1969. Water turnover in mule deer. *Journal of Wildlife Management* 33:389-393.
- LAUTIER, J. K., T. V. DAILEY y R. D. BROWN. 1988. Effect of water restriction on feed intake of white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 52:602-606.
- LEOPOLD, A. S. 1965. *Fauna silvestre de México: Aves y mamíferos de caza*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México D. F., México. 600 pp.
- LEOPOLD, B. D. y P. R. KRAUSMAN. 1991. Factors influencing desert mule deer distribution and productivity in southwest-

- tern Texas. *The Southwestern Naturalist* 36:67-74.
- LOTT, E. J., S. H. BULLOCK y J. A. SOLÍS-MAGALLANES. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in Coastal Jalisco. *Biotropica* 19:228-235.
- MANDUJANO, S. 1992. Estimaciones de la densidad poblacional del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical caducifolio. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., México. 75 pp.
- _____ y S. GALLINA. 1991. El venado cola blanca en el bosque tropical de "Chamela", Jalisco. Páginas 74-80 en *Memorias IX Simposio sobre Fauna Silvestre*. Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., México. 445 pp.
- _____ y _____. 1993. Densidad del venado cola blanca basada en conteos en transectos en un bosque tropical de Jalisco. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 56:1-37.
- _____ y _____. 1995. Comparison of deer censusing methods in tropical dry forest. *Wildlife Society Bulletin* 23:180-186.
- _____ y _____. En Prensa. Size and composition of white-tailed deer groups in a tropical dry forest in Mexico. *Ecology, Ethology & Evolution*.
- _____, _____ y S. H. BULLOCK. 1994. Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical deciduous forest in Mexico. *Revista de Biología Tropical* 42:107-114.
- MARCHINTON, R. L. y D. H. HIRTH. 1984. Behavior. Páginas 129-168 en L. K. Halls, ed. *White-tailed deer: Ecology and management*. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania, U.S.A. 870 pp.
- MARTÍNEZ-YRIZAR, A., J. SARUKHÁN, A. PÉREZ-JIMÉNEZ, E. RINCÓN, J. M. MAASS, A. SOLÍS-MAGALLANES y L. CERVANTES. 1992. Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, México. *Journal of Tropical Ecology* 8:87-96.
- MAUTZ, W. W., J. KANTER y P. J. PEKINS. 1992. Seasonal metabolic rhythms of captive female white-tailed deer: A reexamination. *Journal of Wildlife Management* 56:656-661.
- MOEN, A. N. 1973. *Wildlife ecology: An analytical approach*. W. H. Freeman and Company, San Francisco, California, U.S.A. 458 pp.
- MURPHY, P. G. y A. E. LUGO. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67-88.
- NAOY, K. A. y M. H. KNIGHT. 1994. Energy, water, and food use by springbok antelope (*Antidorcas marsupialis*) in the Kalahari Desert. *Journal of Mammalogy* 75:860-872.
- OCKENFELS, R. A. y J. A. BISSONETTE. 1984. Temperature-related responses in north-central Oklahoma white-tailed deer. Páginas 64-67 en P. R. Krausman y N. S. Smith, eds. *Deer in the Southwest: A workshop*. Arizona Cooperative Wildlife Research Unit. University of Arizona, Tucson, Arizona, U.S.A. 131 pp.
- ORDWAY, L. L. y P. R. KRAUSMAN. 1986. Habitat use by desert mule deer. *Journal of Wildlife Management* 50:677-683.
- ORNELAS, J. F., M. C. ARIZMENDI, L. MÁRQUEZ-VALDELMAR, M. L. NAVARIJO y H. A. BERLANGA. 1993. Variability profiles for line transect bird censuses in a tropical dry forest in Mexico. *Condor* 95:422-441.
- RAUTENSTRAUCH, K. R. y P. R. KRAUSMAN. 1989. Influence of water availability and rainfall on movements of desert mule deer. *Journal of Mammalogy* 70:197-201.
- REMINGTON, R., W. E. WERNER, K. P. RAUTENSTRAUCH y P. K. KRAUSMAN. 1984. Desert mule deer use of a new permanent water source. Páginas 92-94 en P. R. Krausman y N. S. Smith, eds. *Deer in the Southwest: A workshop*. Arizona Cooperative Wildlife Research Unit. University of Arizona, Tucson, Arizona, U.S.A. 131 pp.
- RZEDOWSKI, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México D. F., México. 432 pp.
- SÁNCHEZ-ROJAS, G. 1995. Estimación del ámbito hogareño y uso del hábitat del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus* Zimmerman) en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., México. 80 pp.
- SHORT, H. L. 1981. Nutrition and metabolism. Páginas 99-127 en O. C. Wallmo, ed. *Mule and black-tailed deer of North America*. University of Nebraska Press, Lincoln, Nebraska, U.S.A. 605 pp.
- SMITH, R. H. y A. LECOUNT. 1979. Some factors affecting survival of desert mule deer fawns. *Journal of Wildlife Management* 43:657-665.
- SOKAL, R. R. y F. J. ROHLF. 1995. *Biometry*. Third Edition. W. H. Freeman and Co., San Francisco, California, U.S.A. 887 pp.
- TAYLOR, C. R. 1968. Hygroscopic food: A source of water for desert antelopes? *Nature* 219:181-182.
- TEER, J. 1984. Lessons from the Llano Basin, Texas. Páginas 261-290 en L. Halls, ed. *White-tailed deer: Ecology and management*. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania, U.S.A. 870 pp.
- VILLARREAL, J. G. 1990. Fuentes de agua para la fauna silvestre en zonas áridas y semiáridas. Páginas 1-11 en *Memorias VIII Simposio sobre Fauna Silvestre*. Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F., México. 479 pp.

Editor Asociado: Eduardo Santana
 Recibido: 22 de febrero de 1994
 Aceptado: 4 de abril de 1995

Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical deciduous forest in México

Salvador Mandujano¹, Sonia Gallina¹ and Stephen H. Bullock²

¹ Departamento de Ecología y Comportamiento Animal, Instituto de Ecología, AP 63, Xalapa, Veracruz 91000, México.

² Departamento de Ecología, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, AP 2732, Ensenada, Baja California 22800, México.

(Rec. 27-I-1993. Acep.4-X-1993)

Abstract: Fruits of the tree *Spondias purpurea* L. are an attractive resource for large animals of the tropical deciduous forest in Jalisco, México. Eight species of the mammals, two birds, one reptile and one ant consume the fruits; only two of these species are normally frugivorous. The fruits are moist and mature between May and June when heat stress and water scarcity are greatest. The density of adults was estimated at 7.5 ± 2.4 (SD) trees/ha; about 50% were reproductive females. Only 38% of these bore more than 500 fruits. The mean mass of the fresh fruit was 7.5 ± 1.9 g. Fruit production was estimated at 14.9 ± 4.8 kg/ha. Seed packaging varied within and between trees; trees differed in number of carpels per flower and fruit weight but had a similar number of seeds per endocarp (1.2 ± 0.4). The animals differ qualitatively and quantitatively as seed dispersers. *Odocoileus virginianus* (white-tailed deer) takes the largest quantity, and the groups of endocarps regurgitated found far than the mother tree had a modal size between 15 and 62 fruits. *Ortalis poliocephala* (chachalaca) and *Ctenosaura pectinata* (iguana) leave the large, multi-seeded endocarps more distant from each other. Germination is greater from endocarps dispersed by deer (72%) than by iguana (35%). Undispersed endocarps showed an intermediate success (63%).

Key words: Frugivory, germination, seed dispersal, tropical deciduous forest.

In extensive regions of the tropics, annual precipitation is low and highly seasonal, patterns of water deficit determine many aspects of plant and animal life cycles; most obviously, the extent and duration of plant deciduousness, and the timing of reproduction. In response to changes in plant food resources, vertebrates may migrate, find favorable microhabitats, or change diet (Ridpath 1985). Any plant species that produces fleshy fruit in the dry season is likely to be very sought after by animals (McDiarmid *et al.* 1977), as other plants are for nectar (DesGranges and Grant 1980, Gryj *et al.* 1991). Even in some tropical wet forests there are annual periods of fruit scarcity, when a few "keystone" fruit species support many animals (Smythe 1970, Gilbert 1980, Terborgh 1986). The importance of such plants to the fauna is not reciprocated in a

simple form, because the quantity and qualities of seed dispersal vary greatly between the animal species. In turn, this variation probably has selective impacts on the plants' reproductive characteristics. The quality of dispersal has been suggested to bear an important relationship to the nutritional reward offered by the plant in form of fruit pulp (Herrera 1981).

The "ciruelo" *Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae) is a dioecious canopy tree (Fig. 1a) of neotropical deciduous and semi-deciduous forest. In our study area it is leafless from November to June, but flowers in February and the fruits mature in May, in the last month of the long dry season (Bullock and Solís-Magallanes 1990, Bullock 1992). Mature fruits are red, with a juicy, sweet-acid, yellow mesocarp, and a large woody endocarp with one or a few seeds.

This study describes the importance of *S. purpurea* in the tropical deciduous forest as a water and food resource when weather conditions are critical, and shows the effects of animals on its dispersal and germination.

MATERIAL AND METHODS

The field site was the Estación de Biología Chamela, located near the southern coast of Jalisco, México (19°30' N, 105°03'W). The topography mostly ranges between 30 and 110 m elevation, with many small hills. There is no natural permanent surface water within 10 km, except for coastal lagoons. Mean annual precipitation was 707 ± 68 mm in the period 1977-1991. The rainy season extends from June or July to October; 11 of 14 years there was less than 50 mm between December and May. Mean annual temperature was 24.9°C (Bullock 1986).

The vegetation is tropical deciduous forest except in the larger streams where there are small patches of semideciduous forest (Lott *et al.*, 1987). Almost all the hillside plants lose their leaves for several months in the dry season (Bullock and Solís-Magallanes 1990).

Fruiting trees were censused in June 1990 and May 1991. The density of adult trees was calculated from line transects (Burnham *et al.*, 1980) along existing dirt roads (total length 7250 m). Fruit crops were censused in May 1991. For trees with very large crops, fruits were counted on 10 branches, and the mean was multiplied by the number of similar-sized branches. The diameter at breast height (DBH) was measured for each tree. The dependence of fruit production on tree size was examined by linear regression.

The variation between females was analyzed with respect to pistils per flower (six trees, 277 flowers total), seeds per fruit (five trees, 20 fruits each), and endocarp-with-seeds mass (five trees, 25 fruits each; all material



Fig. 1.a. Fruiting tree of *S. purpurea*. b. *Nasua narico* juvenile masticating the fruit.

collected in 1982). Linear dimensions were measured on material from the 1991 crop.

Frugivory and dispersal were observed directly and by signs. Groups of dispersed endocarps (regurgitated or defecated) were counted when encountered (66 groups for *Odocoileus virginianus*, 37 groups for *Ctenosaura pectinata*).

Germination was tested in two experiments at Chamela in full shade and open air, on local soil. First, the effect of coverage by leaf litter was tested using endocarps (cleaned by ants) from one tree; 25 endocarps were placed in each tray, and covered in three trays, and left exposed in four trays, during 25 days in July–August 1985. Multiple germinations per endocarp were also observed in this experiment. Second, the effect of animals was tested with undispersed endocarps (20 from each of five trees) and dispersed endocarps collected at various points in the station: 150 endocarps defecated by iguanas were divided into five lots, and 250 regurgitated by deer were divided into five lots. This experiment lasted 51 days, between September and November 1982.

Results are expressed as mean values with standard deviation.

RESULTS

Tree density and fruit production: The estimate of the density of adult trees was 7.5 ± 2.4 trees/ha ($n = 6$, range = 4.0 to 9.8). Most trees (90.2%) were in deciduous forest (semideciduous forest: 9.8%).

The percentage of trees bearing fruit was 47.3% ($n = 91$) in June 1990 and 58.3% ($n = 103$) in May 1991. The former estimate may have been low, because it was made later in the season, perhaps after the entire crop of some trees had been dispersed. In May 1991, apparently before fruit maturation, the crop per fruiting tree ranged from four to 1508; 28% of these trees bore less than 100 fruit, and 38% bore more than 500. Crop size was significantly related to DBH ($\log [\#fruits + 1] = 0.172 + 0.867 \log \text{DBH}$; $r^2 = 0.487$, $df = 58$, $P < 0.0001$).

The average wet mass of the fruit crop ($n = 60$) in 1991 was calculated as 3.4 ± 2.9 kg/tree, but there was a bias to smaller crops, and most of the mass is inedible endocarp. As a rough

indication of resource abundance, crop mass can be combined with the density of fruiting trees (4.4 ± 1.4 tree/ha) to give an estimated of 14.9 ± 4.8 kg/ha.

Carpels, seeds and fruits: The number of carpels per flower had a mode of four (Fig. 2a), and differed significantly between trees (ANOVA, $F = 10.83$, $df = 5, 271$, $P < 0.001$). The number of seeds per endocarp averaged 1.2 ± 0.4 (Fig. 2b) and did not differ between trees (ANOVA, $F = 1.57$, $df = 4, 95$, $P = 0.19$); the seeds measured 14.4 ± 2.3 mm by 2.6 ± 1.1 mm. The woody endocarp measured 21.9 ± 2.6 mm by 14.5 ± 1.6 mm. The mean mass of the fresh fruit was 7.5 ± 1.9 g. Measurements of the dry mass of fruits had a global average of 1.56 ± 0.43 g (Fig. 2c), but there were significant differences between trees (ANOVA, $F = 22.36$, $df = 4, 120$, $P < 0.001$).

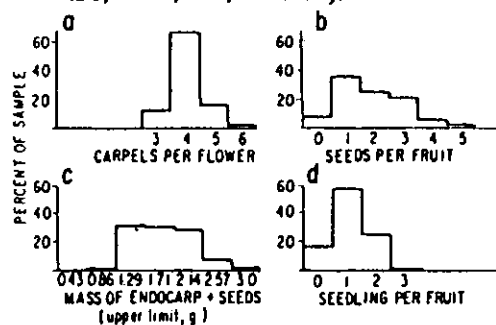


Fig. 2. Frequency distributions: a. number of pistils per flower; b. number of seeds per endocarp; c. dry mass of endocarp-and-seed unit; d. number of seedlings per endocarp (laboratory tests).

Frugivores: The species observed feeding on *S. purpurea* fruits include eight mammals, two birds, one reptile and one ant. The species, with their mean body mass and relevant aspects of their behavior are listed in Table 1. There was no evidence that bats eat *S. purpurea* at Chamela, although they eat other species of *Spondias* (Vázquez-Yanes *et al.* 1975, Janzen 1985).

Undestroyed endocarps were observed in the feces of *Canis latrans* (coyote), *Nasua narica* (coati), *Urocyon cinereoargenteus* (gray fox), and *Ctenosaura pectinata* (iguana). Signs of fruit-foraging herds of *Pecari tajacu* (collared peccary) were observed below some trees, but only one excrement of this species was found, with destroyed seeds. All the carnivores

TABLE 1

Animals that consume fruits of *Spondias purpurea* (ciruelo) at the Estación de Biología de Chamela, Jalisco, México, their size and foraging characteristics

Species	Mass (g) (mean)	Foraging type		
		1	2	3
<i>Odocoileus virginianus sinaloae</i> J.A. Allen	41600	G	R	Rf
<i>Pecari tajacu sonoriensis</i> Mearns	19667	G	D/P	Rf
<i>Canis latrans vigilis</i> Merriam	13000	G	D	Rf
<i>Nasua narica molaris</i> Merriam	4167	A/G	C/D	Rf/L
<i>Urocyon cinereoargenteus nigrirostris</i> Lichtenstein	4083	G	D	Rf
<i>Didelphis virginiana californica</i> Bennett	3175	G/A	C	L
<i>Sciurus colliaei</i> Nelson	400	A	C	L
<i>Liomys pictus pictus</i> Thomas	45	G	C	Rf
<i>Ortalis poliocephala</i> (Wagler)	785	A/G	R	Rf/L
<i>Icterus pustulatus</i> (Wagler)	45	A	C	L
<i>Ctenosaura pectinata</i> (Wiegmann)	800	A/G	D	Rf/L
<i>Atta</i> sp	<<1	G	C	L

1 Feeding position: G= ground, A= arboreal

2 R= regurgitates endocarp, D= defecates the endocarps, C= consumes only the mesocarps, P= destroys endocarps

3 Rf= removes fruits from vicinity of the mother tree, L= leaves fruits close to the mother

probably masticate fruits and spit out the endocarps close to the mother tree, as observed for *N. narica* (Fig. 1b). *Sciurus colliaei* was observed eating the fruits at the tree and dropping the endocarps below it. Likewise *Ortalis poliocephala* (chachalaca) regurgitate endocarps at feeding trees, and we found regurgitated and defecated endocarps at roosting sites. In contrast, *Odocoileus virginianus* (white-tailed deer) swallows the fruits, later regurgitating and chewing them at some rest spot, before spitting out the endocarps. It was common to find groups of endocarps together with pellet-groups and rest places.

The mature fruits fall rather easily with branch movements caused by the wind or animals (e.g. *O. poliocephala*, *Icterus pustulatus*, *N. narica* and *C. pectinata*). Groups of two to seven *O. poliocephala* were observed foraging in *S. purpurea*, jumping frequently between branches. Foraging by these animals must have important consequences on the availability of the fruits to animals which cannot climb.

Groups of dispersed seeds: The groups of endocarps regurgitated by *O. virginianus* at rest spots, ranged in size over two orders of magnitude (Fig. 3a), with a modal size between

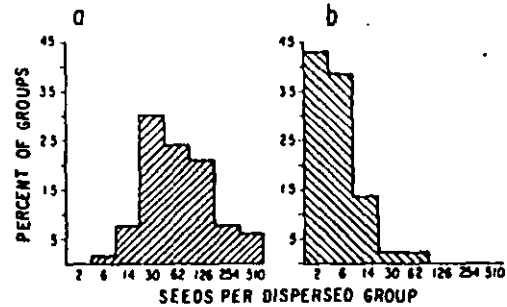


Fig. 3. Frequency distribution of group size for endocarps of *S. purpurea* deposited by a. *Odocoileus virginianus* and b. *Ctenosaura pectinata*.

15 and 62 fruits. Rest spots were sometimes grouped, presumably as a consequence of sociality and microhabitat preference, leading to large numbers of seeds in a few square meters. Moreover, distinct degrees of dessication of the endocarps, with the moister ones heaped on the drier, showed that rest spots were used repeatedly, leading to greater concentration of endocarps.

Endocarps defecated by *C. pectinata* were encountered frequently in the vicinity of *S. purpurea* trees and around the base of hollow trunks of *Caesalpinia eriostachys* (Legumino-

sae). These trunks were subject to repeated use, leading to further aggregation of endocarps. The groups ranged in size from one to 31 (Fig. 3b), with a modal size between one and six endocarps. Observation of a captive *C. pectinata* suggested that passage time ranges between one and six days.

Germination: Only seeds covered with litter germinated (84%). The dispersal agent was a significant factor, e.g. endocarps dispersed by *C. pectinata* were less successful in producing at least one seedling than those dispersed by *O. virginianus* (respectively, 35% and 72%; ANOVA $F = 8.76$, $df = 2, 12$, $P < 0.01$). Undispersed endocarps showed intermediate germination (63%) not different from either dispersal type. Seedlings emerged from endocarps that had been regurgitated by *O. virginianus* were also found in the field (51 from 262 endocarps in 1991).

Germination percentage was asymptotic after three or four weeks. Multiple seedlings were produced by 26% of the endocarps. Endocarps with zero seedlings were somewhat more common than those with no seeds, and those with three seedlings were less common than those with three or more seeds (Fig. 2b, 2d). Seedling mass was not significantly different between endocarps with different numbers of seedlings (ANOVA, $F = 1.90$, $df = 2, 108$, $P > 0.05$).

DISCUSSION

Fruits of *Spondias* species are consumed and often dispersed in diverse regions by a varied fauna, from ants to large herbivores and carnivores, and probably by many more species that have not been recorded, or that are "recently" extinct (Janzen and Martin 1982, Janzen 1985). Humans also include them in their diet (Bailey 1950). Despite their attractiveness, the nutritional value of *Spondias* fruits is low, even in the cultivated varieties (Leung and Flores 1961). Bora *et al.* (1991) report the following values: 87% water, 5% sugars, 0.2% protein. Apparently, *S. purpurea* fruits are attractive to animals because they fill an important need for water, being available when water stress on the fauna is maximal and water availability is minimal;

the high ascorbic acid content apparently adds to the effect. Analogous conditions are found with *S. purpurea* in Costa Rica (Frankie *et al.* 1974, McCoy *et al.* 1990), and probably with *S. tuberosa* Arr. Cam. in the caatinga of Brasil (Barbosa *et al.* 1989, Monte *et al.* 1990). *Spondias* species also occur in moist forest, where they probably are consumed by a wider array of animals: *S. mombin* L. (Croat 1974, Frankie *et al.* 1974, Vázquez Yanes *et al.* 1975, Foster 1982, Janzen 1985), *S. radlkoferi* J. Donn. Sm. (Croat 1974).

The species which most frequently consume *S. purpurea* at Chamela, are *O. virginianus*, *O. poliocephala* and *C. pectinata*. The attractiveness of *S. purpurea* fruit is attested in these cases, respectively, by the abundance of regurgitated endocarps, and the frequency of direct observation of feeding. Female deer may benefit most because they are in the final stages of pregnancy in the stressful month of *S. purpurea* fruiting (Mandujano 1992). The chachalaca feeds on other species of flowers, fruits, seeds and insects as available; egg formation may be in progress during *S. purpurea* fruiting (Gurrola-Hidalgo 1986). The iguana is an arboreal folivore but *S. purpurea* is briefly a notable element of its diet (Valenzuela 1981).

While *S. purpurea* fruits are attractive and important for fauna, they are probably scarce relative to potential demand. The density of fruiting trees of *S. purpurea* is low, on average only four per hectare, and their fecundity is also low. The scarcity of the fruit is more notable relative to the densities of two major consumers: deer density was estimated at $0.12 \pm 0.02 \text{ ha}^{-1}$ (Mandujano 1992); for chachalacas, annual average density was estimated at $13.4 \pm 5.2 \text{ ha}^{-1}$ (Arizmendi *et al.* 1990). However, from the plants' perspective, there is no general excess of fruits which remain undispersed.

The tendency to deposit seeds in aggregations, and the probability of removal from below the mother tree, differ strikingly between the dispersal vectors of *S. purpurea*, mainly due to differences in body size, alternative foods, foraging patterns and social behavior. The size and location of aggregations must affect the probability of one seedling establishing (Wilson and Janzen 1972, Bullock 1980, Kiltie 1981), but this has not been studied in *S.*

purpurea. Our observation of small juvenile trees suggests that establishment below adults, or of multiple plants per aggregation, is rare.

Dispersal vectors also affect germination. The lower probability of germination for seeds deposited by iguanas than by deer may exaggerate the contrast in aggregation. However, if the endocarp is not maintained moist by some sort of cover, germination is unlikely at best. Because dispersal occurs after most leaf fall (Martínez-Yrizar and Sarukhán 1990), coverage probably depends on how endocarps are deposited or moved by animals, relative to the litter. There is no apparent dormancy of the seeds, and thus no seed bank. The existence of insect seed predators, as in *S. mombin* (Janzen 1985), has not been confirmed.

Seed packaging is affected by circumstance, but also affects processes of dispersal and establishment and is thus subject to selection. Ovule number (one per carpel, Lozano 1986) exceeds seed number by a factor of three to five, reflecting the uncertainty of pollination, if not also mate selection and predispersal predation. Although the modal number of seeds per endocarp is one, higher numbers may be an adaptation to the low predictability of achieving both dispersal and establishment, without predation, such that any opportunity is exploited more than once. Endocarp mass (hence, size) also varies, not particularly in relation to seed number. Slightly larger fruits are difficult or impossible for iguanas and chachalacas to swallow, and take more space in any stomach, but are probably more resistant to breakage by larger mammals (including extinct megafauna [Janzen and Martin 1982]), to desiccation and to predator attack. These variations, which illustrate a series of hedged bets, compromises and historical vagaries, probably have heritable as well as non-heritable components.

In conclusion, we suggest that the fruit of *S. purpurea* may play a key role for deer and other large animals as a source of water. The fruit is highly attractive because maturation occurs in the period of maximum scarcity of alternative food or water, and of maximum heat stress. The frugivores observed are diverse in size, movement patterns, alternative foods, and treatment of the seeds; thus their roles as dispersal agents are disparate. Maternal

variation in reproductive characters may influence the success of different dispersal paths.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the following colleagues for reviews of the manuscript: Alexandra Chemas, Nora Martijena, Eric Mellink, Victor Rico-Gray, and four anonymous reviewers. This study was supported in part by CONACYT grants P220CCOR-892154 and P020CCOR-903703, and SEP grant DGICSA-902467, and CONACYT fellowship 54449 to S.M.

RESUMEN

Los frutos del árbol *Spondias purpurea* L. son un recurso atractivo para los animales del bosque tropical caducifolio en Jalisco, México. Se observaron ocho especies de mamíferos, dos de aves, una de reptil y una de hormiga consumiendo los frutos; solamente dos de éstas son normalmente frugívoras. Los frutos tienen un alto contenido de agua y maduran en los meses de mayor estrés por calor y escasez de agua (mayo y junio). La estimación de la densidad de árboles adultos fue de 7.5 ± 2.4 (DS) individuos/ha; cerca del 50% fueron hembras reproductivas en esta población dióica. Solamente el 38% de las hembras dieron más de 500 frutos. Los frutos tuvieron un peso fresco promedio de 7.5 ± 1.9 g. La producción de frutos se estimó en 14.9 ± 4.8 kg/ha. El embalaje de las semillas varió dentro y entre árboles; fueron diferentes entre árboles el número de carpelos y la masa del fruto pero no el número de semillas por endocarpio (1.2 ± 0.4). Los animales difieren cualitativa y cuantitativamente como dispersores de semillas. *Odocoileus virginianus* (venado cola blanca) lleva la mayor cantidad de endocarpos lejos del árbol madre, y los regurgita en grupos con una moda entre 15 y 62 frutos. *Ortalis poliocephala* (chachalaca) y *Ctenosaura pectinata* (iguana) dejan los frutos más distantes unos de otros. La mayor germinación se da en los endocarpos dispersados por venados (72%) mientras que los de iguana tuvieron un 35% de germinación. Los endocarpos no dispersados mostraron un éxito intermedio (63%).

REFERENCES

- Arizmendi, Ma.C., H. Berlanga, L. Márquez-Valdclamar, L. Navarrijo & F. Omelas. 1990. Avifauna de la Región de Chamela, Jalisco. Cuadernos Inst. Biol. No. 4, Univ. Nac. Autón. Méx., México.
- Bailey, L.H. 1950. The standard cyclopedia of horticulture. MacMillan, New York.
- Barbosa, D.C.A., J.L.H. Alves, S.M. Prazeres & A.M.A. Paiva. 1989. p. 195 *In* Dados fenológicos de 10 especies arbóreas de uma área de caatinga (zona do Agreste), Alagoinha - PE. Resúmenes del XL congreso nacional de botánica. Soc. Bot. Brasil, Curitiba.
- Bora, P.S., N. Narain, H.J. Holschuh & M.A. da S. Vasconcelos. 1991. Changes in physical and chemical composition during maturation of yellow mombin (*Spondias mombin*) fruits. Food Chem. 41: 341-348.
- Bullock, S.H. 1980. Dispersal of a desert palm by opportunistic frugivores. Principes 24:29-32.
- Bullock, S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the South Coastal Region of Mexico. Arch. Met. Geoph. Biocl. 36: 297-316.
- Bullock, S.H. 1992. Seasonal differences in non-structural carbohydrates in two dioecious monsoon-climate trees. Biotropica 24: 140-145.
- Bullock, S.H. & A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a deciduous forest in Mexico. Biotropica 22: 22-35.
- Burnham, K.P., D.R. Anderson & J.L. Laake. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. Wildl. Monog. 72: 1-202.
- Croat, T.B. 1974. A case for selection for delayed fruit maturation in *Spondias* (Anacardiaceae). Biotropica 6: 135-137.
- DesGranges, J.L. & P.R. Grant. 1980. Migrant hummingbirds' accommodation into tropical communities, p. 395-409. *In* A. Keast & E.S. Morton (eds.), Migrant birds in the Neotropics. Smithsonian Institution, Washington, D.C.
- Foster, R.B. 1982. The seasonal rhythm of fruitfall on Barro Colorado Island, p. 151-172. *In* E.G. Leigh, Jr., A.S. Rand & D.M. Windsor (eds.) The ecology of a tropical forest. Smithsonian Institution, Washington, D.C.
- Frankie, G.W., H.G. Baker & P.A. Opler. 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. J. Ecol. 62: 881-919.
- Gilbert, L.E. 1980. Food web organization and the conservation of neotropical diversity, p. 11-33. *In* M.E. Soulé & B.A. Wilcox (eds.), Conservation Biology. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Gryj, E., C. Martínez del Río & I. Baker. 1990. Avian pollination and nectar use in *Combretum fruticosum* (Loefl.). Biotropica 22: 266-271.
- Gurrola Hidalgo, M.A. 1986. Aspectos de la biología de la chachalaca *Ortalis poliocephala*. Professional thesis, Fac. Ciencias, Univ. Nac. Autón. Méx., México.
- Herrera, C.M. 1981. Are tropical fruits more rewarding to dispersers than temperate ones?. Am. Nat. 118: 896-907.
- Janzen, D.H. 1985. *Spondias mombin* is culturally deprived in megafauna-free forest. J. Trop. Ecol. 1: 131-155.
- Janzen, D.H. & P.S. Martin. 1982. Neotropical anachronisms: the fruits the gomphotheres ate. Science 215: 19-27.
- Kiltie, R.A. 1981. Distribution of palm fruits on a rain forest floor: why white-lipped peccaries forage near objects. Biotropica 13: 141-145.
- Leung, W.T.W. & M. Flores. 1961. Food composition tables for use in Latin America. Nutrition Institute of Central America and Panama, and National Institute of Health, Washington, D.C.
- Lott, E.J., S.H. Bullock & J.A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in coastal Jalisco. Biotropica 19: 228-235.
- Lozano, N.B. de. 1986. Contribución al estudio de la anatomía floral y de la polinización del jobo (*Spondias mombin* L.). Caldasia 15: 369-380.
- Mandujano, S. 1992. Estimaciones de la densidad del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco. M.Sc. thesis, Fac. Ciencias, Univ. Nac. Autón. Méx., México.
- Martínez-Yrizar, A. & J. Sarukhán. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. J. Trop. Ecol. 6: 433-444.
- McCoy, M.B., C. Vaughan, M.A. Rodríguez & D. Kitchen. 1990. Seasonal movements, home range, activity and diet of collared peccaries (*Tayassu tajacu*) in Costa Rican dry forest. Vida Silvestre Neotropical 2: 6-20.
- McDiarmid, R.W., R.E. Ricklefs & M.S. Foster. 1977. Dispersal of *Stemmadenia donnell-smithii* by birds. Biotropica 9: 9-25.
- Monte, H.M., A.Q. Silva & H. Silva. 1990. Fenología de plantas de umbu [*Spondias tuberosa*] na região do Curimataú Paraibano, p. 54. *In* Resúmenes del XIV Reuniao nordestina de botânica. Soc. Bot. Brasil, Recife.
- Ridpath, M.G. 1985. Ecology in the wet-dry tropics: how different? p. 3-19. *In* M.G. Ridpath & L.K. Corbett (eds.), Ecology of the wet-dry tropics, Darwin Inst. Technology, Casuarina, Australia.

- Smythe, N. 1970. Relationships between fruiting and seed dispersal methods in a neotropical forest. *Amer. Nat.* 104: 25-35.
- Terborgh, J. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forests, p. 371-384. *In* A. Estrada & T.H. Fleming (eds.), *Frugivores and seed dispersal*. W. Junk, Dordrecht, Holland.
- Valenzuela, G. 1981. Contribución al conocimiento de la biología y ecología de *Ctenosaura pectinata* e *Iguana iguana* (Reptilis: Iguanidae) en la costa de Jalisco. Professional thesis, Fac. Ciencias, Univ. Nac. Autón. Méx., México, D.F.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco, G. Francois & L. Trejos. 1975. Observations on seed dispersal by bats in a tropical humid region in Veracruz, Mexico. *Biotropica* 7: 73-76.
- Wilson, D.E. & D.H. Janzen. 1972. Predation on *Scheelea* palm seeds by bruchid beetles: seed density and distance from the parent palm. *Ecology* 53: 954-959.

FRUIT FALL CAUSED BY CHACHALACAS (*ORTALIS POLIOCEPHALA*) ON RED MOMBIN TREES (*SPONDIAS PURPUREA*): IMPACT ON TERRESTRIAL FRUIT CONSUMERS, ESPECIALLY THE WHITE-TAILED DEER (*ODOCOILEUS VIRGINIANUS*)

Salvador Mandujano¹ and Luis Enrique Martínez-Romero²

¹Institute of Ecology, Xalapa, Veracruz, Mexico

²Biological Station Chamela, U.N.A.M., San Patricio, Jalisco, Mexico

Received: 19 March 1996

Accepted: 9 April 1997

ABSTRACT

In the deciduous forests of the tropical area of the Mexican Pacific coast, the tree Spondias purpurea is fruiting at the end of the dry season. The fruits are consumed by terrestrial vertebrates including the white-tailed deer (Odocoileus virginianus). If no free water sources are available, the deers' liquid requirements may be met by fruit consumption. By an exclusion experiment we were able to demonstrate that foraging chachalacas (Ortalis poliocephala) increase the rate of fruit fall about 5 times.

KEYWORDS: *Ortalis poliocephala, Odocoileus virginianus, Spondias purpurea, fruit consumer, water supply.*

INTRODUCTION

In the tropical deciduous forests of the Pacific coast of Mexico, less than 20% of the annual rainfall occurs during the six to seven month dry season (Bullock 1986). Rivers may have water for only a short period during the wet season (Cervantes & Mass 1988). These conditions cause considerable seasonal changes in plant biomass (Bullock & Solís-Magallanes 1990; Lott *et al* 1987; Martínez-Yrizar *et al* 1992). At the end of the dry season, only a few trees are fruiting (Bullock & Solís-Magallanes 1990), including the red mombin tree, *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) (Bullock & Solís-Magallanes 1990).

Mean fresh weight of fruits is 7.5 ± 1.9 g and fruit production is estimated at 14.9 ± 4.8 kg/ha (Mandujano *et al* 1994). The water content of fruits at Chamela was estimated, according to fresh and dry weight, to be 10 l/ha in 1991 (Mandujano & Gallina 1995b). These fruits are eaten by mammals of 8 species: white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*), collared peccary (*Pecari tajacu*), coyote (*Canis latrans*), white-nosed coati (*Nasua narica*), gray fox (*Urocyon cinereoargenteus*), Virginia opossum (*Didelphis virginiana*), Pacific gray squirrel (*Sciurus colliaei*) and deer mouse (*Liomys pictus*), and in addition by black iguanas (*Ctenosaura pectinata*), leaf-cutting ants (*Atta* sp.) and birds of 5 species: West Mexican chachalaca (*Ortalis poliocephala*), streak-backed oriole (*Icterus pustulatus*), yellow-winged cacique (*Cacicus melanicterus*), San Blas jay (*Cyanocorax sanblasianus*) and grayish saltator (*Saltator coerulescens*) (Berlango, unpublished data).

Correspondence to: S. Mandujano, Depto. Ecología y Comportamiento Animal, Instituto de Ecología, Apdo. Postal 63, Xalapa 91000, Veracruz, México. Fax: +52-28-187809; e-mail: mandujan @sun.ieco.conacy.mx

Any factor influencing the rate of fruit fall from red mombin trees would effect the consumption by terrestrial frugivorous animals (see Dubost 1984; Robinson & Eisenberg 1985; Smythe 1986). Here we report on an exclusion experiment undertaken to determine the fruit drop in dependance of arboreal consumers.

MATERIALS AND METHODS

The study site Chamela is a 3300 ha nature reserve of the Biological Institute, Universidad Nacional Autónoma de México, and is located on the Pacific coast in the state of Jalisco, Mexico (19° 30' N, 105° 03' W). Annual mean precipitation from 1977 to 1993 was 735 ± 210 mm. The rainy season extends from June or July to October. Annual mean temperature is 25°C (Bullock 1986). The dominant vegetation is tropical deciduous forest, with small patches of tropical semideciduous forest in the larger valleys (Lott *et al* 1987).

Within a forest area of about 50 ha, we selected 4 red mombin trees with over 50% ripe fruits. We observed each tree three times when arboreal consumers were present and three times when they were absent during two-hour periods at 0800–1000, 1000–1200, 1200–1400 or 1600–1800 h. Only one tree was observed per period in random sequence. Observations were made June 4–14, 1993, representing the second half of this fruiting season.

Prior to observations the ground was cleared of fruits. The observer hid 20 m away from the respective tree and counted the individuals of fruit foraging species, the number of fruits eaten, the number of fruits dropped, and the total foraging time per individual. In controls the observer was placed under the tree thus hindering the approach of any animals.

The data were analyzed using the following statistical tests: Kruskal-Wallis one-way analysis of variance on ranks, Spearman rank order correlations for fruit fall in relation to the number and foraging time of chachalacas, and Mann-Whitney rank sum test (Zar 1984) for rate of fruit fall with and without chachalacas.

RESULTS

In a total of 24 h of observation, 37 chachalacas and 1 Pacific gray-squirrel were recorded. The squirrel stayed in the tree for 20 min and dropped one fruit. Up to 8 chachalacas visited a particular red mombin tree within a 2 h period, with individual foraging time ranging from 2–20 min ($\bar{x} = 5.6$ min/visit) and up to 3 visits per observation period. The number of fruits dropped was neither correlated with the number of chachalacas ($r_s = 0.20$, $P = 0.53$) nor their foraging times ($r_s = -0.01$, $P = 0.97$). The individual duration of foraging was not depending on the group size of chachalacas consuming fruits at the same time ($r_s = 0.25$, $P = 0.43$). When birds were present, the rate of fruits dropped was 5 fruits/h, compared to 1 fruit/h without birds ($T = 206.0$, $P = 0.001$).

DISCUSSION

The relative importance of arboreal animals in making red mombin fruits available on the ground can be better understood if we consider the weight, foraging behavior, and population density of the different species. In the study area, chachalacas are the largest avian frugivores (body mass = 0.7–0.9 kg, Berlanga unpublished). They forage by jumping from branch to branch, often occur in family groups (Gurrola unpublished) and have a relatively high population density (0.7 ind/ha, Ornelas *et al* 1993; Hutto 1994). Other fruit-eating birds occurring sympatrically have no relevant influence on red mombin fruit fall.

Groups of Pacific gray squirrels (body weight = 0.4–0.5 kg, Ceballos & Miranda 1986) were seen only in the semideciduous forest where red mombin trees are rare (Mandujano *et al* 1994), but single individuals were sometimes observed also in the dry forest (0.04 ind/ha, Mandujano 1996). Even by jumping from branch to branch the squirrels cause little fruit drop because of their low body weight.

From 1989 to 1993, the population density of deer at Chamela varied between 0.11–0.14 deer/ha (Mandujano & Gallina 1995a) with a mean biomass of 3.3 kg/ha (Mandujano & Gallina 1995b). Under thermoneutral conditions, daily water demand of individual white-tailed deer was estimated at 53–119 ml/kg of body weight (Hervert & Krausman 1986; Knox *et al* 1969). Thus, water demand by the deer popula-

tion at the end of the dry season was estimated at 0.17–30.39 liters/ha/day (Mandujano & Gallina 1995b). Because there is no source of free water during the dry season, sources like dew, leaves and fruits are important, of which red mombin fruits provide a spatially and temporally patchy resource (Mandujano & Gallina 1995b). Based on a microhistological analysis of deer faeces and the kinds of regurgitated endocarps, in fact red mombin fruits constitute an important diet during the dry season (Mandujano *et al* 1994, Arceo, unpublished). The role of chachalacas in causing fruit fall from red mombin trees and the fruit consumption by the deers as influencing their population dynamics could be analyzed in more detail only by a long-term exclusion experiment.

Our data show, however, that of the arboreal fruit consumers only chachalacas are likely to effect the availability of red mombin fruits on the ground. Though we do not have quantitative data, we assume that chachalacas have similar impact on fruit fall of other trees since in February of 1992 we counted 50 chachalacas feeding on fruits of a *Ficus* sp. tree. The birds dropped large quantities of fruits which were eaten by a herd of 9 collared peccaries, 7 white-tailed deer and 1 coati). Mandujano *et al* (1994) and Mandujano & Gallina (1995b) suggested that *Spondias purpurea* fruits provide an important water source at the end of the dry season for several animals, principally the white-tailed deer.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank J. Laborde, F. González-García, V. Rico-Gray, H. Gómez de Silva, F. Ornelas, G. Sánchez-Rojas, S. Gallina, C. Domínguez and R. Tod Highsmith for critically reading of the ms. This work was supported by CONACYT project (P020CCOR-903703).

REFERENCES

- BULLOCK S H (1986) Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the South Coastal Region of Mexico. *Arch Meteorol Geophys Bioclimatol* 36: 29–16
- BULLOCK S H, SOLIS-MAGALLANES J A (1990) Phenology of canopy trees of a deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22: 2–35
- CEBALLOS G, MIRANDA A (1986) Los Mamíferos de Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México
- CERVANTES L, MASS M (1988) Relación lluvia-escurrimiento en un sistema pequeño de cuencas de selva baja caducifolia. *Ingeniería Hidráulica en México* (enero-abril): 30–42
- DUBOST G (1984) Comparison of the diets of frugivorous forest ruminants of Gabon. *J Mammal* 65: 298–316
- HERVERT J J, KRAUSMAN P R (1986) Desert mule deer use of water developments in Arizona. *J Wildlife Managem* 50: 670–676
- HUTTO R L (1994) The composition and social organization of mixed-species flocks in a tropical deciduous forest in western Mexico. *Condor* 96: 10–118
- KNOX K L, NAGY J G, BROWN D R (1969) Water turnover in mule deer. *J Wildlife Managem* 33: 389–393
- LOTT E J, BULLOCK S H, SOLIS-MAGALLANES J A (1987) Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in coastal Jalisco. *Biotropica* 19: 228–235
- MANDUJANO S (1996) Densidad poblacional de la ardilla gris del Pacífico (*Sciurus colliaei*) en un bosque tropical de Jalisco. *Revista de Mastozoología Mexicana* 2: 89–95
- MANDUJANO S, GALLINA S (1995a) Comparison of deer censusing methods in tropical dry forest. *Wildlife Soc Bull* 23: 180–186
- MANDUJANO S, GALLINA S (1995b) Disponibilidad de agua para el venado cola blanca en un bosque tropical caducifolio en México. *Vida Silvestre Neotropical* 4: 107–118
- MANDUJANO S, GALLINA S, BULLOCK S H (1994) Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical deciduous forest in Mexico. *Revta Biol Tropical* 42: 105–112
- MARTINEZ-YRIZAR A, SARUKHAN J, PEREZ-JIMENEZ A, RINCON E, MAASS J M, SOLIS-MAGALLANES A, CERVANTES L (1992) Above ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, Mexico. *J Trop Ecol* 8: 87–96
- ORNELAS F, ARIZMENDI M, MARQUEZ-VALDELMAR L, NAVARIJO M L, BERLANGA A (1993) Variability profiles for fine transect bird censuses in a tropical dry forest in Mexico. *Condor* 95: 422–441
- ROBINSON J G, EISENBERG J F (1985) Group size and foraging habits of the collared peccary (*Tayassu tajacu*). *J Mammal* 66: 153–155
- SMYTHE N (1986) Competition and resource partitioning in the guild of neotropical terrestrial frugivorous mammals. *Annu Rev Ecol System* 17: 169–188
- ZAR JH (1984) *Biostatistical analysis*, 2nd ed. Prentice Hall Inc, Englewood cliffs, NJ

AREA DE ACTIVIDAD Y USO DEL HABITAT DE DOS VENADOS COLA BLANCA (*ODOCOILEUS VIRGINIANUS*) EN UN BOSQUE TROPICAL DE LA COSTA DE JALISCO, MEXICO

^{1,2}Gerardo SÁNCHEZ-ROJAS, ²Sonia GALLINA y ²Salvador MANDUJANO

¹Estación de Biología Chamela, Instituto de Biología UNAM.

Apdo. Postal 71 San Patricio-Melaque 48980, Jalisco MEXICO

²Departamento de Ecología y Comportamiento Animal,
Instituto de Ecología A.C. Apdo. Postal 63, Xalapa 91000, Veracruz, MEXICO

RESUMEN

Se describen los patrones conductuales y uso del hábitat del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) mediante el radio seguimiento de dos individuos, una hembra adulta y un macho subadulto, en un bosque tropical caducifolio, localizado en la Estación de Biología Chamela en el estado de Jalisco, de 1992 a 1994. Se monitoreo a la hembra durante dos épocas de secas y dos de lluvias. Durante las épocas de secas en que se monitoreo la hembra tuvo un tamaño de área de actividad de 11 ha y una distancia en sus recorridos diarios de 1.44 a 1.48 km. Las distancias recorridas por la venada en la seca muestran un mayor desplazamiento en las horas crepusculares durante esta época. En la época de lluvias el tamaño del área de actividad es mayor, en la primera es de 21 ha y en la segunda es de 34 ha, los recorridos diarios también fueron mayores con 1.98 km en la primera y 2.58 km en la segunda época. Estos recorridos se mantuvieron constantes a lo largo del día, debido tal vez a la búsqueda de una mayor diversidad de especies vegetales que enriquezcan la calidad de la dieta. En ambas épocas las distancias recorridas por la hembra durante la noche disminuyen en comparación con los desplazamientos diurnos. El macho sólo fue monitoreado durante la época de secas, utilizó un área de 26 ha que es mayor que la de la hembra, y recorre diariamente 2.5 km, posiblemente porque requiere mayor cantidad de energía para cubrir sus necesidades. La hembra utilizó más intensamente las laderas, principalmente aquellas con orientación norte, lo que podría estar relacionado con las condiciones microambientales, ya que éstas son sitios más frescos, con mayor humedad y con mayor cobertura. El macho prefirió las áreas bajas y planas por donde corren los arroyos.

Palabras Clave: Area de actividad, bosque tropical caducifolio, hábitat, movimiento, *Odocoileus virginianus sinaloae*, venado cola blanca.

ABSTRACT

Behavioral and habitat use patterns of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) by radio-tracking two individuals, an adult female and subadult male, in a tropical deciduous forest at the Chamela Biological Station in Jalisco, Mexico, is described. The study was carried out from 1992 to 1994. The female was monitored in two dry and two wet seasons. During the dry season her home range size was 11 ha and moving distances varied from 1.44 to 1.48 km. The distances in dry season by the female show larger displacement during crepuscular hours. In the wet season home range is larger (21 and 34 ha) as well as daily distances (1.98 and 2.58 km). These distances kept constant along the day, probably due to the search of more plant species diversity that enrich the quality of the diet. In both seasons, distances recorded by the female during night decrease in comparison with day displacements. The male was only monitored in the dry season, using a larger home range (26 ha) and moving more distances (2.5 km) than the female, probably to satisfy his energetic requirements. The female used more intensely the slopes,

mainly those with north orientation, which could be related to better microenvironment conditions because these sites are more fresh, humid and have high cover. The male preferred riparian areas.

Key word: Home range, tropical deciduous forest, habitat, displacement, *Odocoileus virginianus sinaloae*, white-tailed deer.

INTRODUCCION

En las zonas templadas de Norteamérica el tamaño del área de actividad del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) está relacionada con el tamaño de los individuos, encontrándose que los individuos más grandes, generalmente los machos, tienden a tener un área de actividad mayor (Beier y McCullough, 1990; Gavin *et al.*, 1984; Michael, 1965; Nelson y Mech, 1981). También las subespecies norteñas de mayor tamaño tienen mayores áreas de actividad en comparación a las subespecies sureñas (Gompper y Gittleman, 1991; Hereasted y Bunnell, 1979).

Los venados tienen gran fidelidad a su área de actividad y a su centro de actividad a lo largo del tiempo (Beier y McCullough, 1990; Drolet, 1976; Nelson y Mech, 1981; Michael, 1965; Staines, 1974; Tierson *et al.*, 1985; Zultowsky, 1992). Estos animales no son territoriales pero pueden defender sus echaderos (Gavin *et al.*, 1984), los recursos limitantes como el alimento (Ozoga, 1972) y los machos generalmente defienden a las hembras en estro (Smith, 1991). Asimismo, el tamaño del área de actividad se correlaciona negativamente con la densidad y cobertura vegetal (Marchinton y Hirth, 1984) y positivamente con la diversidad de los hábitats (Loft *et al.*, 1984; Verme, 1973). Los cambios estacionales producen diferencias en la disponibilidad de alimento (Byford, 1970), en la cobertura y la disponibilidad del agua (Bowyer, 1984; 1986) en las interacciones con el ganado (Suring y Vohs, 1979) y con los depredadores (Nelson y Mech, 1981) lo que se refleja en el tamaño del área de actividad.

Debido a estos cambios estacionales, los venados distribuidos en latitudes norteñas normalmente presentan migraciones de las regiones que habitan durante el verano a regiones más benignas durante el invierno (Drolet, 1976; Heezen y Tester, 1967; McCullough, 1979; Nelson y Mech, 1981; Rongstad y Tester, 1969). En las regiones sureñas de la distribución del venado cola blanca no se ha documentado este tipo de movimientos; además están muy poco estudiadas las estrategias que el venado utiliza para enfrentar las condiciones de estrés en estas regiones sureñas (Beier y McCullough, 1990; Michael, 1970; Thomas *et al.*, 1964).

El venado presenta una gran plasticidad en el uso de los lugares que habita a lo largo de su distribución geográfica, aunque tiene requerimientos básicos de la calidad del alimento y cobertura de protección (Marchinton y Hirth, 1984; McCullough *et al.*, 1989), la presencia de agua (Hervert y Krausman, 1986; Lautier *et al.*, 1988), junto con la capacidad de carga que presenta el hábitat (Potvin y Huot, 1983).

El bosque tropical caducifolio presenta cambios drásticos en la presencia o ausencia de las hojas de la mayoría de las especies de plantas durante el año. La distribución

temporal de las hojas se encuentra relacionada con la precipitación (Bullock y Solís Magallanes, 1990), que es estacional y con la cantidad de lluvia variable (García-Oliva *et al.*, 1991). Esto produce una discontinuidad en la disponibilidad de alimento, cobertura y el agua, por lo que hay épocas más críticas que otras. La variación en la disponibilidad del agua junto con la variación espacio temporal en la disponibilidad de la cantidad y calidad de plantas potencialmente consumibles por el venado son los factores que determinan los patrones de actividad y la dinámica de la población del venado cola blanca (Mandujano y Gallina, 1995). El objetivo de este estudio fue conocer el tamaño del área de actividad y el uso del hábitat del venado cola blanca en las diferentes épocas del bosque tropical caducifolio de Chamela.

MATERIALES Y METODOS

El trabajo se realizó en la Estación de Biología Chamela, del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México ubicada entre los 19° 29' y 19° 34' N, 104° 58' y 105° 04' O; su clima es el más seco de los tropicales (Aw) con una marcada estacionalidad, siendo el promedio de las lluvias 706.6 ± 148.4 mm. La temporada de lluvias dura de julio a noviembre, aunque también son frecuentes lluvias esporádicas durante diciembre y febrero. La temperatura fluctúa poco manteniéndose en forma constante a 25°C en promedio (Bullock, 1986; 1988).

En la Estación hay dos tipos de vegetación. El bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978), se localiza en los suelos con pendiente de los lomeríos y en él predominan plantas de los géneros *Lonchocarpus*, *Caesalpinia*, *Croton*, *Cordia*. Casi todas las plantas son caducifolias permanecen sin hojas durante los meses de enero a junio (Lott *et al.*, 1987). El bosque tropical subcaducifolio (Rzedowski, 1978) se desarrolla en los suelos planos que corren paralelos a los arroyos y en él predominan *Astronium graveolens*, *Thouinidium decandrum*, *Brosimum alicastrum* y *Tabebuia donnell-smithii*. La ausencia de las hojas dura algunos meses en alguna de estas especies y en otras, pocas semanas aunque algunas de las especies producen nuevas hojas antes de perder las viejas (Lott *et al.*, 1987).

Para la captura de los venados se utilizaron distintos métodos. El primero fue una red de caída de 15 x 15 m con una luz de 10 x 10 cm, modificada para venados. El segundo método fueron arreadas en donde se colocaba una red de más de 100 m de largo por 6 m de ancho con una luz de 10 x 10 cm. El tercer método fue la construcción de un corral, utilizando la red de las arreadas, de unos 30 x 10 m con dos entradas que podían ser cerradas a la distancia. El cuarto método fue el uso de una pistola de gas (marca Cap-chur) con dardos tranquilizantes que contenían una mezcla de Rompum y Ketamina. Para los métodos del corral y de la red de caída es necesario un área abierta mayor de 225 m². Debido a que la Estación funciona como una Reserva Biológica no fue posible desmontar un área semejante y sólo se encontró

un área apropiada para su colocación en las inmediaciones de los edificios de la Estación.

A los animales capturados se les colocó un collar con un radio transmisor (Telonics) con una señal en el rango de los 150-152 Mhz. Para determinar la localización de los individuos se utilizaron receptores del tipo TR-2 (Telonics) y brújulas Suunto desde ocho diferentes puntos fijos distribuidos en los caminos y veredas que existen en la Estación.

Los transmisores se sujetaron con collares de diferente color, para poder identificar al venado cuando fuera visto en el campo. Se siguió a la hembra de junio de 1992 a octubre de 1993, mientras que al macho se le siguió desde febrero a mayo de 1994, fecha en la que el transmisor dejó de funcionar.

Se hacían las ubicaciones de cada animal de manera simultánea en dos puntos distintos cada hora tratando de completar ciclos de 24 hrs. Para la transformación de las localizaciones en unidades UTM se utilizó el programa Tripoly (realizado y proporcionado por John W. Laundré). Se definió en este trabajo como área de actividad el área que ocupa o sobre la que viaja el venado durante la época de secas y la época de lluvias, estableciéndose con el 90% de las localizaciones más agrupadas utilizando el polígono mínimo convexo (Mohr y Stumpf, 1966), por medio del programa Minare22 (realizado y proporcionado por John W. Laundré).

Se determinó la media armónica de las localizaciones de los animales para cada época para conocer su centro de actividad. Se obtuvieron los valores armónicos de todas las coordenadas X (Este), así como las coordenadas Y (Norte). Los valores promedios para cada eje de coordenadas se denominaron como los centros de actividad. Esto se hizo para cada época del año. Para determinar si hubo cambios durante las épocas del valor de los centros de actividad, se obtuvo el coeficiente de variación (Dixon y Chapman, 1980). Se utilizó un mapa digitalizado (1:20,000) de la Estación Chamela y toda la información se graficó con el programa Sigma Plot.

Por trigonometría se obtuvieron las distancias recorridas de los animales durante lapsos de una hora. Para analizar el patrón de actividad las observaciones se agruparon en 6 diferentes categorías 01:00-04:00, 05:00-08:00, 09:00- 12:00, 13:00-16:00, 17:00-20:00 y de 21:00-24:00 hrs. Para estimar la distancia que recorren los animales por día en cada época se promedió el valor de cada hora del día. Este valor promedio se sumó para tener idea de cual era la distancia diaria que recorre durante las diferentes épocas.

Por las características de pendiente y orientación se obtuvieron seis diferentes tipos de hábitat: la cima de las lomas, laderas NO, NE, SO y SE que corresponden a la vegetación del bosque tropical caducifolio y las tierras bajas planas que básicamente constituyen el bosque tropical subperennifolio. Se establecieron las frecuencias de localizaciones de cada individuo en cada época en los diferentes sitios, y se determinó el área de cada sitio en el polígono mínimo convexo correspondiente,

dentro de cada una de estas áreas se contabilizó la frecuencia de localizaciones dentro de ellas.

Con estas frecuencias se realizaron pruebas χ^2 de bondad de ajuste donde se determina si hay diferencias significativas en la ocurrencia encontrada del venado en un hábitat y la esperada basada en la disponibilidad que existe del área (Neu *et al.*, 1974). Cuando había un uso significativamente diferente, éste se analizó por medio de los intervalos de Bonferroni (Byers *et al.*, 1984).

RESULTADOS

Se capturaron dos individuos, una hembra adulta que se capturó dos veces y un macho subadulto. A la hembra se le capturó en junio de 1992 y en septiembre de 1993; mientras que el macho fue capturado en febrero de 1994.

Con la red de caída se capturó por primera vez a la hembra, la cuál se encontraba gestante. En total se utilizaron 1440 horas/hombre en 40 intentos. Se intentaron 15 arreadas que representaron 450 horas/hombre, en una de las cuales fue posible la recaptura de la hembra. En la utilización del corral se emplearon 600 horas/hombre en 25 intentos, que permitieron la captura de un macho subadulto. Finalmente se emplearon 100 horas/hombre utilizando los dardos tranquilizantes, fue posible inyectar a un venado, pero debido a lo cerrado del sotobosque, no se pudo encontrar.

A la hembra se le siguió desde junio de 1992 hasta octubre de 1993 fecha en que se encontró muerta (ignorándose la causa de su muerte), mientras que el macho fue seguido de febrero a mayo de 1994, fecha en que el transmisor dejó de funcionar, aunque aún se vió al animal con el collar a principio de 1996. Se obtuvieron un total de 479 localizaciones para la hembra y 122 localizaciones para el macho durante el tiempo en que se hizo el seguimiento. El área de actividad estimada para la hembra durante la época de seca de 1992 fue de 0.11 km², para la época de lluvias del mismo año fue de 0.34 km², para la época de seca de 1993 fue de 0.11 km² y finalmente para la época de lluvias del mismo año fue de 0.21 km² (Fig. 1a). Mientras que para el macho en la seca de 1994 se estimó en 0.26 km² (Fig. 1b).

Se obtuvieron cuatro centros de actividad correspondientes a cada época en que se siguió a la hembra, estos valores presentaron un coeficiente de variación para las coordenadas X de 0.01 y para las coordenadas Y de 0.001%, por lo que no se encontró un cambio significativo en las coordenadas de cada centro de actividad de la hembra (Fig. 1a).

En la época de secas la hembra se movió más entre las 05:00 y las 08:00 horas y entre las 17:00 y las 20:00 horas. En la época de lluvias se mantuvo activa casi igual durante todo el día, pero disminuye notablemente en la noche (21:00 a 04:00). Las distancias recorridas en la época de secas fueron menores que en época de lluvia. El macho tuvo una mayor actividad en el atardecer y parte de la noche durante la época de secas y tuvo mayores desplazamientos que la hembra (Fig. 2).

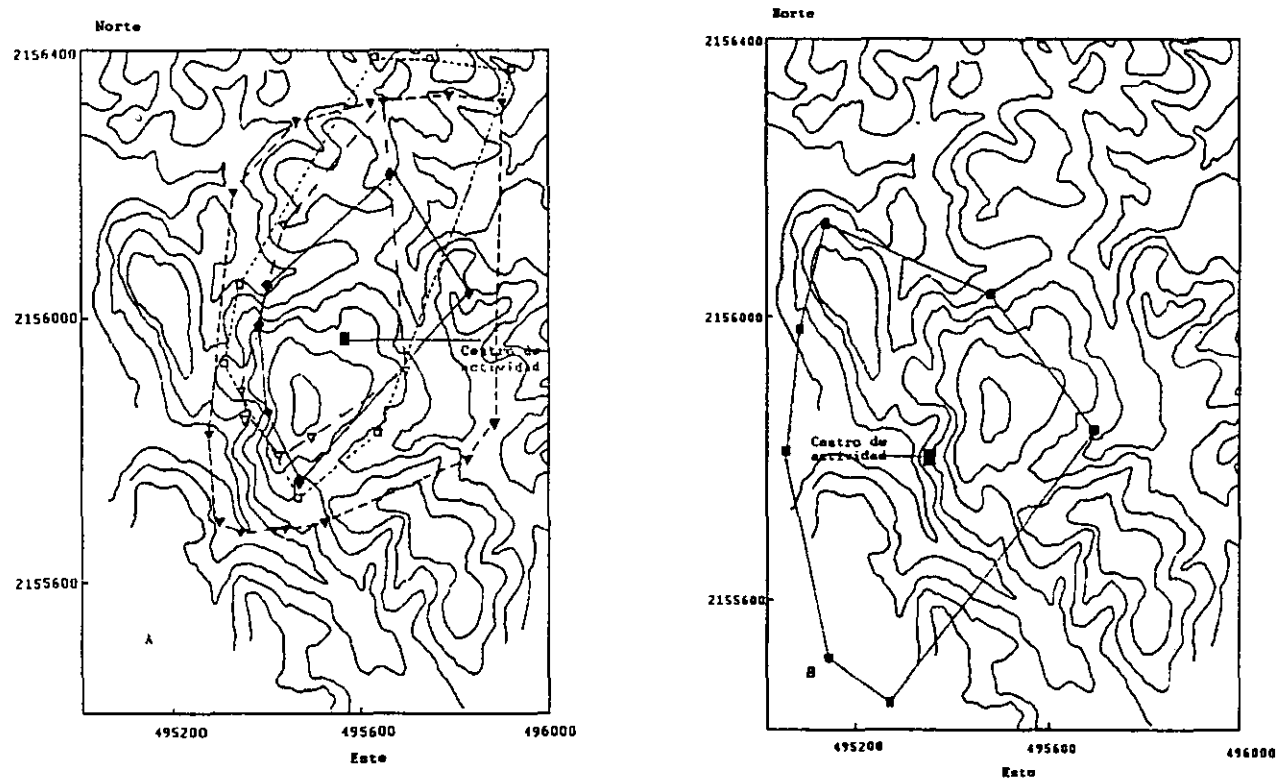


Figura 1

Polígonos del área de actividad de la hembra en las diferentes épocas en que fue monitoreada (A) y del macho en la época de secas de 1994 (B), en ambas figuras se muestra el centro de actividad, determinado por la media armónica de las coordenadas de cada época. Los símbolos representan ◆ época de secas de 1992, ▽ época de secas de 1993, ▼ época de lluvias de 1992 y □ época de lluvias de 1993.

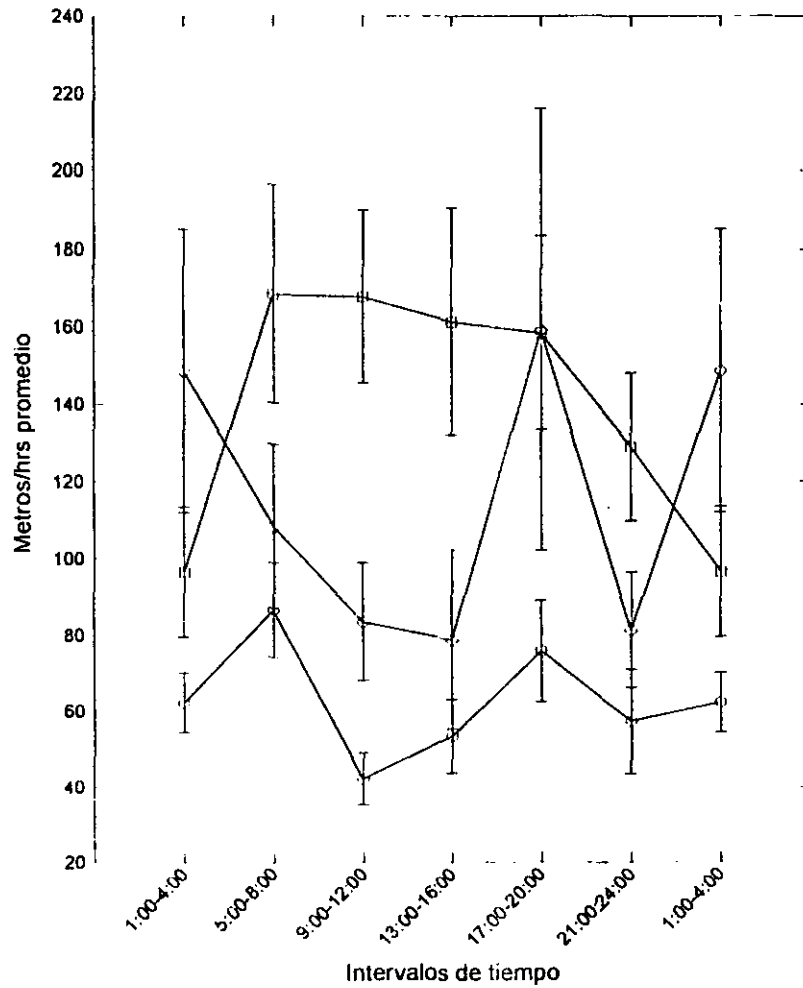


Figura 2

Distancias recorridas por la hembra y por el macho en diferentes intervalos de tiempo a lo largo de un día. Los símbolos representan ○ época de secas, ◇ época de lluvias de la hembra y el □ a los desplazamientos del macho en la secas.

La hembra recorrió 1.44 km/día en la seca de 1992, 2.58 km/día en las lluvias de 1992, 1.48 km/día en la de secas de 1993 y 1.98 km/día en la de lluvias de 1993, mientras que el macho recorrió 2.5 km/día para la época de seca.

La hembra prefirió las laderas, menos las partes por donde corren los arroyos e igual que lo esperado en función de su disponibilidad a las cimas de las lomas (Cuadro 1).

Dentro de las laderas la hembra prefirió más de lo esperado la ladera con orientación NE durante el año de 1992 y en la seca de 1993; cambiando en la lluvia de 1993 donde hubo mayor preferencia por la ladera SO (Cuadro 2). Mientras que el macho mostró un mayor uso de las tierras bajas planas (Cuadro 1). Sin embargo, en este caso las localizaciones se encuentran abarcando un pequeño cañón, que podría haber actuado como un embudo para la señal del collar, ocasionando que las estimaciones se aglutinaran en el centro del cañón, afectando posibles localizaciones de las laderas, mientras que en las cimas no se tendría este efecto.

DISCUSION

Los resultados sólo son de dos animales, lo que imposibilita hacer generalidades del comportamiento del venado cola blanca en los bosques tropicales caducifolios. Sin embargo, no deja de ser interesante que parte de su comportamiento pueda ser comparable al comportamiento de esta especie en otras latitudes, por lo que con la cautela del caso trataremos de dar ciertas explicaciones a los resultados obtenidos en el estudio.

Las hembras del venado cola blanca restringen sus movimientos a una menor área antes de parir y durante la lactancia (McCullough, 1979; Nelson y Mech, 1981), presumiblemente para evitar la depredación en las crías (Nelson y Mech, 1981). La hembra del estudio se capturó un poco antes del parto, lo que podría explicar el menor tamaño del área de actividad en esta época. Pero no explicaría que durante la seca de 1993 donde se utilizaron datos que abarcan un período mayor de tiempo, no haya un cambio perceptible en el tamaño en ambas épocas. De hecho este resultado de una menor área en la época limitante contrasta con lo encontrado en otros estudios donde al disminuir la disponibilidad del alimento los venados incrementan su área de actividad (Dhungel y O'Gara, 1991; Zultowski, 1992). Sin embargo, si se considera que para la época de secas la biomasa disponible es capaz de mantener a la población estimada de venados (Mandujano y Gallina, 1991), entonces es probable que este tamaño de área sea suficiente para aportar los recursos necesarios a la hembra.

Durante la época de lluvias el tamaño del área de actividad de la hembra se incrementa más del doble en comparación de la época de secas. Esto contrasta con resultados que muestran que al incrementar la disponibilidad de los recursos, el área que ocupan los venados disminuye (Dhungel y O'Gara, 1991; Zultowski, 1992).

Se propone que debido a que el bosque tropical caducifolio tiene una gran riqueza de especies vegetales, pero que en general tienen una baja densidad y están dispersas (Lott *et al.*, 1987) y que el venado es un herbívoro altamente selectivo de las plantas que consume (Verme y Ullrey, 1984; Marchinton y Hirth, 1984), al incrementar el tamaño de su área de actividad incrementaría la probabilidad de una mayor diversidad de plantas en su dieta como lo encontró Arceo (datos no

publicados), lo que repercutiría en altos valores energéticos en la dieta (Gallina, 1990) y a su vez evitaría la concentración de los compuestos secundarios de las plantas (Freeland, 1991).

El macho mostró un tamaño de su área de actividad dos veces el de la hembra en la época de secas. Esto concuerda con muchos trabajos que muestran una diferencia entre sexos en el tamaño de ámbito hogareño (Beier y McCullough, 1990; Marchinton y Jeter, 1966; Michael, 1965; Nelson y Mech, 1982; Sparrowe y Springer, 1970; Steines, 1974) y que han servido de base para establecer como un patrón en los ungulados norteamericanos la segregación sexual (Main *et al.*, 1996). Se consideró que este macho subadulto no se encontraba en dispersión, porque se mantuvo en la misma área, incluso observaciones recientes muestran que se ha mantenido ahí, lo cual coincide con el comportamiento de otros machos que no se dispersan (Nixon *et al.*, 1994). Se ha registrado que los machos suelen ocupar los hábitats menos favorables y esto puede explicar la diferencia en el tamaño del área de actividad en comparación con la hembra debido a que requieren más área para satisfacer sus necesidades (Beier, 1987; Beier y McCullough, 1990; McCullough *et al.*, 1987). La fidelidad al área de actividad se ha encontrado como un patrón persistente en los venados (Beier y McCullough, 1990; Marchinton y Jeter, 1966; Michael, 1965; Sparrowe y Springer, 1970; Steines, 1974; Zultowsky, 1992). Esta gran fidelidad permite al animal una mayor familiarización de un lugar que ha probado ser adecuado para su sobrevivencia (Marchinton y Hirth, 1984). Esto mismo se ha encontrado para los datos de la hembra en Chamela. Lo que debe ser una gran ventaja considerando la gran diversidad vegetal que presenta (Lott *et al.*, 1987) y los cambios drásticos en la disponibilidad de alimento y agua (Mandujano y Gallina, 1995).

Se encontró que la hembra presenta patrones diferentes en los desplazamientos a lo largo del día. Durante la época de secas se presentó un patrón en donde las mayores distancias recorridas por hora corresponden a las horas crepusculares, mientras que en las lluvias mantiene sus desplazamientos más o menos constantes a lo largo del día. En ambas épocas la hembra disminuye los desplazamientos en la noche. Se ha documentado el ciclo de actividad de los venados en otras latitudes y se ha observado que en verano son crepusculares y durante el otoño se muestran diurnos y con desplazamiento semejantes a lo largo del día (Michael, 1970; Kammermeyer y Marchinton, 1977), lo cual sí coincide con los resultados obtenidos para la hembra pero no concuerdan con el movimiento del macho.

Se propone que el patrón crepuscular de la hembra es una estrategia que permite al venado no incrementar su demanda de agua durante la época de secas, durante la cual el agua es un recurso limitante (Mandujano y Gallina, 1995). Se ha estimado que el contenido de agua en la vegetación (hojas y frutos) soporta la demanda del líquido por la población del venado en la época de secas, aunque la distribución y cantidad de agua debe considerarse temporal y espacialmente distribuida en forma discontinua dentro de la misma época seca, por lo que sigue siendo un recurso limitante (Mandujano *et al.*, 1994; Mandujano y Gallina, 1995).

Cuadro 1

Datos de disponibilidad y utilización de los tres hábitats determinados por la topografía: cima, tierra baja plana (TBP) y la ladera. Los valores de uso significan: 0 uso de acuerdo con su disponibilidad, 1 uso menor que lo que se esperaría por su disponibilidad y 2 uso mayor de acuerdo con su disponibilidad.

Hábitat	Área (km ²)	Uso esperado	Uso observado	Proporción de uso esperado	Proporción de uso	X ²	Intervalo de Bonferroni	Uso del hábitat
† Secas 1992						1081		
Cima	6	418	5	59	7		-0.0096 ± P ₁ < 0.15043	0
TBP	35	2297	10	324	14		0.0321 ± P ₂ < 0.2496	1
Ladera	67	4385	56	618	78		0.6611 ± P ₃ < 0.9163	2
† Lluvia 1992						3746		
Cima	26	2188	28	78	10		0.0064 ± P ₁ < 0.1943	0
TBP	130	10688	57	382	20		0.07822 ± P ₂ < 0.3304	1
Ladera	183	15044	194	54	69		0.5514 ± P ₃ < 0.8393	2
† Secas 1993						1265		
Cima	16	1425	10	147	10		0.008 ± P ₁ < 0.1982	0
TBP	22	1997	8	206	8		-0.0035 ± P ₂ < 0.1685	1
Ladera	71	6276	79	647	81		0.6929 ± P ₃ < 0.9360	2
† Lluvia 1993						1621		
Cima	20	706	12	97	16		0.0485 ± P ₁ < 0.2803	0
TBP	74	2590	10	355	13		0.0295 ± P ₂ < 0.2445	1
Ladera	115	4003	51	548	69		0.5513 ± P ₃ < 0.8421	2
† Secas 1993						967		
Cima	63	2640	23	24	20		0.0692 ± P ₁ < 0.3113	0
TBP	76	3226	47	29	42		0.3030 ± P ₂ < 0.5515	2
Ladera	123	5133	40	46	36		0.1209 ± P ₃ < 0.4845	0

Cuadro 2

Datos de disponibilidad y utilización de los cuatro hábitats determinados por la orientación de la pendiente. Los valores de uso significan: 0 uso de acuerdo con su disponibilidad, 1 uso menor que lo que se esperaría por su disponibilidad y 2 uso mayor de acuerdo con su disponibilidad.

Hábitat	Área (km ²)	Uso esperado	Uso observado	Proporción de uso esperado	Proporción de uso	X ²	Intervalo de Bonferroni	Uso del hábitat
† Secas 1992						1428		
NO	32	2088	6	294	84		-0.0025 < P ₁ < 0.1715	1
NE	12	835	40	117	563		0.4082 < P ₂ < 0.7188	2
SO	16	1044	4	147	56		-0.0158 < P ₃ < 0.1284	0
SE	6	4017	6	58	84		-0.0025 < P ₄ < 0.1715	0
† Lluvia 1992						765		
NO	5	4102	37	147	132		0.07913 < P ₁ < 0.1861	0
NE	4	3282	73	117	261		0.1923 < P ₂ < 0.3306	2
SO	53	4376	53	156	189		0.1281 < P ₃ < 0.2518	0
SE	4	3282	31	117	111		0.0615 < P ₄ < 0.1607	0
† Secas 1993						359		
NO	32	2852	30	294	309		0.1856 < P ₁ < 0.4329	0
NE	9	855	10	88	103		0.0217 < P ₂ < 0.1844	2
SO	16	1426	33	147	34		0.213 < P ₃ < 0.4660	0
SE	12	1141	6	117	61		-0.0023 < P ₄ < 0.1263	0
† Lluvia 1993						301		
NO	4	1412	28	193	383		0.233 < P ₁ < 0.5335	0
NE	2	7065	10	96	136		0.0309 < P ₂ < 0.2430	0
SO	3	1295	10	177	136		0.0305 < P ₃ < 0.243	2
SE	16	588	3	8	41		-0.0201 < P ₄ < 0.1023	0
† Secas 1993						211		
NO	27	1173	3	106	27		-0.0136 < P ₁ < 0.0681	1
NE	24	1026	10	9	9		0.0187 < P ₂ < 0.1631	0
SO	27	1173	18	106	163		0.0707 < P ₃ < 0.2565	0
SE	41	176	9	16	81		0.013 < P ₄ < 0.1506	0

El mayor desplazamiento de la venada durante la época de lluvias se ajustaría a la propuesta de un mayor tamaño del área de actividad debido a una búsqueda intensa que le permita tener una dieta más variada y de mejor calidad. Dado que el agua y el alimento no son limitantes puede tener un mayor consumo de los mismos.

En el macho los movimientos empiezan a incrementarse en las últimas horas de luz hasta alcanzar su cúspide a la media noche, y disminuye al mínimo cuando la hembra alcanza el máximo al atardecer. Este comportamiento nocturno de los machos se ha observado en Michigan, relacionándolo con el estro (Beier y McCullough, 1990), mientras que otras especies de cérvidos también muestran esta separación de actividad siendo las hembras más diurnas y los machos nocturnos (Clutton-Brock *et al.*, 1982).

Los valores del desplazamiento por hora encontrados para la hembra en la época de lluvias y el del macho en la época de secas, son relativamente cercanos a los estimados para una zona subtropical de Florida en los movimientos nocturnos de los venados, donde las hembras tienen desplazamientos de 105.2 m/hora y los machos tienen desplazamientos de 121.5 m/hora (Fritzen *et al.*, 1995)

En cuanto al uso del hábitat resulta más complejo mostrar semejanzas con otros estudios ya que si bien hay trabajos realizados en regiones tropicales, las áreas que abarcan se encontraban muy fragmentadas tanto en diversos tipos de vegetación nativa como en campos de uso agrícola (Rodríguez *et al.* 1985; Sáenz-Méndez, 1990), y no sobre un área continua cubierta de bosque tropical caducifolio como es este caso. Sin embargo, muchos estudios muestran que los venados prefieren hábitats que ofrezcan tanto alimento como cobertura y no sólo una de estas alternativas (Alvarez-Cárdenas, 1995; Beier* y McCullough, 1990; Bowyer, 1986; Gallina, 1990; Ordoway y Krausman, 1987; Rodríguez *et al.*, 1985; Suring y Vohs, 1979).

Resulta muy interesante la poca preferencia de la hembra por las tierras bajas planas que corren paralelas a los arroyos que es donde se desarrolla el bosque tropical subcaducifolio (Lott *et al.*, 1987), dado que aparentemente este tipo de vegetación sufre un menor efecto por la época de secas en cuanto a la pérdida de biomasa, cobertura y humedad (Mandujano y Gallina, 1995). Mientras que el macho sí utiliza este hábitat.

Los resultados de la preferencia indican que las tierras de las laderas tuvieron un mayor uso por parte de la hembra. Al considerar la orientación de la ladera se notó un mayor uso de las laderas Norte. Galícia (1992) describe que en Chamela las laderas que sufren una menor insolación son las laderas Norte, lo que ocasiona que tengan una mayor capacidad en la retención de la humedad y una menor temperatura, condiciones microclimáticas muy importantes para la presencia del venado, por lo que probablemente éste sea uno de los factores importantes que determinan que la hembra utilice más estos hábitats. Además se sabe que estas condiciones afectan directamente a la vegetación (Rzedowsky, 1978) y por lo tanto repercuten en el uso

por los animales. Estos datos concuerdan con las observaciones de Mandujano y Gallina (Datos no publicados), los cuales detectan un mayor número de echaderos y senderos de venados en las cimas de las lomas y en las laderas con exposición Norte.

Esta preferencia por laderas Norte de comprobarse para la mayoría de los individuos, podría incorporarse al manejo de esta especie en la región de la planicie costera que se encuentra cubierta del bosque tropical caducifolio. Dado que en general la incorporación de nuevos terrenos a las actividades agropecuarias se hace mediante la roza-tumba-quema sin considerar la topografía de la zona que se va a incorporar (González, 1992). Muchas laderas incorporadas presentan una pendiente muy pronunciada lo que ocasiona que esta tierra se erosione, con lo que en pocos años deja de ser productiva para los fines por los que se abrió inicialmente (García-Oliva, 1992). Una alternativa dentro de un plan de manejo sería dejar parches de cobertura vegetal de ciertas laderas orientadas al norte, que sirviera como refugio del venado para poder tener oportunidad de conservarlo y en su momento poder aprovecharlo.

Sería muy valioso poder lograr una investigación que abarque realmente un número de individuos marcados representativo de la población de venados en la región de Chamela, que permitan confirmar el patrón espacial y de uso de hábitat de la especie encontrado en este estudio.

AGRADECIMIENTOS

El proyecto fue financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) mediante el proyecto 0327N9107 además de otorgarle becas a GSR y SM. La Estación de Biología Chamela apoyó con días de estancia a GSR y dió todas las facilidades para la realización del proyecto. DUMAC (Ducks Unlimited de México A. C.) apoyó con el préstamo de dos redes de caída y asesoría en la captura y manipulación de los venados. El trabajo de campo no hubiera sido posible sin la participación de las siguiente personas: Biól. Enrique Martínez-Romero, Biól. Gloria Arceo-Castro, Biól. Rosa E. Sanchez-Mantilla y el M. en C. Carlos López-González. Asi como innumerables amigos y colegas de la Estación.

LITERATURA CITADA

- Alvarez-Cárdenas, S. 1995. Estudio poblacional y hábitat del venado bura *Odocoileus hemionus peninsulae* en la Sierra de La Laguna, B.C.S. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 99 pp.
- Beier, P. 1987. Sex differences in quality of white-tailed deer diets. *J. Mammal.* 68: 323-329.
- Beier, P. & D.R. McCullough. 1990. Factors influencing white-tailed deer activity patterns and habitat use. *Wildlife Monographs* 109:51.
- Bowyer, R.T. 1984. Sexual segregation in southern mule deer. *J. Mammal.* 65:410-417
- , 1986. Habitat selection by southern mule deer. *California Fish and Game* 72:153-169.

- Bullock, S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco and trends in south coastal region of Mexico. *Arch. Met. Geoph. Brod.* 36:297-316.
- , 1988. Rasgos ambientales del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomol. Mex.* 77:5-17
- Bullock, S.H., & A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of Canopy trees of tropical deciduous forest. *Biotropica*, 22:22-35.
- Burt, W.H. 1943. Territoriality and home range concept as applied to mammals. *J. Mammal.* 24:346-352.
- Byers, C.R., R.K. Steinhorst & P.R. Krausman. 1984. Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. *J. Wildl. Manage.* 48:1050-1052
- Byford, J.L. 1970. Movement response of white-tailed deer to changing food supplies. Proceedings in the Annual Conference of Southeastern Association Game and Fish Commissioner, 23:63-78.
- Clutton-Brock, T.H., F.E. Guinness & S.D. Albon. 1982. *Red deer: behavior and ecology of two sex*. University of Chicago Press. Chicago, Ill. 378 pp.
- Dhungel, S.K. & B.W. O'Gara. 1991. Ecology of hog deer in Royal Chitwan National Park, Nepal. *Wildlife Monographs* 119:40 pp.
- Dixon, K.R. & J.A. Chapman. 1980. Harmonic mean measurement of animal activity areas. *Ecology*, 61:1040-1044
- Drolet, C.A. 1976. Distribution and movements of white-tailed deer in Southern Brunswick in relation to environment factors. *Can. Field Nat.* 90:123-136.
- Freeland, W.J. 1991. Plants secondary metabolites, biochemical coevolution with herbivores. In: R.T. Palo & C.T. Robbins (Eds). *Plant defense against mammalian herbivory*. CRS Press pp 83-102.
- Fritzen, E.D., R.F. Labisky, D.E. Easton & J.C. Kilgo. 1995. Nocturnal movement of white-tailed deer: implication for refinement of track-count surveys. *Wildlife Soc. Bull.* 23:187-193.
- Galicia, L. 1992. Influencia de la variabilidad de la forma de la pendiente en las propiedades físicas del suelo y su capacidad de retención de agua, en una cuenca tropical estacional. Tesis Licenciatura en Geografía, Fac. Filosofía y Letras UNAM. México. 116 pp
- Gallina, S. 1990. El venado cola blanca y su habitat en la Reserva La Michilla, Dgo. Tesis Doctoral. Fac. Ciencias UNAM. 98 pp.
- García-Oliva, F. 1992. Erosión y pérdida de nutrientes del suelo en una crono-secuencia de uso agropecuario en un ecosistema tropical estacional mexicano. Tesis de Doctorado en Ecología. UACPyP -CCH Centro de Ecología, UNAM. México 105 pp
- García-Oliva, F., E. Ezcurra & L. Galicia. 1991. Pattern of rainfall distribution in the central coast of Mexico. *Geografiska Annaler* 73:179-186
- Gavin, T.A., L.H. Suring, P.A. Vohs, Jr. & E.C. Meslow. 1984. Population characteristics, spatial organization and natural mortality in the Columbian white-tailed deer. *Wildlife Monographs*, 91:1-49
- Gompper, M.E. & J.L. Gittleman. 1991. Home range scaling: intraspecific and comparative trends. *Oecologia*, 87:343-348.
- González-Flores, P.C. 1992. El manejo del fuego en el sistema de roza tumba y quema en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura. Fac. Ciencias, UNAM. México. 99 pp.

- Heezen, K.L. & J.R. Tester. 1967. Evaluation of radio-tracking by triangulation with special reference to deer movement. *J. Wildl. Manage.* 31:124-141.
- Hereastad, A.S. & F.L. Bunnell. 1979. Home range and body weight a re-evaluation. *Ecology*, 60:389-402
- Hervert, J.J. & P.R. Krausman. 1986. Desert Mule deer use of water development in Arizona. *J. Wildl. Manage.* 50:670-676.
- Holter, J.B., W.E. Urban, H.H. Hayes, H. Silver & H.R. Skutt. 1975. Ambient temperature effect on physiological traits of white-tailed deer. *Can. J. Zool.* 53:679-685.
- Kammermeyer, K.E. & L. Marchinton. 1975. Seasonal change in circadian activity of white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 41:315-317
- Lautier, J.K., T.V. Dailey & R.D. Brown. 1988. Effect of water restriction on feed intake of white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 52:602-606.
- Loft, E.R., J.W. Menke & T.S. Burton. 1984. Seasonal movements and summer habitats of female black-tailed deer. *J. Wildlife Manag.* 48:1317-1325.
- Lott, E.J., S.H. Bullock & A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest in coastal Jalisco. *Biotropica*, 19:228-235.
- Main, M.B., F.W. Weckerly & V.C. Bleich. 1996. Sexual segregation in ungulates: new directions for research. *J. Mammal.* 77:449-461.
- Mandujano, S. & S. Gallina. 1995. Disponibilidad de agua para el venado cola blanca en un bosque tropical caducifolio de México. *Vida Silvestre Neotropical* 4(2):107-118.
- Mandujano, S., S. Gallina & S.H. Bullock. 1994. Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical deciduous forest in Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 42:107-114.
- Marchinton, R.L. & D.H. Hirth. 1984. Behavior. In: L.K. Halls (Ed). *White-Tailed Deer: ecology and management*. Stackpole Book, Harrisburg Pennsylvania. pp 129-168.
- Marchinton, R.L. & L.K. Jeter. 1966. Telemetric study of deer movement biology in the Southeast. *Proc. South. Assoc. Game Fish Comm.* 22:30-46.
- McCullough, D.R. 1979. *The George Reserve Deer Herd: Population Ecology of K-selected species*. Univ. Michigan Press, Ann Arbor. 271pp.
- McCullough, D.R., D.H. Hirth & J. Newhouse. 1989. Resource partitioning between sexes in white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 53:277-283.
- Mohr, C.O. & W.A. Stumpf. 1966 Comparison of methods for calculating areas of animal activity. *J. Wildl. Manage.* 30:293-204.
- Michael, E.W. 1965. Movement of White tailed-deer on the Welder Wildlife Refuge. *J. Wildl. Manage.* 29: 44-52.
- Michael, E.D. 1970. Activity pattern of white tailed deer in South Texas. *Texas Journal of Science*, 21:417-438
- Nelson, M.E. & L.D. Mech. 1981 Deer social organization and wolf predation in Northeastern Minnesota. *Wildlife Monographs* 77:1-53
- Neu, C.W., C.R. Byers & B. Peek. 1974. A technique for analysis of utilization-availability data. *J. Wildl. Manage.* 38:541-545.
- Nixon, C.M., L.P. Hance, P.A. Brewer, J.E. Chelsving, J.B. Sullivan, R. Koerkenmeier, D.R. Etter, J. Cline, & J.A. Thomas. 1994. *Behavior, dispersal and survival of male white-tailed deer in Illinois*. Illinois Natural Survey Biological Notes 139: 30 pp.
- Ordoway, L.L., & P.R. Krausman. 1987. Habitat use by desert mule deer. *J. Wildl. Manage.* 50:677-683.

- Ozoga, J.J. 1972. Aggressive behavior of white-tailed deer at winter cutting. *J. Wildl. Manage.* 36:861-868
- Potvin, F. & J. Huot. 1983. Estimating carrying capacity of white-tailed deer in wintering area in Quebec. *J. Wildl. Manage.* 47:463-475.
- Rodríguez M., C. Vaughan, V. Villalobos & M. McCoy. 1985. Notas sobre los movimientos del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus* Rafinesque) en un bosque tropical seco de Costa Rica. In: *Investigaciones sobre Fauna Silvestre de Costa Rica*. Subdir. Gral. de Vida Silvestre. Dir. Gral. Forestal del Ministerio. pp. 37-46.
- Rongstad, O.J & J.R. Tester. 1969. Movement and habitat used of white-tailed deer in Minnesota. *J. Wildl. Manage.* 33:366-379.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa México. 432 pp.
- Sáenz-Méndez, J. 1990. Ecología de dos grupos de venados cola blanca (*Odocoileus virginianus*) liberados en un nuevo hábitat. Tesis de Licenciado en Ingeniería Forestal, Facultad de Ciencias del Mar y la Tierra, Univ. Nal. de Costa Rica, 134 pp.
- Samuel, M.D. & M.R. Fuller. 1994. Wildlife radiotelemetry. In: T. Bookhout (Ed). *Research and Management Technique for Wildlife and habitats*. The Wildlife Society. USA pp 370-418.
- Smith, W.P. 1991. *Odocoileus virginianus*. *Mammalian Species*, 388:1-13
- Sparrowe, R.D., & P.F. Springer. 1970. Seasonal activity pattern of white-tailed deer in eastern South Dakota. *J. Wildl. Manage.* 34:420-431.
- Staines, B.W. 1974. A review of factors affecting deer dispersion and their relevance to management. *Mammal. Review.* 4:79-91
- Suring, L. & P. Vohs. 1979. Habitat use by white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 28:463-472.
- Thomas, J.W., J.G. Teer & E.A. Walker. 1964. Mobility and home range of white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 28: 462-472.
- Tierson, W.C., G.F. Mattfeld, R.W. Sage & D.F. Behrend. 1985. Seasonal Movement and Home range of white-tailed-deer in the Adirondack. *J. Wildl. Manage.* 49:760-769.
- Verme, L.J. 1973. Movement of white-tailed deer in Upper Michigan. *J. Wildl. Manage.* 37:545-552
- Zultowsky, J.M. 1992. Behavioral and spatial ecology of female white-tailed deer in the Everglades ecosystem. Thesis of Master of Sciences. Univ. Florida, Gainesville, Florida. 79

Recibido: 23 de enero 1997

Aceptado: 2 de septiembre 1997

DESCRIPCIÓN Y USO DE LOS TIPOS VEGETACIONALES POR EL VENADO COLA BLANCA EN UN BOSQUE TROPICAL EN MÉXICO

Salvador Mandujano¹, Sonia Gallina¹, Gloria Arceo¹, Gerardo Sánchez-Rojas¹, Gabriela Silva-Villalobos² y Alfredo Pérez-Jiménez³.

¹Departamento de Ecología y Comportamiento Animal, Instituto de Ecología A. C., AP63, Xalapa 91000, Veracruz, México. ²CUCBA, Universidad de Guadalajara, AP39-82, Zapopán 45110, Jalisco, México. ³Estación de Biología Chamela, Universidad Nacional Autónoma de México. AP70-233, México, D. F. 04510.

Resumen.— El objetivo del presente estudio fue conocer la relación de la variación espacial (bosque tropical caducifolio y bosque tropical subperennifolio) y temporal (época de lluvias y época seca) de la vegetación y su uso y preferencia por el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en el bosque tropical de Chamela ubicado en la costa del estado de Jalisco, México. De 1989 a 1995 se emplearon los métodos de conteo directo de venados activos en el día durante todo el año, conteo de grupos fecales durante la época seca y radiotelemetría. Los tipos vegetacionales fueron descritos cuantificando la riqueza de especies, la producción de biomasa foliar, la calidad nutricional de algunas especies, la disponibilidad de agua, la abundancia y producción de frutos del árbol *Spondias purpurea*, y la variación en la cobertura de protección contra el clima y depredadores. Se encontró que el venado prefirió durante todo el año el bosque tropical caducifolio como área de forrajeo, descanso y crianza, debido a que ofrece una mayor disponibilidad de alimento de alta calidad nutricional. Durante la época seca el venado no prefirió el bosque tropical subperennifolio no obstante que este tipo vegetal ofrece mayor riqueza de especies y biomasa foliar en el sotobosque en comparación al bosque tropical caducifolio. Esto podría deberse a que el bosque tropical subperennifolio ofrece menor disponibilidad de las plantas que consume el venado, a que probablemente las plantas tengan un mayor contenido de lignina, y a que tiene mayor presencia de depredadores y cazadores. Por el contrario, no obstante la baja riqueza y biomasa foliar de las plantas en el bosque tropical caducifolio, el venado lo usó preferentemente en la época seca muy debido a que tiene mayor cantidad de alimento, los árboles de *Spondias purpurea* se establecen principalmente en este tipo de vegetación y sus frutos representan un recurso muy importante que les provee con agua en este periodo, la cobertura del sotobosque y la topografía disminuyen los riesgos de depredación, y las laderas con exposición norte tiene mejor cobertura termal. Se discute la necesidad de realizar estudios más detallados empleando radiotelemetría para probar la hipótesis sobre la posible segregación sexual espacial de los venados en este sitio.

Palabras Clave: bosque tropical, descripción, México, preferencia, uso, venado cola blanca.

La dieta de los ungulados está limitada, entre otros factores, por los nutrientes y las toxinas contenidas en las plantas, por las tasas de ingestión y digestión lo cual depende del tipo de aparato digestivo, por el tiempo que invierten en buscar, consumir y rumiar el alimento, y por la variación espacial y temporal en la disponibilidad del alimento (Belovsky 1981, Belovsky y Schmitz 1994, Laca y Demment 1991, Lundberg y Aström 1990, Weckerly 1994). Por lo tanto, los ungulados seleccionan aquellas comunidades o tipos vegetacionales que les proveen con los recursos adecuados para satisfacer sus necesidades de manutención y reproducción, y que a su vez disminuyan el riesgo a condiciones climáticas severas y a la depredación (Sih 1993). En particular, el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) está clasificado entre los rumiantes que seleccionan plantas con alto contenido

celular de rápida fermentación y fácil digestión (Hanley 1982, 1995). Esto se debe a que el rumen de esta especie es pequeño en comparación a su cuerpo, por lo que debe compensar su menor capacidad ruminoreticular seleccionando plantas de alta calidad nutricional (Henke et al. 1988, Short 1963, Vangilder et al. 1982, Van Soest 1982). Lo anterior explica porque el venado cola blanca prefiere consumir hojas y ramas jóvenes, plántulas, flores y frutos. Además, este ungulado se caracteriza porque usa determinadas comunidades vegetales y estados serales iniciales para obtener su alimento (v.gr. Vangilder et al. 1982, Leslie et al. 1984, Ford et al. 1994). Este último aspecto ha sido muy estudiado en hábitats de zonas templadas y semiáridas (v.gr., Skinner y Telfer 1974, McCaffery et al. 1974, Blair y Brunnet 1980, Rogers et al. 1981, Leslie et al. 1984, Gallina

1994). En contraste, son mínimos los estudios sobre el uso de los tipos vegetacionales por esta especie de venado en hábitats tropicales (Irby y Calvopiña 1994).

El venado cola blanca habita los bosques tropicales de la región de Chamela en la costa Pacífica del estado de Jalisco en México, con densidades de hasta 12 individuos/km² (Mandujano y Gallina 1993, 1995a). Estos bosques se caracterizan por un notable contraste en la fenología de las plantas a lo largo del año causado principalmente por la marcada estacionalidad en el régimen de lluvias (Rzedowski 1978). En esta región, la variación anual en la precipitación es influenciada por los vientos Alisios durante el verano y los ciclones durante el invierno (García-Oliva et al. 1991), lo cual origina una época húmeda y una época seca de 6 a 7 meses de duración (Bullock 1986). La precipitación, junto con las características topográficas y condiciones del suelo (Bullock 1986, García-Oliva et al. 1991), determinan que en las laderas y cimas de las colinas domine el bosque tropical caducifolio, mientras que en las zonas donde corren arroyos y ríos domine el bosque tropical subperennifolio. Estas comunidades vegetales difieren, entre otros aspectos, en su composición florística, fenología y biomasa arbórea (Lott et al. 1987, Bullock y Solís-Magallanes 1990, Martínez-Yrizar et al. 1992). Otra característica importante de la región de Chamela es que no existen arroyos que lleven agua durante todo el año, sino que éstos están restringidos a la época de lluvias, por lo que el venado debe satisfacer sus necesidades de este líquido aprovechando el rocío y la humedad contenida en las plantas y en los frutos (Mandujano y Gallina 1995b). En particular, los frutos del árbol *Spondias purpurea* son un recurso muy importante que le provee con agua al final de la época seca (Mandujano et al. 1994), y constituye el 14% de la dieta de este herbívoro durante este período (Arceo 1999). Los cambios en la vegetación influyen no solo sobre la disponibilidad de alimento y agua, sino sobre la cobertura de protección contra las temperaturas extremas (Mandujano y Gallina

1995b), y contra la presencia constante de depredadores como el puma (*Puma concolor*), jaguar (*Panthera onca*), ocelote (*Leopardus pardalis*) y coyote (*Canis latrans*) (López-González et al. 1997) y cazadores ilegales.

Como consecuencia, el venado cola blanca debe enfrentar una marcada variación espacial (entre el bosque tropical caducifolio y el bosque tropical subperennifolio) y estacional (durante la época húmeda y la época seca) en la disponibilidad de alimento, agua y cobertura de protección contra el clima y depredadores. En particular, las condiciones adversas durante la época seca influyen sobre la probabilidad de mortalidad de los ungulados en hábitats tropicales (Owen-Smith 1990). Se ha propuesto que en Chamela el final de la época seca podría ser el "cuello de botella" del crecimiento poblacional de esta especie de venado (ver el trabajo de Mandujano y Gallina en la última sección de esta tesis). Por lo tanto, para incrementar su probabilidad de sobrevivencia los individuos deben seleccionar aquellos tipos de hábitat o comunidades vegetales que ofrezcan mejor disponibilidad de alimento y agua, y menor exposición a condiciones climáticas adversas y riesgo a ser depredados.

El objetivo del presente estudio fue conocer el uso y preferencia que tiene el venado por las dos principales comunidades vegetales (bosque tropical caducifolio y subperennifolio) durante las épocas húmeda y seca en Chamela. En particular, debido a que el bosque tropical subperennifolio tiene mayor biomasa vegetal (potencialmente mayor alimento y cobertura) durante la época seca, se esperaba que este tipo vegetal representara "áreas de forrajeo y refugio" para los venados durante este periodo; mientras que durante la época húmeda los individuos podrían usar preferentemente el bosque tropical caducifolio debido a su mayor producción de plantas nuevas (potencialmente mayor alimento de alto valor nutritivo) al inicio de la época de lluvias. Para probar esta hipótesis, en el presente trabajo se analiza el uso y preferencia del venado en relación con la variación en la riqueza de espe-

cies, la producción foliar neta, la calidad de las plantas, el porcentaje de alimento relativo del sotobosque de los bosques caducifolio y subperennifolio a lo largo del año, y la disponibilidad de agua, en particular la que obtienen de los frutos de *Spondias*. Adicionalmente, se analiza el uso del hábitat por el venado en relación a datos sobre depredadores obtenidos en otros estudios (López-González et al. 1997).

ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo se realizó en la Estación de Biología "Chamela" de la UNAM, situada en la costa de Jalisco, México (19° 30' N y 105° 00' W). La Estación tiene una extensión de 3,200 ha, y se caracteriza por una topografía irregular, con pendientes de 21° a 34°; el intervalo altitudinal es de 30 a 580 m, aunque la mayor parte del terreno no sobrepasa los 150 m. El clima es tropical con una marcada estacionalidad. La temperatura media anual es 25°C, con los meses más calientes entre mayo y septiembre (Bullock 1986).

La precipitación promedio anual de 1977-1997 ha sido de 740 mm (SD= 196). La temporada de lluvias inicia la última semana de junio, y de julio a octubre cae el 80% de la lluvia anual y tiene una duración media de 126 días (Fig. 1). Durante la época seca cae el 20% de la lluvia anual y tiene una duración media de 158 días (Bullock 1986). La precipitación mensual durante la época seca es muy variable, lo que indica que en el mismo mes se puede presentar una cantidad de precipitación diferente en distintos años. La variación anual en el patrón de precipitación está influenciado principalmente por los vientos Alisios y los ciclones del Pacífico (García-Oliva et al. 1991). Los primeros explican parte de la variabilidad anual de la lluvia que cae en junio y julio; mientras que los ciclones explican la variación de la lluvia entre agosto y octubre, además de tener gran influencia en la probabilidad de precipitación de diciembre a marzo.

La vegetación dominante es el bosque tropical caducifolio el cual se localiza en lomeríos con suelos someros, el estrato arbó-

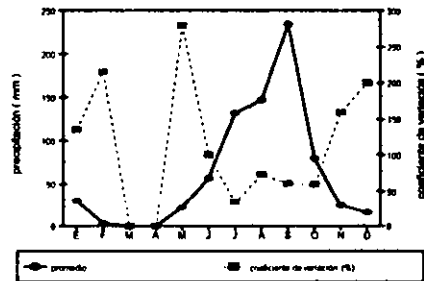


Fig. 1. Patrón de precipitación mensual medio y su variación (%CV) del período 1977-1997 de la Estación de Biología "Chamela", Jalisco.

reo tiene una altura de 4 a 15 m, presenta un sotobosque bien desarrollado, y numerosas especies arbóreas y arbustivas pierden sus hojas durante la época seca. Algunas de las especies más comunes son: *Cordia alliodora*, *Croton pseudoniveus*, *Lonchocarpus lanceolatus* y *Caesalpinia eriostachys*. También se encuentra el bosque tropical subperennifolio el cual se desarrolla a lo largo de los arroyos principales, en los lugares protegidos sobre suelos profundos, y el estrato arbóreo tiene una altura de 10 a 25 m. Las especies más comunes son: *Thouinidium decandrum*, *Astronium graveolens*, *Brosimum alicastrum* y *Sideroxylon capiri* (Lott et al. 1987).

MÉTODOS

1. Descripción de los Tipos Vegetacionales.

Riqueza y Producción Foliar Neta.-- Para describir la variación temporal y espacial del sotobosque, se obtuvieron índices de la riqueza de especies (número de especies/m²) y de la producción foliar neta (gramos de peso seco/m²) del bosque tropical caducifolio y subperennifolio, durante las épocas húmeda y seca. Para lo cual, en octubre de 1989 se establecieron 50 parcelas permanentes (10 x 10 m cada una). Para seleccionarlas,

primero se ubicaron en un mapa 120 puntos separados cada 50 m a lo largo de 6 km de caminos dentro del área de estudio. Luego se seleccionaron de manera aleatoria 25 puntos en el bosque caducifolio y 25 en el subperennifolio. Con el fin de evitar posibles efectos de bordes, las parcelas se ubicaron entre 10 y 20 m perpendicular a los caminos. Durante cada periodo de muestreo, en cada parcela se colocó una subparcela de 1 m² en diferentes sitios dentro de la parcela permanente. En cada subparcela se cosecharon todas las plantas del sotobosque hasta 1.8 m lo cual representa la altura máxima que un venado puede alcanzar. De cada planta se cortaron únicamente las hojas y ramas jóvenes y se obtuvo el peso fresco para cada especie. Posteriormente las plantas se secaron durante 72 horas a temperatura constante y se obtuvo el peso seco y el porcentaje de humedad. Los muestreos se hicieron al final de época seca (Mayo-Junio) de 1990, 1991 y 1993, y de la época húmeda (Octubre-Noviembre) de 1989 a 1992. No se muestreó en la época seca de 1992.

La riqueza de especies y la producción foliar neta se expresaron y analizaron de tres maneras. Primero, se aplicaron análisis de varianza de dos vías para conocer diferencias de estas variables entre el bosque tropical caducifolio y el subperennifolio, y entre la época húmeda y la seca. No se analizó la diferencia interanual. Segundo, se analizó la distribución de frecuencia de las parcelas en distintas categorías de riqueza de especies o biomasa foliar neta para cada tipo vegetacional en ambas épocas del año. Tercero, se calculó la producción de biomasa foliar a partir de la biomasa en pie al final de la época seca y la biomasa al final de la época húmeda, y se expresó como gramos de peso seco por metro cuadrado producidos al día en cada tipo vegetacional.

Calidad Nutricional.-- Para obtener un índice de la calidad de las plantas, se obtuvo el porcentaje de proteína cruda, extracto libre de nitrógeno, fibra cruda y polifenoles totales. Se asume que a mayor porcentaje de proteína y

extracto libre de nitrógeno las plantas tienen mayor valor nutricional para el animal; mientras que a mayor porcentaje de fibra y polifenoles, el valor nutricional de la planta es menor (Milton 1979). Para obtener estos índices, se seleccionaron algunas especies que son muy frecuentes y/o abundantes en el sotobosque y que se encuentran casi exclusivamente en el bosque caducifolio o en el subperennifolio. Las especies del caducifolio fueron: *Lasiacis ruscifolia* (HBK.) Hitchc. var. *ruscifolia*, *Jacquinia pungens* A. Gray, *Trichilia trifolia* L. subsp. *palmeri* (C. DC.) Pennington, *Lonchocarpus lanceolatus* Benth., *Elytraria imbricata* (Vahl) Pers., *Apoplinesia paniculata* Presl, *Hybanthus mexicanus* Ging., *Croton suberosus* HBK., *Decachaeta haenkeana* DC., y *Eupatorium solidaginifolium* A. Gray. Mientras que las del subperennifolio fueron: *Thouinidium decandrum* (Humb. & Bonpl.) Radlk., *Cynometra oaxacana* Brandegee, *Forchhammeria pallida* Liebm., *Rourea glabra* HBK., *Cupania dentata* DC., *Clytostoma binatum* (Thunb.) Sandw., *Adenocalyma inundatum* Mart. ex DC., *Capparis verrucosa* Jacq., *Combretum fruticosum* (Loefl.) Stuntz, *Podopterus cordifolius* Rose & Standl., y *Guapira macrocarpa* Miranda.

De cada especie se cortaron 200 gramos de hojas y ramas tiernas y se secaron a 50 °C durante dos a cinco días. Se obtuvo el porcentaje de proteína cruda, de extracto libre de nitrógeno y fibra cruda. Las determinaciones no se obtuvieron por especie sino por tipo vegetacional en cada periodo del año. Para lo cual, se pesaron la misma cantidad de cada especie y se obtuvo una mezcla homogénea. Todas las determinaciones se hicieron por triplicado y se siguieron los métodos de la A.O.A.C. (1975). Para la determinación de polifenoles se empleó la técnica descrita por Leslie-Hart y Johnstone (1989). Se empleó el método de Folin-Dennis para cuantificar la concentración de polifenoles y fue verificado midiendo la absorbancia de luz por medio de un espectrofotómetro. La concentración bioquímica se obtuvo en base seca. Los muestreos se realizaron en Octubre y Diciembre de 1994

que representan de mediado a final de la época húmeda, en Febrero, Abril y Junio de 1995 que corresponde a inicio, mediado y final de la época seca, y en Agosto de 1995 que es inicio de la época húmeda.

Debido a que los datos están expresados en porcentaje, para analizarlos se transformaron con la función arcoseno (Sokal y Rohlf 1969). Los datos pasaron las pruebas de normalidad y de igualdad de varianza entre tratamientos, por lo tanto se aplicaron pruebas paramétricas. Las pruebas se aplicaron para cada determinación nutricional (fibra cruda, proteína cruda, extracto libre de nitrógeno, ceniza, grasa y polifenoles) por separado. Se trató de conocer si para cada una de las determinaciones nutricionales, existen diferencias entre las plantas del bosque tropical caducifolio y del bosque tropical subperennifolio, por medio de pruebas de *t*-Student (Sokal y Rohlf 1969). Además, se obtuvo un índice de la calidad nutricional de las plantas durante cada periodo del año para ambos tipos vegetacionales, por medio de la razón del porcentaje de proteína más el de extracto libre de nitrógeno entre el porcentaje de fibra más el de polifenoles. A mayor valor del índice el valor nutricional de la planta es más alto.

Disponibilidad de Alimento Relativo.-- Para conocer la cantidad de alimento que potencialmente puede ofrecer cada tipo vegetacional, se procedió a separar la biomasa de las especies que consume el venado en este sitio. La información sobre la dieta se obtuvo a partir de la observación directa de venados cuando estaban comiendo, y del análisis microhistológico de las heces fecales (Arceo 1999). Debido a que no se pudieron determinar hasta nivel de especies todas las plantas en el sotobosque, únicamente se estimó la biomasa potencialmente consumible de las algunas especies que consume el venado durante la época seca en cada tipo vegetacional. Esta disponibilidad se expresó en cantidad absoluta (gramos de peso seco/m²) y cantidad relativa (biomasa consumible /biomasa total x 100). Estas estimaciones se hicieron para cada tipo vegetacional para las

épocas seca de 1990, 1991 y 1993.

Disponibilidad de Agua durante la Época Seca.-- Para estimar la disponibilidad potencial de agua (litros/ha) contenida en la vegetación al final de la época seca, se consideró el porcentaje de humedad contenido en la biomasa foliar de las especies que consume el venado. Las estimaciones se hicieron por separado para cada tipo vegetacional en la época seca de 1990, 1991 y 1993 (Mandujano y Gallina 1995b). Para cuantificar el agua que potencialmente pueden proveer los frutos de *Spondias purpurea*, se estimó la densidad de árboles adultos con frutos por medio del método de transecto de línea (Burnham *et al.* 1980), el porcentaje de árboles con frutos, el número de frutos por árbol, el peso medio de los frutos, y su contenido de humedad (Mandujano *et al.* 1994, Mandujano y Gallina 1995b). Por otro lado, para conocer en cual de los dos tipos vegetacionales (caducifolio y subperennifolio) se establecen los árboles de esta especie, se procedió a contar el número de individuos con frutos que hay a 20 m perpendiculares a lo largo de los caminos de terrecería. Se analizó la frecuencia observada del número de árboles en cada tipo vegetacional y la esperada en función del largo total de los caminos en cada tipo vegetacional, por medio de una prueba de bondad de ajuste χ^2 .

2. Uso de los Tipos Vegetacionales por el Venado.

Conteo Directo de Venados.-- Para el conteo de venados se colocaron de cinco a ocho transectos a lo largo de los caminos de terrecería. Del largo total de los caminos, el 74% cruza por el bosque caducifolio y el resto por el bosque subperennifolio. El largo total de los transectos varió entre 6 y 11 km (\bar{X} = 9.1 km) durante cada mes de muestreo. Los transectos fueron caminados (1 a 2 km/h) por una persona entre las 0700 y 1900 horas, de dos a cuatro veces cada mes. Cada vez que se detectaba un venado se tomaron los siguientes datos: sexo, edad (adulto, joven o cervatillo), hora, actividad, y tipo

vegetacional (caducifolio o subperennifolio). Los datos se colectaron durante la época húmeda de 1989 a 1992, y la época seca de 1990 a 1993.

Debido a que no se recorrieron los transectos el mismo número de veces durante cada hora del día y cada tipo vegetacional, se realizaron análisis preliminares para determinar si la frecuencia de observación de los venados fue independiente de la frecuencia con que se recorrieron los transectos (Sokal y Rohlf 1995). Con este análisis se obtuvo que las observaciones de venados entre las 0900-1200 y 1600-1900 horas, fueron independientes. A partir de esto se analizó la frecuencia de venados activos en cada tipo vegetacional, en cada período del día, durante cada época del año, por medio de una prueba de independencia de tres factores. Para conocer si hay una relación entre el número de venados activos y el número de árboles de *Spondias* con frutos, se empleó un análisis de correlación lineal simple. La información usada fue el número de venados observados por kilómetro entre mayo y junio, contra el número de árboles en esa misma distancia.

Conteo de Excrementos.-- Se establecieron aleatoriamente seis transectos de 400 m de largo con 40 parcelas de 9.3 m² colocadas a intervalos de 10 m en cada parcela. El tiempo de depósito de los excrementos fue controlado limpiando previamente cada parcela de cualquier excremento viejo, y vuelta a revisar por dos o más personas 50 a 90 días después. Este método solo se aplicó durante la época seca de 1990 a 1993. El 73% de las parcelas fueron establecidas en el bosque tropical caducifolio y el 27% en el subperennifolio, lo cual corresponde aproximadamente a la superficie que abarca cada tipo vegetacional en el área de estudio. Además, las parcelas establecidas en el bosque caducifolio fueron clasificadas en función de su fisonomía (cima o ladera) y exposición (NE-NO o SE-SO). Se consideró como ladera si la parcela tenía más de 10° de inclinación. Para estimar la preferencia, se empleó el análisis de uso-disponibilidad empleando la prueba

χ^2 -test y los intervalos de Bonferroni al 95% de confianza (Byers et al. 1984).

Radioseguimiento.-- Se capturaron dos venados (una hembra adulta y un macho joven) y se les colocó un collar con radiotransmisor (modelo 200, Telonics, Inc. Mesa, Arizona). La señal se recibió con antenas tipo "H" y receptores TR-2. Se hicieron radioseguimientos con registros cada hora durante ciclos de 24 horas en los distintos meses de muestro. La hembra se siguió de junio de 1992 a octubre de 1993; mientras que al macho de febrero a mayo de 1994.

La distancia recorrida al día (km/24 h) se estimó para cada animal en cada época del año, a partir de la sumatoria de las distancias recorridas durante lapsos de una hora. El tamaño del ámbito hogareño se estimó empleando el modelo del polígono mínimo convexo utilizando el 90% de las localizaciones (Mohr y Stumpf 1966). Para conocer el uso y preferencia del hábitat se empleó la prueba de χ^2 para conocer diferencias en la ocurrencia del venado en determinada categoría del hábitat y la disponibilidad de esta categoría. En caso de ser significativo el uso, se emplearon los intervalos de Bonferroni al 95% de confianza para determinar la preferencia (Byers et al. 1984). El hábitat se categorizó de la siguiente manera: bosque tropical caducifolio y subperennifolio. A su vez, el caducifolio se categorizó en laderas y cimas. Las cimas en exposición (NO, NE, SO y SE).

RESULTADOS

1. Descripción de los Tipos Vegetacionales.

Riqueza y Producción Foliar Neta.-- En el bosque tropical caducifolio la riqueza de especies durante la época húmeda fue significativamente mayor ($T= 2478$, $P= 0.001$) comparada con la época seca (Cuadro 1). De igual manera, para el bosque tropical subperennifolio la riqueza de especies en la época húmeda fue mayor ($T= 2867$, $P= 0.001$) que en la época seca. Por otro lado, durante la

húmeda fue mayor ($T= 2867$, $P= 0.001$) que en la época seca. Por otro lado, durante la época húmeda el bosque caducifolio tuvo significativamente mayor riqueza de especie en comparación al subperennifolio ($T= 10937$, $P= 0.01$); mientras que en la época seca fue mayor en el subperennifolio ($T= 6192$, $P= 0.001$).

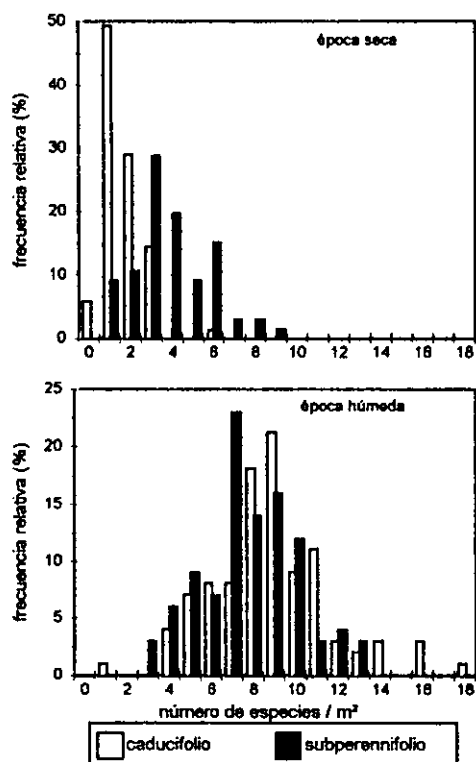


Fig. 2. Distribución del número de parcelas (frecuencia relativa) en las distintas categorías de riqueza de especies (número de spp/m²) en los bosques tropicales caducifolio y subperennifolio.

La producción foliar neta en el bosque tropical caducifolio en la época húmeda fue significativamente mayor ($T= 3161$, $P= 0.001$) que en la época seca (Cuadro 1). De igual manera, para el bosque subperennifolio la biomasa foliar durante la época de lluvias fue mayor ($T= 3161$, $P< 0.001$) que en la época seca. Por otro lado, no se encontraron diferencias en la biomasa foliar durante la época húmeda en los dos tipos vegetaciona-

les; mientras que en la época seca el bosque subperennifolio tuvo mayor biomasa foliar en comparación al bosque caducifolio ($T= 5783$, $P= 0.001$).

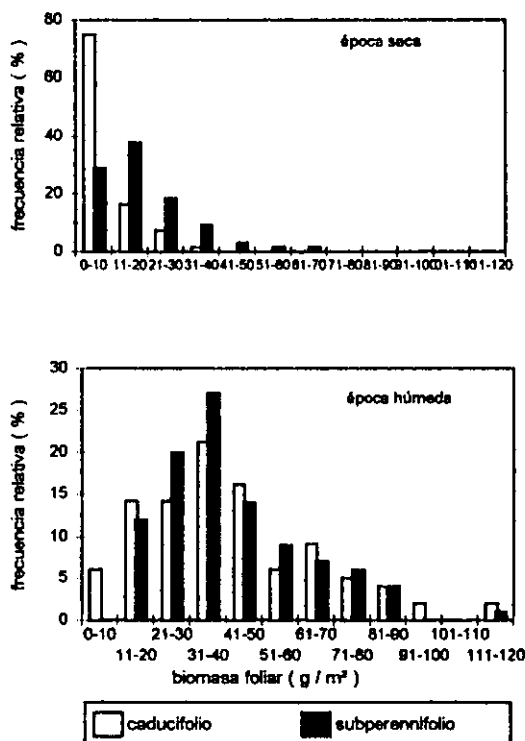


Fig. 3. Distribución del número de parcelas (frecuencia relativa) en las distintas categorías de biomasa foliar neta (gramos peso seco/m²) en los bosques tropicales caducifolio y subperennifolio

En el bosque tropical caducifolio el 87% de las parcelas tuvieron entre 4 y 11 especies/m² durante la época húmeda, y el 93% tuvieron entre 1 y 3 spp/m² (Fig. 2). Mientras que en el bosque tropical subperennifolio el 90% de la parcelas tuvieron también de 4 a 11 spp/m² en la época húmeda, y el 92% de 1 a 6 spp/m² en la época seca. Respecto a la biomasa foliar neta, en el bosque caducifolio el 87% de las parcelas tuvieron entre 5 y 70 gramos/m² en la época húmeda,

y el 91% entre 0 y 20 g/m² en la época seca (Fig. 3). Mientras que en el bosque subperennifolio el 89% de las parcelas tuvieron entre 11 y 70 g/m² en la época húmeda, y el 94% entre 10 y 40 g/m².

La estimación de producción de biomasa foliar promedio de finales de la época seca a finales de la época húmeda fue de 341 kg/ha en el bosque tropical caducifolio y de 230 kg/ha en el subperennifolio.

Calidad Nutricional.— Durante la época húmeda los porcentajes de extracto libre de nitrógeno ($t= 7.64$, $gl= 5$, $P= 0.002$), proteína ($t= 30.1$, $gl= 5$, $P= 0.0001$) y fibra ($t= 4.21$, $gl= 5$, $P= 0.01$) fueron significativamente mayores en el bosque tropical caducifolio que en el subperennifolio (Cuadro 1). Por otro lado, durante la época seca no hubo diferencias significativas en los porcentajes de estos elementos en ambos tipos vegetacionales. Tampoco hubo diferencia durante todo el año en el porcentaje de polifenoles.

El índice de la calidad de las plantas (proteína + extracto libre de nitrógeno / fibra + polifenoles) fue mayor durante la época húmeda en el bosque tropical caducifolio y disminuyó en la época seca; mientras que para el bosque subperennifolio, el índice se mantuvo bajo y relativamente constante durante todo el año (Fig. 4).

Disponibilidad de Alimento Relativo en la Época Seca.— En el bosque tropical caducifolio la disponibilidad de biomasa foliar de las especies que consume el venado varió entre 2 y 12 g/m², lo que en promedio corresponde al 23% de la biomasa foliar total en el sotobosque (Cuadro 1). Para el bosque tropical subperennifolio se estimó una disponibilidad entre 1 y 10 g/m², lo que corresponde al 9% de la biomasa foliar total.

Disponibilidad de Agua durante la Época Seca.— Se estimó una disponibilidad media de 31 litros de agua/ha aportada por la vegetación del bosque caducifolio; mientras que el subperennifolio fue de 28 l/ha, y en ambos

casos esta aportación varía considerablemente de un año a otro (Cuadro 1).

La densidad media de árboles de *Spondias purpurea* fue de 4 individuos/ha; con una producción de 15 kg de frutos/ha y una estimación promedio del agua contenida en los frutos de 10 l/ha. El 90.2% de los árboles se establecen en el bosque tropical caducifolio y el 9.8% en el subperennifolio.

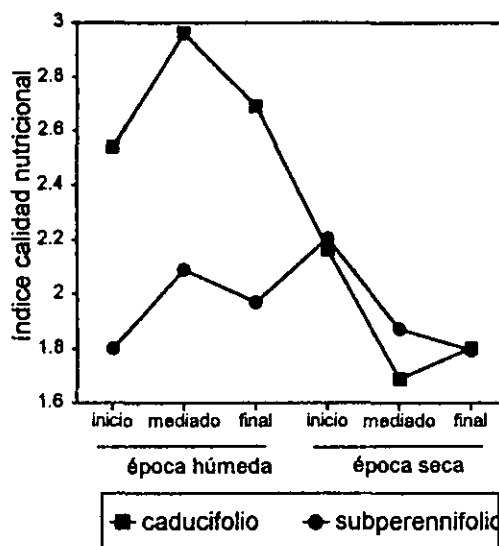


Fig. 4. Índice de la calidad nutricional (porcentaje de proteína + extracto libre de nitrógeno / porcentaje de fibra + polifenoles) de algunas plantas de los bosques tropicales caducifolio y subperennifolio al inicio, mediado y final de las épocas húmeda y seca.

2. Uso de los Tipos Vegetacionales por el Venado.

Conteo Directo de Venados.— Se contaron un total de 542 venados en 766 km de transectos. El bosque tropical caducifolio fue significativamente más usado que el bosque subperennifolio ($X^2= 15$, $gl= 1$, $P= 0.01$). En particular, no hubo independencia entre el número de venados activos durante cada período del día en ambas épocas ($X^2= 120$, $gl= 3$, $P= 0.001$). El bosque caducifolio fue más usado durante las mañanas (0900-1200

Cuadro 1. Descripción de los tipos vegetacionales (bosque tropical caducifolio y subperennifolio) durante las épocas húmeda y seca en Chamela, Jalisco, México. Media \pm (1 desviación estandar). No= no estimada.

tipo vegetal / variables descriptivas	época de año	
	húmeda	seca
Bosque Tropical Caducifolio		
riqueza de especies (spp/m ²)	9 (3)	2 (1)
biomasa foliar total (g/m ²)	41.2 (24.3)	7.1 (8.0)
biomasa foliar consumible total (g/m ²)	no	6.3 (4.8)
%	no	23.0 (8.6)
calidad nutricional (%)		
proteína cruda	16.4 (0.1)	11.6 (2.2)
extracto libre nitrógeno	47.3 (1.1)	45.8 (1.3)
fibra cruda	23.4 (1.4)	30.7 (2.6)
polifenoles totales	1.7 (0.3)	1.9 (0.6)
disponibilidad de agua (l/ha)	no	31.0 (23.0)
Bosque Tropical Subperennifolio		
riqueza de especies (spp/m ²)	8 (2)	4 (2)
biomasa foliar total (g/m ²)	41.0 (20.5)	18.0 (12.7)
biomasa foliar consumible total (g/m ²)	no	5.7 (4.8)
%	no	8.8 (6.9)
calidad nutricional (%)		
proteína cruda	15.2 (0.1)	12.9 (1.3)
extracto libre nitrógeno	41.9 (0.6)	44.3 (0.5)
fibra cruda	29.3 (2.0)	29.4 (2.3)
polifenoles totales	1.6 (0.2)	2.1 (0.3)
disponibilidad de agua (l/ha)	no	28.0 (23.0)

h) en la época húmeda, mientras que en la época seca fue más usado en la tarde (1600-19000 h) (Fig. 5). El bosque subperennifolio fue más usado en las mañanas durante la época seca y muy poco usado durante todo el día en la época húmeda. Por otro lado, se encontró correlación positiva entre el número de árboles con frutos de *Spondias* y el número

de venados activos durante mayo y junio ($r^2 = 0.85$, $F = 34.2$, $gl = 1$ y 3 , $P = 0.01$).

Conteo de Grupos Fecales.-- Se contaron un total 422 grupos fecales en 960 parcelas. Durante la época seca, el bosque caducifolio fue más usado que el subperennifolio (Cuadro 2, $X^2 = 14.7$, $gl = 2$, $P = 0.001$). En particu-

lar, en 1990 y 1992, el caducifolio fue más usado de lo esperado; mientras que en 1991 y 1993 ambos tipos vegetacionales fueron usados en similar manera. Por otro lado, las laderas con exposición norte fueron preferidas ($\chi^2 = 26.6$, $gl = 5$, $P = 0.001$).

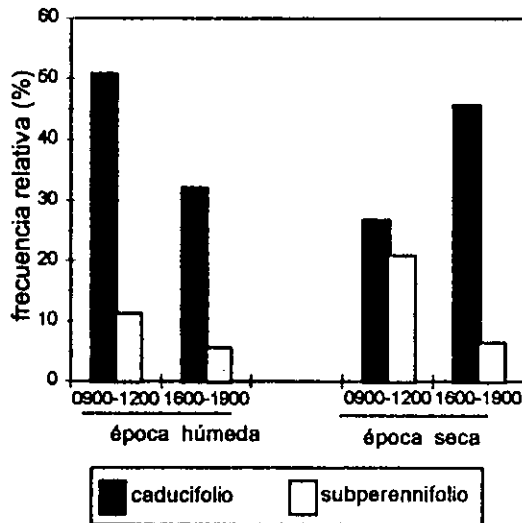


Fig. 5. Número de venados activos (frecuencia relativa) durante el día (0900-1200 y 1600-1900 h) en los bosques tropicales caducifolio y subperennifolio durante las épocas húmeda y seca.

Radiotelemetría.-- Se obtuvieron un total de 479 localizaciones para la hembra y 122 para el macho. La distancia desplazada por la hembra durante la época húmeda fue de 2.3 km/día y en la época seca de 1.5 km/día; mientras que el macho se desplazó 2.5 km/día en la época seca. El ámbito hogareño de la hembra durante la época húmeda fue de 28 ha y en la época seca fue de 11 ha; mientras que para el macho fue de 26 ha en la época seca. Respecto al uso del hábitat, la hembra prefirió el bosque tropical caducifolio en comparación al subperennifolio durante todo el año; mientras que el macho tuvo preferencia por el subperennifolio durante la época seca. En el bosque caducifolio, la hembra prefirió durante todo el año las laderas con orientación nordeste; mientras que el

macho no mostró ninguna preferencia respecto a la orientación de las laderas.

DISCUSIÓN

Los resultados apoyan la hipótesis originalmente planteada que predice una mayor preferencia del venado cola blanca por el bosque tropical caducifolio durante la época húmeda. Esto podría deberse a que en esta época este tipo vegetacional ofrece mayor riqueza de especies, mayor producción de biomasa, alta abundancia de biomasa foliar de algunos géneros que el venado prefiere en su dieta como *Acalypha*, *Ipomoea* y *Croton* (Arceo 1999), y plantas de mayor calidad nutricional (alto porcentaje de proteína y extracto libre de nitrógeno, y bajo en fibra y polifenoles) en comparación al bosque tropical subperennifolio. Particularmente, en la época de lluvias las plantas están activamente creciendo por lo que invierten más energía al tejido de crecimiento como hojas y ramas jóvenes y reproductivo, que al tejido estructural como son las partes leñosas las cuales tienen mayor porcentaje de fibra. Como consecuencia, durante la fase de crecimiento las plantas tienen mayor cantidad de compuestos nitrogenados, mayor digestibilidad y menor contenido de fibra y lignina (Short et al. 1974, Blair et al. 1977, Mattson 1980), por lo que son muy palatables para un herbívoro como el venado cola blanca (Hanley 1982). Esta debe ser la razón por la que el venado selecciona en su dieta un mayor número de especies que se establecen principalmente en el bosque caducifolio (Arceo 1999). Además, la preferencia por este tipo vegetacional es importante pues durante la época de lluvias las hembras tienen a su crías y los machos están desarrollando astas nuevas para competir por hembras durante la época de apareamiento, por lo que la demanda de energía y nutrientes es muy alta (French et al. 1956, Thompson et al. 1973, Ullrey et al. 1973).

Por el contrario, la otra hipótesis planteada predecía que el venado cola blanca preferiría el bosque subperennifolio como

Cuadro 2. Preferencias de los tipos vegetacionales (bosque tropical caducifolio y subperennifolio), y por distintas categorías del bosque caducifolio por el venado cola blanca basado en el método de conteo de grupos fecales durante la época seca en Chamela, Jalisco, México.

clasificación del hábitat	1990	1991	1992	1993	todos los años
subperennifolio	0.6 - ^b	0.9 =	0.3 -	0.9 =	0.7 -
caducifolio ^a	1.4 +	1.2 =	1.6 +	1.0 =	1.3 +
cima					
NO-NE	1.0 =	0.7 =	1.5 +	1.1 =	1.0 =
SO-SE	0.9 =	0.2 -	1.9 =	0.3 =	0.9 =
ladera					
NO-NE	2.7 +	4.0 +	1.3 =	0.2 =	2.7 +
SO-SE	0.9 =	0.6 =	no	0.2 =	0.9 =

^a clasificación del bosque tropical caducifolio en base a la inclinación: cima (0-10°) y ladera (>10°), y la exposición: noroeste (NO), noreste (NE), suroeste (SO) y sudeste (SE).

^b Intervalos de Bonferroni al 95% de confianza: "+" usado en más de lo esperado, "-" usado menos de lo esperado, "=" usado en base a su disponibilidad, y "no" no usado.

área de resguardo y forrajeo durante la época seca, sin embargo los resultados no la sustentan. No obstante que este tipo vegetacional presenta mayor riqueza de especies y biomasa foliar de las plantas, no se encontró evidencia de ramoneo intensivo por parte del venado. El pobre valor nutricional (bajo contenido de proteína y extracto libre de nitrógeno y alto contenido de fibra) no sustenta la hipótesis de éste sea un factor que influya sobre el poco consumo de las plantas en este tipo vegetacional. Esto se debe a que tanto las plantas del bosque subperennifolio como las del caducifolio tuvieron bajo valor nutricional en la época seca. Una posibilidad es que las plantas del bosque subperennifolio tengan mayor contenido de lignina en las paredes celulares. Se sabe que la lignina es un compuesto que no puede ser aprovechado por los rumiantes (Van Soest 1982, Vangilder *et al.* 1982) y que es contenido en alto porcentaje en las plantas perennes (Milton 1979, Coley 1983, Prudhomme 1983, Janzen y Waterman 1984). Por lo tanto, el bosque subperennifolio tiene menor disponibilidad de alimento para el venado cola blanca durante la época seca, en comparación al bosque caducifolio.

La alta variación en la riqueza y biomasa foliar por metro cuadrado junto con la baja calidad de las plantas en el bosque

caducifolio durante la época seca, podría tener por lo menos dos consecuencias en la estrategia de forrajeo del venado cola blanca en Chamela. La primera es que los venados disminuyan la ingestión de alimento y su metabolismo reduciendo su tiempo de actividad y distancias desplazadas, tal como ha sido documentado en otros estudios (French *et al.* 1956, Thompson *et al.* 1973, Ullrey *et al.* 1967). La segunda consecuencia, recientemente demostrada (Ford *et al.* 1993, Johnson *et al.* 1995), es que el venado incremente el consumo de frutos y flores de alto valor nutricional. Los resultados apoyan ambas posibilidades ya que los desplazamientos de los venados con radiocollares, aunque no representativo todavía, sugieren los venados se mueven menos durante este periodo. Además, estos movimientos están asociados con un incremento en la diversidad de familias y especies, y consumen hasta el 30% de frutos y flores en su dieta (Arceo 1999). En particular, los frutos de *Spondias purpurea* son muy importantes pues representan la principal fuente de agua al final de la época seca (Mandujano y Gallina 1995b).

La distribución y abundancia de los árboles con frutos de *Spondias* podría ser un factor para que el venado use intensamente el bosque caducifolio durante la época seca,

ya que casi todos los árboles de esta especie se establecen en este tipo vegetacional (Mandujano et al. 1994). Por otro lado, el modo de consumo de los frutos de éste árbol por la chachalaca (*Ortalis poliocephala*) pudiera tener consecuencias importantes en los movimientos de los venados en este sitio. Esto se debe a que esta ave consume los frutos y en este proceso tira muchos frutos de las ramas, haciéndolos disponibles para que el venado los consuma en el suelo. Experimentos de exclusión muestran que en ausencia de esta ave la tasa de caída de los frutos es cinco veces menor (Mandujano y Martínez-Romero 1997). Sin embargo, aún con el efecto de las chachalacas, los venados no encuentran frutos tirados de manera masiva, sino unos cuantos. Esto es importante pues estos frutos son consumidos además por otros mamíferos como el pecarí de collar (Martínez-Romero y Mandujano 1995). Por lo tanto, los frutos de *Spondias* tirados en el suelo son un recurso muy competido por diferentes especies, por lo tanto los venados deben trasladarse rápidamente de un árbol a otro para consumirlos.

El venado prefirió las colinas con exposición norte durante la época seca, lo cual podría interpretarse como otra estrategia para conservar el agua. Estas laderas son más frescas (Galicia 1992), presentan una mayor acumulación de rocío entre noviembre y marzo (González 1992), y los árboles de *Spondias* son comunes en estos sitios (Mandujano et al. 1994). En las cimas de las colinas es muy común encontrar echaderos de los venados y observar rastros de hembras adultas con crías. Por lo tanto, las cimas y laderas norte posiblemente provean al venado con cobertura termal de protección, con alimento y agua durante la época seca.

El riesgo a la depredación debe ser otro factor que contribuye a que los venados prefieran durante todo el año el bosque caducifolio. Se ha estimado que la presión de depredación por el puma, ocelote y coyote, es del 12% de población (López-González et al. 1997). Además, estos depredadores, junto con el jaguar y cazadores de las poblaciones

humanas aledañas, usan los arroyos (donde se establece el bosque subperennifolio) como rutas en sus recorridos de búsqueda (Núñez y Miller 1997). Por lo tanto, para el venado forrajear en el bosque subperennifolio representa un sitio de alto riesgo. En este sentido, se considera que la variación en el tamaño de las manada como una estrategia antidepredatoria (Hirth 1977, Nelson y Mech 1981). En el área de estudio, el venado no forma manadas grandes sino que es más común observar a venados solitarios y a hembras con sus crías (Mandujano y Gallina 1996). Esto es muy importante ya que los cervatillos durante la época de lluvias son muy susceptibles a la depredación (Cook et al. 1971, Carrol y Brown 1977), en particular por el ocelote en el área de estudio (López-González et al. 1997). Esto sugiere que en Chamela, similar a otros sitios (Nelson y Mech 1981, Sih 1993), la probabilidad de depredación influye en el uso y preferencia del hábitat por el venado.

AGRADECIMIENTOS

Le agradecemos a S. H. Bullock y A. Chemás sus sugerencias al proyecto inicial. También agradecemos a L. E. Martínez-Romero, R. E. Sánchez-Mantilla, D. Valenzuela, G. Zavala, y G. González su ayuda para en algunos de los muestreos. La siguientes personas colaboraron en la identificación de ejemplares en el herbario: F. Chiang (todos los grupos), M. Sousa (Leguminosae), O. Tellez (Leguminosae) y J. L. Villaseñor (Compositae). Las siguientes personas ayudaron en el análisis bromatológico: L. Barrientos-Ramírez, M. Barrientos-Ramos, M. Castellanos, G. López-Ortiz, L. Villarino y M. Torres. Apreciamos los comentarios de R. Putman a un manuscrito inicial de la sección sobre la descripción de la vegetación, y a J. Laundre sobre la sección del uso del hábitat. El presente estudio recibió apoyo de CONACYT (P220CC0R-892154, P020CCOR-903703 y 0327N9107) y SEP (DGICSA-902467). Además, de becas para SM, GA GSR. La Estación de Biología Chamela de la UNAM brindó todas las facili-

dades y días de apoyo para la realización del estudio.

LITERATURA CITADA

- A.O.A.C. 1975. Official methods of analysis of the Association of Official Analytical Chemists. 12th ed. Washington, D.C.
- Arceo, G. 1999. Hábitos alimentarios del venado cola blanca en un bosque tropical caducifolio de Jalisco. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Belovsky, G. E. 1981. Food plant selection by a generalist herbivore: the moose. *Ecology* 62:1020-1030.
- Belovsky, G. E. y O. J. Schmitz. 1994. Plant defenses and optimal foraging by mammalian herbivores. *J. Mamm.* 75:816-832.
- Blair, R. M. y L. E. Brunnet. 1980. Seasonal browse selection by deer in a southern pine-hard-wood habitat. *J. Wildl. Manage.* 44:79-88.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in south coastal region of Mexico. *Arch. Metereol. Geoph. and Bioclim.* 36:297-316.
- Bullock, S. H. y J. A. Solis-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22:22-35.
- Burnham, K. P., D. R. Anderson y J. L. Laake. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildl. Monogr.* 72:1-202.
- Byers, C. R., R. K. Steinhorst y P. R. Krusman. 1984. Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. *J. Wildl. Manage.* 48:1050-1052.
- Carroll, B. K. y D. L. Brown. 1977. Factors affecting neonatal fawn survival in southern-central Texas. *J. Wildl. Manage.* 41:63-69.
- Coley, P. D. 1983. Intraspecific variation in herbivory on two tropical tree species. *Ecology* 64: 420-433.
- Cook, R. S., M. White, D. O. Trainer y W. C. Glazener. 1971. Mortality of young white-tailed deer fawns in south Texas. *J. Wildl. Manage.* 35:47-56.
- Ford, W. M., A. S. Johnson y P. E. Hale. 1994. Nutritional quality of deer browse in southern Appalachian clearcuts and mature forests. *Forst. Ecol. Manage.* 67:149-157.
- French, C. E., L. C. McEwen, N. D. Magruder, R. H. Ingram y R. W. Swift. 1956. Nutrient requirements for growth and antler development in the white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 20:221-232.
- Galicia, L. 1992. Influencia de la variabilidad de la forma de la pendiente en las propiedades físicas del suelo y su capacidad de retención de agua, en una cuenca tropical estacional. Tesis Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Gallina, S. 1994. Uso del hábitat por el venado cola blanca en la reserva de la biosfera La Michilia, México. Pp. 299-314, in Ch. Vaughan and M. A. Rodríguez (eds.) *Ecología y Manejo del Venado Cola Blanca en México y Costa Rica*. EUNA, Heredia, Costa Rica.
- García-Oliva, F., E. Ezcurra y L. Galicia. 1991. Pattern of rainfall distribution in the central Pacific coast of Mexico. *Geog. Ann.* 73:179-186.
- González, M. G. 1992. Importancia ecológica del rocío en la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco. Tesis Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Hanley, T. A. 1982. The nutritional basis for food selection by ungulates. *J. Range. Manage.* 28:298-300.
- Hanley, T. A. 1997. A nutritional view of understanding and complexity in the problem of diet selection by deer (Cervidae). *Oikos* 79:209-218.
- Henke, S. E., S. Demarais y J. A. Pfister. 1988. Digestive capacity and diets of white-tailed deer and exotic ruminants. *J. Wildl. Manage.* 52:595-598.
- Hirth, D. H. 1977. Social behavior of white-

- tailed deer in relation to habitat. *Wildl. Monog.* 53:1-55.
- Irby, L. R. y J. Calvopiña. 1994. Uso de hábitat por el venado cola blanca reintroducido en la península de Nicoya, Costa Rica. Pp. 333-347, in Ch. Vaughan and M. A. Rodríguez (eds.) *Ecología y Manejo del Venado Cola Blanca en México y Costa Rica*. EUNA, Heredia, Costa Rica.
- Janzen, D. H. y P. G. Waterman. 1984. A seasonal census of phenolics, fibre and alkaloids in foliage of forest trees in Costa Rica: Some factors influencing their distribution and relation to host selection by Sphingidae and Saturniidae. *Biological Journal of the Linnean Society* 21: 439-454.
- Lacá, E. A. y M. W. Demment. 1991. Herbivory: the dilemma of foraging in a spatially heterogeneous food environment. Pp. 29-44, in R. T. Palo and C. T. Robbins (eds.), *Plant Defenses Against Mammalian Herbivory*. CRC Press, Inc. London.
- Lesli-Harti, F. y F. H. Johnstone. 1989. *Análisis moderno de los alimentos*. Editorial Acribia. Zaragoza, España.
- Leslie, D. M., E. E. Starkey y M. Vavra. 1984. Elk and deer diets in old-growth forests in western Washington. *J. Wildl. Manage.* 48:762-775.
- López-González, C., M. G. Hidalgo-Mihart y A. González-Romero. 1997. White-tailed deer predation by mammalian carnivores in tropical dry forests of western Mexico. *Proc. Western States & Provinces Deer and Elk Workshop*. Rio Rico, AZ.
- Lott, E.J., S. H. Bullock y J. A. Solís-Magallanes, J. A. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in coastal Jalisco. *Biotropica* 19:228-235.
- Lundberg, P. y M. Aström. 1990. Low nutritive quality as a defense against optimally foraging herbivores. *Am. Nat.* 135:547-562.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1993. Estimaciones de la densidad del venado cola blanca basadas en conteos en transectos en un bosque tropical de Jalisco. *Acta Zool. Mex. (n. s.)* 56:1-37.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1995a. Comparison of deer censusing methods in tropical dry forest. *Wildl. Soc. Bull.* 23:180-186.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1995b. Disponibilidad de agua para el venado cola blanca en un bosque tropical caducifolio de México. *Vida Silvestre Neotropical* 4:107-118.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1996. Size and composition of white-tailed deer groups in a tropical dry forest in Mexico. *Ethol. Ecol. & Evol.* 8:255-263.
- Mandujano, S. y L. E. Martínez-Romero. 1997. Fruit fall caused by chachalacas (*Ortalis poliocephala*) on red mombin trees (*Spondias purpurea*): impact on terrestrial fruit consumers, especially the white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *Stud. Neotrop. Fauna & Environm.* 32: in press.
- Mandujano, S., S. Gallina y S. H. Bullock. 1994. Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical deciduous forest in Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 42:105-112.
- Martínez-Romero, L. E. y S. Mandujano. 1995. Hábitos alimentarios del pecarí de collar (*Pecari tajacu*) en un bosque tropical de Jalisco. *Acta. Zool. Mex. (n. s.)* 70:1-30.
- Martínez-Yrizar, A., J. Sarukhán, A. Pérez-Jiménez, E. Rincón, J. M. Mass, J. A. Solís-Magallanes y L. Cervantes. 1992. Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 8:87-96.
- Mattson, W. J., Jr. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann. Rev. Ecol. and Sys.* 11:119-161.
- McCaffery, K. R., J. Tranetzki y J. Piechura. 1974. Summer foods of deer in northern Wisconsin. *J. Wildl. Manage.* 38:215-219.

- Milton, K. 1979. Factors influencing leaf choice by howler monkeys: a test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. *Am. Nat.* 114:362-378.
- Mohr, C. O. y W. A. Stumpf. 1966. Comparison of methods for calculating areas of animal activity. *J. Wildl. Manage.* 29:44-52.
- Nelson, M. E. y L. D. Mech. 1981. Deer social organization and wolf predation in northeastern Minnesota. *Wildl. Monogr.* 77:1-53.
- Owen-Smith, N. 1990. Demography of a large herbivore, the greater kudu *Tragelaphus strepsiceros*, in relation to rainfall. *J. Anim. Ecol.* 59:893-913.
- Prudhomme, T. I. 1983. Carbon allocation to antiherbivore compounds in a deciduous and evergreen subarctic shrub species. *Oikos* 40: 344-356.
- Rogers, L. L., J. J. Mooty y D. Dawson. 1981. Foods of white-tailed deer in the Upper Great Lakes region: a review. USDA Forest Service, General Technical Report NC-65, 24pp.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México, D. F.
- Sánchez-Rojas, G., S. Gallina y S. Mandujano. 1997. Área de actividad y uso del hábitat de dos venados cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical caducifolio de la costa de Jalisco, México. *Acta Zool. Mex.* (n. s.) 72:39-54.
- Short, H. L. 1963. Rumens fermentations and energy relationships in white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 27:184-195.
- Short, H. L., R. M. Blair y C. A. Segelquis. 1974. Fiber composition and forage digestibility by small ruminants. *J. Wildl. Manage.* 38:197-209.
- Sih, A. 1993. Effects of ecological interactions on forager diets: competition, predation risk, parasitism and prey behaviour. Pp. 182-211, in R. N. Hughes (ed.) *Diet Selection: an Interdisciplinary Approach to Foraging Behaviour*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Silva-Villalobos, G. 1996. Valor nutricional de la vegetación en el hábitat del venado cola blanca en el bosque tropical de Chamela, Jalisco. Tesis Licenciatura, Universidad de Guadalajara, Jalisco, México.
- Skinner, W. R. y E. S. Telfer. 1974. Spring, summer, and fall foods of deer in New Brunswick. *J. Wildl. Manage.* 38:210-214.
- Sokal, R. R., y F. J. Rohlf. 1995. *Biometry*. W. H. Freeman & Co., San Francisco, CA.
- Thompson, C. B., J. B. Holter, H. H. Hayes, H. Silver y W. E. Urban, Jr. 1973. Nutrition of white-tailed deer. 1. Energy requirements of fawns. *J. Wildl. Manage.* 37:301-311.
- Ullrey, D. E., W. G. Youatt, H. E. Johnson, L. D. Fay y B. L. Bradley. 1967. Protein requirement of white-tailed deer fawns. *J. Wildl. Manage.* 31:679-685.
- Vangilder, L. D., O. Torgerson y W. R. Porath. 1982. Factors influencing diet selection by white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 46:711-718.
- Van Soest, P. J. 1982. *Nutritional Ecology of the Ruminant*. O & B Books, Inc., Corvallis, Or.
- Weckerly, F. W. 1994. Selective feeding by black-tailed deer: forage quality or abundance. *J. Mamm.* 75:905-913.
- Westoby, M. 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *Am. Nat.* 108:290-304.
- Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Second Edition. Prentice Hall Inc. Englewood Cliffs, NJ.

FOOD HABITS OF WHITE-TAILED DEER IN A MEXICAN TROPICAL FOREST

7

G. Arceo¹, S. Mandujano¹, S. Gallina¹ and L. A. Perez-Jimenez²

¹Departamento de Ecología y Comportamiento Animal, Instituto de Ecología A. C., Apartado Postal 63, Xalapa 91000, Veracruz, Mexico.

²Estacion de Biología Chamela, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-233, México, D. F.

Abstract: The purpose of this study was to know seasonal variation in the white-tailed deer diet in the Chamela tropical forest on Jalisco, Mexico's Pacific Coast. From August 1993 to May 1994, fresh deer pellet-groups were collected for microhistological analysis of plant epidermis. They were analyzed according to three periods: rainy (July to October), transitional (November to December), and dry seasons (January to June). Direct observation of free-feeding deer complemented this analysis. We found that deer consumed an annual diet that covered 178 species from 30 families. Throughout the year, the most important being Euphorbiaceae, Leguminosae, and Convolvulaceae; Malvaceae during the rainy and transitional seasons, and Anacardiaceae during the dry season. Using the microhistological fecal analysis method, we found that the deer selected 41, 65, and 61 species during the rainy, transitional and dry seasons, respectively. But on average, only seven species represented 50% of the seasonal diet; *Acalypha langiana*, *Cardiospermum halicacabum*, *Coursetia caribaea*, *Croton* sp., *Abutilon* sp., *Spondias purpurea*, and *Ayenia micrata* were the more important species. From rainy to dry season, the richness and diversity of the diet increase, and botanical composition also changed. Leaves and twigs were the most important plant parts in the annual diet, but in the dry season fruits and flowers constituted 30% of the diet. Shrubs and vines were the most important life forms in the diet throughout the year, and trees in the dry season. Perennial plants with deciduous leaves made up the highest proportion food throughout the year. Plant species from tropical deciduous forest constituted a higher percentage of the diet than those found in tropical semievergreen forest, especially during the dry season.

White-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) is classified among those ruminants that select very nutritious plants high in cellular contents that ferment rapidly and are easily digested (Short 1963, Henke et al. 1988, Hanley 1997). This explains why the white-tailed deer prefers young leaves, twigs, and saplings, using specific vegetational communities and seral states to obtain food (v.gr. Vangilder et al. 1982, Leslie et al. 1984, Ford et al. 1994). This factor has been long-studied in temperate and semiarid habitats of the United States (v.gr., Skinner and Telfer 1974, McCaffery et al. 1974, Blair and Brunnet 1980, Rogers et al. 1981, Leslie et al. 1984), and Mexico (Gallina et al. 1981, Clemente 1984, Quintanilla 1989, Gallina 1993, Martinez et al. 1997). However, very few studies exist on the food habits of white-tailed deer in tropical forest habitats (Brox and Andressen 1970, Branan et al. 1985, Grando 1989, DiMare 1994).

In the Pacific Coast region of the state of Jalisco, Mexico, mean population density of white-tailed deer is 12/km² (Mandujano and Gallina 1993, 1995a). In this region both the

precipitation pattern and topographic and soil conditions (Bullock 1986, Garcia-Oliva et al. 1991) cause tropical deciduous forest to dominate on the hills, while tropical semievergreen forest dominates in riparian sites. These vegetation communities are different in floristic composition (Lott et al. 1987), phenology (Bullock and Solis-Magallanes 1990), biomass (Martinez-Yrizar et al. 1992). As a consequence, deer face spatial and temporal variation in the availability of food, water, and cover (Silva-Villalobos 1996, Mandujano and Gallina 1995b). The objectives of this study were to determine the botanical composition of the deer's diet and its seasonal variation. This information is important for species management and enables us to understand the habitat use of this ungulate in the study area (Sanchez-Rojas et al. 1997). In particular, because during the dry season the tropical semievergreen forest plants understory has a greater biomass than that of tropical deciduous forest, we expect deer to prefer the former as a foraging area or "dry-season yard" during this period.

We extend our thanks for field help to R. E. Sanchez-Mantilla and L. E. Martinez-Romero. The following people collaborated in the identification of herbarium samples: F. Chiang (all groups), M. Sousa (Leguminosae), O. Tellez (Leguminosae) and J. L. Villaseñor (Compositae). This study received support from projects sponsored by CONACYT (P220CC0R-892154, P020CCOR-903703 and 0327N9107) and SEP (DGICSA-902467) as well as grants for GA and SM. The UNAM's Chamela Biological Station provided all the facilities necessary for this study to be conducted.

STUDY AREA

This study was conducted at the Chamela Biological Station, operated by the Universidad Nacional Autónoma de México. The station is located on Jalisco, Mexico's southwest coast. It covers 3,600 ha and has elevations from 30 to 500 m; the region is characterized by irregular topography. Mean annual temperature is 25 °C, May through September being the hottest months. The maximum and minimum temperatures registered during the study period were 29-32 °C and 15-23 °C, respectively. Mean annual precipitation is 748 mm (SD = 119), with 80% of the rain falling between July and October. Rainfall occurs from July-November; the dry season is from December-June (Bullock 1986). Based on vegetation phenology, we considered the rainy season during this study to run from July to October, the transitional season from November to December, and the dry season from January to June.

The dominant vegetation is tropical deciduous forest (TDF) located on hilly terrain with thin soils and low water retention. Many tree and shrub species lose their leaves during the dry season; in the rainy season, annual herbs are common. Forest height varies between 4 and 15 m and has a well-developed understory (Lott et al. 1987). Some of the most common trees are botoncillo (*Cordia alliodora* [Ruiz & Pav.] Oken), vara blanca (*Lonchocarpus lanceolatus* Benth.), and iguanero (*Caesalpinia eriostachys*

Benth.). The station also has tropical semievergreen forest (TSF), ranging from 10-25 m in height. This type of forest is found along the major streams and in protected places in deep soil with high water retention (Lott et al. 1987). Compared with those found in TDF, a lower percentage of TSF tree species lose their leaves during the dry season. The most common trees in this type of forest are culebro (*Astronium graveolens* Jacq.), mojote (*Brosimum alicastrum* Sw.), and tempisque (*Sideroxylon capiri* A. DC.). Fieldwork was restricted to the 500 ha of the station reserved for research. Over 75% of this area is TDF, the rest being TSF.

METHODS

Laboratory Analysis.-- We collected 243 fresh pellet groups between August 1993 and May 1994. To determine botanical composition, we used microhistological fecal analysis (Sparks and Malecheck 1968) and complemented findings with direct observation of free-feeding deer. We modified the original microhistological technique because cloral hydrate, needed to clarify and mount samples, is a prohibited substance in Mexico. We therefore substituted it for a modified technique (Quintanilla 1989). This modification consists of placing the sample in sodium hydroxide at 5% and boiling it for 5 min, rinsing it in distilled water, and adding sodium hypochlorite until total discoloration is achieved. Then, the sample is rinsed in distilled water and placed in alcohol solutions at 30%, 50%, 80%, 90% and absolute for 20 min until its total dehydration. Before placing samples in Canadian balsam, plants tissue is clarified with xilol solution.

To identify and quantify plants species in the diet, we mixed 5 preparations per season (rainy, transitional, and dry) and analyzed 20 microscopic fields for each preparation (Sparks and Malecheck 1968). Counts were made at 100 magnifications. Each observation field represented the sample unit, and we counted 100 fields per season. We converted the frequency of plant fragments to density using the Fracker-Brischle table. The results appear as percentages of epidermal

fragments for species of each family in the diet.

Data Analysis.— We calculated richness and diversity of the families and species present in the seasonal diet. Diversity was estimated as Shannon-Wiener (H') (Ludwig and Reynolds 1988). We compared H' diversity indices between seasons using the t -Student test (Zar 1984). Similarity in botanical composition between seasons was calculated using the Bray-Curtis dissimilarity index (Ludwig and Reynolds 1988). This index was estimated using both the number of plant species in each family and the percentage of plant fragments from each species. Heterogeneity analyses were performed to compare the frequency of plant species of each family among seasons (Sokal and Rohlf 1995).

Plant fragments were classified as vegetative (leaves and branches) and reproductive parts (flowers and fruits). The species were also classified by life form (tree, shrub, herb, vine, and grass), biological cycle (perennial and annual), leaf persistence (deciduous and evergreen), and vegetation community (TDF, TSF, or both). Heterogeneity analyses were performed to compare the frequencies of plant fragments from each category among seasons.

RESULTS

Family Level.— A total of 30 families made up the diet (Table 1). Considering both the number of species and the percentage of epidermal fragments for each species, the best-represented throughout the year were Leguminosae, Euphorbiaceae, Convolvulaceae, and Sapindaceae. Malvaceae was important during the rainy and transitional seasons, and Anacardiaceae during the dry season. These 6 families represented 83%, 78% and 53%, of the diet in the rainy, transitional, and dry seasons, respectively. Furthermore, direct observations of feeding revealed the importance of Amaranthaceae and Bignoniaceae.

Both the richness and diversity of families increased from the rainy to dry

season (Fig. 1). Significant differences were found in the Shannon diversity index between seasons (t -Student test, $P < 0.05$). The similarity of families, based on number of species, was 60% and homogeneous among seasons ($\chi^2 18.5$, $df = 38$, $P = 0.99$). In contrast, the epidermal fragment percentage for the species in each family was less similar (32%) and heterogeneous among seasons ($\chi^2 = 93.6$, $df = 38$, $P = 0.001$).

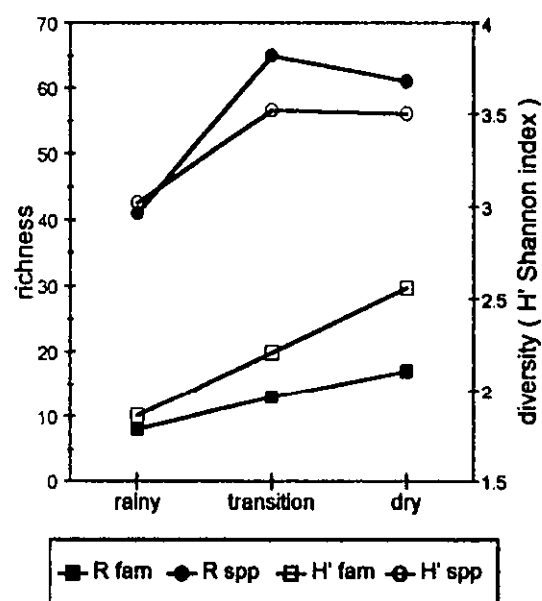


Fig. 1. Richness (R) and diversity (H' Shannon-Wiener index) of the families and plant species in the diet of white-tailed deer during the rainy, transition and dry seasons in a tropical deciduous forest.

Species Level.— A total of 178 plant species form the annual diet; of these, 128 were determined using micrhistological fecal analyses (Table 2). On average throughout the year, 90% of the total species had less than 5% epidermal fragments in the diet (Fig. 2). During the rainy season, deer consumed a total of 41 species, but only 5 (*Acalypha langiana*, *Cardiospermum halicacabum*, *Coursetia caribaea*, and 1 undetermined Convolvulaceae and Leguminosae species)

Table 1. Number of species (spp) and percentage of epidermis fragments (%) of the families plants in the diet of the white-tailed deer during the rainy (July to October), transition (November to December) and dry (January to June) seasons in the tropical forest of Chamela, Jalisco, Mexico.

family	season					
	rainy		transition		dry	
	spp	%	spp	%	spp	%
Acanthaceae *						
Amaranthaceae	0	0	3	1	2	1
Anacardiaceae	0	0	0	0	1	13
Bignoniaceae	0	0	0	0	1	3
Bombacaceae	0	0	0	0	1	1
Burseraceae *						
Capparidaceae *						
Compositae	0	0	1	1	0	0
Connaraceae	1	1	1	1	1	5
Convolvulaceae	6	17	4	15	5	11
Euphorbiaceae	3	29	10	30	5	4
Graminae	0	0	1	1	1	1
Leguminosae	7	22	8	9	5	6
Malphiaceae *						
Malvaceae	5	3	10	15	2	2
Moraceae	0	0	0	0	1	1
Nyctaginaceae	0	0	1	1	0	0
Oleaceae	1	1	0	0	1	1
Oxalidaceae *						
Polygonaceae *						
Portulacaceae *						
Sapindaceae	4	11	4	10	4	17
Sapotaceae	0	0	0	0	1	1
Scrophulariaceae *						
Sterculiaceae	1	1	1	5	1	3
Rubiaceae *						
Therophrasteceae	0	0	0	0	1	2
Tiliaceae	0	0	1	1	0	0
Verbenaceae	0	0	3	1	1	1
Violaceae *						
undeterminate	8	15	7	9	10	27

* Families identified only with the direct observation of free feeding deers method.

constituted 57% of the diet (Table 2). During the transitional season, deer consumed 65 species, but 49% of the diet included only 6 (*Acalypha langiana*, *Croton* sp., *Abutilon* sp., *Ayenia micranta*, and 1 undetermined Convolvulaceae and Leguminosae species). In the dry season 61 species were detected in the diet, but 3 species (1 undetermined Amaranthaceae, *Spondias purpurea* and *Cardiospermum halicacabum*) up 33%.

Both the richness and diversity of species increased with the transition from the rainy to dry season (Fig. 1). Significant differences were found in the Shannon diversity index among seasons (f-

Student test, $P < 0.05$). Similarity in species fragment percentage was 30% and homogeneous among seasons ($\chi^2 = 15.84$, $df = 38$, $P > 0.05$).

Miscellaneous Analyses.-- Vegetative parts (leaves and branches) represented the greatest percentage of the diet during the rainy and transitional seasons; however, in the dry season reproductive parts (flowers and fruits) increased significantly to 30% of the diet (Table 3, $\chi^2 = 13.9$, $df = 2$, $P = 0.001$). The most important fruits were *Spondias purpurea*, *Opuntia excelsa* and an undetermined leguminose. Shrubs (principally

Euphorbiaceae) and vine (Convolvulaceae) species were the more important life form throughout the year; in the dry season trees also were important. Life form was significantly different among seasons (Table 3, $\chi^2 = 49.9$, $df = 9$, $P = 0.001$). Perennial species were the life cycle form that provided the highest percentage of the diet throughout the year. Annual species increased during the transitional season, decreasing in the dry season (Table 3, $\chi^2 = 12.5$, $df = 2$, $P = 0.002$). Deciduous leaf species had the highest values in the diet throughout the year, although the consumption of evergreen leaf species increased in the dry season. Deciduous and evergreen species represented a similar proportion among seasons (Table 3, $\chi^2 = 4.1$, $df = 2$, $P = 0.13$). TDF species made up the greatest percentage of the annual diet; in the dry season deer consumed more TSF species (Table 3, $\chi^2 = 16.4$, $df = 4$, $P = 0.002$).

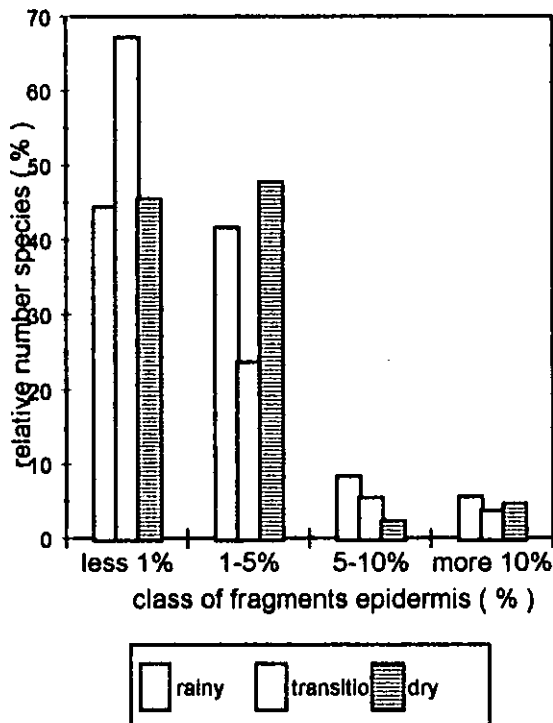


Fig. 2. Percentage of the number of species plants in the different categories consumed by the white-tailed deer in a Mexican tropical forest.

DISCUSSION

During the study period, the white-tailed deer selected 178 species from 30 families; however, only 8 species from 6 families played a major dietary role. This same alimentary pattern has been found in other studies of this species. For example, in a Mexican temperate forest, Gallina et al. (1981) identified 135 species from 41 families; however, only 7 species from 5 families represented 50% of the annual diet. In the semiarid shrubland of northeastern Mexico, Martinez et al. (1997) found 38 species in the white-tailed deer diet, but only 3 constituted over 50% of the annual diet.

In the study area, Leguminosae, Euphorbiaceae, Convolvulaceae, Sapindaceae, Malvaceae, and Anacardiaceae were the most important families in the white-tailed deer diet. Some of these families have also been reported as important in semiarid (Quintanilla 1989, Martinez et al. 1997) and tropical habitats (Hernandez 1974, Granado 1989, Mandujano and Rico-Gray 1991). Species from the Leguminosae and Euphorbiaceae families were the most important in the diet. In the area, these families represented 15% and 9% of total species (Lott 1985) and had high biomass in the understory (S. Mandujano, unpublished data). Specifically, the *Acalypha* genus (Euphorbiaceae) represented 25% of the deer diet from July to December. These species are shrubs that lose their leaves during the dry season and have high biomass in the understory; they are found principally in TDF. Deer preferred the *Ipomoea* genus (Convolvulaceae) throughout the year. The species of this genus, the most diverse in the study area (Lott 1985), are fast-growing vines that tend to flower during the rainy and transitional seasons. They are found in disturbed forest sites or riparian zones (Chemas 1995) and have low biomass.

Flowers and fruits were important sources of nutrition during the dry season; this has been observed in other studies as well. In a tropical forest in Venezuela, Granado (1989) found that fruits contributed to 49% of the white-tailed deer diet during the dry season. In a tropical rain forest located in Surinam,

Table 2. Species in the seasonal diet of the white-tailed deer in the tropical deciduous forest of Chamela, Jalisco, Mexico.

species	fam	season		
		rainy	transition	dry
<i>Dicliptera resupinata</i> *	ACA			
<i>Elytraria imbricata</i> *	ACA			
<i>Froehlichia interrupta</i> *	AMA			
<i>Iresine pacifica</i>	AMA	0	0.3	0
4 spp. undetermined	AMA	0	0.6	8.5
7 spp. undetermined*	AMA			
<i>Astronium graveolens</i> *	ANA			
<i>Spondias purpurea</i>	ANA	0	0	13.1
1 sp. undetermined	BIG	0	0	2.6
10 spp. undetermined*	BIG			
<i>Ceiba</i> sp.	BOM	0	0	0.3
<i>Bursera heterostes</i> *	BUR			
<i>Capparis</i> sp.*	CAP			
<i>Cleome viscosa</i> *	CAP			
<i>Zinnia maritima</i>	COM	0	0.3	0
2 spp. undetermined*	COM			
<i>Rourea glabra</i>	CON	0.6	0.3	4.8
<i>Ipomoea ampullacea</i>	CONV	0	0	2.0
<i>Ipomoea hederifolia</i> *	CONV			
<i>Ipomoea quamoclit</i>	CONV	0.3	0	0
<i>Ipomoea trifida</i>	CONV	0.3	2.2	0
<i>Ipomoea</i> sp.	CONV	0.6	0.8	0.3
<i>Ipomoea</i> sp.	CONV	0.9	0.5	2.0
2 spp. undetermined	CONV	15.3	11.3	6.3
2 spp. undetermined*	CONV			
<i>Acalypha langiana</i>	EUP	23.4	14.8	1.6
<i>Acalypha microphylla</i> *	EUP			
<i>Acalypha shiedeana</i>	EUP	0	1.6	0.6
<i>Acalypha</i> sp.	EUP	1.2	2.8	0.6
<i>Acalypha</i> sp.	EUP	0	2.2	0
<i>Acalypha</i> sp.	EUP	0	0.5	0.3
<i>Acalypha</i> sp.	EUP	0	0.5	0
<i>Acalypha</i> sp.	EUP	0	0.3	0
<i>Acalypha</i> sp.	EUP	4.4	6.5	0.6
<i>Croton</i> sp.	EUP			
<i>Croton</i> 2 spp.*	EUP	0	0.8	0
2 spp. undetermined	EUP			
1 sp. undetermined*	GRA	0	0.5	1.0
1 sp. undetermined	LEG	0	0.5	0.6
<i>Apoplanesia paniculata</i>	LEG	0	0	0.6
<i>Brongniartia</i> sp. nov.	LEG	0	0	0.3
<i>Caesalpinia coriaria</i>	LEG	5.8	0	0
<i>Coursetia caribaea</i>	LEG	0	0.5	0
<i>Crotalaria</i> sp.	LEG	2.5	0	0
<i>Desmodium procumbens</i>	LEG			
<i>Desmodium tortuosum</i> *	LEG	0	0.5	0
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	LEG			
<i>Lysiloma microphylla</i> *	LEG			
<i>Mimosa velloziana</i> *	LEG			
<i>Piptadenia constricta</i> *	LEG			
<i>Senna holwayiana</i> *	LEG			
<i>Senna pallida</i> *	LEG			

Table 2. Continue.

<i>Sesbania herbacea</i> *	LEG		0.8	0
<i>Tephrosia leiocarpa</i>	LEG	3.8	0.3	0
<i>Zapoteca formosa</i> sub. <i>rosei</i>	LEG	1.2	5.8	4.6
3 spp. undetermine	LEG	9.0		
1 sp. undetermine*	MALP		0.3	0
<i>Abutilon mcvaughii</i>	MAL	0.3	6.2	1.3
<i>Abutilon</i> sp.	MAL	0.3	1.9	1.0
<i>Abutilon</i> sp.	MAL	2.1	0.5	0
<i>Briquetia spicata</i>	MAL	0	1.4	0
<i>Malvastrum coromandelianum</i>	MAL	0.3	2.2	0
<i>Sida glabra</i>	MAL	0	2.4	0
4 spp. undetermine	MAL	0.6	0	1.0
<i>Brosimum alicastrum</i>	MOR	0		
<i>Ficus</i> sp.*	MOR		0.3	0
<i>Pisonia aculeata</i>	NYC	0	0	0.6
<i>Ximения pubescens</i>	OLA	0.3		
1 sp. undetermine*	OLA			
<i>Oxalis</i> sp.*	OXA			
2 spp. undetermine*	POL			
<i>Talinum paniculatum</i> *	POR			
<i>Talinum triangulare</i> *	POR	6.6	4.0	12.1
1 sp. undetermine*	RUB	1.5	2.6	3.3
<i>Cardiospermum halicacabum</i>	SAP	1.5	0.8	1.0
<i>Thouinia paucidentata</i>	SAP	1.5	2.6	0.3
<i>Serjania brachycarpa</i>	SAP	0	0	0.3
1 sp. undetermine	SAP			
<i>Sideroxylon</i> sp.	SAPO			
<i>Sideroxylon</i> sp.*	SAPO	1.2	4.9	2.6
<i>Russelia tenuis</i> *	SCR			
<i>Ayenia micranta</i>	STE	0	0	1.6
<i>Byttneria aculeata</i> *	STE			
<i>Byttneria aculeata</i> *	THE	0	0.5	0
<i>Jacquinia pungans</i>	TIL	0	0.3	0.6
<i>Heliocarpus pallidus</i>	TIL	0	0.3	0
<i>Citharexylum affine</i>	VER	0	0.5	0
<i>Priva lappulaceae</i>	VER	0	0.3	0
1 sp. undetermine	VER			
1 sp. undetermine*	VIO			
<i>Hybanthus</i> sp.*	unk	14.6	12.6	
23 spp. undetermine	unk			
17 spp. undetermine*				

* Species plants registered using the direct observation of free feeding animals.

Family abbreviations: Acanthaceae (ACA), Amaranthaceae (AMA), Anacardiaceae (ANA), Bignoniaceae (BIG), Bombacaceae (BOM), Burseraceae (BUR), Capparidaceae (CAP), Compositae (COM), Connaraceae (CON), Convolvulaceae (CONV), Euphorbiaceae (EUP), Graminae (GRA), Leguminosae (LEG), Malvaceae (MAL), Malphigiaceae (MALP), Moraceae (MOR), Nyctaginaceae (NYC), Olacaceae (OLA), Oxalidaceae (OXA), Polygonaceae (POL), Portulacaceae (POR), Rubiaceae (RUB), Sapindaceae (SAP), Sapotaceae (SAPO), Scrophulariaceae (SCR), Sterculiaceae (STE), Therophrasteceae (THE), Tillaceae (TIL), Verbenaceae (VER), Violaceae (VIO) and unkonw (unk).

Branan et al. (1985) found that white-tailed deer consumed a diet that included 29% flowers, seeds, and fruits. In a temperate habitat, deer consume more nutritious fruits and flowers throughout the year (Ford et al. 1993, DiMare 1994, Johnson et al. 1995). In our study area, the high percentage of flowers

and fruits in the deer diet during the dry period relates to a seasonal high in flowering and fructification (Bullock and Solis-Magallanes 1990), to the low quantity and nutritional value of plant biomass, and to reduced water availability (Mandujano and Gallina 1995b). In contrast to results from other studies, in which

deer consumed a high percentage of fruits during the summer (Skinner and Telfer 1974), in the study area deer did not consume fruits during the rainy season despite the high availability of this resource (Bullock and Solis-Magallanes 1990). The high biomass and nutritional value of vegetative parts of the species make them a resource easy for deer to find and consume.

Table 3. Percentage (%) and preference (IP) of the different category of the plant species in the diet of the white-tailed deer during the rainy, transition and dry season in the tropical forest of Chamela, Jalisco, Mexico.

category	season		
	rainy	trans	dry
Parts			
vegetative	86	89	70
reproductive	14	11	30
life form			
tree	5	18	38
shrub	50	39	29
herb	10	18	4
vine	35	21	25
grass	0	4	4
life cycle			
perennial	87	78	95
annual	13	22	5
leaves persistence			
evergreen	6	8	14
deciduous	94	92	86
forest type¹			
TDF	57	67	58
TSF	5	7	19
both	38	26	23

¹ tropical deciduous forest (TDF) and tropical semievergreen forest (TSF)

During the rainy season, deer prefer the shrub and vine species with deciduous leaves that are found in TDF which offer greater richness and a higher content of crude proteins and NFE and a lower percentage of crude fiber to those species found in TSF (Silva-Villalobos 1996). During the growth period, young and adult plants register a higher amount of nitrogenous compounds, greater digestibility, and lower amounts of

fiber and lignin (Short et al. 1974, Blair et al. 1977, Mattson 1980). As a consequence, during this period the protein:fiber ratio, an important factor in herbivore plant selection (Milton 1979), is higher in TDF than in TSF plants. Thus, TDF offers deer plants high in quantity and quality.

During the dry season, deer prefer TDF species despite the limited availability of these plants. Our initial assumption was that deer would prefer TSF as a foraging area or "dry-season yard," because TSF provides greater biomass and richness than TDF. However, this was not the case. The aggregation patterns of large herbivores are often influenced simultaneously by changes in forage quality and spatial variations in forage quality or productivity (Fryxell 1991). The only association noted in this area during the dry season is between female deer and their fawns; it is common to find solitary individuals (Mandujano and Gallina 1996). Therefore, we suppose that high lignin content in plant cell walls, high concentration of secondary compounds, and high density of low-quality TSF plant parts, seem to play an important role in the low use of TSF by deer. These factors reduce herbivory (Van Soest 1982, Vangilder et al. 1982) and increase search time while reducing bite rate consumption (Spalinger et al. 1988). Another element that explains deer preference for TDF plant species is that despite their low absolute biomass, the relative biomass of the species that deer eat is higher in TDF than in TSF (Mandujano and Gallina 1995b).

The richness, diversity and botanical composition of the diet increased with the transition from rainy to dry season. Models of the optimal foraging theory predict that the range of the diet increases as food becomes more scarce (Stenseth and Hansson 1979, Owen-Smith and Novellie 1982), because when plants become mature, their fiber content and secondary compounds increase (Freeland and Janzen 1974, Short et al. 1974, Milton 1979, Happe et al. 1990). This decreases the palatability of the plants to herbivores (Westoby 1974, Hanley 1982, 1997). Also, in others studies, it has been found that herbivores select plants with a high humidity content during the dry season (Taylor 1968,

Nagy and Knight 1994). It would, therefore, be concluded that the abundance of plants lower in biomass and nutritional value, coupled with the low availability of water during the dry season, explain the foraging pattern of the white-tailed deer in the study area.

MANAGEMENT IMPLICATIONS

The dry season is the most critical period for white-tailed deer in the tropical deciduous forest of Chamela; this is due to the reduced availability of food, water, and cover. The actual population density (10-14 deer/km²) is below carrying capacity (S. Mandujano, unpublished data); therefore, there is no apparent need to provide additional food under normal circumstances. But years with low precipitation result in reduced forage. Studies have shown that during these difficult dry seasons, fruit trees are very important sources of food and water. Therefore, the principal measure for habitat management that we recommend is the conservation of the fruit trees already present as well as planting in places where there are few of these tree species.

LITERATURE CITED

- Blair, R. M., and L. E. Brunnet. 1980. Seasonal browse selection by deer in a southern pine-hard-wood habitat. *J. Wildl. Manage.* 44:79-88.
- Branan, W. V., M. C. M. Werkhoven, and R. L. Marchinton. 1985. Food habits of brocket and white-tailed deer in Surinam. *J. Wildl. Manage.* 49:972-976.
- Brox, P. A., and F. M. Andressen. 1970. Analisis estomacales de venado caramerudo de los llanos venezolanos. *Biol. Soc. Ven. Cien. Nat.* 27:330-353.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in south coastal region of Mexico. *Arch. Meter., Geoph. and Bioclima.* 36:297-316.
- _____, and J. A. Solis-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22:22-35.
- Byers, C. R., R. K. Steinhosrt, and P. R. Krusman. 1984. Clarification of a technique for analysis of utilization-availability data. *J. Wildl. Manage.* 48:1050-1052.
- Clemente, S. F. 1984. Utilizacion de la vegetacion nativa en la alimentacion del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus* Hays) en el estado de Aguascalientes. M.Sc. thesis, Colegio Postgraduados Chapingo. México.
- Chemas, A. 1995. Biología floral y polinización de doce especies de *Ipomoea* (Convolvulaceae) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco. M.Sc. thesis, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- DiMare, M. I. 1994. Hábitos alimentarios del venado cola blanca en la isla San Lucas, Puntarenas, Costa Rica. Pp. 73-90, in Ch. Vaughan and M. A. Rodríguez (eds.) *Ecología y Manejo del Venado Cola Blanca en México y Costa Rica*. EUNA, Heredia, Costa Rica.
- Ford, W. M., A. S. Johnson, and P. E. Hale. 1993. Yellow-poplar flowers in the spring diet of white-tailed deer in the Southern Appalachians. *J. Tenn. Acad. Sci.* 68:56.
- _____, _____, and _____. 1994. Nutritional quality of deer browse in southern Appalachian clearcuts and mature forests. *Forst. Ecol. Manage.* 67:149-157.
- Freeland, W. J., and D. H. Janzen. 1974. Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. *Am. Nat.* 108:269-289.
- Fryxell, J. M. 1991. Foraging quality and aggregation by large herbivores. *Am. Nat.* 138:478-498.
- Gallina, S., E. Maury, and V. Serrano. 1981. Food habits of white-tailed deer. Pp. 135-148, in P. F. Ffolliott and S. Gallina (eds.), *Deer Biology, Habitat Requirements and Management in Western North America*. Instituto de Ecología, A.C., México, D.F.
- García-Oliva, F., E. Ezcurra, and L. Galicia. 1991. Pattern of rainfall distribution in the central Pacific coast of Mexico. *Geog. Ann.* 73:179-186.
- Granado, A. 1989. Dieta del venado caramerudo (*Odocoileus virginianus gymnotis*) en El Socorro, estado Guarico. Bc. thesis, Universidad Central de Venezuela, Caracas, Venezuela.
- Hanley, T. A. 1982. The nutritional basis for food selection by ungulates. *J. Range Manage.* 35:148-151.
- _____. 1997. A nutritional view of understanding and complexity in the problem of diet selection by deer (Cervidae). *Oikos* 79:209-218.
- Happe, P. J., K. J. Jenkins, E. E. Starkey, and S. H. Sharrow. 1990. Nutritional quality and tannin astringency of browse in clear-cuts and old-growth forest. *J. Wildl. Manage.* 54:557-566.
- Henke, S. E., S. Demarais, and J. A. Pfister. 1988. Digestive capacity and diets of white-tailed

- deer and exotic ruminants. *J. Wildl. Manage.* 52:595-598.
- Hernandez, M. A. 1974. Estudio de la fauna silvestre en el area de Chunchucmil, Yucatan. *Bosques y Fauna* 11:35-45.
- Illiuss, A. W., and I. J. Gordon. 1993. Diet selection in mammalian herbivores: constraints and tactics. Pp. 157-181, in R. N. Hughes (ed.) *Diet Selection: an Interdisciplinary Approach to Foraging Behavior*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Johnson, A. S., P. E. Hale, W. M. Ford, J. M. Wentworth, J. R. French, O. F. Anderson, and G. B. Pullen. 1995. White-tailed deer foraging in relation to successional stage, overstory type and management of southern Appalachian forests. *Ame. Midl. Natur.* 133:18-35.
- Leslie, D. M., E. E. Starkey, and M. Vavra. 1984. Elk and deer diets in old-growth forests in western Washington. *J. Wildl. Manage.* 48:762-775.
- Lott, E. J. 1985. Listados floristicos de Mexico: III la estacion de Biologia Chamela, Jalisco. UNAM, Mexico.
- _____, S. H. Bullock, and J. A. Solis-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in Coastal Jalisco. *Biotropica* 19:228-235.
- Ludwig, J.A., and J.F. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology: a Primer on Methods and Computing*. John Wiley & Sons, New York.
- Mandujano, S., and S. Gallina. 1993. Densidad del venado cola blanca basada en conteos en transectos en un bosque tropical de Jalisco. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 56:1-37.
- _____, and _____. 1995a. Comparison of deer censusing methods in a tropical dry forest. *Wildl. Soc. Bull.* 23:180-186.
- _____, and _____. 1995b. Disponibilidad del agua para el venado cola blanca en un bosque tropical caducifolio de México. *Vida Silv. Neotrop.* 4:107-118.
- _____, and _____. 1996. Size and composition of white-tailed deer group in a tropical dry forest in Mexico. *Ethol. Ecol. & Evol.* 8:255-263.
- _____, and L. E. Martinez-Romero. 1997. Fruit fall caused by chachalacas (*Ortalis poliocephala*) on red mombim trees (*Spondias purpurea*): impact on terrestrial fruit consumers, especially the white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *Stud. Neotrop. Fauna and Environ.* 32:1-3.
- _____, and V. Rico-Gray. 1991. Hunting, use, and knowledge of the biology of the white-tailed deer, *Odocoileus virginianus* (Hays), by the maya of central Yucatan, Mexico. *J. Ethnobiol.* 11:175-183.
- _____, S. Gallina, and S. H. Bullock. 1994. Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical dry forest of Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 42:105-112.
- Martinez-Yrizar, A., J. M. Mass, A. Perez-Jimenez, and J. Sarukhan. 1996. Net primary productivity of a tropical deciduous forest on western México. *J. Trop. Ecol.* 12:169-175.
- Martinez, A., V. Molina, F. Gonzalez, J. S. Marroquin, and J. Navar. 1997. Observations of white-tailed deer and cattle diets in Mexico. *J. Range Manage.* 50:253-257.
- Mattson, W. J., Jr. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann. Rev. Ecol. Sys.* 11:119-161.
- McCaffery, K. R., J. Tranetzkí, and J. Piechura. 1974. Summer foods of deer in northern Wisconsin. *J. Wildl. Manage.* 38:215-219.
- Milton, K. 1979. Factors influencing leaf choice by howler monkeys: a test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. *Am. Nat.* 114:362-378.
- Nagy, K. A., and M. H. Knight. 1994. Energy, water, and food use by springbok antelope (*Antidorcas marsupialis*) in the Kalahari desert. *J. Mamm.* 75:860-872.
- Owen-Smith, N., and P. Novellie. 1982. What should a clever ungulate eat? *Am. Nat.* 119:151-178.
- Quintanilla, J. B. 1989. Determinacion de la composicion botanica de la dieta del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus texanus*) en el norte de Nuevo León. Bc. thesis, Universidad Autónoma de Nuevo León. México.
- Rogers, L. L., J. J. Mooty, and D. Dawson. 1981. Foods of white-tailed deer in the Upper Great Lakes region: a review. USDA Forest Service, General Technical Report NC-65, 24pp.
- Sanchez-Rojas, G., S. Gallina, and S. Mandujano. 1997. Areas de actividad y uso del habitat de dos venados cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical de la costa Jalisco, México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 72:39-54.
- Short, H. L. 1963. Rumen fermentations and energy relationships in white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 27:184-195.
- Short, H. L., R. M. Blair, and C. A. Segelquist. 1974. Fiber composition and forage digestibility by small ruminants. *J. Wildl. Manage.* 38:197-209.
- Silva-Villalobos, M. A. 1996. Nutritional value of plants consumed by the white-tailed deer in a tropical forest of Mexico. *Vida Silvestre Neotropical* (in revision).

- Skinner, W. R., and E. S. Telfer. 1974. Spring, summer, and fall foods of deer in New Brunswick. *J. Wildl. Manage.* 38:210-214.
- Sokal, R. R., and Rohlf, F. J. 1995. *Biometry*. W. H. Freeman & Co., San Francisco. CA.
- Spalinger, D. E., T. A. Hanley, and C. T. Robbins. 1988. Analysis of the functional response in foraging in the sitka black-tailed deer. *Ecology* 69:1166-1175.
- Sparks, D. R., and J. C. Malecheck. 1968. Estimating percentage dry-weight in diets using a microscope technique. *J. Range Manage.* 21:264-265.
- Stenseth, N. Ch., and L. Hansson. 1979. Optimal food selection: a graphic model. *Am. Nat.* 113:373-389.
- Taylor, C. R. 1968. Hygroscopic food: a source of water for desert antelopes?. *Nature* 219:181-182.
- Van Soest, P. J. 1982. *Nutritional Ecology of the Ruminant*. O & B Books, Inc., Corvallis, Or.
- Vangilder, L. D., O. Torgerson, and W. R. Porath. 1982. Factors influencing diet selection by white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 46:711-718.
- Westoby, M. 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *Am. Nat.* 108:290-304.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Second Edition. Prentice Hall Inc. Englewood Cliffs, NJ.

PARTE 2

ESTRUCTURA Y DINÁMICA DE LA POBLACIÓN DE VENADO

Size and composition of white-tailed deer groups in a tropical dry forest in Mexico

S. MANDUJANO and S. GALLINA

Departamento de Ecología y Comportamiento Animal, Instituto de Ecología A.C., Apdo. Postal 63, Xalapa 91000, Veracruz, Mexico

Received 24 november 1994, accepted 16 January 1996

The tropical dry forest of "Chamela" in the state of Jalisco, Mexico, is distinguished by highly seasonal food and water availability, year-round dense cover understory, and constant presence of predators species of the white-tailed deer. Therefore, frequent small groups and solitary individuals should be expected. To test this hypothesis, the size and composition of white-tailed deer groups was estimated between July 1989 and June 1993. A total of 508 deer was counted in diurnal walks along 756 km. The mean size of the groups was 1.5 individuals (range = 1.0 to 1.9), with a mode of one for the whole study period. Solitary individuals were frequent throughout the year. Females with young comprised the most frequent social group. No groups of males were found. Group size was related with the life cycle, habitat and predation, and was smaller than has been found in other studies.

KEY WORDS: group composition, group size, tropical dry forest, white-tailed deer, *Odocoileus virginianus sinaloae*.

Introduction	255
Study area	256
Methods	257
Results	257
Discussion	259
Group size	259
Group composition	260
Acknowledgements	261
References	262

INTRODUCTION

It has been proposed that the social organization and size of herds of large herbivorous mammals are influenced by the availability of food and cover as well as by the breeding period and population density (HIRTH 1977, NELSON & MECH 1981,

SCHAAL 1982, ALADOS & ESCÓS 1986, KRAUSMANN et al. 1989, BALLARD et al. 1991, DHUNGEL & O'GARA 1991). Thus, the sexes tend to be segregated and to form small groups in forested habitats, and solitary individuals are more frequent; in open areas, groups tend to be larger and more complex but also less stable. The white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) is found in a wide range of vegetation types within its geographic range (HALL 1981). In most of these areas, the species is found in small social groups; however, in open habitats they frequently form large social groups related to an anti-predator strategy (HIRTH 1977, MARCHINTON & HIRTH 1984).

The *O. v. sinaloae* (J.A. Allen) subspecies is distributed along the Pacific Coast region and adjacent mountain slopes, from northern Sinaloa to south and western Jalisco (TAYLOR 1956). This subspecies has a small size similar to *O. v. couesi* but the ears are shorter, colour distinctly lighter, less grayish, antlers normally with two or four points, not too large. It inhabits the tropical dry forest of "Chamela" in the state of Jalisco, Mexico (LEOPOLD 1965). The tropical dry forest shows a well-marked seasonality in precipitation (BULLOCK 1986), composition and phenology of the vegetation (LOTT et al. 1987, BULLOCK & SOLÍS-MAGALLANES 1990), and food and water availability for white-tailed deer (MANDUJANO & GALLINA 1995b, MANDUJANO et al. 1995) between the wet and dry seasons. The population density in this place was estimated at 11 ± 1 deer/km² (MANDUJANO & GALLINA 1993, 1995a). Fawning occurs between June and August, breeding at November to January, and pregnancy from December to July (MANDUJANO 1992). Due in part to the low hunting pressure (MANDUJANO & GALLINA 1991) deer were active and observable throughout the day (SÁNCHEZ-ROJAS 1995). The main deer predators in the area are puma (*Puma concolor*), jaguar (*Panthera onca*), coyote (*Canis latrans*) and ocelot (*Leopardus pardalis*) (CEBALLOS & MIRANDA 1986). The other important herbivore mammal in "Chamela" is the collared peccary (*Pecari tajacu*) (MARTÍNEZ-ROMERO & MANDUJANO 1995). Because the dense understory provides white-tailed deer with excellent cover, small groups and solitary individuals should be frequent. This study analyzes the temporal variation in group size and composition in a native population of white-tailed deer in a tropical dry forest.

STUDY AREA

The field site was the Estación de Biología Chamela, located near the southern coast of Jalisco, México (19°30'N, 105°03'W) an area of 3,400 ha. The topography mostly ranges between 30 and 110 m elevation, with many small hills. The physical environment is of lowlands, the rocks are rhyolites and basalts while granite is common in the surrounding region; the soils are sandy, neutral and sparse in organic matter. There is no natural permanent surface water within 10 km, except for coastal lagoons. Mean annual precipitation was 707 ± 68 mm in the period 1977-1991. The rainy season extends from June or July to October; for 11 of 14 years there was less than 50 mm between December and May. Mean annual temperature was 24.9 °C (BULLOCK 1986).

The vegetation is tropical dry forest except in the larger streams where there are small patches of semideciduous forest (LOTT et al. 1987). Almost all the hillside plants lose their leaves for several months in the dry season (BULLOCK & SOLÍS-MAGALLANES 1990). Small diameter stems, vines and epiphytes are common. The species diversity of woody plants is high; the flora exceeds 780 species, the most diverse families are Leguminosae and Euphorbiaceae. The main genus in the tropical dry forest are *Lonchocarpus*, *Caesalpinia*, *Croton*, *Jatropha* and *Cordia*. The semideciduous forest is characterized by *Astronium graveolens*, *Thouinidium decandrum*, *Brosimum alicastrum*, *Tabebuia donnell-smithii*, *Couepia polyandra* and *Cynometra oaxacana* (LOTT et al. 1987).

METHODS

To estimate the group size we walked an 11 km transect 2 or 4 times in each month sampled between July 1989 and June 1993, during 07:00-12:00 hr and 16:00-20:00 hr (MANDUJANO & GALLINA 1993, 1995a). Initially, we took nocturnal walks but practically no deer were seen owing to the fact that the lamp light could not penetrate more than 10 m into the dense vegetation on either side. Direct observation could produce a biased estimate of group size and composition due to our inability to sample at night, limited visibility in this vegetation type, and the response of deer to our presence or the presence of the road (BEHREND & LUBECK 1968, MCCULLOUGH 1993, MCCULLOUGH et al. 1994).

We took the following data every time that deer were seen: sex and age (adult, juvenile, fawn or unknown), time, activity, habitat and number of individuals. A group was defined as two or more deer within a radius of approximately 23 m, which corresponds to the average flight distance (MANDUJANO & GALLINA 1995a). The maximum distance of observations was 40 m perpendicular to the road, owing to the density of the vegetation.

To test whether detection depended on group size (solitary versus two or more deer), the perpendicular distance of the deer from the transect (0-10 m class versus 11-40 m), or season (wet or dry), we used a three-factor G-test (SOKAL & ROHLF 1969).

We calculated the group size for each month by pooling data across years. Because our data were normally distributed with equal variance, we used a Student's *t*-test to detect differences in group size between the wet and dry season, and *t*-way analysis of variance (ANOVA) to detect differences in group size between fawning, breeding and pregnancy season (ZAR 1984).

We calculated Pearson's coefficient of correlation between group size and the number of individuals seen in each month and population density in each season. We calculated density using a Fourier model for line transects (BURNHAM et al. 1980, MANDUJANO & GALLINA 1993, 1995a).

RESULTS

A total of 508 deer was counted along 756 km throughout the study, of which 59.8% were detected between 0 and 10 m from the road, and 40.2% were 11-40 m from the road. Frequencies of solitary individuals and of groups were not indepen-

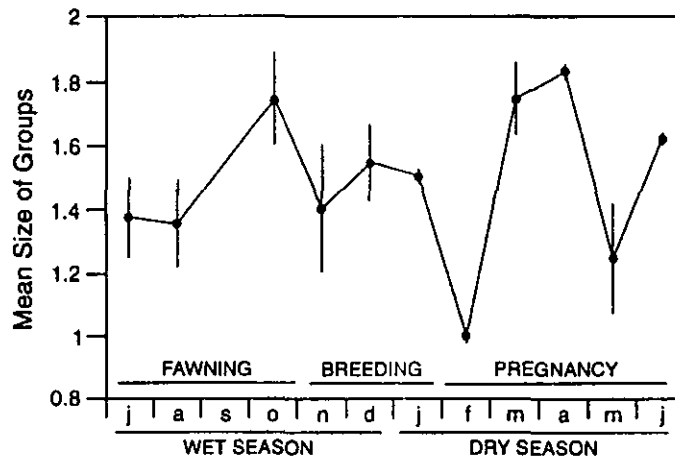


Fig. 1. — Mean monthly size of white-tailed deer groups. Standard deviation (vertical line).

Table 1.

Estimates of mean group size for the white-tailed deer during the wet and dry seasons between 1989 and 1993 in the tropical deciduous forest at "Chamela", Jalisco, Mexico. Mean \pm standard deviation.

Year	Wet season	Dry season
1989	1.58 \pm 0.2	—
1990	1.42 \pm 0.2	1.59 \pm 0.1
1991	1.54 \pm 0.4	1.20 \pm 0.3
1992	1.49 \pm 0.3	1.30 \pm 0.4
1993	—	1.67 \pm 0.3

dent of the perpendicular distance from the transect (0-10 vs 11-40 m) ($G = 19.1$, $df = 1$, $P = 0.001$). We observed less groups of two or more deer at distances of 11-40 m than at 0-10 m; we observed solitary individuals in equal numbers in both distance intervals. Therefore, to estimate group size we utilized only the data of deer observations at 0-10 m.

Mean monthly group size varied from 1.0 to 1.9 individuals, with the larger groups in October, and March-April; and the smallest groups in February and May (Fig. 1). There were no significant differences in group size between the wet and dry season (Table 1; $t = 0.331$, $df = 21$, $P = 0.74$). Again, there were no significant differences in group size between fawning, breeding and pregnancy season ($F = 0.123$, $df = 2, 22$, $P = 0.86$). Mean group size throughout the year was 1.5 deer/group ($SD = 0.25$). There was no significant correlation between group size and number of deer observed in each month ($r = 0.215$, $F = 1.02$, $df = 1, 22$, $P = 0.32$), nor with seasonal population density ($r = 0.267$, $F = 0.462$, $df = 1, 7$, $P = 0.52$).

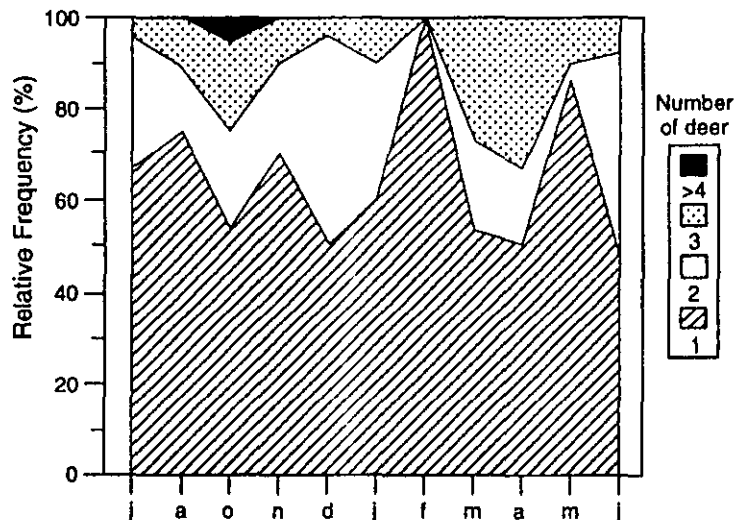


Fig. 2. — Monthly frequency of solitary deer (1) and groups (of 2, 3 or more than 4 individuals).

Solitary individuals were observed more frequently (46 to 100%) than grouped individuals during all the months sampled, and groups of four or more were the least frequent (less than 6%; only observed in October); groups of two or three deer were observed throughout the year except in February (Fig. 2). Frequencies of solitary and of grouped individuals were similar between wet and dry seasons (Fig. 3; $G = 1.69$, $df = 2$, $P = 0.50$).

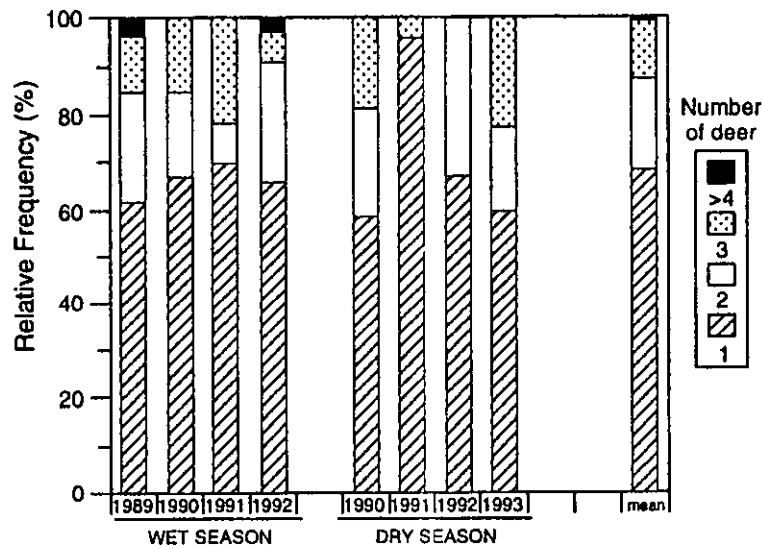


Fig. 3. — Frequency of solitary deer (1) and groups (of 2, 3 or more than 4 individuals), observed in each wet or dry season of different years.

Groups basically consisted of an adult female with one or two fawns of the same season and, occasionally, with a juvenile female from the previous season; these groups were observed most frequently in October. No groups of juveniles or adult males were seen. During the breeding season (November to January), mixed male-and-female groups were seen. During the dry season, such groups were seen sometimes eating the fruits of some trees, such as *Ficus* spp., *Spondias purpurea* and *Brosimum alicastrum*.

DISCUSSION

Group size

The group size in the tropical deciduous forest was small (average of 1.5 deer/group) as was expected in such a dense habitat. Solitary individuals were also the modal group size in other areas (GAVIN et al. 1984, NIXON et al. 1991). Mean group size at this site was lower than that reported from other areas (Table 2). The

Table 2.

Data on the mean group size and population densities (individuals/km²) for white-tailed deer in different habitats and localities (from various sources).

Group size	Density	Habitat, locality	Source
3.6	50.0	grassland (Texas)	HIRTH (1977)
3.5 ^a	27.0	cultivation-forest (Illinois)	NIXON et al. (1991)
2.2 ^b	25.5	grassland-forest (Washington)	GAVIN et al. (1984)
2.1 ^c	?	grassland-forest (California)	McCULLOUGH (1993)
1.8	23.9	temple forest (Michigan)	HIRTH (1977)
1.5	11.0	tropical forest (Jalisco)	Present study

^a Mean calculated from data in fig. 9 of NIXON et al. (1991: 36). ^b Mean calculated from data in fig. 5 of GAVIN et al. (1984: 21). ^c Mean calculated from data in fig. 2 of McCULLOUGH (1993: 892). ? not available.

information in this table show that both group size and density increased gradually from dense to open habitats. However, this correlation is not significant ($r = 0.65$, $F = 5.59$, $df = 1, 3$, $P = 0.10$).

Group size changed seasonally with the breeding cycle and food availability. Group size was greater when the females were caring for their young (October), which is also when food availability is highest, and in the middle of the dry season (from March to April). Groups were smallest at the beginning (February) and the end of the dry season (May to June), when food availability is lowest. NIXON et al. (1991) found that groups were largest between January and March (after the mating season), smaller in April (in spring, when food availability is low), smallest in July (calving season) and larger in October (when the females are caring for their young, and when food availability is highest). GAVIN et al. (1984) observed that group size was smallest in November at the beginning of the mating season. McCULLOUGH (1993) found herds size largest between December and March.

HIRTH (1977) suggested that herd size may be a strategy for avoidance of predators. In open habitats, where deer are unable to hide from predators a larger group has a better chance of detecting a predator at a distance. In dense habitats, groups are smaller because it is easier to hide from predators. In our study area, four carnivores prey on deer: jaguar (*Panthera onca*), puma (*Puma concolor*), ocelot (*Leopardus pardalis*) and coyote (*Canis latrans*). Preliminary results show that these species are resident and common (GONZALEZ-ROMERO pers. comm.). Also, remains of deer have been found in the droppings of these carnivores (GONZALEZ-ROMERO pers. comm.). Poaching occurs at low levels in the research area (MANDUJANO & GALLINA 1991). Perhaps there were no larger groups because there is no anti-predator advantage to social groups in this dense habitat, and a large group would increase detection by and vulnerability to a predator.

Group composition

The white-tailed deer forms two main types of social groups: adult females with young, and adult males with subadults; and in this species males are more often found as solitary individuals (MARCHINTON & HIRTH 1984, NIXON et al. 1991).

In this study area, the only groups were composed of a single adult female with her young. This pattern was found in closed habitats by HIRTH (1977), NELSON & MECH (1981), and GAVIN et al. (1984). In contrast, in open habitats or where there are seasonal migrations, it is common to find groups of several females with their young (HIRTH 1977, NELSON & MECH 1981, SCHAAL 1982, MARCHINTON & HIRTH 1984). According to KROLL (1991), groups of females can be made up of from two to 20 individuals and comprise females of different age-classes with their young and occasionally one or two subadult males.

No all-male groups were observed in this study. Various studies have found that male herds decrease between June and November, and their size increases from December to May (HIRTH 1977, NELSON & MECH 1981, GAVIN et al. 1984, NIXON et al. 1991). There are two possible reasons why we did not observe groups of two or more males.

(1) Males and females may have differed in habitat use or activity such that we do not detect male groups that may have existed. Females tend to be more sedentary and show greater home-range fidelity than males, especially when they are caring for young (HOOD & INGLIS 1974, KROLL 1991). Also males are more active during the night whereas females tend to be more active during the day (BEIER & McCULLOUGH 1990, McCULLOUGH 1993, SANCHEZ-ROJAS 1995), even though this may vary due to hunting pressure, as has been shown in several studies on this and other species (KURZ & MARCHINTON 1972).

(2) Perhaps males were more wary of humans and avoided us, as suggested by BEHREND & LUBECK (1968), McCULLOUGH (1993) and McCULLOUGH et al. (1994). In our study we observed that young animals were the least wary, followed by young females, adult females and young males. Adult males were the most wary, fleeing more quickly and at a greater distance from the observer.

During the dry season, males and females were seen together only when they were eating the fallen fruits of trees. We did not consider these social groups because the deer fled in different directions when they became aware of the observer. Other studies also observed mixed sex groups at feeding areas (GAVIN et al. 1984, NIXON et al. 1991).

We conclude that the white-tailed deer in the tropical dry forest show the same pattern with respect to group size and composition as deer in temperate forests with a dense understory and as a response to a heavy predation from a diverse and common predators. Solitary individuals and single females with their young predominated. This suggests that group size and composition in this species is the product of an anti-predator strategy that is largely determined by the structure of the understory.

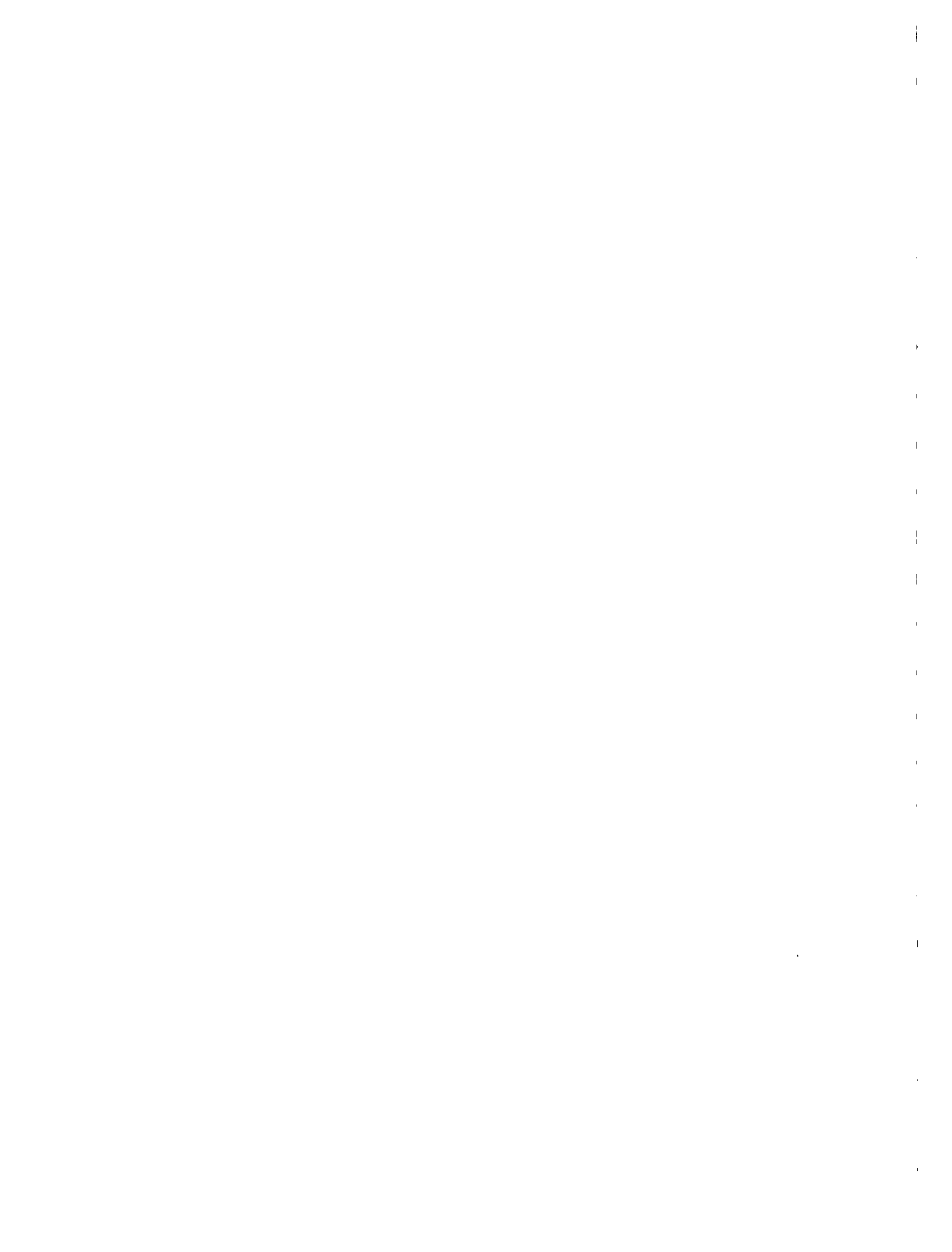
ACKNOWLEDGEMENTS

The Consejo Nacional Ciencia y Tecnología (CONACYT) provided grant number 54449 to S. Mandujano for his graduate studies. The projects CONACYT (P220CCOR-892154), CONACYT (P020CCOR-903703), SEP (DGICSA-902467), and CONACYT (0327N9107) provided financial support and the Chamela Biological Station, managed by the Instituto de Biología of the Universidad Nacional Autónoma de México, provided logistic support and facilities for the present study. We also thank to H. Gomez de Silva, and Paul Beier, V. Geist, Bart W. O'Gara and two anonymous referees for their patience and comments.

REFERENCES

- ALADOS C.L. & ESCÓS J. 1986. La cabra montés en Sierra Nevada. *Publicaciones del Instituto de Estudios Almerienses* No. 6, 33 pp.
- BALLARD W.B., WHITMAN J.S. & REED D.J. 1991. Population dynamics of moose in south-central Alaska. *Wildlife Monographs* 114: 1-49.
- BEHREND D.F. & LUBECK R.A. 1968. Summer flight behavior of white-tailed deer in two Adirondack forest. *Journal of Wildlife Management* 32: 615-618.
- BEIER P. & MCCULLOUGH D.R. 1990. Factors influencing white-tailed deer activity patterns and habitat use. *Wildlife Monographs* 109: 1-51.
- BULLOCK S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the South Coastal Region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geophysics, and Bioclimatology* 36: 297-316.
- BULLOCK S.H. & SOLÍS-MAGALLANES A. 1990. Phenology of canopy trees of a deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22: 22-35.
- BURNHAM K.P., ANDERSON D.R. & LAAKE J.L. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildlife Monographs* 72: 1-202.
- CEBALLOS G. & MIRANDA A. 1986. Los mamíferos de Chamela, Jalisco. *México, D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.*
- DHUNGEL S.K. & O'GARA B.W. 1991. Ecology of the hog deer in royal Chitwan National Park, Nepal. *Wildlife Monographs* 119: 1-40.
- GAVIN T.A., SURING L.H., VOHS P.A. & MESLOW E.C. 1984. Population characteristics, spatial organization, and natural mortality in the Columbian white-tailed deer. *Wildlife Monographs* 91: 1-41.
- HALL E.R. 1981. The mammals of North America. *New York: Wiley-Interscience.*
- HIRTH D.H. 1977. Social behavior of white-tailed deer in relation to habitat. *Wildlife Monographs* 53: 1-55.
- HOOD R.E. & INGLIS J.M. 1974. Behavioral responses of white-tailed deer to intensive ranching operation. *Journal of Wildlife Management* 38: 488-498.
- KRAUSMAN P.R., LEOPOLD B.D., SEEGMILLER R.F. & TORRES S.G. 1989. Relationships between desert bighorn sheep and habitat in western Arizona. *Wildlife Monographs* 102: 1-66.
- KROLL J.C. 1991. A practical guide to producing and hawking white-tailed deer. *Center for Applied Studies, School of Forestry Stephen F. Austin State University, Texas*, 591 pp.
- KURZ J.C. & MARCHINTON R.L. 1972. Radiotelemetry studies of feral hogs in South Carolina. *Journal of Wildlife Management* 36: 1240-1248.
- LEOPOLD A.S. 1965. Fauna silvestre de México. *México, D.F.: Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables.*
- LOTT E.J., BULLOCK S.H. & SOLÍS-MAGALLANES A. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in coastal Jalisco. *Biotropica* 19: 228-235.
- MANDUJANO S. 1992. Estimaciones de la densidad poblacional del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco. *M.Sc. Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.*
- MANDUJANO S., ARCEO G., GALLINA S. & PÉREZ-JIMÉNEZ A. 1995. Heterogeneidad del sotobosque en el habitat del venado cola blanca en un bosque tropical de Jalisco. *Memorias XIII Simposio de Fauna Silvestre. Universidad Nacional Autónoma de México, México: 136-147.*
- MANDUJANO S. & GALLINA S. 1991. El venado cola blanca en el bosque tropical de "Chamela" Jalisco. *Memorias IX Simposio sobre Fauna Silvestre. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.: 74-80.*
- MANDUJANO S. & GALLINA S. 1993. Densidad del venado cola blanca basada en conteos en transectos en un bosque tropical de Jalisco. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva Serie)* 56: 1-37.
- MANDUJANO S. & GALLINA S. 1995a. Comparison of deer censusing methods in tropical dry forest. *Wildlife Society Bulletin* 23: 180-186.
- MANDUJANO S. & GALLINA S. 1995b. Disponibilidad de agua para el venado cola blanca en bosque tropical seco de México. *Vida Silvestre Neotropical* 4 (in press).

- MANDUJANO S., GALLINA S. & BULLOCK S.H. 1994. Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical deciduous forest in México. *Revista de Biología Tropical* 42: 107-114.
- MARCHINTON R.L. & HIRTH D.H. 1984. Behavior, pp. 129-168. In: Halls L.K., Edit. White-tailed deer: ecology and management. Harrisburg, PA: Stackpole Books.
- MARTÍNEZ-ROMERO L.E. & MANDUJANO S. 1995. Hábitos alimentarios del pecarí de collar (*Pecari tajacu*) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva Serie)* 64: 1-20.
- MCCULLOUGH D.R. 1993. Variation in black-tailed deer herd composition counts. *Journal of Wildlife Management* 57: 890-897.
- MCCULLOUGH D.R., WECKERLY F.W., GARCÍA P.I. & EVETT R.R. 1994. Sources of inaccuracy in black-tailed deer herd composition counts. *Journal of Wildlife Management* 58: 319-329.
- NELSON M.E. & MECH L.D. 1981. Deer social organization and wolf predation in northeastern Minnesota. *Wildlife Monographs* 77: 1-53.
- NIXON C.M., HANSEN L.P., BREWER P.A. & CHIELSVIG J.E. 1991. Ecology of white-tailed deer in an intensively farmed region of Illinois. *Wildlife Monographs* 118: 1-77.
- SANCHEZ-ROJAS G. 1995. Ambito hogareño y uso del habitat por el venado cola blanca en un bosque tropical caducifolio de Jalisco. M.Sc. Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- SCHAAL A. 1982. Influence de l'environnement sur les composantes du groupe social chez le daim *Cervus (Dama) dama* L. *Revue d'Écologie (Terre Vie)* 36: 161-174.
- SOKAL R.R. & ROHLF F.J. 1969. Biometría. San Francisco, California: W.H. Freeman & Co.
- TAYLOR W. 1956. The deer of North America. Harrisburg, PA: The Stackpole Company.
- ZAR J.H. 1984. Biostatistical analysis. Second Edition. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall Inc.



DENSIDAD DEL VENADO COLA BLANCA BASADA EN CONTEOS EN TRANSECTOS EN UN BOSQUE TROPICAL DE JALISCO

Salvador Mandujano y Sonia Gallina
Instituto de Ecología A.C. Apartado Postal 63
Xalapa, Veracruz 91000. MEXICO'

RESUMEN

Como parte de un estudio de la dinámica poblacional y el uso del hábitat del venado cola blanca en el bosque tropical caducifolio de "Chamela" en Jalisco, se analizó la utilidad del conteo directo de venados en transectos de línea como método de censo en este tipo de hábitat. Se compararon las estimaciones de la densidad con nueve modelos de este método, durante el período julio 1989 a junio 1991. Las estimaciones variaron entre 5 a 22 venados/km² dependiendo del modelo y la época del año. Los modelos binomial-negativa, polinomial-exponencial y Cox2, dieron las estimaciones más altas; los modelos serie-exponencial, de franja con un ancho de 20 m y Cox1, las más bajas; y los modelos serie-Fourier, normal-media y de franja con un ancho de 10 m, intermedias. Los histogramas de frecuencia de las observaciones de venados variaron entre épocas y años, de manera tal que el modelo no paramétrico basado en la serie de Fourier, podría ser el más adecuado para estimar la densidad en este tipo de hábitat tropical. Por lo tanto, la densidad promedio para el período de estudio se estimó en 11 ± 1 venados/km². La ventaja principal del conteo directo en transectos es que no depende de supuestos muy específicos que requieren conocer algunos aspectos de la biología del venado para el área de estudio, como sería el caso de los métodos indirectos. Los principales problemas encontrados fueron: el bajo número de observaciones de animales, la baja visibilidad impuesta por la vegetación que dificulta la medición de las distancias antes de que el animal huya, y la dificultad de ubicar aleatoriamente los transectos en este sitio.

Palabras Clave: bosque tropical caducifolio, densidad, método transecto, modelos, venado cola blanca.

S. Mandujano y S. Gallina
Densidad del venado cola blanca

ABSTRACT

As part of one study of the population dynamics and habitat use of the white-tailed deer at the tropical deciduous forest of "Chamela" at Jalisco, we analyzed the usefulness of tallying animals in transects as a census method. We compared the density estimates by nine models, between July 1989 and June 1991. Estimates varied between 5 to 22 deer/km², depending on the model and season. The negative-binomial, exponential-polynomial, and Cox2 models, gave the highest densities; the exponential-series, strip transect with 20 m-width, and Cox1, the lowest; and the Fourier-series, half-normal, and strip transect with 10m-width models, the intermediate. Frequency histograms of deer observations varied between seasons and between years, suggesting that the non parametric model based on the Fourier series might be the most appropriate for estimating deer density in this type of tropical habitat. Therefore, the mean density for the period of study was 11 ± 1 deer/km². The main advantage of the direct count for this type of habitat is that, unlike the indirect methods, the transect line method does not require specific assumptions related to aspects of deer biology for a particular area. The main difficulties of this method in the study area were: low number of deer detected, low visibility making difficult to detect exactly where the animal was before it fled, and difficulty to set the transects randomly in this tropical habitat.

Keywords: density, models, transect method, tropical deciduous forest, white-tailed deer.

INTRODUCCION

El venado cola blanca (*Odocoileus virginianus* Zimmerman) habita en una gran variedad de tipos de vegetación de zonas templadas, áridas y tropicales (Hall 1981; Eisenberg 1989) y es una de las especies de caza más importantes (Leopold 1965). En México, se han obtenido estimaciones de su densidad principalmente en habitats templados y áridos (Ezcurra y Gallina 1981; Carrera 1985; Gallina 1990; Mandujano y Hernández 1990; Villarreal 1990; Valenzuela 1991; Zavala 1992). En contraste, para habitats tropicales es mínima la información sobre esta especie (García y Monroy 1985).

A partir de 1989 se inició un estudio sobre el venado cola blanca (*O. v. sinaloae* J.A. Allen) en un bosque tropical caducifolio del estado de Jalisco (Mandujano y Gallina 1991). El estudio tiene el propósito de conocer la dinámica y el uso del habitat de la población de este herbívoro. Un problema inicial que se tuvo que abordar, fue decidir cuál

método de censo da la estimación más confiable en este tipo de habitat, con el fin de emplearlo repetidamente (Mandujano 1992). Esto se debió a que no hay ningún método de censo que dé resultados confiables para distintos tipos de habitats (Jeter 1965; Jenkins y Marchinton 1969), y a que la mayoría de los métodos para censar venados han sido desarrollados para habitats templados y áridos, desconociéndose que tan adecuados son para habitats tropicales. Por tal motivo, se planteó un estudio donde se compararon tres métodos que son: conteos indirectos de huellas y excretas, y conteos directos en transectos (Mandujano 1992).

El método de transecto es relativamente fácil de aplicar en campo, no es costoso, lo respalda una teoría simple pero sólida, hay facilidades para el cómputo de datos y tiene ciertas ventajas frente a otros métodos de muestreo (Schultz y Muncy 1957; Eberhardt 1968, 1978; Anderson *et al.* 1979; Burnham *et al.* 1980, 1985; Quinn y Gallucci 1980). Este método ha sido muy usado para estimar la densidad de grandes herbívoros en habitats templados (Robinette *et al.* 1974; Floyd *et al.* 1979; Smith y Nydegger 1985; Barnes *et al.* 1986; Escos y Alados 1988; White *et al.* 1989; Firchow *et al.* 1990; Healy y Welsh 1992), por mencionar sólo algunos. En contraste, en habitats tropicales ha sido empleado poco (Eisenberg y Thorington 1973; Glanz 1982; Vaughan y McCoy 1984; Chapman *et al.* 1988; Karanth y Sunquist 1992; Srikosamatara 1993). En México, este método ha sido usado principalmente en los habitats áridos del noreste (Carrera 1985; Rodríguez y Arnaud 1990; Villarreal 1990; Dietrich 1991), en un bosque de encino-pino en Aguascalientes (Romo 1987), y en un bosque tropical caducifolio en Morelos (García y Monroy 1985).

En el presente artículo se analiza la aplicación del método de conteo directo de venados en transectos en un bosque tropical caducifolio del estado de Jalisco; se evalúan las estimaciones de la densidad obtenida a partir de varios modelos de este método; se analiza el efecto de los caminos y tamaño de grupo de los venados sobre las estimaciones de la densidad; se dan recomendaciones sobre su aplicación; y se

describen las ventajas y limitaciones de este método en este tipo de habitat estacional.

MATERIAL Y METODOS

Area de Estudio. El estudio se realizó en la Estación de Biología "Chamela" de la Universidad Nacional Autónoma de México, situada en la costa suroeste del Estado de Jalisco a los 19°30' y 19°33' de Latitud Norte y 105°00' y 105°03' de Longitud Oeste, en el Municipio "La Huerta". La Estación cubre un área de 1600 ha y presenta un rango altitudinal que va de los 30 a los 500 m. La región se caracteriza por su topografía irregular, la cual origina numerosos sistemas de pequeñas cuencas. Al norte de la Estación corre el río San Nicolás y al sur el río Cuitzmala. La temperatura media anual es de 25°C, con los meses más calientes entre mayo y septiembre. Las temperaturas máximas y mínimas promedio del período 1977-1984, son de 29° a 32° y de 15° a 23°, respectivamente (Bullock 1986). La precipitación anual media es de 748 ± 119 mm, con el 80% de las lluvias entre julio y octubre. La dinámica de las lluvias originan dos épocas marcadas; la húmeda de julio a noviembre, y la seca de diciembre a junio (Bullock 1986).

La vegetación dominante es el bosque tropical caducifolio (Lott *et al.* 1987). Se localiza en lomeríos con suelos someros, tiene una altura de 4 a 15 m, numerosas especies arbóreas pierden sus hojas durante la época seca y presenta un sotobosque bien desarrollado. Algunas de las especies más comunes son: *Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Oken, *Croton pseudoniveus* Lundell, *Lonchocarpus lanceolatus* Benth., *Caesalpinia eriostachys* Benth. También se encuentra el bosque tropical subperennifolio, la cual se desarrolla a lo largo de los arroyos principales, en los lugares protegidos sobre suelos profundos y tiene una altura de 10 a 25 m. Las especies arbóreas más frecuentes son: *Thouinidium decandrum* (Humb. & Bonpl.) Radlk., *Astronium graveolens* Jacq., *Brosimum alicastrum* Sw. y *Sideroxylon capiri* A. DC. Fuera de la Estación hay manglares, palmares y matorral espinoso secundario.

El trabajo de campo se restringió a las partes bajas de la Estación de Biología abarcando aproximadamente 500 ha. Se establecieron de 5 a 8 transectos, utilizando los caminos. El largo total de los transectos varió de 6 a 11 km con un promedio de 9.1 km en cada mes de muestreo. Inicialmente, se realizaron algunos recorridos de los transectos por la noche (1900-0100 h). Sin embargo, casi no se observaron venados. Esto se debió al ruido del motor del vehículo y a que la luz de las lámparas no penetraba mucho la densa vegetación del sotobosque. Por tal motivo, se decidió eliminar esa hora de muestreo pues tiene limitaciones (ver McCullough 1982). Los transectos fueron caminados a una velocidad aproximada de 2-3 km/h por una persona entre las 0700-1400 y 1600-2000 h, de 2 a 4 veces durante cada mes. Los muestreos se realizaron en la época húmeda de 1989 (julio, agosto, octubre, noviembre y diciembre) y de 1990 (agosto, octubre y noviembre), y en la época seca de 1990 (enero, marzo y junio) y de 1991 (febrero y mayo).

Cuando se detectaba un venado, se trató de tomar una de las siguientes medidas: la distancia perpendicular del animal al transecto, o el ángulo y distancia radial del observador al animal (Figura 1). En los casos en que se midió la distancia radial, se calculó la distancia perpendicular por medio de la relación $x = r \cdot \text{Sen } \theta$. En algunos casos no fue posible medir el punto exacto donde se encontraba el venado al momento inicial de su detección. Esto se debió a lo denso de la vegetación la cual no permitió, en todos los casos, observar al animal en el punto exacto donde estaba antes de que huyera. Del total de venados detectados, el 40% pudieron ubicarse únicamente dentro de un intervalo de distancia perpendicular. Para emplear todas las observaciones en el cálculo de densidad, se tuvieron que agrupar dentro de cuatro intervalos de clases con un rango de 10 m cada una, siendo las clases de: 0-10, 10-20, 20-30 y 30-40 m. No se observó ningún venado más allá de los 40 m. Las mediciones se hicieron con una cinta métrica o con un medidor óptico de distancias ("Ranging Opti-Meter 120"). Además, cuando se observó a un animal, se tomaron los siguientes datos: sexo (cuando fue posible), el tamaño de los individuos

S. Mandujano y S. Gallina
Densidad del venado cola blanca

(como indicador de la edad), ubicación en el transecto, hora, actividad del animal y condiciones climáticas generales. Se construyeron histogramas de frecuencia de venados observados en cada intervalo de distancia perpendicular.

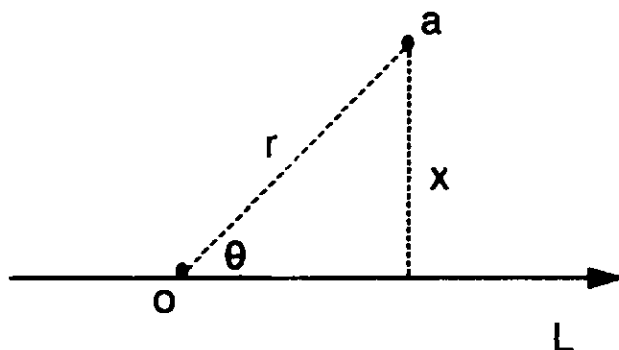


Figura 1

Medidas tomadas. Largo del transecto (L), observador (o), venado (a), distancia perpendicular (x), distancia radial (r) y ángulo de observación (θ).

La densidad de venados/ km^2 se calculó como:

$$D = \frac{nf(0)}{2L}$$

donde n es el número de venados detectados, $f(0)$ la función probabilística de densidad a cero metros de distancia perpendicular, y L es el largo del transecto. El problema principal del método de transecto es cómo se define y calcula el parámetro $f(0)$. Para esto, numerosos autores han definido y desarrollado distintos modelos para estimar este parámetro. Para más detalle de este método y sus modelos, se recomienda el trabajo de Burnham *et al.* (1980).

En este estudio se emplearon 9 modelos para estimar $f(0)$, estos fueron: binomial negativa (BNEG), serie exponencial (SEXP), normal media (NMED), Cox (COX1 y COX2), serie de Fourier (SFOU), polinomial exponencial (PLEX), y el transecto de franja con anchos de 10 (TF10) y 20 m (TF20). Excepto para los modelos Cox y de franja, para los demás $f(0)$, el error estándar (EE) y los límites de confianza a un 95%, fueron computados con el programa TRANSECT siguiendo el procedimiento de datos agrupados y sin trincar (Laake *et al.* 1979).

Para el transecto de franja se calculó la densidad como:

$$D = \frac{n}{2Lw}$$

donde w es el ancho del transecto. Los anchos empleados en este estudio fueron de 10 y 20 m. El error estándar se obtuvo considerando cada mes como una repetición.

Para el modelo COX se emplearon dos versiones (Eberhardt 1978), la primera (COX1) donde se consideraron 2 anchos de franja similares ($w_1 = w_2 = A = 20\text{m}$), mediante la fórmula:

$$D = \frac{3n_1 - n}{4LA}$$

donde n_1 es el número de venados observados en la franja w_1 y n es el número total de venados observados. La segunda (COX2) donde se consideraron dos anchos de franja distintos ($w_1 = 10\text{m}$, y $w_2 = 30\text{m}$), donde $f(0)$ se calculó como:

S. Mandujano y S. Gallina
Densidad del venado cola blanca

$$f(0) = \frac{(w1+w2)}{(w1w2)} \left(\frac{n1}{n} \right) - \frac{w1}{w2(w2-w1)} \left(\frac{n2}{n} \right)$$

donde n y n1 es lo mismo que en el modelo anterior, y n2 es el número observado en la franja w2.

Debido al bajo número de venados detectados en un mismo mes en todos los transectos (Cuadro 1), fue necesario agrupar las observaciones de varios meses y calcular únicamente la densidad por época húmeda y seca para cada año. Aparentemente, esta manera de analizar los datos no tiene ningún efecto sobre la estimación (ver Burnham *et al.* 1981; Brennan y Block 1986). Sin embargo, se decidió investigar este aspecto. Para lo cual, se comparó la densidad obtenida a partir de agrupar todas las observaciones de una época (procedimiento 1) contra la densidad promedio basada en las estimaciones mensuales como repeticiones (procedimiento 2). Las estimaciones mensuales se calcularon utilizando el modelo de Fourier con el programa TRANSECT. La densidad promedio de los meses se estimó con las fórmulas descritas en el párrafo inmediato. Se compararon las densidades obtenidas de ambos procedimientos, empleando la prueba no paramétrica de Mann-Whitney.

Por otro lado, se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para detectar diferencias en las estimaciones entre modelos, y la prueba *a posteriori* de comparaciones múltiples STP basado en el estadístico U de Wilcoxon-Mann-Whitney (Sokal y Rohlf 1979).

Se calculó la densidad promedio de las 4 épocas para cada modelo ponderada por la longitud del transecto de cada época, mediante (Burnham *et al.* 1980):

$$D = \frac{\sum_{i=1}^R l_i D_i}{\sum_{i=1}^R l_i}$$

donde D_i es la densidad de cada época, y l_i es el largo de los transectos en cada época. La varianza se calculó mediante:

$$\text{var}(D) = \frac{\sum_{i=1}^R l_i (D_i - D)^2}{L(R-1)}$$

donde L es la suma de los l_i y R es el número de réplicas.

Para estimar el largo total del transecto necesario para obtener estimaciones de la densidad entre el 10 y 20%, tanto por mes como por época, se empleó la siguiente fórmula (Burnham *et al.* 1980):

$$L_s = \left(\frac{b}{CV(D_s)^2} \right) \left(\frac{L}{n} \right)$$

donde L_s es el largo total del transecto requerido, $CV(D_s)$ es el coeficiente de variación seleccionado por el investigador, n es el número de animales observados en el muestreo, L es el largo total del transecto del muestreo, y b es:

S. Mandujano y S. Gallina
Densidad del venado cola blanca

$$b = \frac{n}{CV(D)^2}$$

donde CV(D) es el coeficiente de variación de la densidad obtenido en el muestreo. Se utilizó únicamente el modelo de Fourier para este análisis, pues es el que dio las estimaciones más precisas.

Se calculó la probabilidad de observar a cero, uno, dos, tres ó más venados en un kilómetro de transecto recorrido, para las épocas húmeda y seca por separado. Para saber si existen diferencias entre ambas épocas, se aplicó una prueba de ji-cuadrada con los datos transformados con la función raíz cuadrada (Sokal y Rohlf 1979).

Debido a que no se recorrió el mismo número de kilómetros en cada mes, se estandarizaron las observaciones calculando un índice de observación mensual (I_m) a partir de la relación n/L . El índice es el número promedio de venados observados por kilómetro de recorrido. Se realizaron pruebas de correlación de rangos con el coeficiente de Spearman (r_s) entre el índice y la densidad obtenida por cada modelo. Una correlación lineal positiva y significativa implica que el número de venados observados por kilómetro de recorrido es un buen indicador de la densidad (Brennan y Block 1986; Healy y Welsh 1992), siempre que $f(0)$ no difiera mucho entre épocas debido a otros factores (Ratti *et al.* 1983).

Con el fin de saber si los caminos tuvieron algún efecto de atracción o rechazo sobre los venados, se obtuvo un segundo índice (I_{0-10}) mensual del número de venados activos sobre el camino entre 0 y 10 m perpendiculares. Suponiendo que a mayor valor de este índice más atracción de los venados hacia los caminos, y viceversa. Esta aproximación tiene sus limitaciones para conocer este aspecto, ya que se ignora cuál es la proporción de individuos de la población que incluye

a los caminos dentro de su área habitual de actividades (ver Sage *et al.* 1983). Sin embargo, por el momento es la única información que se tiene para tratar de averiguar este aspecto.

Para saber si el tamaño de los grupos de venados tuvo algún efecto sobre la estimación de la densidad, se aplicó un tercer procedimiento de análisis y cálculo de la densidad con este mismo método (Quinn II 1981). Primero se estimó el tamaño medio de los grupos, para lo cual, cada vez que se vieron venados en los transectos, se trató de contar el número de animales que estaban juntos (en un diámetro de 20 m, aproximadamente). Dado lo denso de la vegetación, es muy probable que en algunas ocasiones se subestimara el número de animales juntos, cuando estos se hallaban más allá del centro del transecto. Se anotó la edad y sexo. Los tamaños de los grupos de las épocas húmeda y seca se compararon por medio de la prueba no paramétrica de Mann-Whitney. Segundo, se estimó la densidad de grupos (D_g) y luego la densidad de individuos (D_3) con este tercer procedimiento, empleando las siguientes fórmulas:

$$D_g = \frac{n_g f(0)}{2L}$$

y

$$D_3 = D_g P_p$$

donde n_g es el número de grupos observados y P_p el tamaño promedio de los grupos. Finalmente, las estimaciones de la densidad de individuos obtenidas por ambos procedimientos se compararon por medio de pruebas no paramétrica de Mann-Whitney.

RESULTADOS

Observación de Venados. Se contaron un total de 177 venados en 418 km de transectos recorridos durante todo el estudio (Cuadro 1). Del total de kilómetros caminados, en 301 km no se observó a ningún venado. Las probabilidades de no ver a ningún venado en un kilómetro de recorrido fueron igual a 0.70 y 0.74 para las épocas seca y húmeda respectivamente (Figura 2). La probabilidad de observar uno o más venados en un kilómetro de recorrido fue mayor en la época seca (0.29) en comparación a la época húmeda (0.26), pero no difirieron significativamente ($X^2 = 5.26$, $gl = 5$, $P = 0.25$).

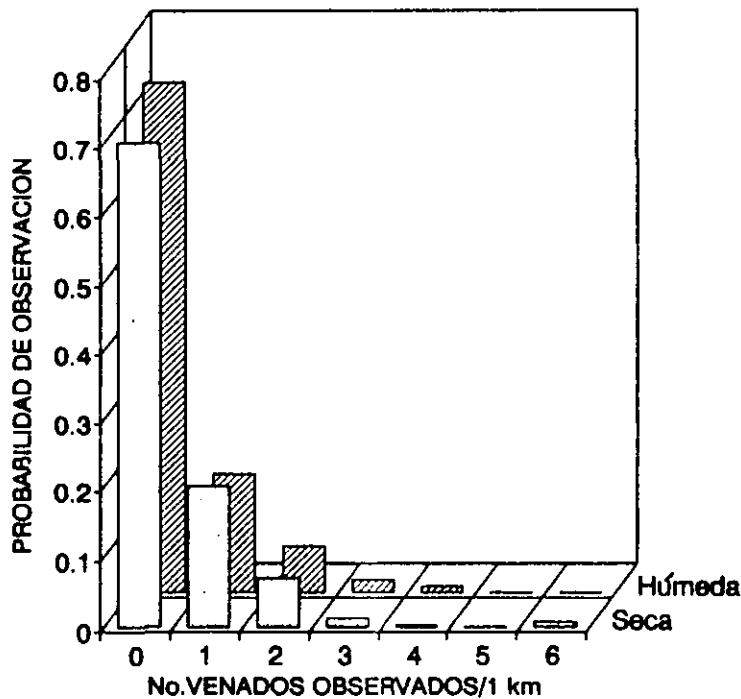


Figura 2

Probabilidad (frecuencia relativa) de observar a 0, 1, 2, 3 ó más venados en un kilómetro de recorrido en las épocas húmeda y seca.

Cuadro 1

Períodos de muestreo, largo total de los transectos (L, en kilómetros), número de venados observados (n), índice de observación por kilómetro de transecto caminado (I_m), y tamaño medio de los grupos de venados; media \pm desviación estándar.

PERÍODO	L	n	I_m	Tamaño de Grupos
JUL-89	20.1	7	0.35	1.17
AGO-89	19.1	11	0.58	1.22
OCT-89	29.2	13	0.45	1.86
NOV-89	25.4	9	0.36	1.29
DIC-89	26.9	12	0.42	1.50
HUMEDA-89	120.7	52	0.43 \pm 0.09	1.41 \pm 0.28
ENE-90	37.7	12	0.32	1.33
MAR-90	36.8	21	0.57	1.31
JUN-90	39.2	24	0.63	1.20
SECA-90	113.7	57	0.51 \pm 0.16	1.28 \pm 0.07
AGO-90	35.8	17	0.47	1.45
OCT-90	54.2	18	0.37	1.45
NOV-90	32.3	6	0.18	1.17
HUMEDA-90	122.3	41	0.34 \pm 0.15	1.36 \pm 0.16
FEB-91	30.9	20	0.70	1.29
MAY-91	29.7	7	0.40	1.33
SECA-91	60.6	27	0.55 \pm 0.14	1.31 \pm 0.03
TOTAL	418	177	0.45 \pm 0.14	1.35 \pm 0.19

El índice de observación (I_m) promedio de la época húmeda fue de 0.40 \pm 0.12 venados/km y en la época seca de 0.52 \pm 0.16, pero no fueron estadísticamente distintos (Mann-Whitney, U = 12, P = 0.24) (Cuadro 1). Entre febrero y junio se tuvieron los índices mayores. Entre noviembre y enero los índices fueron menores (Figura 3).

S. Mandujano y S. Gallina
 Densidad del venado cola blanca

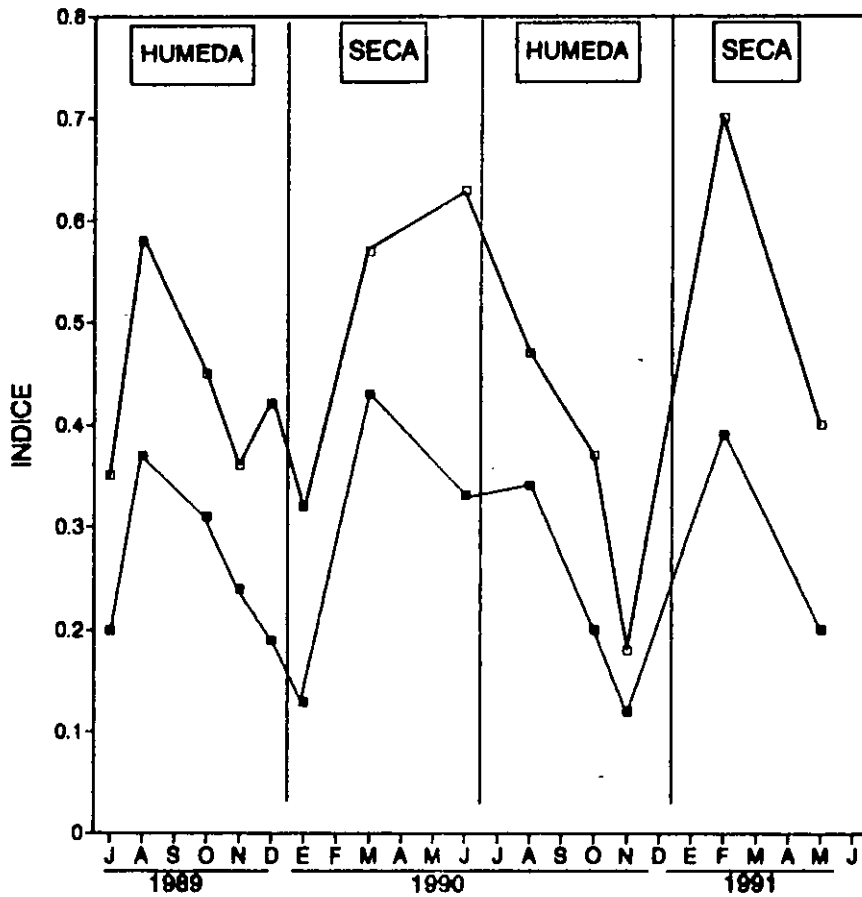


Figura 3

Índice de observación mensual (I_m , línea continua) e índice (I_{0-10} , línea punteada) de venados observados sobre los caminos entre 0-10 m perpendiculares, a lo largo del estudio.

Los histogramas de detección de venados tuvieron la misma tendencia (Figura 4). Del 60 al 67% de los venados se detectaron entre 0-10 m perpendiculares al transecto, después las observaciones decrecen. De 0 al 9% fueron detectados entre 30-40 m. Para la época húmeda de

1989 se observaron más venados en el intervalo 20-30 m que en el de 10-20 m. Ningún venado fue observado más allá de los 40 m debido a lo denso de la vegetación y a la topografía irregular de la zona. Particularmente, los histogramas de frecuencia de detección fueron similares en la época seca en ambos años, mientras que los histogramas para la época húmeda variaron más entre años.

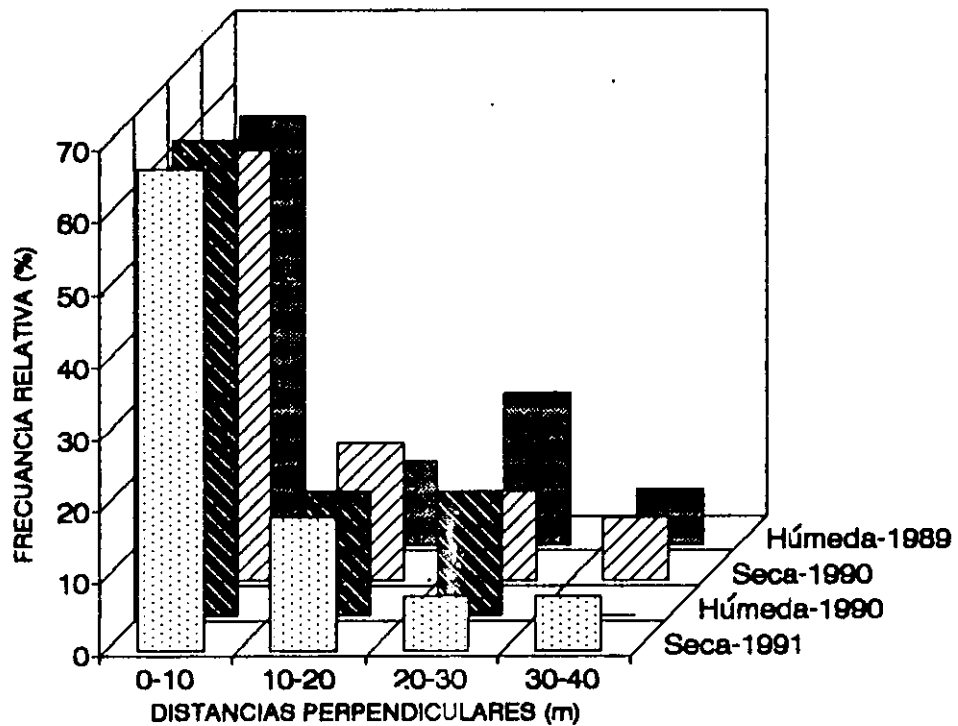


Figura 4

Histogramas de frecuencias de observaciones de venados en cada intervalo de clase de distancia perpendicular durante cuatro épocas.

Se observó que los venados se alejaban del observador al menos en dos formas. Si el animal era detectado primero por el observador, normalmente huía asustado levantando la cola y resoplando fuerte, y

S. Mandujano y S. Gallina
 Densidad del venado cola blanca

pudo ser relativamente fácil ubicar al animal para medir la distancia de éste al transecto. Si el animal percibía primero al observador se ponía nervioso, comenzaba a alejarse caminando, golpeando secuencialmente con las patas delanteras el suelo, y luego iniciaba la carrera de huida. Esta última forma de responder al observador pudo ser la causa de que haya más observaciones en el intervalo 20-30 que en el 10-20 en la época húmeda de 1989.

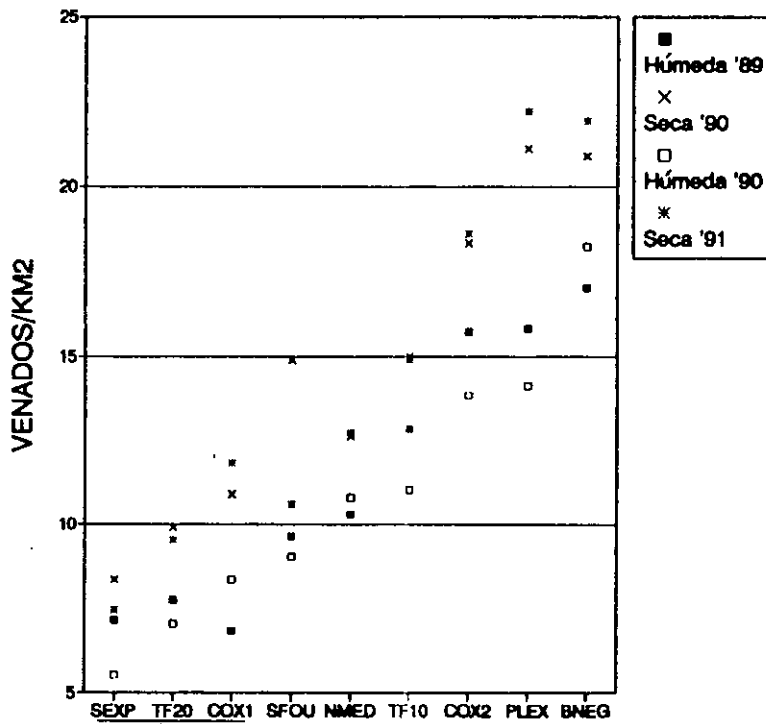


Figura 5

Estimaciones de la densidad (ind/km²) del venado cola blanca en las cuatro épocas de estudio y comparación de medias de los modelos empleados. Las líneas continuas unen medias que no difieren significativamente entre sí. Abreviaturas: serie-exponencial (SEXP), polinomial-exponencial (PLEX), binomial-negativa (BNEG), normal-media (NMED), serie de Fourier (SFOU), Cox (COX1 y COX2), transecto de franja (TF10 y TF20).

Casullo 2
 Densidad (D, Ind./Am²), coeficiente de variación (CV), intervalo de confianza al 95%, probabilidad (P) de ajuste de los modelos a las curvas de detección, y coeficientes de correlación de Spearman (r_s) entre el índice de observación (L) y las estimaciones de los nueve modelos del método de transecto de línea en el bosque tropical de "Chamele", Jalisco, México.

Modelo	HUMEDA-1989				SECA-1990				HUMEDA-1990				SECA-1991				Coef. de correlación
	D	CV	95%IC	P	D	CV	95%IC	P	D	CV	95%IC	P	D	CV	95%IC	P	
SFOU	9.6	18.1	6.6 - 12.7	.01	14.9	17.3	9.9 - 19.9	.12	9.0	15.6	6.3 - 11.9	.01	10.6	21.3	6.1 - 15.0	.02	0.90 ne
COX1	6.8	-	-	-	10.9	-	-	-	8.3	-	-	-	11.6	-	-	-	0.90 ne
COX2	15.7	-	-	-	18.3	-	-	-	13.6	-	-	-	19.6	-	-	-	1.00 *
PLEX	15.6	30.7	6.3 - 25.3	.01	21.1	29.8	8.9 - 33.6	.11	14.1	38.3	3.5 - 24.7	.01	22.2	35.8	6.6 - 37.7	.29	1.00 *
BNEG	17.0	20.4	10.2 - 23.6	.01	20.8	19.4	12.9 - 25.6	.04	18.2	22.9	10.0 - 26.3	.20	21.9	26.2	8.8 - 33.9	.86	0.90 ne
HMED	10.3	17.5	6.6 - 13.8	.01	12.6	16.6	8.5 - 16.7	.06	10.8	19.5	6.7 - 14.9	.03	12.7	24.1	6.7 - 18.7	.11	0.90 ne
SEXF	7.1	96.8	0 - 20.6	.00	8.3	92.2	0 - 23.2	.00	5.6	106.	0 - 17.3	.00	7.4	134.	-12.0 - 28.7	.00	0.90 ne
TF10	12.8	28.5	9.5 - 16.1	-	15.0	51.3	6.3 - 23.7	-	11.0	48.8	4.9 - 17.1	-	14.9	44.6	5.7 - 24.1	-	0.90 ne
TF20	7.7	17.7	6.5 - 8.9	-	9.9	36.7	5.9 - 13.8	-	7.0	37.1	4.1 - 8.9	-	8.5	52.7	2.5 - 16.4	-	0.90 ne

ne (no significativo)

* (P < 0.05)

S. Mandujano y S. Gallina
Densidad del venado cola blanca

Estimaciones de la Densidad. La estimación de la densidad varió entre 5.5 y 22.2 venados/km², dependiendo del modelo y época del año (Cuadro 2). Hubo diferencias significativas entre las estimaciones de los modelos y las épocas (Kruskal-Wallis, $H = 29.1$, $gl = 8$, $P = 0.0003$). Los modelos BNEG, PLEX y COX2 dieron las estimaciones más altas, SEXP, TF20 y COX1 las más bajas, mientras que SFOU, NMED y TF10 intermedias (Figura 5). Para un mismo modelo, las estimaciones no difirieron entre épocas; no obstante, en la época seca las estimaciones tienden a ser mayores en comparación a la húmeda (Figura 5).

Los modelos SFOU y NMED dieron las estimaciones más precisas (entre 15 y 24% de CV), SEXP tuvo estimaciones menos precisas (mayores al 90%), y los demás modelos dieron una variación entre 20 y 50% (Cuadro 2). De las 4 curvas de detección, el modelo SEXP no se ajustó en ningún caso, NMED y SFOU sólo en 1, PLEX en 2, y BNEG en 3 (Cuadro 2). En general, los modelos tuvieron un mejor ajuste en la época seca ($P > 0.10$), en comparación a la época húmeda ($P < 0.05$). Todos los modelos tuvieron una correlación positiva con el índice, pero únicamente los modelos COX2 y PLEX se correlacionaron significativamente con éste (Spearman, $r_s = 1.0$, $P < 0.001$; Cuadro 2).

Cuadro 3

Estimaciones de la densidad (ind./km²) promedio en cada época, obtenidas de dos maneras: agrupando todas las observaciones de los meses de una misma época (procedimiento 1), o estimando la densidad mensual y promediando para obtener una estimación por época (procedimiento 2).

PERIODO	Procedimiento-1		Procedimiento-2	
	Densidad	EE	Densidad	EE
HUMEDA-89	9.6	1.6	10.2	1.1
SECA-90	14.9	2.6	13.9	4.6
HUMEDA-90	9.0	1.4	10.3	1.2
SECA-91	10.6	2.3	13.7	0.9

Cuadro 4

Estimaciones del largo del transecto (L_e) y número de observaciones (n_e) requeridos para obtener estimaciones de la densidad con un 10 ó 20% de variación ($CV(D_e)$), con el modelo basado en la serie de Fourier, tanto por mes como por época en el bosque tropical de "Chamela", Jalisco. Número de kilómetros recorridos (L), número de venados observados (n), y coeficiente de variación de la densidad ($CV(D)$).

PERIODO	L	n	CV(D)	CV(D _e) = 10%		CV(D _e) = 20%	
				L _e	n _e	L _e	n _e
JUL89	20.1	7	37.8	287	100	72	25
AGO89	19.1	11	36.6	256	147	64	37
OCT89	29.2	13	27.7	224	100	56	25
NOV89	25.4	9	33.3	282	100	70	25
DIC89	26.9	12	46.2	574	256	144	64
ENE90	37.7	12	37.0	516	164	129	41
MAR90	36.8	21	21.8	175	100	44	25
JUN90	39.2	24	24.1	228	139	57	34
AGO90	35.8	17	24.3	211	100	53	25
OCT90	54.2	18	23.6	302	100	76	25
NOV90	32.3	6	40.8	538	100	134	25
FEB91	30.9	20	25.9	207	134	52	34
MAY91	29.7	7	37.8	424	100	106	25
PROMEDIO	-	-	-	325	126	81	32
HUMEDA-89	120.7	52	16.1	313	135	78	34
SECA-90	113.7	57	17.3	340	171	85	43
HUMEDA-90	122.3	41	15.6	298	100	74	25
SECA-91	60.6	27	21.3	275	123	69	31
PROMEDIO	-	-	-	307	132	77	33

Comparación de la Estimación de la Densidad Obtenidas por Distintos Procedimientos. En el Cuadro 3 se presentan las estimaciones de la densidad calculadas empleando los procedimientos 1 (agrupando las observaciones de varios meses y obteniendo una estimación por época)

S. Mandujano y S. Gallina
Densidad del venado cola blanca

y 2 (estimando la densidad mensual y luego obteniendo la densidad promedio por época). No se encontraron diferencias significativas en la manera de analizar los datos (Mann-Whitney, $U = 6$, $P = 0.34$).

Estimación del Largo del Transecto Requerido. Para obtener una estimación mensual con una precisión del 10 ó 20%, se requeriría 325 km de transectos y 126 venados observados o 81 km y 32 venados, respectivamente (Cuadro 4). Por otro lado, para obtener una estimación por época con una precisión del 10 ó 20%, se requeriría 307 km de transectos y 132 venados observados o 77 km y 33 venados, respectivamente. Dado que en los demás modelos se obtuvieron coeficientes de variación mayores en comparación al modelo de Fourier (Cuadro 2), para estos modelos se requeriría un largo total de los transectos aún más grande.

Índice de Venados Activos sobre los Caminos. Los picos máximos del índice (I_{0-10}) de venados sobre los caminos (0-10 m) se presentaron en agosto y entre febrero a junio (Figura 3). En agosto, época de lluvias y de alta biomasa disponible, los venados fueron atraídos a los caminos para comer. En junio, aunque los venados se vieron mucho, la mayoría de las veces no fue comiendo sino cruzando. Aparentemente, en los demás meses los venados fueron atraídos menos hacia los caminos.

Tamaño y Densidad de los Grupos de Venados. Los tamaños de los grupos de venados tuvieron una moda de 1 para ambas épocas (Figura 6), y no fueron significativamente distintos (Mann-Whitney, $U = 17.5$, $P = 0.71$). En la época húmeda fue más común observar a grupos de tres venados (generalmente una hembra con sus dos crías), en comparación a la época seca (Figura 6). Por otro lado, durante la época seca fue más común observar venados solitarios. El tamaño máximo observado de venados juntos fue de cuatro animales, correspondiendo a observaciones de una hembra adulta, una cría joven y dos crías recién nacidas. En otros casos, fueron de venados adultos, de ambos sexos, comiendo bajo un árbol. No se observaron grupos de venados machos.

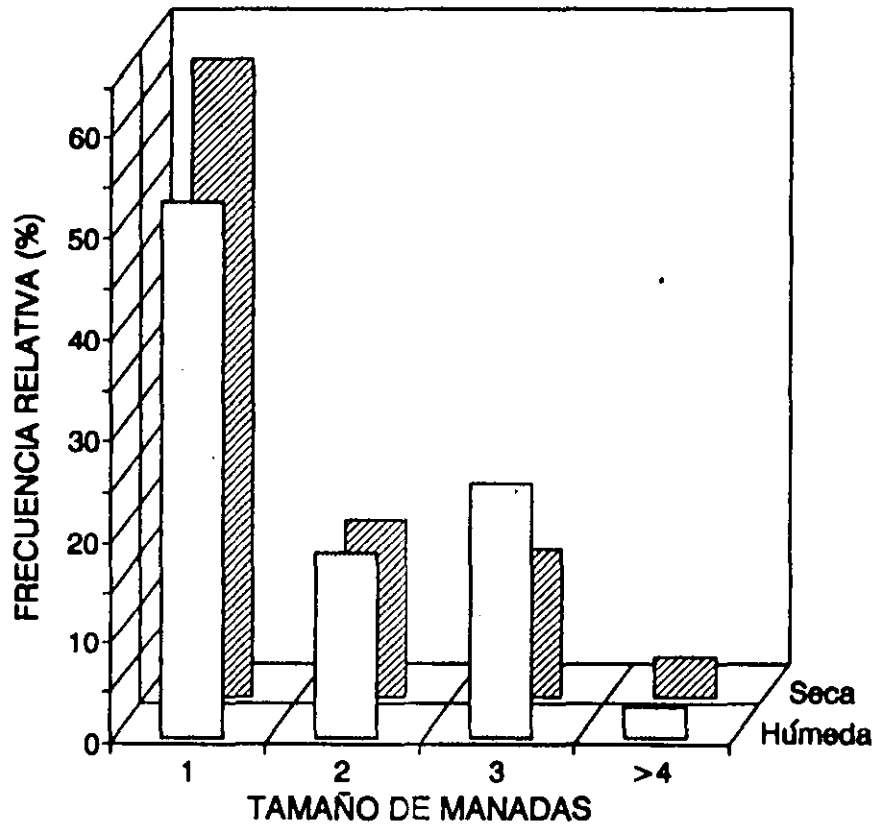


Figura 6

Frecuencias de observación del tamaño de grupos de venados durante las épocas húmeda y seca.

Las estimaciones de la densidad a partir del tercer procedimiento, análisis del tamaño de grupo, para cada modelo se presenta en el Cuadro 5. Excepto en los modelos SEXP y TF20, para los demás las estimaciones con este segundo procedimiento fueron menores. No se encontraron diferencias significativas entre las estimaciones de la densidad obtenidas por los dos procedimientos en todos los modelos (Cuadro 4).

S. Mandujano y S. Gallina
Densidad del venado cola blanca

Cuadro 5

Comparación de las estimaciones promedio de la densidad (venados/km²) del venado cola blanca obtenidas con dos maneras: basada en observaciones individuales (procedimiento 1) y basada en observaciones del tamaño de manadas (procedimiento 3), para cada modelo a lo largo del período de estudio; error estándar (EE).

MODELO	Procedimiento-1 ¹		Procedimiento-3 ²		U	P
	Densidad	EE	Densidad	EE		
SFOU	11.0	1.4	10.4	0.7	7	0.44
COX1	9.1	1.1	7.0	0.8	3	0.10
COX2	16.3	1.1	14.7	1.2	5	0.24
PLEX	17.7	1.9	15.0	1.9	4	0.17
BNEG	19.1	1.1	18.1	1.1	5	0.24
NMED	11.4	0.6	11.3	0.7	7	0.44
SEXP	7.0	0.6	7.4	0.8	5	0.24
TF10	13.2	1.0	12.3	1.1	5	0.24
TF20	8.4	0.7	8.4	0.9	7	0.44

¹ $D_1 = nf(0)/2L$

² $D_3 = (D_0)(P_0)$ y $D_0 = n_0f(0)/2L$

DISCUSION

La estimación de la densidad del venado cola blanca en el bosque tropical caducifolio de Chamela obtenida por el método de transecto varió dependiendo del modelo empleado. En otros estudios con ungulados donde se ha analizado la densidad obtenida con diferentes modelos para una misma base de datos, también se ha encontrado que las estimaciones difieren dependiendo de cuales modelos se empleen (Robinette *et al.* 1974; Hone 1988a; White *et al.* 1989). Asimismo, en otros estudios se han encontrado diferencias y similitudes entre los modelos, muy parecidos a los resultados en este trabajo. Hone (1988a) encontró que los modelos de SFOU, COX1 y NMED dan estimaciones

muy semejantes entre sí y son los menos sesgados respecto al valor de la densidad conocida, los BNEG y PLEX sobreestiman la densidad, y los modelos de PLEX y de franja la subestiman. Quinn II (1979) encontró que los modelos de SFOU y COX dan estimaciones exactas y muy parecidas entre sí.

La conclusión general que se puede extraer de estos trabajos es que no hay un modelo totalmente satisfactorio para todas las especies en distintos tipos de habitats. El aspecto fundamental es que la estimación de la densidad depende en gran parte de la forma de la curva probabilística de detección (Eberhardt 1968), y en este sentido es importante definir cuál modelo se ajusta a dicha curva (White *et al.* 1989).

Análisis de los Supuestos del Método. El método de transecto tiene dos versiones, una es el transecto de franja, y la otra es el transecto de línea. Sin embargo, el primero es un caso especial del segundo. Ambos tienen supuestos distintos. En varios estudios ha sido común analizar si son satisfechos o no estos supuestos, como un medida de lo adecuado del método de transecto de línea para un sitio en particular (Ratti *et al.* 1983; Smith y Nydegger 1985; Brenan y Block 1986; Guthery 1988; Healy y Welsh 1992). Son cinco los supuestos del método de transecto línea (Burnham *et al.* 1980).

El supuesto 1, el más crítico, "todos los animales sobre el transecto deben ser detectados con una probabilidad igual a uno", se considera que sí fue satisfecho. Esto se debe a las buenas condiciones que ofrecen los caminos, ya que es muy fácil detectar a los venados delante del camino antes de que los animales huyan.

En cuanto al supuesto 2 "se debe detectar al animal en el punto exacto antes de que huya", no siempre se cumplió ya que, de los venados observados más allá de los 10 m perpendiculares al transecto, el 40% iniciaron su huida antes de ser detectados parados. El sesgo que se introduce es que aumenta la distancia perpendicular de los animales al

transecto, afectando a la curva de detección y disminuyendo las estimaciones de la densidad. Esto es importante, ya que se pudo ver que el intervalo de distancia perpendicular de 20 a 30 m presentó un ligero "salto". Dada la baja visibilidad del sotobosque en todo el año, difícilmente se podrá mejorar esta situación ya que algunos venados detectarán primero al observador antes de que éste lo haga. De hecho, cuando los animales estaban alejados del centro del transecto, se dependió del movimiento de los venados para su detección (ver White *et al.* 1989). Un punto importante a considerar es que con el transecto de línea se asume que únicamente los animales que estén sobre la línea de recorrido, o sea a 0 m perpendiculares, deben ser observados con una probabilidad igual a uno. Esto implica que cualquier animal que esté más allá de la línea de recorrido y no sea detectado por el observador, no introducirá sesgo en la estimación de la densidad. Esta es una de las ventajas principales de este método (Burnham *et al.* 1980, 1985).

El supuesto 3 "las distancias son medidas exactamente", debido a lo mencionado en el punto anterior, no se cumplió siempre. Por tal razón, las medidas se tuvieron que agrupar en intervalos de clase, lo cual disminuye el error de medición.

El supuesto 4 "ningún animal debe ser contado dos veces", se considera que sí se cumplió ya que rara vez se observaron a muchos venados durante el recorrido de los transectos como para tener duda si era o no el mismo animal. Sin embargo, de un día a otro en algunas ocasiones sí se observó al mismo individuo, por lo cual estos datos fueron excluidos del análisis para calcular la densidad.

Y el supuesto 5 "las observaciones son eventos independientes", es aplicable en la mayoría de las observaciones en este lugar ya que más del 50% de los venados observados eran individuos solitarios. Sin embargo, al observar a una hembra se tiene la probabilidad de observar a sus crías; esto es, las crías no son observaciones independientes. Calculando la densidad a partir de los datos del tamaño de los grupos,

se encontró que para algunos modelos no afecta esto, mientras que en otros sí.

El transecto de franja tiene dos supuestos (Eberhardt 1978). El supuesto 1 "sólo se debe contar a los animales que están dentro del ancho del transecto previamente definido", se considera que sí fue satisfecho cuando se utilizó un ancho de 10 m. Sin embargo, cuando se incrementó el ancho a 20 m es probable que esta condición no haya sido satisfecha.

El supuesto 2 "se debe tener la certeza de contar a todos los animales que están dentro del ancho del transecto inicialmente definido", al emplear un ancho de 10 m, se tuvo mayor seguridad de cumplirlo. Pero al aumentar el ancho del transecto es muy probable que no se haya satisfecho, ya que lo denso de la vegetación no permite observar a todos los animales. Esto se puede apreciar fácilmente en la Figura 5.

Selección del Modelo más Confiable. Sin un conocimiento previo del número de venados, es sumamente difícil la selección de un modelo determinado del método de transecto para el bosque tropical caducifolio. El rango de estimaciones fue muy amplio entre modelos, y ninguno se ajustó a todas las curvas de detección. Con respecto a esto último, Burnham *et al.* (1980) y White *et al.* (1989) mencionan que la prueba de X^2 no es adecuada para el método de transecto, ya que es afectada por el número de clases en que se agrupan las observaciones. Entre menos clases sean, más modelos se ajustarán al histograma; por el contrario, si el número de clases es alto, será difícil que un modelo se ajuste. Por lo tanto, se desecha esta prueba como criterio de selección.

Un modelo adecuado es aquel que no está influido por diversos factores como: el tipo de habitat, la especie animal, la época del año, las condiciones climáticas a la hora de realizar los muestreos, la experiencia del observador, entre otros. Un modelo cuya estimación no es sesgada por estos factores se dice que es robusto. Los criterios para

seleccionar un modelo robusto son: que $f(x)$ pueda ser modelado por una función flexible que pueda tomar distintas formas; que no sea afectado por las probabilidades de detección dependiendo de distintos factores; que la función supuesta decaiga lentamente cerca del centro del transecto; que el estimador haga el mayor uso de la información de distancias perpendiculares para estimar $f(0)$ y que tenga una varianza baja (Burnham *et al.* 1980).

El modelo de Fourier es considerado actualmente de los más exactos y precisos para estimar la densidad de herbívoros mayores (Brennan y Block 1986; Escos y Alados 1988; Guthery 1988; Hone 1988a; Bergstedt y Anderson 1990; Karanth y Sunkuist 1992; Srikosamatara 1993). Esto se debe a que este modelo cumple con los requisitos de un modelo robusto (Burnham *et al.* 1980). Por tal motivo, se recomienda su empleo para calcular la densidad. En general, es fácil de computar y la eficiencia del estimador es muy bueno para muestras pequeñas. En el presente estudio, SFOU podría ser el más adecuado para estimar la densidad de esta especie en el bosque tropical caducifolio, ya que los histogramas de detección varían entre épocas y años debido a que la visibilidad de la vegetación cambia de una época a otra, y a que el patrón de actividad del venado varía a través de las épocas.

El cálculo de la densidad con el modelo no paramétrico de Cox es muy sencillo (Hone 1988a, 1988b), y es un buen modelo cuando otros fallan o cuando es necesario sólo un índice de densidad (Eberhardt 1978). Sin embargo, es un modelo poco robusto (Burnham *et al.* 1980). En el presente estudio, el modelo COX1 dio estimaciones similares al de Fourier, aunque con una variación mayor. Este modelo podría ser bueno para habitats tropicales donde la visibilidad es muy baja, de manera tal que si se incluyen las detecciones en sólo dos intervalos de clase, se facilita el trabajo de campo y disminuyen los errores al medir las distancias perpendiculares.

Los modelos paramétricos simples (BNEG y NMED) son muy adecuados si existe un gran número de observaciones en los primeros intervalos de la curva de detección y luego decaen paulatinamente (Hemngway 1971; Quinn y Gallucci 1980; White *et al.* 1989). Sin embargo, estas condiciones son rígidas y en pocos casos resultan útiles, además de que no cumplen con las condiciones de un modelo robusto (Burnham *et al.* 1980). En este sentido, son más adecuados los modelos paramétricos generalizados (SEXP y PLEX), los cuales incorporan a BNEG y NMED como casos especiales, y son más robustos. En el presente estudio, la desventaja principal de estos modelos consistió en que las formas de las curvas de detección no tuvieron, en todos los casos, la forma de caída necesaria para que el modelo ajustara bien, a causa de los saltos o acumulación de observaciones en el intervalo 20-30 m. De los modelos generalizados, el PLEX podría ser adecuado ya que en un estudio con el venado cola blanca, White *et al.* (1989) concluyen que este modelo da buenos resultados. Sin embargo, es un modelo menos robusto que el SFOU, y requiere de cálculos más complejos.

El modelo de transecto de franja es menos preciso y exacto que el transecto de línea (Burnham y Anderson 1984). Burnham *et al.* (1985) mencionan que en la práctica es muy probable que no sean satisfechos los supuestos de este modelo cuando se trabaja con animales huidizos y/o cuando la visibilidad es baja. Esto tiene como consecuencia la posibilidad de cometer más errores durante el muestreo y por tanto obtener un estimador sesgado. La manera más conveniente para cumplir con los supuestos del transecto de franja, es establecer un ancho muy estrecho (Hone 1986). Sin embargo, esto tiene como desventaja que se limita demasiado el número de animales detectados. Si se está trabajando con una especie escasa o difícil de detectar, esto tendrá como consecuencia un tamaño de muestra muy bajo lo cual aumenta la varianza del estimador. Además, si se observan animales más allá del ancho límite del transecto, no se pueden considerar para el cálculo de la densidad, lo cual es una pérdida de información importante. En el presente estudio se observó la tendencia a ir disminuyendo las

estimaciones de la densidad conforme aumenta el ancho del transecto. A un ancho de 10 m a cada lado del transecto se tiene la estimación más confiable debido a que los dos supuestos de este modelo son satisfechos en el área de estudio. El inconveniente de usar un ancho de 10 m es que el número de detecciones decrece considerablemente, aumenta la varianza, y cuando n es bajo, hay una importante pérdida de información. Por tal motivo, se considera que es más recomendable el empleo del transecto de línea en el lugar de estudio, ya que tiene supuestos menos rígidos.

En conclusión, resulta difícil seleccionar un modelo en específico para este sitio. No obstante, dada la teoría que lo respalda y su uso común en muchos estudios, lo que permite hacer comparaciones, se propone que el modelo de Fourier podría ser uno de los más indicados para el bosque tropical caducifolio. Alternativo al de Fourier están los modelos franja con un ancho de 10 m y el modelo COX1. La utilidad del modelo PLEX debe investigarse con más detalle.

Efecto del Patrón de Actividad de los Venados sobre las Estimaciones. En el presente estudio se detectó que dos factores podrían estar incidiendo en las estimaciones de la densidad con el método de transecto. Uno es la variación en el patrón de actividad de los venados, y el otro el uso de los caminos por parte de los venados. Primero, los resultados sugieren que en el área de estudio el índice de observación de venados promedio de una época, puede considerarse como un "reflejo" confiable de la densidad. De hecho, hay evidencias de que la tasa de observación de venados está determinada, en primer lugar, por la densidad de venados (Sage *et al.* 1983). Sin embargo, la variación mensual en el índice de observación inesperada, en el sentido de que de un mes a otro aumenta o disminuye considerablemente (ver Cuadro 1), podría explicarse más adecuadamente por cambios en los ritmos de actividad relacionados con cambios en el ciclo reproductivo y en el habitat.

Está bien documentado que los patrones de actividad y uso del habitat del venado varían a través del tiempo (Kohn y Mooty 1971; Kammermeyer y Marchinton 1977; Larson *et al.* 1978; Suring y Vohs 1979; Tierson *et al.* 1985; Rautenstrauch y Krausman 1989; Leopold y Krausman 1991). Por lo tanto, el primer aumento en el índice que se da entre agosto y octubre puede deberse a que las hembras y los cervatillos probablemente presentan más movilidad después del destete. La disminución en el índice entre noviembre y enero, y luego el aumento abrupto del mismo entre marzo y junio, no pueden explicarse en términos de cambios en el tamaño poblacional debido a mortalidad y natalidad. Entre enero y junio las fuentes de agua disminuyen considerablemente y la biomasa vegetal verde en el sotobosque es muy baja, entonces los venados tendrán que desplazarse más para poder satisfacer sus necesidades alimenticias y, por lo tanto, es mayor la probabilidad de observarlos. Esto se reflejó en un mayor número de observaciones y estimaciones altas de la densidad en todos los modelos, durante la época seca.

Segundo, la intensidad de la atracción de los venados hacia los caminos varía a lo largo del tiempo. Esto también ha sido documentado para esta especie en otros tipos de habitats (Sage *et al.* 1983; Mooty *et al.* 1984). En el área de estudio, los venados no usan los caminos para desplazarse de un lugar a otro por un trecho largo sino que los cruzan. Un uso muy importante que hacen de los caminos es para comer. Es conocido que el venado es un animal que se beneficia con los efectos de bordes en el habitat (Towry 1984). Los caminos en este sitio crean un efecto de borde en el habitat. Por lo tanto, un aspecto fundamental que incide sobre la estimación de la densidad es conocer la proporción de individuos de la población que usan los caminos para comer y el tiempo que invierten sobre los caminos. Estos aspectos pueden ser contestados de manera más precisa por medio de la radiotelemetría (Eberhardt 1968, 1990; Floyd *et al.* 1979; Sage *et al.* 1983).

S. Mandujano y S. Gallina
Densidad del venado cola blanca

En conclusión, los dos puntos anteriores sugieren que las estimaciones de la densidad podrían estar afectadas no sólo por el conteo de animales presentes en el área al momento del muestreo, sino también por su actividad y uso del hábitat, a través del año. Por lo cual, es muy importante conocer estos aspectos en el área de estudio para evaluar cuál es su influencia sobre la estimación de la densidad. Esto normalmente no se menciona en los estudios de dinámica poblacional (ver Floyd *et al.* 1979; McCullough 1982). La manera de compensar esto es obteniendo una estimación promedio de cada época, basada en muestreos mensuales.

Ventajas y Limitaciones del Transecto en el Sitio de Estudio. La ventaja principal del método de transecto de línea en el área de estudio es que no depende de supuestos muy específicos que requieren de conocer aspectos de la biología del venado para el área en particular, como es el caso de los métodos de huellas y grupos fecales (Mandujano 1992). El problema se reduce a buscar cuál modelo se ajusta al histograma de frecuencias de las observaciones perpendiculares de los venados al transecto (Burnham *et al.* 1980).

Un aspecto interesante es que el comportamiento relativo de la densidad a través del tiempo es muy similar en todos los modelos. Esto implica que seleccionando uno y aplicándolo repetidamente se puede obtener un índice de la densidad lo cual es importante si sólo se desea detectar cambios de la población. Las principales dificultades del método de transecto en el área de estudio se mencionan a continuación.

Primero, un bajo número de venados detectados. Esto implica que se debe caminar transectos más largos para obtener el tamaño de muestra ($n > 40$) recomendable para una estimación precisa (Burnham *et al.* 1980). En ningún mes durante el estudio se obtuvo el tamaño de muestra recomendado. Esto se debió a la baja visibilidad a los lados de los caminos (< 40.0 m) y a lo corto de los transectos (< 11 km). Por tal

motivo, no es posible para el área de estudio obtener una estimación muy precisa ($CV < 10\%$) de la densidad en un mismo mes. En áreas pequeñas, como la presente, no es posible establecer transectos muy largos, de manera que es necesario realizar repeticiones en el tiempo. Así, sólo es posible una estimación por época. Engel-Wilson *et al.* (1981) encontraron que aumentando el largo del transecto y/o el número de réplicas, se reduce la variación en las estimaciones. Sin embargo, Hanowski *et al.* (1990) mencionan que aumentar el número de réplicas en áreas pequeñas, como la presente, no necesariamente disminuye la varianza de los datos pues ésta puede ser mucho más grande que la varianza en áreas mayores.

Segundo, la baja visibilidad dificulta ver el punto exacto donde el animal está antes de que huya. Por lo cual, es necesario durante el trabajo de campo incluir las observaciones dentro de intervalos de clases, lo cual no es muy recomendable (Burnham *et al.* 1980). Asimismo, las clases no pueden ser muy estrechas por lo que las observaciones deben ser incluidas en pocas clases. Esto afecta la prueba X^2 debido a que histogramas de frecuencias con pocas clases (< 7) se pueden ajustar a varios modelos, y no es sencillo seleccionar el más adecuado (Burnham *et al.* 1980; White *et al.* 1989).

Y tercero, la ubicación de los transectos debe ser aleatoria. En el área de estudio esto es poco práctico, ya que por lo denso del sotobosque se tendrían que perturbar varios kilómetros de vegetación. Otro inconveniente es que la vegetación sería sumamente densa aún sobre el transecto, lo que aunado al ruido al pisar la hojarasca seca, tendrían como consecuencia que los venados que estuvieran sobre el transecto corrieran antes de ser detectados, violando el supuesto 1. Por otro lado, el transecto debe ser recto con el fin de que el centro siempre sea bien ubicado por el observador y así medir exactamente la distancia perpendicular del animal. En este estudio se consideró como centro del transecto la línea de vegetación que crece en medio del camino de terracería (ver Schultz y Muncy 1957; Smith y Nydegger 1985). No obstante, el problema mayor lo representan las curvas de los caminos.

Una opción sería subdividir el camino en transectos lo más recto posibles eliminando las partes con curvas (Escos y Alados 1988). Sin embargo, el número de observaciones no sería lo suficientemente grande, teniendo una gran cantidad de transectos cortos sin ninguna observación. Un caso importante es que el transecto pueda no estar al azar mientras que los animales si lo estén con respecto al transecto (Burnham *et al.* 1980). Si los caminos tienen algún efecto sobre el patrón de uso del habitat por parte de este ungulado, entonces habrá sesgo en la estimación pero como ya se mencionó, esto se puede compensar obteniendo estimaciones promedio por época.

CONCLUSIONES

La estimación de la densidad del venado cola blanca en el bosque tropical caducifolio de Chamela obtenida por el método de transecto varió dependiendo del modelo empleado. El aspecto fundamental es que la estimación de la densidad depende en gran parte de la forma de la curva probabilística de detección, y en este sentido es importante definir cuál modelo se ajusta a dicha curva. Sin embargo, resulta difícil seleccionar un modelo en específico para este sitio, sin una evaluación del sesgo de cada modelo. No obstante, dada la teoría que lo respalda y su uso común en numerosos estudios, se propone que el modelo de Fourier podría ser uno de los más indicados para este habitat. Con estos método y modelo se pueden detectar cambios en el nivel poblacional mayores al 20%, a partir de caminatas diurnas durante la época húmeda.

La ventaja principal del método de transecto de línea en el área de estudio es que no depende de supuestos muy específicos que requieren de conocer aspectos de la biología del venado para el área en particular, como es el caso de los métodos indirectos. Las desventajas del método son: el bajo número de venados detectados; la baja visibilidad que dificulta ver el punto exacto donde el animal está antes de que huya; y la dificultad de ubicar aleatoriamente los transectos. Debe investigarse

el efecto del cambio en los patrones de actividad y uso del habitat del venado sobre las estimaciones de la densidad en este bosque tropical caducifolio.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a R. Dirzo, E. Ezcurra, G. Ceballos, V. Rico-Gray y A. González-Romero, sus comentarios y sugerencias al trabajo de tesis de SM, de donde se deriva el presente artículo. Muy particularmente a M. Aranda, A. Chemás y dos revisores anónimos, por sus comentarios y sugerencias al manuscrito inicial de este artículo. El CONACYT otorgó beca (54449) a SM durante el trabajo de tesis de maestría. Agradecemos a S.H. Bullock y F. Noguera de la Estación de Biología "Chamela" del Instituto de Ecología de la UNAM, por los días de apoyo y facilidades para la realización de este estudio. Este trabajo forma parte del Departamento de Ecología y Comportamiento Animal del Instituto de Ecología, y recibió apoyo de los proyectos CONACYT (P220CCOR-892154), (P020CCOR-903703), SEP (DGICSA-902467) y CONACYT (0327N9107).

LITERATURA CITADA

- Anderson, D.R., J.L. Laake, B.R. Crain and K.P. Burnham. 1979. Guide-lines for line transect sampling of biological populations. *Journal of Wildlife Management* 43: 70-78.
- Barnes, A., G.J.E. Hill and G.R. Wilson. 1986. Correcting for incomplete sighting in aerial surveys of kangaroos. *Australian Wildlife Research* 13: 339-348.
- Bergstedt, R.A. and D.R. Anderson. 1990. Evaluation of line transect sampling based on remotely sensed data from underwater video. *Transnational American Fisheries Society* 119: 86-91.
- Brennan, L.A. and W.M. Block. 1986. Line transect estimates of mountain quail density. *Journal of Wildlife Management* 50: 373-377.
- Bullock, S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the South Coastal Region of Mexico. *Arch. Meteorological Geophysical Bioclimate* 36: 297-316.
- Burnham, K.P. and D.R. Anderson. 1984. The need for distance data in transect counts. *Journal of Wildlife Management* 48: 1248-1254.
- Burnham, K.P., D.R. Anderson and J.L. Laake. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildlife Monographs* 72: 1-202.
- Burnham, K.P., D.R. Anderson and J.L. Laake. 1981. Line transect estimation of bird population density using a Fourier series. *Studies in Avian Biology* 6: 466-482.
- Burnham, K.P., D.R. Anderson and J.L. Laake. 1985. Efficiency and bias in strip and line transect sampling. *Journal of Wildlife Management* 49: 1012-1018.
- Carrera, J. 1985. Manejo de un hato de venado cola blanca (*Odocoileus virginianus texanus*) en el noreste de Coahuila. pp. 756-761, *In: Memorias I Simposium*

S. Mandujano y S. Gallina
Densidad del venado cola blanca

- Internacional de Fauna Silvestre*. Wildlife Society de México, México, D.F.
- Chapman, C., L.M. Fedigan and L. Fedigan. 1988. A comparison of transect methods of estimating population densities of Costa Rica primates. *Brenesia* 30: 67-80.
- Dietrich, U. 1991. Densidad poblacional de algunas especies cinegéticas en el noreste de México. pp. 16-26, *In: Memorias IX Simposio de Fauna Silvestre*. UNAM, México, D.F.
- Eberhardt, L.L. 1968. A preliminary appraisal of line transects. *Journal of Wildlife Management* 32: 82-88.
- Eberhardt, L.L. 1978. Transect methods for population studies. *Journal of Wildlife Management* 42: 1-31.
- Eberhardt, L.L. 1990. Using radio-telemetry for mark-recapture studies with edge effects. *Journal of Applied Ecology* 27: 259-271.
- Eberhardt, L.L. and R.C. Van Etten. 1956. Evaluation of the pellet group count as a deer census method. *Journal of Wildlife Management* 51: 665-675.
- Eisenberg, J.F. 1989. *Mammals of the Neotropics*. The University of Chicago Press, Chicago. 449 pp.
- Eisenberg, J.F. & R.W. Thorington. 1973. A preliminary analysis of a neotropical mammal fauna. *Biotropica* 5: 150-161.
- Engel-Wilson, R.W., A.K. Webb, K.V. Rosenberg, R.D. Ohmart and B.W. Anderson. 1981. Avian censusing with the strip method: a computer simulation. *Studies in Avian Biology* 6: 445-449.
- Escos, J. and C.L. Alados. 1988. Estimating mountain ungulate density in Sierras de Cazorla y Segura. *Mammalia* 52: 425-428.
- Ezcurra, E. and S. Gallina. 1981. Biology and population dynamics of white-tailed deer in northwestern Mexico. pp. 77-108, *In: P.F. Ffolliot y S. Gallina (eds.), Deer Biology, Habitat Requirements, and Management in Western North America*. Instituto de Ecología, A.C. México, D.F.
- Firchow, K.M., M.R. Vaughan and W.R. Mytton. 1990. Comparison of aerial survey techniques for pronghorns. *Wildlife Society Bulletin* 18: 18-23.
- Floyd, T.J., L.D. Mech and M.E. Nelson. 1979. An improved method of censusing deer in deciduous-coniferous forest. *Journal of Wildlife Management* 43: 258-261.
- Gallina, S. 1990. El venado cola blanca y su habitat en La Michilla, Durango. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 98 pp.
- García, L.C. y R. Monroy. 1985. Estimación de la población de venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en la selva baja caducifolia del sureste del Estado de Morelos, pp. 68-80 *In: III Simposio sobre Fauna Silvestre*. UNAM y AZARM. México.
- Glanz, W.E. 1982. The terrestrial mammal fauna of Barro Colorado Island: census and long-term changes. pp. 455-468 *In: E.H. Leigh, A.S. Rand y D.M. Windsor (eds.), The Ecology of a Tropical Forest. Seasonal Rhythms and Long-Term Changes*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.

- Guthery, F.S. 1988. Line transect sampling of bobwhite density on rangeland: evaluation and recommendations. *Wildlife Society Bulletin* 16: 193-203.
- Hall, E.R. 1981. *The Mammals of North America*. Vol.II, Second Edition, John Wiley & Sons, New York. 1181 pp.
- Hanowski, J.M., G.J. Niemi and J.G. Blake. 1990. Statistical perspectives and experimental design when counting birds on line transects. *Condor* 92: 326-335.
- Healy, W.M. and C.J.E. Welsh. 1992. Evaluating line transects to monitor gray squirrel populations. *Wildlife Society Bulletin* 20: 83-90.
- Hemingway, P. 1971. Field trials of the line transect method of sampling large populations of herbivores. pp. 405-411 In: E. Duffey y A.S. Watts (eds): *The Scientific Management of Animal and Plant Communities for Conservation*. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Hone, J. 1986. Accuracy of the multiple regression method for estimating population density in strip transects. *Australian Wildlife Research* 13: 121-126.
- Hone, J. 1988a. A test of the accuracy of line and strip transect estimators in aerial survey. *Australian Wildlife Research* 15: 493-497.
- Hone, J. 1988b. Evaluation of methods for ground survey of feral pigs and their sign. *Acta Theriologica* 33: 451-465.
- Jenkins, J.H. and R.L. Marchinton. 1969. Problems in censusing the white-tailed deer. pp. 115-118, In: *Proc. Symp. White-Tailed Deer Southern Forest Habitat*.
- Jeter, L.K. 1965. Census methods. pp. 186-192, In: R.F. Harlow y F.K. Jones (eds.), *The White-Tailed Deer in Florida*. Florida Game and Fresh Water Fish Commission, Technical Bulletin No. 9.
- Kammermeyer, K.E. and R.L. Marchinton. 1977. Seasonal change in circadian activity of radio-monitored deer. *Journal of Wildlife Management* 41: 315-317.
- Karanth, K.U. and M.E. Sunquist. 1992. Population structure, density and biomass of large herbivores in the tropical forests of Nagarahole, India. *Journal Tropical Ecology* 8: 21-35.
- Kohn, B.E. and J.J. Mooty. 1971. Summer habitat of white-tailed deer in north-central Minnesota. *Journal of Wildlife Management* 35: 476-487.
- Laake, J.L., K.P. Burnham and D.R. Anderson. 1979. *User's manual for program Transect*. Utah State University Press, Logan, Utah. 26 pp.
- Larson, J.T., O.J. Rongstad and F.W. Terbilcox. 1978. Movement and habitat use of white-tailed deer in southcentral Wisconsin. *Journal of Wildlife Management* 42: 113-117.
- Leopold, A.S. 1965. *Fauna Silvestre de México*. IMRNR, México, D.F. 608 pp.
- Leopold, B.D. and P.R. Krausman. 1991. Factors influencing desert mule deer distribution and productivity in Southwestern Texas. *Southwestern Naturalist* 36: 67-74.
- Lott, E.J., S.H. Bullock and A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in coastal Jalisco. *Biotropica* 19: 228-235.

S. Mandujano y S. Gallina
Densidad del venado cola blanca

- Mandujano, S. 1992. Estimaciones de la densidad poblacional del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 75 pp.
- Mandujano, S. y G. Hernández. 1990. Análisis de los factores ambientales que influyen sobre el nivel poblacional del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), en el parque "Desierto de los Leones", D.F. Pp. 351-364, In: J.L. Camarillo y F. Rivera (eds.), *Áreas Naturales Protegidas en México y Especies en Peligro de Extinción*. Serie Ecológica, ENEP-I, UNAM, México, D.F.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1991. El venado cola blanca en el bosque tropical de "Chamela", Jalisco. pp. 74-80, In: *Memorias IX Simposio sobre Fauna Silvestre*. UNAM, México.
- McCullough, D.R. 1982. Evaluation of night spotlighting as a deer study technique. *Journal of Wildlife Management* 46: 963-973.
- Mooty, J.J., P.D. Karns and Heisyag. 1984. The relationship between white-tailed deer track count and pellet group surveys. *Journal of Wildlife Management* 51: 644-648.
- Quinn II, T.J. 1979. The effects of school structure on line transect estimators of abundance. pp. 473-491, In: G.P. Patil & M. Rosenzweig (eds.), *Contemporary Quantitative ecology and Related Ecometrics*. International Co-operative Publishing House, Fairland, Maryland.
- Quinn II, T.J. 1981. The effect of group size on line transect estimators of abundance. *Studies in Avian Biology* 6: 502-508.
- Quinn II, T.J. and V.F. Gallucci. 1980. Parametric models for line transect estimators of abundance. *Ecology* 61: 293-302.
- Ratti, J.T., L.M. Smith, J.W. Hupp and J.L. Laake. 1983. Line transect estimates of density and the winter mortality of gray partridge. *Journal of Wildlife Management* 47: 1088-1096.
- Rautenstrauch, K.R. y P.R. Krausman. 1989. Influence of water availability and rainfall on movements of desert mule deer. *Journal of Mammalogy* 70: 197-201.
- Robinette, W.L., C.M. Loveless y D.A. Jones. 1974. Field tests of strip census methods. *Journal of Wildlife Management* 38: 81-96.
- Rodríguez, J. y G. Arnaud. 1990. Densidad de la liebre cola negra (*Lepus californicus*) en el valle de Santo Domingo, Baja California Sur. pp. 421-429, In: *Memorias VIII Simposio de Fauna Silvestre*. UNAM y AZARM, México, D.F.
- Romo, M. 1987. Dinámica de la población del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en la Sierra San Blas de Pabellón del estado de Aguascalientes. Tesis Licenciatura. Universidad Autónoma de Aguascalientes. Aguascalientes, México. 108 pp.
- Sage, R.W., W.C. Tierson, G.F. Mattfeld y D.F. Behrend. 1983. White-tailed deer visibility and behavior along forest roads. *Journal of Wildlife Management* 47: 940-953.

- Schultz, V. and R.J. Muncy. 1957. An analysis of variance applicable to transect population data. *Journal of Wildlife Management* 21: 274-278.
- Smith, G.W. and N.C. Nydagger. 1985. A spotlight, line-transect method for surveying jack rabbits. *Journal of Wildlife Management* 49: 699-702.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1979. *Biometría: Principios y Métodos Estadísticos en la Investigación Biológica*. H. Blume Ediciones, Madrid, España. 832 pp.
- Srikosamata, S. 1993. Density and biomass of large herbivores and other mammals in a dry tropical forest, western Thailand. *Journal of Tropical Ecology* 9: 33-43.
- Suring, L.H. and P.A. Vohs. 1979. Habitat use by columbian white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 43: 610-619.
- Tierson, W.C., G.F. Mattfeld, R.W. Sage, and D.F. Behrend. 1985. Seasonal movements and home ranges of white-tailed deer in the Adirondacks. *Journal of Wildlife Management* 49: 760-769.
- Towry, R.K. 1984. Wildlife requirements. Pp. 73-209, In: R.L. Hoover & D.L. Wills (eds.), *Managing Forested Lands for Wildlife*. Colorado Division of Wildlife, Denver, Colorado.
- Tyson, E.L. 1959. A deer vs. track census. *Transnational North America Wildlife Conference* 24: 457-464.
- Valenzuela, D. 1991. Estimación de la densidad y distribución de la población de venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*, Rafinesque 1832) en el bosque La Primavera, Jalisco. Tesis Licenciatura, Universidad Autónoma de Guadalajara, Jalisco, México. 83pp.
- Vaughan, C. y M. McCoy. 1984. Estimación de las poblaciones de algunos mamíferos en el parque nacional Manuel Antonio, Costa Rica. *Brenesia* 22: 207-217.
- Villarreal, J.G. 1990. Muestreo de poblaciones silvestres de venado cola blanca: método conteo físico nocturno con auxilio de luz artificial. *Revista DUMAC* 12: 22-24.
- White, G.C., R.M. Bartmann, L.H. Carpenter and R.A. Garrott. 1989. Evaluation of aerial line transects for estimating mule deer densities. *Journal of Wildlife Management* 53: 625-635.
- Zavala, G. 1992. Estimación poblacional del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en la Estación Científica Las Joyas, Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco. Universidad de Guadalajara, Jalisco, México. 61 pp.



Comparison of deer censusing methods in tropical dry forest

Salvador Mandujano and Sonia Gallina

Abstract We estimated white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) population density by 3 methods (track count, pellet group count, and direct count on transects) from July 1989-June 1991 in tropical dry forest (TDF) in Jalisco, Mexico. Deer observations varied between seasons and years, suggesting that the nonparametric model based on the Fourier series was the most appropriate for estimating deer density using line transects in tropical habitat. Estimated density varied up to 17-fold (1.6-27.6 deer/km²) among methods. The transect method produced more precise results in the wet season, whereas the track count method produced more precise results in the dry season. The greatest disadvantage of track and pellet counts in TDF was lack of conversion factors to estimate population density from counts. Conversely, the main advantage of the direct count method on line transects was that no conversion factor was required. Each method produced similar results seasonally with respect to relative density. Therefore, they can be used as indices to detect changes in population over time.

Key words census, density, *Odocoileus virginianus*, tropical deciduous forest, white-tailed deer

White-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) management is common in North America (McCullough 1982). In contrast, management of this species in tropical areas is minimal even when it is an important food source or hunting trophy (Leopold 1959, Mendez 1982). Knowing the number of individuals in an area as well as the carrying capacity of the habitat are basic to the management of deer populations. Nevertheless, there is little information about density of deer in tropical habitats (Eisenberg and Thorington 1973, Eisenberg 1980, Brokx 1982).

In 1989, we began studying white-tailed deer in a tropical dry forest on the Mexican Pacific Coast. The objective was to learn the dynamics and habitat use of deer in this habitat. We needed a census method that would precisely estimate population in this type of habitat. Thus, the following objectives were identified: (1) compare density estimates from 3 methods (pellet group counts, track counts, and direct count of animals on a transect); (2) analyze suitability of

each method for this type of habitat, and (3) select the most precise method.

Study area

This study was conducted in the Chamela Biological Station, which is operated by the Universidad Nacional Autonoma de Mexico. The 1,600-ha station is located on the southwest coast in the state of Jalisco, Mexico; elevations range from 30-500 m. The region is characterized by irregular topography. Mean annual temperature is 25°C, with May through September the hottest months. From 1977-1984, temperature maxima and minima were 29-32°C and 15-23°C, respectively. Mean annual precipitation is 748 mm (SD = 119), with 80% of the rain falling during July-October. Rainfall occurs in the wet season from July-November; the dry season is from December-June (Bullock 1986).

The dominant vegetation is tropical dry forest (TDF) located on hilly terrain with thin soils. Forest

Address for authors: Departamento de Ecología y Comportamiento Animal, Instituto de Ecología, AP 63, Xalapa 91000, Veracruz, México.

height varies between 4 and 15 m, has a well-developed understory, and numerous tree species lose their leaves during the dry season (Lott et al. 1987). Some of the most common trees are botoncillo (*Cordia alliodora* [Ruiz and Pav.] Oken), vara blanca (*Lonchocarpus lanceolatus* Benth.), and iguanero (*Caesalpinia eriostachys* Benth.).

The station also has semideciduous tropical forest (STF) ranging from 10–25 m in height. This forest type is found along main streams and in protected places on deep soils. The most common trees in this type of forest are culbreo (*Astronium graveolens* Jacq.), mojote (*Brosimum alicastrum* Sw.), and tempisque (*Sideroxylon capiri* A. DC.). Mangroves (*Rhizophora* spp.), palm groves, and thorny secondary scrub surround the station.

Field work was restricted to the 500 ha of the station reserved for research. Over 75% of this area is TDF. Within the TDF are patches of taller trees that lose leaves later in the dry season. Because these areas are limited to a few meters on either side of gullies, they are not really STF. Therefore, we refer to them as arroyo vegetation (AV).

Methods

Counts along transects

Data collection. Five to 8 line transects (LT) were established along roads each month. Though the placement of the transect lines should be random (Burnham et al. 1980), dense understory of the study area prohibited randomly placing long transects. Therefore, we used existing roads. Of the total length of these roads, 74% crossed TDF; the rest crossed STF. Total transect length varied from 6–11 km ($\bar{x} = 9.1$ km) each month. Transects were walked (1–2 km/hour) by 1 person between 0700–1200 and 1600–2000, 2–4 times/month. Deer are very active in this area during the day, probably because of limited hunting. Data were collected during the wet seasons of 1989 and 1990 and during the dry seasons of 1990 and 1991.

When a deer was detected, we tried to measure either of the following: the perpendicular distance of the animal from the transect or the angle and radial distance of the observer from the animal. However, it was not always possible to locate the exact position of animals when they were first detected. As such, it was necessary to include observations in interval classes. All observations were grouped into 4 perpendicular distance classes: 0–10 m, 11–20 m, 21–30 m, and 31–40 m. To measure flight distance, deer detected ahead on the road were slowly approached until they fled, and the distance between the ob-

server and the position of the deer was measured (Behrend and Lubeck 1968).

Data analysis. Density (Dd , deer/km²) was calculated as:

$$Dd = \frac{nf(0)}{2L}$$

where n is the number of detections, $f(0)$ is the probabilistic function of density at 0 m of perpendicular distance, and L is the total length (km) of transect. To estimate $f(0)$ and the standard error (SE), we used the Fourier series model from the program TRANSECT (Burnham et al. 1980). Because low numbers of deer were detected monthly on all transects, we pooled observations for various months. We calculated the density for the wet season and the dry season for each year. Student's t -test was performed to detect between-season differences. We performed an independence test using a 3-dimension contingency table (Sokal and Rohlf 1969) to determine whether there was a relationship among distance deer were detected (0–10 m or >10 m), habitat (TDF or STF), and season (dry or wet).

Deer track counts

Data collection. Six to 15 transects ($x = 9$) were established to count sets of deer tracks in each sampling month. Each transect was 500-m long x 0.9-m wide and was located on roads. Deer tracks were counted along the same transects as the deer were counted, but on different days. The day before counting, we cleaned transects of old tracks and prepared them by removing leaf litter and loosening the earth (Daniel and Frels 1971). Transects were only located where conditions for leaving tracks were suitable. Transects were disregarded if vehicles passed during a count period. After 24 hours, we counted sets of deer tracks crossing transects in any direction (Tyson 1959). We counted tracks during the wet seasons of 1989 and 1990 and the dry seasons of 1990 and 1991.

Data analysis. To convert deer tracks into animal density (Dt), we modified Tyson's (1959) model to calculate deer/km². The formula was:

$$Dt = \frac{H}{2.59 Lm}$$

where H is the number of deer tracks, Lm is the total number of miles covered, and 2.59 is a metric conversion factor to obtain deer/km² from deer/mi². Lm was calculated by multiplying the number of transects by 0.5 km and dividing by 1.6 km. Monthly estimates were average daily counts in each month. Seasonal estimates were calculated considering each

month as a repetition. The normal distribution calculated for each season fit the data ($P < 0.10$). Therefore, standard errors were estimated for this distribution (Sokal and Rohlf 1969). Student's *t*-test was used to determine if there were wet versus dry season differences.

Pellet group count

Data collection. We randomly established 6 transects that were 400-m long with 40 plots (9.3 m²) placed at 10-m intervals (Ezcurra and Gallina 1981). Fifty percent of the plots were within TDF, 27% within STF, and 23% within AV. Pellet deposit time was controlled by cleaning each plot of old excrement. Plots were sampled by 2-5 people 50-90 days after being established. We sampled only during the 1990 and 1991 dry seasons.

Data analysis. To convert pellet groups to animal density (*Dp*), we used Eberhardt and Van Etten's (1956) model. The formula to calculate deer/km² was:

$$Dp = \frac{107,527 \cdot Pg}{Td \cdot Fr}$$

where 107,527 is the number of 9.3-m² plots in 1 km², *Pg* is the mean number of pellet groups/plot, *Td* is the deposit time (days) of the pellet groups, and *Fr* is the defecation rate. The defecation rate used was 12.7 groups/day/deer (Eberhardt and Van Etten 1956). We estimated density for each season by pooling the data from the transects. The negative binomial distribution fit the data each year ($P < 0.10$). The standard error formula for the negative binomial distribution was:

$$SE = \sqrt{\frac{Pg + \frac{Pg^2}{k}}{n}}$$

where *k* is the negative binomial parameter and *n* the number of plots.

To determine whether deer defecated differentially in various habitats, habitat availability and use (for TDF, STF, and AV) were analyzed using a *G*-test and Bonferroni's intervals with 95% confidence limits

(Neu et al. 1974). A 1-way analysis of variance (ANOVA) was used to determine if there were differences in estimates between methods. An *a posteriori* Student-Newman-Keuls (SNK) test was performed for a multiple comparison among means.

Results

We saw 177 deer along 418 km of transects (Table 1). Sixty to 67% of the deer were detected from 0-10 m perpendicular to the transect, after which sightings decreased (Fig. 1). We detected 0-9% from 31-40 m. No deer were observed >40 m perpendicular from transect. Frequency of detection histograms were similar for the dry seasons of both years, while those for the wet seasons showed more variation. Average flight distance between observer and deer was 23 m ($n = 12$, range 11-50 m). Perpendicular distance at which deer were detected was independent of the habitat ($G = 2.39$, 1 df, $P = 0.10$) and season ($G = 0.77$, 3 df, $P = 0.75$). Mean density was 11.0 deer/km² (SE = 1.1). There was no difference in density estimates in the dry versus wet season (Table 2; $t = 1.59$, 3 df, $P = 0.25$).

We counted 226 sets of deer tracks on 164 transects (Table 1). Mean density was 1.6 deer/km² (SE = 0.3). Again, there was no difference in densities seasonally (Table 2; $t = 3.16$, 3 df, $P = 0.09$).

We counted 240 pellet groups in 960 sampling plots (Table 1). Deer preferred to defecate in TDF over STF and AV ($G = 24.3$, 2 df, $P = 0.001$). Mean deer density was 27.6 deer/km² (SE = 5.0).

We found differences in the estimates provided by the 3 methods ($F = 141.2$, 2,7 df, $P = 0.001$). The SNK showed differences in density estimates between the 3 methods ($P < 0.05$). Line transects were more precise in the wet season, and track counts were more precise in the dry season (Table 2).

Discussion and implications

The actual number of deer in the area was not known, thus bias related to each method cannot be cal-

Table 1. Variables from 3 deer-census methods during 4 sampling seasons from July 1989-June 1991 in a tropical deciduous forest in Chamela, Jalisco, Mexico. Wet = July-November, Dry = January-June.

Methods		Wet, 1989	Dry, 1990	Wet, 1990	Dry, 1991
Line transect	Distance (km)	121	114	122	61
	<i>n</i> (deer)	52	57	41	27
Track	No. transects	22	66	45	31
	<i>n</i> (tracks)	27	110	48	41
Pellet group	No. plots	— ^a	480	—	480
	<i>n</i> (pellet groups)	—	137	—	103

^a Method was not used during this period.

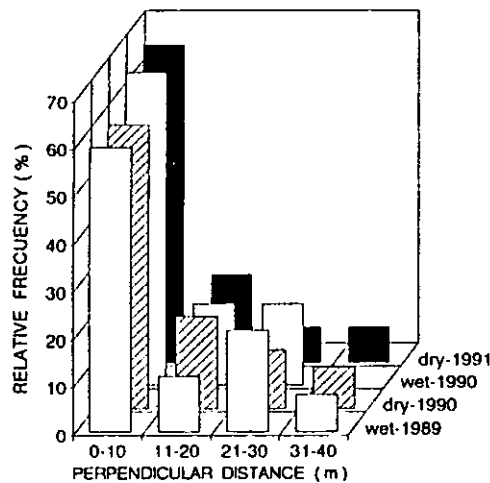


Fig. 1. Distribution of perpendicular distance of white-tailed deer detection from the transect from July 1989–June 1991 in a tropical deciduous forest in Jalisco, Mexico.

culated. However, from the beginning we expected similar estimates by the 3 methods. If these methods differed in the estimates they provided, then factors other than the number of animals could be affecting the estimates. Density estimated from pellet counts was 2.4 times greater than line transect, and line transect estimate was 7.3 times greater than that for track counts. Density estimated from pellet counts was as much as 17.4 times greater than the track method. In other studies of herbivores, different results have been obtained depending on the method used (Downing et al. 1965, Coulson and Raines 1985, Bobek et al. 1986, Escos and Alados 1988, Hone 1988, Firchow et al. 1990, Fuller 1991, Storm et al. 1992). This suggests that factors other than the number of animals affect estimates.

Assumptions of the methods

Line transect method. This method has 5 assumptions (from Burnham et al. 1980).

Assumption 1: "Animals directly on the line are always detected with a probability of 1." In our study we believe this assumption was satisfied because visibility on the roads made it easy to detect deer before they flushed. In

fact, it is possible that every deer 0–10 m perpendicular to the transect were detected with a probability of 1 because this is less than the deer's estimated flight distance and any deer within this area would have been detected upon fleeing.

Assumption 2: "Animals are detected at their initial location, prior to any movement in response to the observer." This assumption was not always met; 40% of the deer observed at a perpendicular distance >10 m flushed before their precise location had been recorded. In fact, it was only because they fled that we detected some individuals >10 m from the transect (White et al. 1989).

Assumption 3: "Distances are exactly measured." Given the previous situation, not all distances could be measured exactly and so distances were grouped.

Assumption 4: "No animal should be counted 2 times." We think that this requirement was met as it was rare to observe many deer while examining transects in the same day.

Assumption 5: "Observations are independent events." This relates to 2 aspects of deer surveys: flushing 1 animal does not cause another to flush (Anderson et al. 1979), and transects should be placed at random. Of the deer observed in this area, 61% were solitary individuals, and only females are known to form groups with their fawns. Male deer have not been observed to form groups, unlike deer in other areas (Teer et al. 1965, Hirth 1977). Therefore, this assumption was invalid only when we encountered females with young. Considering the second aspect, even when the transects were not placed at random, the number of deer detected close to the transect line (0–10 m) or farther away (>10m) did not differ in different habitats or seasons, suggesting that any bias was constant.

Track method. Tyson's model (1959) has 2 assumptions.

Assumption 1: "The animal passes through the same place on consecutive days." This assumption was met because on various occasions the same individuals, judging from individual variation, size, age,

Table 2. Estimated density (D) of white-tailed deer, standard error (SE), and percent coefficient of variation (CV) for the line transect, track, and pellet group methods for 4 seasons between July 1989 and June 1991 in a tropical deciduous forest in Chamela, Jalisco, Mexico. Wet = July–November, Dry = January–June.

Methods	Wet, 1989			Dry, 1990			Wet, 1990			Dry, 1991		
	D	SE	CV	D	SE	CV	D	SE	CV	D	SE	CV
Line transect	9.6	1.6	16.1	14.9	2.6	17.3	9.0	1.4	15.6	10.6	2.2	21.3
Track	1.4	0.3	20.2	2.0	0.3	14.1	1.3	0.3	22.0	1.7	0.2	11.3
Pellet group	— ^a	—	—	28.1	3.8	13.5	—	—	—	27.1	6.7	24.7

^a Method was not used during this period.

sex, and shape of antlers, were observed in the same place on consecutive days.

Assumption 2: "Daily activity is restricted to a diameter of 1.6 km" (Tyson 1959). The methodology in this study did not allow us to confirm this assumption. Variation in the size of home ranges have important consequences on the daily movements of deer (Tyson 1959). But there is little information about the pattern of daily activity and the extent of the home range of this species in tropical dry habitats.

Pellet group method. There are 4 central assumptions in the pellet group count (Eberhardt and Van Etten 1956):

Assumption 1: "The mean defecation rate of individuals is 12.7 groups/day." This assumption is the most critical for converting the number of pellet groups into deer density (Neff 1968). Defecation rate for deer in TDF is not known.

Assumption 2: "Time of pellet deposition is known" (Eberhardt and Van Etten 1956). This assumption was satisfied because the maximum time of deposition was known for each transect.

Assumption 3: "Pellet groups are correctly identified and none are lost from the sampling plots" (Eberhardt and Van Etten 1956). Loss of pellet groups was minimal because there was no activity of coprophagous beetles during the dry season and the plots were inspected by 2-5 people.

Assumption 4: "Plot size and shape are efficient for a precise count" (Eberhardt and Van Etten 1956). In our study, previously analyzed plot form and size were used (Smith 1968).

Advantages and limitations

Line transect method. The line transect method has seldom been used in tropical habitats (Eisenberg and Thorington 1973, Glanz 1982, Karanth and Sunquist 1992). The main advantage of using LT in TDF is that, unlike the track and pellet group methods, LT does not require specific assumptions about deer biology such as defecation rate or daily movement in a particular area. In our study, Fourier series might be appropriate for estimating deer density in TDF because the detection histograms varied among seasons and years. This results from the change in visibility through the vegetation seasonally and from changes in deer activity (Mandujano 1992). The main difficulties with the LT in TDF are outlined below.

The recommended sample size ($n > 40$, Burnham et al. 1980) was not obtained in any month of this study because visibility was low along the sides of the roads (<40 m) and the transects were short (<1 km). Thus, it was not possible to obtain a precise density estimate in the same month (<10%) for the study

area. According to Burnham et al. (1980), 110 km of transect is needed to estimate with a precision of 10%, or 30 km for 20% precision in the same month. In small areas such as that studied here, it is not possible to establish long transects, so it is necessary to replicate over time. Therefore, only 1 estimate/season is possible.

Low visibility often made it difficult to see exactly where the animal was before it fled. For this reason, during field work it was necessary to arrange the observations in perpendicular class intervals. This practice is not recommended (Burnham et al. 1980).

Track method. Track counting has been used as an abundance index (Tyson 1959, Jenkins and Marchinton 1969, Mooty et al. 1984). However, it has not been used in tropical habitats. In TDF, the application of this method was relatively simple. Contrary to results obtained by Harlow and Downing (1967), we did not find a day-to-day variation in the number of tracks. At present, the main problem is that the variability in daily extent of deer movement and the size of their home ranges in this type of habitat is not known. When this is known, we can modify Tyson's model for application in TDF.

Pellet count method. This method is widely used in temperate habitats (Wallmo et al. 1962, Van Etten and Bennett 1965, Neff 1968, Jenkins and Marchinton 1969). An important factor for converting number of pellet groups to deer density is the defecation rate (Neff 1968). Eberhardt and Van Etten's model (1956) uses a mean rate of 12.7 groups/day/deer. However, higher rates have been reported (Rogers 1987, Sawyer et al. 1990).

In TDF, this method can be used only during the dry season when the vegetation allows transects to be established. During the wet season, the understory is extremely dense and very difficult to traverse. Neff (1968) suggested that plots be located as far away from each other as possible along the transect to avoid counting pellets from the same individuals. In our study area, this was not practical. Establishing a 400-m transect with 40 plots that were separated by 10 m required an average of 4 hours of walking by 2 people. Further separation of the plots increased the time and effort required for sampling. The critical variable for this method is the rate of defecation, which is not known for TDF. In our study area as in other places (Neff 1968, Ezcurra and Gallina 1981, Fuller 1991), deer tend to defecate in specific sites, normally close to their resting spots. Even though the deer preferred TDF, we believe there was no overestimation in our extrapolation.

Acknowledgments. We are grateful to R. Dirzo, E. Ezcurra, G. Ceballos, V. Rico-Gray, M. Aranda, and A. Gonzalez-Romero for their comments and suggestions on the first version of the manuscript. Thanks to D. R. Synatzke, G. A. Feldhamer, and an anonymous reviewer for their comments and suggestions on the manuscript. Thanks to D. Valenzuela, G. Zavala, and G. Gonzalez for their help in the field. Thanks also to A. Chemas, S. H. Bullock, A. Hernandez, I. Ramirez, and R. Ayala for their observations. Thanks to K. P. Burnham for sending us a copy of TRANSECT. The Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) awarded a scholarship (54449) to S. Mandujano. Projects CONACYT (P220CCOR-892154, P020CCOR-903703, and 0327N9107) and SEP (DGICSA-902467) provided financial support. The Chamela Biological Station of the Instituto de Biología of Universidad Nacional Autónoma de México provided days of support and field work facilities.

Literature cited

- ANDERSON, D. R., J. L. LAAKE, B. R. CRAIN, AND K. P. BURNHAM. 1979. Guidelines for line transect sampling of biological populations. *J. Wildl. Manage.* 43:70-78.
- BEHREND, D. F., AND R. A. LUBECK. 1968. Summer flight behavior of white-tailed deer in two Adirondack forests. *J. Wildl. Manage.* 32:615-618.
- BOBEK, B., K. PERZANOWSKI, AND J. ZIELINSKI. 1986. Red deer population census in mountains: testing of an alternative method. *Acta Theriologica* 31:423-431.
- BROOKS, P. A. 1982. White-tailed deer populations and habitats of South America. Pages 525-546 in L. K. Halls, ed. *White-tailed deer: ecology and management*. Stackpole Books, Harrisburg, Pa.
- BULLOCK, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the South Coastal Region of Mexico. *Arch. Meteorology, Geophysics and Bioclimatology* 36:297-316.
- BURNHAM, K. P., D. R. ANDERSON, AND J. L. LAAKE. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildl. Monogr.* 72. 202pp.
- COULSON, G. M., AND J. A. RAINES. 1985. Methods for small-scale surveys of gray kangaroo populations. *Aust. Wildl. Res.* 12:119-125.
- DANIEL, W., AND D. B. FREES. 1971. A track-count method for censusing white-tailed deer. *Texas Parks and Wildl. Dep. Tech. Ser. No. 7*. La Porte, Tex. 18pp.
- DOWNING, R. L., W. H. MOORE, AND J. KIGHT. 1965. Comparison of deer census techniques applied to a known population in a Georgia enclosure. *Proc. Annu. Conf. Southeast. Assoc. Game and Fish Comm.* 19:26-30.
- EBERHARDT, L. L., AND R. C. VAN ETEN. 1956. Evaluation of the pellet group count as a deer census method. *J. Wildl. Manage.* 20:70-74.
- EISENBERG, J. F. 1980. The density and biomass of tropical mammals. Pages 35-55 in M. E. Soulé and B. A. Wilcox, eds. *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Assoc. Inc., Sunderland, Mass.
- EISENBERG, J. F., AND R. W. THORINGTON. 1973. A preliminary analysis of a neotropical mammal fauna. *Biotropica* 5:150-161.
- ESCOS, J., AND C. L. ALAMOS. 1988. Estimating mountain ungulate density in Sierras de Cazorla y Segura. *Mammalia* 52:425-428.
- EZCURRA, E., AND S. GALLINA. 1981. Biology and population dynamics of white-tailed deer in northwestern Mexico. Pages 77-108 in P. F. Pfolliot and S. Gallina, eds. *Deer biology, habitat requirements, and management in western North America*. Inst. de Ecol. México, Distrito Federal.
- FIRCHOW, K. M., M. R. VAUGHAN, AND W. R. MYTTON. 1990. Comparison of aerial survey techniques for pronghorns. *Wildl. Soc. Bull.* 18:18-23.
- FULLER, T. K. 1991. Do pellet counts index white-tailed deer numbers and population change? *J. Wildl. Manage.* 55:393-396.
- GLANZ, W. E. 1982. The terrestrial mammal fauna of Barro Colorado Island: census and long-term changes. Pages 455-468 in E. H. Leigh, A. S. Rand, and D. M. Windsor, eds. *The ecology of a tropical forest. Seasonal rhythms and long-term changes*. Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C.
- HARLOW, R. F., AND R. L. DOWNING. 1967. Evaluating the deer track census method used in the southeast. *Proc. Annu. Conf. Southeast. Assoc. Game and Fish Comm.* 21:39-41.
- HIRTH, D. H. 1977. Social behavior of white-tailed deer in relation to habitat. *Wildl. Monogr.* 53. 55pp.
- HONE, J. 1988. Evaluation of methods for ground survey of feral pigs and their sign. *Acta Theriologica* 33:451-465.
- JENKINS, J. H., AND R. L. MARCHINTON. 1969. Problems in censusing the white-tailed deer. Pages 115-118 in *White-tailed deer in the southern forest habitat*. Proc. of a Symp., U.S. Dep. Agric. For. Serv., South. For. Exp. Stn. Stephen F. Austin State Univ., Nacogdoches, Tex.
- KARAMTI, K. U., AND M. E. SUNQUIST. 1992. Population structure, density and biomass of large herbivores in the tropical forests of Nagarhole, India. *J. Tropical Ecol.* 8:21-35.
- LEOPOLD, A. S. 1959. *Wildlife of Mexico*. Univ. California Press, Berkeley, Calif. 568pp.
- LOTT, E. J., S. H. BULLOCK, AND A. SOLIS-MAGALLANES. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in coastal Jalisco. *Biotropica* 19:228-235.
- MANDUJANO, S. 1992. Estimaciones de la densidad del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco. M.S. Thesis, Univ. Nacional de Autonomía México, Distrito Federal 75pp.
- MCCHULLOUGH, D. R. 1982. The theory and management of *Odocoileus* populations. Pages 535-549 in C. M. Wemmer, ed. *Biology and management of the Cervidae*. National Zool. Park, Smithsonian Inst, Washington, D.C.
- MENDEZ, E. 1982. White-tailed deer populations and habitats of Mexico and Central America. Pages 513-524 in L. K. Halls, ed. *White-tailed deer: ecology and management*. Stackpole Books, Harrisburg, Pa.
- MOODY, J. J., P. D. KARNS, AND D. M. HEIS. 1984. The relationship between white-tailed deer track counts and pellet-group surveys. *J. Wildl. Manage.* 48:275-279.
- NEFF, D. J. 1968. The pellet-group count technique for big game trend, census, and distribution: a review. *J. Wildl. Manage.* 32:597-614.
- NEIL, C. W., R. B. BYERS, AND J. M. PECK. 1974. A technique for analysis of utilization-availability data. *J. Wildl. Manage.* 38:541-545.
- ROGERS, L. L. 1987. Seasonal changes in defecation rates of free-ranging white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 51:330-333.
- SAWYER, T. G., R. L. MARCHINTON, AND W. M. LENTZ. 1990. Defecation rates of female white-tailed deer in Georgia. *Wildl. Soc. Bull.* 18:16-18.
- SMITH, R. 1968. A comparison of several sizes of circular plots for

estimating deer pellet-groups density. *J. Wildl. Manage.* 32:585-591.

SOKAL, R. R., AND F. J. ROHLF. 1969. *Biometry*. W. H. Freeman and Co., San Francisco, Calif. 776pp.

STORM, G. L., D. F. COFFMAN, R. H. YAHNER, AND J. M. NICHOLS. 1992. A comparison of 2 techniques for estimating deer density. *Wildl. Soc. Bull.* 20:197-203.

TEER, J. G., J. W. THOMAS, AND E. A. WALKER. 1965. Ecology and management of white-tailed deer in the Llano Basin of Texas. *Wildl. Monogr.* 15. 62pp.

TYSON, E. L. 1959. A deer drive vs. track census. *Trans. North Am. Wildl. Conf.* 24:457-464.

VAN ETTEN, R. C., AND C. L. BENEFIT. 1965. Some sources of error in using pellet-group counts for censusing deer. *J. Wildl. Manage.* 29:723-729.

WALLACE, O. C., A. W. JACKSON, T. L. HAILEY, AND R. L. CARLISLE. 1962. Influence of rain on the count of deer pellet groups. *J. Wildl. Manage.* 26:50-55.

WITTE, G. C., R. M. BARTMANN, L. H. CARPENTER, AND R. A. GARROTT. 1989. Evaluation of aerial line transects for estimating mule deer densities. *J. Wildl. Manage.* 53:625-635.

Salvador Mandujano (left) is a Research Associate in the Department of Animal Ecology and Behavior of the Instituto de Ecología, Xalapa, México. He received a B.S. in Biology from the Universidad Autónoma Metropolitana, México and an M.S. in Biological Sciences from the Universidad Nacional Autónoma de México. He is a member of the National Researcher System (SNI), and his research interests are ecology and conservation of ungulates, animal-plant interactions, and ethnobiology. **Sonia Gallina** (right) is a Research Titular in the Department of Animal Ecology and Behavior of the Instituto de Ecología, Xalapa, México. She re-



ceived a B.S., M.S., and Ph.D. in Biological Sciences from the Universidad Nacional Autónoma de México. She is a member of SNI, and her research interests include mammal ecology, management, and conservation.

Received 1 July 1993.

Accepted 28 June 1994.

Associate Editor: Feldhamer.





condiciones generales de los individuos y la población (Kaji *et al.* 1988). A su vez, estos factores son influenciados por mecanismos que dependen de la densidad los cuales regularmente operan cuando la población está cerca de la capacidad de carga del hábitat (Sams *et al.* 1996) y por el comportamiento social de los individuos (Clutton-Brock *et al.* 1982, 1987, Ozoga *et al.* 1982).

La dinámica poblacional de los ungulados en ambientes estacionales se caracteriza por una marcada influencia de factores denso-independientes determinados por las condiciones climáticas durante el verano, lo cual influye en la calidad y cantidad del alimento, es decir la capacidad de carga del hábitat (Sæther 1997). En hábitats templados la época crítica normalmente sucede durante el invierno lo cual determina temperaturas ambientales muy frías y baja accesibilidad al poco alimento debido a la acumulación de nieve (Picton 1984, Mech *et al.* 1987, Kaji *et al.* 1988, Langvatn *et al.* 1996, Post y Stenseth 1998). Mientras que en hábitats tropicales y semiáridos, el período crítico sucede durante la época seca cuando hay escasez de agua y las plantas tienen baja calidad nutricional y baja biomasa en pie (Coe *et al.* 1976, Smith y Lecont 1979, Sinclair *et al.* 1985, Owen-Smith 1990, Freeland y Choquenot 1990). Particularmente, debido a su amplia distribución geográfica, el venado cola blanca habita diferentes tipos de comunidades vegetales que se caracterizan por su marcada estacionalidad en la fenología de las plantas. La mayoría de los estudios sobre dinámica poblacional de esta especie se han realizado en hábitats templados y semiáridos (McCullough 1979, Gavin *et al.* 1984, Nelson y Mech 1986, Dusek *et al.* 1989, Fuller 1990, Nixon *et al.* 1991, Gallina 1994, Van Deelen *et al.* 1997). En contras-

te, prácticamente no hay ningún estudio sobre la dinámica poblacional de esta especie en hábitats tropicales.

El venado cola blanca subespecie *sinaloae* es residente del bosque tropical caducifolio de la costa del estado de Jalisco (Leopold 1965). Esta vegetación se caracteriza por un notable contraste en la fenología de las plantas a lo largo del año causado principalmente por la marcada estacionalidad en el régimen de lluvias (Rzedowski 1978). En la costa Pacífica, la variación anual en la precipitación es influenciada por los vientos Alisios durante el verano y los ciclones durante el invierno (García-Oliva *et al.* 1991), lo cual origina una época húmeda y una seca de 6 a 7 meses de duración (Bullock 1986). Esto influye sobre la composición florística (Lott *et al.* 1987), fenología (Bullock y Solís-Magallanes 1990), y biomasa arbórea (Martínez-Yrizar *et al.* 1992). Este tipo de hábitat para el venado se caracteriza por una marcada variación espacial y temporal en la biomasa foliar disponible (Mandujano *et al.*, enviado), el valor nutritivo de las plantas (Silva-Villalobos 1996) y la disponibilidad de fuentes de agua (Mandujano y Gallina 1995a). Los cambios en la vegetación influyen no solo sobre la disponibilidad de alimento, sino en la cobertura de protección contra las temperaturas extremas (Mandujano y Gallina 1995a), y de protección contra depredadores como el puma (*Puma concolor*), jaguar (*Panthera onca*), ocelote (*Leopardus pardalis*) y coyote (*Canis latrans*) (López-González *et al.* 1997).

Para proponer planes de manejo en los que se considere la conservación dentro del área de estudio y el posible aprovechamiento del venado en las zonas aledañas a esta área, es necesario conocer aspectos básicos de la ecología de este ungulado. Los objetivos del presente

ANÁLISIS PRELIMINAR DE LA DINÁMICA POBLACIONAL DEL VENADO COLA BLANCA EN UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO DE MÉXICO

Salvador Mandujano y Sonia Gallina, Departamento de Ecología y Comportamiento Animal, Instituto de Ecología A. C., Apartado Postal 63, Xalapa 91000, Veracruz, México.

Resumen: Como consecuencia de la estacionalidad en el patrón de precipitación, el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) enfrenta una marcada variación en la disponibilidad de alimento, agua y cobertura de protección contra el clima y depredadores, en el bosque tropical caducifolio de "Chamela" en Jalisco, México. En el presente trabajo se analizan datos preliminares sobre la dinámica poblacional del venado durante el período 1989 a 1994, en relación a algunos parámetros demográficos y al patrón de precipitación. Se empleó el método de conteo directo de venados en transectos para la obtención de los datos poblacionales. No se encontraron cambios significativos en la densidad (11 a 16 venados/km²), estructura de edades y proporción de sexos durante el período de estudio. No hubo correlación significativa entre la lluvia y los parámetros poblacionales. Sin embargo, hubo tendencia de que a mayor lluvia dos años antes la densidad se incrementa y el porcentaje de hembras adultas sin crías disminuye. La tasa de natalidad fue de 1.03 crías/hembras adultas. Menos del 50% del total de las hembras tuvieron crías. Aparentemente, la hembras jóvenes no se reproducen sino hasta el segundo año de vida. Hubo correlación positiva entre la densidad y el porcentaje de hembras adultas sin crías, y una tendencia negativa entre la densidad y la tasa de natalidad. Las tasas de sobrevivencia de la categoría crías a jóvenes fue de 0.79, y de 0.63 de juveniles a adultos. La primera época seca a la que se enfrentan los venados jóvenes es determinante para su sobrevivencia, en particular para los machos. La sobrevivencia de las crías hembras es mayor pues permanecen por más de un año con sus madres. Los principales factores de mortalidad podrían ser la depredación y la cacería ilegal. Los años del estudio puede considerarse como un período relativamente húmedo por lo que la alta disponibilidad de recursos en este lapso podría favorecer el crecimiento de la población para los años siguientes. El final de la época seca (entre mayo y junio) puede considerarse el "cuello de botella" del crecimiento de la población en este bosque tropical caducifolio.

Palabras Clave: bosque tropical caducifolio, demografía, *Odocoileus virginianus*.

Revisiones recientes han mostrado que la dinámica poblacional de ungulados es afectada por una combinación de factores ambientales y denso-dependientes (Bonsall *et al.* 1998, Gaillard *et al.* 1998). Entre los ambientales se tienen al clima (Picton 1984, Owen-Smith 1990, Langvatn *et al.* 1996, Sæther 1997, Post y Stenseth 1998), la disponibilidad de alimento (Sinclair *et al.* 1985, Choquenot 1991, Sæther *et al.* 1996), la depredación y parasitismo (Terborgh 1990, Skogland 1991), y la cacería (Dusek *et al.* 1992). Estos factores determinan aspectos como las condiciones físicas de las hembras previo al apareamiento y durante la gestación (Sams *et al.* 1996), la fecha de nacimiento de las crías

(Carrol y Brown 1977, McGinnes y Downing 1977, Nelson y Mech 1986), el peso de los cervatillos y su vulnerabilidad a enfermedades y a la depredación (Cook *et al.* 1971, Guinness *et al.* 1978, Fairbanks 1993), las necesidades nutricionales para el crecimiento y acumulación de grasas de los animales jóvenes (Robbins y Moen 1975, Verme y Ozoga 1980a y 1980b), la vulnerabilidad a la depredación de los machos jóvenes en proceso de dispersión (Holzenbein y Marchinton 1992), la edad a la que alcanzan la madurez sexual los animales (Sæther y Heim 1993, Festa-Bianchet *et al.* 1995), el peso corporal y el crecimiento de las astas en los machos (Solberg y Sæther 1994, Smith 1998) y las

estudio fueron analizar datos preliminares sobre la tendencia en la densidad poblacional del venado durante el periodo 1989-1994, y su relación con algunos parámetros demográficos y con el patrón de precipitación en el bosque tropical caducifolio de "Chamela", Jalisco.

ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo se realizó en la Estación de Biología "Chamela" de la UNAM, situada en la costa de Jalisco, México (19°30'N y 105° 00' W). La Estación tiene una extensión de 3,200 ha, y se caracteriza por una topografía irregular, con pendientes de 21° a 34°; el intervalo altitudinal es de 30 a 580 m, aunque la mayor parte del terreno no sobrepasa los 150 m. El clima es tropical con una marcada estacionalidad. La temperatura media anual es 25°C, con los meses más calientes entre mayo y septiembre (Bullock 1986).

La precipitación promedio anual de 1977-1997 ha sido de 740 mm (SD= 196). La temporada de lluvias inicia la última semana de junio, y de julio a octubre cae el 80% de la lluvia anual y tiene una duración media de 126 días (Fig. 1). Durante la época seca cae el 20% de la lluvia anual y tiene una duración media de 158 días (Bullock 1986). La precipitación mensual durante la época seca es muy variable, lo que indica que en el mismo mes se puede presentar una cantidad de precipitación diferente en distintos años. La variación anual en el patrón de precipitación está influenciado principalmente por los vientos Alisios y los ciclones del Pacífico (García-Oliva *et al.* 1991). Los primeros explican parte de la variabilidad anual de la lluvia que cae en junio y julio; mientras que los ciclones explican la variación de la lluvia entre agosto y octubre, además de tener

gran influencia en la probabilidad de precipitación de diciembre a marzo.

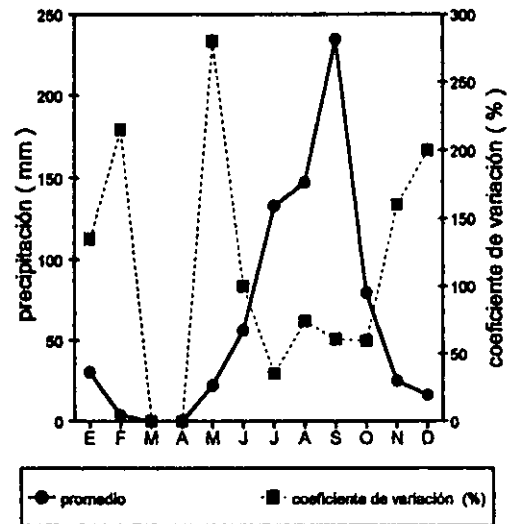


Fig. 1. Patrón de precipitación mensual medio y su variación (%CV) del periodo 1977-1997 de la Estación de Biología "Chamela", Jalisco.

La vegetación dominante es el bosque tropical caducifolio el cual se localiza en lomeríos con suelos someros, el estrato arbóreo tiene una altura de 4 a 15 m, presenta un sotobosque bien desarrollado, y numerosas especies arbóreas y arbustivas pierden sus hojas durante la época seca. Algunas de las especies más comunes son: *Cordia alliodora*, *Croton pseudoniveus*, *Lonchocarpus lanceolatus* y *Caesalpinia eriostachys*. También se encuentra el bosque tropical subperennifolio el cual se desarrolla a lo largo de los arroyos principales, en los lugares protegidos sobre suelos profundos, y el estrato arbóreo tiene una altura de 10 a 25 m. Las especies más comunes son: *Thouinidium decandrum*, *Astronium graveolens*, *Brosimum alicastrum* y *Sideroxylon capiri* (Lott *et al.* 1987).

MÉTODOS

1. Estimación de la Densidad.

El estudio se realizó en un área de aproximadamente 500 ha dentro de la Estación de Biología. Para estimar la densidad poblacional se emplearon los métodos de conteo directo de venados en transectos y conteo de grupos fecales (Mandujano y Gallina 1995b).

Conteo Directo de Venados.-- Se establecieron de 5 a 8 transectos a lo largo de los caminos durante cada mes de muestreo. Si bien el establecimiento de los transectos debe ser aleatorio (Burnham *et al.* 1980), lo denso de la cobertura en el sotobosque hizo prohibitivo el establecimiento al azar de los mismos. Por lo tanto, se emplearon los caminos de terracería como transectos. El largo total de los transectos varió entre 6 y 11 km ($\bar{x} = 9.1$ km) cada mes. Los transectos fueron caminados (1-2 km/hora) por una persona entre las 0700-1200 h y 1600-2000 h, dos o cuatro veces cada mes. Todas las observaciones fueron agrupadas en cuatro clases de distancias perpendiculares: 0-10 m, 11-20 m, 21-30 m, y 31-40 m. Los datos fueron colectados durante las épocas húmeda y seca de 1989 a 1994.

La densidad (D , venados/km²) fue calculada como: $D = nf(0)/2L$, donde n es el número de detecciones, $f(0)$ es la función probabilística de densidad a 0 m de distancia perpendicular, y L es el largo total (km) del transecto. Para estimar $f(0)$ y el error standard (SE), se usó el modelo basado en la serie de Fourier con el programa TRANSECT (Burnham *et al.* 1980). Dado el bajo número de venados detectados mensualmente en todos los transectos, se agruparon todas las observaciones de los meses de cada año y se calculó la densidad anual como:

$$D = \frac{\sum_{i=1}^R l_i D_i}{\sum_{i=1}^R l_i}$$

donde D_i es la densidad mensual, y l_i es el largo total de los transectos en cada mes. La varianza se estimó como:

$$\text{var}(D) = \frac{\sum_{i=1}^R l_i (D_i - D)^2}{L(R-1)}$$

Conteo de Grupos Fecales.-- Se establecieron aleatoriamente seis transectos con un largo de 400 m y con 40 parcelas de 9.3 m² cada una y colocadas a intervalos de 10 m, siguiendo la metodología de Ezcurra y Gallina (1981). El tiempo de depósito de los grupos fecales fue controlado limpiando cada parcela de todos los excrementos viejos. Las parcelas fueron revisadas por 2 a 5 personas 50 a 90 días después de haber sido establecidas. Se muestreó únicamente durante la época seca de 1990 a 1994.

Para convertir el número de grupos fecales a densidad de animales (D), se empleó el modelo de Eberhardt y Van Etten (1956). La fórmula para calcular la densidad es:

$$Dp = \frac{107527 \times P_g}{T_d \times F_r}$$

donde 107529 es el número de parcelas de 9.3 m² que caben en 1 km², P_g es el número medio de grupos fecales/parcela, T_d son los días de depósito de los grupos fecales, y F_r es la tasa de defecación. La tasa de defecación empleada fue de 26.9 grupos/día/venado (Sawyer *et al.* 1990). Se estimó la densidad para cada año agrupando los datos de todos los transectos. La distribución binomial negativa se ajustó a los datos de cada año por lo tanto

el error estandard se calculó como:

$$SE = \sqrt{\frac{Pg + \frac{Pg^2}{k}}{n}}$$

donde k es el parámetro de la binomial negativa y n es el número de parcelas.

2. Parámetros Poblacionales.

Para estimar parámetros poblacionales como la proporción de hembras y machos, la estructura de edades, las tasas de natalidad, mortalidad y crecimiento, se empleó únicamente la información obtenida con el método de conteo directo de venados. La información empleada para estimar estos parámetros se basó en las observaciones hechas entre junio y diciembre cuando es más fácil identificar a los machos de las hembras, y a los animales adultos de los juveniles y de los cervatillos. En el área de estudio, los nacimientos ocurren entre junio y agosto, y los apareamientos entre noviembre y enero. Cada venado fue clasificado en alguna de las siguiente categoría: adulto (> 28 meses de edad), juvenil (6 a 18 meses), y cría (<6 meses), y por sexo. Para algunos individuos no fue posible clasificarlos en alguna de estas categorías, por lo que estas observaciones no fueron utilizadas para los análisis.

Con la finalidad de evitar sesgo en las estimaciones de los parámetros debido a la observación continua de unos cuantos venados, se trató de distinguir individualmente a los animales. Es importante mencionar que por cuestiones logísticas en el presente estudio no se capturaron y marcaron individualmente a los venados, lo cual es recomendable en estudios demográficos (Lebreton *et al.* 1993). Sin embargo, hubo algunos factores que permitieron diferenciar confiablemente a algunos indi-

viduos: 1) en el área de estudio los venados no se desplazan grandes distancias sino que concentran sus actividades áreas relativamente pequeñas (Sánchez-Rojas *et al.* 1997); 2) existe un sistema de caminos y veredas que permiten recorrer las 500 ha de zona de muestreo, por lo que las observaciones no se concentraron en un sitio pequeño; 3) en este hábitat los venados no forman manadas, sino que el grupo social más importante es el de la hembra adulta con sus crías; y es más común observar a machos solitarios durante todo el año (Mandujano y Gallina 1996); 4) comparada con otros sitios, en el área de estudio la densidad poblacional no es alta (Mandujano y Gallina 1995b); y 5) es muy recurrente observar a los mismos individuos cruzar ciertos caminos casi a la misma hora en días o meses consecutivos. Considerando estos aspectos y localizando a cada individuo en un mapa escala 1:20,000, se estima que durante cada año del estudio se observó aproximadamente el 60% del total de individuos de la población.

Se estimó la tasa de crecimiento poblacional, r , como $r = \ln(N_{t+1}/N_t)$, donde N_{t+1} es la densidad de venados en el tiempo $t+1$, y N_t es la densidad en el tiempo t inicial (Caughley 1977). La tasa promedio para el periodo de estudio se estimó considerando las r de cada año como una repetición.

La tasa de sobrevivencia de la clase de edad de cervatillos a la de juveniles (S_{cj}) se calculó como:

$$S_{cj} = \frac{N_j(t+1)}{N_c(t)}$$

donde N_j es el número de juveniles y N_c el número de cervatillos. Debido a que no se pueden distinguir clases de edad específicas en animales adultos, únicamente

se obtuvo una estimación burda de la tasa de sobrevivencia de las clase de juveniles a adultos (S_{ja}), mediante la fórmula:

$$S_{ja} = \frac{N_a(t+1)}{N_a(t) + N_j(t)}$$

donde N_a es el número de adultos.

Para estimar la tasa de natalidad se estimó primero la proporción de hembras juveniles y adultas con y sin crías. A partir de esto se estimaron dos tasas de natalidad, una considerando el total de hembras y otra considerando únicamente a las hembras adultas. Debido a que se ha encontrado en otros estudios que la mortalidad de cervatillos es muy elevada durante los primeros 30 días de vida (Cook *et al.* 1971, Carrol y Brown 1977), es muy probable que las tasas de natalidad aquí reportadas estén sobrestimadas debido a que los cálculos se basan en el número de cervatillos observados con cada hembra entre junio y diciembre. La fórmula empleada para estimar la tasa de natalidad (F) fue:

$$F = \frac{N_c(t+1)}{N_a(t)}$$

3. Relación de los Parámetros Poblacionales con la Precipitación.

El año puede ser definido más adecuadamente desde una perspectiva biológica considerando el mes cuando habitualmente cae la primera lluvia importante como el inicio del año, ya que esta lluvia tiene efecto directo sobre la fenología de la vegetación que a su vez se relaciona con la disponibilidad de recursos para los ungulados (Coe *et al.* 1976, Picton 1984, Owen-Smith 1990, Langvatn *et al.* 1996). En la región de Chamela la primera lluvia importante cae en la segunda quincena del mes de junio (Bullock 1986). Por lo tanto, se puede considerar el inicio del "año biológico" a partir de julio y el final en junio del

año siguiente. Considerando lo anterior, se reanalizó la Información sobre la precipitación mensual del periodo 1977 a 1997, considerando la época de lluvias de julio a octubre y la época de secas de noviembre a junio. Con esta información, se consideró como años secos o húmedos a aquellos que tuvieron una precipitación total menor o superior a los límites de una desviación estándar (ver Picton 1984) sobre la media de los 20 años, respectivamente. Además, este análisis permite saber que tan similares son los años del presente estudio (1989-1994) respecto al patrón general de precipitación del periodo 1977-1997.

Particularmente, se ha propuesto que las lluvias invernales tienen un efecto importante en la fenología de las plantas durante la época seca (Bullock 1986). Esto quiere decir que aquellos años en los cuales la cantidad de lluvia que cae entre noviembre y mayo es alta tendrán una época seca menos severa lo cual beneficia directamente a las plantas y por consiguiente a los venados (Mandujano y Gallina 1995a). Por lo tanto, se reanalizó la información de la precipitación ordenando los años en función de la cantidad de lluvia que tuvieron entre julio y octubre (época húmeda) y la lluvia de noviembre a mayo (época seca).

Para conocer si los parámetros poblacionales varían dependiendo de la cantidad de lluvia, se realizaron análisis de correlación lineal (Zar 1984). Se hicieron varios análisis considerando la lluvia anual total, lluvia de los meses de julio a octubre, y lluvia de los meses de noviembre a mayo. Para los tres casos se analizó la precipitación del mismo año y de uno, dos o tres años antes, con la finalidad de saber si existe algún efecto de retardo en la respuesta de la población. Se realizaron análisis lineales múltiples debido a que

algunos parámetros demográficos pueden estar relacionado con la lluvia acumulativa de varios años antes (Post y Stenseth 1998). Los datos de precipitación fueron obtenidos de la estación meteorológica en el área de estudio.

RESULTADOS

1. Parámetros Poblacionales.

La densidad con el método directo varió entre 11 y 14 venados/km², mientras que con el método indirecto varió entre 11 y 16 venados/km²; en ambos casos no hubo diferencia entre años (Cuadro 1). Tampoco hubo diferencia significativa entre los métodos ($t = 1.02$, $gl = 3$, $P = 0.35$). En particular, las estimaciones de la población obtenida con ambos métodos se correlacionaron significativamente ($r = 0.96$, $gl = 3$, $P = 0.04$) por lo que la tendencia de la población fue similar (Fig. 2). La tasa de crecimiento promedio de la población fue casi igual a cero ($r = -0.01$).

La abundancia de la población en las 500 ha de área de influencia del muestreo, se estimó entre 55 y 68 individuos. En promedio, anualmente hubo 44% de individuos adultos, 25% de juveniles y 31% de cervatillos (Cuadro 1). El número de individuos en cada clase de edad no varió significativamente entre años ($X^2 = 6.2$, $gl = 8$, $P = 0.63$), por lo que estructura de edades fue estable en el período de estudio. La proporción de sexos promedio fue de un macho por cada cuatro hembras, pero varió de un año a otro.

En promedio, el 35% de las hembras de la población fueron hembras jóvenes y no se observó a ninguna con crías. Del total de hembras adultas, en promedio el 23% se observaron sin crías; mientras que el 42% de las hembras se observaron con una o dos crías. La tasa

de natalidad promedio del total de hembras en la población fue de 0.67 crías por hembra; mientras que la tasa de natalidad de hembras adultas fue de 1.03 crías por hembra (Cuadro 1).

La tasa de sobrevivencia promedio de la categoría de crías a la categoría de juveniles fue de 0.79; mientras que la tasa de sobrevivencia de juveniles a adultos fue de 0.63. Los datos indican que en promedio, durante todo el período de estudio el número de cervatillos compensa el número de venados muertos entre julio y junio de un año antes. No se cuantificaron los factores de mortalidad.

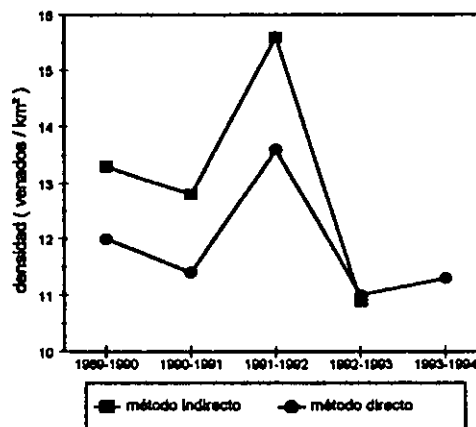


Fig. 2. Tendencia de la densidad poblacional del venado obtenida a partir del método de conteo directo de animales en transectos, y el método de conteo indirecto de grupos fecales.

Hubo correlación positiva significativa entre la densidad con la tasa de sobrevivencia de venados juveniles a la categoría de adultos ($r = 0.97$, $gl = 3$, $P = 0.03$), entre la densidad y el porcentaje de hembras adultas sin crías ($r = 0.93$, $gl = 3$,

Cuadro 1. Valores de los parámetros poblacionales del venado cola blanca del período 1989-1994 en el bosque tropical caducifolio de "Chamela", Jalisco, México.

parámetro	año					media
	89-90	90-91	91-92	92-93	93-94	
Densidad (ind/km ²)						
método directo						
media	12.0	11.4	13.6	11.0	11.3	12.1
S.D.	1.9	1.1	4.2	1.8	0.8	1.2
método indirecto						
media	13.3	12.8	15.6	10.9	no	
S.D.	1.8	3.2	5.4	3.0		
Estructura de Edad						
% adultos	52	42	45	41	40	44
% jóvenes	19	21	27	28	30	25
% crías	29	36	28	31	30	31
Proporción Sexos (macho:hembra)	1:2	1:2	1:3	1:6	1:5	1:4
Tasa de Supervivencia						
crías-jóvenes	-	0.71	0.86	0.79	1.00	0.79
jóvenes-adultos	-	0.56	0.86	0.47	0.61	0.63
Hembras						
% jóvenes	32.1	23.5	32.4	48.3	40.0	35.3
% adultas solitarias	17.9	17.6	43.2	17.2	20.0	23.3
% adultas con 1 cría	25.0	17.6	0	17.2	20.0	16.0
% adultas con 2 crías	25.0	41.2	24.3	17.2	20.0	25.5
Tasa de Natalidad						
crías/total de hembras	1.11	1.31	0.72	1.00	1.00	1.03
crías/hembras adultas	0.75	1.00	0.49	0.52	0.80	0.67
Tasa de Crecimiento (r)	-	-0.05	0.18	-0.21	0.03	-0.01

P= 0.02), y entre la tasa de supervivencia de juveniles a adultos y el porcentaje de hembras sin crías ($r= 0.96$, $gl= 3$, $P= 0.04$). También hubo correlación entre el porcentaje de hembras con crías y las tasas de natalidad total ($r= 0.95$, $gl= 3$, $P= 0.01$). Aunque no significativas, es importante resaltar que la densidad tiende a estar negativamente correlacionada con la tasa de natalidad de las hembras adultas. De igual forma se relaciona el porcentaje de

hembras jóvenes sin crías y la tasa de natalidad total. También a mayor porcentaje de hembras adultas sin crías la tasa de natalidad de hembras tiende a disminuir.

2. Relación de Parámetros con la Precipitación.

En base a la precipitación total, se obtuvo que 1985-86, 1986-87, 1987-88, 1990-91 y 1994-95, fueron años secos; mientras

que 1989-90, 1991-92 y 1993-94 fueron años húmedos (Fig. 3). Los demás pueden considerarse como años normales ya que la lluvia que tuvieron cae dentro de los límites máximo y mínimo sobre la media.

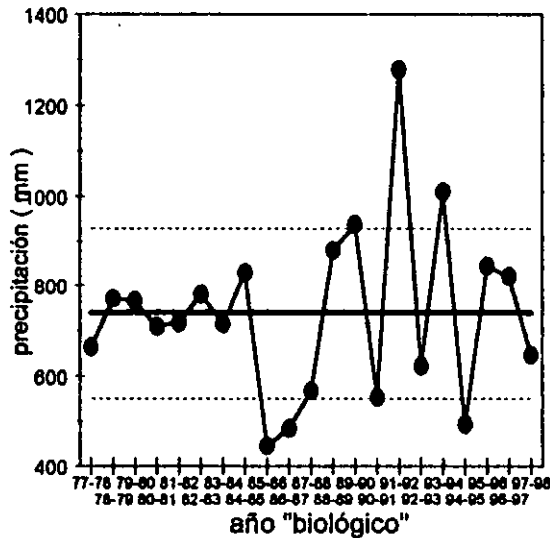


Fig. 3. Patrón de precipitación anual en Chamela. El "año biológico" inicia en julio del año en curso y termina en junio del año siguiente. La línea horizontal gruesa representa el promedio de los 20 años, mientras que las líneas punteadas son los límites máximo y mínimo de 1 desviación estándar sobre la media.

En base a la cantidad de lluvia de la época húmeda y la época seca por separado, se encontró que los 20 años se ordenan en cinco conjuntos (Fig. 4). El primer grupo (1988-89, 1989-90, 1993-94 y 1995-96) son aquellos años en los cuales hubo una cantidad de lluvia en la época húmeda muy superior al límite máximo del promedio, es decir fueron años muy húmedos. Los años del segundo grupo (1978-79, 1979-80, 1981-82, 1983-84, 1984-85 y 1996-97) y tercer grupo (1977-78, 1980-81, 1987-88, 1990-91 y 1997-98) pueden considerarse como "normales" ya que pre-

sentaron una cantidad de lluvia dentro de los límites inferior y superior respecto a la media de la época húmeda y la época seca. El cuarto grupo (1985-86, 1986-87, 1992-93 y 1994-95) abarca a los años más secos registrados en el área de estudio, pues la cantidad de lluvia de la época seca estuvo muy por debajo del límite inferior del promedio. Finalmente, el quinto grupo (1982-83 y 1991-92) abarca años donde la cantidad de lluvias durante la época seca fue excepcionalmente alta, es decir son años que tuvieron una época seca poco severa.

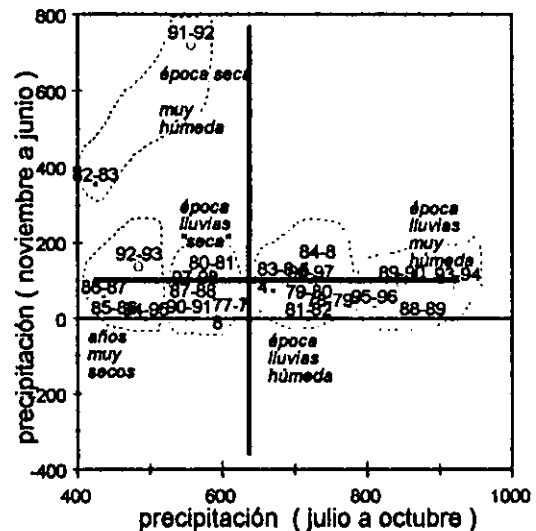


Fig. 4. Ordenación de los años biológicos en función de la precipitación durante la época húmeda (julio a octubre) y la época seca (noviembre a mayo). Los círculos debajo de fechas indican los años que abarca el presente estudio.

En particular, los años que abarcan el presente estudio (de 1989 a 1994) caen en diferentes grupos, pero el patrón general tiende hacer el de años muy variables en la cantidad de lluvia anual; sin

embargo, tienden a ser un período relativamente húmedo. No se encontraron correlaciones significativas entre los parámetros demográficos y la precipitación. Hubo una tendencia de que a mayor a mayor cantidad de lluvia dos años antes la densidad tiende a aumentar y el porcentaje de hembras sin crías disminuye.

DISCUSIÓN

1. Densidad, y Precipitación.

La población del venado cola blanca en el bosque tropical caducifolio de "Chamela" se mantuvo relativamente estable entre 1989 y 1994. Estudios con ungulados han mostrado que es común que la población tienda a tener una tasa de crecimiento casi igual a cero (Caughley y Sinclair 1994). La estabilización del crecimiento de la población ocurre cuando ésta ha alcanzado de la capacidad de carga del hábitat (McCullough 1979). Las observaciones indican que el tamaño de la población de venados se encuentra por debajo de la capacidad de carga en Chamela. Si la población creciera hasta alcanzar el límite máximo que le permite el hábitat durante la época de lluvias, podría tener como consecuencia que durante la época seca hubiera una mayor competencia entre individuos debido a la baja disponibilidad de alimento y agua. Esto incrementaría una mortalidad debido a un efecto denso-dependiente (Fowler 1981) por lo que habría una baja tasa de nacimientos para el siguiente año lo que podría llevar a un crecimiento inestable o caótico (Grenfell *et al.* 1992, Bonsall *et al.* 1998).

No se encontraron correlaciones significativas entre la precipitación y los parámetros demográficos, lo cual contrasta con lo reportado en otros trabajos (Coe *et al.* 1976, Carroll y Brown 1977, Smith y Lecont 1979, Picton 1984, Kaji *et al.* 1988, Owen-Smith 1990, Freeland y Choquenot

1990, Langvatn *et al.* 1996, Post y Stenseth 1998). Esto puede deberse al bajo número de años del estudio lo cual influye sobre los grados de libertad de las pruebas estadísticas y la posibilidad de detectar correlaciones significativas. Aunque no significativa, hubo una tendencia positiva entre la densidad y la precipitación de dos años antes, y entre la tasa de natalidad y la precipitación del año anterior. Esto sugiere que la población tiende a incrementar en número por lo menos dos años después de que se presentó una lluvia por arriba de la precipitación media anual en este sitio. Esto se debe a la correlación positiva entre la precipitación con la riqueza de especies y producción foliar de las plantas en el sotobosque (Mandujano *et al.*, enviado). Por lo tanto, durante años muy húmedos las hembras tienen mayor disponibilidad de alimento lo que se puede reflejar en un aumento en la tasa de nacimientos un año después y un incremento del tamaño de la población dos años después, siempre que no haya habido una alta mortalidad durante ese lapso. Esto ha sido observado recientemente por Post y Stenseth (1998) y mencionan que la tasa de crecimiento de una población de venado cola blanca está influenciada por las fluctuaciones en el clima 2 ó 3 años antes.

Un aspecto importante no solo es la cantidad total de la lluvia anual sino como se distribuye este total a lo largo del tiempo. En este sentido, una cantidad alta de lluvia "invernal" en hábitats secos tiene como consecuencia que los árboles y arbustos mantengan por más tiempo sus hojas, por lo que hay mayor cantidad de alimento en el período crítico (Owen-Smith 1990). Esto es importante ya que la disminución de los recursos alimenticios *per capita* incrementa la competencia intraespecífica debido a que la capacidad de carga disminuye en la época crítica (Choquenot 1991). A su vez, esto influye sobre

las condiciones físicas de los animales, principalmente crías y juveniles, lo cual disminuye sus posibilidades de sobrevivencia. Por lo tanto, la variación en la disponibilidad de alimento, determinada por la cantidad de lluvia invernal durante la época seca, podría funcionar como un factor que dispare una respuesta denso-dependiente que actúe disminuyendo la fecundidad e incrementando la mortalidad. Esto regularía el crecimiento de la población en el bosque tropical caducifolio de Chamela como ha sido propuesto en otros estudios (Sinclair *et al.* 1985, Sæther *et al.* 1996).

2. Natalidad, Sobrevivencia y Factores de Mortalidad.

La tasa de natalidad de las hembras adultas (1.03) en la población del venado cola blanca en Chamela es similar o menor a lo reportado en otros estudios. Walters y Brandy (1972) y Gallina (1994) reportan tasas que varían de 1.0 a 1.8 dependiendo de las condiciones del hábitat. Por el contrario, a diferencia de estos estudios donde se ha reportado que las hembras jóvenes (1 a 2 años) pueden tener una tasa de 0.5 a 1.0 crías/hembra, las observaciones en Chamela sugieren que las hembras jóvenes no se reproducen sino hasta el segundo año de vida. Esto es fundamental para la tasa de natalidad ya que estas hembras constituyen, en promedio, el 35% del total de hembras en la población. Este atraso de las hembras jóvenes en alcanzar su madurez sexual ha sido reportado en otros estudios y se asocia a la severidad de la época crítica del año (Kaji *et al.* 1988, Owen-Smith 1990, Festa-Bianchet *et al.* 1995, Sæther *et al.* 1996).

El 23% de las hembras adultas no tuvieron crías en Chamela. El número de crías por hembra está determinado por la disponibilidad y calidad del forraje (Smith y Lecount 1979). Esto se debe a que a

menor producción de forraje tanto las hembras adultas como las jóvenes ganan menos peso lo cual afecta el estro y disminuye su fertilidad (Verme 1969, Kaji *et al.* 1988). En el presente estudio hubo correlación inversa entre la densidad poblacional y el número de hembras adultas con crías, lo cual sugiere una relación denso-dependiente entre estas variables como ha sido reportado en otros estudios (McCullough 1979, Kaji *et al.* 1988, Festa-Bianchet *et al.* 1995, Sæther *et al.* 1996).

La tasa de sobrevivencia de la categoría de crías a juveniles fue relativamente alta (0.79) y similar a la reportada por Gallina (1994). La baja disponibilidad y calidad del alimento influyen sobre la tasa de sobrevivencia de las crías (Choquet 1990, Owen-Smith 1990). Esto se debe a que durante la época de gestación, que ocurre durante los meses más críticos del año, baja la vitalidad del feto y se incrementan las posibilidades de abortos y/o muerte prematura debido al debilitamiento (Verme 1969, Smith y Lecount 1979, Sams *et al.* 1996). Lo anterior se acentúa en el caso de las hembras jóvenes ya que las crías de éstas tienen menos peso (Festa-Bianchet *et al.* 1995). Esto podría ser la razón por la que las hembras jóvenes no tienen crías sino hasta el segundo año de vida en Chamela.

Las probabilidades de sobrevivencia de los cervatillos en Chamela podría disminuir considerablemente en aquellos años en los que la lluvia fuera menor al promedio tanto en la época húmeda como en la época seca. Esto es posible ya que los factores que afectan la mortalidad de las crías es distinto entre el verano y el invierno (o época seca dependiendo el tipo de hábitat) (McGinnes y Downing 1977, Guinness *et al.* 1978, Sæther y Hein 1993). La mortalidad durante el verano se

relaciona con el peso al nacer, la edad de la hembra y la experiencia de la misma; mientras que la mortalidad durante el invierno se relaciona con el día del nacimiento (entre más tarde nazca el cervatillo menor probabilidad de sobrevivencia), el ámbito hogareño de la hembra y la densidad poblacional. En particular, se ha encontrado que las crías deben crecer rápido y almacenar grasas antes de la época crítica pues esto incrementa sus probabilidades de sobrevivencia (Verme y Ozoga 1980a y 1980b). Particularmente, se considera que la mortalidad de las crías es uno de los principales mecanismos densodependientes que regulan el crecimiento de la población en ungulados (Cook *et al.* 1971, Carroll y Brown 1977, Freeland y Choquenot 1990, Owen-Smith 1990, Sams *et al.* 1996).

En Chamela, la sobrevivencia de la categoría de juveniles a adultos fue del 63%; y es muy probable que los machos tengan menor probabilidad de sobrevivencia en comparación a las hembras. En otros estudios se han reportado tasas de sobrevivencia de animales jóvenes que van de 50% a 80% para hembras, y de 30% a 41% para machos, mientras que para animales adultos han sido de 79% para hembras y 47% para machos (Nelson y Mech 1986, Gallina 1994). La diferencia entre sexos en cuanto a su probabilidad de sobrevivencia, se debe a que los machos son más vulnerables a la depredación debido al dimorfismo sexual (normalmente en ungulados los machos son más grandes y pesados), se debilitan más después de las competencias por aparearse, se desplazan más que las hembras, y los machos jóvenes (1.5 a 2.5 años de edad) presentan mayores movimientos de dispersión (Nelson y Mech 1986, Holzenbein y Marchinton 1992). Por el contrario, las hembras jóvenes tienen un comportamiento distinto ya que normalmente permanecen con su

madre hasta por más de un año; además, tienen mayor filopatría lo cual incrementa su conocimiento sobre los recursos dentro de su ámbito hogareño y rutas de escape contra depredadores (Ozoga *et al.* 1982). Por lo tanto, en el bosque tropical caducifolio de Chamela la primera época seca a la que se enfrentan los machos jóvenes podría ser determinante para su sobrevivencia. Por el contrario, debido a que las crías hembras permanecen por más de un año con sus madres (Mandujano y Gallina 1996), sus posibilidades de sobrevivencia son mayores.

En la región de Chamela, depredadores como el jaguar, puma, coyote y ocelote incluyen al venado en su dieta (López-González *et al.* 1995, Núñez y Miller 1997). En hábitats templados, la depredación por cánidos como el lobo (*C. lupus*) y el coyote es uno de los principales factores de mortalidad en venados, principalmente en crías donde pueden contribuir con el 50% de los fallecimientos (Cook *et al.* 1971, Carroll y Brown 1977, Nelson y Mech 1986, Holzenbein y Marchinton 1992, Post y Stenseth 1998). Particularmente, se ha propuesto que en hábitats tropicales la depredación de venados por felinos mantiene a los primeros por debajo de la capacidad de carga (Terborgh 1990). En ausencia de depredadores habría grandes fluctuaciones en el tamaño de la población lo cual podría llevar a sobrepasar la capacidad de carga del hábitat (Sæther *et al.* 1996, Sæther 1997). Esto se debe a que en ausencia de depredadores los mecanismos de regulación de la dinámica de la población operan muy lentamente, resultando en un mayor tiempo de retorno al estado de equilibrio entre la densidad y los recursos.

En Chamela parásitos como las garrapatas y enfermedades, deben ser un factor de mortalidad de los venados muy importante, el cual debe evaluarse en tra-

bajos posteriores. Esto se debe a que en otros estudios se ha determinado que estos agentes causan entre el 16% y 34% de la mortalidad (Cook *et al.* 1971, Carroll y Brown 1977). Además, un aspecto importante es que los parásitos y enfermedades van debilitando al animal lo cual lo hace más susceptible a otros factores de mortalidad como la depredación y/o inanición (Sams *et al.* 1996). La cacería ilegal o no controlada se sigue practicando aún dentro de los límites del área de reserva de Chamela.

En el área de trabajo la cacería se realiza durante todo el año, pero particularmente en la época seca cuando es más fácil ver a los animales. Este tipo de cacería no respeta sexo y edad de los animales, lo cual debe estar influyendo, junto con los otros factores de mortalidad, directamente sobre el crecimiento de la población manteniendo a la misma por debajo de la capacidad de carga del hábitat. Una alta presión de caza aunada a una época seca especialmente severa, podría tener como consecuencia un decremento acelerado en el tamaño de la población. Se ha encontrado que la cacería legal e ilegal puede ser otro mecanismo que regula el crecimiento de la población (Dusek *et al.* 1992).

3. Crecimiento de la Población.

La época seca podría ser el "cuello de botella" del crecimiento de la población del venado cola blanca en el bosque tropical caducifolio de Chamela. Esto ha sido propuesto para otra especie de ungulado en un hábitat tropical (Owen-Smith 1990). En este período los venados enfrentan un estrés de alimento, agua y cobertura, particularmente en aquellos años cuando la lluvia invernal (de noviembre a mayo) es muy baja. Aunado a esto, la disponibilidad de fuentes de agua son escasas por lo que se incrementa el período crítico (Manduja-

no y Gallina 1995a).

Se ha reportado que la dinámica de la población de venado cola blanca está influenciada por el efecto acumulativo del clima durante varios años, lo cual muy probablemente opera sobre la tasa de sobrevivencia de los animales durante la época crítica del año, y sobre las condiciones físicas y la fecundidad de las hembras durante el verano (Post y Stenseth 1998). Dado que los años que abarca el estudio (1989-1994) fue un período relativamente húmedo, se podría esperar un incremento en el tamaño de la población para los siguientes años siempre y cuando los factores de mortalidad se mantengan constantes. Por el contrario, si se presenta un período de años con una precipitación anual por debajo del promedio podría tener como consecuencia una disminución en el crecimiento de la población debido a un decremento en la tasa de natalidad y un posible incremento en la de mortalidad asociado a la baja disponibilidad de alimento durante la época seca de esos años. Para probar esto, se requiere monitorear a la población por más años para conocer si hay correlaciones significativas entre los parámetros demográficos y la precipitación.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a S. H. Bullock y A. Chermás sus comentarios y sugerencias al proyecto inicial. También a L. E. Martínez-Romero, D. Valenzuela, G. Zavala, G. González, R.E. Sánchez-Mantilla y G. Arceo su ayuda en campo en algunos de los muestreos. El estudio recibió apoyo de la Estación de Biología "Chamela" de la UNAM, y estuvo financiado por el CONACYT (P220CCOR-892154, P020CCOR-903703 y 0327N9107) y la SEP (DGICSA-902467). Asimismo, el CONACYT otorgó

beca de estudios al primer autor.

LITERATURA CITADA

- Arceo, G., 1999. Hábitos alimentarios del venado cola blanca en un bosque tropical caducifolio de Jalisco. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Bonsall, M. B., T. H. Jones y J. N. Perry. 1998. Determinants of dynamics: population size, stability and persistence. *TREE* 13:174-176.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in south coastal region of Mexico. *Arch. Meteorol. Geophys. and Bioclim.* 36:297-316.
- Bullock, S. H. y J. A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22:22-35.
- Burnham, K. P., D. R. Anderson y J. L. Laake. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildl. Monogr.* 72:1-202.
- Carroll, B. K. y D. L. Brown. 1977. Factors affecting neonatal fawn survival in southern-central Texas. *J. Wildl. Manage.* 41:63-69.
- Caughley, G. 1977. Analysis of vertebrate populations. John Wiley & Sons, New York, NY.
- Caughley, G. y A. R. E. Sinclair. 1994. *Wildlife Ecology and Management.* Blackwell Science, Cambridge, Ma. 334pp.
- Choquenot, D. 1991. Density-dependent growth, body condition, and demography in feral donkeys: testing the food hypothesis. *Ecology* 72:805-813.
- Clutton-Brock, T. H., F. E. Guinness y S. D. Albon. 1982. Red deer: ecology and behavior of two sex. Univ. Chicago Press, Chicago, Ill. 378pp.
- Coe, M. J., D. H. Cumming y J. Phillipson. 1976. Biomass and production of large african herbivores in relation to rainfall and primary production. *Oecologia* 22:341-354.
- Cook, R. S., M. White, D. O. Trainer y W. C. Glazener. 1971. Mortality of young white-tailed deer fawns in south Texas. *J. Wildl. Manage.* 35:47-56.
- Dusek, G. L., R. J. Mackie, J. D. Herriges y B. B. Compton. 1989. Population ecology of white-tailed deer along the lower Yellowstone River. *Wildl. Monogr.* 104:1-68.
- Eberhardt, L. L. y R. C. Van Etten. 1956. Evaluation of the pellet group count as a deer census method. *J. Wildl. Manage.* 20:70-74.
- Ezcurra, E. y S. Gallina. 1981. Biology and population dynamics of white-tailed deer in northwestern Mexico. Pp. 77-108 in P. F. Ffolliot and S. Gallina, eds. *Deer biology, habitat requirements, and management in western North America.* Instituto de Ecología. México, D. F.
- Fairbanks, W. S. 1993. Birthdate, birthweight, and survival in pronghorn fawns. *J. Mamm.* 74:129-135.
- Festa-Bianchet, J. T. Jorgenson, M. Lucherini y W. D. Wishart. 1995. Life history consequences of variation in age of primiparity in bighorn ewes. *Ecology* 76:871-881.
- Freeland, W. J. y D. Choquenot. 1990. Determinants of herbivore carrying capacity: plants, nutrients, and *Equus asinus* in northern Australia. *Ecology* 71:589-597.
- Fryxell, J. M. 1995. Aggregation and migration by grazing ungulates in relation to resources and predators. Pp. 257-273, in A. R. E. Sinclair, and P. Arcese, editors. *Serengeti: dynamics, management,*

- and conservation of an ecosystem. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Fuller, T. K. 1990. Dynamics of a declining white-tailed deer population in north-central Minnesota. *Wildl. Monogr.* 110: 37pp.
- Gaillard, J-M., M. Festa-Bianchet y N. Gilles. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends Ecol. Evol.* 13:58-63.
- Gallina, S. 1994. Dinámica poblacional y manejo de la población del venado cola blanca en la reserva de la biosfera La Michilía, México. Pp. 207-234, in Ch. Vaughan y M. A. Rodríguez, eds., *Ecología y Manejo del Venado Cola Blanca en México y Costa Rica*. EUNA, Heredia, Costa Rica.
- García-Oliva, F., E. Ezcurra y L. Galicia. 1991. Pattern of rainfall distribution in the central Pacific coast of Mexico. *Geog. Ann.* 73:179-186.
- Gavin, T. A., L. H. Suring, P. A. Vohs y E. C. Meslow. 1984. Population characteristics, spatial organization, and natural mortality in the Columbian white-tailed deer populations. *Wildl. Monogr.* 91. 41pp.
- Grenfell, B. T., O. F. Price, S. D. Albon y T. H. Clutton-Brock. 1992. Overcompensation and population cycles in an ungulate. *Nature* 355:823-826.
- Guinness, F. E., T. H. Clutton-Brock y S. D. Albon. 1978. Factors affecting calf mortality in red deer (*Cervus elaphus*). *J. Anim. Ecol.* 47:817-832.
- Hirth, D. H. 1977. Social behavior of white-tailed deer in relation to habitat. *Wildl. Monog.* 91:1-40.
- Holzenbein, S. y R. L. Marchinton. 1992. Emigration and mortality in orphaned male white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 56:147-153.
- Kaji, K., T. Koizumi y N. Ohtaishi. 1988. Effects of resource limitation on the physical and reproductive condition of sika deer on Nakanoshima Island, Hokkaido. *Acta Theriol.* 33:187-208.
- Langvatn, R., S. D. Albon, T. Burkey y T. H. Clutton-Brocks. 1996. Climate, plant phenology and variation in age of first reproduction in a temperate herbivore. *J. Appl. Ecol.* 65:653-670.
- Lebreton, J.-D., R. Pradel y J. Clobert. 1993. The statistical analysis of survival in animals populations. *TREE* 8:91-94.
- Leopold, A. S. 1965. *Fauna Silvestre de México*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México.
- López-González, C., M. G. Hidalgo-Mihart y A. González-Romero. 1997. White-tailed deer predation by mammalian carnivores in tropical dry forests of western Mexico. *Proc. Western States & Provinces Deer and Elk Workshop*. Rio Rico, AZ.
- Lott, E.J., S. H. Bullock y J. A. Solis-Magallanes, J. A. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in coastal Jalisco. *Biotropica* 19:228-235.
- Mandujano, S. 1992. Estimaciones de la densidad del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco. Tesis de Maestría, UNAM, México, D.F.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1993. Estimaciones de la densidad del venado cola blanca basadas en conteos en transectos en un bosque tropi-

- cal de Jalisco. *Acta Zool. Mex.* (n. s.) 56:1-37.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1995a. Disponibilidad de agua para el venado cola blanca en un bosque tropical caducifolio de México. *Vida Silvestre Neotropical* 4:107-118.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1995b. Comparison of deer censusing methods in tropical dry forest. *Wildl. Soc. Bull.* 23:180-186.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1996. Size and composition of white-tailed deer groups in a tropical dry forest in Mexico. *Ethol. Ecol. & Evol.* 8:255-263.
- Mandujano, S., S. Gallina y S. H. Bullock. 1994. Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical deciduous forest in Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 42:105-112.
- Mandujano, S., S. Gallina, G. Arceo y L. A. Pérez-Jiménez. Heterogeneity in the understory of white-tailed deer habitat in a Mexican tropical forest. *J. Trop. Ecol.* (enviado).
- Martínez-Yrizar, A., J. Sarukhán, A. Pérez-Jiménez, E. Rincón, J. M. Mass, J. A. Solís-Magallanes y L. Cervantes. 1992. Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 8:87-96.
- Martínez-Yrizar, A., J. M. Mass, A. Pérez-Jiménez y J. Sarukhán. 1996. Net primary productivity of a tropical deciduous forest on western México. *J. Trop. Ecol.* 12:169-175.
- McCullough, D. R. 1979. The George Reserve deer herd: population ecology of k-selected species. The University of Michigan Press, Ann Arbor.
- McGinnes, B. S. y R. L. Downing. 1977. Factors affecting the peak of white-tailed deer fawning in Virginia. *J. Wildl. Manage.* 41:715-719.
- Mech, L. D., R. E. Mc Roberts, R. O. Peterson y R. E. Page. 1987. Relationship of deer and moose populations to previous winters' snow. *J. Anim. Ecol.* 56:615-627.
- Nelson, M. E. y L. D. Mech. 1986. Mortality of white-tailed deer in northeastern Minnesota. *J. Wildl. Manage.* 50:691-698.
- Nixon, C. M., L. P. Hansen, P. A. Brewer y J. E. Chelvig. 1991. Ecology of white-tailed deer in an intensively farmed region of Illinois. *Wildl. Monogr.* 118. 77pp.
- Owen-Smith, N. 1990. Demography of a large herbivore, the greater kudu *Tragelaphus strepsiceros*, in relation to rainfall. *J. Anim. Ecol.* 59:893-913.
- Ozoga, J. J., L. J. Verme y C. S. Blenz. 1982. Parturition behavior and territoriality in white-tailed deer: impact on neonatal mortality. *J. Wildl. Manage.* 46:1-11.
- Picton, H. D. 1984. Climate and the prediction of reproduction of three ungulate species. *J. Appl. Ecol.* 21:869-879.
- Post, E. y N. C. Stenseth. 1998. Large-scale climatic fluctuation and population dynamics of moose and white-tailed deer. *J. Anim. Ecol.* 67:537-543.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F.
- Robbins, C. T. y A. N. Moen. 1975. Milk consumption and weight gain of white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 39:355-360.
- Rutberg, A. T. 1987. Adaptive hypotheses of birth synchrony in ruminants: an interspecific test. *Amer. Nat.* 130:692-710.
- Sæther, B-E. 1997. Environmental sto-

- chasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends Ecol. Evol.* 12:143-149.
- Sæther, B-E. y M. Heim. 1993. Ecological correlates of individual variation in age at maturity in female moose (*Alces alces*): the effects of environmental. *J. Anim. Ecol.* 62:482-489.
- Sæther, B-E., R. Andersen, O. Hjeljord y M. Heim. 1996. Ecological correlates of regional variation in life history of the moose *Alces alces*. *Ecology* 77:1493-1500.
- Sams, M. G., R. L. Lochmiller, C. W. Qualls, D. M. Leslie y M. E. Payton. 1996. Physiological correlates of neonatal mortality in an overpopulated herd of white-tailed deer. *J. Mamm.* 77:179-190.
- Sánchez-Rojas, G., S. Gallina y S. Mandujano. 1997. Area de actividad y uso del habitat de dos venados cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical caducifolio de la costa de Jalisco, México. *Acta Zool. Mex. (n. s.)* 72:39-54.
- Sawyer, T. G., R. L. Marchinton y W. M. Lentz. 1990. Defecation rates of female white-tailed deer in Georgia. *Wildl. Soc. Bull.* 18:16-18.
- Silva-Villalobos, G. 1996. Valor nutricional de la vegetación para el venado cola blanca en un bosque tropical de Jalisco. Tesis de Licenciatura, Universidad de Guadalajara, México.
- Sinclair, A. R. E., H. Dublin y M. Borner. 1985. Population regulation of Serengeti Wilddebeest: a test of the food hypothesis. *Oecologia* 65:266-268.
- Skogland, T. 1991. What are the effects of predators on large ungulate populations? *Oikos* 61:401-411 .
- Smith, B. L. 1998. Antler size and winter mortality of elk: effects of environment, birth year, and parasites. *J. Mamm.* 79:1038-1044.
- Smith, R. H. y A. LeCount. 1979. Some factors affecting survival of desert mule deer fawns. *J. Wildl. Manage.* 43:657-665.
- Solberg, E. J. y B-E. Sæther. 1994. Male traits as life-history variables: annual variation in body mass and antler size in moose (*Alces alces*). *J. Mamm.* 75:1069-1079.
- Terborgh, J. 1990. The role of felid predators in neotropical forests. *Vida Silvestre Neotropical* 2:3-5.
- Van Deelen, T. R., H. Campa III, J. B. Haufier y P. D. Thompson. 1997. Mortality patterns of white-tailed deer in Michigan's upper peninsula. *J. Wildl. Manage.* 61:903-910.
- Verme, L. J. y J. J. Ozoga. 1980a. Influence of protein-energy intake on deer fawns in autumn. *J. Wildl. Manage.* 44:305-314.
- Verme, L. J. y J. J. Ozoga. 1980b. Effects of diet on growth and lipogenesis in deer fawns. *J. Wildl. Manage.* 44:315-324.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Second ed. Prentice Hall Inc. Englewood Cliffs, NJ. 718pp.

ACTA ZOOLOGICA MEXICANA nueva serie (ISSN-0065-1737), es una revista científica, publicada por el Instituto de Ecología A. C., de la cual aparecen seis números por año. Publica trabajos originales e inéditos sobre comportamiento, ecología, sistemática, morfología y zoogeografía de la fauna terrestre.

Todo manuscrito que se someta a publicación en esta revista, se presentará de acuerdo a las normas editoriales señaladas en este número, enviándolo a la siguiente dirección:

Pedro Reyes Castillo
Editor de Acta Zoológica Mexicana
Instituto de Ecología A.C.
Ap. Postal 63
Xalapa, Veracruz 91000. MEXICO

CARGOS POR DERECHO DE PAGINA
CHARGES PRINTED PAGES

El costo por derecho de página es de N\$ 30.00 m.n. para autores en México, y de \$16.00 U.S. Dlls. para autores en otros países. En ambos casos, el precio incluye 100 sobretiros libres para el autor.

Charges per printed page are N\$ 30.00 m.n. for authors in Mexico, and \$ 16.00 U.S. Dlls. for authors in other countries. In both cases these prices include 100 reprints free for authors.

SUSCRIPCIONES
SUBSCRIPTIONS

Los costos de suscripción son los siguientes:

En México: N\$ 25.00 m.n. En otros Países: \$ 15.00 USD.

Solo se aceptan intercambios por publicaciones similares. Toda correspondencia relativa a suscripciones, distribución e intercambios deberá enviarse a la siguiente dirección:

Subscription prices are following:

In Mexico: N\$ 25.00 m.n. For other Countries: \$ 15.00 USD.

We only accept exchanges for similar journals. All correspondence relative to subscriptions, distribution and exchanges should be addressed to:

Arturo Bonet
Acta Zoológica Mexicana
Instituto de Ecología
Ap. Postal 63
Xalapa, Veracruz 91000. MEXICO

Condensed and Hydrolyzable Tannins.--

During most of the year, plants consumed by the deer contained hydrolyzable and condensed tannins, while plants from in the TSF and TDF only condensed tannins were detected (Table 1). Only *Acalypha* spp. and *Caesalpinea eriostachys* had hydrolyzable tannins; all other species contained only condensed tannins.

Digestible Protein.-- The mean percentage of digestible protein in species consumed by the deer was 10.5% in the rainy season and 5.1% in the dry season. The percentage began to decrease gradually in the early rainy season and continued this decline until the end of the dry season (Fig. 2). The loss of usable crude protein was constant (mean 6.4%) throughout the year.

Correlations between Nutritional

Variables.-- In the group of species consumed by the deer, there was only a significant negative correlation between protein percentage and fiber (Table 2). For the group of species from the TDF, fiber was negatively correlated with NFE and protein. In species from the TSF, there was a negative correlation between protein percentage and poliphenols.

Table 2. Lineal correlation coefficients between nutritional variable of consumed plants species, tropical deciduous forest and tropical semievergreen forest of Chamela, Jalisco.

	protein	fiber	poliphenols
consumed			
NFE	0.32	-0.57	-0.32
protein		-0.95**	-0.77
fiber			0.71
tropical deciduous forest			
NFE	0.82	-0.93*	0.28
protein		-0.97**	-0.44
fiber			-0.43
tropical semievergreen forest			
NFE	-0.55	-0.34	0.41
protein		-0.41	-0.94**
fiber			0.38

NFE (nitrogen-free extract)
*(P < 0.05), ** (P < 0.01)

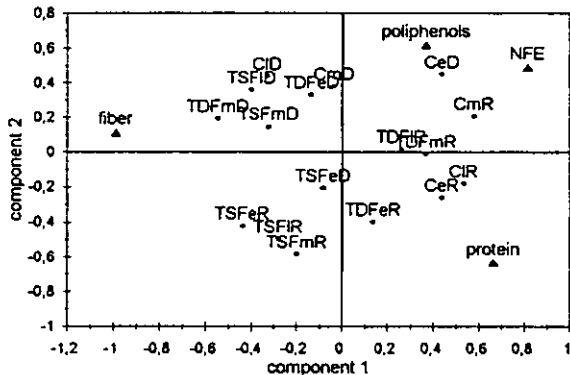


Figure 3. Ordination analysis of the groups as a function of temporal variation in the nutritional value of plants. Legends: consumed (C), tropical deciduous forest (TDF), tropical semievergreen forest (TSF), early (e), middle (m), late (l), rainy (R) and dry (D) seasons.

Ordination of Nutritional Variables.--

The ordination of groups in the early, mid and late rainy and dry seasons as a function of nutritional variables accounted for a variation of 69.8% between the first two components. The variables of crude protein and NFE were positively correlated, while fiber were negatively correlated with the first principal component. With the second component, poliphenols were positively correlated and crude protein negatively correlated.

Throughout the rainy season and in the early dry season, consumed species were characterized by higher protein, NFE and poliphenols content than the other types of vegetation, although this nutritional value decreased from mid to late dry season (Fig. 3). The ordination analysis separated TSF species found during the rainy season and early dry season as lower quality species because their protein and NFE contents were reduced.

**CONCLUSIONES GENERALES
DEL ESTUDIO**

CONCLUSIONES

1.-- El hábitat del venado cola blanca en Chamela se caracteriza por una marcada variación estacional (de la época de lluvias a la época de secas) y espacial (entre el bosque tropical caducifolio dominando en las partes de las colinas y el bosque tropical subperennifolio en las zonas riparias) lo cual determina una variación en la cantidad y calidad de los recursos alimenticios, en la disponibilidad de fuentes de agua durante la época seca, y cambios en la cobertura de protección contra el clima y la constante presencia de depredadores y cazadores.

2.-- Durante la época húmeda, tanto el sotobosque del bosque tropical caducifolio y como el del subperennifolio tuvieron similar riqueza de especies (9 spp/m²) y de biomasa foliar (41 g/m²); por el contrario, durante la época seca el sotobosque del subperennifolio tuvo mayor riqueza y biomasa (4 spp/m² y 18 g/m²) en comparación al del caducifolio (2 spp/m² y 7 g/m²). Sin embargo, al considerar únicamente las especies que consume el venado durante la época seca, se encontró que el bosque tropical caducifolio tuvo mayor biomasa relativa de alimento potencial (2 a 12 g/m² lo que corresponde al 23% de la biomasa foliar en el sotobosque) en comparación al bosque tropical subperennifolio (1 a 10 g/m², o 9% de la biomasa). Por otro lado, el valor nutricional de algunas plantas del bosque tropical caducifolio fue más alto (mayor porcentaje de proteína cruda y extracto libre de nitrógeno) en comparación a plantas del bosque tropical subperennifolio las cuales tuvieron menor valor nutricional (mayor porcentaje de fibra). En general, las plantas de ambos bosques tuvieron mayor contenido de proteína cruda y extracto libre de nitrógeno durante la época húmeda, y mayor porcentaje de fibra cruda y polifenoles durante la época seca. Por lo tanto, estos tipos de bosques (el caducifolio y el subperennifolio) ofrecen distinta cantidad y calidad de forraje para el venado dependiendo la época del año. Los resultados indican que, no obstante la baja biomasa foliar del bosque tropical caducifolio durante la época seca, este tipo de vegetación ofrece mayor cantidad de alimento en comparación al bosque tropical subperennifolio.

3.-- La disponibilidad de agua para el venado cola blanca en este hábitat es influenciada por la intensidad y distribución mensual de las lluvias. No existen fuentes permanentes de agua libre que duren todo el año, por lo que el venado debe satisfacer sus necesidades aprovechando otras fuentes como son el rocío y el contenido de humedad de la vegetación y los frutos, principalmente durante la época seca. La disponibilidad potencial de agua aportada por las especies vegetales consumidas por el venado al final de la época seca, se estimó en 31 litros/ha pero varió considerablemente de un año a otro dependiendo de la biomasa foliar. Por otro lado, la demanda individual de agua se estimó en 3.9 litros/día para venados adultos, 2.8 para juveniles y 1.7 para cervatillos; mientras que la demanda para la población al final de la época seca (de mediados de mayo a mediados de junio) se estimó entre 5 y 12 litros/ha. De manera preliminar, se predice que una precipitación menor a 120 mm entre octubre y mayo no permitiría que el agua contenida en las plantas del sotobosque satisficiera las necesidades de la población. Aparentemente, la temperatura

máxima ambiental no es un factor que influya en los requerimientos diarios de agua de los venados debido a que durante la época seca, excepto junio, no supera al límite máximo de la zona termoneutral de este herbívoro. Por último, los venados no emigran a otros sitios durante la época seca en búsqueda de fuentes de agua libre; pero se desconoce si realizan movimientos para ir a beber a esos sitios y regresar en pocos días a sus áreas habituales de actividad.

4.-- Los frutos del árbol dioico *Spondias purpurea* son un recurso importante que provee de agua a varias especies de mamíferos, aves, reptiles, e incluso hormigas, al final de la época seca (entre mayo y junio) cuando fructifican los árboles femeninos de esta especie. En particular, los frutos de este árbol constituyen el 15% de la dieta del venado cola blanca y pueden proveer hasta con 10 litros de agua por hectárea. Este árbol tiene una densidad relativamente baja 8 árboles/ha de los cuales el 50% son árboles hembras reproductivas y el 38% de éstos producen más de 500 frutos. El peso promedio de los frutos frescos es 8 g y la producción de frutos varía dependiendo de la precipitación del año anterior. El 90% de los árboles de esta especie se establecen en el bosque tropical caducifolio, aspecto que debe influir sobre los patrones de movimientos y el uso del hábitat por el venado. Por otro lado, el venado es un buen dispersor de las semillas de este árbol pues las aleja de los árboles parentales y las regurgita depositándolas en sitios cercanos a sus echaderos. La tasa de germinación de éstas semillas regurgitadas es mayor en comparación a las semillas de los frutos no consumidos por este animal. Sin embargo, se desconoce cual es el impacto que como herbívoro tiene el venado sobre el establecimiento de las plántulas que emergen de las semillas regurgitadas. Por otro lado, el modo de forrajeo de la chachalaca (*Ortalis poliocephala*) sobre *Spondias* tiene consecuencias importantes para el venado. Esto se debe a que es el ave frugívora más pesada en la región, es relativamente abundante, forrajea en grupos familiares, y para alcanzar los frutos tienen que saltar de una rama a otra. Lo anterior provoca que caigan frutos y queden disponibles en el suelo donde el venado los consume. En ausencia de esta ave la tasa de caída de frutos es cinco veces menor que en su presencia. Por lo tanto, la interacción de frugivoría *Spondias* - *Ortalis* es muy importante para el venado.

5.-- La dieta del venado estuvo constituida por 178 especies incluidas en 30 familias. Las familias más representadas durante todo el año fueron Euphorbiaceae, Leguminosae y Convolvulaceae; Malvaceae durante la época húmeda, y Anacardiaceae durante la época seca. Estas familias constituyeron el 83%, 78% y 53% durante las épocas de lluvia, transición y secas, respectivamente. Por otro lado, empleando el método de análisis microhistológico se encontró que el venado selecciona 41, 65 y 61 especies durante las épocas de lluvias, transición y seca, respectivamente. Sin embargo, solo 7 especies representaron el 50% de la dieta, estas fueron: *Acalypha langiana*, *Cardiospermum halicacabum*, *Coursetia caribaea*, *Croton* sp., *Abutilon* sp., *Spondias purpurea*, y *Ayenia micrata*. Además, se observaron venados comiendo frutos de *Opuntia excelsa*, *Spondias*, *Ficus* spp., *Brosimum alicastrum* y de varias especies de leguminosas. Por otro lado, la riqueza y diversidad de familias y especies en la dieta fue menor en la época húmeda y se incrementó en la época seca, durante este período también varió la composición botánica de la dieta. El consumo de partes vegetativas (hojas y ramas) fue

alto durante todo el año; sin embargo, durante la época seca las partes reproductivas (flores y frutos) aumentaron hasta un 29% en la dieta. Los arbustos y bejucos fueron las formas de vida más importantes en la época húmeda, mientras que en la época seca fueron los árboles y arbustos. Las especies que se establecen principalmente en el bosque tropical caducifolio contribuyeron a la dieta en mayor proporción durante todo el año, en comparación a las especies que se establecen en el bosque subperennifolio. Por otro lado, los resultados de un análisis preliminar indican que las plantas consumidas por el venado tuvieron más proteína, extracto libre de nitrógeno y polifenoles, y menor porcentaje de fibra en comparación de algunas especies que no consume. Sin embargo, es necesario realizar análisis más específicos para conocer el porcentaje de pared y contenido celular con el fin de explicar adecuadamente porque el venado prefiere solo algunas familias y especies, no obstante la gran riqueza florística de esta región. Por último, los resultados sugieren la estrategia de forrajeo del venado es ser más selectivo en su dieta cuando el hábitat provee con alta abundancia de plantas de alto valor nutricional, lo cual sucede en la época de lluvias. Por el contrario, el venado es menos selectivo incrementando la diversidad de la dieta durante la época seca cuando hay menor cantidad de alimento y este es de baja calidad nutricional (alto porcentaje de fibra y polifenoles).

6.-- Durante la época húmeda el bosque tropical caducifolio fue más usado de lo esperado en base a su disponibilidad. En la época seca el bosque tropical subperennifolio fue menos usado de lo esperado no obstante que tuvo mayor biomasa foliar en las plantas del sotobosque en comparación al bosque tropical caducifolio. Por otro lado, considerando la orientación de las laderas, se encontró que los venados prefieren más las laderas con orientación noreste y noroeste durante la época de secas. Por lo tanto, no obstante la baja disponibilidad de alimento durante la época seca, el venado prefiere el bosque tropical caducifolio como área de forrajeo y descanso. Por el contrario, se observaron venados en el bosque tropical subperennifolio cuando algunos árboles estaban tirando frutos. La baja calidad de las plantas, principalmente en cuanto a contenido de lignina y alcaloides, y la constante presencia de felinos, podrían ser los principales factores para explicar porque el venado no utiliza el bosque subperennifolio como "áreas de resguardo y forrajeo" durante la época seca. Un aspecto que se desconoce todavía en Chamela es si el venado cola blanca presenta un segregación sexual. Los resultados sugieren que los machos podrían usar más el bosque subperennifolio debido a que tienen mejor capacidad de digerir plantas con mayor cantidad de fibra. Por otro lado, las hembras podrían preferir el bosque caducifolio debido a que ofrece mejor calidad de alimento y mayor cobertura de protección para sus crías.

7.-- Durante la época seca, una hembra equipada con radiocollar mostró un patrón de mayores movimientos al amanecer y al atardecer; mientras que en la época de lluvias se mantuvo activa durante todo el día disminuyendo notablemente su actividad en la noche. Un macho también equipado con radiotransmisor mostró un patrón diferente al de la hembra pues su actividad fue mayor en el atardecer y parte de la noche teniendo desplazamientos mayores que la hembra durante la época seca. La distancia recorrida por la hembra fue de 1.4 km/día en la época seca y de 2.5 km/día en la época de lluvias;

mientras que el macho recorrió 2.5 km/día en la época seca. Las estimaciones del ámbito hogareño para la hembra fueron de 11 hectáreas durante la época de secas, y de 24 a 44 hectáreas en la época de lluvias. Mientras que para un macho fue de 26 hectáreas en la época seca. Aunque es necesario incrementar el número de venados con radiocollares para tener una muestra representativa, estos resultados sugieren que durante la época seca la estrategia de los venados es moverse menos dentro de un área pequeña con el fin de disminuir los gastos energéticos y los riesgos de depredación en un momento cuando la disponibilidad de recursos en el hábitat es baja. Por el contrario, durante la época de lluvias los venados incrementan sus desplazamientos y sus áreas de actividades lo cual debe estar relacionado con un balance positivo entre la energía gastada al buscar alimento en un área grande y la ganancia obtenida al encontrar las plantas en un periodo cuando el hábitat ofrece una alta disponibilidad de recursos de alta calidad nutricional, y mayor cobertura de protección contra el clima y depredadores.

8.-- La época de apareamiento de los venados ocurre entre noviembre y enero; la gestación durante la época seca (diciembre a junio); los nacimientos entre junio y agosto; y la crianza entre julio y octubre. En este hábitat el venado no forma manadas, sino que es más frecuente observar a individuos solitarios durante todo el año; mientras que las hembras con sus crías de ese año, y en ocasiones una cría hembra del año anterior, son el grupo social más frecuente. A diferencia de otros sitios, en el área de estudio no se observaron grupos constituidos exclusivamente de machos. Este tamaño de grupo debe estar relacionado con el ciclo reproductivo, la cobertura del hábitat, y la presencia de depredadores, y es menor comparado con lo encontrado en otros tipos de hábitats.

9.-- Las estimaciones de la densidad obtenidas con tres métodos variaron notablemente. Estas fueron de 2, 11 y 28 venados/km² con los métodos de conteo de huellas (Tyson), conteo directo en transectos de línea (Fourier) y conteo de excrementos (Eberhardt y Van Etten), respectivamente. El conteo directo brindó estimaciones más precisas durante la época húmeda, mientras que el conteo de huellas en la época seca. La mayor desventaja de los métodos de conteo de huellas y excrementos es que se carece con la información adecuada (el rango de desplazamiento al día y la tasa de defecación) en este tipo de hábitat para convertir a número de animales a partir del conteo de sus rastros. Por el contrario, el método de conteo directo de venados en transectos no requiere ningún factor de conversión para estimar la densidad. Particularmente, para estimar la densidad se recomienda emplear la serie de Fourier pues es un modelo robusto que se ajusta a diferentes histogramas de detección de venados. El inconveniente que tiene el método de conteo directo es que debido a lo denso de la vegetación se observan pocos venados por lo que se requiere caminar muchos kilómetros para obtener un tamaño de muestra adecuado para estimar la densidad de manera precisa. Por último, un aspecto importante es que los tres métodos dieron estimaciones similares de la densidad relativa, por lo que pueden ser usados como índices de densidad relativa en estudios de dinámica poblacional.

10.-- No se encontraron cambios significativos en la densidad (11 a 16 venados/km²), estructura de edades y proporción de sexos durante el período de estudio. Tampoco hubo correlación significativa entre la lluvia y los parámetros poblacionales. Sin embargo, hubo tendencia de que a mayor lluvia dos años antes la densidad se incrementa y el porcentaje de hembras adultas sin crías disminuye. La tasa de natalidad fue de 1.03 crías/hembras adultas. Menos del 50% del total de las hembras tuvieron crías. Aparentemente, las hembras jóvenes no se reproducen sino hasta el segundo año de vida. Hubo correlación positiva entre la densidad y el porcentaje de hembras adultas sin crías, y una tendencia negativa entre la densidad y la tasa de natalidad. Las tasas de sobrevivencia de la categoría crías a jóvenes fue de 0.79, y de 0.63 de juveniles a adultos. La primera época seca a la que se enfrentan los venados jóvenes es determinante para su sobrevivencia, en particular para los machos. La sobrevivencia de las crías hembras es mayor pues permanecen por más de un año con sus madres. Los principales factores de mortalidad podrían ser la depredación y la cacería ilegal. Los años del estudio puede considerarse como un período relativamente húmedo por lo que la alta disponibilidad de recursos en este lapso podría favorecer el crecimiento de la población para los años siguientes. El final de la época seca (entre mayo y junio) puede considerarse el "cuello de botella" del crecimiento de la población en este bosque tropical caducifolio.

BIBLIOGRAFÍA

- Ahumada, R., J. Flores, G. Marquez, G. y E. H. Torres. 1998. Distribución y abundancia del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus sinaloae*) en la sierra de Navachiste, Sinaloa. VI Simposio sobre Venados en México. UNAM.
- Arceo, G. 1999. Hábitos alimentarios del venado cola blanca en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Batzli, G. O. 1994. Special feature: mammal-plant interactions. *J. Mamm.* 75:813-815.
- Belovsky, G. E. 1981. Food plant selection by a generalist herbivore: the moose. *Ecology* 62:1020-1030.
- Belovsky, G. E. y O. J. Schmitz. 1994. Plant defenses and optimal foraging by mammalian herbivores. *J. Mamm.* 75:816-832.
- Bonsall, M. B., T. H. Jones y J. N. Perry. 1998. Determinants of dynamics: population size, stability and persistence. *TREE* 13:174-176.
- Bullock, S. H. y J. A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22:22-35.
- Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in south coastal region of Mexico. *Arch. Met. Geoph. Biocl.* 36:297-316.
- Carroll, B. K. y D. L. Brown. 1977. Factors affecting neonatal fawn survival in southern-central Texas. *J. Wildl. Manage.* 41:63-69.
- Castillo, A. L. 1998. Estimación poblacional del venado cola blanca en tres localidades de Colima. Tesis Licenciatura, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Pue.
- Ceballos, G. y A. Miranda. 1986. Los Mamíferos de Chamela Jalisco. Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. 436 pp.
- Ceballos, G. y A. García. 1995. Conserving neotropical biodiversity: the role of dry forest in western Mexico. *Conserv. Biol.* 9:1349-1356.
- Choquenot, D. 1991. Density-dependent growth, body condition, and demography in feral donkeys: testing the food hypothesis. *Ecology* 72:805-813.
- Clutton-Brock, T. H., F. E. Guinness y S. D. Albon. 1982. Red deer: ecology and behavior of two sex. Univ. Chicago Press, Chicago, Ill. 378pp.
- Coe, M. J., D. H. Cumming y J. Phillipson. 1976. Biomass and production of large african herbivores in relation to rainfall and primary production. *Oecologia* 22:341-354.
- Cook, R. S., M. White, D. O. Trainer y W. C. Glazener. 1971. Mortality of young white-tailed deer fawns in south Texas. *J. Wildl. Manage.* 35:47-56.
- Crawley, M. J. 1983. Herbivory. The Dynamics of Animal-Plant Interactions. Blackwell Scientific Publications, London.

- Dusek, G. L., R. J. Mackie, J. D. Herriges y B. B. Compton. 1989. Population ecology of white-tailed deer along the lower Yellowstone River. *Wildl. Monogr.* 104:1-68.
- Eisenberg, J. F. 1989. *Mammals of the Neotropics. The Northern Neotropics. Vol. 1.* The University of Chicago Press, Chicago. 449 pp.
- Fairbanks, W. S. 1993. Birthdate, birthweight, and survival in pronghorn fawns. *J. Mamm.* 74:129-135.
- Festa-Bianchet, J. T. Jorgenson, M. Lucherini y W. D. Wishart. 1995. Life history consequences of variation in age of primiparity in bighorn ewes. *Ecology* 76:871-881.
- Flores-Villela, O. y P. Geréz. 1994. *Biodiversidad y Conservación en México: Vertebrados, Vegetación y Uso del Suelo.* CONABIO y UNAM, México, D. F.
- Freeland, W. J. y D. Choquenot. 1990. Determinants of herbivore carrying capacity: plants, nutrients, and *Equus asinus* in northern Australia. *Ecology* 71:589-597.
- Gaillard, J-M., M. Festa-Bianchet y N. Gilles. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *TREE* 13:58-63.
- García-Oliva, F., E. Ezcurra y L. Galicia. 1991. Pattern of rainfall distribution in the central Pacific coast of Mexico. *Geog. Ann.* 73:179-186.
- González, G., E. Jardel y E. Santana. 1994. Recuperación del venado cola blanca en la Estación Científica Las Joyas, Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México. Pp. 235-245, *in* Ch. Vaughan y M. Rodríguez (eds.), *Ecología y Manejo del Venado Cola Blanca en México y Costa Rica.* EUNA, Universidad Nacional, Costa Rica.
- Greenberg, L. S. Z. 1992. Garden hunting among the yucatecan maya: a coevolutionary history of wildlife and culture. *Etnoecológica* 1:23-33.
- Guinness, F. E., T. H. Clutton-Brock y S. D. Albon. 1978. Factors affecting calf mortality in red deer (*Cervus elaphus*). *J. Anim. Ecol.* 47:817-832.
- Hall, E. R. 1981. *The mammals of North America.* Second ed. John Wiley and Sons, New York, 2:601-1181.
- Halls, L. K. 1984. *White-tailed deer: ecology and management.* Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvania, 870 pp.
- Hanley, T. A. 1982. The nutritional basis for food selection by ungulates. *J. Range Manage.* 35:146-151.
- Hanley, T. A. 1997. A nutritional view of understanding and complexity in the problem of diet selection by deer (Cervidae). *Oikos* 79:209-218.
- Henke, S. E., S. Demarais y J. A. Pfister. 1988. Digestive capacity and diets of white-tailed deer and exotic ruminants. *J. Wildl. Manage.* 52:595-598.
- Holzenbein, S. y R. L. Marchinton. 1992. Emigration and mortality in orphaned male white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 56:147-153.
- Kaji, K., T. Koizumi y N. Ohtaishi. 1988. Effects of resource limitation on the physical and reproductive condition of sika deer on Nakanoshima Island, Hokkaido. *Acta Theriol.* 33:187-208.

- Labat, J. N. 1987. Le fourré subtropical et la forêt tropicale caducifoliée du nord-ouest de l'état du Michoacán, Mexique: structure et affinités floristiques. *Trace* 12:3-11.
- Laca, E. A. y M. W. Demment. 1991. Herbivory: the dilemma of foraging in a spatially heterogeneous food environment. Pp. 29-44, in R. T. Palo and C. T. Robbins (eds.), *Plant Defenses Against Mammalian Herbivory*. CRC Press, Inc. London.
- Langvatn, R., S. D. Albon, T. Burkey y T. H. Clutton-Brocks. 1996. Climate, plant phenology and variation in age of first reproduction in a temperate herbivore. *J. Appl. Ecol.* 65:653-670.
- Leopold, A. S. 1965. *Fauna Silvestre de México*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México.
- López-González, C., M. G. Hidalgo-Mihart y A. González-Romero. 1997. White-tailed deer predation by mammalian carnivores in tropical dry forests of western Mexico. *Proc. Western States & Provinces Deer and Elk Workshop*. Rio Rico, AZ.
- Lott, E. J. 1985. *Listados florísticos de México: III la Estación de Biología Chamela, Jalisco*. UNAM, México.
- Lott, E. J., S. H. Bullock y J. A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in Coastal Jalisco. *Biotropica* 19:228-235.
- Mandujano, S. 1992. Estimaciones de la densidad poblacional del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco. Tesis Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Mandujano, S. 1998. Venados en México: conocimiento actual, necesidades de investigación y referencias bibliográficas de los estudios. VI Simposio sobre Venados en México. UNAM, Xalapa, Ver. 146-164.
- Mandujano, S. y J. Bello. 1998. Asociación de las subespecies de venado cola blanca con los tipos de vegetación en México. VI Simposio sobre Venados en México. UNAM, Xalapa, Ver. 187-195.
- Mandujano, S. 1999. Variation in herd size of collared peccaries in a mexican tropical forest. *Southwestern Naturalist*, (aceptado).
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1993. Densidad del venado cola blanca basada en conteos en transectos en un bosque tropical de Jalisco. *Acta Zool. Mex.* (n. s.) 56:1-37.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1995a. Comparison of deer censusing methods in a tropical dry forest. *Wildl. Soc. Bull.* 23:180-186.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1995b. Disponibilidad del agua para el venado cola blanca en un bosque tropical caducifolio de México. *Vida Silvestre Neotropical* 4:107-118.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1996. Size and composition of white-tailed deer group in a tropical dry forest in Mexico. *Ethol. Ecol. & Evol.* 8:255-263.
- Mandujano, S. y L. E. Martínez-Romero. 1997. Fruit fall caused by chachalacas (*Ortalis poliocephala*) on red mombim trees (*Spondias purpurea*): impact on terrestrial fruit consumers, especially the white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). *Studies Neotrop. Fauna and Environm.* 32:1-3.

- Mandujano, S. y V. Rico-Gray. 1991. Hunting, use, and knowledge of the biology of the white-tailed deer, *Odocoileus virginianus* (Hays), by the maya of central Yucatan, Mexico. *J. Ethnobiol.* 11:175-183.
- Mandujano, S., S. Gallina y S. H. Bullock. 1994. Frugivory and dispersal of *Spondias purpurea* (Anacardiaceae) in a tropical dry forest of Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 42:105-112.
- Martínez-Romero, L. E. y S. Mandujano. 1995. Hábitos alimentarios del pecarí de collar (*Pecari tajacu*) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco. *Acta Zool. Mex.* (n. s.) 64:1-20.
- Martínez-Yrizar, A., J. M. Mass, A. Pérez-Jiménez y J. Sarukhán. 1996. Net primary productivity of a tropical deciduous forest on western México. *J. Trop. Ecol.* 12:169-175.
- Martínez-Yrizar, A., J. Sarukhán, A. Pérez-Jiménez, E. Rincón, J. M. Mass, A. Solís-Magallanes y L. Cervantes. 1992. Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, México. *J. Trop. Ecol.* 8:87-96.
- McGinnes, B. S. y R. L. Downing. 1977. Factors affecting the peak of white-tailed deer fawning in Virginia. *J. Wildl. Manage.* 41:715-719.
- Mech, L. D., R. E. Mc Roberts, R. O. Peterson y R. E. Page. 1987. Relationship of deer and moose populations to previous winters' snow. *J. Anim. Ecol.* 56:615-627.
- Medellín, R. A., A. L. Gardner y M. Aranda. 1998. The taxonomic status of the Yucatán brown brocket, *Mazama pandora* (Mammalia: Cervidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 111:1-14.
- Murphy, P.G. y a. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:67-88.
- Nelson, M. E. y L. D. Mech. 1986. Mortality of white-tailed deer in northeastern Minnesota. *J. Wildl. Manage.* 50:691-698.
- Owen-Smith, N. 1990. Demography of a large herbivore, the greater kudu *Tragelaphus strepsiceros*, in relation to rainfall. *J. Anim. Ecol.* 59:893-913.
- Ozoga, J. J., L. J. Verme y C. S. Bienz. 1982. Parturition behavior and territoriality in white-tailed deer: impact on neonatal mortality. *J. Wildl. Manage.* 46:1-11.
- Picton, H. D. 1984. Climate and the prediction of reproduction of three ungulate species. *J. Appl. Ecol.* 21:869-879.
- Post, E. y N. C. Stenseth. 1998. Large-scale climatic fluctuation and population dynamics of moose and white-tailed deer. *J. Anim. Ecol.* 67:537-543.
- Robbins, C. T. y A. N. Moen. 1975. Milk consumption and weight gain of white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 39:355-360.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F.
- Sánchez-Rojas, G. 1995. *Ambito hogareño, desplazamientos y uso de habitat del venado cola blanca en un bosque tropical de Jalisco*. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Sánchez-Rojas, G., S. Gallina y S. Mandujano. 1997. Areas de actividad y uso del habitat de dos venados cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical de la costa Jalisco, México. *Acta Zool. Mex.* (n. s.) 72:39-54.
- Sæther, B-E. 1997. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: a search for mechanisms. *Trends Ecol. Evol.* 12:143-149.
- Sæther, B-E. y M. Heim. 1993. Ecological correlates of individual variation in age at maturity in female moose (*Alces alces*): the effects of environmental. *J. Anim. Ecol.* 62:482-489.
- Sæther, B-E., R. Andersen, O. Hjeljord y M. Heim. 1996. Ecological correlates of regional variation in life history of the moose *Alces alces*. *Ecology* 77:1493-1500.
- Serra, M. C. y R. Valdez. 1989. Importancia de los venados en Teremote-Tlaltenco. *Ciencia y Desarrollo* 15:63-72.
- Shiple L.A. y D.E. Spalinger. 1995. Influence of size and density of browse patches on intake rates and foraging decisions of young moose and white-tailed deer. *Oecologia* 104:112-121.
- Short, H. L. 1963. Rumen fermentations and energy relationships in white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 27:184-195.
- Silva-Villalobos, M. 1996. Calidad del forraje para el venado cola blanca en el bosque tropical caducifolio de Chamela, Jalisco. Tesis Licenciatura, Universidad de Guadalajara, México.
- Sinclair, A. R. E., H. Dublin y M. Borner. 1985. Population regulation of Serengeti Wilddebeest: a test of the food hypothesis. *Oecologia* 65:266-268.
- Skogland, T. 1991. What are the effects of predators on large ungulate populations? *Oikos* 61:401-411.
- Smith, R. H. y A. Lecount. 1979. Some factors affecting survival of desert mule deer fawns. *J. Wildl. Manage.* 43:657-665.
- Smith, B. L. 1998. Antler size and winter mortality of elk: effects of environment, birth year, and parasites. *J. Mamm.* 79:1038-1044.
- Solberg, E. J. y B-E. Sæther. 1994. Male traits as life-history variables: annual variation in body mass and antler size in moose (*Alces alces*). *J. Mamm.* 75:1069-1079.
- Taylor, W. 1956. *The deer of North America*. Harrisburg, PA: The Stackpole Company.
- Terborgh, J. 1990. The role of felid predators in neotropical forests. *Vida Silvestre Neotropical* 2:3-5.
- Valenzuela, D. 1994. Estimación de la densidad y distribución de la población del venado cola blanca en el bosque La Primavera, Jalisco, México. Pp. 247-262, in Ch. Vaughan y M. Rodríguez (eds.), *Ecología y Manejo del Venado Cola Blanca en México y Costa Rica*. EUNA, Universidad Nacional, Costa Rica.
- Vangilder, L. D., O. Torgerson y W. R. Porath. 1982. Factors influencing diet selection by white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 46:711-718.

- Verme, L. J. y J. J. Ozoga. 1980a. Influence of protein-energy intake on deer fawns in autumn. *J. Wildl. Manage.* 44:305-314.
- Verme, L. J. y J. J. Ozoga. 1980b. Effects of diet on growth and lipogenesis in deer fawns. *J. Wildl. Manage.* 44:315-324.
- Villarreal, J. G. 1995. Venado cola blanca en México. *Revista DUMAC* 17:29-34.
- Zavala, G. 1992. Estimación poblacional del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en la Estación Científica Las Joyas, Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco. Tesis Licenciatura, Universidad de Guadalajara, Jal.