

132



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

PATRONES DE USO DEL HABITAT DEL TAPIR (Tapirus bairdii) EN DOS LOCALIDADES DE LA SELVA LACANDONA, CHIAPAS.

296276

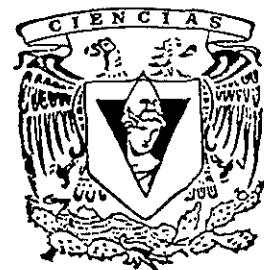
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

CARLOS ERIK MUENCH SPITZER



DIRECTOR DE TESIS: M. en C. EDUARDO JORGE NARANJO ESPINERA



2001

FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.

## AGRADECIMIENTOS.

Debo agradecer a muchas personas que de distintas maneras me ayudaron a terminar esta tesis. A Eduardo Naranjo por todo el apoyo que me brindó, y a mis sinodales, Alfredo Cuarón, Ken Oyama, Fernando Cervantes y Livia León, por su invaluable asesoría y consejos. A Jorge León, a Adrián y Darío del LAIGE por su ayuda y su interés en mi trabajo. Las siguientes páginas son también esfuerzo de Rausel Sarmiento, Germán Alemán, Germán Muench, Alejandra Muench, Yankuic Galván, Michelle Guerra y Francisco Pérez, que me ayudaron en distintos aspectos del trabajo de campo y fueron un apoyo durante los casi dos años que esta tesis requirió. Agradezco también a ECOSUR por el espacio y las facilidades prestadas para la realización de este trabajo y al CIBEJ por apoyar económicamente el proyecto.

Quiero expresar mi gratitud a todas las personas que enriquecen y alegran mi vida con su amistad y su cariño. Me siento muy afortunado por estar rodeado de seres humanos tan valiosos.

A los muchos y muy buenos amigos de la Facultad de Ciencias: a Tamara, Paloma, Flor, Alex, Quetzalli, Bernardo, Nico, Hugo, Roberto “el master”, Roberto Cózatl, Bárbara, Argelia, Xanic y los que no recuerde en este momento.

A Erick, por su amistad de casi veinte años.

A mis primos los Germanes, a Kari, y al resto del clan Muench.

A mis hermanos Julián y Kuico, y a mi segunda madre Diane.

Y finalmente a las personas más importantes de mi vida, a mi hermana Alex, que bien podría ser mi gemela por aquello de las sensaciones compartidas, y a mis papás, Terry, mi maestra espiritual, y Pablo, el mejor ejemplo en mi vida.

## ÍNDICE

	<b>RESUMEN.</b>	<b>1</b>
<b>I</b>	<b>INTRODUCCIÓN.</b>	<b>2</b>
<b>II</b>	<b>MARCO TEÓRICO.</b>	<b>8</b>
II.1	COMUNIDADES VEGETALES.	8
II.2	LOS ANIMALES Y SU AMBIENTE	9
<b>III</b>	<b>ANTECEDENTES.</b>	<b>13</b>
III.1	BIOLOGÍA DEL TAPIR CENTROAMERICANO.	13
III.2	ESTUDIOS PREVIOS	15
<b>IV</b>	<b>OBJETIVOS.</b>	<b>17</b>
<b>V</b>	<b>ÁREA DE ESTUDIO.</b>	<b>18</b>
V.1	UBICACIÓN GEOGRÁFICA E IMPORTANCIA.	18
V.2	RELIEVE E HIDROLOGÍA.	19
V.3	CLEMA.	20
V.4	VEGETACIÓN.	21
V.5	FAUNA.	23
V.6	CARACTERÍSTICAS SOCIODEMOGRÁFICAS.	24
<b>VI</b>	<b>MÉTODOS.</b>	<b>26</b>
VI.1	REGISTRO DE VARIABLES.	26
VI.2	ANÁLISIS ESTADÍSTICOS.	32
<b>VII</b>	<b>RESULTADOS.</b>	<b>35</b>
VII.1	DESCRIPCIÓN DE LA VEGETACIÓN EN EL ÁREA DE ESTUDIO	35
VII.2	USO DEL HABITAT.	39
VII.3	RECURSOS CLAVE Y FACTORES QUE AFECTAN LA DISTRIBUCIÓN DEL TAPIR.	46
<b>VIII</b>	<b>DISCUSIÓN.</b>	<b>50</b>
VIII.1	CLASIFICACIÓN DE LA VEGETACIÓN EN EL ÁREA DE ESTUDIO.	50
VIII.2	USO DEL HABITAT.	51
VIII.3	RECURSOS CLAVE Y FACTORES QUE AFECTAN LA DISTRIBUCIÓN DEL TAPIR.	55
<b>IX</b>	<b>CONCLUSIONES</b>	<b>62</b>
<b>X</b>	<b>LITERATURA CITADA</b>	<b>63</b>

## RESUMEN

La pérdida de la diversidad biológica es un problema complejo con múltiples causas, pero es indudable que la pérdida y fragmentación del hábitat son los principales factores de amenaza para muchas especies en peligro de extinción. La conservación de estas especies requiere de una mejor comprensión de la relación que guardan con el espacio que ocupan y los componentes bióticos y abióticos que aprovechan en él, a fin de asegurar la existencia de áreas con hábitat favorable para ser ocupadas por ellas.

En el presente trabajo investigué la relación del tapir centroamericano (*Tapirus bairdii*) con su entorno ambiental, evaluando el uso que esta especie da a las diferentes asociaciones vegetales que ocurren en la rivera del río Lacantún, en el estado de Chiapas. En cien estaciones de muestreo previamente caracterizadas en cuanto a la estructura de la vegetación, cuantifiqué las visitas de tapir a partir de evidencias indirectas. Los resultados indican una preferencia de este animal por los hábitat inundables, los acahuales y los bosques secundarios ricos en enredaderas leñosas o bejucos. Los factores ambientales importantes en el proceso de selección de este hábitat que identifiqué son la disponibilidad de cuerpos de agua, la densidad de bejucos y la productividad de fruta. Ésta información es relevante en la planeación de acciones de conservación, tales como programas de manejo y mejoramiento del hábitat tendientes a mejorar la conectividad entre las poblaciones existentes de esta especie. Las acciones emprendidas en este sentido beneficiarían no sólo a las poblaciones de tapir, sino a una buena parte de la biota de los ecosistemas tropicales en los que habita, dado que sus requerimientos espaciales y la alta sensibilidad a la perturbación humana que presenta hacen de esta especie un buen indicador de la salud general del ecosistema.

## I INTRODUCCION

El crecimiento poblacional de la especie humana y el desarrollo y expansión de las actividades productivas que la sustentan, han tenido un fuerte impacto sobre el equilibrio ambiental del planeta. El resultado es una compleja crisis ecológica, con diversos componentes, como la erosión y la contaminación, que representan graves amenazas para el humano. Sin embargo, es posible que los riesgos de mayor gravedad a largo plazo sean el calentamiento global del planeta y la pérdida de la biodiversidad, evidenciada por una tasa estimada de extinción de especies parecida a las calculadas para los episodios de extinción masiva más recientes en la historia del planeta, en el Triásico/ Jurásico, al final del Cretácico y durante el Pérmico (Dirzo 1990)

Este problema de pérdida de la biodiversidad ha sido enfrentado mediante el establecimiento de reservas o áreas naturales protegidas y la elaboración de programas de conservación y manejo dirigidos a todos los niveles: desde poblaciones hasta paisajes. Para su formulación, estos programas requieren de información biológica y ecológica básica sobre las poblaciones y especies de interés (Bailey 1984; Caughley y Sinclair 1994).

El paisaje existente en el México actual, derivado del desarrollo humano y el establecimiento de reservas ecológicas en las zonas que aún ostentan un buen estado de conservación, es un paisaje fragmentado. Los problemas que presenta la fragmentación del paisaje en términos de supervivencia de la biota son muchos y se expresan a distintos niveles. Un paisaje fragmentado presenta resistencia a la migración de la flora y la fauna a través del planeta. Esto oculta un riesgo de dimensiones desconocidas. en

eventos de calentamiento global parecidos al actual que han ocurrido a lo largo de la historia del planeta, la biota ha respondido con extinciones masivas y un reacomodo en la distribución de las especies mediado por eventos de migración, de los que se tiene evidencia en el registro fósil (Graham 1986). En el mundo moderno, este reacomodo no sería posible por la falta de vías aptas para la migración (Peters 1991).

El aislamiento geográfico, causado por la destrucción y fragmentación del hábitat, puede causar un empobrecimiento genético, que le resta viabilidad a las poblaciones biológicas. En este proceso, muchas especies forman metapoblaciones, es decir, sistemas de poblaciones locales entre las cuales existe migración ocasional de individuos que recolonizan parches de hábitat en los que la especie ha desaparecido (Hanski y Gilpin 1997). Un ecosistema fragmentado presenta, además, alteraciones microclimáticas y de composición de la comunidad biológica (pérdida de especies nativas y aparición de introducidas), especialmente en los bordes de cada remanente de vegetación nativa, además de cambios en los patrones de flujo de viento y en el régimen de flujo de agua local (Saunders et al. 1991).

En un paisaje fragmentado, las estrategias de conservación que se emprendan deben basarse en un conocimiento amplio de los requerimientos de la flora y la fauna que este paisaje alberga y de la problemática que enfrenta el ecosistema. Dado que resultaría imposible analizar las necesidades de cada especie y que el manejo de una especie particular no aporta soluciones que protejan a toda la biota, han surgido diferentes propuestas de enfoques alternativos para la conservación. Orians (1993) propone dirigir el manejo a tipos de hábitat o comunidades específicas, de modo que las acciones se emprendan antes de que las poblaciones estén amenazadas. Este tipo de

distribución de las áreas protegidas (Wilcove 1994). Si un organismo está amenazado por la pérdida y fragmentación de su hábitat, los esfuerzos de conservación que se emprendan deben considerar la relación que existe entre su distribución y la estructura espacial del paisaje (Fahrig y Merriam 1994).

El tapir (*Tapirus bairdii*) es una especie amenazada en México, como en todo su rango de distribución (Matola et al. 1997). La especie figura en el apéndice I de la CITES y está considerada como “en peligro” por la NOM-ECOL-059-1994. Aparece, además, como “vulnerable” en la lista roja de la UICN (UICN 2000). Es probable que las poblaciones remanentes más importantes del país, en términos de viabilidad, se encuentren en las Reservas de la Biosfera de Calakmul, Campeche, y Montes Azules, Chiapas (Matola et al. 1997; March 1994; E. Naranjo, com. pers.). La conservación de estas poblaciones y la continuidad vegetal de esta área con las selvas del Petén, en Guatemala, están consideradas como acciones prioritarias para asegurar la viabilidad de la especie en México (Matola et al. 1997; March 1994).

El tapir es el mamífero terrestre de mayor tamaño en Mesoamérica. Es una especie de gran importancia biológica, pues cumple con una función importante en la estructura y dinámica de los bosques tropicales en que habita por medio de los procesos de herbivoría y dispersión de semillas (Brooks et al. 1997; Olmos 1997). Además, constituye un recurso alimenticio para algunas comunidades rurales de Mesoamérica (Fragoso 1991). En términos evolutivos y de biodiversidad, la especie es notable por ser uno de los mamíferos vivientes considerados como más antiguos, pues ha variado muy poco del diseño original del orden Perissodactyla (Eisenberg 1989). Este orden de mamíferos es uno de los más amenazados a nivel mundial. El 100% de las especies de



perissodáctilos actuales no domesticados poseen el estatus de amenazadas o en peligro de extinción, y el orden presenta la mayor pérdida porcentual de especies (6%) para los mamíferos en los últimos 500 años (Ceballos y Brown 1995). Las características de historia de vida de *Tapirus bairdii*, la única especie silvestre del orden Perissodactyla que ocurre en México, explican su estatus de conservación. El tapir es un mamífero que ocurre en densidades naturalmente bajas debido a las necesidades impuestas por su gran tamaño corporal y la estructura social que presenta, con hábitos solitarios y territoriales. Eisenberg (1989) determina un periodo intergenésico mínimo de 17 meses para la especie, lo que resulta en una tasa de reclutamiento particularmente baja entre los mamíferos. El tapir ocurre en áreas en buen estado de conservación que comparte con varias especies de vertebrados amenazados o en peligro de extinción, como el jaguar (*Panthera onca*), el ocelote (*Leopardus pardalis*), el pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*), los monos aulladores (*Alouatta pigra* y *A. palliata*), el mono araña (*Ateles geoffroyi*), los cocodrilos (*Crocodylus acutus* y *C. moreletii*), el águila arpía (*Harpya harpija*) y la guacamaya roja (*Ara macao*) (March 1994).

Estas características hacen pensar que el tapir tiene un gran potencial para funcionar como especie focal, pues además de ser un organismo altamente sensible a la perturbación humana (Carrillo et. al 2000), la conservación de su hábitat beneficiaría a otras especies que enfrentan presiones similares. Además, el monitoreo de esta especie se facilita gracias a la notoriedad y fácil identificación de los rastros de presencia que deja a su paso (e.g., huellas, excretas, signos de ramoneo, echaderos), lo que constituye una ventaja más para trabajar con esta especie como modelo de estudio.

Con este trabajo pretendo generar información necesaria para instrumentar un programa de manejo de hábitat para el tapir centroamericano como especie indicadora del estado de conservación del ecosistema en los límites entre la Reserva Integral de la Biosfera de Montes Azules (REBIMA) y la región de Marqués de Comillas en el estado de Chiapas. La información generada se refiere a la relación del tapir con su entorno natural, y parte de una descripción del hábitat disponible para la especie en el área estudiada, para posteriormente determinar los patrones de uso de este hábitat, y permitir la identificación de recursos clave y/o factores limitantes de la distribución del tapir.

El presente estudio forma parte de una investigación más amplia sobre ecología y conservación de ungulados en la Selva Lacandona que actualmente está llevándose a cabo por investigadores de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) y que pretende obtener indicadores del estado de las poblaciones en el área de estudio para proponer estrategias de manejo en comunidades locales. La identificación de los factores limitantes de la distribución de la especie objeto de estudio permitirá sugerir estrategias de conservación que se dirijan a las causas del problema que enfrentan las poblaciones de tapir y que afectan a otras especies que ocurren en el área de estudio.

## II MARCO TEÓRICO.

El presente trabajo trata acerca de la relación entre los organismos y el espacio que éstos ocupan. La distribución de los organismos en la Tierra es el tema central de diversas disciplinas biológicas. La biogeografía histórica explica el origen de los rangos generales de distribución de las especies, estudiando procesos evolutivos a gran escala temporal y espacial, así como los efectos de los grandes acontecimientos geológicos sobre la biota y su distribución actual. La biogeografía ecológica se ocupa de explicar los patrones generales en la variación geográfica de la biodiversidad, tales como los gradientes latitudinales y altitudinales en la riqueza de especies. (Myers y Giller 1988). Éstas y otras disciplinas han generado teorías y conceptos que son relevantes para comprender la complejidad del problema.

### II.1 Comunidades vegetales.

La distribución espacial de las comunidades de plantas ha alimentado una polémica entre dos escuelas de vegetación con visiones distintas. La escuela americana enfatiza la importancia de la distribución de las especies de plantas como origen del ensamblaje a nivel de comunidades. La escuela alemana, por el contrario, reconoce bosques de plantas con propiedades emergentes como auto-organización, sistemas de micorrizas, y la formación de microclimas, regímenes de agua y ciclos de nutrientes específicos de cada tipo de comunidad (Glavac et al. 1992)

Los sistemas de clasificación de tipos de vegetación existentes en la literatura son heterogéneos y de difícil comparación (Rzedowski 1978). Además de las dificultades inherentes a la clasificación y el establecimiento de fronteras entre tipos de

vegetación, buena parte de la confusión imperante se debe a diferencias en criterios de clasificación entre los autores. Otro problema es la utilización de diferentes escalas geográficas en la realización de los estudios sobre vegetación, por lo que un tipo de vegetación puede incluir un número distinto de asociaciones vegetales en diferentes sistemas de clasificación. Para evitar confusiones de nomenclatura, Glavac (1992) propone que una sección de cobertura vegetal debe referirse como comunidad de plantas, asociación vegetal o fitocenosis, mientras que un grupo de asociaciones sería un tipo de vegetación, fitocenon o unidad de comunidad. La distribución geográfica de los tipos de vegetación está influenciada por la interacción de distintos factores, de modo que cada caso particular requiere un análisis para detectar los posibles determinismos ecológicos. Los factores más comunes son el clima (temperatura y precipitación), los tipos de suelo y sus propiedades (e.g., acidez, profundidad de los horizontes), el relieve (e.g., pendiente, drenaje, orientación), la altitud, la latitud y factores históricos de diversa índole.

## **II.2 Los animales y su ambiente.**

El concepto de hábitat es de especial importancia para el presente trabajo y para el estudio de la distribución de las especies. En la literatura se utiliza este concepto con significados distintos. Es común que se hable de tipos de hábitat para referirse a porciones de tierra con coberturas vegetales similares, equiparando este concepto con el de asociaciones vegetales. En sentido estricto, hábitat se define como el sitio específico en un medio ambiente físico y su comunidad biótica, ocupado por un organismo, por una especie o por comunidades de especies en un tiempo en particular (NOM-ECOL-059-1994).

La extensión de ocurrencia se define como el área contenida dentro de la frontera imaginaria continua mínima que puede dibujarse para contener todos los sitios, conocidos o inferidos, de presencia actual de un taxón. Esta medida puede excluir discontinuidades en la distribución total de los taxa (UICN 2000). Área de ocupación se define como el área dentro de la extensión de ocurrencia que es de hecho ocupada por un taxón. Esta medida refleja que un taxón no ocupa toda su extensión de ocurrencia, entre otras posibles razones porque ésta puede contener tipos de hábitat no favorables. Debe notarse que el tamaño del área de ocurrencia será una función de la escala a la que se mida (UICN 2000).

Los conceptos definidos hasta ahora tratan de la distribución de grupos taxonómicos, sin embargo, existe una serie de conceptos forjados alrededor de la utilización del espacio por individuos específicos. El ámbito total, por ejemplo, es el área completa que un animal ocupa a lo largo de su vida. El ámbito hogareño es un concepto de importancia central en ecología animal, y se define como el área que un animal conoce y recorre habitualmente. Dentro del ámbito hogareño se encuentra el área núcleo, que es el área de uso más intenso, en donde se encuentran los sitios de descanso y frecuentemente se ubica al centro del ámbito hogareño (Wilson 1980). Jennrich y Turner (1969) postulan que para definir el ámbito hogareño de un animal basta con delimitar el área en la que ocurre una proporción determinada de la utilización total del espacio por parte del animal.

El concepto de territorio es algo distinto. Se define como un área ocupada de manera casi exclusiva por un animal o grupo de animales (Wilson 1980). La territorialidad, sin embargo, involucra respuestas conductuales, que pueden o no ser

agresivas, tendientes a alejar a otros individuos o grupos de la misma especie. En algunos casos el ámbito hogareño es idéntico al ámbito total, es decir, el animal nunca deja su ámbito hogareño. En muchos otros casos el ámbito hogareño es igual que el territorio. En la gran mayoría de los casos, el ámbito total es mucho más grande que el ámbito hogareño, y éste es más grande que el territorio.

A partir de estas definiciones se establece la teoría de selección del hábitat, que constituye el marco conceptual básico de este trabajo. Esta teoría parte del supuesto de que el ámbito hogareño de un animal debe ser lo suficientemente grande para producir una adecuada cantidad de energía, sin ser tan grande como para que el animal se exponga innecesariamente a sus depredadores. Así, el ámbito hogareño será más grande entre menos productivo sea el sitio donde se ubica. Esta teoría de área óptima-producción óptima es sorprendentemente consistente entre los vertebrados (Wilson 1980), de manera que el área del ámbito hogareño, así como los patrones temporales en su uso, están relacionadas con la masa corporal y la tasa metabólica de la especie (Swihart et al. 1988). El postulado central de la teoría de selección del hábitat establece que mediante la búsqueda de hábitat favorable, un animal optimiza su adecuación y aumenta las probabilidades de dejar sus genes en la siguiente generación. Al seleccionar activamente el hábitat en el que vive, un animal no sólo procura una densidad y calidad de alimento óptimas, sino que responde a otras necesidades, como la obtención de protección ante depredadores y la minimización de la competencia intraespecífica (Fragoso 1987). El patrón de selección de hábitat mostrado por una especie está determinado genéticamente, y responde a estímulos claves que el animal reconoce en su entorno (Morrison et al. 1992). Los modelos de selección del hábitat más aceptados plantean que este es un proceso jerárquico de toma de decisiones (Hutto 1985; Johnson

1980). Así, en el nivel más amplio el componente genético es más importante, y a niveles más finos el animal realiza análisis de costo-beneficio para elegir su ámbito hogareño y las zonas de uso más intenso dentro de éste.

La introducción del concepto de paisaje en el campo de la ecología ha significado una revolución conceptual y metodológica, al grado de que se empieza a hablar del paisaje como un nivel de organización superior al de comunidad. La aplicación de este marco conceptual en investigaciones mastozoológicas ha ido en crecimiento. Una manifestación temprana de esta tendencia son los intentos de clasificar parches de hábitat de acuerdo a su "calidad" para una especie focal (Lidicker 1995). Esta práctica rompió con la visión de que las especies viven sólo en su hábitat óptimo, reconociendo que una especie puede requerir más de una comunidad vegetal para completar su ciclo biológico. La ecología del paisaje ha enriquecido a la biología de la conservación al reconocer la importancia que la configuración espacial del ambiente y los elementos específicos del paisaje, tales como ríos, árboles caídos o carreteras, tienen para las especies animales. Así, se han diseñado modelos poblacionales espacialmente explícitos para tomar en cuenta la forma, el tamaño y la disposición espacial de los parches de vegetación, el grado de conectividad o aislamiento entre ellos y la calidad de los hábitat y la matriz en que están embebidos (Hanski y Gilpin 1997). Estos modelos se basan en el concepto de metapoblación, que se refiere a un ensamblaje de demos o subpoblaciones de una especie que están conectadas por dispersión, de forma tal que la migración entre parches es de vital importancia para la sobrevivencia global.

### III ANTECEDENTES.

#### III.1 Biología del Tapir Centroamericano.

Existen actualmente 4 especies de tapires (Mammalia: Perissodactyla: Tapiridae). Como familia, los tapires aparecen en el Eoceno en América del Norte hace casi 50 millones de años. Vía el estrecho de Bering, los antecesores del tapir malayo pronto ocuparon Asia, y durante el Plioceno entraron en Sudamérica en varios pulsos migratorios que dieron origen a las tres especies neotropicales actuales (Eisenberg 1997). La restringida distribución actual de la mayoría de las especies de tapires los distingue como un linaje relictual, amenazado por procesos antropogénicos: el efecto nocivo de la eliminación extensiva de su hábitat se ha visto potenciado por la presión de cacería que arrastra la colonización humana en las regiones donde aún se encuentra a estos ungulados (Brooks et al. 1997). La especie que existe en México, *Tapirus bairdii* (Gill 1865), es netamente neotropical. Originalmente se distribuyó desde Veracruz y Oaxaca hasta el noroeste de Colombia y –probablemente- el Golfo de Guayaquil en Ecuador (Emmons y Feer 1997). Actualmente se encuentra amenazada en todo su rango de distribución, ocurriendo en poblaciones fragmentadas (Matola et al. 1997).

El tapir se presenta en áreas en buen estado de conservación en un rango altitudinal de los 0 a los 3600 msnm (Matola et al. 1997). Ocupa diversos tipos de hábitat como selvas tropicales subcaducifolias, subperennifolias y perennifolias, bosque mesófilo de montaña, bosque de encino, pantanales y zonas inundables (Aranda y March 1987; Fragoso 1991; Janzen 1993; Matola et al. 1997). Los tapires que viven en tierras bajas son dependientes en cierto grado de tipos de hábitat con palmeras (Brooks et al. 1997; Naranjo 1995a).



Este ungulado es un excelente nadador (Hall y Dalquest 1963) y suele habitar lugares cercanos a cuerpos de agua que utiliza como refugio ante posibles depredadores. Suele moverse por veredas establecidas y por cauces de ríos y arroyos (Alvarez del Toro 1977) y utiliza como zonas de alimentación claros naturales y artificiales e incluso algunas veces zonas de cultivo (Naranjo y Cruz 1998). Un individuo adulto de esta especie puede llegar a pesar entre 250 y 300 kg y medir hasta dos metros de longitud total (March 1994). Posee patas anchas y piel gruesa, además de un excelente olfato y una proboscis extensible que le permite un mejor manejo de su alimento. El tapir es un herbívoro de hábitos ramoneadores; su dieta está constituida principalmente por frutos, hojas, brotes tiernos y corteza de una gran diversidad de plantas (Matola et al. 1997; Naranjo 1995b). March (1994) presenta un listado de 112 especies de plantas consumidas por el tapir centroamericano. Este animal es un importante dispersor de semillas para muchas plantas, y gracias a ese proceso juega un papel importante en la estructura de las selvas y bosques donde habita. Aunque la proporción de frutas en la dieta del tapir varía en diferentes estudios, los tapires tienen un papel importante como dispersores clave de algunas plantas de frutas grandes, como las palmas, que eran dispersadas por la extinta megafauna del Pleistoceno (Olmos 1997).

El tapir es un animal de hábitos solitarios, excepto durante el celo, que puede darse en cualquier época del año, y durante el primer año de vida de las crías, cuando son alimentadas y protegidas por la madre. Sin embargo, se han reportado avistamientos de grupos o parejas de adultos y juveniles alimentándose juntos (Eisenberg 1989; Terwilliger 1978; Williams 1984). La estructura social de estos animales es prácticamente desconocida, pero se ha observado que los tapires reconocen a otros

congéneres y se comunican a través de vocalizaciones, contactos nasales y procesos olfativos cuando están cerca, y a la distancia mediante silbidos (Terwilliger 1978).

En cautiverio, la madurez sexual puede ser alcanzada por las hembras a los 22 meses de edad, y por los machos hasta después de los dos años de vida (Matola et al. 1997). El periodo de gestación dura cerca de 400 días (Alvarez del Toro 1977) y suele nacer una sola cría con la piel manchada que le permite mimetizarse con su medio. Entre un alumbramiento y el siguiente hay un intervalo mínimo de 17 meses (Eisenberg 1989). La hembra puede ser agresiva al cuidar a su cría, e incluso peligrosa, por la dimensión del tercer incisivo, que es caniniforme y constituye la mejor defensa de este animal ante sus depredadores potenciales: el jaguar (*Panthera onca*), los cocodrilos (*Crocodylus spp.*) y probablemente el puma (*Puma concolor*), además del humano.

### **III.2 Estudios previos.**

Existe una limitada cantidad de estudios sobre el uso del hábitat del tapir centroamericano, desarrollados en ambientes distintos y utilizando diversos métodos. En Belice, Fragoso (1987) encontró que los signos de ramoneo de tapir se concentran principalmente en las planicies de inundación. Este estudio registra frecuencias de avistamiento similares para el bosque de dosel abierto y la planicie de inundación.

Trabajando con evidencias indirectas (huellas), Naranjo (1995a) encontró que en el Parque Nacional Corcovado, en Costa Rica, los tapires usan con mayor intensidad los bosques secundarios de tierras bajas y los palmares de *Raphia taedigera* (yolillales), que se encuentran alternados con pantanos. El uso de estos hábitat es significativamente mayor que el bosque primario y los bosques premontanos.

Williams (1984) estudió el uso del hábitat de dos tapires en Costa Rica, usando radiotelemetría. Sus resultados indican que el tapir se asocia a hábitat sombreados durante el día y prefiere el bosque ripario de tierras bajas y el bosque ripario secundario sobre otros tipos de hábitat. Los ámbitos hogareños de los dos tapires estudiados, de 1.8 y 1.6 km<sup>2</sup>, se sobrelapaban. Los animales cubrían un área mucho mayor durante la noche. A lo largo del año, los tapires se concentraron en distintas porciones de su ámbito hogareño, en una especie de utilización rotativa.

El único estudio de uso del hábitat del tapir en México fue realizado por Naranjo y Cruz (1998) en la Reserva de la Biosfera La Sepultura, Chiapas. Las frecuencias de heces y huellas indican que el tapir utiliza las selvas mediana subperennifolia, baja caducifolia y el bosque de encino, mientras que parece evitar los bosques mesófilo de montaña y de pino.

#### IV OBJETIVOS.

##### General:

-Contribuir al conocimiento del uso del hábitat del tapir centroamericano (*Tapirus bairdi*) en la Selva Lacandona, en particular en la zona sur de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules y sus inmediaciones.

##### Particulares:

- Determinar los patrones de uso del hábitat por el tapir centroamericano en dos localidades dentro y fuera de la REBIMA.

- Identificar los factores que intervienen en el proceso de selección de hábitat del tapir, mediante un análisis de la relación entre su abundancia relativa y las características físicas del hábitat en el área de estudio.

##### Hipótesis:

El área considerada en el presente estudio es utilizada por el tapir de forma similar a otros sitios de tierras bajas, con una preferencia por las zonas inundables, los sitios con vegetación riparia y los bosques secundarios.

El tapir utiliza más intensamente el área protegida por la Reserva de la Biosfera de Montes Azules que las tierras ejidales de la región de Marqués de Comillas.

## V      **ÁREA DE ESTUDIO.**

### **V.1      Ubicación geográfica e importancia.**

La región de la Selva Lacandona, ubicada al noreste del estado de Chiapas, entre los 16° y 17° de latitud Norte y los 90°30' y 91°30' de longitud Oeste (Castillo y Narave 1992), corresponde a la subprovincia fisiográfica de las Montañas del Oriente de Chiapas (Mullerried 1951). Esta subprovincia está limitada al este por los ríos Usumacinta y Salinas, al sur por la frontera con Guatemala, al norte por las Montañas del Norte de Chiapas y en el oeste por la altiplanicie de Chiapas.

La Selva Lacandona es quizás el centro de más alta diversidad biológica del trópico húmedo de América del Norte (De la Maza 1997). Tomando en cuenta la enorme importancia que los ecosistemas tropicales representan a nivel global en cuanto a biodiversidad, puede comprenderse porque esta región está identificada como una zona prioritaria para la conservación en México (INE-SEMARNAP 2000). La importancia de la zona no se restringe a la diversidad faunística y florística que alberga. Entre otros factores que contribuyen a la importancia estratégica del área sobresalen una gran potencialidad en cuanto a producción de energía, tanto hidroeléctrica como de combustibles fósiles, además de incalculables servicios ambientales tales como la regulación hidrológica de la cuenca más grande de México, y el control del ciclo y monto de las lluvias en otras regiones del estado (Muench 1997).

El presente estudio fue realizado en dos localidades ubicadas en la frontera sureste de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules (REBIMA), en las cercanías de los centros de población pertenecientes a los ejidos de Playón de la Gloria y Reforma

Agraria, municipio de Zamora Pico de Oro. Estas poblaciones están asentadas en los márgenes del río Lacantún ( Fig. 1). Seleccioné dos localidades para poder comparar el uso del hábitat del tapir en sitios con orografía distinta. La zona de Playón de la Gloria presenta un sistema de lomeríos, mientras que el área cercana a Reforma Agraria es típicamente aluvial, lo que determina diferencias en la vegetación presente en las localidades. La selección de las localidades respondió también a la necesidad de coordinarse con el proyecto de conservación de ungulados en el que se inscribe el presente estudio.

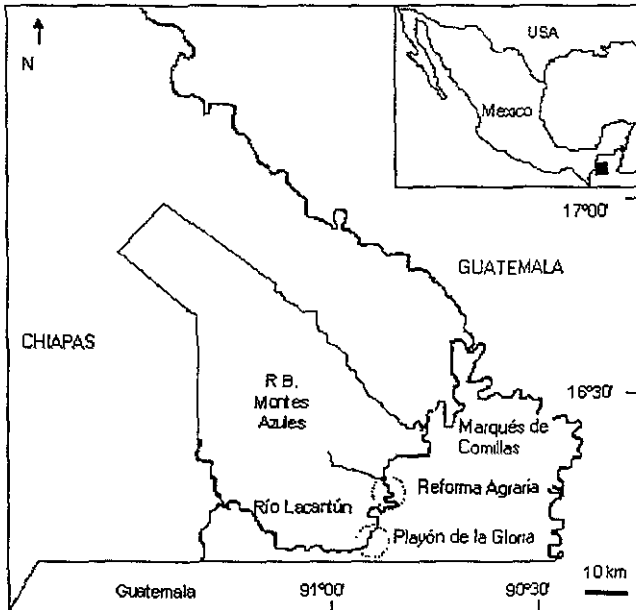


Figura 1. Ubicación de las localidades de estudio dentro de la Selva Lacandona.

## V.2 Relieve e hidrología.

Las montañas del oriente de Chiapas corren en dirección noroeste-sureste, descendiendo desde los 1500 msnm en la meseta del Ocotal hasta unos 200 msnm en el

río Lacantún. La composición caliza de estas formaciones determina los paisajes cársticos en las serranías así como las tonalidades azulosas de los cuerpos de agua. Además de las serranías, se encuentran en el área planicies con lomeríos de menor inclinación formados de areniscas y lutitas, y finalmente una menor extensión de planicies de origen aluvial limitada a los márgenes de los ríos Lacantún y Salinas (INE-SEMARNAP 2000).

El complejo sistema hidrológico presente en la Selva Lacandona forma parte de la región hidrológica Usumacinta-Grijalva, la de mayor extensión en el país (11.550,700 ha) y que provee el 56% de la energía hidroeléctrica generada en México (INE-SEMARNAP 2000). La red fluvial y la disposición de los patrones de drenaje obedecen al sentido noroeste-sureste de los sistemas montañosos, siendo las cuencas de mayor importancia las de los ríos Lacantún, Salinas y Usumacinta. La cuenca del río Lacantún es de especial importancia por ser la que representa una mayor superficie (1,252,600 ha). Este río constituye buena parte de la frontera de la REBIMA, y tiene su origen en el cerro de Tenejapa, al sureste de San Cristóbal de las Casas, donde recibe el nombre de río Tzaconejá. Entre sus afluentes están los ríos Jataté, Perlas, Santo Domingo, Ixcán, Chajul, Miranda, Tzendales, San Pedro y Lacanjá (INE-SEMARNAP 2000). Además de los ríos existen corrientes subterráneas que, al formar oquedades cársticas, alimentan varias lagunas, siendo las de mayor extensión la laguna de Miramar (7,906 ha) y la de Lacanjá (1,030 ha).

### **V.3      Clima.**

El clima predominante en la Selva Lacandona es cálido húmedo (Am(l')g'') (García y Lugo 1992). A nivel regional, la temperatura media anual varía entre los 24 y

los 26°C, con dos máximas anuales, una en mayo y otra en agosto. En general la oscilación en las temperaturas medias mensuales es menor a 5°C. De junio a noviembre la zona recibe la influencia de los vientos alisios, que provocan ondas tropicales, tormentas y huracanes provenientes del Golfo de México y del Mar Caribe. Estos vientos aportan el 80% de la precipitación que cae en el área. Los vientos contralisios ejercen su influencia entre diciembre y mayo, provocando dos tipos de fenómenos climáticos: las “suradas”, vientos cálidos y secos, y los “nortes”, vientos fríos y moderadamente húmedos, que aportan un 15% de la precipitación total (INE-SEMARNAP 2000). La precipitación media anual es superior a los 2500 mm con estaciones secas de noviembre a diciembre y de febrero a mayo (García y Lugo 1992).

#### **V.4 Vegetación.**

La vegetación de la Selva Lacandona corresponde a la descrita como selva alta siempre verde en la clasificación de Miranda (1952) y como bosque tropical perennifolio, según Rzedowski (1978). La escala a la que estas clasificaciones fueron realizadas obligó a estos autores a describir un amplio grupo de subtipos de selva alta perennifolia de acuerdo a la dominancia que en distintas localidades y condiciones ambientales establecen ciertas especies de árboles. En el programa de manejo de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (INE-SEMARNAP 2000) se enlistan los tipos de vegetación presentes en la zona de acuerdo a la información disponible. Estos tipos son: selva alta perennifolia, selva mediana perennifolia de canacoite, bosque de pino-encino, bosque mesófilo de montaña, bosque ripario, jimbal y sabana. A continuación se describen los tipos de vegetación que existen en el área cubierta por este estudio, puesto que los bosques de pino-encino y mesófilo de montaña se encuentran a altitudes mayores.



La selva alta perennifolia se caracteriza porque los árboles del estrato superior miden más de 30 metros de alto, con un tronco recto y con las ramificaciones situadas en el extremo superior (Pennington y Sarukhán 1998). Son muy frecuentes los contrafuertes. En la selva se presentan tres estratos arbóreos: el estrato inferior entre los 5 y los 12 metros, en el que ocurren varias especies de palmas; un estrato medio, entre los 12 y los 20 metros y otro superior entre los 20 y los 35 metros o más. En los dos estratos superiores se presentan algunas de las formas de vida típicas de la selva: los bejucos o plantas trepadoras leñosas, cuyos tallos pueden alcanzar grosores semejantes a algunos árboles; las epifitas, como bromeliáceas, aráceas y orquídeas, y los matapalos, árboles que nacen y crecen sobre otros árboles. Entre las especies vegetales dominantes en la selva alta de esta región se encuentran: *Terminalia amazonia* (canshán), *Manilkara zapota* (chicozapote), *Guatteria anomala* (zopo), *Dalium guianense* (guapaque), *Swietenia macrophylla* (caoba), *Ceiba pentandra* (ceiba), *Vatairea lundellii* (amargoso) y *Schizolobium parahybum* (plumillo). En zonas de relieve más abrupto se vuelven dominantes *Pithecellobium arboreum*, *Brosimum alicastrum* y *Bursera simaruba*. En la vegetación secundaria de la selva alta suelen ocurrir, entre otras, *Cecropia obtusifolia* y *Ochroma pyramidale* (Pennington y Sarukhán 1998).

La selva mediana perennifolia de canacoite, o canacoital, se presenta en zonas bajas con suelos arcillosos y sujetos a inundaciones periódicas. La comunidad alcanza una altura de hasta 25 metros, y su característica fisonómica más importante es la presencia de las raíces zancudas de la especie dominante, *Bravaisia integerrima*. En esta comunidad se presentan especies de selva alta como *Ceiba pentandra*, *Vatairea lundellii*, *Tabebuia rosea* y *Diospyros digyna*. Es común encontrar parches densos de la palma arborescente *Bactris baculifera* (Pennington y Sarukhán 1998).

El bosque ripario se distribuye en las vegas de los ríos, donde los suelos son limosos y generalmente profundos. La composición de especies está fuertemente influenciada por las asociaciones colindantes, con elementos dominantes típicos de este tipo de vegetación como *Ficus glabrata* (amate de río), *Salix chilensis* (sauce), *Inga sp.* (guatope), y *Scheelea liebmanni* (corozo) (INE-SEMARNAP 2000).

En las vegas de los ríos existen comunidades vegetales dominadas por *Bambusa longifolia*, conocidas como jimbales. Estas comunidades, especialmente densas, ocurren en parches discontinuos y tienen presencia de algunos elementos arbóreos de la selva alta perennifolia y el bosque ripario (INE-SEMARNAP 2000).

#### V.5 Fauna.

La diversidad faunística de la Selva Lacandona es enorme, y muchos grupos animales permanecen poco conocidos. Este es el caso de los invertebrados, para los que se estima que las especies enlistadas constituyen un 3% de la riqueza potencial de la zona (INE-SEMARNAP 2000). Se han registrado 39 especies de peces (Lazcano-Barrero y Vogt 1992) y se sospecha una alta incidencia de endemismos para este grupo. La herpetofauna conocida está constituida por 23 especies de anfibios y 54 de reptiles (Lazcano-Barrero et al. 1992). González-García (1992) reporta 341 especies de aves, lo que constituye un 87% del potencial estimado por este autor.

En la Selva Lacandona se encuentran representados todos los órdenes de mamíferos terrestres y 27 de las 33 familias mexicanas (Medellín 1994). Con 112 especies verificadas, lo que representa un 25% de la mastofauna de México, la Selva Lacandona es la región con mayor riqueza para este grupo en México. El número de

especies reportado podría aumentar con la realización de más estudios. El número de mamíferos con presencia potencial es de 142 especies (March et al. 1996). Entre las especies enlistadas se encuentran 17 que son endémicas de Mesoamérica y muchas más en peligro de extinción para México (INE-SEMARNAP 2000).

#### **V.6 Características sociodemográficas.**

El área en que se realizó este estudio está comprendida en dos subregiones de la Selva Lacandona con características distintas:

1) La subregión Marqués de Comillas está delimitada por los ríos Lacantún y Salinas y por la frontera con Guatemala. Con una superficie de 197,266 ha, presenta un relieve plano con lomeríos hacia el suroeste. A diferencia del resto de la región, la población de esta subregión es de origen mestizo, inmigrantes de otros estados de la república durante los años setenta, cuando el gobierno promovió la creación de nuevos centros de población ejidal en esta zona. La historia de uso de la tierra está ligada a las políticas gubernamentales, que en la década de 1975-1985 otorgó apoyos institucionales para fomentar la ganadería. Esto provocó un crecimiento de las áreas dedicadas a ganadería extensiva que continúa, sobre todo en los ejidos ribereños, aún después del decreto de veda forestal en 1988. La producción de chile es actualmente la actividad productiva en expansión, debido a que les aporta mayores ingresos a los productores y que ha sido apoyada por programas gubernamentales. Sin embargo, esta actividad requiere de inversiones fuertes, por lo que sólo la practican los productores con mayores recursos y mejores tierras, de modo que el patrón de cultivos está dominado por las milpas manejadas con un sistema de roza, tumba y quema (Muench 1997).

2) La subregión Comunidad Lacandona, ubicada en la porción media oriental de la Selva Lacandona, tiene una superficie de 614, 321 ha que comprende a la REBIMA. Esta subregión mantiene un mejor estado de conservación, con un 88% de su superficie cubierta por bosques y selvas (Muench 1997). Es una zona de relieve heterogéneo, entre lomeríos, planicies inundables y serranías. La Comunidad Lacandona está formada por tres localidades principales de origen étnico distinto (Lacandón en Lacanjá-Chansayab, Tzeltal en Nueva Palestina, y Chol en Frontera Corozal), lo que determina diferencias en la forma de apropiación de los recursos (Muench 1997). Los centros de población en esta subregión se encuentran al norte y al oeste, por lo que no tienen impacto sobre el área de estudio, pero sí ejercen cierta presión sobre la REBIMA.

## VI MÉTODOS.

### VI.1 Registro de variables.

El trabajo de campo se realizó de mayo de 1999 a septiembre del 2000. La primera fase consistió en la instalación de las estaciones de muestreo y el establecimiento de los métodos de registro de la variables, de modo que los datos fueron registrados de manera sistemática entre febrero y septiembre del año 2000. Tracé 5 senderos con una longitud de entre 2 y 3 km en cada una de las localidades estudiadas, cubriendo áreas en buen estado de conservación tanto dentro (4 senderos por localidad) como fuera (1 sendero por localidad) de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules (Fig. 2).

Playón de la Gloria.



0.5 0 0.5 1 Kilómetros

Reforma Agraria.



0.5 0 0.5 1 Kilómetros

Figura 2. Ubicación de los senderos estudiados en dos localidades al sureste de la Selva Lacandona. En la imagen las zonas claras son centros de población y áreas agrícolas. Las zonas oscuras son áreas arboladas.

En cada uno de estos senderos situé diez estaciones de muestreo, dispuestas de manera sistemática cada 230 m sobre el sendero y a una distancia de 10 m en dirección perpendicular al mismo, alternando el lado del sendero en que se sitúa la estación. En estas estaciones registré las variables de hábitat, que seleccioné procurando hacer una descripción estructural de la asociación vegetal presente en cada sitio y considerando otros atributos del paisaje que pudieran afectar los patrones de uso del hábitat por parte del tapir. Los métodos de registro de variables de hábitat explicados a continuación son en su mayoría adaptaciones de métodos descritos por Hays et al. (1981).

Como indicadores de la composición de la comunidad vegetal registré la densidad con que ocurren en cada sitio árboles, palmas y bejucos (epífitas con crecimiento leñoso). Elegí estas tres formas de vida por su importancia en el aspecto general de la comunidad vegetal. Las palmas, en particular, son formadoras de hábitat que han sido reportados como claves para los tapires (Naranjo 1995a; Brooks et al. 1997). El método de medición empleado para estas tres variables (densidad de árboles, palmas y bejucos) consistió en contar, en cuadrantes de 5 x 5 metros, el número de árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) de 3 cm o más, el número de palmas y el número de bejucos con un DAP de más de 1 cm. Los resultados se reportan como el número de individuos por metro cuadrado.

Otras variables registradas con el fin de distinguir entre diferentes asociaciones vegetales son la altura promedio del dosel y la cobertura media del dosel. La altura es una variable clave en los principales sistemas de clasificación de tipos de vegetación, y la cobertura sirve para distinguir entre diferentes etapas de la sucesión vegetal. Estimé la altura media del dosel por triangulación, con ayuda de un transportador al que le até

una plomada. Colocándome a 10 metros de la base del árbol, registré el ángulo formado por la vertical (el hilo que sostiene a la plomada) y la línea imaginaria que unía la punta del árbol y mis ojos (Fig. 3). El ángulo registrado corresponde al ángulo A de la figura 2, y para obtener la altura del árbol se substituye este valor en la fórmula:

$$\text{Altura} = (\cos A)(10/\text{sen } A) + 1.7$$

donde la constante 10 corresponde a la distancia entre el observador y la base del árbol (a) y la constante 1.7 corresponde a la altura de los ojos del observador. En cada sitio medí tres árboles formadores de dosel y obtuve la media aritmética de los resultados.

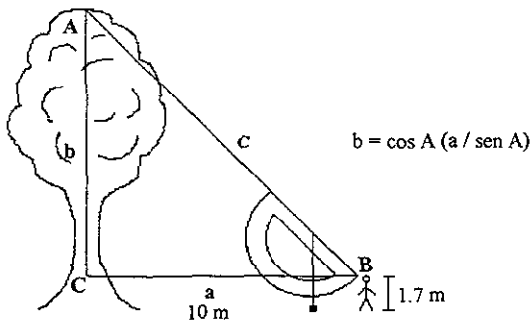


Figura 3. Relación trigonométrica utilizada para estimar la altura del dosel.

Medí la cobertura del dosel utilizando una pantalla translúcida cuadrículada de 80 cm de lado ( $A=0.64 \text{ m}^2$ ) dividida en 100 cuadros. Sosteniendo esta pantalla a  $45^\circ$  sobre la cabeza, conté los cuadros ocupados en más de la mitad de su superficie por follaje. El número resultante es una aproximación de la cobertura del dosel. Realicé tres mediciones en tres direcciones distintas para después obtener la media aritmética.

Una variable más, relacionada con la abundancia de follaje y también útil como indicador de la protección que un sitio puede brindar a la fauna que lo utiliza, es la cobertura foliar horizontal o visibilidad. Realicé esta medida con ayuda de la pantalla

cuadrículada antes descrita, sosteniéndola a una altura de 1.10 m sobre el suelo y a una distancia de 6 m del punto de observación. Así, conté el número de cuadros ocupados en más de la mitad de su superficie por las hojas y tallos de plantas herbáceas, arbustivas o árboles que se encontraran entre el punto de observación y la pantalla. El número de cuadros ocupados equivale a un porcentaje de cobertura, y el dato que se reporta en los resultados es su inverso (el número de cuadros libres) como una medida de la visibilidad en el sitio.

La cobertura de hierbas sobre el suelo fue registrada como indicador de la disponibilidad de follaje en cada sitio, considerando que el tapir es un herbívoro primordialmente ramoneador. Tomé esta medida con la ayuda de la pantalla cuadrículada de 80 cm de lado, sosteniéndola horizontalmente a una altura de 45 cm sobre el suelo. En esta pantalla, conté el número de cuadros ocupados en más de la mitad de su superficie por follaje de plantas herbáceas o plántulas sobre el suelo. El número de cuadros ocupados equivale a un porcentaje de cobertura. Registré la cobertura de hierbas sobre el suelo y la visibilidad en dos ocasiones distintas, durante la temporada seca y durante la temporada lluviosa. En cada una de estas ocasiones realicé mediciones en tres direcciones distintas para luego promediar los resultados.

Aún cuando el tapir es principalmente ramoneador, la presencia de frutos en su dieta es de suficiente importancia para ser considerado un frugívoro oportunista (Smythe 1986), por lo que es importante en un estudio de este tipo monitorear la abundancia de fruta en los sitios estudiados. Para el registro de esta variable utilicé dos métodos distintos. Primero, instalé trampas de semillas con una superficie de captura de  $0.33 \text{ m}^2$  en el centro de cada estación de muestreo, y colecté mensualmente el contenido



entre febrero y septiembre del 2000. Separando las frutas y semillas del resto de la materia orgánica, registré el peso seco de ambos contenidos. Tras dividir el peso entre el número de días de colecta y multiplicar el resultado por 3, obtuve la productividad de fruta y de biomasa por día por metro cuadrado. Paralelamente, medí cada mes la distancia entre el punto central de la estación de muestreo y la fruta más cercana, sin tomar en cuenta las frutas demasiado viejas. Obtuve la densidad de frutos mediante la fórmula:

$$D = 1/r^2$$

donde r es la distancia entre el punto central y la fruta.

Además de las variables de vegetación, consideré otros atributos del paisaje. La utilización del espacio por parte del tapir puede estar influenciada por la orografía, que puede afectar la accesibilidad de los sitios. Por lo tanto, en cada estación de muestreo medí la pendiente del terreno con un clinómetro, realizando mediciones en tres direcciones distintas desde el punto central de la estación de muestreo. Después, obtuve la media aritmética de las tres mediciones realizadas.

Los cuerpos de agua son elementos del paisaje que se reportan en la bibliografía como de especial importancia para los tapires (Naranjo 1995a). Por esta razón, registré el área comprendida en una circunferencia con radio de 50 metros desde el centro de las estaciones de muestreo en busca de cuerpos de agua. A fin de distinguir cuerpos de agua temporales de los permanentes, registré esta variable en dos ocasiones distintas, durante la temporada seca y durante la temporada lluviosa.

Anoté en campo el tipo de vegetación presente en cada estación de muestreo. Con base en la estructura de la comunidad, distinguí: selva alta madura, selva alta perturbada, vegetación secundaria en diferentes etapas de sucesión, carrizal de caña brava, canacoital y vegetación riparia. Estas anotaciones tuvieron la finalidad de facilitar la identificación de los grupos de sitios generados en los análisis posteriores con una asociación vegetal particular.

Recorrí los senderos mensualmente, entre febrero y septiembre del año 2000. Registré huellas, excretas, echaderos, señales de ramoneo y observaciones directas de tapir que se encontraran sobre el sendero a una distancia menor de 50 m de cada estación de muestreo, o en un radio de 10 m a partir del centro de la estación. Utilicé estos registros para construir un índice de frecuencia de uso de cada uno de los sitios. Para ello, dividí el número de visitas en que se encontraron signos de presencia en una estación entre el número de veces que se visitó ese sitio, pues el número de visitas a cada estación fue irregular.

Obtuve la posición geográfica de cada estación de muestreo con ayuda de un geoposicionador (GPS), para proyectarla sobre imágenes de satélite Landsat TM5 de 1997 consultadas en el Laboratorio de Información Geográfica (LAIGE) del Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR). Así, obtuve la distancia de cada estación al asentamiento humano más cercano. Incluí los valores obtenidos para frecuencia de uso de los sitios por el tapir en la base de datos del sistema de información geográfica (SIG) Arc View versión 3.2.

## VI.2 Análisis estadísticos.

Utilicé los datos obtenidos para las variables relacionadas con la estructura de la vegetación (densidad de árboles, densidad de palmas, densidad de bejucos, altura de dosel, cobertura de dosel, visibilidad), más una variable nominal con valor 1 para sitios inundables y valor 0 para sitios no inundables, para generar una clasificación de las asociaciones vegetales presentes en los sitios muestreados con un análisis de conglomerados. Para este fin usé el método de Ward en el programa Spss para Windows, versión 10.0 (Spss inc. 1999).

Para analizar la distribución de los rastros de tapir en las diferentes asociaciones vegetales, inicié con una prueba de independencia de G para tablas de contingencia de más de dos filas (Sokal y Rohlf, 1995), en la que relacioné la presencia o ausencia del tapir en los sitios contra la asociación vegetal presente en ellos. Realicé también análisis de  $\chi^2$  con intervalos de confianza de Bonferroni a  $P= 0.1$ . Estos intervalos se construyen alrededor de las proporciones de uso observadas para comparación con la proporción de uso esperada. Con este método puede detectarse preferencia o rechazo de cada una de las asociaciones vegetales, cuando la proporción esperada de uso cae fuera del intervalo (Neu et al. 1974). Además de la prueba general, llevé a cabo pruebas de  $\chi^2$  por localidad, dado el hecho de que la selección del hábitat por parte del tapir es a partir de lo que está a su disposición y las localidades están suficientemente alejadas entre sí para ser consideradas casos distintos. En estas pruebas la hipótesis nula fue un uso proporcional del hábitat, es decir: los tapires utilizan cada tipo de hábitat en proporción a su disponibilidad en el área de estudio. Adicionalmente, determiné la preferencia o rechazo de cada tipo de hábitat con el método propuesto por Johnson (1980). Este método se basa en el orden jerárquico de disponibilidad y de uso de los

tipos de hábitat y no en los valores numéricos de estas variables, para construir un índice de preferencia a partir de la diferencia entre la categoría de uso y la categoría de disponibilidad. Finalmente, realicé una prueba de independencia de G para detectar diferencias estacionales en el uso del hábitat por parte del tapir.

Para identificar las variables que cumplen con un papel importante en el proceso de selección de hábitat por parte del tapir, realicé una serie de análisis multivariados de las variables registradas en este estudio y su influencia sobre la frecuencia de uso de los sitios muestreados. Para explorar este problema utilicé análisis de funciones discriminantes con el método conocido como “Lambda” de Wilks (Porter y Church 1987). Este tipo de análisis consiste en clasificar las unidades de muestreo con base en el valor registrado para la variable dependiente (la frecuencia de uso de los sitios) e identificar de entre las variables independientes aquellas que predicen mejor la posición de los sitios en la clasificación generada (Williams 1983). Realicé una serie de 3 análisis con diferentes conjuntos de variables. Primero analicé el efecto de las variables estructurales del hábitat sobre la frecuencia de uso de los sitios por el tapir. Las variables incluidas en el análisis fueron: densidad de árboles, densidad de palmas, densidad de bejucos, disponibilidad de cuerpos de agua, altura del dosel, cobertura del dosel y pendiente del terreno. Después, se exploró el efecto de la posición geográfica de las estaciones de muestreo sobre la frecuencia en con que son usadas por el tapir. Además de la distancia del sitio al centro de población más cercano, en el análisis se incluyeron una serie de variables construidas para codificar la ubicación de cada sitio respecto a (a) la REBIMA y (b) la localidad. Finalmente analicé el efecto de las variables relacionadas con recursos potencialmente alimenticios para el tapir (densidad

de frutos en el suelo, productividad de fruta, productividad de hojarasca, cobertura del suelo y visibilidad) sobre la frecuencia de uso de los sitios por el tapir.

Exploré el comportamiento temporal y espacial de las variables relacionadas con recursos potencialmente alimenticios para el tapir (densidad de frutos en el suelo, productividad de fruta, productividad de hojarasca, cobertura del suelo y visibilidad) con la ayuda de pruebas no paramétricas para comparación de dos (U de Mann-Whitney) o más grupos (H de Kruskal-Wallis). Realicé comparaciones entre localidades, tipos de hábitat y temporadas. Los análisis se realizaron con el programa de cómputo SPSS para Windows versión 10.0 (Spss inc. 1999).

## VII RESULTADOS.

### VII.1 Descripción de la vegetación en el área de estudio.

El análisis de conglomerados realizado a partir de las variables estructurales de los sitios generó el dendrograma ilustrado en la Figura 4. La clasificación generada es compatible con la realizada en campo en 90 de 100 casos. A partir de este análisis definí los tipos de hábitat presentes en el área de estudio, que corresponden a los cuatro grupos formados por el programa en el segundo nivel divisorio. Estos grupos son:

**Selva alta.** En este grupo se incluyen los sitios con selva alta perennifolia madura, por lo que su descripción se ajusta a la citada para este tipo de vegetación en la sección de área de estudio. Este tipo de vegetación cubre el 37% de la muestra de sitios. Presenta los valores de altura de dosel más elevados y un sotobosque poco desarrollado, lo que resulta en una visibilidad alta (Cuadro 1).

**Selva abierta.** Esta categoría, generada por el análisis de conglomerados, cubre el 29% de la muestra de sitios e incluye áreas con vegetación riparia y selvas altas perturbadas o cercanas a claros naturales. Las asociaciones vegetales que forman este grupo son estructuralmente muy similares a la selva alta. La única diferencia estadísticamente significativa es que el dosel se encuentra a una menor altura (Cuadro 1). Puede notarse, además, que la pendiente del terreno tiende a ser más alta, el sotobosque es en promedio más rico en palmas y el dosel es más laxo. La disponibilidad de cuerpos de agua en este grupo es en promedio la más alta.

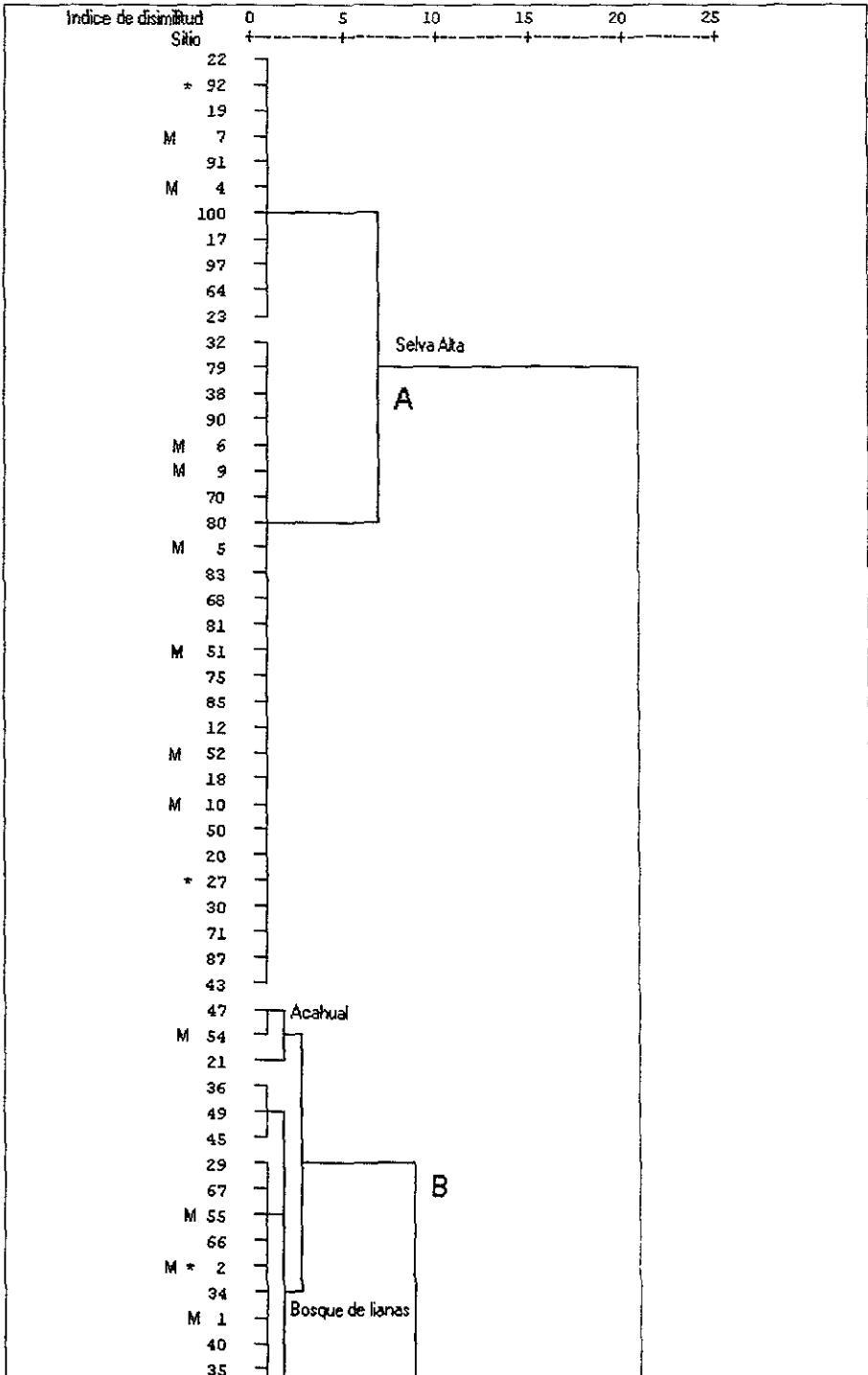
**Acahual-bosque de lianas.** Este grupo cubre el 18% de los puntos muestreados. Está compuesto por comunidades dominadas por plantas herbáceas y arbustivas o por especies arbóreas pioneras, y por selvas jóvenes situadas en la frontera de claros de

distintos orígenes o de los cauces de cuerpos de agua. En estos lugares los bejucos alcanzan las densidades más altas y las palmas son particularmente escasas (Cuadro 1). El grupo presenta la visibilidad promedio más baja dado el alto grado de desarrollo del sotobosque. Presenta, además, la más alta cobertura de suelo. El dosel es bajo y abierto.

**Canacoital-bactrisal.** Este tipo de vegetación cubre el 16% de la muestra de sitios e incluye áreas inundables en las que dominan *Bravaisia integerrima* en el estrato superior y la palma arborescente *Bactris baculifera* en el sotobosque. La densidad de palmas es muy alta y, en contraste, la densidad de árboles es baja (Cuadro 1), al grado que en algunos sitios se presentan bactrisales prácticamente monoespecíficos. Esta comunidad se desarrolla en áreas con poca pendiente y cercanas a cuerpos de agua. El dosel es, en promedio, más cerrado que en cualquier otra asociación.

Cuadro 1.- Promedios (X) y desviaciones estándar (S<sup>2</sup>) de las variables de hábitat por asociación vegetal en el área de estudio. Las letras indican diferencias estadísticas significativas entre dos asociaciones que no comparten una letra (a es diferente de b, ab es igual a a y a b). \*El índice de disponibilidad de cuerpos de agua resulta de dividir la suma los valores 0 (sin cuerpos de agua), 1 (con cuerpos de agua temporales), 2 (con cuerpos de agua permanentes) entre el total de sitios de cada tipo de hábitat.

Asociación vegetal		Densidad árboles (1/m <sup>2</sup> )	Densidad palmas (1/m <sup>2</sup> )	Densidad enredadera s (1/m <sup>2</sup> )	Pendiente (grados)	Altura Dosel (m)	Cobertura dosel (%)	Visibilidad (%)	Cobertura de suelo (%)	Cuerpos de agua *
Selva alta (n=37)	X	0.22 a	0.45 a	0.20 a	4.24 ab	17.75 a	92.41 ab	37.86 a	29.32 a	0.91ab
	S <sup>2</sup>	0.08	0.27	0.16	3.84	2.03	3.03	16.58	11.41	0.72
Selva abierta (n=29)	X	0.24 a	0.55 a	0.24 a	6.03 a	13.36 b	91.14 a	32.64 ab	32.33 a	1.10 a
	S <sup>2</sup>	0.10	0.36	0.23	4.70	1.15	3.17	17.13	13.48	0.77
Acahual-bosque de lianas (n=18)	X	0.24 a	0.25 b	0.53 b	5.67 a	8.68 c	83.72 a	24.33 b	36.50 a	0.55 b
	S <sup>2</sup>	0.14	0.26	0.43	4.69	2.11	19.58	19.61	22.44	0.78
Canacoital-bactrisal (n=16)	X	0.12 b	1.09 c	0.22 a	3.13 b	12.50 b	93.25 b	31.25 ab	28.66 a	1.06 a
	S <sup>2</sup>	0.09	0.61	0.27	3.48	2.25	1.77	16.20	13.48	0.57





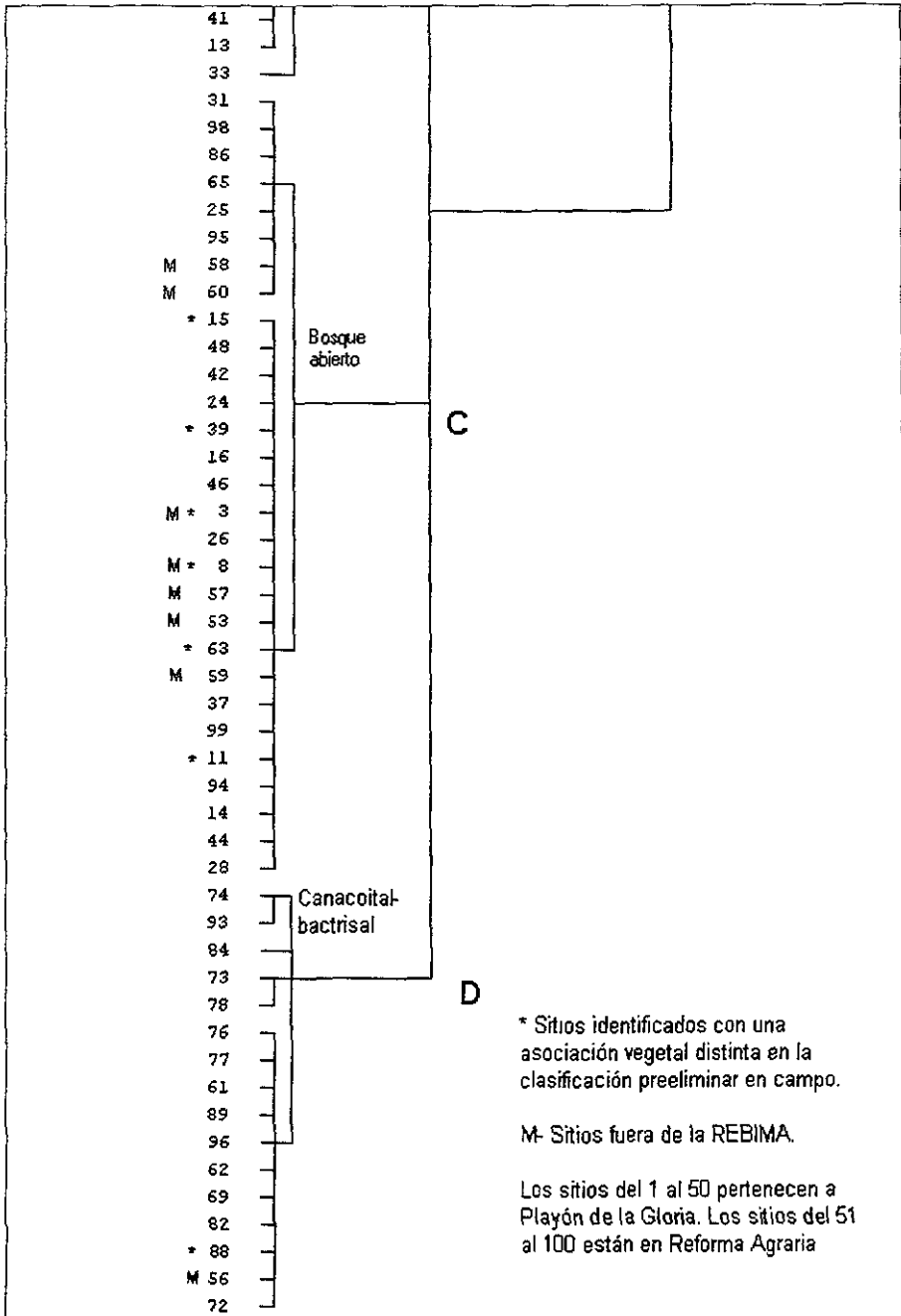


Figura 4.- Dendrograma representando la clasificación de los sitios de muestreo a partir de su similitud estructural. Los grupos generados son considerados como tipos de hábitat distintos en todos los análisis posteriores. Los grupos son, según lo observado en el campo: A)-Selva alta; B)-Acahual-bosque de lianas; C)-Selva abierta; D)-Canacoital-bactrisal.



SELVA ALTA  
PERENNIFOLIA

SELVA ABIERTA



ACAHUAL - BOSQUE  
DE LIANAS



CANACOITAL -  
BACTRISAL

Figura 5. Diagrama de las asociaciones vegetales presentes en el área de estudio.

## VII.2 Uso del hábitat.

Durante el periodo de estudio, encontré un total de 126 evidencias de presencia del tapir centroamericano. Estas evidencias incluyen, además de series de huellas, excretas y signos de ramoneo, tres observaciones directas, dos echaderos y una letrina. Estos rastros fueron encontrados en sólo 50 de las 100 estaciones de muestreo establecidas, todas ellas dentro de la REBIMA. En el análisis de preferencias de hábitat excluí las 20 estaciones situadas fuera de la reserva. Estas estaciones no tienen características estructurales particulares como subgrupo.

A partir de una prueba de independencia de G establecí la ocupación desigual de los sitios de acuerdo a su tipo de vegetación ( $G = 8.62$ ; g.l.= 3;  $P < 0.05$ ;  $G_p = 5.05$ ). La tabla de contingencia con los datos utilizados para este análisis, así como los valores parciales de G para cada tipo de hábitat, se presenta en el Cuadro 2. La gran contribución del grupo de acahual-bosque de lianas al valor final del estadístico indica que el tapir ocupa estos sitios con una fuerte preferencia.

Cuadro 2 Ocupación de sitios por parte del tapir para cada asociación vegetal en el área de estudio.

Asociación vegetal	Sitios ocupados	Sitios no ocupados	Total sitios	de G parcial
Acahual-bosque de lianas	13 (92.8%)	1 (7.2%)	14	12.2
Selva abierta	11 (50%)	11 (50%)	22	0
Canacoital-bactrisal	9 (60%)	6 (40%)	15	0.6
Selva alta	17 (58.6%)	12 (41.4%)	29	0.87
Total	50 (62.5%)	30 (37.5%)	80	13.67

Con el fin de detectar las preferencias de hábitat del tapir centroamericano a través de pruebas de  $\chi^2$ , establecí la proporción de ocurrencia de cada asociación vegetal en la muestra de sitios para obtener el número de rastros esperados en cada tipo de hábitat. La prueba general, realizada a partir de los datos presentados en el Cuadro 3, no detectó diferencias significativas entre el uso esperado y el observado ( $\chi^2 = 4.571$ ; g.l.=3;  $P > 0.05$ ), apoyando la hipótesis nula de uso proporcional. De manera similar, en el caso de Playón de la Gloria (Cuadro 4), los resultados indican un uso proporcional del hábitat ( $\chi^2 = 1.7146$ ; g.l.= 2;  $P > 0.05$ ). Para el caso de Reforma Agraria (Cuadro 5), los resultados sugieren un uso selectivo del hábitat ( $\chi^2 = 6.999$ ;  $P = 0.07$ ; g.l. = 3). Como puede verse en los intervalos de Bonferroni del Cuadro 5, la selva abierta es significativamente menos utilizada que lo esperado, lo que sugiere que este tipo de hábitat es evitado por el tapir en este sitio de estudio.

Cuadro 3. Ocurrencia observada y esperada de rastros de tapir por asociación vegetal en las localidades de estudio.

Asociación vegetal	Número de sitios	Rastros observados	Proporción observada de rastros (pio)	Rastros esperados <sup>a</sup>	Proporción esperada de rastros (pi)	Intervalo de confianza <sup>b</sup>
Canacoital-bactrisal	15	24	0.19	23.6	0.19	0.11-0.27
Selva abierta	22	27	0.21	34.6	0.27	0.13-0.30
Selva alta	29	45	0.36	45.7	0.36	0.26-0.45
Achual-bosque de lianas	14	30	0.24	22	0.17	0.15-0.32
Total	80	126	1	126	1	

Cuadro 4. Ocurrencia observada y esperada de rastros de tapir por asociación vegetal en Playón de la Gloria.

Asociación vegetal	Número de sitios	Rastros observados	Proporción observada de rastros (pio)	Rastros esperados <sup>a</sup>	Proporción esperada de rastros (pi)	Intervalo de confianza <sup>b</sup>
Selva abierta	15	23	0.30	28.5	0.37	0.19 - 0.41
Selva alta	13	28	0.37	24.7	0.32	0.25 - 0.49
Achual-bosque de lianas	12	25	0.33	22.8	0.30	0.21 - 0.44
Total	40	76	1	76	1	

Cuadro 5. Ocurrencia observada y esperada de rastros de tapir por asociación vegetal en Reforma Agraria.

Asociación vegetal	Número de sitios	Rastros observados	Proporción observada de rastros (pio)	Rastros esperados <sup>a</sup>	Proporción esperada de rastros (pi)	Intervalo de confianza <sup>b</sup>
Canacoital-bactrisal	15	24	0.48	18.7	0.37	0.32 - 0.64
Selva abierta	7	4	0.08	8.7	0.17(-)	0.00 - 0.16
Selva alta	16	17	0.34	20	0.40	0.19 - 0.49
Achual-bosque de lianas	2	5	0.10	2.5	0.05	0.005 - 0.19
Total	40	50	1	50	1	

<sup>a</sup> Número de rastros esperados en cada asociación vegetal si el uso fuera exactamente proporcional, obtenida multiplicando  $pi$  por el total de rastros

(pio) Proporción observada de rastros, obtenida dividiendo el número de rastros encontrados en cada asociación entre el total de rastros

(pi) La proporción esperada de rastros es igual a la proporción del total de sitios representada por cada asociación vegetal.

<sup>b</sup> Intervalo de Bonferroni obtenido alrededor de la proporción observada de rastros para compararlo con la proporción esperada de rastros.

(-) Indica un rechazo significativo del tapir por la asociación vegetal así marcada

El índice de preferencia de Johnson (1980) se construyó con los datos presentados en el Cuadro 6, asignando una posición jerárquica a los valores de uso y disponibilidad de cada asociación vegetal y obteniendo la diferencia entre estos valores. Tomando cada localidad como un caso y promediando ambos casos se obtienen los índices expuestos en el Cuadro 7. Este índice toma valores negativos para hábitat o recursos preferidos y valores positivos para indicar rechazo. Su interpretación en este estudio sugiere que el canacoital-bactrisal y el acahual-bosque de lianas son igualmente preferidos por el tapir, mientras que la selva alta es usada en proporción a su disponibilidad y la selva abierta es evitada.

Cuadro 6. Uso y disponibilidad de tipos de hábitat por categorías.

Localidad	Asociación vegetal	Rastros	Sitios	Categoría de uso	Categoría de disponibilidad	Diferencia
Reforma	Canacoital-bactrisal	24	15	1	2	-1
Agraria	Selva abierta	4	7	4	3	1
	Selva alta	17	16	2	1	1
	Acahual-bosque de lianas	5	2	3	4	-1
Playón de la Gloria	Selva abierta	23	15	3	1	2
	Selva alta	28	13	1	2	-1
	Acahual-bosque de lianas	25	12	2	3	-1

Cuadro 7 Índice de preferencia de Johnson (1980) para las asociaciones vegetales presentes en el área de estudio. Los valores negativos indican preferencia y los positivos rechazo

Asociación vegetal	Índice de Johnson
Canacoital-bactrisal	-1 (+)
Acahual-bosque de lianas	-1 (+)
Selva alta	0 (0)
Selva abierta	1.5 (-)

(-) Indica rechazo de la asociación vegetal.

(+) indica preferencia de la asociación vegetal

(0) indica uso proporcional de la asociación vegetal.

En el Cuadro 9 se presentan las frecuencias de rastros utilizados en la prueba de G realizada para detectar diferencias estacionales en el uso del hábitat. El resultado sugiere independencia entre la estación del año y la frecuencia de uso de las asociaciones vegetales por parte del tapir ( $G = 4.5763$ ; g.l. = 3;  $P > 0.05$ ). Los valores

parciales de G tampoco son estadísticamente significativos, aún cuando el número de rastros encontrados en el canacoital en la temporada lluviosa es el doble que para la temporada seca.

Cuadro 9. Número de rastros de tapir encontrados en cada estación del año por tipo de hábitat en la Selva Lacandona durante el año 2000.

Asociación vegetal	Secas	Lluvias	Total	G parcial
Acahual-bosque de lianas	15	15	30	0
Selva abierta	17	10	27	1.83
Canacoital-bactrisal	8	16	24	2.72
Selva alta	23	22	45	0.02
Total	63	63	126	4.57

Las imágenes de satélite consultadas revelan que los dos senderos establecidos en Marqués de Comillas forman parte de un parche continuo de vegetación nativa que se extiende al suroeste de la región, abarcando un área de varias decenas de km<sup>2</sup> desde el sur de Zamora Pico de Oro hasta el este de Boca de Chajul, con una forma alargada que corre de norte a sur. Las zonas central y norte de Marqués de Comillas están fuertemente perturbadas, mientras que la zona este de la región mantiene grandes extensiones arboladas que enfrentan un proceso de fragmentación paulatina.

En las figuras 6 y 7 se presentan secciones de las imágenes de satélite consultadas, en las que proyecté los valores del índice de frecuencia de uso por el tapir para cada estación. Puede notarse que existen muy pocos sitios que son utilizados de manera intensiva (en tres de ellos se encontraron evidencias de uso en todos los muestreos), mientras que la mayoría de los sitios son usados de forma ocasional o no son utilizados.

Figura 6. Frecuencia de uso del hábitat por *T. bairdii* en Reforma Agraria, Chiapas.

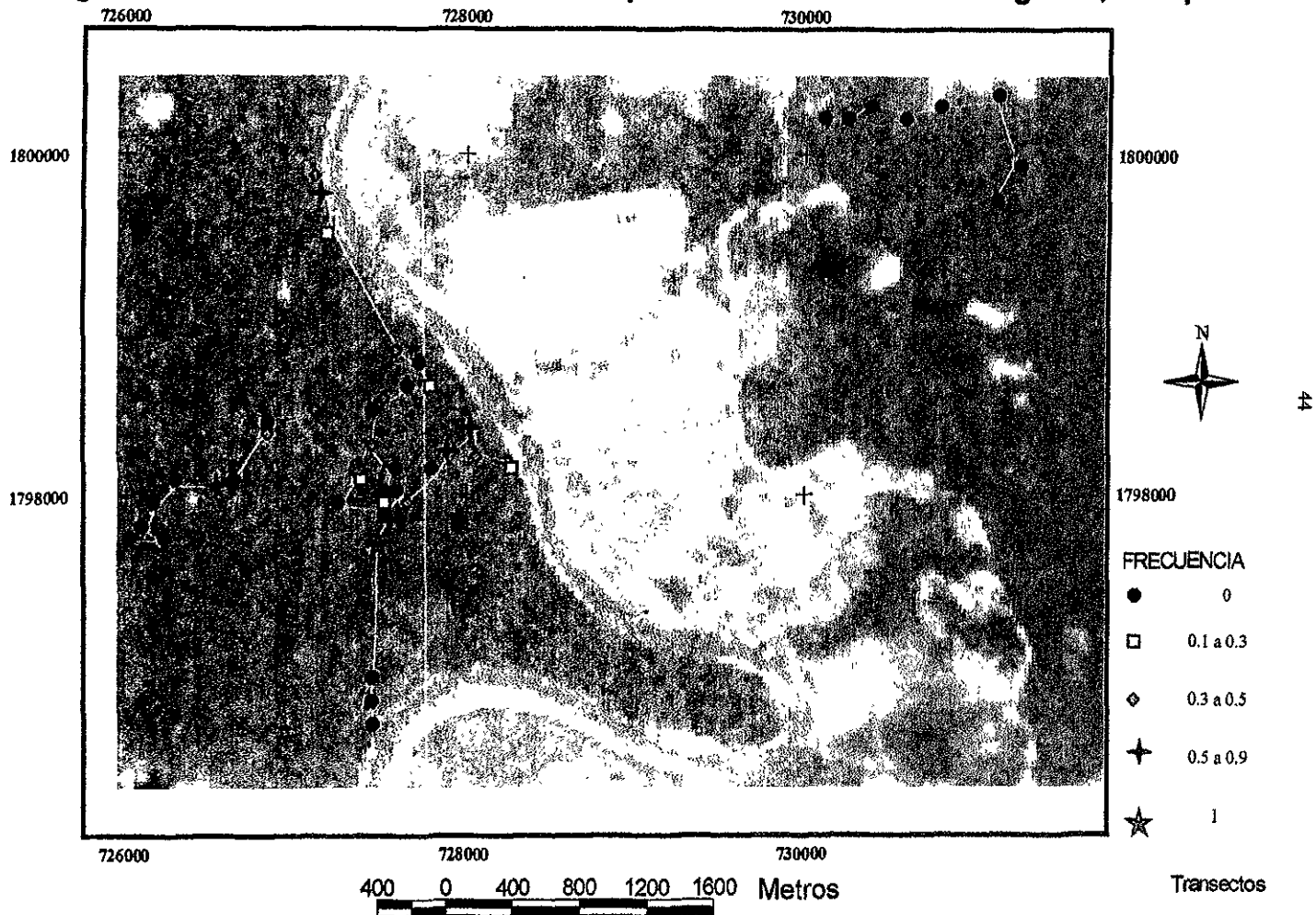
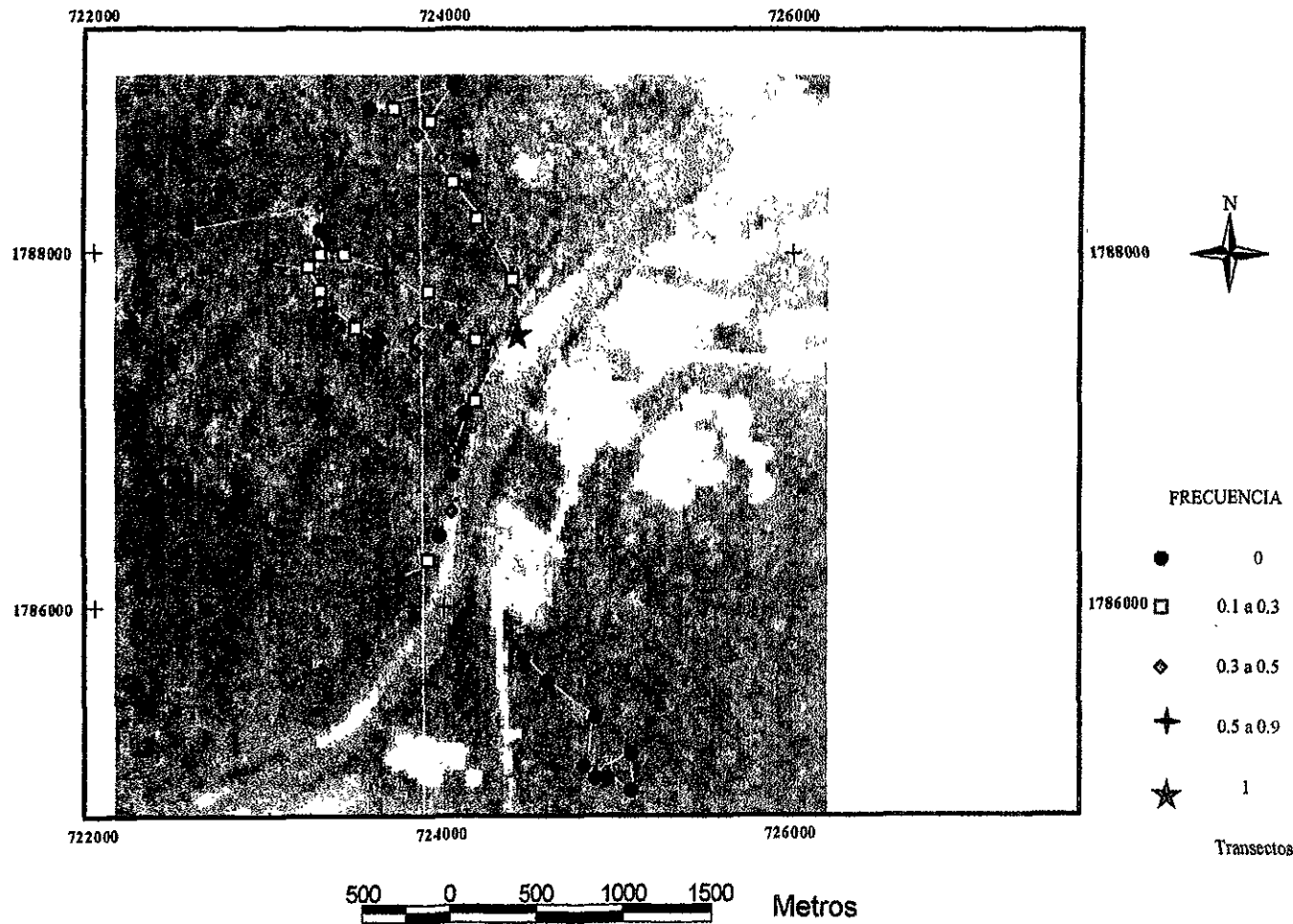


Figura 7. Frecuencia de uso del habitat por *T.bairdii* en Playon de la Gloria, Chiapas.





### VII.3 Recursos clave y factores que afectan la distribución del tapir.

Identifiqué un total de cinco variables que afectan la probabilidad de uso de un sitio por el tapir. De el primer conjunto de variables, las relacionadas con la estructura del hábitat, el programa eligió como primera variable predictiva la disponibilidad de cuerpos de agua. En este paso el análisis detectó una relación altamente significativa ( $F = 6.95$ ;  $P = 0.009$ ;  $g.l.=1$ ) entre la disponibilidad de cuerpos de agua y la frecuencia de uso de los sitios. En el siguiente paso el programa incluyó la variable de densidad de bejucos, mejorando el poder predictivo del modelo ( $F = 7.96$ ;  $x^2 = 14.7$ ;  $P < 0.001$ ;  $g.l.=2$ ).

En el segundo análisis, realizado con las variables relacionadas con la posición geográfica de las estaciones, se identificaron dos variables que afectan la probabilidad de uso de un sitio por el tapir. Las variables seleccionadas por el programa son la ubicación de los sitios respecto a la REBIMA en el primer paso ( $F = 32.667$ ;  $P < 0.001$ ;  $g.l.=1$ ), y la distancia del sitio a centros de población humana ( $F = 23.719$ ;  $P < 0.001$ ;  $g.l.=2$ ). Para esta última variable la relación detectada con la frecuencia de uso del tapir es inversa, como lo indica un coeficiente negativo en la función discriminante (Coeficiente =  $-0.543$ ).

En el caso de las variables alimenticias, el programa seleccionó únicamente la variable de productividad de fruta como factor de influencia significativa sobre el uso de los sitios a lo largo del tiempo ( $F = 7.939$ ,  $P = 0.005$ ;  $g.l.=1$ ). En el Cuadro 10 se reportan las diferencias estadísticamente significativas detectadas entre localidades, tipos de hábitat y temporadas para las variables potencialmente alimenticias para el tapir. La productividad de fruta, variable importante en el proceso de selección de hábitat del tapir, presenta variación entre temporadas, pero no entre tipos de vegetación.

Sin embargo, la densidad con que la fruta es disponible en el suelo sí varía entre distintos tipos de hábitat. En las Figuras de la 10 a la 13 se representa el comportamiento de algunas de estas variables a lo largo del periodo muestreado.

Cuadro 10. Diferencias estadísticamente significativas en el comportamiento de las variables relacionadas con recursos potencialmente alimenticios para el tapir centroamericano.

	Localidades.		Tipos de hábitat.		Temporadas.	
	g.l. =1		g.l. =3		g.l. =1	
	U	P	H	P	U	P
Productividad de fruta		ns		ns	34882.5	<.001
Productividad de hojarasca		ns		ns		ns
Densidad de fruta	35047.5	<.001	28.945	<.001	38135.5	=.001
Visibilidad		ns	43.595	<.001	37807.5	=.001
Cobertura del suelo	34947.5	<.001		ns	29715	<.001

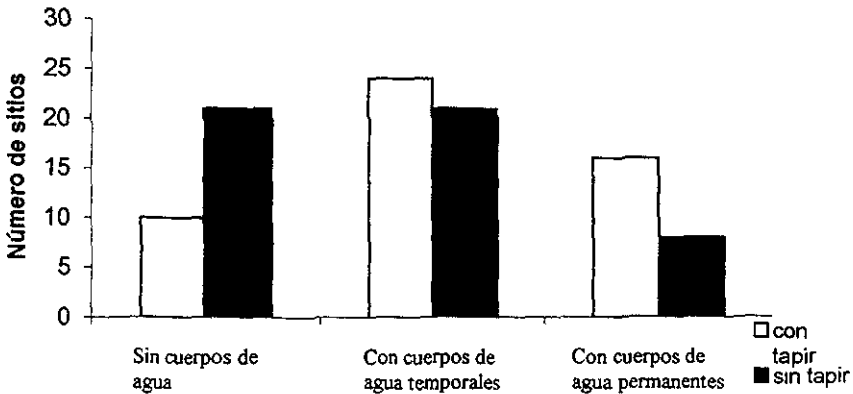


Figura 8.- Relación entre la disponibilidad de cuerpos de agua y el uso de los sitios por el tapir en la Selva Lacandona.

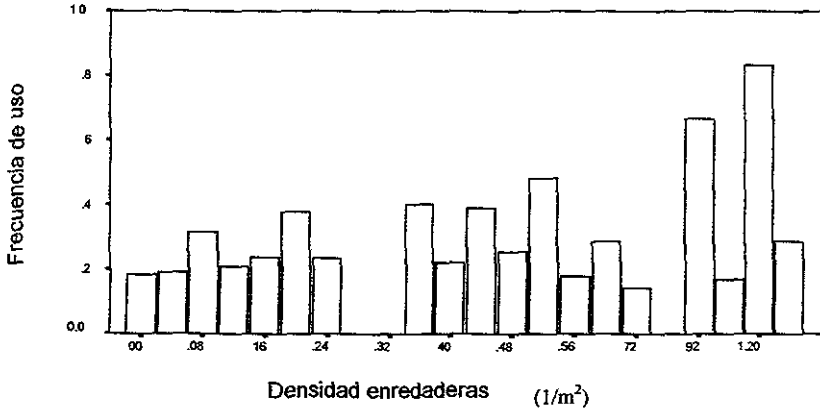


Figura 9.- Relación entre la densidad de enredaderas leñosas en un sitio y su uso por el tapir en la Selva Lacandona.

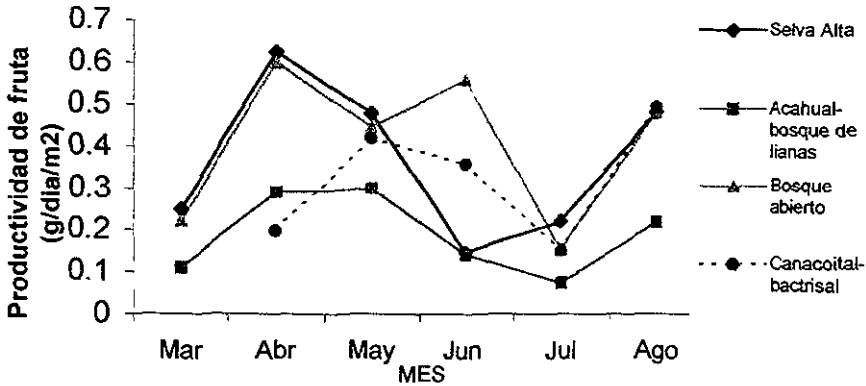


Figura 10.- Variación mensual de la productividad de frutos por asociación vegetal en la Selva Lacandona.

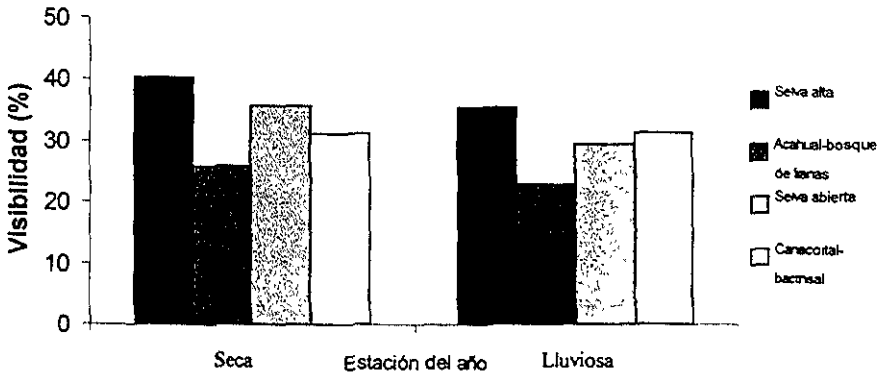


Figura 11.- Variación estacional de la visibilidad en las distintas asociaciones vegetales presentes en el área de estudio.

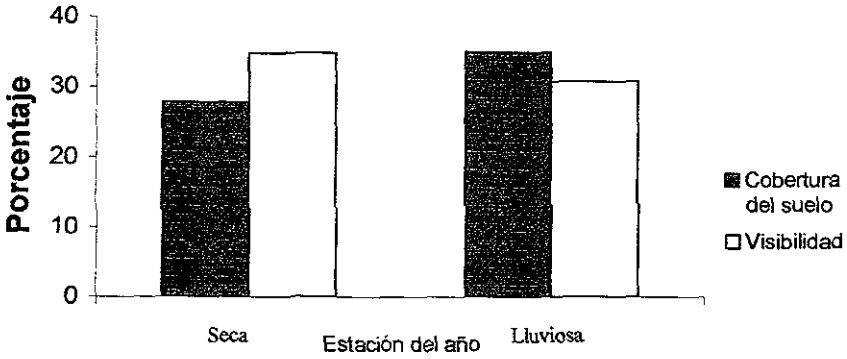


Figura 12.- Variación estacional promedio de la cobertura de hierbas en el suelo y la visibilidad en la Selva Lacandona.

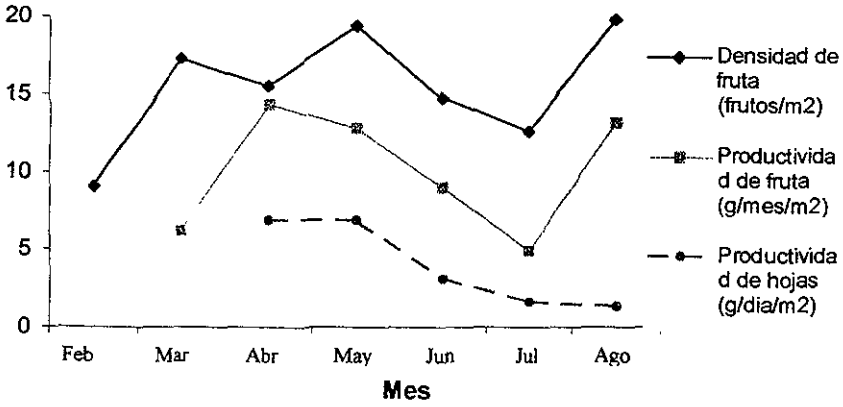


Figura 13 -Variación mensual de la densidad de fruta y la productividad de frutos y hojas.

## VIII DISCUSIÓN.

### VIII.1 Clasificación de la vegetación en el área de estudio.

La clasificación de la vegetación presentada en este estudio está basada en características estructurales y no en composición de especies. Por esta razón, hay grupos que parecen naturales, como el canacoital y la selva alta, y otros que claramente son agrupaciones artificiales de sitios con estructura parecida pero con un origen y composición distintas. El grupo de acahual-bosque de lianas comprende en realidad sitios de tres caracteres distintos: zarzales (acahuales dominados por plantas herbáceas y arbustivas), carrizales (comunidades dominadas por la gramínea leñosa *Bambusa longifolia*) y bosques jóvenes situados en los bordes de claros recientes o ríos. El grupo de selva abierta comprende selvas maduras donde la estructura está influenciada por la presencia de un río, así como selvas de dosel laxo por efecto del relieve, el suelo o la edad.

El carácter artificial de la clasificación puede acarrear problemas para cumplir los objetivos de la investigación, al mezclarse tipos de vegetación que bien podrían tener diferencias en cuanto a la preferencia que el tapir tenga por ellos. En el caso del acahual-bosque de lianas, todos los tipos de vegetación que lo conforman tienen una frecuencia de uso alta, y en el caso de la selva abierta, los dos grupos que podríamos formar tienen una frecuencia de uso promedio muy parecida, por lo que el problema antes planteado parece no existir aquí. Las variables fueron seleccionadas pensando en servicios que el hábitat podía dar a esta especie y en características que el tapir posiblemente podría percibir. Por ello, considero que una clasificación estructural es más conveniente para entender el proceso de selección del hábitat de esta especie e

identificar las características del hábitat en que se basa este proceso. Más aun, dado el tamaño de la muestra, una clasificación natural de la vegetación reduciría el poder del análisis al conformarse grupos muy pequeños (por ejemplo un sitio con zarzal, un sitio con carrizal).

### **VIII.2 Uso del hábitat.**

Aunque no se registró puntualmente la frecuencia de signos de ramoneo, éstos se encontraron principalmente en sitios de acahual-bosque de lianas, lo que resalta la importancia de estas asociaciones como sitios de alimentación para el tapir. Dos de las tres observaciones directas ocurrieron en este grupo de sitios y una más en una selva alta muy cercana a un parche de canacoital, en el que se había localizado previamente un echadero. El otro echadero se localizó en un bosque de lianas. Este patrón es consistente con los resultados del análisis de uso del hábitat.

Los resultados de un estudio de preferencias de hábitat están necesariamente influenciados por una serie de factores. La escala a la que se mide la cobertura de los tipos de hábitat en estudios que utilizan fotointerpretación, el patrón de agregación de estos tipos de hábitat y el patrón de muestreo utilizado influyen en los resultados de la investigación (Porter y Church 1987), ya sea que esta se base en evidencias indirectas, en observaciones directas o en radiolocalizaciones. En el presente trabajo se procuró establecer los sitios de muestreo de manera azarosa al situarlas sistemáticamente cada 230 metros sobre los senderos, pero es probable que esta metodología no sea la ideal para este tipo de análisis, dado que los senderos no cubren uniformemente la zona. El efecto necesario de esto es que las proporciones de ocurrencia de los tipos de hábitat obtenidas son sólo una aproximación de la disponibilidad real de cada tipo de hábitat

Una alternativa viable es la propuesta por Porter y Church (1987), quienes sugieren establecer los sitios de muestreo en una matriz de cuadrantes de área constante que cubra la zona a estudiar. El uso de senderos, sin embargo, facilitó el acceso a las estaciones y permitió que el estudio se coordinara con la obtención del banco de datos del estudio más amplio del que forma parte. Además, dado que el tapir utiliza caminos establecidos y lechos de arroyos al moverse, el uso de senderos puede facilitar el seguimiento de las actividades de este animal. Debido al riesgo de basar el análisis en datos de disponibilidad poco exactos, se decidió establecer las preferencias de hábitat del tapir a través de dos métodos de análisis distintos. Los resultados de los índices de Johnson resultan más confiables que el análisis de preferencias por el método de  $\chi^2$ , pues el orden de disponibilidad de los tipos de hábitat sí puede establecerse con el diseño de esta investigación.

La impresión diferencial de huellas en terrenos distintos es un problema inherente a todas las investigaciones que usan las huellas como evidencias indirectas de la presencia de una especie. Los riesgos en este caso consisten en una posible subestimación en la frecuencia de uso de una o varias de las asociaciones vegetales analizadas, debido a que los suelos presentes en ellas poseen características distintas. Aunque el peligro existe, es probable que estos errores sean mínimos. Las características de los suelos son favorables para la observación de huellas en la mayoría de los grupos, debido a las pendientes y presencia de lechos lodosos en los casos de la selva abierta y el acahual-bosque de lianas, y los suelos húmedos y las bajas coberturas de herbáceas sobre el suelo en el caso del canacoital-bactrisal. En estas asociaciones la observabilidad de los rastros podría ser mayor que en los sitios con selva alta, donde el suelo se encuentra cubierto de hojarasca a todo lo largo del año. Este sesgo se

minimizaría al aumentar la experiencia del observador en detectar pistas de tapir en la hojarasca. Considero que el entrenamiento fue suficiente, dado que participé en la obtención de índices de abundancia de ungulados por medio de transectos de ancho variable durante casi un año antes de iniciar la toma de datos para este estudio. La detección de pistas del tapir en la hojarasca se facilita, además, gracias a la enorme masa corporal de este mamífero

La variación en las condiciones de humedad del suelo en las distintas temporadas modifica la probabilidad de impresión de huellas, lo que afectaría el reconocimiento de patrones temporales en el uso del hábitat. Sin embargo, la mayor facilidad de impresión de huellas durante las lluvias se contrarrestaría con el menor tiempo que estas duran impresas.

Aún cuando los resultados de este estudio no señalan diferencias estacionales significativas en el uso del hábitat por el tapir, sí puede distinguirse un patrón. Las diferencias en el uso del canacoital-bactrisal y de la selva abierta (Cuadro 9) a lo largo del año, parecen contradecir la importancia de la impresión diferencial de huellas. En la temporada de lluvias los suelos del canacoital-bactrisal se encuentran frecuentemente inundados y en condiciones poco favorables para la observación de huellas, mientras que en la selva abierta la humedad del suelo es óptima para la impresión de huellas. El patrón es interesante, pues el tipo de hábitat señalado en este estudio como rechazado o de menor calidad, la selva abierta, es utilizado más intensamente cuando los cuerpos de agua temporales y las zonas inundables están secas, mientras que en la temporada de lluvias aumenta el uso del canacoital-bactrisal, un hábitat preferido.



Existen disponibilidades distintas de los tipos de hábitat descritos en las dos localidades estudiadas: en Reforma Agraria es abundante el canacoital-bactrisal y escaso el acahual-bosque de lianas; en Playón de la Gloria las disponibilidades de los tipos de hábitat son muy parecidas excepto por el canacoital-bactrisal, que casi no ocurre. En Playón de la Gloria, de acuerdo con la prueba de  $\chi^2$  realizada, el tapir no muestra preferencias por ninguna asociación vegetal, aunque utiliza la selva abierta menos de lo que se esperaría por su abundancia. El rechazo detectado para la selva abierta en Reforma Agraria sí es significativo, lo que puede deberse a la presencia de un hábitat de mayor calidad (canacoital-bactrisal).

El área estudiada es en realidad una matriz de selva alta con parches de las demás asociaciones vegetales descritas. Aún cuando los resultados no señalan a la selva alta como un hábitat preferido, es probable que el tapir cubra algunos de sus requerimientos vitales en este tipo de vegetación, de modo que en realidad necesita que sus hábitat preferidos estén embebidos en esta matriz. Así, una gran extensión de acahuales (hábitat fuertemente preferido) no podría sostener una población de tapires.

El patrón de uso del hábitat por el tapir en la Selva Lacandona coincide con lo reportado por Fragoso (1983 y 1987) en Belice, con el uso concentrado en zonas inundables y bosques secundarios. Este patrón es el mismo encontrado por Naranjo (1995a) para el parque de Corcovado, en Costa Rica, donde el complejo pantano-palmar de *Raphia* y el bosque secundario de tierras bajas son los hábitat preferidos. Ambos estudios, igual que el actual, fueron realizados en bosques tropicales perennifolios en tierras bajas, donde ocurren inundaciones periódicas, y este puede ser el factor determinante en la similitud de los resultados. Otra similitud entre estos

estudios es que la metodología se basa en signos indirectos de presencia, a diferencia del trabajo de Williams (1984), quién obtiene sus resultados a partir de datos de telemetría. Aún cuando este autor describe en su zona de estudio algunas áreas inundables dominadas por *Prosopis sp.* y manglares, los ámbitos hogareños de los dos tapires marcados no coinciden con éstas áreas. La actividad de estos tapires se concentra en el bosque ripario de tierras bajas y el bosque ripario secundario. Estos resultados coinciden con los del presente estudio, tomando en cuenta que los datos de Williams no aportan información sobre el uso de los hábitat inundables. Los resultados de Naranjo y Cruz (1998) para la Reserva de la Biosfera La Sepultura corresponden a un ambiente mucho más heterogéneo, con selvas medianas y bajas caducifolias y bosques de pino, de encino y mesófilos, por lo que no pueden compararse fácilmente con los obtenidos aquí.

En todos los casos, sin embargo, el tapir prefiere hábitat densos que le brinden protección, ricos en vegetación secundaria para cubrir sus necesidades alimentarias, o bien hábitat inundables que frecuentemente tienen una alta abundancia de distintas especies de palmeras.

### **VIII.3 Recursos clave y factores que afectan la distribución del tapir.**

Los factores importantes en el proceso de selección de hábitat del tapir identificados en esta investigación son claros y coincidentes con la historia natural del animal. Los resultados de este estudio muestran la importancia de los cuerpos de agua para el tapir centroamericano. Esta no sólo se refiere a la dependencia de este mamífero por el agua como recurso y fuente de protección ante sus depredadores, también es notorio el papel de los ríos como formadores de tipos de hábitat que son intensamente

utilizados por esta especie. La historia de vida del tapir esta íntimamente relacionada con los cuerpos de agua, por lo que no es sorprendente que su disponibilidad sea un factor importante en el proceso de selección del hábitat de este animal.

La densidad de enredaderas leñosas o bejucos está también relacionada con el uso de los sitios. Esto coincide con el análisis de preferencias de hábitat realizado, pues los bosques de lianas, un hábitat preferido, se caracterizan por presentar la más alta densidad de bejucos promedio y la visibilidad más baja, lo que sugiere que estos sitios tienen un papel importante como refugio diurno para la especie y posiblemente fuente de protección ante depredadores potenciales. El hallazgo de bejucos con la corteza mordida por tapires sugiere que estas plantas tienen importancia alimenticia para el tapir.

Aún cuando el tapir es considerado como ramoneador o frugívoro facultativo, el análisis señaló que un aumento en la productividad de fruta aumenta la probabilidad de uso de un sitio por el tapir. Esto sugiere que la fruta es también un recurso clave para la especie, probablemente al brindar nutrientes que no están presentes en el resto de su dieta. El proceso de selección de hábitat del tapir está, muy probablemente, influenciado por la búsqueda de este recurso.

La productividad de fruta promedio del canacoital-bactrisal, la selva alta y la selva abierta son muy parecidas, mientras que a todo lo largo de año los acahuales y bosques de lianas mantienen la productividad más baja. Aunque no tengo datos para afirmarlo con certeza, es posible que el canacoital sea el hábitat que contribuya más a la dieta frugívora del tapir, y sea por esta razón preferido, pues es un hábitat que ofrece pocas hojas o cortezas comestibles pero una gran cantidad de frutos de la palma *Bactris*

*baculifera*. En éstos hábitat puede encontrarse la fruta mucho más agregada que en otras asociaciones, pues esta palma ocurre con una abundancia alta en parches continuos, mientras que en otras asociaciones las plantas que producen frutas grandes o carnosas ocurren con una densidad mucho menor y pertenecen a una gran diversidad de especies. Cabe mencionar que, en la Amazonia peruana, el tapir es precisamente el ungulado menos afectado por las inundaciones en cuanto a su patrón de utilización del espacio (Bodmer 1990). El canacoital-bactrisal ocurre en sitios que sufren inundaciones periódicas, por lo que la competencia interespecífica disminuye en éste tipo de hábitat durante el periodo inundable, que coincide con el pico de producción de fruta de esta asociación. Esto explicaría la ya mencionada diferencia en el uso de este tipo de hábitat a lo largo del año (Cuadro 9).

El patrón espacial que se percibe en el uso de los sitios (Figuras 6 y 7) es consistente con la correlación detectada entre la disponibilidad de cuerpos de agua y la frecuencia de uso por parte del tapir. Esto es evidente en Reforma Agraria, donde el uso del espacio se centra en un brazo del Lacantún y se extiende hacia el río y hacia una gran extensión de canacoital al oeste de la zona muestreada. En Playón de la Gloria la intensidad de utilización es más dispersa y parece estar centrada en dos áreas distintas. Esto podría deberse a que el área estudiada abarca el ámbito hogareño de al menos dos individuos, los cuales fueron observados directamente.

Los patrones geográficos detectados señalan que la probabilidad de uso de un sitio por el tapir disminuye al aumentar la distancia a poblados. Este resultado es engañoso, dado que todos los registros de presencia de tapir se encontraron dentro de la REBIMA, y los centros de población se ubican en los márgenes opuestas del río

Lacantún. De este modo, la relación detectada indica en realidad que la probabilidad de uso de un sitio por el tapir es mayor en las cercanías del río, una correlación congruente con el resto de los resultados. La importancia del Lacantún como elemento del paisaje es notable. Mientras que, en Honduras, Flesher y Ley (1996) establecen que la distancia mínima a la que un tapir se acercaría a un poblado es de 2000 metros, en nuestro caso existen sitios con una alta frecuencia de uso por parte de este mamífero que se encuentran a menos de medio kilómetro de un centro de población. Aparentemente, el Lacantún constituye una frontera geográfica que, al dificultar el acceso de la población humana a la reserva, amortigua el efecto repelente que la perturbación humana tiene sobre el tapir.

La perturbación en la rivera este del Lacantún es notoria. En Reforma Agraria se observa una franja de potreros y vegetación perturbada de más de un kilómetro de ancho separando la *REBIMA del parche de vegetación nativa estudiado en el interior de Marqués de Comillas*. En Playón de la Gloria, en cambio, el área donde se estableció el sendero aparece en las imágenes de satélite como uno de los puntos de mayor continuidad vegetal entre la reserva y las tierras ejidales. Sin embargo, es probable que las actividades extractivas realizadas en esta área eviten o disminuyan su utilización por parte del tapir.

Los patrones de uso de los recursos por la población humana dentro y fuera de la reserva difieren significativamente. Fuera de la *REBIMA*, las zonas arboladas muestran evidencias de explotación forestal y otras actividades extractivas como la explotación de especies no maderables, cacería y captura de mariposas. Para estos fines se utilizan de forma intensiva una serie de senderos por un periodo de tiempo determinado para

luego abandonarse y abrir nuevos. En la zona muestreada dentro de la REBIMA, los signos de perturbación humana son distintos, pueden distinguirse pequeñas extensiones de terreno que alguna vez fueron parcelas agrícolas, a juzgar por su forma y la estructura de la vegetación. La edad de estas zonas perturbadas es extremadamente variable. Los pocos senderos existentes son utilizados por los pobladores de los ejidos aledaños con una baja intensidad, principalmente para cacería, pesca y recolección de productos de la selva.

## ESTA TESIS NO SALE DE LA BIBLIOTECA

El hecho de que no se halla detectado ningún rastro de tapir en los parches de vegetación muestreados fuera de la REBIMA no puede ser considerado concluyente. El diseño de este estudio no es ideal para detectar diferencias entre la reserva y las tierras ejidales, pues el muestreo es más intenso dentro de la reserva. Sin embargo, la tendencia detectada coincide con los resultados de Naranjo (en prensa) para la misma zona. Los pobladores locales reportan avistamientos esporádicos de tapires y sus rastros en Marqués de Comillas, sobre todo en las márgenes de tributarios del Lacantún como el río Manzanares y el río Lagarto. Aún con estos avistamientos esporádicos puede afirmarse que la distribución del tapir en esta zona está limitada por la perturbación humana. Así, los resultados de este estudio apoyan la idea de que el tapir es un indicador útil del grado de perturbación de una zona. Mientras en las tierras ejidales muestreadas se observa la presencia de algunas especies hasta cierto grado tolerantes a la perturbación humana, como el jaguar y el pecarí de collar, es muy probable que hayan desaparecido de esta área especies especialistas de la selva o con mayores requerimientos espaciales, como el pecarí de labios blancos. En muchos casos es difícil determinar la presencia de especies raras, no así en el caso del tapir, cuya presencia sugiere que el área es utilizada por una buena parte de la biota original.

Tomando en cuenta el grado de fragmentación del hábitat y la cacería de tapires, que no es muy frecuente pero persiste como una actividad oportunista, es probable que el parche de vegetación nativa muestreado fuera de la reserva funcione como un sumidero para la población de tapires, recibiendo migrantes del interior de la reserva con pocas probabilidades de sobrevivir y reproducirse. De cualquier modo, estas áreas mejor conservadas son hábitat potencial para el tapir, y pueden ser repobladas mejorando su conectividad con la REBIMA y, por supuesto, evitando la cacería de estos animales. Los resultados de este estudio permiten realizar algunas sugerencias de manejo del hábitat en la región de Marqués de Comillas y otras áreas con problemáticas similares.

Reconocida la importancia de los hábitat de canacoital-bactrisal, acahuales y bosques de lianas para el tapir en esta zona, es necesario evitar el progreso del desmonte en los terrenos aluviales y lechos de ríos donde estos hábitat ocurren. Es importante identificar áreas con éstos tipos de hábitat que, por su extensión o ubicación geográfica, puedan ser consideradas como prioritarias para la conservación. Dada la alta sensibilidad a la perturbación humana de esta especie, es probable que el repoblamiento de una zona requiera de limitar las actividades extractivas en algunas áreas con hábitat favorable.

El establecimiento de cordones de vegetación a lo largo de los cauces de arroyos tributarios del Lacantún, para funcionar como corredores riparios, no sólo traería beneficios para la población de tapires; los servicios ambientales que proporcionan los corredores riparios son muchos y muy importantes. Un corredor ripario suele tener un régimen de perturbación natural a través de inundaciones y cambios temporales en las

formaciones del suelo, lo que facilita el establecimiento de una biota diversa al proveer un arreglo diverso de tipos de hábitat y servicios ecológicos (Naiman et al. 1992). Se estima que cerca del 70% de las especies de vertebrados de una región usarían un corredor ripario (Raedeke 1989), y se ha observado que estos corredores aumentan la riqueza de mamíferos en fragmentos de vegetación tropical (Laurence 1995). Propiciar el desarrollo de la vegetación a lo largo de los cauces tiene importantes efectos en la regulación del microclima local y mejora la cantidad y calidad de agua disponible para la población. Adicionalmente, la humedad del suelo en los sistemas riparios acelera el crecimiento vegetal y facilita la reforestación. La calidad de estos corredores puede aumentarse significativamente plantando especies frutales nativas, que al atraer a los frugívoros facilitan la dispersión de semillas y aceleran la restauración del ecosistema.

Es necesario realizar más estudios para lograr una mejor comprensión de la relación del tapir con su entorno ambiental. Algunas de las preguntas pertinentes a contestar en investigaciones futuras son:

-¿Cómo sobrevive el tapir en zonas sin cuerpos de agua superficiales?

-¿El tapir utiliza corredores entre parches de vegetación nativa? ¿Qué características necesitan tener estos corredores?

-¿Cuál es el factor determinante de la ausencia de tapir en áreas potencialmente utilizables pero con presencia humana?



## IX CONCLUSIONES.

El estudio realizado permitió la determinación de los patrones de uso de hábitat del tapir, además de la identificación de algunos de los factores involucrados en la selección del hábitat de esta especie. De acuerdo con los resultados, en el sureste de la Selva Lacandona el tapir centroamericano prefiere los sitios con canacoital-bactrisal, acahuales y bosques de lianas sobre la selva alta perennifolia, mientras que evita los bosques de dosel abierto, sean riparios o de lomeríos.

Los hábitat preferidos aportan diversos servicios ambientales a la población de tapires, y son seleccionados en un proceso guiado por la búsqueda de refugio, alimento y agua, siendo los principales factores atractivos la disponibilidad de cuerpos de agua, la densidad de enredaderas leñosas o bejucos y la productividad de fruta. El canacoital-bactrisal produce frutos de buena calidad en grandes cantidades, con la época de producción de fruta coincidiendo con las inundaciones, cuando la disponibilidad de agua es máxima y la competencia interespecífica es mínima. Los acahuales son una fuente importante de follaje de buena calidad y el bosque de lianas es utilizado para consumir cortezas de bejucos, aunque es probable que su papel principal sea como fuente de sitios de refugio.

Los cuerpos de agua son un elemento del paisaje clave en la selección del hábitat del tapir, no sólo por su importancia como recurso y fuente de protección, sino por el papel de los ríos como formadores de los hábitat que son preferidos por esta especie. Este dato permite documentar la pertinencia de establecer corredores riparios como una estrategia de manejo del hábitat en la región de Marqués de Comillas.

## X LITERATURA CITADA.

- Alvarez del Toro, M. 1977. Los mamíferos de Chiapas. Universidad Autónoma de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.
- Aranda, M. y I.J. March. 1987. Guía de los mamíferos silvestres de Chiapas. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz.
- Bailey, J.A. 1984. Principles of wildlife management. John Wiley and sons, New York.
- Bodmer, R. E. 1990. Responses of ungulates to seasonal inundations in the Amazon floodplain. *Journal of Tropical Ecology* 6: 191-201.
- Brooks, D.M., R.E. Bodmer, y S. Matola (Eds.) 1997. Tapirs: status survey and conservation action plan. IUCN/SSC Tapir Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge.
- Brown, J H. 1988. Species diversity. En: Myers, A. A. y P. S. Giller (Eds.) Analytical biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions. Chapman and Hall, London.
- Carrillo, E., G. Wong y A. D. Cuarón. 2000. Monitoring mammal populations in Costa Rican protected areas under different hunting restrictions. *Conservation Biology*. 14: 1580-1591.
- Castillo, G. y H. Narave. 1992. Contribución al conocimiento de la vegetación de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, México. En: Ramos, M.A. y M.A. Vásquez (Eds.) Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación. Publ. Esp. ECOSFERA no.1, San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México.
- Caughley, G. y A. R. E. Sinclair. 1994. Wildlife ecology and management Blackwell Scientific, Oxford.
- Ceballos, G. y J. H. Brown. 1995. Global patterns of mammalian diversity, endemism and endangerment. *Conservation Biology*. 9. 559-568.
- De la Maza, R. 1997. El paisaje. En: Hernandez V. H. y E. A. Blanchard (Eds.) Selva Lacandona, un paraíso en extinción. Pulsar. México.
- Dirzo, R. 1990 La biodiversidad como crisis ecológica actual ¿qué sabemos? *Ciencias Núm. especial* 4: 48-55.
- Dirzo, R. y A. Miranda. 1990. Contemporary neotropical defaunation and forest structure, function and diversity - A sequel to John Terborgh. *Conservation Biology* 4: 444-447.
- Eisenberg, J.F. 1989. Mammals of the Neotropics. Vol. 1 The Northern Neotropics University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Emmons, L.H. y F. Feer. 1997. Neotropical rainforest mammals, A field guide. 2ª ed. The University of Chicago Press, Chicago.
- Fahrig, L. y G. Merriam. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8 50-59

- Naranjo, E. J. 1995a. Abundancia y uso de hábitat del tapir (*Tapirus bairdii*) en un bosque tropical húmedo de Costa Rica. *Vida Silvestre Neotropical* 4:20-31.
- Naranjo, E. J. 1995b. Hábitos alimentarios del tapir (*Tapirus bairdii*) en un bosque lluvioso neotropical de Costa Rica. *Vida Silvestre Neotropical* 4: 32-37.
- Naranjo, E. J. y E. Cruz. 1998. Ecología del tapir (*Tapirus bairdii*) en la reserva de la biosfera La Sepultura, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* 73: 111-125
- Neu, C. W., C. R. Byers y J. M. Peek. 1974. A technique for analysis of utilization-availability data. *Journal of Wildlife Management* 38: 541-545.
- NOM-ECOL-059-1994. En: <http://conabio.gob.mx/>
- Olmos, F. 1997. Tapirs as seed dispersers and predators. En: Brooks, D. M., R. E. Bodmer y S. Matola (Eds.). *Tapirs- Status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Tapir Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge.
- Orians, G. H. 1993. Endangered at what level?. *Ecological Applications* 3: 206-208.
- Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 1998. *Árboles tropicales de México*. 2ª ed. Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica. México, D.F.
- Peters, R. L. 1991. Consequences of global warming for biological diversity. En: Wyman, R. L. (Ed.) *Global climate change and life on Earth*. Routledge, Chapman and Hall, New York.
- Porter, W. F. y K. E. Church. 1987. Effects of environmental pattern on hábitat preference analysis. *Journal of Wildlife Management* 51: 681-685.
- Raedeke, K. (Ed) 1989. *Streamside management: riparian wildlife and forestry interactions*. Contribution number 59. Institute of Forest Resources, University of Washington, Seattle, Washington.
- Rzedowsky, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa, México.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs y C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18-32.
- Smythe, N. 1986. Competition and resource partitioning in the guild of neotropical terrestrial frugivorous mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 169- 188.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1995. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. 3ª ed. W.H. Freeman and Company.
- SPSS Inc. 1999 *Statistical program for social science for windows*. Version 10.0. USA.
- Swihart, R. K., N. A. Slade y B. J. Bergstorm 1988. Relating body size to the rate of home range use in mammals. *Ecology* 69: 393-399.
- IUCN. 2000. The 2000 iucn red list of threatened species. En: <http://www.iucn.org/redlist/2000/index.html>

- Terwilliger, V. J. 1978. Natural history of Baird's tapir on Barro Colorado Island, Panama Canal Zone. *Biotropica* 10:211-220.
- Tracy, C. R. y P. F. Brussard. 1994. Preserving biodiversity: species in landscapes. *Ecological Applications* 4: 205-207.
- Wiens, J. A. 1997. Metapopulation dynamics and landscape ecology. En: Hanski, I., and M. E. Gilpin (Eds.). *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution*. Academic Press, London, U.K. and New York, NY.
- Wilcove, D. 1994. Response to Tracy & Brussard. *Ecological Applications* 4: 207-208.
- Williams, B. K. 1983. Some observations on the use of discriminant analysis in ecology. *Ecology* 64: 1283-1291.
- Williams, K. 1984. The Central American tapir (*Tapirus bairdii* Gill) in northwestern Costa Rica. Ph. D. dissertation, Michigan State University.
- Williams, K. 1991. Super snoots. *Wildlife Conservation* 94: 70-75.
- Wilson, E. O. 1980. *Sociobiology*. The abridged edition. The Belknap Press of Harvard University Press. USA.