



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

ECOLOGÍA

**EFFECTO DEL HURACÁN “PATRICIA” EN LA COMUNIDAD DE MAMÍFEROS
MEDIANOS Y GRANDES DE LA RESERVA DE CHAMELA-CUIXMALA, JALISCO.**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

LEONORA TORRES KNOOP

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

Dr. Enrique Martínez Meyer
Instituto de Biología, UNAM.

COMITÉ TUTOR:

Dr. José Jaime Zúñiga Vega
Facultad de Ciencias, UNAM.

Dr. Rodrigo Antonio Medellín Legorreta
Instituto de Ecología, UNAM.

Ciudad Universitaria, Cd.MX.

Septiembre, 2018



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.



Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 21 de mayo de 2018, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de la alumna **TORRES KNOOP LEONORA** con número de cuenta **306513264** con la tesis titulada **"Efecto del huracán Patricia en la comunidad de mamíferos medianos y grandes en la Reserva de la Biosfera de Chamela- Cuixmala, Jalisco"**, realizada bajo la dirección del **DR. ENRIQUE MARTÍNEZ MEYER**:

Presidente: DR. ROBERTO EDMUNDO MUNGUÍA STEYER
Vocal: DR. JESÚS ANTONIO DE LA TORRE DE LARA
Secretario: DR. RODRIGO ANTONIO MEDELLÍN LEGORRETA
Suplente: DR. HIBRAIM ADÁN PÉREZ MENDOZA
Suplente: DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 27 de agosto de 2018.


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer particularmente al posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y a la Dirección General de Estudios Superiores (DGAE) por el apoyo y las facilidades brindadas para poder realizar la maestría. Su compromiso, disposición y atención fueron esenciales durante todo el proceso.

Asimismo, agradezco al Comité Tutorial conformado por el Dr. Rodrigo Medellín Legorreta, el Dr. José Jaime Zúñiga Vega y el Dr. Enrique Martínez Meyer, pues su participación durante el proceso fue de gran ayuda para culminar este proyecto.

Especiales agradecimientos a la Universidad Nacional Autónoma de México y al Instituto de Biología. Particularmente agradezco a todo el personal de la Estación Biológica de Chamela (EBCH) de la UNAM. Esta tesis se pudo realizar gracias a su continuo trabajo y al gran compromiso que muestran todos los días manteniendo el lugar en las mejores condiciones que uno puede esperar.

Al proyecto SEP-CONACyT 179045: Respuesta del socio-ecosistema del bosque tropical seco de la región de Chamela al Huracán Jova: un evento catastrófico infrecuente, por el financiamiento brindado.

A National Geographic por la beca otorgada, con la cual me dieron la oportunidad de resolver esta tesis. También agradezco los proyectos y oportunidades de los que me han hecho parte.

A la Universidad Federal de Mato Grosso del Sur y al Dr. Gustavo Oliveira por recibirme y contribuir enormemente a mi formación. También agradezco a la estación del Pantanal y a todos los que formaron parte del curso Ecopan 2016. Sin duda alguna esta maestría no hubiera sido lo mismo sin esa experiencia y sin haber conocido a gente tan maravillosa que me dio un segundo respiro cuando más lo necesité.

Hago un especial y muy profundo agradecimiento al Dr. Roberto Munguía pues definitivamente sin su ayuda y guía en el proceso, acabar esta tesis hubiera sido imposible. Sin duda alguna él fue la persona que hizo posible que encontrara una solución a todos los contratiempos que fueron saliendo. Agradezco muchísimo la paciencia, dedicación e interés, aún cuando cada día llegaba con peores noticias. Gracias.

Al jurado conformado por el Comité tutorial, por el Dr. Antonio de la Torre, el Dr. Roberto Munguía y el Dr. Hibraím Pérez. Muchas gracias por sus observaciones y compromiso con las revisiones.

Al laboratorio de Análisis Espaciales del Instituto de Biología donde conocí gente maravillosa, brillante y que admiro en muchos sentidos, que me abrió las puertas desde el primer momento. Me quedo con muchas, muchas enseñanzas y cariño de todos ustedes.

Al laboratorio de Ecología y Conservación de Vertebrados Terrestres y especialmente al Dr. Rodrigo Medellín porque de alguna forma u otra siempre consiguen hacerme sentir parte de ustedes.

Muy especiales agradecimientos a los que me acompañaron a campo y que no dudaron nunca: Valeria, Yaya, Paula, Cui, Baruck, Neto, Jose, Ceci, Jonjo, Roberto, Pablo y Enrique. Gracias totales.

A mi familia porque siempre han confiado en mí y me lo han hecho saber. Su apoyo y acompañamiento han sido esenciales y lo agradezco de todo corazón. Gracias por la paciencia y por la confianza. A mis hermanas, a quienes adoro y admiro todos los días.

A José Miguel. No tengo muchas palabras para escribir lo que significas y lo que representa sentirte a mi lado. Te admiro como compañero, amigo, confidente, pareja y colega. El hecho de haber acabado este proceso en gran parte se debe a ti. Gracias por eso y por todo. Te amo.

A mis amigas queridas del alma. Mis hermanas. Ana, Andrea, Rosalba, Renée, Alicia, Marifer y Mariau. Qué les puedo decir. Pensar en ustedes me da alegría todos los días de mi vida.

A Gari, Val, Ceci, Alma, Itzel, Beto, y todos los que me faltan y que no da el espacio. Gracias por los ánimos, el apoyo, las conversaciones y las risas. Ustedes han sido clave en mi vida en estos últimos años.

A Natura por abrirme las puertas estos meses. Cada día aprendo un poquito más con ustedes y con la padrísima experiencia de trabajar en un grupo tan especial.

RESUMEN	7
SUMMARY.....	8
INTRODUCCIÓN	9
ANTECEDENTES.....	15
MÉTODO	19
CAPÍTULO I: PATRONES DE OCUPACIÓN	27
INTRODUCCIÓN	27
OBJETIVO	30
OBJETIVOS PARTICULARES	31
HIPÓTESIS.....	31
MÉTODO	34
RESULTADOS.....	46
Detección de las especies.....	47
Ocupación de las especies.....	50
DISCUSIÓN	62
CAPÍTULO II: PATRONES DE ACTIVIDAD	71
INTRODUCCIÓN	71
OBJETIVO GENERAL	74
OBJETIVOS PARTICULARES	74
HIPÓTESIS.....	74
MÉTODO	75
RESULTADOS.....	79
Patrones de actividad.....	80
Comparaciones del nivel de actividad entre temporadas y años.....	82
Sobrelapamiento de patrones de actividad por especie.....	83
Especies interactuantes.....	99
DISCUSIÓN	105
DISCUSIÓN GENERAL.....	113
CONCLUSIONES.....	115
LITERATURA CITADA.....	117
ANEXO.....	125

RESUMEN

El 23 de octubre de 2015 el huracán “Patricia” tocó tierra en la costa del Océano Pacífico, en el estado de Jalisco, México. Este huracán fue reportado como el más intenso en la historia del este del Pacífico Norte y del Atlántico Norte (NOAA, 2015). Los efectos que tiene un huracán sobre un ecosistema y sus poblaciones animales son diversos y las respuestas pueden ser múltiples, ya que cada una responde a las características de cada huracán. Aunque es difícil establecer un patrón en los posibles efectos de los huracanes sobre los ecosistemas, toda la información contribuye a un mayor entendimiento sobre dichas perturbaciones y sus efectos en los ecosistemas. La costa del Pacífico de México representa una de las zonas más vulnerables a la inminente amenaza del aumento de frecuencia e intensidad de huracanes y ésta contiene la mayor parte de las selvas bajas caducifolias remanentes del país, por lo cual, información respecto a los posibles efectos a diferentes escalas ecológicas es trascendental para la elaboración de planes adecuados de prevención y adaptación específicos.

El tiempo en el que las especies se encuentran activas, así como cambios en la selección que hacen del hábitat representan algunas de las estrategias adaptativas de los organismos a las sequías en las selvas bajas caducifolias (SBC). Estas estrategias podrían contribuir a una posible plasticidad que a su vez les confiera cierta resistencia a las perturbaciones ambientales y ecológicas, tales como los huracanes.

En este estudio evalué si después de siete meses del paso del huracán “Patricia” sobre la Reserva de la Biósfera de Chamela-Cuixmala existen efectos visibles en algunas especies de mamíferos, tanto en: 1) los patrones de ocupación en función de variables ambientales, como en 2) los patrones de actividad. El primer análisis lo llevé a cabo con cinco especies: el conejo de monte (*Sylvilagus cunicularius*), el coati de nariz blanca (*Nasua narica*), el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), el ocelote (*Leopardus pardalis*) y el puma (*Puma concolor*). Los patrones de actividad, además, los realicé para el tlacuache (*Didelphis virginiana*), el pecarí de collar (*Pecari tajacu*) y el jaguar (*Panthera onca*).

Registré 13 especies de mamíferos en total. En general la probabilidad de ocupación (ψ) de las especies de estudio no se vio afectada por las covariables analizadas en este estudio. No obstante, para el venado, el subrogado de la productividad primaria está presente en uno de los dos modelos con mayor soporte y para el puma, el tipo de vegetación. De acuerdo con las estimaciones del porcentaje de área que es ocupada por cada especie considerando el modelo más parsimonioso, el ocelote es la especie que ocupa más área (92%), seguido del puma (64%).

Con respecto a los análisis de patrones de actividad se identificaron los patrones de actividad de cada temporada de muestreo para todas las especies. Se observó que los patrones que normalmente están asociados a la temporada de secas en ecosistemas como selvas bajas caducifolias fueron los que predominaron durante la temporada de lluvias después de “Patricia”, lo cual podría sugerir que los cambios y las modificaciones generadas por el huracán en la vegetación pueden promover o influenciar cambios en el horario de actividad de las especies. Asimismo, las interacciones entre las especies interactuantes no se explican del todo con el solapamiento o la partición de horarios. El estudio sugiere que algunas especies pueden ser más vulnerables que otras a modificaciones abruptas del ambiente y que posiblemente parte de la capacidad adaptativa de cada especie está relacionada con la plasticidad en el uso de hábitat, en la dieta y en los horarios de actividad.

La importancia de reconocer los efectos que un huracán tiene sobre los ecosistemas radica en la posibilidad de pensar en escenarios futuros que contemplen las limitantes y las capacidades de las partes que lo conforman. Esto a su vez nos brinda de herramientas con las cuales se puede trabajar dentro del área de mitigación y adaptación al cambio climático.



SUMMARY

On October 23, 2015 the hurricane “Patricia” made landfall in the Pacific Coast of Mexico, in the state of Jalisco. Patricia was described as the most strong and intense hurricane ever reported in the history of the Eastern Pacific and in the North Atlantic Ocean (NOAA, 2015). Because each hurricane have different characteristics, their effects on animal populations are diverse and the responses are variable. Even when no pattern of the possible effects on ecosystems and animal populations has been established, all information obtained contribute to a better understanding on this subject. Mexican Pacific west coast represents one of the most vulnerable regions of the world to the increment of hurricane frequency and intensity threat. It also contains the most wide and important area of tropical dry forests of the country. Hence, in order to elaborate and propose specific prevention and adaptation plans, it is extremely relevant to gather as much as information is possible regarding the potential and diverse effects of hurricanes at different ecological scales.

In the tropical dry forests, the dry season represents the most environmentally difficult challenge to which living beings have to deal with. As a response, changes in activity pattern and habitat selection represent some of the observed adaptative strategies of some animal species. Plasticity attributes associated to these strategies may contribute to a potential adaptation and resistance to ecological and environmental perturbations, such as are hurricanes.

In this study, I evaluated if after seven months of the pass of “Patricia” trough the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, possible effects on: (1) occupancy patterns as a function of environmental damage variables, and (2) activity patterns, were distinguishable in five and eight mammal species, respectively. Study species were the Mexican cottontail rabbit (*Sylvilagus cunicularius*), the White-nosed coati (*Nasua narica*), the White-tailed deer (*Odocoileus virginianus*), the Ocelot (*Leopardus pardalis*), the Mountain lion (*Puma concolor*), the Common opossum (*Didelphis virginiana*), the Collared peccary (*Pecari tajacu*) and the Jaguar (*Panthera onca*). The last three species were analyzed only for the activity pattern analysis.

I registered 13 terrestrial mammal species. Variables measured in this study do not seem to affect species occupancy probability (ψ). However, the variable associated to primary productivity and vegetation type were present in one of the most supported models of the white tailed deer and of the puma, respectively. Estimates of the occupied area according to the most parsimonious model revealed that the ocelot occupies the highest area proportion (92%), followed by the puma (64%).

Regarding the activity patterns analysis, I identified the activity pattern of each species in all sample seasons. I observed that the activity pattern of the species, normally associated to the dry season in this ecosystem, were predominant also in the rainy season after the pass of “Patricia”. These results could be indicating the existence of changes in the periods at which species are normally active as a response to the effects and modifications of “Patricia” in the environment. Likewise, interactions between possible interacting species cannot be entirely explained by the overlapping or temporal partition theory. The results also suggest that some species are more vulnerable than others to abrupt modifications in the environment, and that the adaptability of the species could be related to their plasticity and capacity to modify habitat use and activity patterns.

As long as we have enough information of the possible and multiple effects of a hurricane on different ecosystems, we may be able to think in possible future scenarios that take into account the limits and capacities of the parts that make them up. This also will bring us with tools to work within the mitigation and climate change area.



INTRODUCCIÓN

Una perturbación o disturbio puede ser definido como un evento que implica la interrupción repentina de la estructura o función de un ecosistema ecológico (Pickett et. al 1999). Los efectos de las perturbaciones y los mecanismos a través de los cuales se generan dependen de la escala o del nivel de organización del sistema ecológico al que se estudien (Rykiel 1985). Así, lo que puede ser considerado una perturbación a cierta escala puede no serlo a otra. Por lo cual, es importante reconocer los niveles de organización de los cuales se quiere evaluar los posibles efectos, los límites y propiedades que los definen, así como los mecanismos que los relacionan con los otros niveles de organización (Pickett et. al 1999).

Las perturbaciones a nivel de ecosistema son aquéllos que pueden alterar el flujo de materia y energía que se mantenían en condiciones previas al evento y que generan modificaciones en la función, estructura y composición de los procesos ecosistémicos (Dale et. al 2001). Los huracanes son un ejemplo de este tipo de perturbaciones y como tal, generan alteraciones estructurales y funcionales en el ambiente que afectan a todos los niveles de organización (individuos, poblaciones y comunidades) y los mecanismos de interacción entre éstos (Pickett et. al 1999, Dale et. al 2001).

A pesar de que los ecosistemas puedan presentar características específicas que les han permitido adaptarse a diferentes regímenes de perturbación en distintas regiones del mundo (nevadas en latitudes altas, inundaciones en zonas tropicales, sequías, etcétera) (Pickett et. al 1999), las frecuencias de algunas de ellas han aumentado en los últimos años de manera alarmante, probablemente como efecto de cambios regionales y globales en la temperatura y precipitación (Dale et. al 2001). En particular, la frecuencia y especialmente la intensidad de huracanes ha aumentado en las últimas décadas (Emmanuel 2005). Un huracán es la manifestación más severa de las tormentas tropicales, éstas son llamadas así específicamente en las zonas del Atlántico y en el noreste del Pacífico. El criterio para establecer que una tormenta tropical se convierte en un huracán es que la velocidad de los vientos sostenidos supera los 119 km/hr. Se han establecido cinco categorías de riesgo para evaluar el nivel de intensidad de los huracanes basadas en la escala ascendente de Saffir-Simpson, donde los



huracanes con vientos sostenidos entre 119 a 153 km/hr son los menos intensos y los que presentan vientos sostenidos mayores a 249 km/hr (categoría 5) son los más intensos (Informe del Departamento de desarrollo regional y medio ambiente de Estados Unidos, 1993). Diversos estudios se han enfocado en encontrar y probar una posible relación entre el aumento de temperatura de las aguas superficiales de los océanos (como consecuencia del cambio climático) y un aumento en la frecuencia de huracanes con el objetivo de modelar y proyectar posibles escenarios futuros (Emanuel 2005; Trenberth 2005; Webster et. al 2005; Knutson et. al 2010). Sin embargo, debido a la complejidad que los sistemas climatológicos presentan, las predicciones y las relaciones entre los diversos factores causales no son del todo claras, mucho menos específicas y con la resolución necesaria (Cubasch y Meehl 2001). No obstante, existe un consenso entre los diversos autores en cuanto a la predicción de un aumento bajo de frecuencia de huracanes (10% en el hemisferio norte y 5% en el hemisferio sur), pero un aumento importante en la intensidad de huracanes. Por lo cual, se prevé el aumento de frecuencia de huracanes categoría 4 y 5 como consecuencia del cambio climático (Royer et. al 1998; Trenberth 2005; Webster et. al 2005; Knutson et. al 2010; IPCC 2012). A pesar de esto, la mayor parte de los estudios que buscan entender los efectos del cambio climático en los sistemas naturales se han enfocado en evaluar la tolerancia de éstos frente a los cambios de temperatura y humedad (He et. al 1999) y no frente a catástrofes naturales.

El aumento en la frecuencia e intensidad de huracanes podría poner en riesgo la capacidad resiliente de los ecosistemas debido a un mayor potencial destructivo y a la disminución de los intervalos de tiempo que tienen los ecosistemas entre un evento y otro para recuperarse. Por lo tanto, es importante identificar y entender los posibles efectos que tienen sobre todos los niveles de organización de los sistemas ecológicos.

Huracanes y fenómeno de “El Niño” en México

La región del Pacífico Nororiente Tropical representa una de las dos principales zonas en formar ciclones (como son llamados en el Pacífico del Occidente) o huracanes (en el Pacífico Oriente y Atlántico Occidente) en el mundo (Sadler 1964). En promedio, se registran 9.1 tormentas tropicales y 54 huracanes al año, aunque de éstos, solamente tocan la mitad las



costas mexicanas (García-Oliva et. al 1987) (Fig. 1A). Aproximadamente 5.3 huracanes al año tocan el territorio mexicano en las costas del Pacífico, entre los meses de junio a noviembre (Jáuregui 1987 en García-Oliva et. al 1987). De acuerdo con las tres zonas identificadas en la costa del Pacífico por Jáuregui (1987), la subregión que se encuentra entre la ciudad de Manzanillo y Puerto Vallarta es la que presenta menor probabilidad de incidencia de huracanes, que es del 21%. La zona de mayor probabilidad (50%) es la que se encuentra entre la localidad de Topolobampo en Sinaloa y Puerto Vallarta (Fig. 1B).

A pesar de que gran parte de los patrones de precipitación se deben a la incidencia de tormentas tropicales y convectivas (lluvias de baja intensidad, alta frecuencia y poca precipitación), el fenómeno de El Niño Oscilación del Sur (ENSO) también influye en los patrones climáticos. De hecho, gran parte de la dificultad para analizar y predecir los efectos del calentamiento de las aguas superficiales sobre la incidencia de huracanes se debe a la estocasticidad y complejidad que El Niño genera en las regiones tropicales (Trenberth 2005). Dicho fenómeno consiste en la alteración de los patrones de precipitación ocasionada por el calentamiento de las aguas superficiales del Océano Pacífico (Ropelewski y Halpert 1986). Entre los efectos en la zona central de la costa del Pacífico se encuentra el aumento de lluvias en la temporada de secas y la disminución de éstas en la temporada de lluvias (Magaña 1999). Seguido del fenómeno de “El Niño” sucede el de “La Niña”, que consiste en el aumento de precipitación en la temporada de lluvias con respecto al promedio histórico (Magaña 1999).

Selvas bajas caducifolias

De acuerdo con Murphy y Lugo (1986) aproximadamente el 40% de la masa continental tropical y subtropical está dominada por bosques, de las cuales, el 42% representa selva baja caducifolia (a partir de ahora SBC), 33% bosques húmedos y 25% selvas perennifolias.

De manera general, las SBC se caracterizan, como su nombre lo indica, por presentar una estacionalidad en la precipitación que ocasiona la pérdida de hojas de la vegetación durante la época de secas. Presentan temperaturas anuales mayores a 17°C y una media anual de precipitación de 250-2000 mm distribuidos en periodos de 4 a 9 meses. La duración, frecuencia y momento de la temporada de sequía depende, entre otros factores, de la ubicación del



bosque con respecto al ecuador, siendo ésta más corta y menos severa a menores latitudes (Murphy y Lugo 1986).

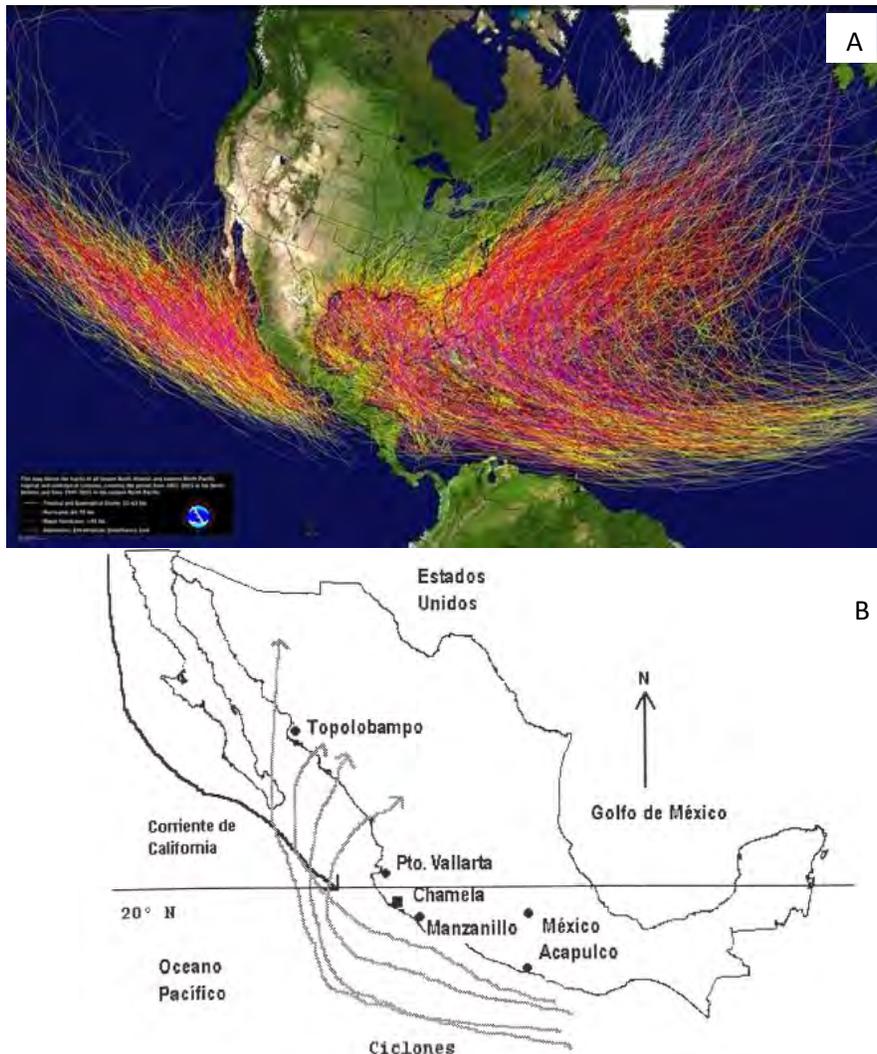


Figura 1A. Imagen de todos los ciclones o huracanes del Atlántico Norte y del este del Pacífico norte, desde 1851 y 1949, respectivamente. Las líneas amarillas muestran las tormentas tropicales y subtropicales, las rojas huracanes, las moradas huracanes intensos y las grises depresiones, disturbiosbajos extratropicales. Obtenido de la NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration). **Figura 1B.** Mapa de México con las rutas más probables de los ciclones en la costa del Pacífico (flechas grises) entre los meses de septiembre y octubre de acuerdo con Jauregui (1987). La flecha negra indica la dirección de la corriente fría que proviene de California, EUA. Tomado de García-Olivo y colaboradores (1987).

Las SBC son selvas que en su composición y estructuralmente son menos complejas que las selvas perennifolias. La altura promedio del dosel de las SBC es aproximadamente la mitad de la de las selvas perennifolias. Asimismo, el área basal y la productividad primaria son de 30-75% y de 50-72% menor que en los bosques perennes, respectivamente (Murphy y Lugo 1986).



Ewell (1977) propuso que a pesar de que las tasas de crecimiento de la vegetación también son menores en relación con las selvas perennifolias, la menor complejidad y la abundancia de retoños (responsables del mecanismo más importante de regeneración en las selvas bajas caducifolias de acuerdo con el autor), le confieren un mayor potencial de recuperación a dicho ecosistema y, por lo tanto, los hacen ecosistemas en general más resilientes. Contrariamente, Quesada y colaboradores (2009) proponen que, dada la alta diversidad genética de las poblaciones vegetales de las SBC, éstas dependen mayormente de la reproducción sexual y no del rebrote de retoños (tal como fue planteado por el primer autor). Esto, aunado a una tasa de crecimiento y regeneración lenta y a una reproducción estacional mayormente dependiente de agentes polinizadores y dispersores, hacen de las SBC un ecosistema poco resiliente, de acuerdo con los autores.

Selvas bajas caducifolias en México

Existen dos regiones establecidas de SBC en el continente americano: la Mesoamericana, que abarca México y Centroamérica, y la de Sudamérica. La primera está principalmente conformado por: (1) la SBC del oeste de México, que se extiende a lo largo de la vertiente del Pacífico, desde el sur de Baja California Sur, el centro de Sonora y suroeste de Chihuahua hasta el estado de Chiapas, con una penetración en el Istmo de Tehuantepec y en la Depresión Central de Chiapas; (2) el que está localizado al norte de la península de Yucatán y (3) la SBC de Centroamérica, que se distribuye a lo largo de una franja angosta por la costa del Pacífico (Rzedowski 1978; Ceballos et. al 2010). Aunado a las principales regiones de SBC de México también existen dos zonas de la vertiente del Golfo de México, en el estado de Tamaulipas y de Veracruz (Ceballos et. al 2010) (Fig. 2).

Asimismo, el clima y la cantidad de agua recibida específicamente en la región central de la vertiente del Pacífico, así como la frecuencia e intensidad de ciclones presentes en la región, es explicada por la influencia e interacción entre diferentes fenómenos climáticos, como los anticiclones Bermudas-Azores, los del Pacífico Septentrional, los del Pacífico Nororiental, el monzón mexicano, la corriente fría de California, entre otros (Mosiño 1958).





Figura. 2. Distribución de la selva baja caducifolia en México. INEGI. Conjunto de Datos Vectoriales de Uso del Suelo y Vegetación escala 1:250 000, serie V.

La SBC representa el 30% de la región boscosa de México y uno de los ecosistemas con mayor número de especies y géneros endémicos como consecuencia de su historia biogeográfica y del nivel de aislamiento que presenta con ecosistemas similares (Ceballos y Valenzuela 2010). Además del alto grado de endemismos, las SBC representan repositorios de poblaciones de animales de amplia distribución que tienen adaptaciones ecológicas y fisiológicas para lidiar con la estacionalidad de dicho ecosistema (Ceballos y Valenzuela 2010). Dentro de las selvas secas neotropicales, la del oeste de México, junto con el Chaco en Brasil, son las dos regiones con el mayor número de especies y géneros de vertebrados terrestres endémicos (Ceballos y Valenzuela 2010). En México, los anfibios son el grupo con más endemismos, seguidos de los mamíferos, las aves y, por último, los reptiles (Ceballos y García 1995). Dentro del grupo de mamíferos, las selvas secas albergan aproximadamente el 35% de las especies de México (Ceballos y García 1995) y son las selvas secas con el mayor grado de endemismo de América (Ceballos y Miranda 1986; Ceballos y Rodríguez 1986).

En las SBC la estacionalidad de la precipitación representa un factor determinante en la estructura y función del ecosistema. Diferentes procesos, tales como la sincronización de la



reproducción y crecimiento de los organismos con la temporada de lluvias o, la limitación espacial de la expansión de algunos organismos asociados a condiciones particulares de humedad, son algunos ejemplos de las dinámicas de las comunidades que tienen lugar en dicho ecosistema (Murphy y Lugo 1986). Particularmente, en el grupo de vertebrados terrestres: los movimientos regionales y locales (a tipos de vegetación menos hostiles), cambios en los patrones de actividad o acumulación de alimento o grasa durante el periodo de escasez de agua, son algunas de las adaptaciones de comportamiento observadas (Ceballos y García 2005; Ceballos y Valenzuela 2010). Por ejemplo, Hoffman y colaboradores (2015) encontraron que en el Pantanal de Brasil, las dos especies de pecaríes (*Pecari tajacu* y *Tayassu pecari*) tienen horarios de actividad diferente entre las temporadas de lluvias y secas; mientras en lluvias ambas especies presentan un patrón unimodal diurno (*P. tajacu* más activo por las mañanas y *T. peccari* más activo por las tardes), durante la temporada de secas ambas tienen un patrón bimodal, con mayor actividad en la noche y menor durante las horas más calientes.

ANTECEDENTES

Efectos de huracanes en diversos ecosistemas

La resiliencia de un ecosistema se entiende como la capacidad que éste tiene para absorber un cambio sin presentar demasiadas alteraciones o pérdidas sustanciales (Johnson y Winker 2010), y por lo tanto, puede regresar a las condiciones previas al disturbio. Debido a que los desastres naturales forman parte de la historia evolutiva de los ecosistemas, y de las especies y comunidades que lo conforman, cada uno tiene sus propios mecanismos de recuperación (Nishida et. al 2017). No obstante, la capacidad resiliente de un ecosistema se puede ver disminuida por diversos factores, tales como el nivel de impacto de la perturbación (entre mayor pérdida de los componentes del sistema, mayor tiempo tomará su recuperación) (Nishida et. al 2017), la presencia o persistencia de perturbaciones antropogénicas antes y después del disturbio, la presencia de especies exóticas que intervienen en los procesos e interacciones naturales, entre otros (Hayasaka et. al 2012).

Existen varios estudios que buscan describir y cuantificar los daños ocasionados por huracanes tras su paso por diferentes ecosistemas. Sin embargo, resulta muy complicado



contar con datos previos a un evento meteorológico de este tipo que provean de la información necesaria para evaluar los efectos reales de dicho evento (Ramírez-Barajas et. al 2007).

En términos generales, dentro de los daños ocasionados por un huracán de alta intensidad se encuentran: (1) una mortalidad masiva de árboles que no sólo sigue un patrón complejo -pues existe una alta mortalidad retardada- sino que modifica la distribución de la biomasa en el paisaje. (2) Cambios en los patrones de regeneración de la vegetación y daños a la cobertura de dosel (Dale et. al 2001; Lugo 2008), que genera a su vez alteraciones en las condiciones microclimáticas de humedad y luz y por lo tanto, en las tasas de recambio de especies vegetales y animales (Waide 1991; Sánchez-Sánchez e Iselbe, 1999; Dale et. al 2001; Lugo 2008). (3) Los daños en la vegetación también tienen un efecto directo en la comunidad animal, ya que los refugios pueden ser destruidos y hay una disminución abrupta en la disponibilidad de recursos alimentarios para muchas especies y un aumento de igual magnitud para otras (Kawabata 2002). Como resultado de todo esto, los huracanes tienen un efecto en la composición y diversidad de la comunidad de animales, particularmente en las abundancias relativas de las especies y de los grupos funcionales, (Kanowski et. al 2008), pueden generar cambios en las interacciones entre especies, (Roznik et. al 2015), así como generar y potenciar migraciones locales y regionales de especies (Johnson y Winker 2010).

La caída de grandes árboles, tal y como se describe con la dinámica de claros en las selvas perennifolias, tienen un efecto muy importante en dicho ecosistema, donde se promueve un proceso de sucesión biológica que ha sido bien estudiado (Quesada et. al 2009). Cuando se abre un claro en el bosque, la temperatura y la radiación solar del sitio aumentan y con ello la posibilidad de reclutamiento de semillas latentes en el suelo, comenzando con las especies que requieren de luz para iniciar la germinación y que tienen altas tasas de crecimiento y de reproducción. La comparación del proceso de sucesión vegetacional asociado a los claros generados por las caídas de árboles y los posibles efectos de un huracán en las selvas bajas caducifolias, tiene sentido únicamente cuando se considera dentro de los parches de bosques semidescuidos o selva mediana subperennifolia (de ahora en adelante SMS), ya que la estacionalidad anual característica de la selva seca y sus efectos en toda la comunidad vegetal



y animal, no permite hacer las mismas conjeturas o suposiciones con respecto a la dinámica de claros (Quesada et. al 2009).

Los efectos que tiene un huracán sobre un ecosistema y sus poblaciones animales son diversos y las respuestas pueden ser múltiples, ya que cada una responde a circunstancias particulares que resultan de las características de cada huracán, como la trayectoria, duración, intensidad, cantidad de precipitación asociada, etcétera, así como de la biología particular e historia de vida de cada especie. Diversos estudios han registrado diferentes efectos en la comunidad de animales, entre los cuales se encuentran: un aumento y/o disminución de gremios tróficos particulares, aumento en las abundancias de especies con hábitos generalistas o asociados a ambientes abiertos o bordes, una relación entre los cambios en la vegetación y la generación de nuevos hábitats que promueven el asentamiento de nuevas especies, o, por el contrario, la extinción local de otras (Johnson y Winker 2010), una mortalidad diferenciada entre especies o entre clases de edad de una misma especie (Klinger 2006), etcétera. Ramírez-Barajas y colaboradores (2012a) encontraron que tras el paso del huracán “Dean” en 2007 sobre una selva mediana subperennifolia ubicada en el sureste de México, los grupos de mamíferos con dietas principalmente herbívoras fueron los más afectados, en contraste con los que presentan una dieta más omnívora (incluso se observó un aumento en la abundancia del armadillo *Dasytus novemcinctus* tras el huracán). En otro estudio, los mismos autores evaluaron la respuesta diferencial de las especies en función de la especialización o generalización del uso de hábitat, encontrando que a pesar de que las especies generalistas son menos vulnerables, no existe una tendencia clara como en el caso de la dieta (Ramírez-Barajas et. al 2012b). Otros estudios reportan que las poblaciones de depredadores tope en zonas tropicales no se ven significativamente perjudicadas por estos eventos (Hernández-Díaz et. al 2007; Fung 2011), y que, de manera general, el gremio de los carnívoros, particularmente los de talla grande, no es un gremio muy vulnerable y parece presentar cierto grado de resistencia a los daños causados por los huracanes. Los autores atribuyen estos resultados al uso del hábitat generalista y a las conductas de forrajeo oportunista (Hernández-Díaz et. al 2007). Sin embargo, la mayor parte de estos estudios fueron realizados después de largos periodos después del paso de los huracanes, sin la posibilidad de identificar si realmente hubo efectos a



corto plazo que generaran cambios particulares en los ecosistemas y en las comunidades de plantas y animales, o de evaluar el sentido en el que los patrones cambian después de la perturbación.

Por otra parte, cuando un huracán se encuentra asociado a fuertes lluvias (contrario al huracán “Dean”), se genera una explosión anómala de recursos foliares y de materia orgánica disponible en el suelo que pueden beneficiar a las especies herbívoras y omnívoras (Labisky et. al 1999, Kanowsky et. al 2008).

La segregación temporal y espacial representa una de las principales estrategias de los organismos para disminuir las presiones de competencia interespecífica en un sitio (Schoener 1974) y se ha sugerido que ésta, a su vez, consiste en uno de los principales mecanismos subyacentes a la biodiversidad de un sitio (Jaksin y Marone 2007). Asimismo, como se menciona previamente, cambios en los patrones de actividad y movimientos locales, son algunas de las estrategias adaptativas de los organismos a las sequías en las SBC, revelando así la posible plasticidad que algunas especies tienen en su comportamiento. Dicho lo anterior, es razonable pensar que cambios en los patrones de uso del espacio y tiempo de algunas especies sean una posible respuesta adaptativa o de resistencia a las perturbaciones ambientales y ecológicas. Por ejemplo, Cruz y colaboradores (2018) observaron que la probabilidad de detección y ocupación de tres felinos pequeños del bosque Atlántico de Argentina disminuye conforme aumenta el grado de intensidad de uso antropogénico, así como conforme aumenta la probabilidad de ocupación del ocelote. De igual forma, el ocelote y el gato pintado chico, han modificado su horario hacia uno nocturno en los sitios de mayor acceso humano. En otro estudio, Norris y colaboradores (2010) encontraron que el armadillo de nueve cintas modifica su patrón de actividad en función del tamaño de parche de la vegetación, por lo que en parches grandes es completamente nocturno, en parches medianos catemeral y en parches pequeños (< de 1000 ha) es diurno.

Es claro entonces que, aunque es difícil establecer un patrón en los posibles efectos de los huracanes sobre los ecosistemas, toda la información que se ha obtenido y que se puede obtener en un futuro, contribuye a un mayor entendimiento sobre dichas perturbaciones y sus



efectos en los ecosistemas. La costa del Pacífico de México representa una de las zonas más vulnerables a la inminente amenaza que representa el aumento de frecuencia e intensidad de huracanes (Sadler 1964; Jáuregui 1987) y ésta contiene la mayor parte de las selvas bajas caducifolias remanentes del país (Rzedowski 1978), por lo cual, información respecto a los posibles efectos a diferentes escalas ecológicas es trascendental para la elaboración de planes adecuados de prevención y adaptación específicos.

Con este estudio se buscó evaluar si después del paso del huracán "Patricia" sobre la Reserva de la Biósfera de Chamela-Cuixmala, existen efectos visibles en algunas especies de mamíferos de talla mediana y grande, tanto en: 1) los patrones de ocupación de acuerdo a las características del hábitat (siete meses después del paso del huracán), como en 2) los patrones de actividad. Dados los cambios estructurales que ocasionó el huracán, de manera general espero encontrar una probabilidad de ocupación afectada por variables asociadas a dichos cambios. Particularmente, espero encontrar que las especies omnívoras y herbívoras se vieron beneficiadas debido a la explosión de recursos posterior al huracán como resultado de las lluvias que siguieron a "Patricia" (el conejo de monte y el venado cola blanca). El coati probablemente se benefició en menor medida por la asociación al ambiente cerrado que mantiene y la dieta generalista que presenta. Asimismo, espero que el ocelote se vea afectado de manera negativa por la apertura del dosel que el huracán ocasionó. En cuanto a los patrones de actividad espero encontrar cambios hacia horarios crepusculares y nocturnos en las especies diurnas debido a la extremización de condiciones que generó la apertura del dosel y el consecuente aumento de la temperatura y radiación, entre otros.

MÉTODO

Sitio de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala (de ahora en adelante RBChC), localizada en la cuenca del río Cuixmala, en el municipio de La Huerta, en el estado de Jalisco. Esta reserva comprende un área total de 13,142 hectáreas, de las cuales, diferentes fracciones pertenecen a distintos propietarios tanto federales como particulares (INE, 1996).



Reserva de la Biósfera de Chamela-Cuixmala

La RBChC se encuentra dentro de la región central de la vertiente del Pacífico. El tipo de clima que presenta esta región es de tipo cálido subhúmedo de menor humedad, con una temperatura media anual de 24.9° C y una estacionalidad muy marcada; más del 80% de la precipitación se presenta entre julio y noviembre, el resto del año consiste en la temporada de secas (Bullock, 1986) (Fig. 3). La precipitación promedio anual es de 788 mm. La humedad relativa anual no baja del 65% y tiene los valores más altos en los meses de agosto y septiembre (95%). El paisaje consiste en lomeríos que no sobrepasan los 200 msnm y una planicie aluvial en los bordes del río Cuixmala (INE, 1996).

En esta región de la costa del Pacífico se ha registrado un desfase entre la temporalidad de la radiación solar (RI) más alta y la temperatura anual máxima. La primera se presenta en los meses de abril y mayo, y la segunda en los meses de junio a septiembre (Barrada 1991).

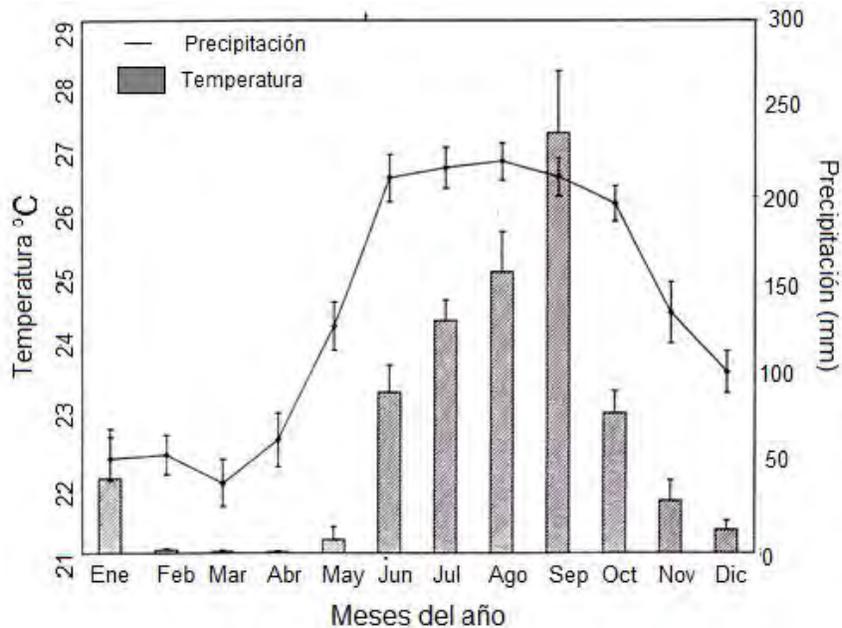


Figura 3. Promedios mensuales y error estándar en la temperatura media y precipitación (1978-2000) de la estación meteorológica de la Estación de Biología Chamela. Tomada de García Oliva et. al 2002.

Vegetación y fauna de la RBChC

Dentro de la vegetación de las selvas bajas caducifolias de la costa del Pacífico, la familia Leguminosae es la más diversa, mientras que las familias Capparaceae, Zygophyllaceae,



Malvaceae, Cactaceae y Burseraceae son las familias de plantas leñosas más dominantes y diversas. De acuerdo con Noguera y colaboradores (2002), en esta reserva se pueden encontrar dos patrones de vegetación, (1) la zona costera, en donde se distribuyen manglares, matorrales espinosos, vegetación riparia (localizada fuera de los límites de la RBChC), selva mediana subperennifolia y selva baja caducifolia y (2) los lomeríos, donde el tipo de vegetación predominante es la selva baja caducifolia.

La selva baja caducifolia (SBC) se caracteriza por la pérdida de follaje a finales de la temporada de lluvias (Bullock 1986). La altura media oscila entre los 5 y 10 metros. El dosel es semicerrado o cerrado y mide entre 1 y 16 metros de altura. En general, hay 125 árboles/ha y existen entre 19 y 52 especies de árboles. El diámetro de los troncos de los árboles es pequeño, no más de 10 centímetros, además tienen pocas ramificaciones. El sotobosque no es mayor de 4 o 5 metros. En las laderas orientadas hacia el oeste hay una predominancia de especies más tolerantes a condiciones secas, como lo son *el Agave angustifolia*, *A. colimana*, el cuachalalate (*Amphipterygium adstringens*), el palo mulato (*Bursera grandifolia*), entre otras. La SBC de Chamela se encuentra dominada por la familia Leguminosidae, sin embargo, hay una alta diversidad de epífitas y bejucos, así como varias especies de cactáceas. Este tipo de vegetación, además, representa centros importantes de diversidad biológica, de endemismo y de especiación (Noguera et. al 2002; Trejo 2010).

Además de los ríos que contienen agua de forma permanente: Cuixmala y San Nicolás, esta región contiene una importante red de pequeños ríos y arroyos que cargan agua durante las lluvias. A lo largo de los valles de los ríos y arroyos se extienden algunos fragmentos de selva mediana subperennifolia (SMS) (conocidas también como selvas de arroyo). A diferencia de la selva baja, la selva mediana subperennifolia mantiene parcialmente el follaje durante la época de secas, éste es más obscuro y la densidad de árboles es menor. El dosel puede llegar a medir hasta 20 m de altura con algunos árboles de hasta 30 m y muchos árboles tienen un diámetro a la altura de pecho (DAP) mayor a 30 cm. El sotobosque no mide más de 4 o 5 m. (Noguera et. al 2002; Trejo 2010).



Además de la selva baja caducifolia y la selva mediana subperennifolia, es posible encontrar manglares y matorral espinoso a lo largo de la zona costera y en las desembocaduras de algunos ríos (Noguera et. al 2002, INEC, 1996).

Entre las especies de mamíferos endémicos a la región de la RBChC están: el zorrillo pigmeo (*Spilogale pygmaea*), el tlacuachín (*Tlacuatzin canescens*), la rata de Magdalena (*Xenomys nelsoni*), el murciélago platanero (*Musonycteris harrisoni*) y la musaraña gigante mexicana (*Megasorex gigas*) (Ceballos y Valenzuela 2010).

Huracanes en la región de la Reserva de la Biosfera de Chamela-Cuixmala en la última década

Huracán “Jova”

El 12 de octubre de 2011 el huracán “Jova”, de categoría 2, tocó tierra a 8 km al sur de la población La Fortuna, en el estado de Jalisco. A una distancia de igualmente 8 km de la RBChC. De acuerdo con la Coordinación General del Servicio Meteorológico Nacional, este huracán presentó vientos máximos sostenidos de 160 km/h y rachas de 195 km/h, así como una precipitación de 299 mm en los días posteriores. “Jova” se caracterizó por ser un huracán destructivo, particularmente por las fuertes lluvias que lo siguieron y que ocasionaron deslaves de los cerros y desbordamiento de ríos (Bravo y Hernández 2011).

Huracán “Manuel”

El huracán “Manuel” fue de baja intensidad (categoría 1 de la escala de Saffir-Simpson), éste tocó dos veces el territorio mexicano, la primera a 20 km de Manzanillo, Colima y aproximadamente a 114 km de la RBChC, el 15 de septiembre de 2013 y la segunda en la zona norte del estado de Sinaloa. El trayecto de este huracán pasó lo largo de la costa del Pacífico en tierra firme, aunque no se sabe a ciencia cierta la profundidad dentro del continente a la que ocurrió. La precipitación asociada a “Manuel” tuvo efectos importantes en toda la región, incluyendo los estados de Jalisco, Michoacán y Guerrero (Pérez et. al 2015). Primero alcanzó vientos de hasta 110 km/hr y posteriormente en Sinaloa de 120 km/hr y rachas de 150 km/hr (Bravo 2013).



Huracán “Patricia”

El 23 de octubre de 2015 el huracán “Patricia” tocó tierra en la costa del Océano Pacífico, en el estado de Jalisco. Este huracán ha sido reportado como el más intenso en la historia del este del Pacífico Norte y del Atlántico Norte. Se registraron velocidades de hasta 361 km/hr y una presión atmosférica mínima de 939 mb. La intensidad de “Patricia” bajó considerablemente en el momento en el que tocó tierra, posiblemente como efecto de la barrera topográfica que representó la Sierra Madre Occidental, así como del amortiguamiento de las selvas conservadas de la región (NOAA, 2015).

Después del paso del huracán, se formaron fuertes precipitaciones en las zonas alta de los lomeríos que, a su vez, causaron graves daños a la vegetación y las comunidades aledañas. El ojo del huracán “Patricia” atravesó la playa Cuixmala y la comunidad de Emiliano Zapata, ubicada aproximadamente a 15 km de la RBChC. Patricia dejó una franja angosta de daños muy severos entre Emiliano Zapata y Chamela, región donde se encuentra localizada la RBChC (NOAA, 2015) (Fig. 4).



Figura. 4. Trayectoria del huracán A. “Jova”, B. “Manuel” y C. “Patricia”, así como la ubicación de la Reserva de la Biósfera de Chamela-Cuixmala (Cuadro rojo).

Dentro de los efectos más evidentes de “Patricia” en la RBChC se encuentran: la defoliación y apertura del dosel, la desaparición parcial del estrato más alto del dosel y con ello, de una parte importante de la selva mediana que se encuentra a lo largo de los cauces de los ríos estacionales, la abrupta disponibilidad de agua posterior al evento y la explosión consecuente de recursos foliares (*obs. per.*) (Fig. 5).





Figura 5. Daño inmediato ocasionado por el huracán “Patricia” en la RBChC (la pérdida repentina de hojas y la desaparición parcial de los estratos más altos del dosel). Fotos obtenidas del reporte del *National Hurricane Center*, tomadas por John Galetzka (NOAA, 2015).

Los efectos mencionados anteriormente pudieron haber beneficiado a especies de plantas de rápido crecimiento y a especies de animales asociadas a ellas, así como a especies especializadas en la descomposición de la materia orgánica acumulada en el suelo. Asimismo, como ya se ha registrado anteriormente, el huracán pudo haber ocasionado, de forma directa o indirecta, cambios en las abundancias relativas de las especies, tanto animales como vegetales, así como cambios en los patrones de uso espacial y temporal del hábitat de algunas especies.

Cabe mencionar que uno de los efectos indirectos de las perturbaciones del ecosistema por parte de “Patricia” es el aumento de sucesos de incendios dentro de los parches de bosque, pues la materia orgánica que resultó de la caída masiva de hojas, ramas y árboles generó una acumulación de combustible natural en el suelo que no pudo ser procesada por los organismos descomponedores. Así, de acuerdo con la Secretaria de Medio Ambiente y Desarrollo Territorial de Jalisco, entre los meses de enero a junio del año de 2016, 4,649 ha se vieron afectadas por incendios, casi cuatro veces más de las reportadas en años anteriores.

Los regímenes de precipitación registrados por la estación meteorológica de la Estación Biológica de Chamela (EBCH) reflejan los picos de lluvias asociados a los dos huracanes que han tenido lugar en el mes de octubre (“Jova” y “Patricia”), temporada en la que termina la época de lluvias e inicia la de secas. El huracán “Manuel” ocurrió en el mes de septiembre de 2013 por



lo que las lluvias asociadas a él forman parte de los regímenes de precipitación normales asociadas a la temporada.

Especies de estudio

En este estudio se llevó a cabo un análisis de ocupación y de patrones de actividad de ocho especies de mamíferos: el conejo de monte (*Sylvilagus cunicularius*) (Fig. 6A), el coatí (*Nasua narica*) (Fig. 6B), el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) (Fig. 6C), el ocelote (*Leopardus pardalis*) (Fig. 6D), el puma (*Puma concolor*) (Fig. 6E), el pecarí de collar (*Pecari tajacu*) (Fig. 6F), el tlacuache (*Didelphis virginiana*) (Fig. 6G), y el jaguar (*Panthera onca*) (Fig. 6H). Cabe mencionar que para el análisis de probabilidad de ocupación únicamente se utilizaron datos obtenidos después del huracán y para el análisis de patrones de actividad se utilizaron datos obtenidos antes y después del huracán. Por tal motivo, en cada análisis se contó con un tamaño de muestra diferente de cada especie, y como consecuencia, en el primer análisis no fue posible considerar a las últimas tres especies (al jaguar, el tlacuache y el pecarí de collar) por el bajo número de registros obtenidos.

Para llevar a cabo estos análisis, la información más relevante sobre la ecología e historia de vida de cada especie fue obtenida y resumida (Tabla 1).





Figura 6. Fotografías tomadas en campo de las especies de estudio. **A.** *Sylvilagus cunicularius*. **B.** *Nasua narica*. **C.** *Odocoileus virginianus*. **D.** *Leopardus pardalis*. **E.** *Puma concolor*. **F.** *Pecari Tajacu*. **G.** *Didelphis virginiana* y **H.** *Panthera onca*.



Tabla 1. Información sobre la biología e historia de vida de cada especie considerada en este estudio (AH= Ámbito hogareño, S= Tasa de fecundidad).

Especie	AH (ha)	Gestación (días)	Periodo Rep.	Tasa de supervivencia	S	Horario de actividad	Preferencia de hábitat	Alimentación	Fuente
Conejo	3.62 ¹ CA=0.51 ¹	30 ²	Todo el año ²	0.34 y 0.36 (juveniles) 0.56 y 0.68 (adultos) ³	0.92	Crepusculares y nocturnos ¹ , nocturnos ⁴	Pastizales	Estricto herbívoro	1. Vázquez et. al 2013, 2. Ceballos y Galindo 1984, 3. González et. al 2007, 4. Gómez et. al 2005
Tlacuache	4.7 ¹ 245	93-103 hasta que destetan ²	Partos en: marzo y junio ² , Febrero y mayo ³	31.3% de los que se independizan ² , 27% de las hembras ³	0.91	Nocturnos ⁴	Bosques secos y de galería ⁵	Omnívoro ^{3,4,5}	1. Lay 1942, 2. Hossler et. al 1994, 3. Austad 1993 4. Ceballos y Galindo 1984 5. Zarza y Medellín 2005
Coatí	383 ¹	60 ¹	Nacimientos en julio y agosto ¹	53-100% machos, 46-100% hembras ²	0.95	Diurnos ¹ , diurno ⁴	Bosques riparios en ambientes secos	Carnívoro con alto grado de omnivoría ¹	1. Valenzuela y Ceballos, 2. Hass y Valenzuela 2002, 3 Valenzuela y MacDonald 2002 4 Gomez et. al 2005
Pecarí	10-1000 ¹ 31.0-80.3 ⁵ 25 -800 ⁶	145 ⁵ 141-151 ⁶	Febrero y marzo ³ Nacimiento en marzo ⁵ Nacimientos en junio y julio ⁴	-----	-----	Diurnos ^{2,3} Diurnos/Crepusculares ⁶	Selva subperennifolia y caducifolia ⁴ Selva seca ⁷	Omnívoro, pero predomina la herbivoría ⁶	1. Fragoso 1998 2. Gómez et. al 2005 3. Tobler et. al 2009, 4. Mandujano y Martínez-Romero 2000, 5. Judas y Henry 1999 6. Wilson y Mittermeier 2009, 7. Núñez 2006 (<i>obs. per</i>)
Venado	59-520 ¹ , 71-342 ² 100-300 ³	202 ¹ , 196-205 ³	Hembras en celo en Otoño ¹ , En los trópicos todo el año ²	0.54 ⁵ , hembras=0.85, 0.65, ⁶ machos=0.57, 0.38 ⁶	0.95	Crepusculares principalmente ^{1,2} , Crepusculares con actividad en el día y la noche ⁷ .	Pastizales Selva baja caducifolia ^{2,4}	Ramoneador ⁴	1 Smith 1991, 2. Hewitt 2011, 3. Wilson y Mittermeier 2009, 4. Mandujano 2004 5 Mandujano y Gallina 2005, 7. Galindo y Weber 2005
Ocelote	523 – 568 ¹ 80-350 ^{2,3} 1560-1770 ³ 601-1341 ⁴	79-83 ^{3,5}	Todo el año, posiblemente sincronizado con las lluvias ^{3,5}	_____	_____	Nocturnos/crepusculares ² Dos picos: antes de medianoche y antes del amanecer ⁴	Hábitats con cobertura vegetal densa ²	Carnívoro ²	1. Martínez-Meyer 1997 2. Tewes 1986 3. Wilson y Mittermeier 2009, 4. DiBittetti et. al 2006 5. Laack et. al 2005
Puma	4180 – 7590 ¹ 6100 -8100 ²	92-96 ³	Todo el año, posiblemente sincronizado con las lluvias ³	_____	_____	Nocturnos/crepusculares Dos picos: 02:00-06:00 y de 18:00 -22:00 hrs ¹	Bosques secos y de galería ^{1,5}	Carnívoro ^{1,2,3}	1. Núñez 2006 2. Ceballos et. al 2002 3. Wilson y Mittermeier 2009
Jaguar	4 200-10 000 ¹ 7 000-11 000 ³	93-105 ³	Todo el año	_____	_____	Catemerales ³ Con dos picos: 2:00-6:00 hrs. y de 18:00-22:00 hrs	Bosques riparios y cercanos a fuentes de agua ^{1,3}	Carnívoro ^{1,2,3}	1. Núñez 2006 2. Ceballos et. al 2002 3. Wilson y Mittermeier 2009,

Toma de datos

Para llevar a cabo los dos objetivos planteados en este estudio se usó fototrampeo, una técnica que consiste en cámaras automáticas que a partir de fotografías y/o videos se registra la fauna presente en un sitio. Estos dispositivos se activan con movimiento o con cambios de temperatura a través de un sensor de luz infrarroja y se pueden colocar en campo con el objetivo de optimizar la obtención de registros de una o varias especies en particular. Las cámaras-trampa, junto con la aplicación de modelos estadísticos de captura-recaptura y modelos de ocupación, han resultado de gran utilidad para realizar inferencias sobre dinámicas poblacionales, estimaciones de abundancias y densidades poblacionales de especies esquivas y difíciles de detectar de otra manera, e incluso para la evaluación y caracterización de los patrones de actividad y uso de hábitat, entre otros (Thompson 2013; Long et. al 2012).

La ubicación de los sitios de muestreo se determinó primero en un mapa a través de un diseño basado en cuadrículas de 500m². Una vez en campo, las cámaras-trampa se colocaron de manera aleatoria dentro de un radio de 50 m de los sitios ubicados en el mapa, en puntos que aumentarían la probabilidad de detección; por ejemplo, a lo largo de senderos o cauces de ríos y arroyos secos y donde hubiera rastros de fauna, tales como excretas o huellas. Cada análisis tuvo un diseño de muestreo y un número de cámaras-trampa diferentes.

Todas las estaciones de muestreo consistieron en estaciones simples (una cámara-trampa por estación) y se colocaron a una altura aproximada de 60 cm del suelo y aproximadamente a 2 m del sendero o punto focal con el objetivo de detectar tanto a las especies pequeñas (e.g., *S. cunicularius*) como grandes (e.g., *P. onca*).



CAPÍTULO I: PATRONES DE OCUPACIÓN

INTRODUCCIÓN

Se dice que los animales seleccionan el hábitat cuando utilizan un tipo de hábitat en mayor proporción a la que se encuentra espacialmente disponible (Manly et. al 2002) y ésta a su vez responde a la ecología, adaptaciones e historia de vida de cada especie. Se ha sugerido que varios factores intervienen en dicho proceso, tales como la distribución, disponibilidad y calidad de los recursos, la disponibilidad de refugios y las potenciales presiones de depredación y de competencia (Werner et. al 1983). Así, durante la selección del hábitat, los animales se enfrentan a diferentes “trade-offs” que ponen en juego diferentes costos y beneficios asociados a dichos factores y que varían dependiendo del tipo de hábitat (Manly et. al 2002). Por ejemplo, mientras para algunas especies un hábitat abierto generalmente está asociada a una alta disponibilidad de recursos, un hábitat cerrado provee de protección contra depredadores (Godvick et. al 2009). Los “trade-offs” y la relativa importancia de cada factor puede variar a lo largo de la historia de vida de los individuos, de la edad, del sexo, de las condiciones climáticas, de la hora del día, de las actividades diarias y de la temporada del año (Beier y McCullogh 1990; Manly et. al 2002). Asimismo, la disponibilidad y calidad de los recursos puede variar a lo largo del espacio y del tiempo (como consecuencia de cambios estacionales, por fluctuaciones a lo largo del día o por la ocurrencia de eventos abruptos) (Boyce et. al 2002; Paolini et. al 2018). A los cambios de selección de hábitat que manifiesta cada individuo y que responden a la variabilidad y a las fluctuaciones de la disponibilidad de recursos a lo largo del paisaje se conoce como respuesta funcional de selección de hábitat (Mysterud e Ims 1998)

La estacionalidad de los ecosistemas que se ve reflejada en las condiciones ambientales (diferencias en las temperaturas, en la humedad relativa, en la cobertura forestal y en la disponibilidad de agua, entre otros) también tiene como consecuencia efectos en factores bióticos como cambios en los niveles de riesgo de depredación y cambios en las interacciones interespecíficas (Dussault et. al 2005; Paolini et. al 2018). Por ejemplo,



Godvick y colaboradores (2009) observaron que la selección de hábitat del ciervo rojo en Suecia varía en función de la hora del día (durante el día selecciona ambientes cerrados y durante la noche ambientes abiertos como consecuencia del riesgo de depredación), pero también en función de las temporadas (en la primavera y en el otoño se observó un mayor grado de selección de sitios con pastos y en el verano una mayor selección de los bosques).

Por lo anterior, la estacionalidad de un ecosistema, tal como la que caracteriza a la SBC, representa un factor determinante para entender las dinámicas de selección y distribución de las especies a lo largo del espacio. También resulta imprescindible considerar la estacionalidad y variabilidad de un ecosistema para entender los posibles efectos que las perturbaciones (tanto naturales como antropogénicas) pueden tener sobre dicho ecosistema y sus comunidades animales.

Los desastres naturales son eventos naturales de alto impacto que ocurren con cierta periodicidad (Tsuyusaki 2001). Forman parte de la historia evolutiva de los ecosistemas y, por lo tanto, las comunidades que los conforman, así como las relaciones interespecíficas que los sustentan, tienen la capacidad resiliente para recuperarse de los daños que ocasionan a través de diferentes mecanismos. Asimismo, los desastres naturales han jugado un papel importante en la generación de nuevos hábitats y de nuevas condiciones que a su vez promueven la evolución de las especies (Nishida et. al 2017).

Diversos estudios han evaluado los efectos que un desastre natural puede tener sobre la comunidad de animales. Las respuestas e impactos que se han observado varían en función de factores como el tipo de desastre natural (huracán, inundación, sequía, tsunami, incendio, etcétera) (Nishida et. al 2017), la intensidad y características de dicho evento (Sousa 1984; Nishida et. al 2017), el tipo de ecosistema (Waide 1991; Labisky et. al 1999, Kanowsky et. al 2008) y las características de los animales de estudio (gremio trófico, grado de especialización de hábitat, ciclos reproductivos e historias de vida, entre otros) (Waide 1991; Johnson y Winker 2010; Ramírez-Barajas et. al 2012a, 2013b; Labisky et. al 1999, Kanowsky et. al 2008).



Asimismo, a pesar de que existen efectos directos de los desastres naturales (una alta mortalidad, mayores flujos de migración y emigración, explosión y/o disminución de recursos, etcétera), se ha sugerido que son los efectos a mediano y largo plazo los que pueden tener consecuencias sobre las dinámicas de la comunidad animal de un ecosistema, tales como cambios en la estructura de la vegetación y cambios en la disponibilidad y distribución de recursos (incluyendo la disponibilidad de refugios) (Klinger 2006). Por ejemplo, Johnson y Winker (2010) evaluaron el efecto que el huracán “Iris” tuvo sobre la comunidad de aves en una región en Belice y encontraron diferentes efectos a corto y mediano plazo. Por una parte, cuando compararon la tasa de captura pre-huracán y post-huracán, encontraron que ésta aumentó tan solo un mes después de dicho evento, y lo explican por la combinación de diversos factores: la disminución de la altura de dosel y por lo tanto, el aumento de la efectividad del muestreo, el aumento de la actividad de forrajeo de los individuos como respuesta al hábitat cambiante y, el aumento de áreas territoriales o ámbitos hogareños como respuesta a la perturbación. Registraron además la pérdida local de cinco especies. Un año después, los autores identificaron que el número de especies extintas localmente aumentó a 11 (todas asociadas a bosques cerrados), que hubo un importante aumento en las abundancias relativas de las especies granívoras, así como nuevos registros de especies de dieta granívora y asociadas a los bordes de los ecosistemas. Reconocieron que los movimientos de migración y emigración de individuos de regiones no perturbadas representan un factor importante para la recuperación de los ecosistemas. Este estudio representa un buen ejemplo del papel que juega el tiempo en la reestructuración de las comunidades después de la ocurrencia de eventos de gran impacto.

Las especies del presente estudio se caracterizan por presentar amplias distribuciones y por habitar una amplia variedad de ecosistemas (Tabla 1). Esto puede ser un buen indicativo de la alta plasticidad ecológica que presentan, misma que les permite sobrevivir en condiciones subóptimas por largos periodos (como es el caso del periodo de sequía de los BTC).

La llegada de huracanes a ecosistemas como la SBC de la RBChC puede afectar en diferentes niveles a diferentes especies. Es posible que las alteraciones a la vegetación y la



redistribución de materia y recursos tengan un efecto a mediano plazo en las dinámicas de la comunidad animal. Para reconocer efectos a mediano plazo es importante identificar las posibles respuestas que los animales tienen a corto plazo, pues esto permite establecer las tendencias y los cambios que ocurren a lo largo del proceso de recuperación del ecosistema.

Con este estudio busqué identificar los posibles factores que influyen en la selección del hábitat de cinco especies después del paso del huracán “Patricia”. Estas especies tienen en común un alto grado de plasticidad, pero difieren en el tipo de dieta y en el hábitat con los que están asociados, creando un espectro amplio de potenciales respuestas.

Una forma de evaluar e identificar la selección de hábitat de las especies es a través de la identificación de variables asociadas a la unidad espacial de interés y del hábitat que se quiere estudiar (Boyce et. al 2002). Así, seleccioné variables del ecosistema que pudieran describir los daños ocasionados por el huracán, que informaran sobre la selección de hábitat de las especies y que pudieran ser incorporados en modelos de ocupación. Éstos permiten hacer inferencias sobre la probabilidad de ocupación de cada especie dentro del área de muestreo en función de las variables de interés.

La ocupación (Ψ) es la probabilidad de que un sitio aleatorio dentro de un área se encuentre ocupado por una especie, es decir, que contiene al menos un individuo. No obstante, debido a que los animales no siempre son detectados en los sitios que ocupan, es necesario calcular una probabilidad de detección (p) que se basa en la frecuencia de registros de dicha especie en múltiples sitios de muestreo. Así, los modelos de ocupación abordan el problema que implica la detección imperfecta y otros problemas del proceso de observación de los animales durante los muestreos y que, si se ignoran, los patrones de ocupación pueden ser confundidos con los patrones de detección (Mackenzie et. al 2006).

OBJETIVO

Identificar si algún conjunto de covariables asociadas al daño ocasionado por el huracán, tales como el nivel de daño, la productividad primaria y el tipo de vegetación, influyen en la probabilidad de ocupación y detección del conejo (*Silvilagus cunicularius*), el



coatí (*Nasua narica*), el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), el ocelote (*Leopardus pardalis*) y el puma (*Puma concolor*).

OBJETIVOS PARTICULARES

- Reconocer si las variables medidas en este estudio describen el daño que generó el huracán y si están relacionadas con el patrón de ocupación de las especies.
- Identificar las variables que mejor explican los patrones de ocupación y detección de cada especie.

HIPÓTESIS

Debido a las diferencias biológicas y ecológicas en cuanto a dieta y uso de hábitat de las especies de estudio, se sugiere que el huracán las afectó de manera diferencial. Se plantea que especies como el conejo y el venado, de dieta herbívora y asociados con ambientes abiertos y con la selva baja caducifolia (específicamente el venado cola blanca) se podrán ver beneficiados por las perturbaciones (que las densidades poblacionales pudieran aumentar y por lo tanto también la probabilidad de ocupación), ya sea por presentar una dieta dominada por gramíneas o por la explosión foliar que ocurrió después del huracán. Probablemente el coatí, una especie de dieta omnívora con cierto grado de carnivoría, también se pudo haber beneficiado, aunque en menor medida debido a que tiene una mayor asociación con la selva mediana. Por el contrario, especies como el ocelote, del cual se ha reportado que tiene asociación con la selva mediana y con un dosel cerrado y tiene una dieta completamente carnívora quizás se vio afectada de forma negativa por el huracán, es decir, sus densidades poblacionales bajaron y con ellas la probabilidad de ocupación. El puma, al ser un carnívoro de ámbitos hogareños amplios y uso de hábitat generalista (aunque puede llegar a evitar ambientes abiertos, su amplia distribución abarca desde ecosistemas cerrados como bosques de coníferas hasta desiertos y pastizales) posiblemente no se vio afectado (Chávez 2005) (Fig. 7).



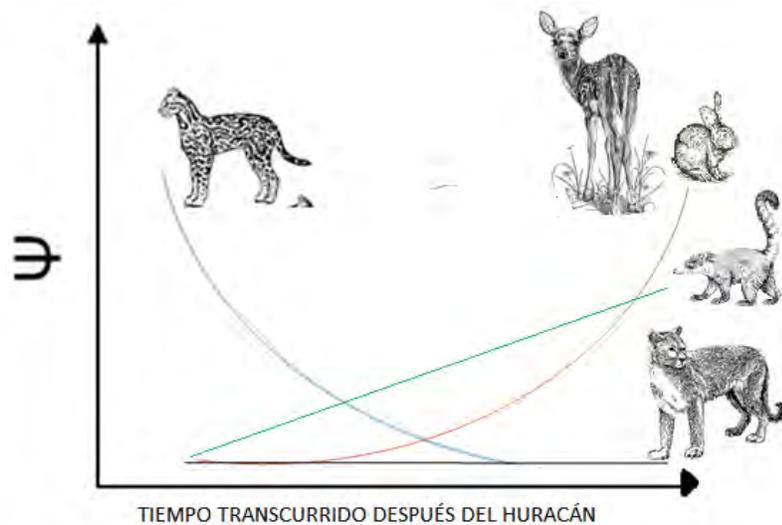


Figura 7. Respuestas de ψ esperadas de las especies a la perturbación del ambiente dada por el huracán.

Específicamente se plantea que:

a) Con respecto al nivel de daño:

- La probabilidad de ocupación de todas las especies, excepto del puma, tiene una relación positiva con el nivel de daño. Esto debido a que las zonas más dañadas representan sitios de explosión foliar o de crecimiento de pastos y a que las especies herbívoras estudiadas se encuentran asociadas con ambientes abiertos (aumentando la presencia y visibilidad de los herbívoros en estos sitios). Lo anterior puede promover una mayor ocupación de los depredadores como el coati y el ocelote, pero se espera una relación menor debido a que éstas tienen menor asociación con este tipo de vegetación.

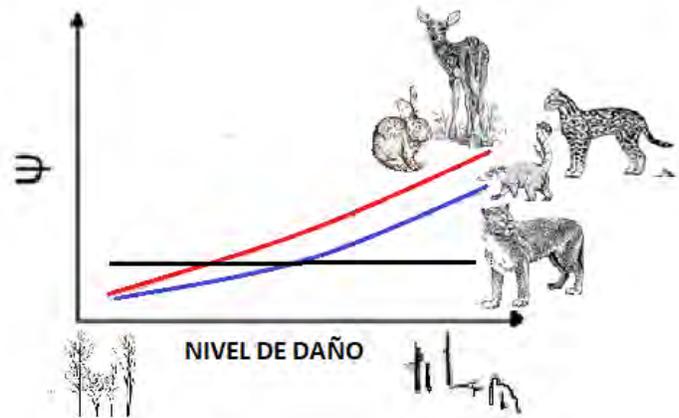


Figura 8. Hipótesis planteada para el daño a la vegetación

No se espera mayor variación en el puma (Fig. 8).



b) Con respecto a la productividad primaria:

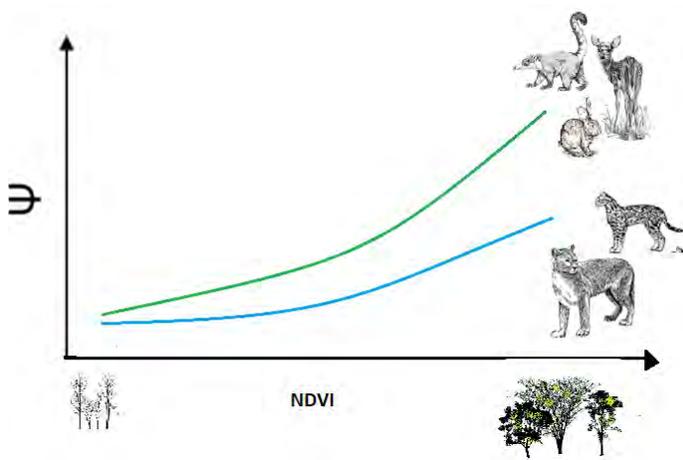


Figura 9. Hipótesis planteada para la productividad primaria (NDVI).

- Por el tipo de dieta, la probabilidad de ocupación del venado, del conejo y del coatí (especies herbívoras y omnívora-carnívora) estarán positivamente relacionadas con el valor de NDVI, pues al ser un subrogado de la productividad primaria, las tres especies podrían estar seleccionando las zonas con mayor alimento. La misma lógica puede

aplicarse para la probabilidad de ocupación del ocelote y del puma, pero en menor medida (Fig. 9).

c) Con respecto al tipo de vegetación:

Se sugiere que el daño más severo ocurrió en la selva mediana (asociado a la caída y desenraizamiento de árboles grandes) y que la defoliación ocurrió principalmente en la selva baja, por lo que:

- La probabilidad de ocupación de todas las especies será alta en la SMS debido a que mantiene las condiciones ambientales menos extremas. En la SBC la ocupación del ocelote y del coatí será menor que el resto porque en general son especies asociadas a mayor cobertura de dosel (Fig. 10).

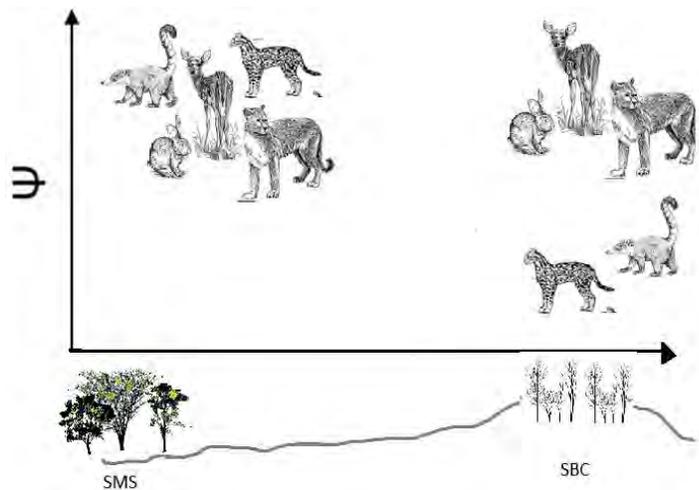


Figura 10. Hipótesis planteada para el tipo de vegetación



Modelos de ocupación

Un modelo es una representación simplificada de la realidad en la que se busca capturar el sistema de interés a través de la menor cantidad de cualidades o parámetros (Owen-Smith 2007). A través de estas representaciones y de su contrastación con los datos se busca entender y comprender la naturaleza, así como entender la estructura lógica de un sistema complejo (Equihua y Pérez-Maqueo 2010). Los modelos representan hipótesis teóricas que proyectan un conjunto de suposiciones y relaciones iniciales y que le dan sentido a la predicción o al resultado esperado y que pueden ser posteriormente planteadas a partir de representaciones matemáticas o computacionales. Con los modelos se busca entender un suconjunto de procesos que conforman el sistema completo o la realidad o un fenómeno particular (Equihua y Pérez-Maqueo 2010). Los resultados de los modelos pueden ser muy diferentes a lo esperado y esto puede deberse a que: (1) el modelo no fue planteado correctamente o, (2) a la existencia de relaciones y conexiones dentro del sistema de estudio que inicialmente no fueron consideradas (Owen-Smith 2007).

La estimación de la distribución y la abundancia de las especies representan parámetros demográficos difíciles de estimar debido a que éstos están confundidos con la detección imperfecta de las técnicas y métodos utilizados para estudiar a las especies de interés. Así, los métodos clásicos que no abordan una detección imperfecta tienden a subestimar la abundancia o la presencia de especies en determinados sitios, a esto se le conoce como estimación “ingenua” del área ocupada. De esta forma, los modelos de ocupación surgen de la base de que en un proceso de muestreo biológico es imposible asegurar si una especie está ausente en un sitio, por lo cual, consideran que los muestreos son resultados dos procesos: la ocupación (ψ) y la detección (p), donde la primera se refiere a si la especie está presente en un determinado sitio durante la temporada de muestreo y la segunda si fue detectada o no (Mackenzie et. al 2006). Los análisis de ocupación permiten ajustar diferentes modelos y cada uno presenta diferentes combinaciones de las variables



predictoras. Cada modelo difiere en el nivel de complejidad, pero todos surgen de un modelo global (que por definición es el que contiene el mayor número de parámetros).

Estos modelos funcionan a partir de las historias de detección (h) de una especie en un sitio particular, es decir, de las secuencias binarias de detecciones (1) y de no detecciones (0) de los sitios particulares de estudio. A partir de las historias de captura, los modelos de ocupación estiman la probabilidad de ocurrencia (ψ) de cada sitio disociándola de la probabilidad de detección (p). En ambos casos podemos considerar variables predictoras específicas a cada sitio que modifiquen la probabilidad de que la especie se encuentre presente o sea detectada. En general, los métodos que se utilizan para realizar las inferencias de los parámetros de interés se basan en el método de máxima verosimilitud (Mackenzie et. al 2006; Baley et. al 2014; Guillera-Arroita 2017).

La no detección de una especie puede deberse a cuestiones metodológicas que conciernen al diseño de muestreo o a eventos aleatorios que a su vez pueden ser modelados. Dado que lo más lógico es pensar que tanto la probabilidad de ocupación como la de detección son heterogéneas entre los sitios, los modelos de ocupación permiten estimar dichos parámetros en función de covariables de las cuales se tengan razones para pensar que pueden incidir en la presencia o detección de la especie estudiada. Así, al evaluar los cambios en las probabilidades de ocupación en función de diferentes características ambientales, es posible estudiar el uso y preferencia de hábitat de las especies, ya que se pueden comparar estimados de probabilidad de ocupación entre sitios que difieren en cuanto a las variables ambientales que lo caracterizan (Jathanna et. al 2015). Debido a que el estado de ocupación de una especie en un sitio no cambia en la temporada de muestreo, las covariables que pueden ser utilizadas para modelar este parámetro también deben permanecer constantes a lo largo de este periodo, un ejemplo de éstas son el tipo de hábitat, la cobertura forestal, la densidad de vegetación, etcétera. Asimismo, la probabilidad de detección también puede ser modelada en función de covariables que sean constantes a lo largo de la temporada de muestreo (como las de ψ) o, que varíen entre los sitios y entre las ocasiones de muestreo, tales como la hora en que fue realizado el registro



o las condiciones particulares de un día de muestreo (e.g. lluvias, nubosidad, temperatura) (Mackenzie et. al 2006).

Los supuestos de los modelos de ocupación son:

(1) Se presume que el estado de ocupación de un sitio permanece constante durante el periodo de muestreo. Esto quiere decir que durante la temporada de muestreo se considera que la población de la especie estudiada es cerrada y por lo tanto no hay eventos de nacimientos, muertes, emigración o inmigración de individuos que modifiquen el estado en el que se encuentra en sitio, es decir, si está ocupado o no.

(2) La probabilidad de ocupación es constante en todos los sitios y si no, las diferencias son modeladas con las covariables.

(3) La probabilidad de detección, dado que la especie está presente, es constante en todos los sitios y si no, la variación es modelada a través de las covariables. Entre más se logre minimizar la variación de las probabilidades de detección entre los sitios y las ocasiones de muestreo a través de un buen diseño y de la medición de covariables importantes, mejores desempeños tienen los modelos.

(4) La probabilidad de detección y las historias de captura de las especies son independientes entre los sitios. La importancia de este supuesto radica en la posibilidad de tener registros con una autocorrelación espacial, es decir, que un mismo individuo sea detectado en diferentes sitios de muestreo en una misma ocasión. Como resultado puede haber una sobreestimación de los parámetros ψ y p , los estimados de los errores estándar son menores de lo que realmente deberían ser y se genera una sobredispersión de los datos (Mackenzie et. al 2006).

Selección de modelos

Una forma de evaluar el nivel de ajuste de un modelo (y con ello la posibilidad de identificar problemas de correlación espacial) es a través de una prueba de X^2 de bondad de ajuste del modelo global o subglobal que estima el nivel de sobredispersión (Cox y Snell



1989; Mackenzie y Bailey 2004) y permite establecer umbrales de aceptabilidad. El modelo global es el modelo que tiene el mayor número de parámetros. Asimismo, asociado al nivel de ajuste del modelo, la estimación del parámetro de sobredispersión (factor de inflación de la varianza) puede ayudar a determinar si se debe hacer un aumento a los errores estándar de los parámetros estimados, así como el tipo de procedimiento que se debe seguir para la selección de los modelos con mayor soporte. Valores del factor de la varianza (c-estimada) cercanos a 1 muestran un ajuste apropiado, mientras que valores mayores indican la existencia de variación en los datos que no fue explicada por el modelo. Por el contrario, valores menores a 1 indican que hay menos variación en los datos de la esperado (Mackenzie et. al 2006; Baley et. al 2014).

Debido a que en los modelos de ocupación se ponen a prueba modelos con diferentes niveles de complejidad, es necesario contar con un procedimiento que permita seleccionar los modelos más explicativos y más parsimoniosos. El criterio de información de Akaike (AIC) ha representado una herramienta útil para lograr lo anterior, ya que permite identificar el modelo más aproximado a la realidad o el de mayor grado de ajuste ponderado por la parsimonia (Johnson y Omland 2004). Éste reconoce el aporte relativo de modelos alternativos evaluando la cantidad de información que se pierde cuando se usa cierto modelo (Owen-Smith 2007) y se basa en la utilización de un criterio estadístico para seleccionar un modelo dentro de un conjunto de modelos. Burnham y Anderson (2002) sugieren la utilización del AIC cuando el tamaño de muestra es grande y el cociente entre el tamaño de muestra y el número de parámetros es mayor a 40. De lo contrario recomiendan el uso de AICc, índice que agrega un factor de corrección. De igual forma, si la selección de modelos requiere de la incorporación del parámetro de sobredispersión (factor de inflación de la varianza) es recomendable el uso de QAIC/QAICc. El AIC establece que los modelos con menor valor tienen un mayor soporte. Sin embargo, si la diferencia del AIC entre dos o más modelos es menor a dos, ninguno de éstos tiene un soporte mayor. Valores de ΔAIC (diferencia de los valores de AIC) mayores a 4 indican una diferencia en el soporte de los modelos.



En este estudio se consideraron tres covariables para estimar tanto la probabilidad de detección como de ocupación de las especies, dichas covariables fueron seleccionadas de acuerdo con estudios previos que al igual que este estudio buscaron evaluar diferentes aspectos ecológicos y ambientales en diversos ecosistemas después del paso de un huracán (Hernández-Díaz et. al 2012): (1) tipo de vegetación, (2) Índice del nivel de daño en la vegetación y (3) NDVI (Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada) como subrogado de la productividad primaria.

Inferencia multimodelo

Cuando diversos modelos tienen un soporte similar ($\Delta AIC < 2$) se puede realizar una inferencia multimodelo, la cual consiste en la inferencia estadística formal de todos los modelos del conjunto con mayor soporte e incluye: (1) la ponderación de los modelos, es decir, se calcula el promedio ponderado de los estimados de los coeficientes ψ y p de todos los modelos a través de sus pesos relativos. (2) Evaluación de la importancia relativa de las covariables presentes en los modelos. El parámetro $wAIC$ indica el peso relativo de cada modelo, por lo que la suma de $wAIC$ de los modelos en los que se encuentra una covariable determinada es una medida aproximada de su importancia relativa. (3) Modificaciones a los intervalos de confianza de los modelos, que permiten un mayor ajuste de los modelos, pero con el costo de una mayor imprecisión de las variables que influyen en dicho modelo (Burnham y Anderson 2002; Rovero y Zimmerman 2017).

A pesar de que es posible identificar un modelo con un soporte relativamente mayor al resto de los modelos, Burnham y Anderson (2002) promueven el uso de los métodos de inferencia multimodelo ya que la inferencia basada en un solo modelo puede ser muy pobre.

Diseño de muestreo y obtención de datos

Se colocaron 25 cámaras-trampa dentro de la RBChC (20 Cuddeback Flash 1231, obtenidas en 2016 y 5 Ltl-Acorn 5210A, obtenidas en 2014). Las estaciones de muestreo



tuvieron una separación media de 200 m (mín=140 m, máx=250 m), abarcando un área estimada total de 5.6 km² ¹. Alrededor de cada sitio de muestreo se calculó un buffer con un radio de 150 m para asegurar que las cámaras no tuvieran una separación menor que el radio del ámbito hogareño del conejo (la especie más pequeña) (Fig. 11). Todas las cámaras fueron configuradas para tomar una fotografía seguida de un video de 10 segundos, con una sensibilidad media para las cámaras *Cuddeback* y alta para las *Ltl Acorn*. Para las primeras se estableció una amplitud de detección grande en sitios de zonas abiertas y estrecha para los senderos. Las cámaras se mantuvieron activas en campo aproximadamente 60 días (mín=20 y máx= 63), desde el 3 de junio hasta el 8 de agosto de 2016. Debido a que las especies de estudio tienen características ecológicas tan variables (relacionadas con su tipo de alimentación y tamaño), no fue posible establecer un diseño de muestreo completamente dirigido a cada una de ellas. Por esta razón, la separación media de las cámaras-trampa responde a los tamaños de los ámbitos hogareños más pequeños (conejo de monte), pero presentan una correlación espacial para los mamíferos de mayor talla. No obstante, se considera que los datos obtenidos en este estudio son relevantes para contribuir a establecer bases para futuras investigaciones.

- Tipo de vegetación

El tipo de vegetación consistió en una variable categórica de dos niveles (representando los dos tipos de vegetación principales de la RBChC) y se registró durante el trabajo de campo. De manera general, se estableció como “selva mediana” a la selva mediana subcaducifolia (SMS) que se encuentra distribuida de forma parchada y a la vegetación asociada a los arroyos temporales, la cual se caracteriza por presentar árboles de aproximadamente 20-25m y mantener el follaje durante todo el año. La “selva baja” consistió en la selva baja caducifolia (SBC) y se encuentra asociada a los lomeríos y laderas, se caracteriza por presentar una altura relativamente baja, de 8m (con algunos árboles que

¹ El área de muestreo fue limitada por cuestiones logísticas, ya que el daño a la vegetación ocasionado por el huracán fue tan severo que el paso a través de la selva e incluso a través de los cauces de los ríos permanentes fue extremadamente complicada.



pueden llegar a 15m) y por perder el follaje durante la época de secas (Trejo 2010). La determinación del tipo de vegetación se hizo en campo siguiendo la descripción de Noguera y colaboradores (2002) ya que la resolución de los mapas que se han generado es menor a la que se requirió.

El código para representar esta variable dentro de los modelos y para cada parámetro se expresa a lo largo del estudio como: $\psi(\text{veg}) p(\text{veg})$.

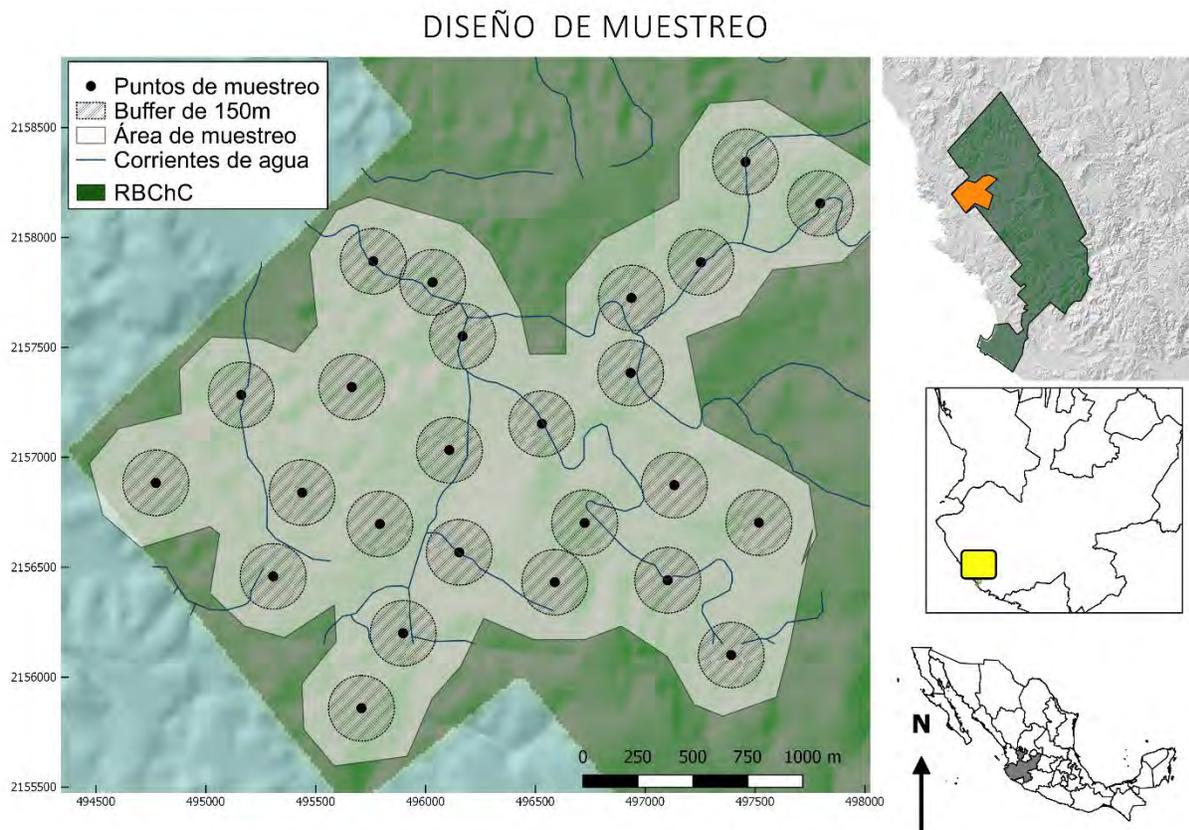


Figura 11. Diseño de muestreo para la estimación de la probabilidad de detección y de ocupación de los mamíferos medianos de la RBChC. Los puntos que se encuentran a lo largo de los ríos corresponden a los puntos tomados en la selva mediana.

La probabilidad de detección de las especies podría estar influenciada por el tipo de vegetación porque la estructura de ésta determina, junto con otros factores, la posibilidad de formación de senderos naturales y la profundidad de avistamiento que la estructura vertical permite. Asimismo, a diferencia de la selva baja, los sitios de muestreo en la selva mediana se colocaron a lo largo de los cauces de los ríos y arroyos, los cuales pueden ser



utilizados de manera diferencial entre las presas y los depredadores, o entre especies de tallas diferentes. Además, la disponibilidad diferenciada de recursos alimentarios promueve la permanencia de los individuos por periodos más largos en sitios específicos, aumentando así la probabilidad de detección.

Durante la temporada seca, en la selva baja caducifolia y particularmente en las zonas de vegetación baja, la disponibilidad de agua representa el factor más limitante para la supervivencia de las especies, la cobertura del dosel desaparece y la radiación alcanza los niveles más altos del año (Barrada 1991). El tamaño de los ámbitos hogareños de las especies puede aumentar como respuesta a la escasez de recursos y a las condiciones ambientales, como acontece con el coatí (Ceballos y Valenzuela 2000; Ceballos et. al 2010), o puede disminuir, debido a que los animales se mantienen cerca de los cuerpos de agua, como se ha observado con el venado cola blanca y los felinos de talla grande (Mandujano et. al 2004; Núñez 2006). En la temporada de lluvias, a pesar de que las diferencias entre los tipos de vegetación no son tan marcadas y el agua no es un recurso limitante, existen otros factores tanto abióticos como bióticos que podrían generar una selección o preferencia por un tipo de vegetación en particular y por lo tanto afectar la probabilidad de ocupación de las especies, entre las cuales se encuentran la disponibilidad de cierto tipo de alimento (e.g. especies asociadas a un tipo de vegetación particular), disponibilidad de sitios para establecer refugios (la estructura vertical de la vegetación podría estar correlacionada con el nivel de protección que las especies buscan durante la selección de hábitat), o interacciones como competencia intra e interespecífica y depredación, entre otras.

- Índice del nivel de daño

El nivel de daño también fue una medida tomada en campo. En cada estación de muestreo se establecieron cuatro parcelas de 5 x 10 m. (dos a los lados de la cámara-trampa y dos al frente de ellas) y todos los árboles con un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 10 cm se clasificaron dependiendo del tipo de daño que presentaban (Fig. 12). Modificadas de los métodos propuestos por Hook y colaboradores (1991), Sánchez e Islebe



(1999) y Hernández-Díaz (2012), las clasificaciones consideradas fueron: (1) árboles doblados, (2) árboles descopados, (3) árboles caídos, (4) árboles desenraizados y (5) árboles muertos. A cada una de éstas se asignó un peso (dependiendo del nivel y la permanencia del daño): 0.1, 0.15, 0.2, 0.25 y 0.3, respectivamente. El índice del nivel de daño se obtuvo a partir de la media ponderada de los porcentajes de cada categoría en cada sitio. Por último, se realizó una prueba Shapiro-Wilk para probar la normalidad de los datos y una prueba de t-student para evaluar si existen diferencias en el daño con respecto al tipo de vegetación que corroborara lo que se observó en campo después del paso de “Patricia”.

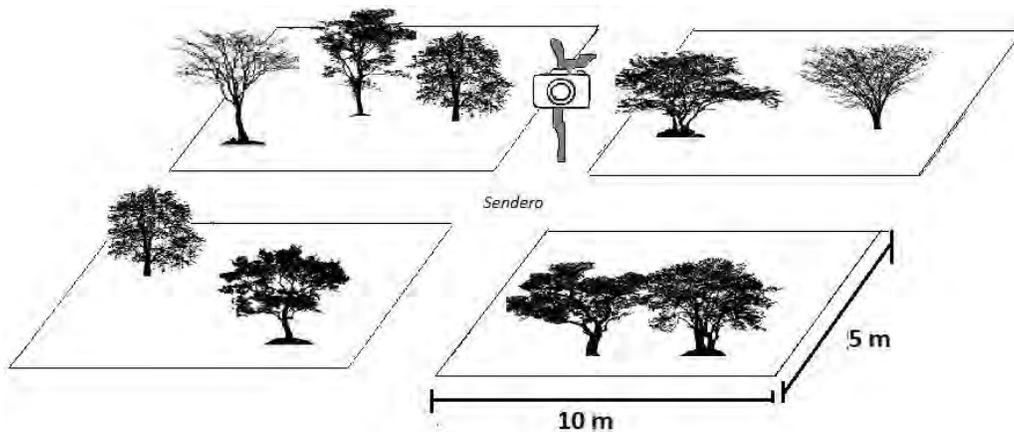


Figura 12 Esquema que muestra la toma de datos del daño a la vegetación en campo

Como se menciona previamente, el daño del huracán pudo tener efectos diferentes en la selva baja y en la selva mediana. Esta diferencia puede referirse no solamente a la magnitud sino también al tipo de perturbación que pudo haber ocasionado, entre los que se encuentran la destrucción de refugios, la disminución o el aumento abrupto de recursos, afectando así la selección de hábitat y con ello la probabilidad de ocupación de las especies.

El código para representar esta variable dentro de los modelos y para cada parámetro se expresa a lo largo del estudio como: $\psi(\text{daño})$ $\rho(\text{daño})$.

- Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI)

El NDVI fue considerado como subrogado de la productividad primaria, éste fue calculado a partir de una imagen satelital LANDSAT 8 (código: LC80300462016209LGN00)



(cortesía de *U.S. Geological Survey*) tomada en la fecha 27 de julio de 2016 para la región de la RBChC. El cálculo del NDVI se llevó a cabo a partir de la operación $\frac{NIR-VIS}{NIR+VIS}$, donde NIR significa Infrarrojo cercano y VIS Rojo Visible, mismas que corresponden a las bandas 4 y 5 de Landsat 8. Este cálculo junto con el posterior procesamiento de datos fue realizado con el Sistema de Información Geográfica QGIS 2.18.10 (Quantum GIS Development Team, 2017). Como resultado final, se obtuvieron los valores específicos de NDVI para cada sitio de muestreo y posteriormente se utilizaron como covariable cuantitativa en los modelos de ocupación. Se realizó una prueba Shapiro-Wilk para probar la normalidad de los datos y una prueba de *t*-student para evaluar si existen diferencias en el nivel de NDVI con respecto al tipo de vegetación.

El nivel de NDVI puede afectar la detectabilidad de las especies no sólo como resultado de la diferencia en la estructura y composición de los tipos de vegetación, sino también porque el huracán pudo haber tenido dos tipos de efectos siete meses después (tiempo en que fue realizado este estudio): (1) la explosión demográfica de plantas pioneras permitió el crecimiento de plantas medianas que afectan el rango y profundidad de alcance de las cámaras-trampa, (2) la mortalidad tardía de las plantas, junto con el paso de la temporada seca en los meses de enero a mayo, disminuyeron o alteraron la producción foliar de manera discontinua y con ello, el nivel de NDVI, alterando también la visibilidad de las especies.

Por último, el nivel de NDVI podría representar un factor determinante para la probabilidad de ocupación, particularmente para las especies herbívoras y de manera indirecta para los depredadores. En el caso particular de este estudio, la importancia del NDVI en la probabilidad de ocupación radica en la posibilidad de que algunas especies pudieron haber sido beneficiadas con la explosión de recursos foliares tras el huracán.

El código para representar esta variable dentro de los modelos y para cada parámetro se expresa a lo largo del estudio como: $\psi(ndvi)$ $p(ndvi)$.

Debido a que algunas de las hipótesis planteadas se basan en la observación de que los daños a la vegetación fueron diferentes en los dos tipos de vegetación, como análisis previo, se realizó una prueba de normalidad y una de X^2 para evaluar diferencias en esta



variable y en el nivel de NDVI en los dos tipos de vegetación. Los resultados no permiten rechazar que los datos de ambas variables tengan una distribución normal ($W=0.95$, $p=0.40$; $W=0.95$, $p=0.35$, respectivamente). En ninguna de las dos covariables se encontraron diferencias significativas, pero sí se observa una tendencia de un mayor daño en la selva mediana ($t= -1.9886$, $df= 10$, $p= 0.0748$; $t= -0.57884$, $df=10$, $p= 0.5755$) (Fig. 13).

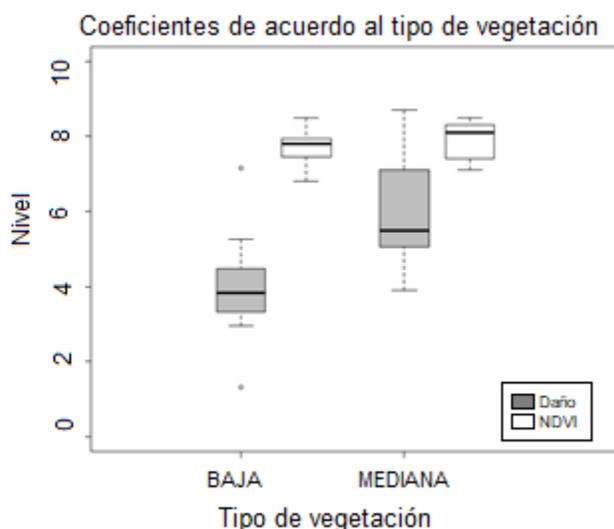


Figura 12. Distribución de los datos del daño a la vegetación y el NDVI de acuerdo con tipo de vegetación. Los datos del NDVI fueron multiplicados por una orden de magnitud.

Análisis de datos

Las fotografías y los videos tomados en campo fueron procesados para extraer la información sobre la fecha y hora del registro, especie registrada y localización de la estación de muestreo. Posteriormente, para cada especie registrada, se generó una base de datos con las historias de capturas de cada estación de muestreo. Se consideraron como independientes todos aquellos registros que fueron tomados con una diferencia de 24 horas en una misma estación.

La unidad a partir de la cual se hacen los análisis de ocupación se llama ocasión de muestreo y puede consistir en un solo día de muestreo o en el conjunto de varios días. El objetivo de condensar varios días de muestreo en una sola ocasión de muestreo (o también conocido como periodo secundario) es disminuir el efecto de las ausencias o el número de "0" de las historias de captura. La frecuencia de "0" en las historias de muestreo dependen



en gran medida de la ecología de las especies de estudio, ya que las especies de mayor tamaño y con tendencias territoriales tienden a recorrer espacios mayores de manera constante y por lo tanto no son registradas con mucha frecuencia. En el presente estudio las ocasiones de muestreo se establecieron condensando de tres a diez días de muestreo en uno sólo (el número dependió de la detectabilidad específica de cada especie). Cabe mencionar que debido a que se parte del supuesto de que la población de la especie estudiada se encuentra cerrada, la probabilidad de ocurrencia en el sitio no se ve alterada por este procedimiento. Para el conejo de monte se condensaron tres registros (tres días) en uno sólo, de forma que, si hubo registro de la especie en al menos uno de ellos, el valor final fue 1, de otra forma, 0. Para el ocelote y el coatí se estableció una ocasión de muestreo cada 5 días y para el venado y el ocelote cada 10 días.

Los análisis de probabilidad de ocupación los llevé a cabo en el programa libre R (R Core Team 2013) a partir de la interfase de RStudio versión 1.0.136 (RStudio Team 2015) y con el paquete *unmarked* (Fiske et. al 2017) y *AICcmodavg* (Mazerolle 2017). Con el fin visualizar el patrón de detección de cada especie generé gráficos que muestran las historias de detección condensadas de cada especie con la función *UnmarkedFrameOccu* (Fiske y Chandler 2017). Estos gráficos permiten identificar los patrones de detección de cada sitio de muestreo y analizarlos de manera conjunta. De igual forma generé mapas con el patrón espacial de detección de cada especie utilizando QGIS.

Puse a prueba un conjunto de modelos considerando las tres covariables mencionadas, tanto para ψ como para p . Debido al pequeño tamaño de muestra del coatí y del puma, para estas especies no se consideraron interacciones entre las covariables. Asimismo, se realizó una prueba de bondad de ajuste de Pearson con el modelo global: $(\psi(\text{veg}*\text{daño}*ndvi) p(\text{veg}*\text{daño}*ndvi))$ o subglobal de cada especie con la función *mb.gof.test* del paquete *unmarked*.

Para todas las especies utilicé el criterio de QAICc (una modalidad corregida y adaptada a tamaños de muestra pequeños) para la selección de modelos y, cuando no hubo un modelo con un soporte relativamente mayor, se seleccionó el subconjunto de modelos



con un $\Delta QAICc$ menor a dos. Posteriormente, realicé dos de las técnicas de inferencia multimodelo mencionadas previamente: la identificación de las covariables más importantes a partir de: (1) la suma del peso ($wQAIC$) de los modelos donde estuviera presente, (2) la identificación de las covariables que tuvieran valores significativos de p (p -valor) y la ponderación de los estimados de los parámetros utilizando la función `model.avg` del paquete `MuMIn` (Barton 2009).

Finalmente, identifiqué el modelo más parsimonioso de cada especie de acuerdo al: (1) número de parámetros, (2) valor mínimo de $QAICc$ y (3) nivel de importancia relativa de las covariables. Con este modelo y utilizando la función `bup` del paquete `unmarked` se estimó el porcentaje de área ocupada por cada especie y se comparó con el estimado “ingenuo” (*naive occupancy*), que no es más que la proporción de cámaras-trampa en la que fueron detectadas las especies. Es decir, es un estimado que no considera una detección imperfecta.

RESULTADOS

Registramos un total de 13 especies de mamíferos, sin considerar al grupo de los roedores (Anexo 1), de las cuales, inicialmente se consideraron seis para hacer los análisis de ocupación, pero posteriormente se descartó al jaguar (*P. onca*) por el bajo número de registros. La media de la tasa de registro fue de 3.8 por día ($SD=2.51$). El conejo fue la especie con la mayor detección y el coatí con la menor (Tabla 2). No obstante, el ocelote fue registrado en un mayor número de estaciones, lo cual se ve reflejado en la probabilidad de ocupación y en el porcentaje del área predicha final.

Tabla 2. Datos de la tasa de registro y proporción de registro de cada especie durante el trabajo de campo.

Especie	Número de registros independientes	Tasa de registro (cada 100 días cámara-trampa)	No. de estaciones con detección	Proporción de estaciones con detección (%)
Conejo	91	6.8	15	60
Coatí	31	2.3	13	52
Venado	53	3.9	14	56
Ocelote	88	6.6	21	84
Puma	38	2.8	14	56



Detección de las especies

A pesar de que cuatro de las cinco especies fueron detectadas en un número similar de estaciones de muestreo, algunas fueron detectadas con mayor frecuencia. El conejo y el ocelote fueron las especies con mayor número de registros, seguidos por el venado, el puma y, por último, por el coatí (Tabla 2). Como resultado de la contracción de las historias de captura, a pesar de que la temporada de muestreo duró aproximadamente 65 días, las ocasiones de muestreo quedaron reducidas a 7, 7, 13, 7 y 22 ocasiones de muestreo (*P. concolor*; *O. virginianus*; *N. narica*; *L. pardalis*; y *S. cunicularius*, respectivamente) (Fig. 14).

La historia de captura (h) de una estación de muestreo del ocelote se eliminó porque los datos presentaban una alta sobredispersión, indicativa de que existían problemas estructurales para realizar una correcta inferencia con estos datos. El efecto particular de esta h se vio reflejada en el valor del factor de la varianza estimado, el cual bajó de 31.9 a 1.88. A continuación se muestran gráficamente las historias de muestreo de cada especie donde se pueden ver los sitios y ocasiones en donde hubo una detección (color azul) y donde no hubo detección (color rosa).



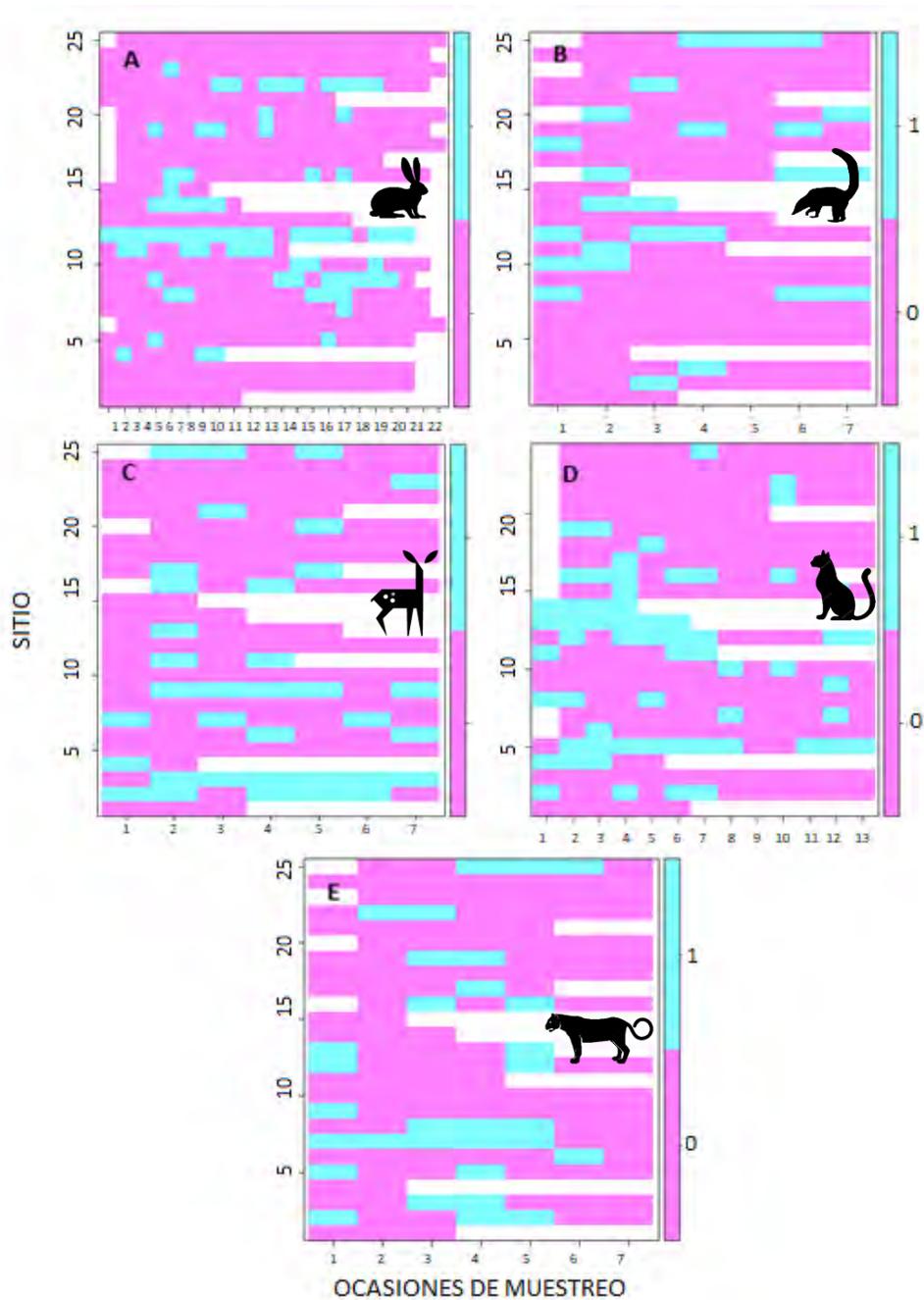


Figura 14. Historias de captura de las especies de estudio. El eje x muestra el número de ocasiones de muestreo y el eje y el número de estaciones para cada especie. El color rosa representa ausencia de registro (0) y el verde-azul un registro (1). Los espacios en blanco reflejan el periodo en el que las cámaras-trampa dejaron de funcionar en determinado sitio.

De manera general, todas las especies fueron detectadas en toda la región de estudio, por lo que no se observó ningún agregado de distribución de alguna especie hacia un sitio particular que pudiera afectar el muestreo (Fig. 15).



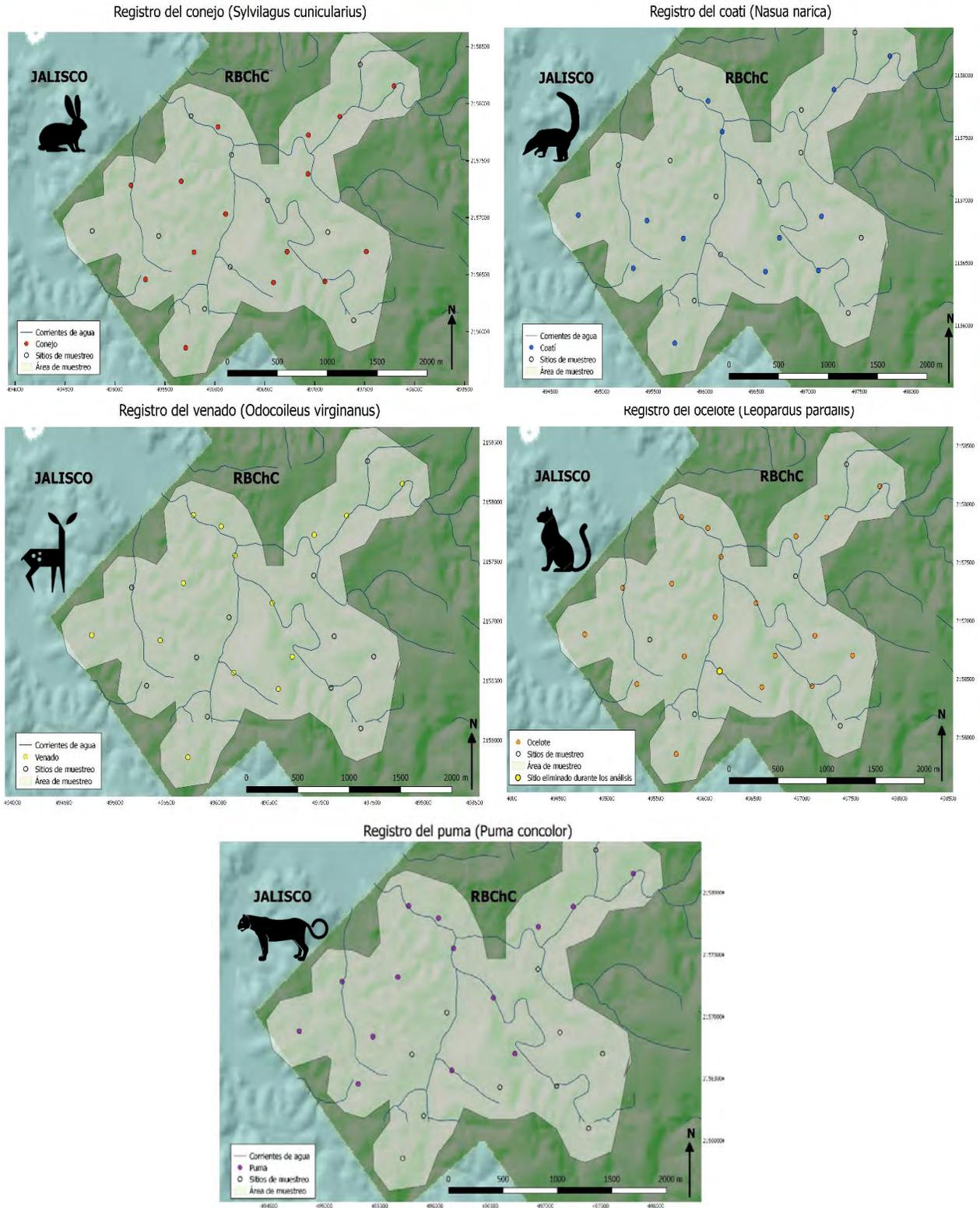


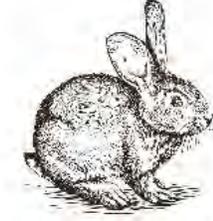
Figura 15. Mapas de las estaciones de muestreo donde fue registrada cada especie



Ocupación de las especies

Los análisis se realizaron con los modelos con $\Delta QAI Cc < 2$ y se muestran a continuación.

Conejo de monte (*Sylvilagus cunicularius*)



El conejo presentó un modelo con mayor soporte con respecto al resto de los modelos.

Tabla 3. Modelos con mayor soporte ($\Delta QAI Cc < 2$) resultantes del análisis de ocupación del conejo. Donde K representa el número de parámetros utilizados en el modelo. Cum.wt es el peso relativo del modelo.

Modelo	K	Cum.Wt
$\Psi(.) p(\text{dam} * \text{veg})^2$	6	0.62

(1) Selección del modelo más parsimonioso

En dicho modelo, se considera que la ocupación del conejo es constante entre los sitios, sin embargo, no presentó valores significativos. La probabilidad de detección en cambio es explicada por la interacción entre el daño y el tipo de vegetación. De los cuatro parámetros involucrados en esta interacción, únicamente la selva mediana subperennifolia no presentó valores significativos.

Asimismo, los beta-valores de las variables que conforman el modelo de mayor soporte se muestran en la tabla 4.

- Estimación de valores predichos y comparación de estimados de área ocupada

Dado que el modelo más parsimonioso del conejo contempla una ocupación constante, los valores predichos no cambian. Sin embargo, la detección aumenta considerablemente conforme el nivel de daño aumenta en la vegetación baja y aumenta relativamente poco en la selva mediana subperennifolia conforme el daño aumenta (Fig. 16).

² El nombre del modelo indica que la probabilidad de ocupación (Ψ) permanece constante (punto dentro del paréntesis) y que la probabilidad de detección (p) varía en función de la interacción entre el tipo de vegetación y el daño.



Tabla 4. Parámetros estimados e intervalos del 95% (IC) del modelo más parsimonioso de acuerdo al valor de QAICc para la probabilidad ocupación (Ψ) y para la probabilidad de detección (p) como una función de la interacción entre el tipo de vegetación: selva baja (intercepto), selva mediana (Veg Med) y el daño.

Variable	β	ICS	ICI
Ψ Intercepto	0.48	-0.35	1.33
p Intercepto	-3.19	-4.93	-1.45
Veg Med	0.47	-1.88	2.82
Daño	0.73	0.29	1.17
Veg Med * dañ	-0.53	-1.03	-0.03

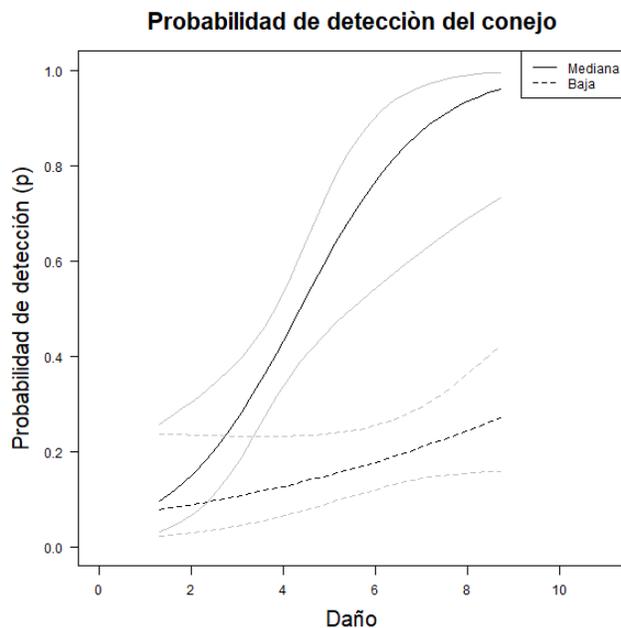


Figura 16. Valores predichos de la detección de acuerdo con el modelo más parsimonioso $p(\cdot) \Psi(\text{veg} * \text{daño})$. La línea de color negro indica los valores estimados y las de color gris los intervalos de confianza.

La ocupación ingenua del conejo es igual al área estimada con los modelos de ocupación. Al menos el 60% del área de estudio se encuentra ocupada por esta especie.

Coatí (*Nasua narica*)



(1) Selección de un conjunto de modelos

Para el coatí se obtuvieron dos modelos con valores de ΔQAICc menor a dos (Tabla 5).

Tabla 5. Modelos con mayor soporte ($\Delta\text{AIC} < 2$) resultantes del análisis de ocupación del conejo. Donde K representa el número de parámetros utilizados en el modelo, QAIC es la modificación de AIC para modelos con tamaños de muestra pequeños, ΔQAIC es la diferencia entre cada modelo de los valores QAIC y Cum.wt es el peso relativo del modelo.³

Modelo	K	QAICc	ΔQAICc	QAICcWt	Cum.Wt
$\Psi(\cdot)p(\cdot)$	2	133.43	0.00	0.68	0.68
$\Psi(\cdot)p(\text{veg})$	3	134.91	1.48	0.32	1.00

³ En los nombres de los modelos el punto significa que la variable es constante y el nombre dentro del paréntesis es la variable que afecta al parámetro



- Identificación de la covariable más importante

Ambos modelos muestran que la ocupación es constante en toda el área de estudio, pero al igual que en el conejo, ésta no es significativa. La detección, al igual que la ocupación podría ser constante, pero a diferencia de ésta, sí es significativa (Fig. 17). También podría estar asociada al tipo de vegetación, no obstante, sólo la selva baja presenta valores significativos.

De acuerdo con el segundo modelo de la Tabla 5, el tipo de vegetación podría influir en la detección del coatí, siendo ésta mayor en la selva mediana que en la selva baja (Fig. 18).

- Ponderación de los parámetros de acuerdo al conjunto de modelos con mayor soporte

Se obtuvieron los valores ponderados (β) de las variables presentes en los modelos que forman el conjunto con valores de QAICc < 2 (Tabla 6).

Tabla 6. Parámetros estimados (β) y Error estándar (EE) promedio del conjunto de modelos con valores QAICc < 2 de coatí para la probabilidad de ocupación (Ψ) y la probabilidad de detección (p).

Variable	β	EE
Ψ intercepto	0.72	0.63
p intercepto	-1.18	0.38
p vegmed	0.18	0.40

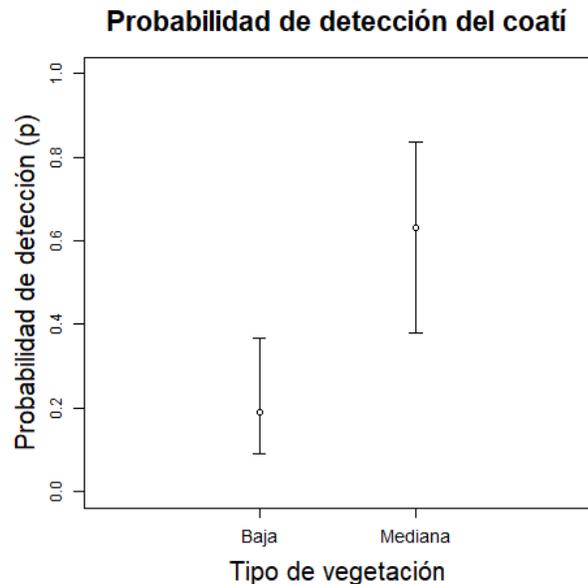


Figura 17. Gráfica de la detección del modelo que considera la probabilidad de detección del coatí en función del tipo de vegetación ($\Psi(\cdot) p(\text{veg})$).

(2) Selección del modelo más parsimonioso

De acuerdo con los siguientes criterios se seleccionó el modelo nulo ($\Psi(\cdot) p(\cdot)$) como el modelo más parsimonioso:



- ✚ Menor valor de QAICc (con una diferencia de 1.48 con respecto al siguiente modelo).
- ✚ Menor número de parámetros.
- ✚ La detección constante es significativa.

- Estimación de valores predichos y comparación de estimados de área ocupada

Dado que el modelo más parsimonioso es el modelo nulo, la probabilidad de detección y ocupación se mantienen constantes a lo largo del área de estudio ($\Psi = 67$, $p=0.25$).

Los resultados muestran que el coatí ocupa el 60% del área de estudio. Ocho por ciento más de lo estimado con una ocupación ingenua.

Venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*)



(1) Selección de un conjunto de modelos

Para el venado también se obtuvieron dos modelos con $\Delta QAICc$ menor a dos (Tabla 6).

Tabla 7. Modelos con mayor soporte ($\Delta AIC < 2$) resultantes del análisis de ocupación del conejo

Modelo	K	QAICc	$\Delta QAICc$	QAICcWt	Cum.Wt
$\Psi(\cdot)p(\text{veg})$	4	123.22	0.00	0.42	0.42
$\Psi(\text{ndvi})p(\text{veg})$	5	124.59	1.37	0.21	0.64

- Identificación de la variable más importante

Ambos modelos indican que el tipo de vegetación afecta la detección, sin embargo, solamente la selva mediana tiene valores significativos. Con respecto a la ocupación, el primer modelo considera una ocupación constante, mientras que el segundo considera una ocupación afectada por el nivel de NDVI. En ninguno de éstos la ocupación es significativa.

De acuerdo con el segundo modelo de la Tabla 6, el nivel de NDVI podría influir de manera negativa en la ocupación del venado. Así, conforme el primero aumenta la segunda disminuye (Fig. 17).

- Ponderación de los parámetros de acuerdo al conjunto de modelos con mayor soporte



Se obtuvieron los valores ponderados (β) de las variables presentes en los modelos que forman el conjunto con valores de QAICc < 2 (Tabla 8).

Tabla 8. Parámetros estimados (β) y Error estándar (EE) promedio del conjunto de modelos con valores QAICc < 2 del venado para la probabilidad de ocupación (Ψ) y la probabilidad de detección (p).

Variable	B	EE
Ψ intercepto	1.28	4.35
Ψ ndvi	0.69	5.46
P intercepto	-1.41	0.44
P vegmed	0.57	0.54

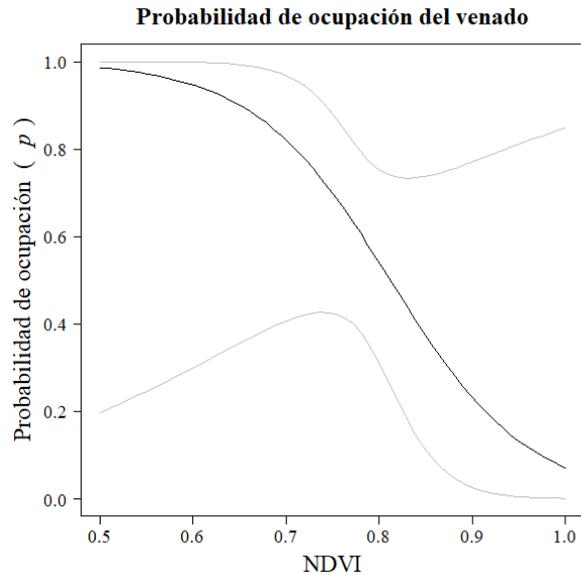


Figura 18. Valores predichos de la ocupación afectada por el nivel de NDVI ($\Psi(\text{ndvi}) p(\cdot)$). La línea de color negro indica los valores estimados y las de color gris los intervalos de confianza.

(1) Selección del modelo más parsimonioso

Se seleccionó el modelo $\Psi(\cdot) p(\text{veg})$ como el modelo más parsimonioso:

- ✚ Es el modelo con el menor valor de QAICc.
 - ✚ Es el modelo con el menor número de parámetros.
 - ✚ La covariable de NDVI no presentó valores significativos.
- Estimación de valores predichos y comparación de estimados de área ocupada
 - De acuerdo con el modelo más parsimonioso la ocupación del venado es constante y la detección es mayor en la selva baja que en la mediana (Fig. 19).

El porcentaje de área ocupada estimada con los modelos es igual a la estimada ingenuamente. Al menos 56% del área de estudio está ocupada por el venado.



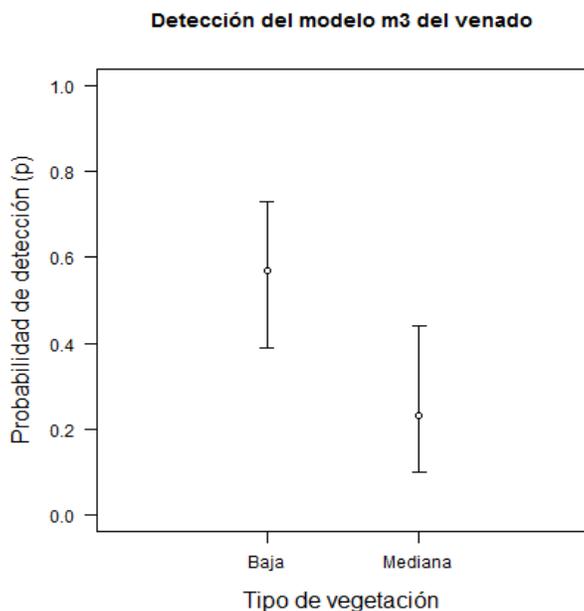


Figura 19. Valores predichos para la detección de acuerdo con el modelo $p(\text{veg})$.

Ocelote (*Leopardus pardalis*)



(2) Selección del modelo más parsimonioso

Para el ocelote se obtuvo un modelo con mayor soporte, que al igual que para el conejo, considera una ocupación constante y una detección afectada por la interacción entre el daño y el tipo de vegetación (Tabla 9).

Tabla 9. Modelos con mayor soporte ($\Delta\text{AIC} < 2$) resultantes del análisis de ocupación del conejo

Modelo	K	Cum.Wt
$\Psi(\cdot) p(\text{dam}*\text{veg})$	6	0.53

Asimismo, los beta valores de las variables que conforman el modelo de mayor soporte se muestran en la tabla 10.

- Estimación de valores predichos y comparación de estimados de área ocupada.



La probabilidad de ocupación permanece constante a lo largo del área de estudio, sin embargo, la probabilidad de detección disminuye en la selva baja cuando aumenta el nivel de daño y aumenta en menor medida en la selva mediana conforme aumenta el daño a la vegetación (Fig. 20).

Tabla 10. Parámetros estimados e intervalos del 95% (IC) del modelo más parsimonioso de acuerdo al valor de QAICc para la ocupación (Ψ) y para la probabilidad de detección (p) como una función de la interacción entre el tipo de vegetación: selva baja (intercepto), selva mediana (Veg Med) y el daño.

Variable	β	ICS	ICI
Ψ Intercepto	2.635	0.66	4.603
p Intercepto	1.66	0.23	3.09
Veg Med	-5.09	-7.41	-2.76
Daño	-0.52	-0.89	-0.161
Veg Med * dañc	0.803	0.34	1.25

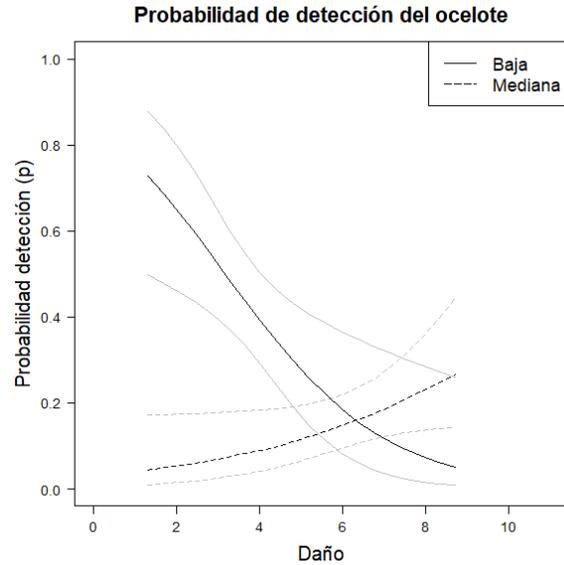


Figura 20. Gráfica de los valores predichos de la detección de acuerdo con el modelo de mayor soporte del ocelote ($\Psi(\cdot) p(\text{veg} * \text{daño})$). La línea de color negro indica los valores estimados y las de color gris los intervalos de confianza.

Los resultados de los análisis de ocupación estiman que el ocelote puede ocupar hasta 92% del área de estudio.

Puma (*Puma concolor*)



(1) Selección de un conjunto de modelos

Para el puma se obtuvieron cinco modelos con ΔQAICc menor a dos (Tabla 11)

Tabla 11. Modelos con mayor soporte ($\Delta\text{AIC} < 2$) resultantes del análisis de ocupación del conejo

Modelo	K	QAICc	ΔAICc	QAICcWt	Cum.Wt
$\Psi(\cdot)p(\cdot)$	3	134.88	0.00	0.35	0.35
$\Psi(\cdot)p(\text{veg})$	4	136.00	1.11	0.20	0.56
$\Psi(\cdot)p(\text{daño})$	4	136.50	1.61	0.16	0.72
$\Psi(\text{veg})p(\cdot)$	4	136.60	1.72	0.15	0.87
$\Psi(\cdot)p(\text{ndvi})$	4	136.81	1.93	0.13	1.00



- Identificación de la covariable más importante

De los cinco modelos, la ocupación en cuatro de ellos es constante, aunque no presente valores significativos (tampoco la ocupación influenciada por el daño o el tipo de vegetación). En cuanto a la detección, en dos de los modelos es constante, pero a diferencia de la ocupación, ésta sí es significativa, al igual que el intercepto de la detección influenciada por el tipo de vegetación, el daño y el NDVI.

Si consideramos el peso de los modelos en los cuales cada covariable está presente, tanto la ocupación como la detección constante son las que tienen mayor peso (Tabla 12).

Tabla 12. Pesos de los modelos en los cuales está presente una covariable en particular

	Covariable	wAIC del Mod 1	wAIC del Mod 2	wAIC del Mod 3	wAIC del Mod 4	wAIC del Mod 5	Puntaje total
Ψ	$\Psi(\cdot)$	0.35	0.20	0.16	-	0.13	0.84
	$\Psi(\text{veg})$	-	-	-	0.15	-	0.15
p	$p(\cdot)$	0.35	-	-	0.15	-	0.50
	$p(\text{veg})$	-	0.20	-	-	-	0.20
	$p(\text{dano})$	-	-	0.16	-	-	0.16
	$p(\text{ndvi})$	-	-	-	-	0.13	0.13

- Ponderación de los parámetros de acuerdo al conjunto de modelos con mayor soporte

Se obtuvieron los valores ponderados (β) de las variables presentes en los modelos que forman el conjunto con valores de QAICc < 2 (Tabla 13).

Tabla 13. Parámetros estimados (β) y Error estándar (EE) promedio del conjunto de modelos con valores QAICc < 2 del venado para la probabilidad de ocupación (Ψ) y la probabilidad de detección (p).

Variable	β	EE
Ψ intercepto	0.86	0.76
Ψ vegmed	1.36	1.3
P intercepto	-1.68	2.02
P vegmed	0.70	0.50
P dam	0.13	0.11
P ndvi	4.99	4.99

(2) Selección del modelo más parsimonioso

El modelo nulo ($\Psi(\cdot)$ $p(\cdot)$) fue identificado como el modelo más parsimonioso:

- Para la ocupación ninguna covariable fue significativa.



- ✚ La detección constante sí presentó valores significativos.
- ✚ Los modelos con ψ y p constantes fueron los que tuvieron mayor peso.
- ✚ El modelo nulo fue el que presentó el menor valor de QAICc.
- ✚ Es el modelo con el menor número de parámetros.

- Estimación de valores predichos y comparación de estimados de área ocupada
La probabilidad de detección y de ocupación permanecen constantes a lo largo del área de estudio. La probabilidad de ocupación estimada fue alta ($\psi=0.70$). La probabilidad de detección fue baja ($p=0.29$).

De acuerdo con los análisis, el área estimada ocupada por el puma es del 64% del área total de estudio, 8% más de la estimada ingenuamente.

Resultados generales

(1) Selección de un conjunto de modelos

El conejo y el ocelote tuvieron un modelo con mayor soporte, el coatí y el venado tuvieron dos modelos con valores similares de QAICc, mientras que el puma tuvo cinco. Por otra parte, el modelo nulo fue identificado como el modelo más parsimonioso tanto en el puma como en el coatí, y el modelo que considera una ocupación constante pero una detección influenciada por alguna covariable en el resto de las especies.

- Identificación de las covariables más importantes

La probabilidad de ocupación (ψ) no se ve afectada por las covariables analizadas en este estudio. No obstante, para el venado, el NDVI está presente en uno de los dos modelos con mayor soporte y para el puma, la vegetación. El nivel de daño no parece influir en la probabilidad de ocupación de ninguna de las especies.

La detección, a diferencia de la ocupación, sí se vio afectada por las covariables consideradas en este estudio. La detección del conejo y del ocelote cambia de manera diferencial en los dos tipos de vegetación conforme aumenta el nivel de daño. Por otra parte, el tipo de vegetación también podría influir en la probabilidad de detección del coatí y del venado, siendo ésta, para el primero, mayor en la selva mediana, mientras que para



el segundo mayor en la selva baja. No obstante, los modelos más parsimoniosos del coatí y del puma consideran que la probabilidad de éstos permanece constante a lo largo de la región de estudio.

En los análisis del coatí y del venado (que tuvieron más de un modelo con soporte mayor al resto, se graficaron los valores predichos por algunas de las covariables presentes en el conjunto de modelos. Con este procedimiento fue posible observar que la detección del coatí es en general mayor en la selva mediana y que la ocupación del venado disminuye conforme aumenta el nivel de NDVI.

(2) Selección del modelo más parsimonioso

De las cinco especies, el ocelote y el conejo tuvieron un modelo con un soporte claramente mayor, es decir, que tuvo un ΔQAICc mayor a dos con respecto al resto de los modelos. Esto quiere decir que con un modelo es posible explicar la mayor parte de la variación de los datos. El puma, por el contrario, fue la especie con el mayor número de modelos con valores de ΔAIC menor a 2 (Tabla 12).

Tabla 14. Modelos seleccionados como los más parsimoniosos de todas las especies, junto con el número de parámetros que tiene para cada coeficiente (k = No. de parámetros)

Especie	Modelo	k de ψ	k de p
Conejo	$\Psi(.) p(\text{veg}*\text{daño})$	1	4
Coatí	$\Psi(.) p(.)$	1	2
Venado	$\Psi(.) p(\text{veg})$	2	2
Ocelote	$\Psi(.) p(\text{veg}*\text{daño})$	1	4
Puma	$\Psi(.) p(.)$	1	2

En relación a los estimados de los parámetros obtenidos, ya sea a partir del modelo que presentaba claramente mayor soporte (como fue el caso del ocelote y el conejo) o a partir de la ponderación de los modelos con valores de AIC menor a dos, es necesario recordar que estos resultados se ven afectados por la condensación de eventos de muestreo que se mencionó previamente y que fue diferente para cada especie. El venado, el puma, el coatí y el ocelote fueron las especies en la cuales condensé más días de



muestreo debido al bajo número de registros y para el conejo se condensaron los eventos cada tres días lo que indica que en realidad es la especie con mayor número de registros.

- Estimación de valores predichos y comparación de estimados de área ocupada

La ocupación en general parece no estar afectada por ninguna de las covariables consideradas en este estudio. En todas, excepto en el venado, los modelos con mayor soporte consideran una ocupación constante, es decir, que no cambia entre los sitios que presentan características diferentes en las variables. La probabilidad de ocupación del venado en cambio disminuye conforme el nivel de NDVI aumenta, en los dos tipos de vegetación.

La detección del ocelote y del conejo es resultado de la interacción entre el tipo de vegetación y el nivel de daño, aunque ésta sea diferente para cada una. El conejo tiene prácticamente la misma probabilidad de ser detectado en ambos tipos de vegetación (alrededor del 10%) cuando el nivel de daño es menor, sin embargo, conforme éste aumenta, también aumenta la probabilidad de detección de manera diferenciada; en la selva baja el aumento es abrupto, llegando hasta una probabilidad de detección de casi 100%, mientras que en la selva mediana el aumento es mucho menor (llega a una probabilidad de 23%). El efecto de la interacción entre estas dos covariables es diferente para el ocelote. Éste tiene una probabilidad de ser detectado de alrededor de 75% en la selva baja cuando el daño es menor, sin embargo, disminuye hasta poco más del 0% cuando el daño es máximo. En la selva mediana, por el contrario, cuando los niveles de daño son bajos también lo es su probabilidad de detección (10%), pero ésta puede aumentar hasta el 30% conforme aumenta el nivel de daño.

De acuerdo con las estimaciones del porcentaje de área que es ocupada por cada una de las especies considerando el modelo más parsimonioso, el ocelote es la especie que ocupa más área (92%), seguido del puma (64%). El coatí y el conejo ocupan por igual el 60% y el venado apenas la mitad (56%). Asimismo, el área ocupada estimada, utilizando los modelos de ocupación presentados en este estudio, es la misma que el área estimada ingenuamente para el conejo y el venado. Es decir, la probabilidad de detección de estas especies no parece haber influenciado realmente en la estimación del área ocupada, ya que



calculando únicamente la proporción de estaciones en las cuales fueron registradas se obtuvo el mismo estimado. Por el contrario, para el coatí, el ocelote y el puma, los modelos de ocupación (que consideran una detección imperfecta), estimaron que dichas especies ocupan en realidad un área mayor a la estimada de manera ingenua, lo cual enfatiza la importancia de abordar la detección imperfecta durante los análisis poblacionales y de distribución de especies (Fig. 20).

Por otra parte, los intervalos de confianza del puma y del coatí llegan hasta el 100%, lo cual puede ser resultado de un ajuste pobre de los modelos.

Las pruebas de bondad de ajuste de Pearson no pudieron realizarse sobre los modelos globales del coatí, el venado y el puma debido a que este modelo requiere de un tamaño de muestra mayor para ejecutarse. El factor de inflación de la varianza del venado, del ocelote y del puma indican que hay sobredispersión de los datos (Tabla 13).

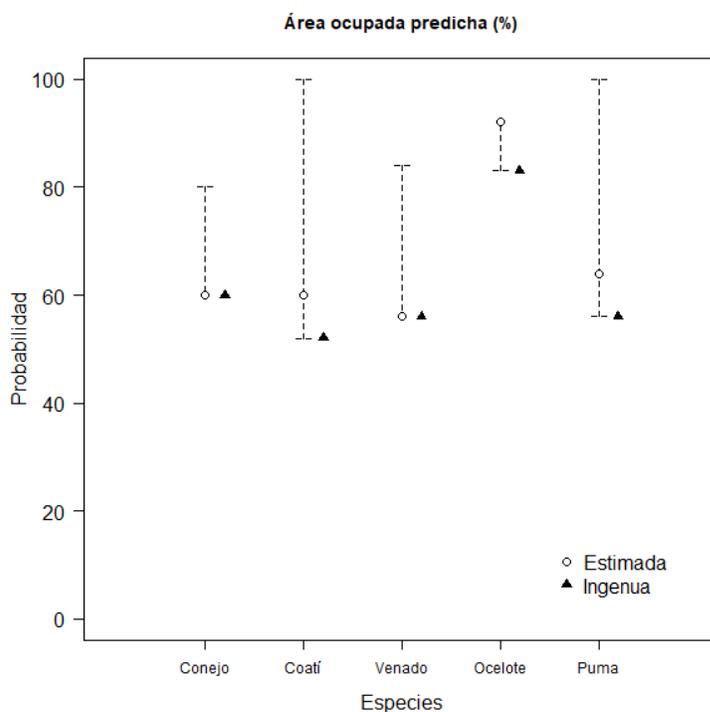


Figura 21. Área ocupada predicha de cada especie de acuerdo con los modelos de ocupación (círculos con intervalos de confianza) y con la estimación ingenua (triángulos negros).



Tabla 15. Resultados de la prueba de bondad de ajuste de todas las especies. Dado que no fue posible correr el modelo global en todas las especies, se presenta también el valor del factor de la varianza del modelo subglobal: Ψ (veg*dam) p(veg* dam).

Especie	Modelo	Estimado (χ^2)	p	Factor de inflación de la varianza del modelo global	Factor de inflación de la varianza del modelo subglobal
Conejo	Ψ (veg*dam*ndvi) p(veg* dam*ndvi)	4988926	0.395	0.96	0.9
Coatí	Ψ (veg*dam) p(veg* dam)	199.88	0.541	-	0.96
Venado	Ψ (veg*dam*ndvi) p(veg*ndvi)	291.23	0.09	1.28	1.32
Ocelote	Ψ (veg*dam*ndvi) p(veg* dam*ndvi)	7718.85	0.916	0.65	1.88
Puma	Ψ (dam) p(ndvi*dam)	245.38	0.133	-	1.28

DISCUSIÓN

Para la región de la RBChC se tienen registradas 20 especies de mamíferos terrestres medianos (sin considerar la nutria neotropical), de las cuales, el 75% (15 especies) fue detectado en este estudio. No se obtuvo registro del lince (*Linx rufus*), el tigrillo (*Leopardus wiedii*), el zorrillo rayado (*Mephitis macroura*), el cacomixtle (*Bassariscus astutus*) y la comadreja (*Mustela frenata*) (Ceballos y Miranda 1996; Ceballos y Oliva 2005). La falta de registros de algunas especies puede deberse a una baja probabilidad de detección, de ocupación, a una combinación particular de éstas, o a la ausencia real en el área de muestreo.

De acuerdo con un estudio realizado por Mackenzie y Royle (2005), existe un número óptimo de ocasiones de muestreo requerido para registrar por primera vez una especie con determinados valores de probabilidad de detección y ocupación, de tal forma que, un diseño de estudio con 34 ocasiones de muestreo abarcaría todas las combinaciones posibles (Tabla 16).



Tabla 16. Tabla realizada por Mackenzie y Royle (2005) y tomada de Rovero & Zimmerman (2016). Muestra el número óptimo de ocasiones de muestreo (k) para llevar a cabo en cada sitio para un diseño de remoción cuando todos los sitios son muestreados hasta que la especie es detectada por primera vez, para valores seleccionados de probabilidad de ocupación (ψ) y de probabilidad de detección (p). Los números con recuadro indican los números totales de ocasiones de muestreo resultantes de este estudio considerando todas las especies (e.g. se obtuvieron 20 ocasiones de muestreo para el conejo). La región gris indica las combinaciones posibles de ψ y p posibles para estos valores.

		ψ								
p	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	
0.1	14	15	16	17	18	20	23	26	34	
0.2	7	7	8	8	9	10	11	13	16	
0.3	5	5	5	5	6	6	7	8	10	
0.4	3	4	4	4	4	5	5	6	7	
0.5	3	3	3	3	3	3	4	4	5	
0.6	2	2	2	2	3	3	3	3	4	
0.7	2	2	2	2	2	2	2	3	3	
0.8	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
0.9	2	2	2	2	2	2	2	2	2	

El escaso número de ocasiones de muestreo resultantes en este estudio (6, 7, 13 y 22 ocasiones) dejan ver que, para algunas combinaciones específicas de probabilidades de detección y ocupación, apenas se alcanzó el número mínimo requerido para registrar a la especie por primera vez (i.e. $p=0.2 \psi \leq 0.2$; $p=0.3 \psi=0.5-0.7$; $p=0.4 \psi=0.8$ y 0.9 ; $p=0.1 \psi=0.6$). Por lo cual, teóricamente, especies con probabilidades muy bajas de detección ($p=0.1$), pudieron no ser detectadas. Otras especies, como el jaguar, el pecarí y el tlacuache, que fueron detectados más de una vez, no tuvieron el número de registros suficientes para realizar análisis de ocupación, lo cual puede deberse a una baja probabilidad de detección y/o ocupación.

Con respecto a las covariables consideradas en este estudio, ni el nivel de NDVI, ni el índice de nivel de daño mostraron diferencias significativas en función del tipo de vegetación.

El primer resultado no es de sorprender pues la defoliación estacional de los árboles de la selva seca, así como el contraste de ambiente con la selva mediana, es una característica de la selva baja caducifolia que ocurre durante la temporada de sequía y desaparece en la temporada de lluvias. Sin embargo, el análisis fue realizado considerando



que pudiera existir un efecto diferencial del huracán sobre los procesos de refoliación y permanencia de las hojas y que éste pudiera reflejarse en los niveles de NDVI.

En cuanto al índice de nivel de daño, a pesar de que no hay diferencias significativas, se puede observar que éste es relativamente menor en la selva baja que en la selva mediana. Este resultado coincide con el obtenido por otros autores, donde se ha sugerido un daño diferencial de los huracanes que responde a diferentes características de la vegetación, tales como: tamaño de los árboles (considerando altura y diámetro), densidad de la madera, nivel de ramificación de los individuos, entre otros, características asociadas a su vez, a los tipos de vegetación (Tanner y Capos 1991; Zimmerman et. al 1994). En este estudio, los árboles más altos, densos, con mayor diámetro y con más ramificaciones, son los que presentaron la mayor proporción de daños irreversibles, como el desenraizamiento, y, por lo tanto, los porcentajes más altos de mortalidad. Contrariamente, en otros estudios no se observó este mismo patrón (Bellingham 1991; Whigham et. al 1991)

Es posible que los resultados de este análisis fueran diferentes si las variables usadas para cuantificar el daño hubieran sido otras, tales como el grado de inclinación de los tallos, la altura de corte de los tallos, la presencia de rebrotes, etcétera, y quizás, las diferencias en el nivel de daño en función al tipo de vegetación serían más evidentes (coincidiendo con las observaciones realizadas en campo durante este estudio). También existe la posibilidad de que estas diferencias se redujeran con otro tipo de medición y, por lo tanto, el tipo de vegetación no es una variable que explica el patrón de daño en la RBChC.

Otros factores que pueden influir en la incidencia y el nivel de afectación de un huracán en un ecosistema son: la topografía, la estructura de edades y densidad de los árboles, la composición de especies, el mecanismo de enraizamiento, así como la velocidad y dirección en la que pegan los vientos huracanados y las condiciones ambientales posteriores a él (Tanner y Capos 1991; Zimmerman et. al 1994).

La historia de detección de cada especie en este estudio es diferente (Fig. 11), lo cual, no sólo se debe a la probabilidad de detección y ocupación de cada una, sino también a aspectos de análisis posteriores, tales como el umbral utilizado para condensar las historias de captura y la disminución de la cantidad de ceros en las historias de detección. Este



umbral, aunque no influye en la estimación de la probabilidad de ocupación, sí modifica la estimación de la probabilidad de detección, ya que conforme aumenta la proporción de registros positivos, también aumenta el estimado y con él, los intervalos de confianza asociados.

Por otra parte, es importante mencionar que, para la mayoría de las especies, hay una correlación espacial en los sitios de muestreo, violando uno de los supuestos de los análisis de ocupación. Esto es particularmente cierto para los carnívoros, de los cuales se ha registrado que tienen ámbitos hogareños de 4 km² (el ocelote) y de entre 42-100 km² (el jaguar) (Núñez 2006), mientras que el área total de estudio, considerando un área de influencia alrededor de las cámaras de 150 m, es de aproximadamente 6 km² (Fig. 8). Sin embargo, a pesar de que en este estudio no se hizo una identificación de los individuos como tal, sí se consiguió reconocer a diferentes individuos de las tres especies de carnívoros a lo largo de toda el área de estudio. Lo anterior sugiere que los ámbitos hogareños registrados para estas especies, aunque hayan sido dentro de la RBChC, no necesariamente son una regla y menos aún si se consideran los posibles efectos en las interacciones intra e inter específicas que una perturbación ambiental puede ocasionar (efectos que no abordamos en este estudio y de las cuales desafortunadamente existe prácticamente nula información).

Asimismo, la correlación espacial de las estaciones de muestreo fue inevitable debido a las condiciones en las que quedó la selva tras el paso de “Patricia” y, por lo tanto, su efecto en los análisis es innegable y representa un punto crítico del estudio, particularmente para el caso del puma, el carnívoro de talla más grande analizado. Debido a esto, es probable que los resultados subestimen los valores reales de ocupación de dichas especies.

De acuerdo con los resultados obtenidos, a pesar de que no se observó el efecto del nivel de daño sobre la probabilidad de detección esperado inicialmente (una relación positiva en todas las especies de estudio), las covariables del tipo de vegetación, el nivel de daño y la interacción entre éstas, parecen influir de manera importante sobre la detectabilidad de dos de las especies.



Ocupación y detección de las especies

Con este estudio no pude distinguir un efecto del huracán sobre la probabilidad de ocupación de ninguna especie, por lo que es posible pensar que: (1) tienen una distribución relativamente uniforme a lo largo del área de estudio, (2) que las variables consideradas en no fueron las adecuadas para explicar una posible preferencia de hábitat derivada del paso de “Patricia” y (3) que el pequeño tamaño de muestra para algunas especies y el diseño de estudio (particularmente la separación entre cámaras) no permitió distinguir posibles efectos de las variables medidas. El segundo punto podría ser particularmente cierto con el NDVI, ya que en la temporada de lluvias este índice no describe un patrón determinado de la distribución de la vegetación o de la productividad primaria en la selva baja caducifolia y por lo tanto es poco informativo. Asimismo, el índice de nivel de daño es la covariable que fue tomada de manera más subjetiva, ya que no existen medidas estandarizadas para evaluar este componente y, por lo tanto, es posible que otras medidas a las tomadas en este estudio puedan representar y describir mejor las afectaciones del huracán a la vegetación y con ello obtener diferentes resultados.

No obstante, con los resultados obtenidos y con las variables tomadas en este estudio, la ocupación de las especies no muestra un efecto del nivel de daño ocasionado por el huracán (tal como lo medimos en este estudio). A pesar de que no se había utilizado la probabilidad de ocupación como variable de respuesta a perturbaciones ambientales como huracanes, otros estudios han obtenido resultados similares al estudiar cambios en los índices de abundancias relativas (IAR). Hernández-Díaz y colaboradores (1999) evaluaron si los IAR de algunas especies de carnívoros se vieron afectadas por “Dean”, un huracán que tocó tierra en el estado de Quintana Roo en 2007 sobre una selva mediana subperennifolia. Los autores encontraron que en general este gremio presentó una alta resistencia al impacto del huracán, probablemente debido a las conductas de forrajeo oportunistas y a la poca especificidad de requerimientos de hábitat que presentan y, por lo tanto, los IAR de dichas especies no se vieron afectadas. Asimismo, evaluando la misma variable de respuesta, Ramírez-Barajas y colaboradores (2012) encontraron que el daño a la vegetación después del huracán “Dean”, tuvo una relación negativa con el grupo de



especies que tiene cierto grado de especialización en la alimentación, como los herbívoros, particularmente el venado cola blanca. Pero éste no tuvo efectos significativos en especies de uso de hábitat generalista, tales como el coatí, el pecarí de collar (*Pecari tajacu*) y la paca (*Cuniculus paca*).

Ninguna de las especies consideradas en este estudio se caracteriza por presentar hábitos especializados, ni en el uso de hábitat, ni en el tipo de alimentación⁴, factores que podrían afectar el nivel de vulnerabilidad de las especies debido a que la escasez de alimento o la destrucción de refugios específicos son posibles efectos de los huracanes (Kawabata 2002). Por lo tanto, es posible pensar que dichas especies presentan un alto grado de resistencia a las perturbaciones (Ramírez-Barajas et. al 2012), lo cual puede ser resultado de la plasticidad ecológica que presentan y que, en consecuencia, les ha permitido adaptarse a las condiciones ambientales hostiles de la selva baja caducifolia, aun cuando se tratan en su mayoría, de especies de amplia distribución (Ceballos 2010). Por el contrario, especies con adaptaciones particulares o distribuciones restringidas y endémicas, tales como el zorrillo pigmeo (*Spilogale pygmaea*), el tlacuachín (*Tlacuatzin canescens*), la rata de Magdalena (*Xenomys nelsoni*), entre otros (Ceballos, 2010), son especies que posiblemente tienen una mayor vulnerabilidad a este tipo de perturbaciones y todas ellas pertenecen al grupo de mamíferos pequeños, el cual no fue objeto de este estudio y que probablemente hubieran arrojado resultados distintos.

Una alternativa, para poner a prueba en futuras ocasiones, es considerar que el patrón de uso espacial del hábitat de las especies, aparentemente homogéneo en toda el área de estudio, sea un efecto de las modificaciones abruptas en el ecosistema, en donde las interacciones intra e interespecíficas (tales como la competencia y la depredación) se puedan ver alteradas y no terminen de establecerse o, presenten un patrón apenas perceptible con un estudio de este tipo. Otros autores ya han sugerido que perturbaciones

⁴ Solamente el venado cola blanca podría ser considerado como especie relativamente especializada en su tipo de alimentación (Ramírez-Barajas 2012), sin embargo, también es considerada como una especie pionera que se beneficia de los campos abiertos y pastizales. Su amplia distribución a lo largo del continente americano demuestra su alta capacidad adaptativa a los diferentes tipos de ecosistemas y a la variación de recursos alimentarios que cada uno presenta. Asimismo, el conejo de monte es una especie endémica a México, con una alta asociación a ecosistemas como pastizales, matorrales y bosques templados y tropicales (Ceballos 2010).



en el ambiente pueden causar cambios en las relaciones tróficas por periodos largos (Kanowski et. al 2008). Sin embargo, no existe suficiente información suficiente respecto a este tema como para poder hacer conjeturas al respecto.

Dentro del subconjunto de modelos (con los valores menores de QAICc) tanto del venado como del puma, hay un modelo que incorpora el NDVI y el tipo de vegetación, respectivamente. Sin embargo, la diferencia en la probabilidad de ocupación es mínima para el segundo, por lo que no se considera para la discusión.

En lo que se refiere al NDVI del modelo del venado, a pesar de que este puede ser utilizado como un subrogado de la productividad primaria y de la cantidad de recurso disponible, este índice no informa sobre la palatabilidad, calidad y valor nutricional de las hojas, que a una mayor escala podría representar un factor que determine la preferencia de hábitat de dicha especie.

Ogutu y Owen-Smith (2003) encontraron que después de una temporada muy seca, como ocurrió en la sabana africana durante el periodo de sequía que tuvo lugar en 1982-1986, en la cual hubo una severa pérdida de agua por evaporación, así como un aumento en la aridez del ambiente, las lluvias que ocurren en la temporada de lluvias tienen menos efectividad en la promoción del crecimiento de las plantas que en años climáticos más estables. Uno de los posibles efectos indirectos del huracán es el aumento de temperatura, de radiación solar y de evaporación de agua por causa de la pérdida de dosel, por lo cual, es posible pensar que aunado a estos factores y al proceso de sucesión vegetacional que conlleva este evento, la abundancia de recursos foliares (ocasionada por las lluvias que siguieron al huracán) no necesariamente implicó un aumento en la abundancia o disponibilidad de recursos alimentarios para los herbívoros o especies como el venado, pues posiblemente hubo abundancia de recurso de baja palatabilidad y baja calidad nutricional (es decir, las lluvias tuvieron menos efecto que el que normalmente tienen en años más estables). Lo mismo ocurre con la disponibilidad de flores y frutos, recursos muy utilizados por diversas especies como el coatí y el pecarí de collar.



Cabe mencionar que los modelos con mayor soporte del conejo y del ocelote contemplan una detección que se encuentra influenciada por la interacción entre el tipo de vegetación y el nivel de daño. Para el primero el daño tiene una correlación positiva con la probabilidad de detección, independientemente del tipo de vegetación, aunque esta relación es mayor con la SBC. Para el segundo la detectabilidad disminuye en la selva baja conforme el daño aumenta y, por el contrario, aumenta conforme el daño aumenta en la selva mediana. Asimismo, el venado cola blanca tiene mayor probabilidad de ser detectado en la SBC que en la SMS (Fig. 17) y el coatí al revés. Los resultados de los modelos de mayor soporte del puma indican que la variación en la detección de esta especie no responde a los factores considerados en este estudio y/o que la correlación espacial de los sitios de muestreo y el pequeño tamaño de muestra no permiten distinguir el efecto de los mismos en la probabilidad de detección.

Los resultados anteriores son importantes debido a que aun cuando la ocupación no parece verse afectada por las covariables utilizadas en este estudio (ya sea por una cuestión de escala, de medición o porque realmente no representan factores ambientales relevantes para la ecología de dichas especies), la probabilidad de detección de la mayoría de las especies sí responde a las covariables utilizadas, información relevante para futuros estudios.

Selección del modelo más parsimonioso

El hecho de que el ocelote y el conejo fueran las únicas especies que tuvieran un modelo con un soporte relativamente mayor al resto, puede hacer referencia a que fueron las especies con más datos, generando una menor incertidumbre con respecto a otras posibles hipótesis (modelos). Por el contrario, el puma fue la especie con el mayor número de modelos con valores de QAICc bajos y también la especie con el tamaño de muestra menor, por lo que no es de sorprender que diversos modelos tuvieran un soporte relativamente similar, indicando, además, un ajuste pobre de los modelos.

Para futuros estudios se puede considerar en los modelos de ocupación el factor del tipo de sendero o paso en el que se colocó una estación de muestreo. Alteraciones en el



riesgo de depredación o de ser percibido por la presa (como resultado de las modificaciones estructurales al ecosistema), así como el aumento de temperatura y radiación solar, son posibles efectos del huracán sobre el patrón de uso de este tipo de elementos de la vegetación y, por lo tanto, en su conducta. Sin embargo, hasta el momento no existe suficiente información al respecto.

Con respecto a la estimación del área ocupada de cada especie se puede ver que las especies con menor tamaño de muestra fueron las de mayores intervalos de confianza (coatí y puma). Además, si se considera que el tamaño de los ámbitos hogareños de las especies es en general más grande que el área de estudio (particularmente cierto para el puma) entonces podemos asumir que hay una subestimación del nivel y área de ocupación de dichas especies. A pesar de lo anterior, aunque en este estudio no se llevó una identificación de los individuos de ninguna especie, en los registros fue posible identificar más de cinco individuos de ocelotes, lo que, aunado al área ocupada estimada (casi el 100%), a la detectabilidad de 64% y a los ámbitos hogareños registrados (4km²), sugieren que posiblemente hay más individuos de ocelotes en el sitio de los que se esperaría considerando únicamente sus ámbitos hogareños y la conducta territorial que se presenta entre los individuos machos.

Por último, el factor de inflación de la varianza del venado, del ocelote y del puma indican que existe variación en los datos de presencia que no pudo ser explicada por el modelo global o subglobal. Las tres especies corresponden a las que tienen los mayores ámbitos hogareños, y, por lo tanto, las que se encontraron más sujetas al problema de correlación espacial. Asimismo, como se menciona previamente, estudios que consideren otras covariables podrían aportar más información con respecto al patrón del uso espacial de dichas especies.

Sugiero continuar con estudios que busquen evaluar si existen efectos de perturbaciones ambientales como los huracanes en la ecología espacial de los mamíferos, considerando la ecología y comportamiento específico de cada especie, particularmente los ámbitos hogareños y la territorialidad de los mismos.



CAPÍTULO II: PATRONES DE ACTIVIDAD

INTRODUCCIÓN

Los patrones de actividad se entienden como los horarios en los que una especie presenta actividad en un ciclo de 24 horas (Kronfels-Shor y Dayan 2003). Éstos se encuentran regulados por diferentes factores, entre los cuales se encuentran el reloj biológico, factores externos abióticos como la luminosidad (en donde la luz de la luna podría jugar un papel importante) o la temperatura, y también por factores bióticos, particularmente interacciones bióticas de herbivoría, depredación y competencia (Kronfels-Shor y Dayan 2003). Los horarios de actividad de cada especie reflejan la partición y el uso que le dan al tiempo, uno de los ejes principales que definen el nicho ecológico de las especies (Schoener 1974).

A pesar de que el reloj biológico determina en gran medida las horas de actividad de las especies (mismo que está regulado por la fisiología de los organismos), se ha reportado una amplia plasticidad en algunas especies, esto es, que pueden modificar sus horarios de actividad en función de presiones antropogénicas (Cruz et. al 2018), de modificaciones al ambiente (Norris et. al 2010) y de presiones biológicas (tales como la competencia y la depredación) (Jaksin y Marone 2007; Cruz et. al 2018)

La coexistencia de especies similares en un mismo sitio se ha explicado a partir de la existencia de posibles estrategias que permiten una diferenciación de nicho en uno o más de los tres ejes que lo definen: explotación de recursos, selección de hábitat y patrones de actividad. Históricamente los patrones de actividad, es decir, la partición del tiempo, se ha considerado como el menos importante (Kronfels-Shor y Dayan 2003; Rivero y Zimmerman 2016). No obstante, los estudios enfocados en la ecología de la partición temporal para explicar relaciones entre especies, solapamientos de nichos, y adaptaciones a cambios ambientales han aumentado con los años (Díaz et. al 2005; Di Bittetti et. al 2006; Di Bittetti



et. al 2010; Foster et. al 2013; Kuijper et. al 2014; Monterroso et, al 2014; Ridout y Linkie 2009; Rowcliffe et. al 2014).

A diferencia de los estudios de conducta, para los análisis de los patrones de actividad se define que un animal se encuentra “activo” cuando éste sale de su refugio, madriguera o lugar de reposo, es decir, cuando se encuentra realizando una actividad de mayor gasto energético que lo que implica el reposo (Rowcliffe et. al 2014)

Muchas de las actividades que los animales llevan a cabo diariamente las realizan en función de factores ambientales tales como la intensidad de luz, la humedad, la temperatura, la radiación solar, entre otros, de forma que tienen el menor gasto energético posible (Chappell 1980; Griffin et. al 2005; Di Bittetti et. al 2008). Por esta razón, en ecosistemas con estacionalidad marcada, la asignación del tiempo y de los horarios a las diferentes actividades representa una estrategia conductual de los organismos para adaptarse a las condiciones ambientales más severas (Wolff 2001; Hoffman 2015). Se ha observado que la selección de hábitat puede variar dependiendo de la hora del día y del tipo de actividad, por lo que los horarios de actividad representan un eje importante en la dinámica y en la asignación de tiempo que cada especie a actividades particulares (Beier y McCullogh; Manly et. al 2002). Asimismo, se ha reportado una variación en la selección de hábitat y en los horarios de actividad que responden a la estacionalidad de los ecosistemas (Godvick et. al 2009). Romero Muñoz y colaboradores (2010) encontraron que en el bosque tropical seco de Bolivia del parque nacional Kaa-Iya, los patrones de actividad de al menos una población del conejo de páramo (*S. brasiliensis*), del pecarí de collar, del guazuncho (*Mazama gouazoubira*), del tapir (*Tapirus terrestris*) y del puma presentan diferencias en la estación de lluvias y en la de secas. Asimismo, el jaguar y el puma tienen patrones de actividad diferentes en cuatro de los sitios que estudiaron (en uno de ellos la diferencia se observa solamente en la temporada de secas).

En la RBChC se ha observado que durante la temporada de secas algunas especies, entre ellos los grandes depredadores, tienden a concentrarse cerca de los cuerpos de agua, los tamaños de los ámbitos hogareños disminuyen porque buscan permanecer en constante



cercanía a las fuentes de agua y las distancias promedio recorridas al día son menores que en la temporada de lluvias (Sánchez-Rojas 1995; Núñez 2006). Esta estrategia podría permitir una actividad constante a lo largo del día, o por el contrario, podría generar una mayor competencia entre las diferentes especies, obligando a las menos dominantes a adaptar sus patrones de actividad a horarios de menor competencia (Cruz et. al 2018) y por lo tanto, existe una readecuación en el uso de hábitat y del tiempo entre la comunidad animal. Es posible que en las condiciones de la RBChC en las que los ámbitos hogareños de diversas especies se concentran más, como respuesta a la escasez del agua y al comportamiento de las presas, sea cuando la partición del tiempo de actividad entre las especies competidoras es más relevante.

Aunado a lo anterior, se ha observado que cambios en el ecosistema pueden promover modificaciones en los patrones de actividad de las especies. Por ejemplo, Norris y colaboradores (2018) encontraron que la misma especie de armadillo presenta diferentes patrones de actividad en parches de diferentes tamaños.

Con este estudio se buscó evaluar si los daños al ecosistema ocasionados por el huracán Patricia, promovieron modificaciones en los horarios de actividad de ocho especies de mamíferos de diferente tamaño y ecología como respuesta adaptativa a dicho evento (ya sea cambiando las horas de actividad o aumentando o disminuyendo los periodos en los que se encuentran activos). Con el objetivo de no confundir diferentes procesos, primero se evaluaron diferencias en los patrones de actividad que pudieran estar asociados a la estacionalidad natural del ecosistema y una vez definido lo anterior, se prosiguió a evaluar si existen diferencias en los patrones de actividad que pudieran estar asociados al paso del huracán. Asimismo, como se menciona previamente, los niveles de competencia y de presión de los depredadores hacia las presas pueden variar a lo largo del año y como respuesta a las condiciones ambientales. Por esta razón, se buscó identificar si existen cambios en el nivel de solapamiento entre especies que potencialmente pueden interactuar de manera directa que respondan al paso del huracán.



OBJETIVO GENERAL

Evaluar si el huracán “Patricia” tuvo un efecto sobre los patrones de actividad de ocho especies de mamíferos y sobre algunas de sus interacciones.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Identificar si existe una diferencia en la duración de los periodos o en los horarios de actividad de cada especie que responda a la estacionalidad del ecosistema.
2. Identificar si existe una diferencia entre la duración de los periodos o en los horarios de actividad de cada especie que responda al paso del huracán.
3. Evaluar si existe un efecto del huracán en la relación de los patrones de actividad de especies interactuantes.

HIPÓTESIS

Objetivo 1: Debido a que la estacionalidad del BTC representa una de las mayores limitantes para los organismos que viven en dicho ecosistema, de manera general las horas de mayor radiación solar y mayor pérdida de agua por evaporación son evitadas por la mayor parte de los organismos durante la temporada de secas. Por esta razón, se espera que:

- Las especies diurnas presenten diferencias en los patrones de actividad entre la temporada de secas y la temporada de lluvias del año antes del paso del huracán (2015) y que, de manera general, estas diferencias se reflejen en menores niveles de actividad durante las horas más calientes (12:00-15:00 hrs) en la temporada de secas.

Objetivo 2: Uno de los principales efectos de la modificación de la estructura de la vegetación tras el paso del huracán es el efecto en la extremización y homogeneización de las condiciones ambientales del sitio hacia mayores temperaturas y mayor radiación solar (entre otros). Por lo cual:



- Se espera que las diferencias de los patrones de actividad asociadas a la estacionalidad del ecosistema (objetivo anterior) sean menores durante las temporadas del año posterior al paso del huracán (2016).

- Como consecuencia de la hipótesis anterior, se espera que los patrones de actividad de ambas temporadas del año posterior al huracán (2016) tengan mayor similitud con los de la temporada de secas del año anterior al huracán (2015).

- De manera general, habrá mayores niveles de actividad en las dos temporadas del año 2016 de todas las especies debido a la necesidad de mantenerse activo por más tiempo forrajeando o acechando.

Objetivo 3: El puma ha sido reportado como una especie con alta plasticidad en su alimentación y en el tipo de hábitat que utiliza, por lo cual se espera que:

- En general, exista poco solapamiento entre el jaguar, el puma y el ocelote, particularmente en el año 2016, después del paso del huracán.

- El ocelote tenga un alto solapamiento con el conejo y bajo con el resto de las especies presa porque ambos son predominantemente nocturnos. El puma tenga un solapamiento relativamente alto con todas las especies potencialmente presas y que el jaguar tenga un solapamiento alto con sus principales presas: el pecarí de collar, el venado y el coatí.

MÉTODO

Obtención de datos

Una de las técnicas más utilizadas para el estudio de patrones de actividad es a través de cámaras-trampa (Di Bittetti et. al 2016). Para este tipo de análisis, el diseño de muestreo en el espacio es aleatorio y parten del supuesto de que la tasa de registros de una especie en un momento determinado del día es proporcional al nivel de actividad de la población general en dicho momento. Asimismo, se presupone que la hora en la que hay más registros en las cámaras-trampa es cuando toda la población de la especie en cuestión se encuentra activa (Rowcliffe 2016).



Los registros de la hora de actividad de cada especie representan una muestra de la distribución circular y continua de la actividad de la población a lo largo del día. Esta distribución a su vez permite estimar la probabilidad de que una fotografía sea tomada en un momento determinado del día (Ridout y Linkie 2009) y por lo tanto se pueden hacer comparaciones de los niveles de actividad entre diferentes temporadas o diferentes especies para probar hipótesis ecológicas sobre la partición del tiempo y las respuestas de los animales a diferentes factores.

Algunos de los factores que se han reportado que afectan los patrones de actividad de los organismos se encuentran relacionados a su vez con la posición del sol, misma que cambia a lo largo del año y no necesariamente coincide con la hora determinada por los husos horarios y sus modificaciones estacionales, que es con la que se trabaja normalmente (Nouvellet et. al 2011). Por lo cual, los estudios enfocados en los análisis de horarios de actividad deben considerar estas variaciones para obtener resultados más precisos.

A diferencia de los análisis de patrones de ocupación anteriores, para los análisis de patrones de actividad se contó con datos de la temporada de secas y de lluvias del año anterior al paso del huracán (año 2015) (como consecuencia de que el diseño de muestreo es mucho menos riguroso para el segundo) y con datos de la temporada de secas y lluvias del año siguiente (año 2016) (Tabla 15). Con el fin de facilitar la lectura y comprensión del texto, a lo largo del documento se hará referencia a las diferentes temporadas a través de símbolos específicos para cada una (Fig. 22).

Tabla 17. Periodo y diseño de muestro de cada una de las temporadas. (Los diseños de muestreo se pueden encontrar en el material suplementario).

Temporada	Año	Meses	Diseño de muestreo
Secas	2015	03 Abril - 29 Mayo	S1
Lluvias	2015	03 Junio y – 08 Agosto	S2
Secas	2016	24 Enero- 02 junio	S3
Lluvias	2016	03 Junio- 08 Agosto	S4





Figura 22. Símbolos que serpan utilizados para referirme a cada una de las temporadas de muestreo de este análisis. El color azul indica el año anterior al paso del huracán (2015) y el gris el año posterior (2016).

Cada temporada tuvo un diseño de muestreo diferente (Fig. 23), lo que respondió a las necesidades particulares de cada muestreo. No obstante, esto no implica un impedimento o limitante para los análisis de patrones de actividad.

Las presencias fueron registradas con cámaras-trampa y se obtuvo registro del día y la hora de actividad de ocho especies: el tlacuache común (*Didelphis virginiana*), el conejo de monte, el coatí de nariz blanca, el venado cola blanca, el pecarí de collar (*Pecari tajacu*), el ocelote, el puma y el jaguar (*P. onca*).

Análisis estadísticos

Los datos de las cámaras fueron divididos de acuerdo a las temporadas de muestreo: “Secas 2015”, “Lluvias 2015”, “Secas 2016” y “Lluvias 2016”. Se consideraron registros independientes aquéllos registros que tuvieron una separación de una hora. Para considerar el cambio que la “hora solar” presenta a lo largo del año y que depende de la latitud y longitud del sitio de estudio se realizó una corrección de las horas del reloj (registradas por las cámaras-trampa) a horas solares utilizando la función *SunTime* para el programa R (Nouvellet et. al 2011). Así, se aumentaron o disminuyeron minutos a los registros de cada especie dependiendo del día del año en que ocurrieron. De igual forma, las horas en las que ocurren los eventos del amanecer, atardecer y la hora del zenit fueron determinadas para cada temporada. Esto se realizó a través de los siguientes pasos: (1) se identificó la hora de cada evento para el día 4 de todos los meses; (2) se agruparon los meses en dos conjuntos de acuerdo a la variación de las horas solares: de noviembre a abril (conjunto 1) y de octubre a mayo (conjunto 2) (Fig. 24); (3) se promedió la hora de cada evento para los dos grupos; (4) se determinaron los patrones de actividad de todas las



especies en todas las temporadas de muestreo utilizando las horas promediadas (para la temporada de secas se asignaron las horas correspondientes al periodo de enero a abril y de manera separada al mes de mayo).

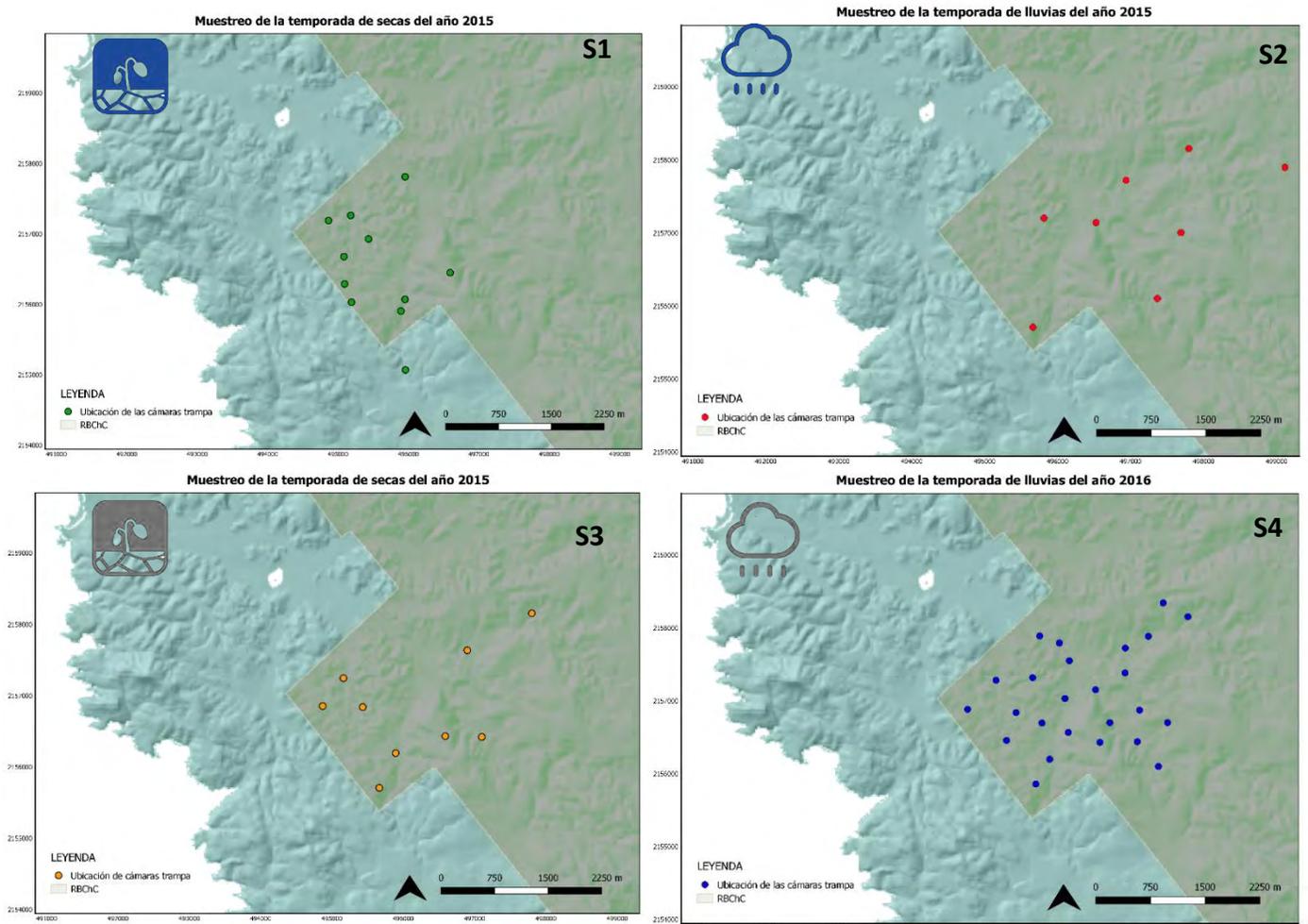


Figura 23. Mapa con los diseños de muestreo de cada temporada.

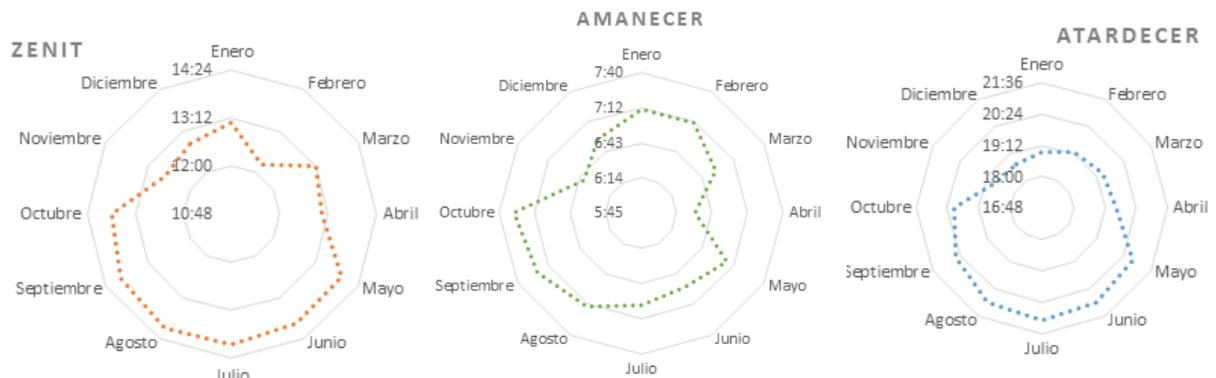


Figura 24. Variación a lo largo del año de las horas de los eventos del zenit, del amanecer y del atardecer.



La clasificación de los patrones de actividad se determinó siguiendo a Gómez y colaboradores (2005), quienes consideran seis categorías: diurnos (cuando <10% de los registros son en la oscuridad), nocturnos (cuando >90% de los registros ocurrieron en la oscuridad), predominantemente diurnos (cuando del 10–30% de los registros ocurrieron en la oscuridad), predominantemente nocturnos (cuando del 70-90% de los registros ocurrieron en la oscuridad), crepusculares (cuando cerca del 50% de los registros ocurrieron en las horas crepusculares) y catemerales (para el resto de los escenarios).

Una vez determinados los patrones de actividad, a cada conjunto de datos se le ajustó de manera no paramétrica la función de distribución de probabilidad (FDP) a través de la densidad de kernel y utilizando la función *fitact* del paquete *Activity* (Rowcliffe 2015), esto permitió comparar los niveles de actividad entre las diferentes temporadas de cada especie a través de la prueba estadística de Wald y utilizando la función *compareAct* del mismo paquete (Rowcliffe 2015).

Por último, se realizó un análisis para evaluar: a) el nivel de solapamiento entre distribuciones de diferentes temporadas de una misma especie y b) el nivel de solapamiento entre las distribuciones de diferentes especies en una misma temporada. Lo anterior fue realizado a través de las funciones *overlapEst*, la cual estima un coeficiente de solapamiento ($\hat{\Delta}$) y de la función *compareCkern*, que evalúa la probabilidad de que dos distribuciones circulares provengan de una misma distribución. Con esto es posible reconocer si existe un patrón de actividad mantenido por una especie a lo largo de las diferentes temporadas de muestreo y si existe un solapamiento o partición de nichos temporales entre especies que mantienen interacciones directas como lo es la competencia y la relación depredador-presa.

RESULTADOS

El esfuerzo de muestreo fue de 3,594 noches trampa en total. La especie con mayor número de registros fue el conejo, seguido por el ocelote. Se obtuvieron pocos datos del



pecarí, del tlacuache y del jaguar, y al menos en una de las temporadas no se obtuvo ningún registro del primero (Tabla 16).

Poco menos de la mitad de los registros fueron del conejo, aproximadamente un cuarto del ocelote y una décima parte del venado. Los registros del resto de las especies representaron menos del 7% (Fig. 25).

Tabla 18. Número de registros de cada especie en cada temporada.

Temporada	Conejo	Coatí	Venado	Pecarí	Tlacuache	Ocelote	Puma	Jaguar
Secas 2015 (N) 	140	36	46	22	44	114	7	2
Lluvias 2015 (N) 	186	15	41	6	31	63	12	13
Secas 2016 (N) 	117	18	52	-	3	81	21	7
Lluvias 2016 (N) 	141	31	54	7	7	81	43	6
Total (N)	600	97	137	35	86	341	59	28

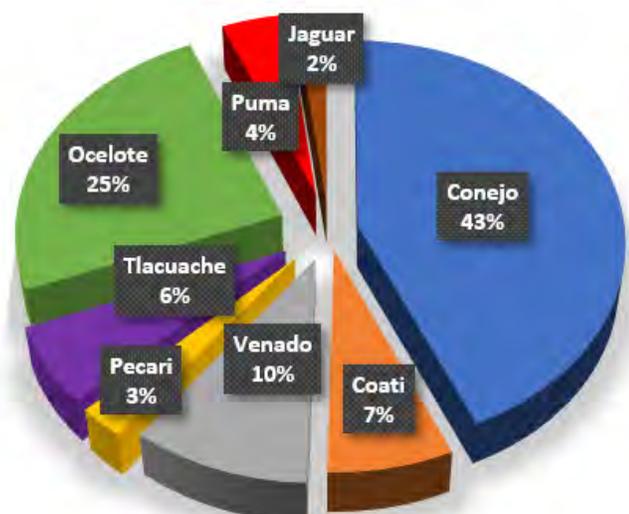


Figura 25. Porcentajes de registros totales obtenidos de cada especie

Patrones de actividad

A manera de síntesis se presentan los patrones generales observados para cada especie en todas las temporadas de muestreo (Tabla 17).



Tabla 19. Patrón de actividad observado para cada especie en todas las temporadas de muestreo. CA=Catemerales, D= Diurnos, PD= redominantemente diurnos, N=Nocturnos, PN=Predominantemente nocturnos y CR= Crepusculares. Los asteriscos indican un tamaño de muestra pequeño (n= 6 ó 7).

Especie	Secas 2015 	Lluvias 2015 	Secas 2016 	Lluvias 2016 
Conejo	CA	PD	PN	CA
Coatí	D	D	CA	D
Venado	PD	D	PD	PD
Tlacuache	N	PN	—	CA*
Pecarí	PD	PD*	--	PD*
Ocelote	CA	PN	CA	CA
Puma	D*	CA	CA	PD
Jaguar	--	CA	CR*	N*

Se calculó el porcentaje o tasa de cambio entre los patrones generales de las diferentes temporadas para evaluar e identificar si existe alguna diferencia asociada a los cambios estacionales o al paso del huracán (Tabla 18).

En las temporadas del año 2015 se observa que cuatro de las ocho especies de estudio mantienen el mismo horario, lo que implica que poco menos de la mitad de las especies cambiaron de patrón de actividad (el jaguar no tuvo registros en secas). De estas cuatro especies, solamente una, el conejo, cambió hacia un patrón diurno. Los dos carnívoros cambiaron de horario de actividad. El puma cambió de un patrón diurno a uno catemeral y el ocelote de un patrón catemeral a uno nocturno.

En el año 2016 solamente dos especies mantuvieron el mismo patrón de actividad, uno predominantemente diurno y uno catemeral (el venado y el ocelote, respectivamente), lo que significa una tasa de cambio de 66%. Dos de los tres carnívoros presentaron un patrón catemeral en la temporada de secas y el venado fue el único con un patrón diurno.

Cuando se comparan las temporadas de secas de los dos años, tres especies mantuvieron el mismo patrón (el venado con un patrón diurno, el tlacuache con uno nocturno y el ocelote con uno catemeral), lo que representa una tasa de cambio de 40%.



Entre las temporadas de lluvias de los dos años de muestreo la tasa de cambio fue de 66%. El coatí, el venado y el pecarí, todos con un patrón diurno, fueron los que mantuvieron el mismo patrón en ambos años.

Si se consideran los patrones de temporadas diferentes en distintos años se observa que: entre la temporada de secas del año 2015 y la temporada de lluvias del año 2016, siete de las ocho especies mantienen el mismo patrón de actividad (14% de tasa de cambio). De éstas, cuatro presentaron un patrón diurno o predominantemente diurno, dos un patrón catemeral y uno nocturno.

Con respecto a los cambios de los patrones de actividad entre la temporada de lluvias del año 2015 y la de secas de 2016, tres especies mantuvieron el mismo patrón (el venado con un patrón diurno, el tlacuache con un patrón nocturno y el puma con uno catemeral). Por lo tanto, se observó una tasa de cambio de 66%.

Tabla 20. Tasa de cambio en los patrones de actividad generales entre cada temporada. El recuadro gris la comparación en donde hay menor tasa de cambio. Las líneas rojas representan la separación entre los años 2015 y 2016.

Temporadas	Secas 2015 	Lluvias 2015 	Secas 2016 	Lluvias 2016 
Secas 2015 	0	42%	40%	14%
Lluvias 2015 	-	0	66%	66%
Secas 2016 	-	-	0	66%
Lluvias 2016 	-	-	-	0

Comparaciones del nivel de actividad entre temporadas y años

En las pruebas realizadas para evaluar el solapamiento entre distribuciones e identificar si los datos de cada temporada de muestreo de una misma especie provienen de una sola distribución, el valor mínimo estimado fue de 0.39 para el puma entre las dos temporadas del año 2015 (aunque los resultados deben ser tomados con cautela debido al pequeño tamaño de muestra) y el valor máximo estimado fue de 0.84, correspondiente a la comparación entre los datos del ocelote durante las temporadas de secas de 2015 y 2016. No obstante, el 82% del total de los estimados está por arriba de 0.60 (Tabla 19).



Tabla 21. Niveles de solapamiento entre las distribuciones de los patrones de actividad registrados en cada temporada.

Especie	 Secas y Lluvias 2015	 Secas y Lluvias 2016	 Secas y secas	 Lluvias y Lluvias
Conejo	0.81*	0.80*	0.82*	0.71*
Coatí	0.77	0.68	0.67	0.68
Venado	0.85	0.70*	0.73	0.63*
Tlacuache	0.67	-	-	-
Ocelote	0.83	0.69*	0.84	0.62*
Puma	0.39	0.65	0.49	0.71
Jaguar	-	0.40	-	0.56*

*Tienen $p > 0.05$ y por lo tanto son los que tienen la menor probabilidad de que su estimado sea debido al azar.

Solapamiento de patrones de actividad por especie



Conejo de monte (*S. cunicularius*)

Año 2015

En el mes de abril de este año *S. cunicularius* presentó tres picos de actividad: después del amanecer (aproximadamente de 7:00 – 11:00 am), durante el atardecer (alrededor de las 19:30) y cerca de la medianoche. El periodo de menor (o nula) actividad fue durante el zenit (12:51). Los mismos picos de actividad se presentan en el mes de mayo, sin embargo, se acentuaron tanto el de la medianoche como el de la mañana (Fig. 26A). Por el contrario, la actividad en el atardecer disminuyó de manera importante. El mismo patrón, aunque menos definido, se puede observar en la temporada de lluvias de 2015: uno en el atardecer (con un horario de alrededor de las 21:00 hrs), uno en la medianoche y otro en el amanecer (Fig. 26B).

Año 2016

En la temporada de secas de 2016 el patrón de actividad sigue siendo nocturno/crepuscular, aunque presentó actividad desde el comienzo del atardecer hasta dos horas después del amanecer. En el mes de mayo de esta temporada la actividad se



concentra particularmente en la medianoche y en el amanecer (patrón similar al observado en 2015) (Fig. 26C). Por último, en la temporada de lluvias del mismo año nuevamente se ve un patrón nocturno/crepuscular con tres picos de actividad: durante el atardecer, en la madrugada (alrededor de las 4:00 hrs) y en el amanecer (Fig. 26D).

Con respecto a los niveles de actividad en cada temporada no existen diferencias significativas en 2015 ($W=0.04$, $p > 0.05$) ni en 2016 ($W=0.004$, $p > 0.05$), ni entre las temporadas de secas y lluvias de los diferentes años ($W=0.07$, $p > 0.05$; $W=0.03$, $p > 0.05$, respectivamente) (Fig. 27).

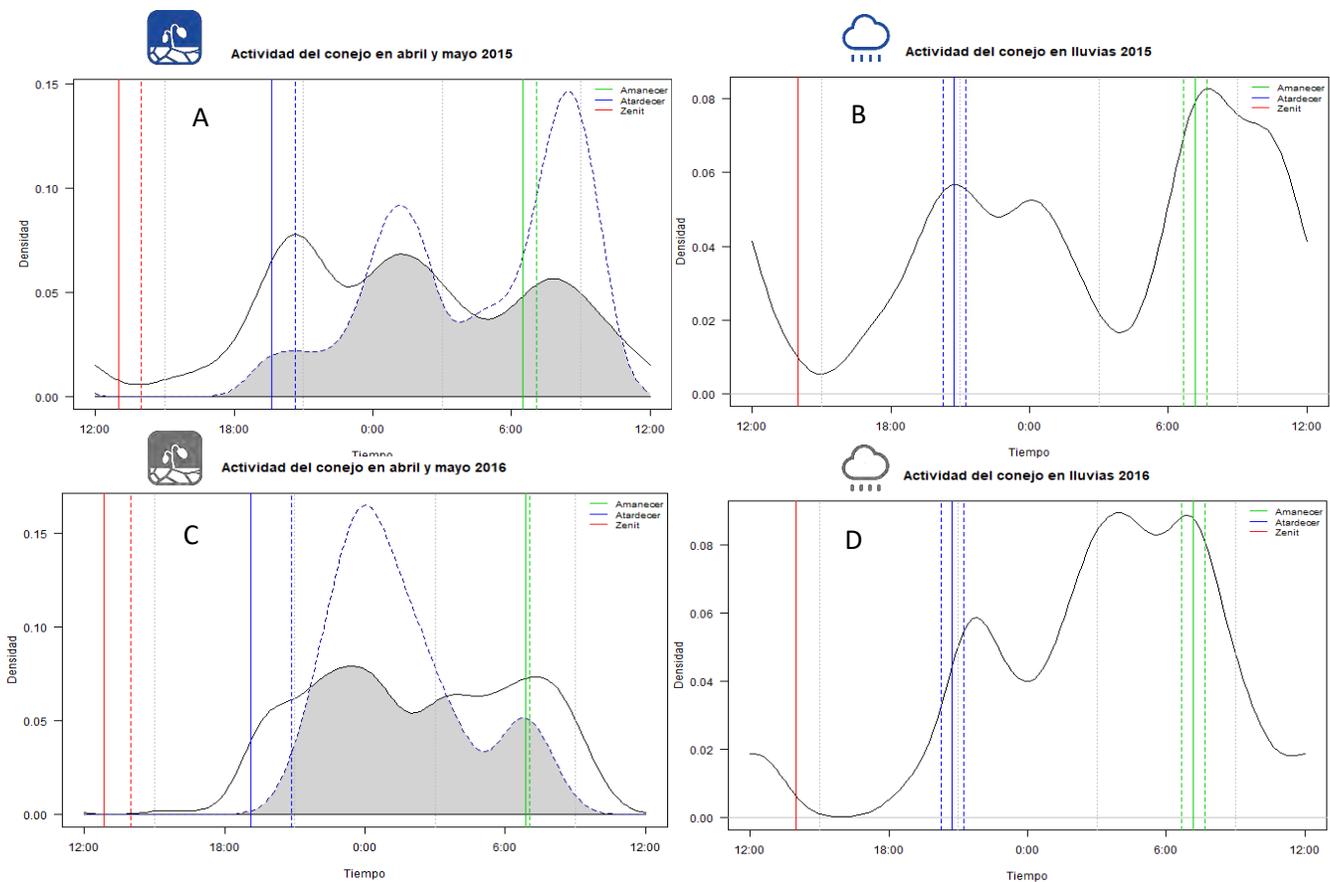


Figura 26. Patrones de actividad de *S. cunicularius*. Las gráficas de arriba corresponden al año 2015 y las de abajo al año 2016. El lado izquierdo corresponde a la temporada de secas y el derecho a la de lluvias. Las líneas de colores de las gráficas de las temporadas de secas indican las horas de los eventos del amanecer (color verde), del atardecer (color azul) y del zenit (color rojo). Las líneas continuas corresponden al periodo entre enero y abril y las punteadas al mes de mayo. Las líneas de colores de las temporadas de lluvias corresponden a los mismos eventos junto con un buffer de una hora.



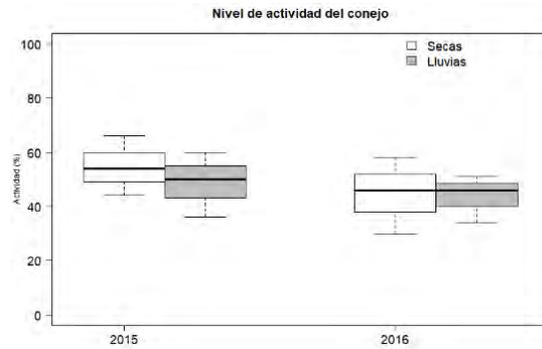


Figura 27. Niveles de actividad de *S. cunicularius* registrados en cada temporada. Las cajas grises corresponden a la temporada de lluvias y las blancas a la de secas.



Coatí (*N. narica*)

2015

En la temporada de secas de 2015 *N. narica* presentó dos picos de actividad principales: poco antes del zenit (alrededor del mediodía) y poco antes del atardecer (Fig. 28A). En la temporada de lluvias del mismo año los picos de actividad se mantuvieron, sin embargo, se observa mayor actividad alrededor de las 16:00 hrs y hay mayor coincidencia entre la hora del atardecer y el tercer pico de actividad (alrededor de las 20:45 hrs.) (Fig. 28B).

2016

El patrón de actividad observado de *N. narica* fue diferente al del año anterior, ya que, a pesar de que los picos de actividad después del amanecer y antes del atardecer se mantuvieron, el periodo de actividad a lo largo del día se extendió (entre las 9:00 y las 16:00 hrs.) y se presentó un pico de actividad nocturno (en la medianoche). El único periodo de nula actividad fue durante las horas previas al amanecer (de 3:00 a 6:00 hrs.) (Fig. 28C). Por otra parte, el patrón de actividad del coatí durante la temporada de lluvias de 2016 es estrictamente diurno, con dos picos de actividad antes y después del zenit (10:00 y 16:00 hrs) (Fig. 28D).



En el año 2015 el nivel de actividad entre la temporada de lluvias y secas es similar (alrededor del 30%) ($W=0.04$, $p>0.05$), mientras que en el año 2016 el nivel de actividad en la temporada de secas fue mayor que en lluvias (aproximadamente 60% y 40%, respectivamente) aunque sin diferencias significativas ($W=0.12$, $p>0.05$). En general el nivel de actividad de ese año fue mayor que al del 2015 (Fig. 29). Tampoco se observaron diferencias significativas entre las temporadas de secas de los dos años, ni entre las temporadas de lluvias ($W=0.24$ $p>0.05$ y $W=0.16$ $p>0.05$).

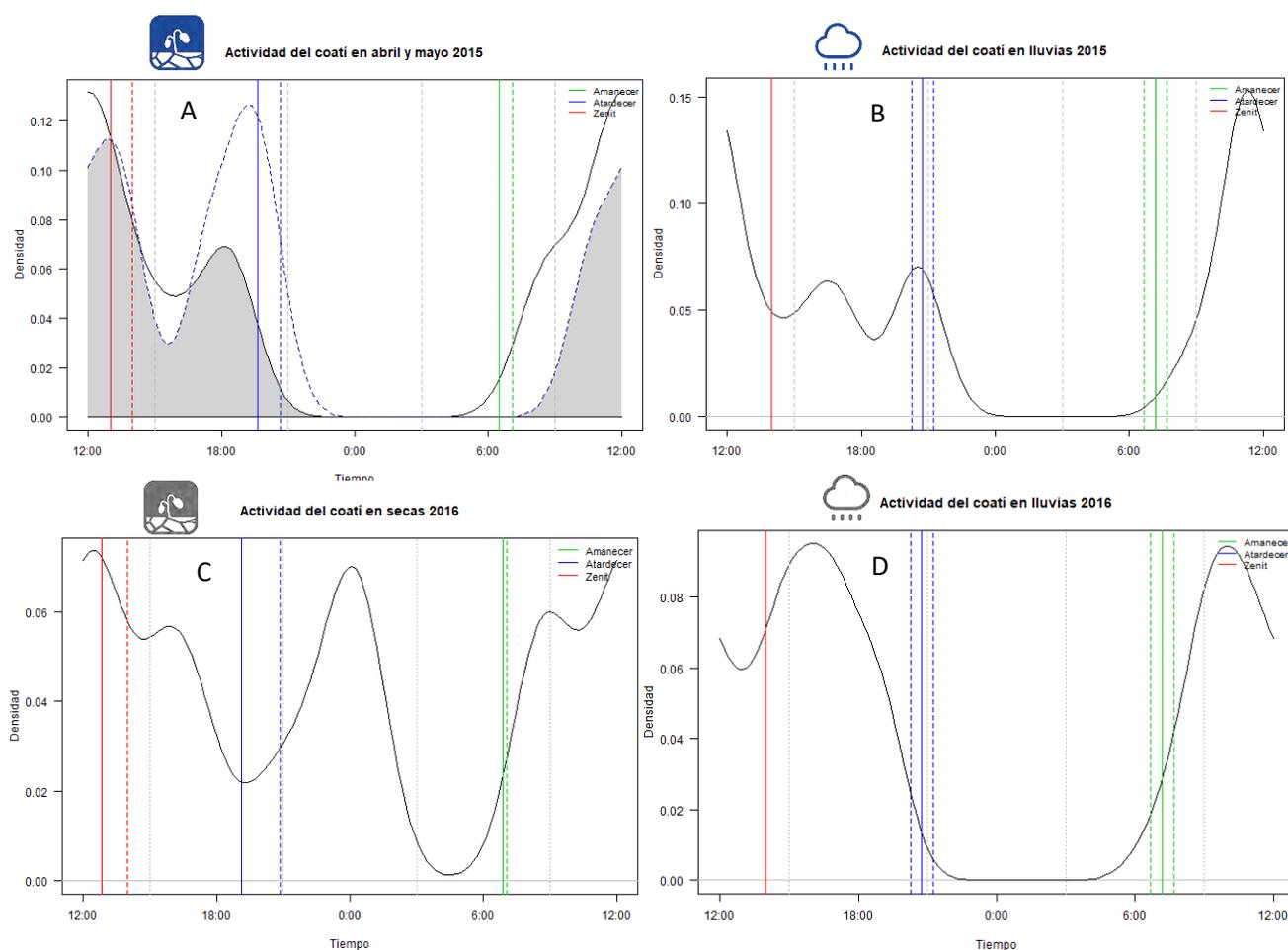


Figura 28. Patrones de actividad de *N. narica*. Las gráficas de arriba corresponden al año 2015 y las de abajo al año 2016. El lado izquierdo corresponde a la temporada de secas y el derecho a la de lluvias. Las líneas de colores de las gráficas de las temporadas de secas indican las horas de los eventos del amanecer (color verde), del atardecer (color azul) y del zenit (color rojo). Las líneas continuas corresponden al periodo entre enero y abril y las punteadas al mes de mayo. Las líneas de colores de las temporadas de lluvias corresponden a los mismos eventos junto con un buffer de una hora.



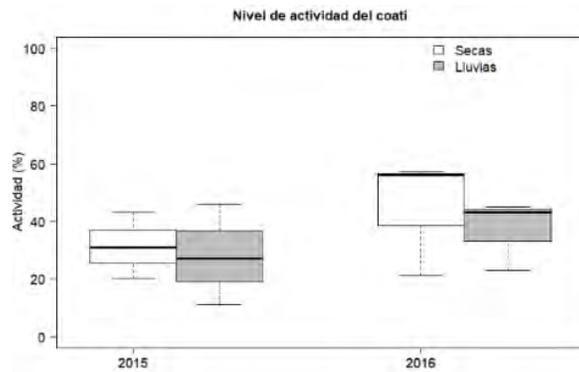


Figura 29. Niveles de actividad de *N. narica* registrados en cada temporada. Las cajas grises corresponden a la temporada de lluvias y las blancas a la de secas.



Venado cola blanca (*O. virginianus*)

2015

A pesar de que el venado presentó actividad a lo largo de todo el día y la noche en abril de 2015, la mayor parte de la actividad se observó antes del atardecer (alrededor de las 18:00 hrs.). En el mes de mayo no hubo actividad nocturna y el pico de actividad ocurrió al mediodía y otro antes del atardecer (Fig. 30A). En la temporada de lluvias del mismo año el patrón de actividad fue exclusivamente diurno (de las 8:00 a las 20:00 hrs. aproximadamente), con un pico de actividad a las 18:00 hrs. (Fig. 30B).

2016

En la temporada de secas del año siguiente el patrón de actividad observado es similar al de la temporada de secas de 2015: entre los meses de enero a abril hubo poca actividad a lo largo de todo el día y la noche, y en el mes de mayo se observan dos picos claros de actividad, antes del mediodía (10:00 hrs.) y antes del atardecer (a las 18:00 hrs.) (Fig. 30C). Por último, en la temporada de lluvias de 2016 el único periodo en el cual no se observó actividad fue en la madrugada (de la medianoche al amanecer) y en contraste con



el año anterior, se observan tres picos de actividad: el mayor en el mediodía, seguido de uno alrededor de las 16:00 hrs y otro en la medianoche (Fig. 30D).

El nivel de actividad del venado es prácticamente el mismo durante las dos temporadas del año 2015 ($W=0.01$ $p>0.05$). En el año 2016 se observó una mayor actividad en la temporada de secas que en la de lluvias, aunque sin diferencias significativas ($W=0.13$ $p>0.05$) (Fig. 31). No se observaron diferencias significativas entre las temporadas de secas de los dos años ($W=0.02$ $p>0.05$) y las de lluvias ($W=0.11$, $p>0.05$).

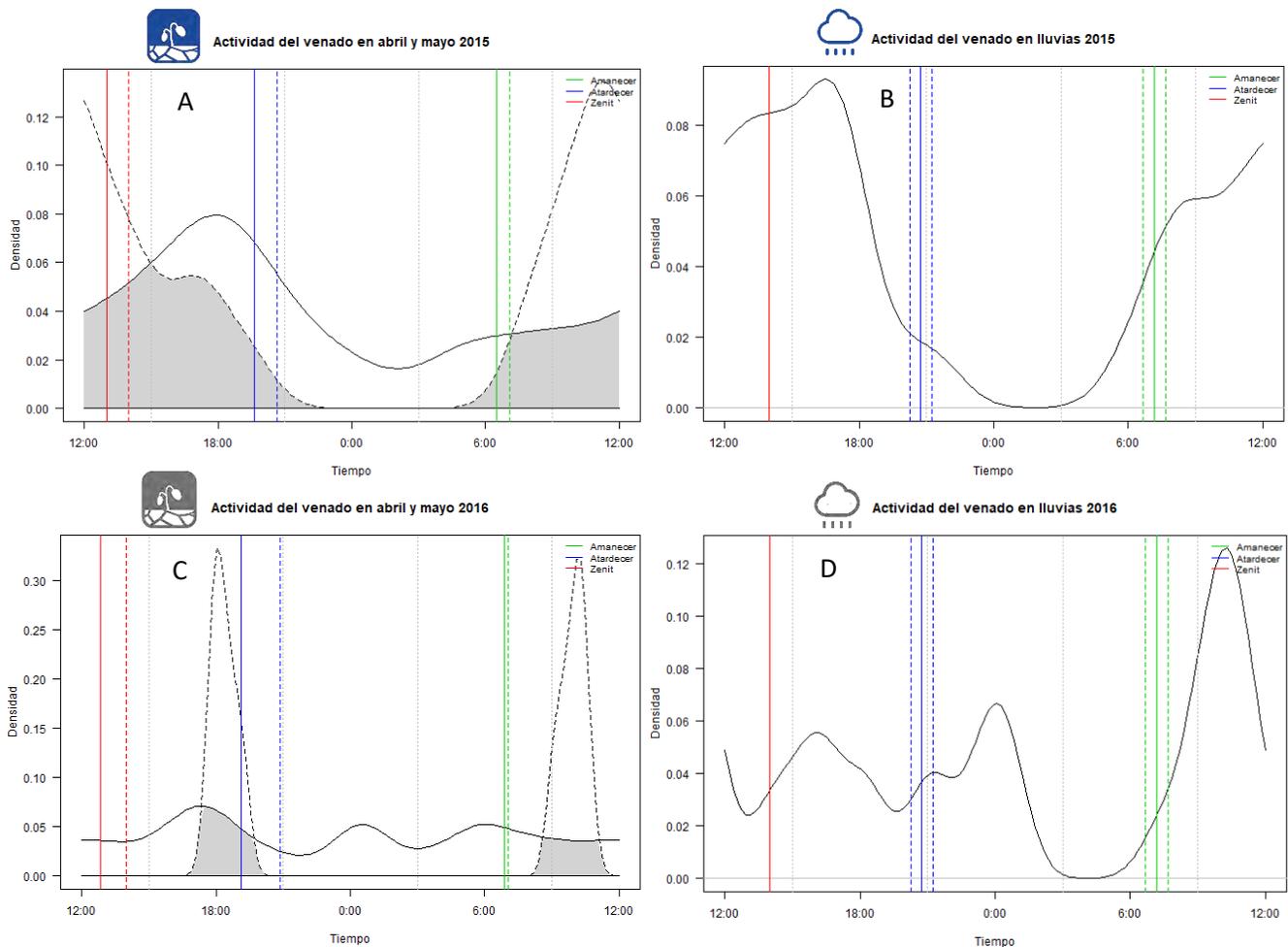


Figura 30. Patrones de actividad de *O. virginianus*. Las gráficas de arriba corresponden al año 2015 y las de abajo al año 2016. El lado izquierdo corresponde a la temporada de secas y el derecho a la de lluvias. Las líneas de colores de las gráficas de las temporadas de secas indican las horas de los eventos del amanecer (color verde), del atardecer (color azul) y del zenit (color rojo). Las líneas continuas corresponden al periodo entre enero y abril y las punteadas al mes de mayo. Las líneas de colores de las temporadas de lluvias corresponden a los mismos eventos junto con un buffer de una hora.



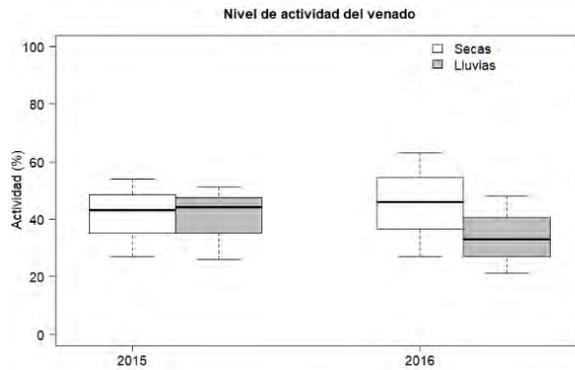


Figura 31. Niveles de actividad de *O. virginianus* registrados en cada temporada. Las cajas grises corresponden a la temporada de lluvias y las blancas a la de secas.



Tlacuache (*D. virginiana*)

2015

El tlacuache presentó un patrón de actividad nocturno/crepuscular en las dos temporadas del año 2015, con un pico claro alrededor de la medianoche y otro más pequeño en la madrugada (aproximadamente a las 4:00 hrs.) (Fig. 32A y 32B).

Los tres registros obtenidos en la temporada de secas del año 2016 ocurrieron en la medianoche (Fig. 32C) y en la temporada de lluvias del mismo año, los horarios de actividad son más variados y se observa actividad a lo largo de todo el día excepto en el periodo entre las 13:00 y las 19:00 hrs. Los mayores picos de actividad se observan durante y después del atardecer y antes del amanecer (Fig. 32D).

Se observó un mayor nivel de actividad durante las lluvias que durante las secas del año 2015 ($W=0.17$ $p<0.05$) (Fig. 33).



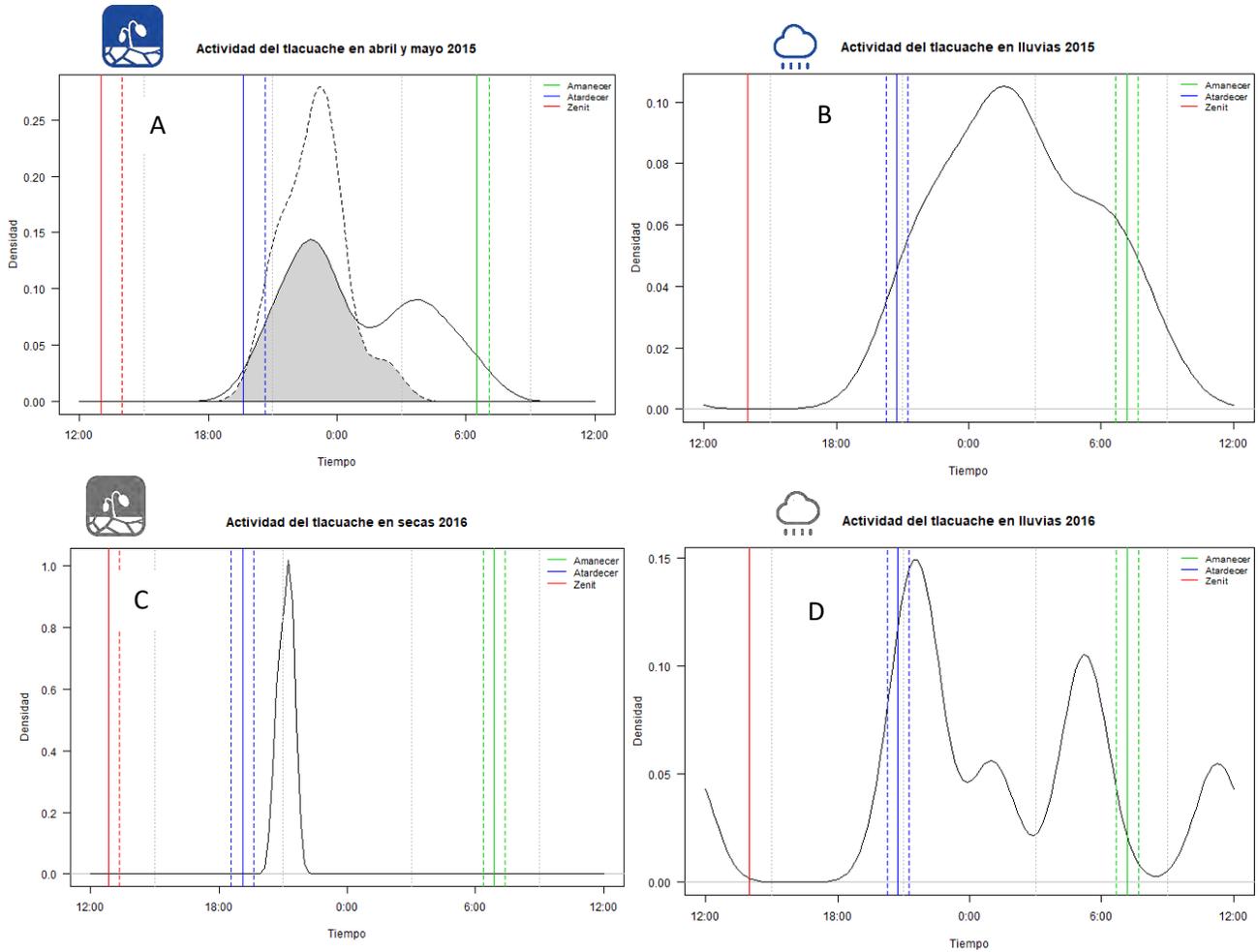


Figura 32. Patrones de actividad de *D. virginiana*. Las gráficas de arriba corresponden al año 2015 y las de abajo al año 2016. El lado izquierdo corresponde a la temporada de secas y el derecho a la de lluvias. Las líneas de colores de las gráficas de las temporadas de secas indican las horas de los eventos del amanecer (color verde), del atardecer (color azul) y del zenit (color rojo). Las líneas continuas corresponden al periodo entre enero y abril y las punteadas al mes de mayo. Las líneas de colores de las temporadas de lluvias corresponden a los mismos eventos junto con un buffer de una hora.

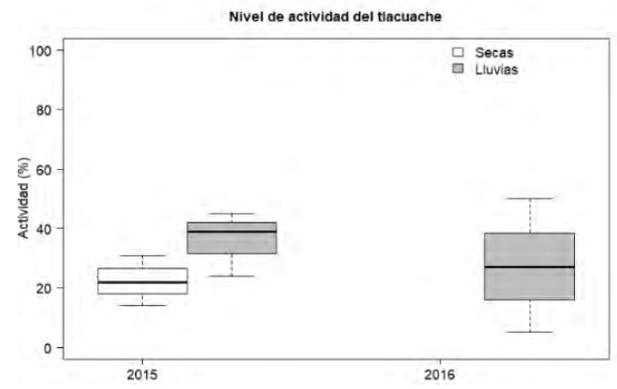
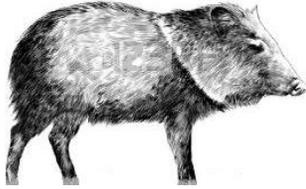


Figura 33. Niveles de actividad de *D. virginiana* registrados en cada temporada. Las cajas grises corresponden a la temporada de lluvias y las blancas a las de secas.





Pecarí de collar (*P. tajacu*)

2015

La actividad del pecarí en la temporada de secas fue predominantemente diurna, con la mayor actividad alrededor de las 10:00 hrs. Sin embargo, también presenta actividad en el atardecer, e incluso en las primeras horas de la noche (tanto en el mes de abril como en mayo) (Fig. 34A). Un patrón similar se mantiene en la temporada de lluvias del mismo año, aunque el primer pico de actividad es más cercano al amanecer (9:00 hrs) y los otros dos picos son unas horas antes y después del atardecer (Fig. 34B).

2016

No se obtuvieron registros del pecarí entre los meses de enero a mayo del año 2016 y finalmente en los meses de junio y julio la actividad se observó en las tres horas anteriores al amanecer y alrededor de las 10:00 hrs. (Fig. 34C).

Con respecto al nivel de actividad, aunque no se obtuvieron datos en la temporada de secas del año 2016, se pudo observar que el nivel de actividad fue mayor en la temporada de lluvias que en la de secas del 2015, aunque sin diferencias significativas ($W=0.21$ $p>0.05$) y que los niveles de actividad entre las temporadas de lluvias de ambos años son similares ($W=0.03$ $p>0.05$) (Fig. 35).



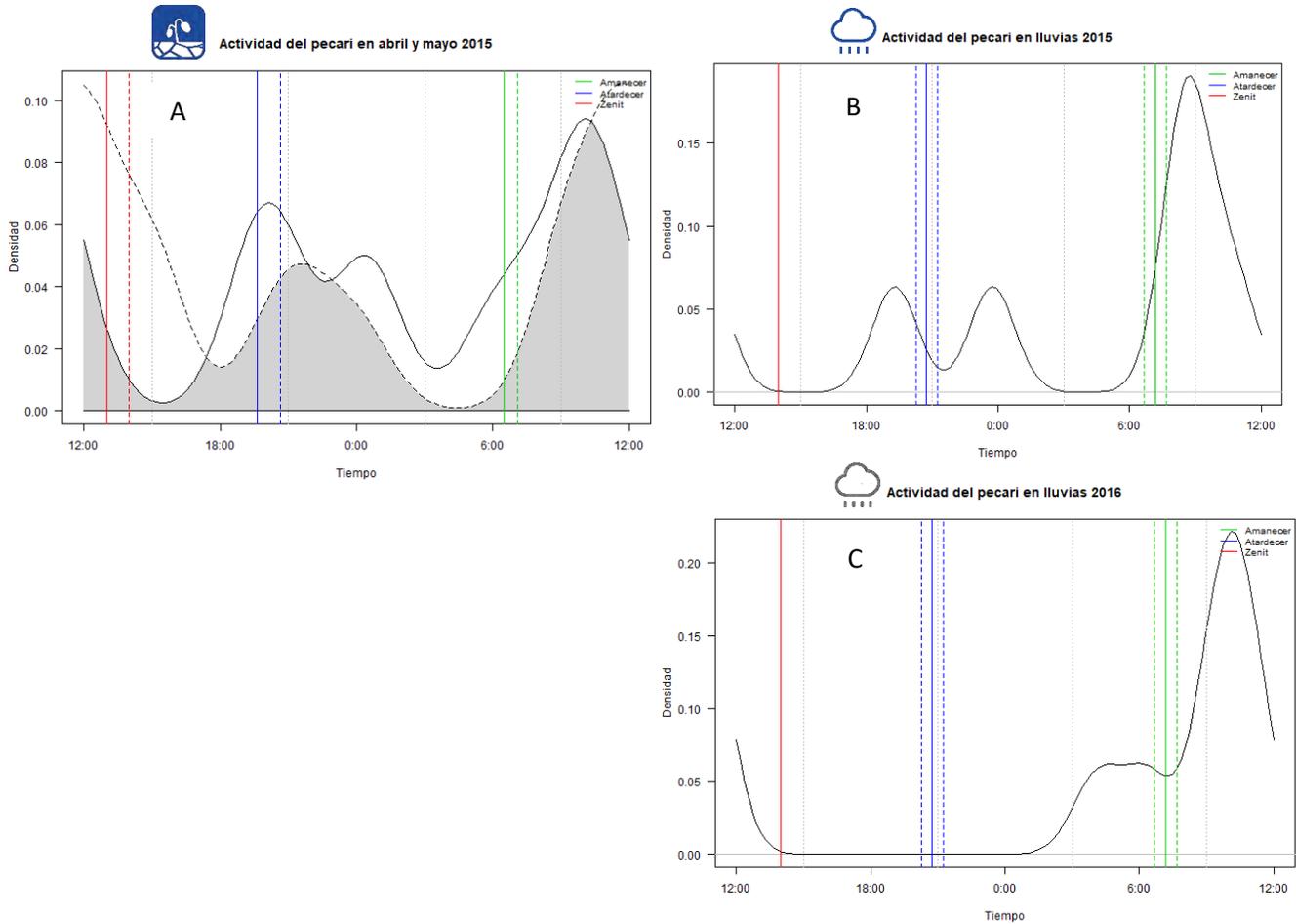


Figura 34. Patrones de actividad de *P. tajacu*. Las gráficas de arriba corresponden al año 2015 y las de abajo al año 2016. El lado izquierdo corresponde a la temporada de secas y el derecho a la de lluvias. Las líneas de colores de las gráficas de las temporadas de secas indican las horas de los eventos del amanecer (color verde), del atardecer (color azul) y del zenit (color rojo). Las líneas continuas corresponden al periodo entre enero y abril y las punteadas al mes de mayo. Las líneas de colores de las temporadas de lluvias corresponden a los mismos eventos junto con un buffer de una hora.

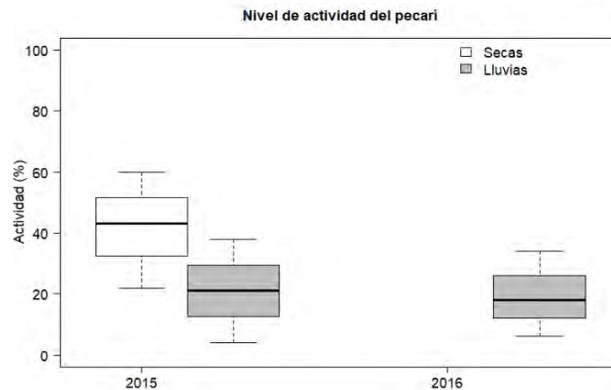


Figura 35. Niveles de actividad de *P. tajacu* registrados en cada temporada. Las cajas grises corresponden a la temporada de lluvias y las blancas a la de secas.





Ocelote (*L. pardalis*)

2015

El ocelote presentó un patrón muy similar entre el mes de abril y mayo del 2015, entre las temporadas de secas (Fig. 36A) y lluvias del mismo año (Fig. 36B) e incluso con la temporada de secas del siguiente año (Fig. 36C). Este patrón es predominantemente nocturno con dos picos de actividad, los cuales varían dependiendo de la temporada y van desde las 22:00 hasta las 04:00 hrs.

2016

El patrón de actividad en la temporada de lluvias de este año también es predominantemente nocturno, pero a diferencia del resto de las temporadas de muestreo en esta solamente hay un pico de actividad (alrededor de las 05:00 hrs.) y hay mayor actividad durante el día (Fig. 36D). Cuando se compara el nivel de actividad entre las horas crepusculares en todas las temporadas, el ocelote está inactivo de manera consistente durante las horas del atardecer.

En relación al nivel de actividad, se observaron mayores diferencias entre las temporadas del año 2015 ($W=0.08$ $p>0.05$) que las del año 2016 ($W=0.06$, $p>0.05$). Siendo en el primero el nivel de actividad de la temporada de secas mayor. Tampoco se observaron diferencias significativas entre los niveles de actividad de las temporadas de secas de ambos años ($W=0.11$, $p>0.05$), ni entre las temporadas de lluvias ($W=0.03$, $p>0.05$) (Fig. 37).



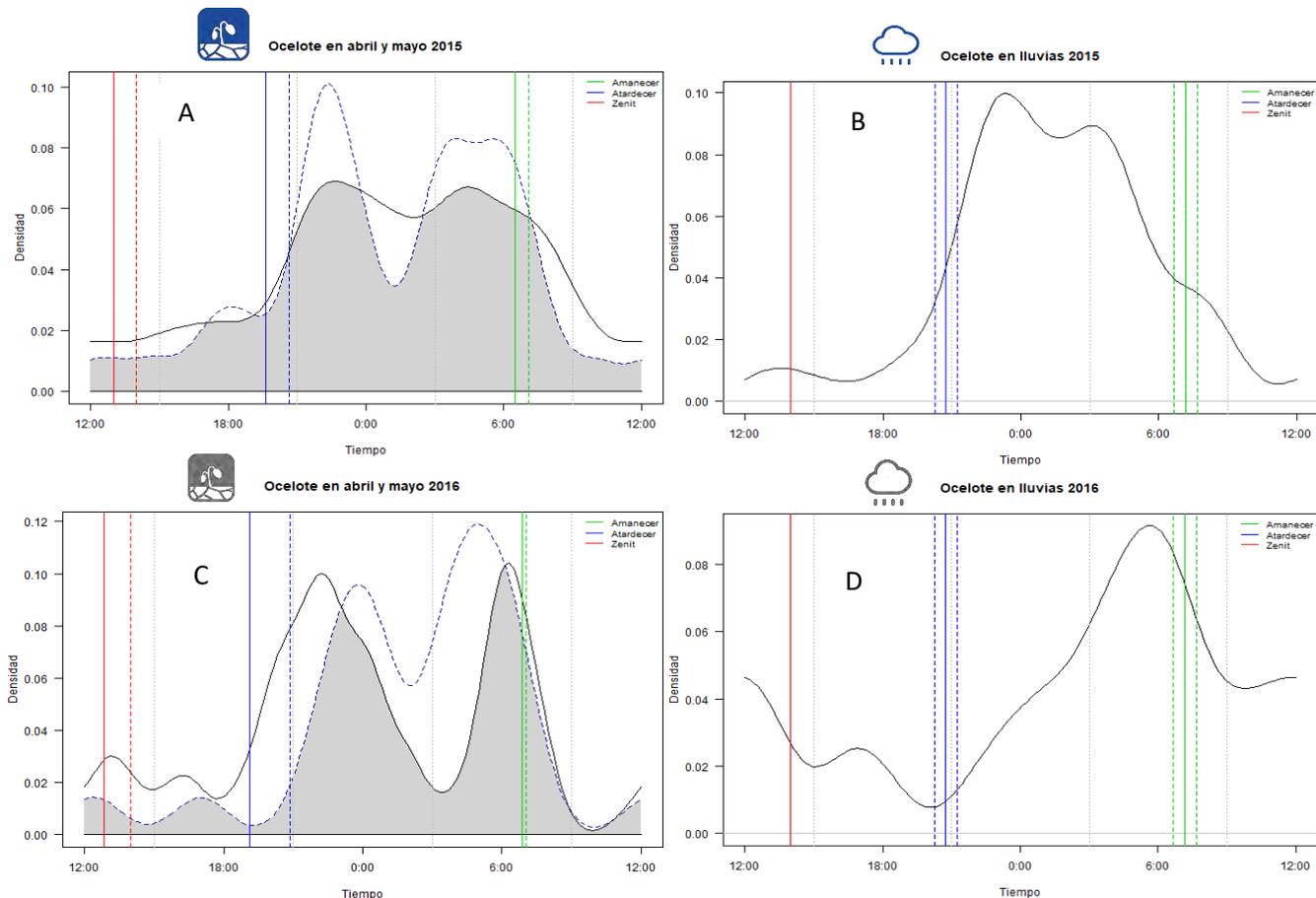


Figura 36. Patrones de actividad de *L. pardalis*. Las gráficas de arriba corresponden al año 2015 y las de abajo al año 2016. El lado izquierdo corresponde a la temporada de secas y el derecho a la de lluvias. Las líneas de colores de las gráficas de las temporadas de secas indican las horas de los eventos del amanecer (color verde), del atardecer (color azul) y del zenit (color rojo). Las líneas continuas corresponden al periodo entre enero y abril y las punteadas al mes de mayo. Las líneas de colores de las temporadas de lluvias corresponden a los mismos eventos junto con un buffer de una hora.

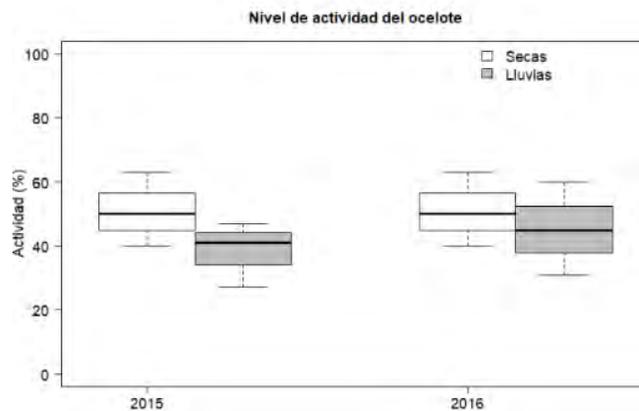


Figura 37. Niveles de actividad de *L. pardalis* registrados en cada temporada. Las cajas grises corresponden a la temporada de lluvias y las blancas a la de secas.





Puma (*P. concolor*)

2015

En los meses de abril y mayo del año 2015 el puma fue estrictamente diurno, no hay registro de actividad en el periodo de las 20:00 a las 06:00 hrs., el mayor pico de actividad se presenta después del amanecer y hay poca o nula actividad (por lo menos en el mes de abril) alrededor del mediodía (Fig. 38A). Cuando se analiza la temporada de lluvias el patrón cambia, en ésta, aunque se registraron los picos de actividad previamente descritos (antes y después del atardecer y del amanecer), también se registró actividad nocturna con un pico alrededor de las 03:00 hrs. (Fig. 38B).

2016

De la misma forma, en la temporada de secas del año 2016 se observan tres picos de actividad: el mayor y primero ocurre en las horas del amanecer y los otros alrededor de las 16:30 y en la medianoche (Fig. 38C). Para la temporada de lluvias de este mismo año los picos de actividad parecen recorrerse unas horas y éstos ocurren en el atardecer, en la madrugada (03:00 hrs.) y después del amanecer (Fig. 38D).

En ambos años se observó un mayor nivel de actividad durante la temporada de lluvias, aunque sin diferencias significativas ($W=0.23$, $p>0.05$; $W=0.008$, $p>0.05$, en 2015 y 2016 respectivamente). Asimismo, los niveles de actividad entre las temporadas de secas de ambos años y las de lluvias son similares ($W=0.15$, $p>0.05$; $W=0.06$, $p>0.05$, respectivamente) (Fig. 39).



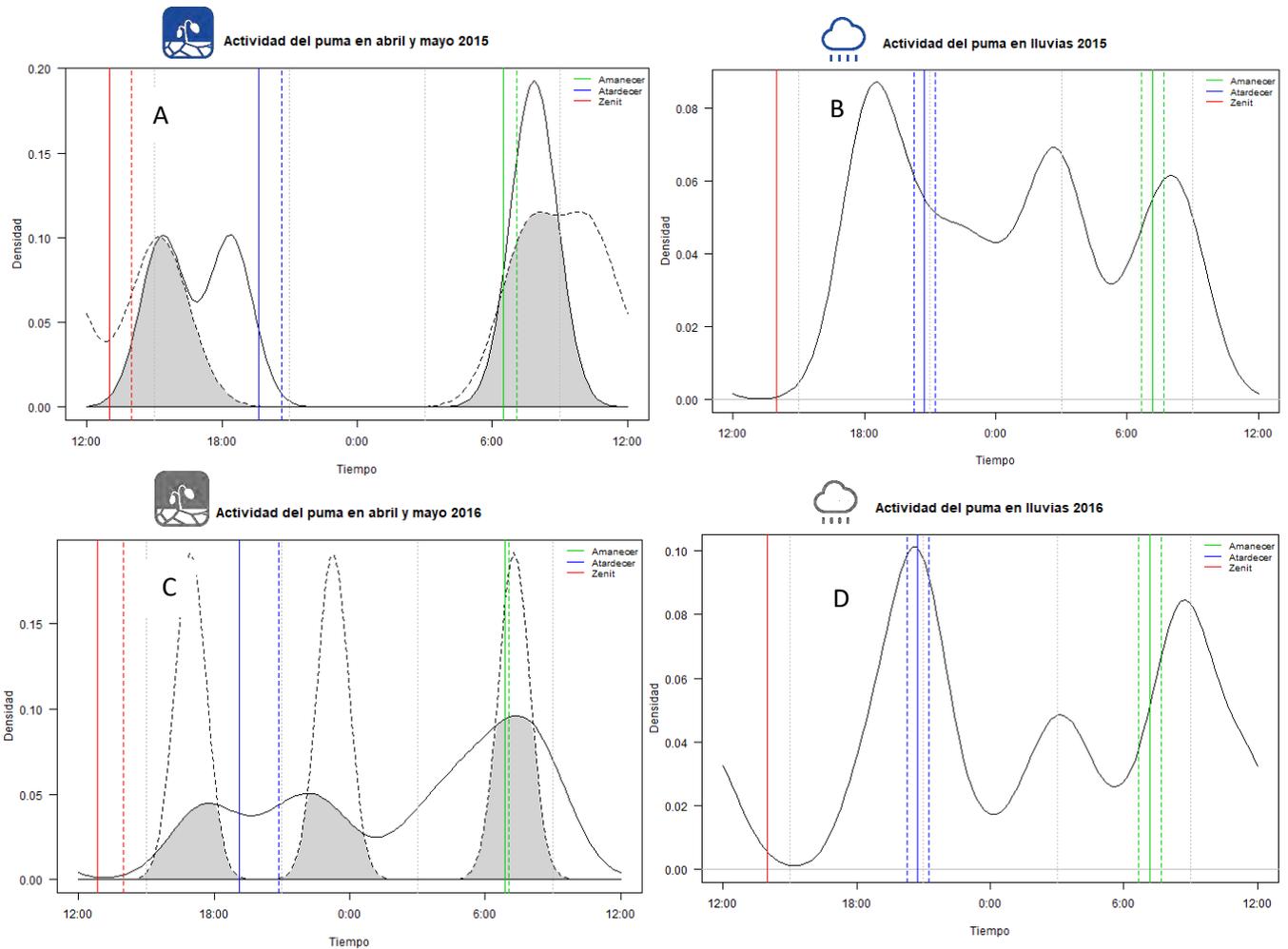


Figura 38. Patrones de actividad de *P. concolor*. Las gráficas de arriba corresponden al año 2015 y las de abajo al año 2016. El lado izquierdo corresponde a la temporada de secas y el derecho a la de lluvias. Las líneas de colores de las gráficas de las temporadas de secas indican las horas de los eventos del amanecer (color verde), del atardecer (color azul) y del zenit (color rojo). Las líneas continuas corresponden al periodo entre enero y abril y las punteadas al mes de mayo. Las líneas de colores de las temporadas de lluvias corresponden a los mismos eventos junto con un buffer de una hora.

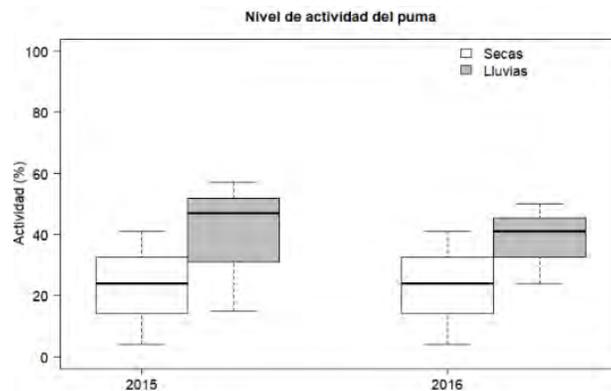
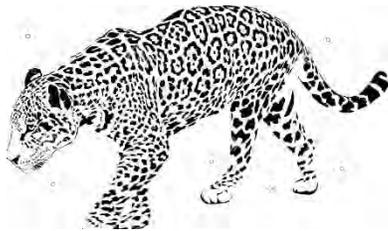


Figura 39. Niveles de actividad de *P. concolor* registrados en cada temporada. Las cajas grises corresponden a la temporada de lluvias y las blancas a la de secas.





Jaguar (*P. onca*)

2015

Los únicos dos registros de jaguar en los meses de abril y mayo de 2015 ocurrieron en la medianoche y alrededor de las 05:00 hrs. (Fig. 40A) Por otra parte, el mayor pico de actividad de la temporada de lluvias del mismo año ocurre a las 03:00 hrs. y otro durante el atardecer (Fig. 40B).

2016

En el año siguiente, la actividad registrada del jaguar ocurre únicamente durante la noche, presentando en ambas temporadas un pico de actividad evidente en la medianoche y a las 03:00 am, en secas y lluvias, respectivamente (Fig. 40C y 40D).

El nivel de actividad observado para el jaguar en la temporada de lluvias del año 2015 fue de aproximadamente 40%, el doble del observado en ambas temporadas del año 2016 ($W=0.21$, $p>0.05$ entre las temporadas de lluvias). En este año el nivel de actividad en las dos temporadas fue similar ($W=0.03$, $p>0.05$) (Fig. 41).



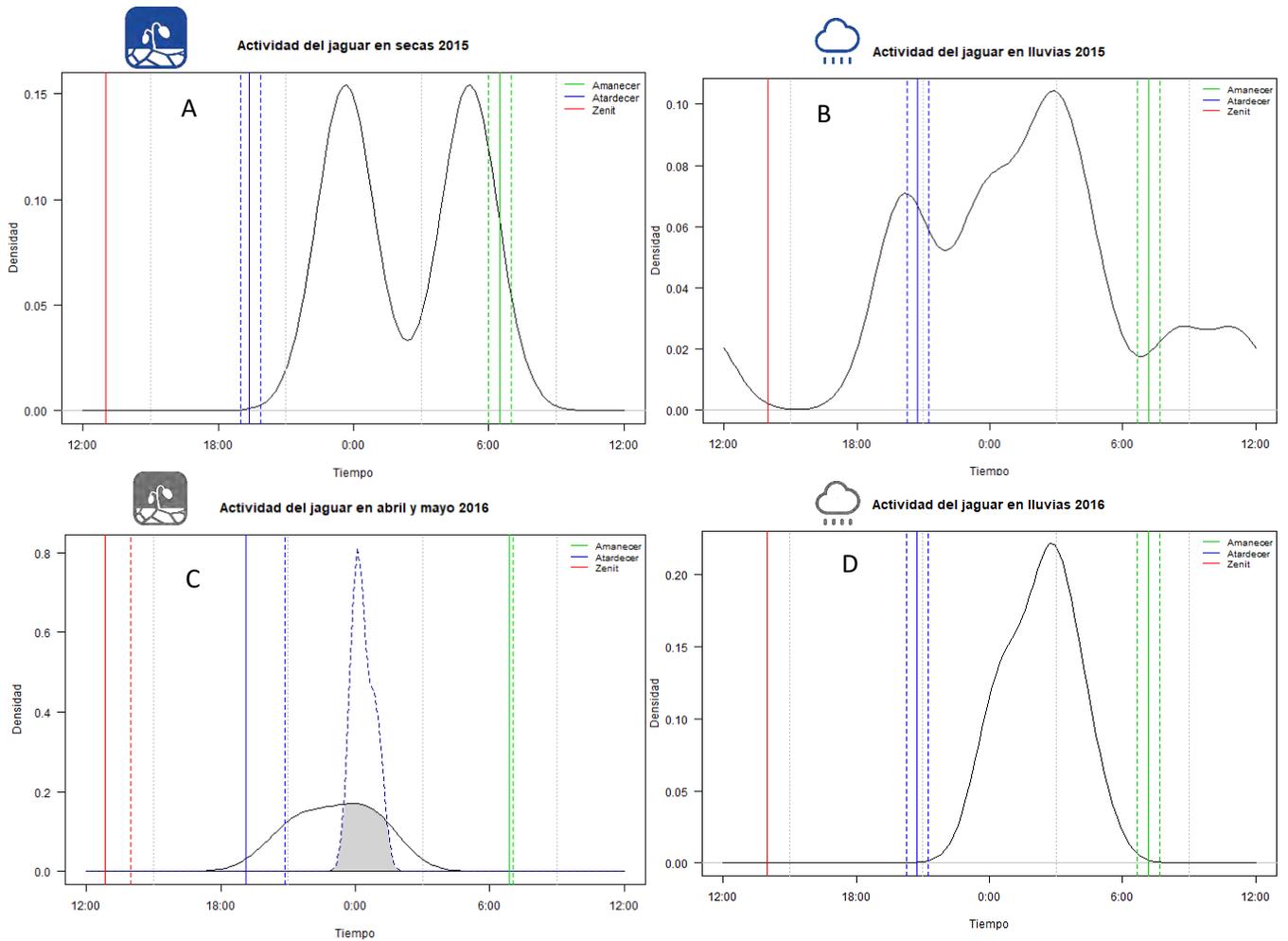


Figura 40. Patrones de actividad de *P. onca*. Las gráficas de arriba corresponden al año 2015 y las de abajo al año 2016. El lado izquierdo corresponde a la temporada de secas y el derecho a la de lluvias. Las líneas de colores de las gráficas de las temporadas de secas indican las horas de los eventos del amanecer (color verde), del atardecer (color azul) y del zenit (color rojo). Las líneas continuas corresponden al periodo entre enero y abril y las punteadas al mes de mayo. Las líneas de colores de las temporadas de lluvias corresponden a los mismos eventos junto con un buffer de una hora.

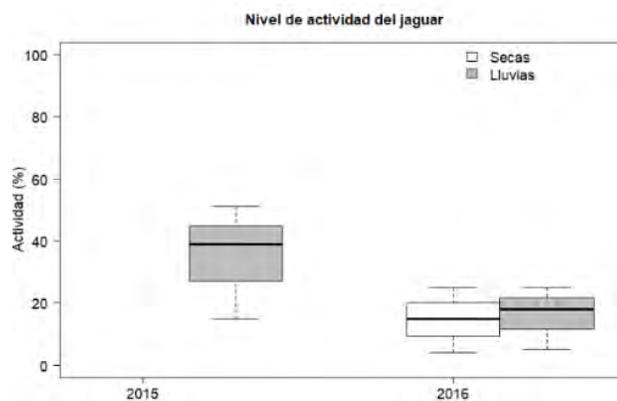


Figura 41. Niveles de actividad de *P. onca* registrados en cada temporada. Las cajas grises corresponden a la temporada de lluvias y las blancas a la de secas.



Especies interactuantes

Jaguar y sus interacciones

El jaguar tuvo un solapamiento de aproximadamente 70% con el puma únicamente en la temporada de lluvias de 2015. Durante el 2016 fue de menos del 50%. El mismo patrón fue observado con dos potenciales presas: el ocelote y el conejo, donde el mayor solapamiento (en lluvias de 2015) fue de 80% y poco menos del 70%, respectivamente. Los niveles de solapamiento con el venado y el coatí fueron menores al 50% en todas las temporadas (Fig. 42).

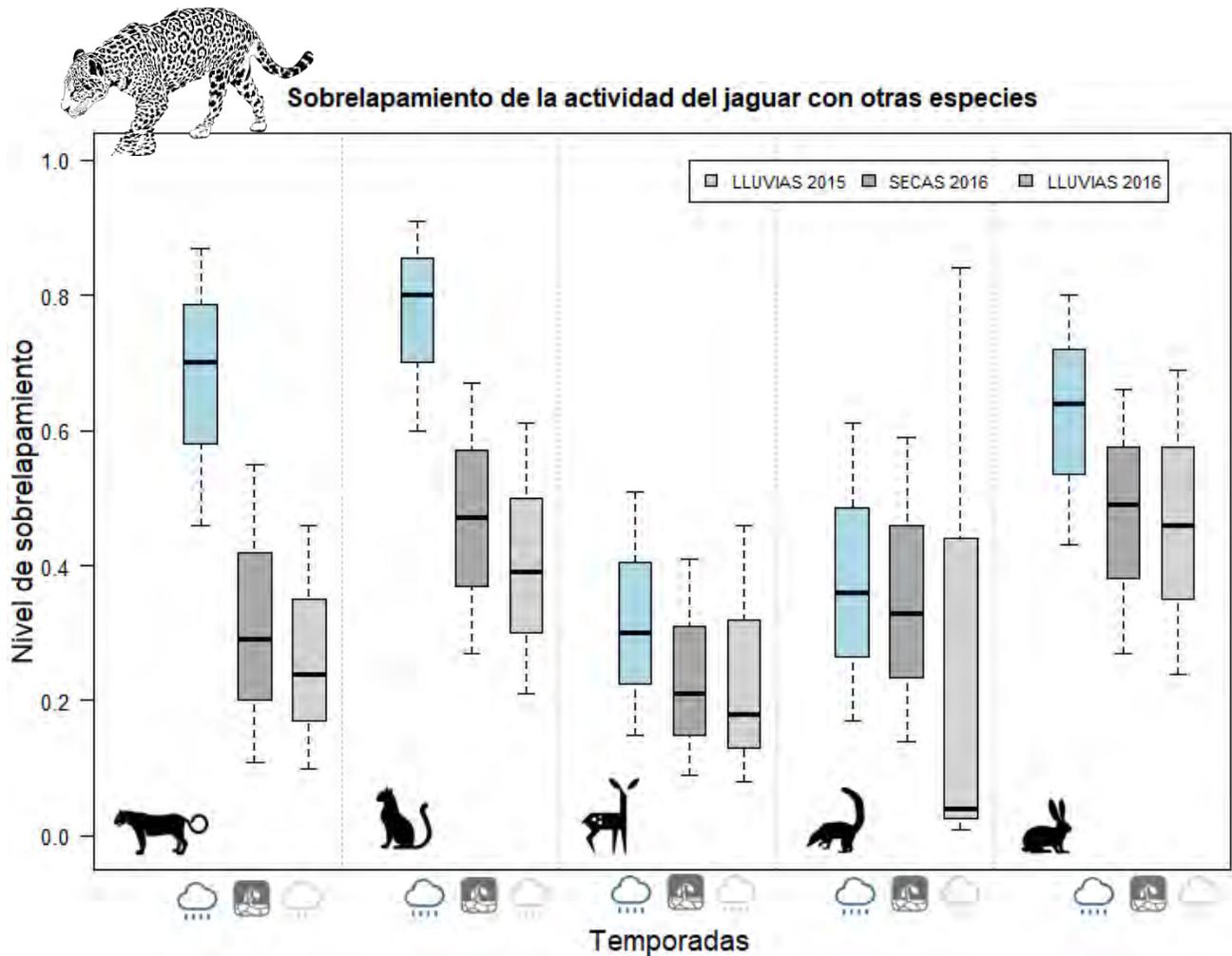


Figura 42. Estimados de solapamiento del patrón de actividad del jaguar con las cinco especies estudiadas (puma, ocelote, venado, coatí y conejo). El lado izquierdo (con líneas diagonales) representa la posible interacción de competencia y el lado derecho las de depredador-presa. La línea punteada marca el umbral del nivel de solapamiento del 70%.



Si se observa con mayor detenimiento las distribuciones de las especies con los mayores niveles de solapamiento se aprecia que el solapamiento entre el jaguar y el puma ocurre en el atardecer y durante la noche, que en el amanecer el jaguar no tiene actividad; que el periodo de coincidencia de los horarios del jaguar y el ocelote es entre la medianoche y las 6:00 hrs y con el conejo es en el atardecer y las primeras horas de la noche (18:00 a 00:00 hrs) (Fig. 43).

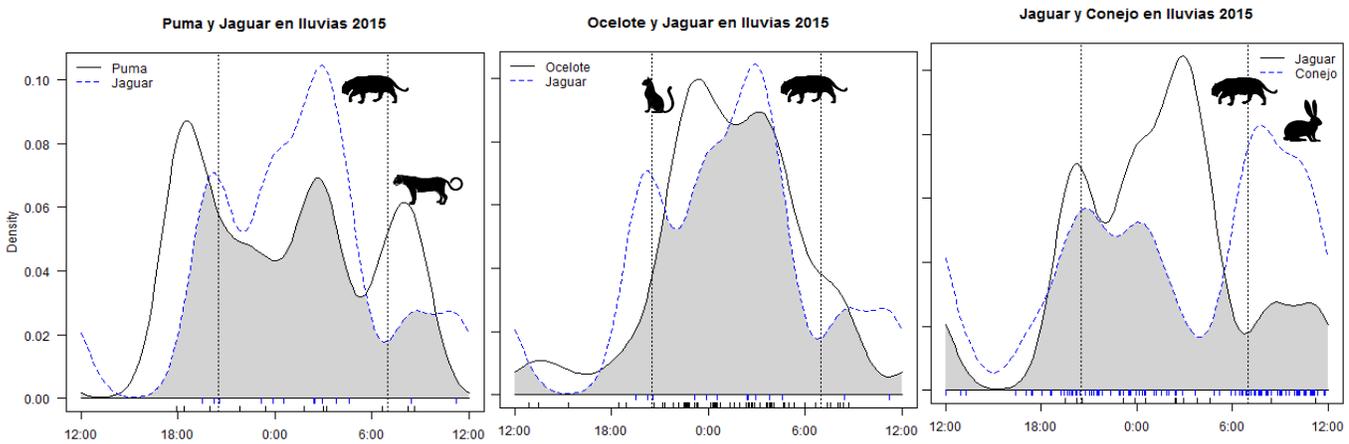


Figura 43. Comparación de los patrones de actividad del jaguar con: A. El puma. B. El ocelote y D. El conejo.

🌈 Puma y sus interacciones

A diferencia del jaguar, el puma tiene un solapamiento alto con todas las especies de estudio (excepto por el jaguar) posiblemente debido al patrón mayormente catemeral que presentó dicha especie en dos temporadas. Con el ocelote y con el conejo el solapamiento es alto en todas las temporadas excepto en la temporada de secas de 2015, que es cuando el puma tiene actividad diurna (en esta temporada también es cuando tiene un solapamiento de casi el 70% con el coatí). Con el venado tiene alta coincidencia en las temporadas de secas de ambos años. A pesar de que ambos presentaron patrón diurno en la temporada de lluvias de 2016, hay un periodo en la madrugada durante el cual



el venado no estuvo activo (entre las 2:00 y las 6:00 am), periodo que disminuyó en nivel de superlapamiento (Fig. 44).

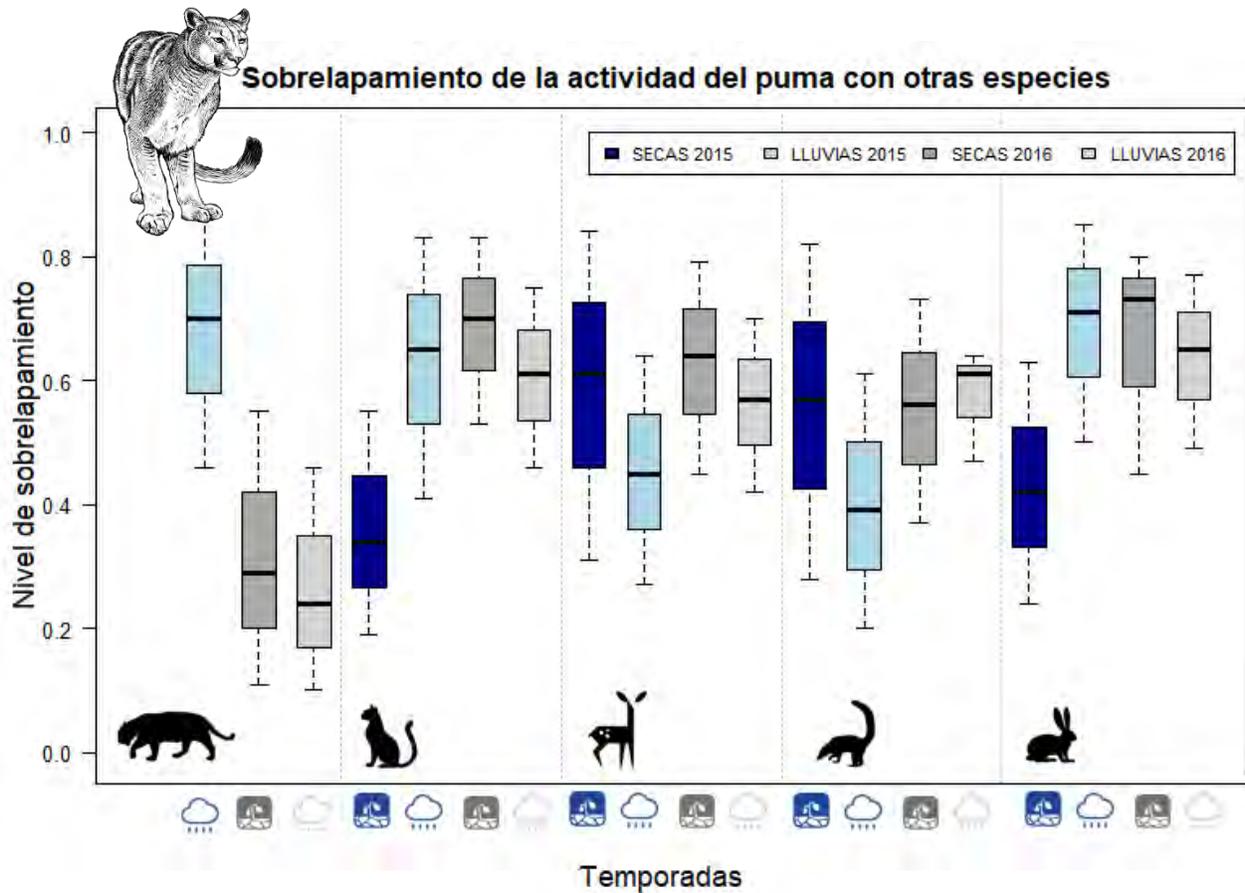


Figura 44. Estimados de superlapamiento del patrón de actividad del puma con las otras cinco especies estudiadas (jaguar, ocelote, venado, coati y conejo). El lado izquierdo representa (con líneas diagonales) la posible interacción de competencia y el lado derecho las de depredador-presa. La línea punteada marca el umbral del nivel de superlapamiento del 70%.

Cuando se observan las gráficas de los patrones de actividad del puma y del ocelote en las temporadas de mayor superlapamiento se puede ver que en la temporada de lluvias de 2016 la mayor parte de la actividad del ocelote está concentrada en las horas del amanecer y es cuando tiene el menor nivel de superlapamiento (alrededor del 60%) (Fig. 45).



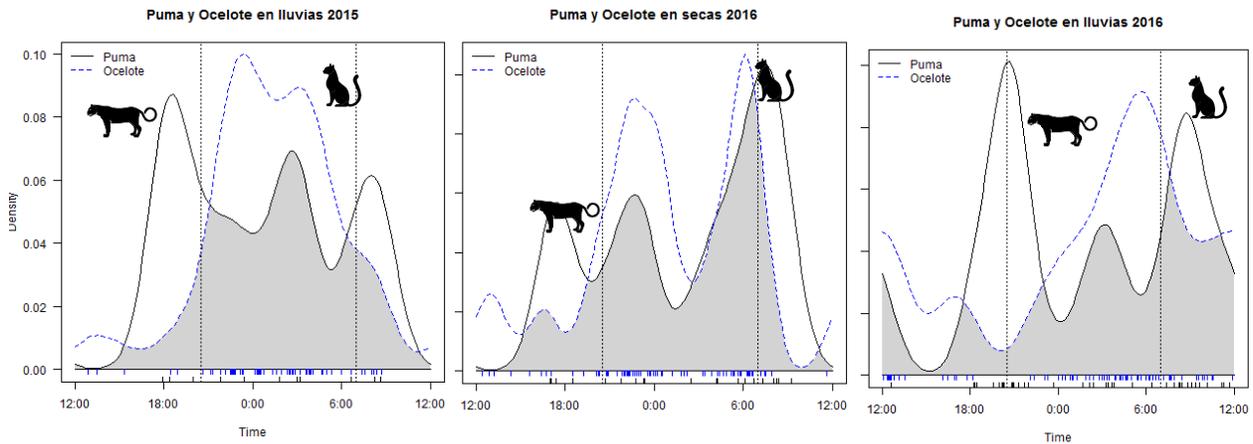


Figura 45. Comparación de los patrones de actividad del puma con el ocelote en diferentes temporadas.

El mismo patrón ocurre entre el puma y el conejo. El conejo presenta una actividad crepuscular en la temporada de lluvias de 2015, la siguiente temporada es mayoritariamente nocturna y finalmente, en la temporada de lluvias de 2016, la mayor concentración de actividad se encuentra en las horas cercanas al amanecer mientras que la del puma en el atardecer (Fig. 46).

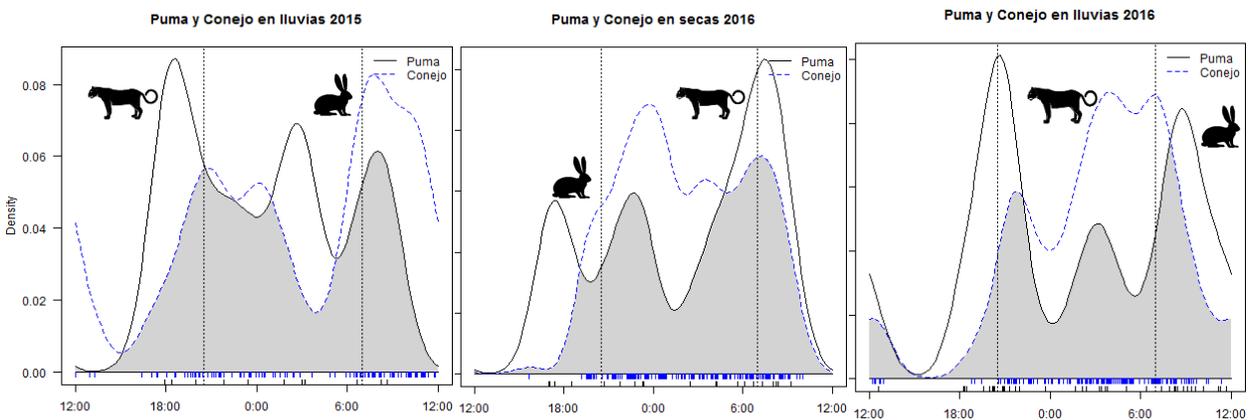


Figura 46. Comparación de los patrones de actividad del puma con el conejo en diferentes temporadas.

Ocelote y sus interacciones

En tres de las temporadas de muestreo la actividad del ocelote fue catemeral. El ocelote presentó un alto solapamiento con el conejo (en prácticamente todas las



temporadas) y uno bajo con el coatí en el año de 2015 y relativamente alto en el 2016, particularmente en la temporada de secas de este año. Esto corresponde a los cambios que presentó el coatí en dicha temporada.

Como se menciona previamente, el solapamiento del ocelote con el jaguar es alto en una temporada y con el puma en tres (Fig. 47). A pesar de que el ocelote representa una presa potencial del jaguar, para el ocelote, el jaguar también representa una competencia. Por lo cual, es interesante observar esta interacción desde ambas perspectivas de manera simultánea.

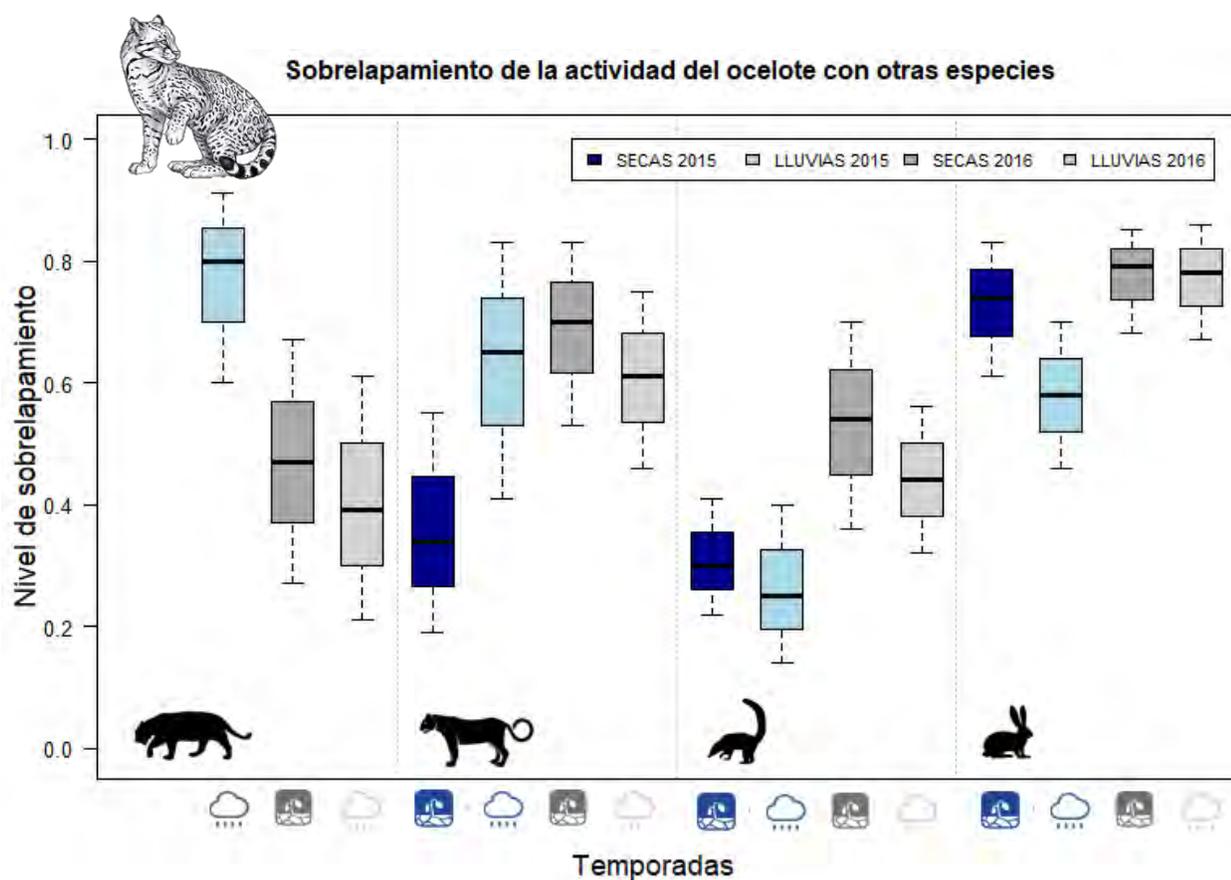


Figura 47. Estimados de solapamiento del patrón de actividad del ocelote con las otras cinco especies estudiadas (jaguar, puma, venado, coatí y conejo). El lado izquierdo (con líneas diagonales) representa la posible interacción de competencia y el lado derecho las de depredador-presa. La línea punteada marca el umbral del nivel de solapamiento del 70%.



Llama la atención que en la temporada de secas del año 2015 los picos de actividad de ambas especies se encuentran perfectamente intercalados entre sí en todo el periodo de actividad. Por último, aunque el conejo presentó un patrón de actividad catemeral en la temporada de lluvias de 2016, la mayor concentración se encuentra en las horas del amanecer, coincidiendo casi perfectamente con la actividad del ocelote en dicha temporada (Fig. 48).

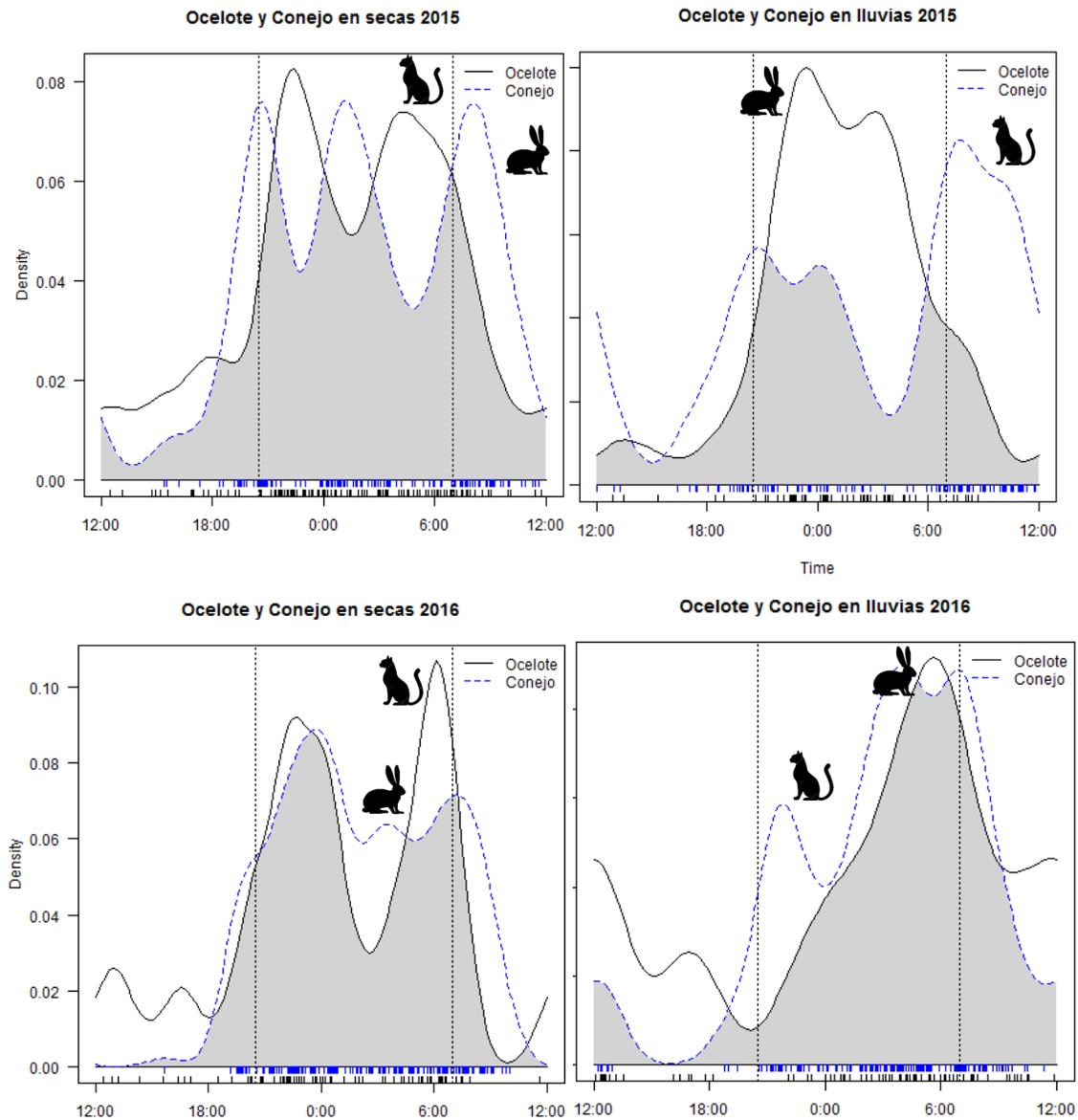


Figura 48. Comparación de los patrones de actividad del ocelote con el conejo en diferentes temporadas.



DISCUSIÓN

En este estudio se contemplaron especies con un amplio espectro de tallas, de especializaciones de uso de hábitat y tipo de dieta, de tipo de comportamiento (solitario o gregario) y de requerimientos fisiológicos.

Tal como muestra la Tabla 16, la diferencia obtenida en las frecuencias de registros entre especies puede deberse no solo a las diferencias en las densidades poblacionales de cada especie, que a su vez están relacionadas con las características intrínsecas de cada una, sino también a la forma en la que cada especie usa el espacio, afectando así la obtención de datos. Aproximadamente el 50% de los registros fueron del conejo, una especie con alta tasa reproductiva y ámbitos hogareños pequeños (3.62 ha). Por el contrario, solamente el 2% de los registros pertenecieron al jaguar, una especie territorial de ámbitos hogareños muy amplios (alrededor de 6,000 ha) y tasas reproductivas muy bajas.

De algunas especies se obtuvieron muy pocos registros, imposibilitando así la realización de análisis robustos, como es el caso del jaguar, del puma en la temporada de secas de 2015, del tlacuache y del pecarí. De éste último, no se obtuvo ningún registro durante la temporada de secas del año 2016. A pesar de lo anterior, se considera que los resultados aquí planteados, tomados con precaución, pueden contribuir al entendimiento general de la biología de las especies y a las posibles respuestas ecológicas que éstas pueden presentar tras eventos tan catastróficos y relativamente poco frecuentes como lo es un huracán.

Cambios en los horarios de actividad pueden representar una de las diversas estrategias que los animales utilizan para responder a diferentes condiciones del ambiente, incluyendo la estacionalidad de los ecosistemas. No obstante, debido a las diferentes características de las especies de estudio las respuestas de cada una a la estacionalidad y posteriormente a los cambios derivados del huracán son diversas y heterogéneas.

La mayoría de las especies de estudio presentaron una amplia variación de patrones de actividad en las cuatro temporadas de muestreo. No es posible observar un patrón



compartido con todas las especies que hablen de un efecto generalizado de la estacionalidad del ecosistema o del efecto del huracán sobre los patrones de actividad.

Aunque las hipótesis planteadas en este estudio no se cumplieron totalmente, algunos procesos subyacentes a los resultados sí coinciden. Por un lado, a diferencia de lo esperado, las tres especies presas que presentaron inicialmente un patrón de actividad diurno lo mantuvieron en la temporada de secas y lluvias de 2015. El venado, el pecarí y el coatí son especies de amplia distribución y habitan una gran diversidad de ecosistemas, lo cual refleja una alta plasticidad. Estudios realizados en la región reportan al venado y al coatí como especies diurnas (aunque los coatíes machos solitarios tienden a ser nocturnos) (Mandujano et. al 2002, Valenzuela y Ceballos 2000), no obstante, para ambas especies y para el pecarí, se ha reportado que pueden modificar sus horarios de actividad hacia la noche u horarios crepusculares como respuesta a algún factor en el medio: altas temperaturas durante el día, actividad antropogénica, etcétera (Kitchen et. al 2000; Norris et. al 2010; Hoffman et. al 2015; Cruz et. al 2018). Sin embargo, los resultados de este estudio indican que este cambio de horarios de actividad no es una de las respuestas de estas especies frente a las condiciones de las temporadas de secas del sitio. Otras estrategias, tales como el uso diferencial de la SBC y la SMS en la temporada de secas podrían ser de mayor relevancia y al mismo tiempo permitir a las especies mantener sus horarios de actividad (Sánchez-Rojas 1995; Mandujano 2002). Asimismo, las tres especies de carnívoros depredadores cambiaron de horario de actividad de una temporada a otra. Es posible que el ocelote busque las horas de menor competencia y menor riesgo de ser depredado evitando coincidir con los grandes carnívoros. Romero-Muñoz y colaboradores (2010) sugieren que la segregación temporal entre el jaguar y el puma podría representar una estrategia importante para evitar encuentros entre ellos y no para adaptarse a los horarios de las presas.

Por otra parte, en contraste con lo esperado, entre las temporadas del año 2016 la tasa de cambio de patrón de actividad fue muy elevada. Es decir, hubo mayor diferencia entre las temporadas del año después del huracán que en el anterior. Varias de las especies de estudio cambiaron a un patrón diurno en la temporada de lluvias, lo cual podría sugerir



que, a pesar de las afectaciones del huracán en la vegetación -como consecuencia del paso de las lluvias- procesos como la refoliación de los árboles, la presencia de agua en los ríos y cauces, el aumento de cobertura de dosel, etcétera, generaron que en esta temporada las condiciones ambientales no representaran un factor para impedir que los animales se mantuvieran activos durante el día. Lo anterior coincide con lo que ya otros autores habían sugerido, pues la temporada de lluvias implica una disminución en la temperatura y una mayor cobertura forestal, lo que a su vez permite una mayor actividad en las horas de mayor calor (entre las 11:00 y las 17:00 hrs) (Wilson y Mittermeier 2009). En contraste, el tlacuache, el conejo y el ocelote presentaron un patrón catemeral en dicha temporada. Con respecto a la primera, dado el patrón constante de actividad nocturna registrada a lo largo del estudio y de acuerdo con lo reportado en otras regiones, todo indica que la actividad catemeral observada en esta temporada se debe al bajo número de registros obtenidos. Con respecto al conejo, aunque estudios previos lo han categorizado como una especie principalmente crepuscular, también es común registrar actividad diurna y nocturna, por lo cual, un patrón catemeral no es de sorprender y podría ser respuesta a diversos factores, tales como: una alta disponibilidad de alimento como consecuencia de las lluvias, una alta densidad poblacional, una alta plasticidad de comportamiento, entre otros. Tanto del ocelote como del conejo se obtuvo el mayor número de registros y es posible que esto sea debido a una alta densidad poblacional (atributo que ya se pensaba de ambas especies desde antes del paso del huracán) (*obs. per*). Asimismo, es factible que las condiciones generadas en la vegetación y en el ambiente favorezcan y desfavorezcan a algunas de las especies estudiadas (Ramírez-Barajas et. al 2012b Hernández-Díaz et. al 2007; Fung 2011). El conejo es un herbívoro paceador que requiere de pastos y ambientes abiertos para alimentarse, y es posible que entre los efectos del huracán se encuentre una ampliación de las áreas abiertas y de pastizales dentro de los ecosistemas tropicales de la RBChC. Efectos parecidos se han observado en otros estudios (Labisky et. al 1999, Kanowsky et. al 2008). Aunado a lo anterior, el conejo es una especie de altas tasas reproductivas (Tabla 1) y los efectos poblacionales ya podrían haber sido visibles cuando se realizó el muestreo de la temporada de lluvias de 2016. Por otro lado, el crecimiento poblacional de una especie



presa puede tener efectos positivos sobre las poblaciones de los depredadores, razón por la cual, es posible pensar que los ocelotes también podrían verse beneficiados pues el conejo podría representar una presa clave en su dieta. No obstante, los datos de este estudio no permiten hacer ninguna inferencia o conclusión al respecto.

Como consecuencia de la diferencia observada entre las temporadas de lluvias y de secas del 2016, la hipótesis planteada en este estudio referente a la posible similitud de ambas temporadas a la temporada de secas del año anterior no se cumplió. De igual forma, cuando se comparan las mismas temporadas de los diferentes años las tasas de cambio son altas.

Como se menciona anteriormente, los patrones diurnos observados en la temporada de secas del año 2015 contrastan de manera importante con lo esperado inicialmente. Cuando estos resultados se comparan con los patrones de la temporada de secas del año siguiente es particularmente notable que la actividad diurna disminuye de manera importante y éste sólo se presenta en el venado. El coatí y el puma (que habían presentado un patrón de actividad diurno en la temporada de secas del año anterior) presentaron un patrón catemeral. Estos resultados, aunque no cumplen con las hipótesis planteadas, tampoco contradicen la idea subyacente, pues la disminución de la actividad diurna en varias especies podría ser explicado por las condiciones ambientales generadas por el huracán. La posible escasez de alimento y las condiciones extremas de temperatura y humedad podrían ser causa de que estas especies modificaran sus horarios de actividad, ya sea expandiéndolos o recorriéndolos a horas con temperaturas más bajas, estrategia que parece no ser utilizada en condiciones normales, pero sí después de una perturbación de tal grado.

Aunque el patrón catemeral del ocelote y del puma no coinciden con los patrones de actividad de algunas de sus presas potenciales y principales, sí coincide con el hecho de que son especies con una gran plasticidad de comportamiento, de uso de hábitat y de dieta. La necesidad en los carnívoros de una constante actividad de forrajeo es una de sus características ya que no presentan sistemas de almacenamiento de energía. Un patrón



catemeral podría conferir ventajas en el acecho de presas diurnas sin dejar especies con hábitos nocturnos. Asimismo, a pesar de que es importante recordar que en esta temporada se obtuvieron muy pocos registros del jaguar, el posible patrón crepuscular del jaguar puede deberse a que es un horario que podría conferir ventajas, tales como estar activo en horas del día donde las condiciones ambientales son óptimas y no requieren un gasto energético fuerte, o que es un horario donde coincide la actividad de un mayor espectro de especies, tanto de las diurnas como de las nocturnas, lo que a su vez podría hacer más eficiente la búsqueda y caza de presas.

Por último, es necesario recalcar que la menor tasa de cambio se observa cuando se compara la temporada de lluvias después del huracán con la de secas de año anterior al huracán. En otras palabras, son las temporadas con los patrones más similares. Esto podría brindar información sobre las condiciones ambientales de ambas temporadas. Quizás las condiciones de la temporada de lluvias del año 2016 son similares a las que previamente se presentaban en la temporada de secas en 2015, lo cual implica que actualmente, la temporada de secas (de duración de 6 a 7 meses) podría representar para algunas especies un desafío aún mayor de lo que representaba antes.

Patrones de actividad de las especies

Todas las especies de mamíferos considerados en este estudio son de una muy amplia distribución y están asociados con diversos tipos de ecosistemas, tanto templados como áridos y tropicales. Esto es indicativo de que a pesar de las diferencias sustanciales en la fisiología, morfología, comportamiento y biología, todas presentan una gran plasticidad que les permite sobrevivir en diferentes ambientes (Ceballos y Galindo 1984; Sáenz 1994; Valenzuela 1998; 2002; Galindo-Leal y Weber 1998; Galindo-Leal y Weber 2005; March y Mandujano 2005; Nowak 1999; Zarza y Medellín 2005; Nowell y Jackson, 1996; Núñez y Miller 1997). A pesar de que la posibilidad de cambiar de horarios de actividad sin comprometer la probabilidad de sobrevivencia no es la única característica atribuible a esta plasticidad (Ceballos y Galindo 1984), sí parece consistir en un factor importante de ésta, pues es una característica compartida por todas las especies e incluso confiere cierta



resiliencia a los ecosistemas frente a los diferentes tipos de cambios y perturbaciones, tanto humanos como naturales.

Debido a lo anterior, aunque cada especie presenta un horario de actividad generalizado y predominante, diversos estudios han registrado actividad -para todas las especies- en diversos periodos del día y la noche y en general, la frecuencia, intensidad y duración de estos periodos están relacionados con algún factor externo. Así, no es de sorprender que los patrones de actividad identificados en este estudio coinciden parcial o totalmente con los patrones observados en otros estudios, donde hay una tendencia hacia un horario específico, pero hay actividad en periodos largos.

El coatí y el venado cola blanca, han sido especies clasificados como especies diurnas y crepusculares en la RBChC en estudios previos (Galindo-Leal y Weber 1998; Valenzuela y Ceballos 2000). Estos resultados coinciden con el patrón observado generalizado del coatí, pero contrastan con los del venado, el cual mostró una actividad diurna constante. De igual forma, los horarios de actividad del ocelote, el puma y el jaguar se han clasificado como nocturno para el primero (Di Bittetti et. al 2006; Moreno et. al 2012; Blake et. al 2015) y crepusculares para los segundos (Núñez 2006). Este estudio confirma la importante actividad de estos felinos en esos periodos, sin embargo, se registró una importante actividad en varios periodos del día y la noche en las tres especies, particularmente en el ocelote. La actividad nocturna del tlacuache a su vez coincide con la mayoría de los estudios realizados con esta especie en diferentes partes de su distribución (Sunquist et. al 1987; Ceballos y Galindo 1984). Aunque existe mucha información respecto a la biología y ecología del pecarí de collar (Mandujano y Martínez-Romero 1995; Mandujano 1999; Gómez et. al 2005), no se encontró un estudio que reportara los horarios de actividad de esta especie para este sitio. No obstante, diversos estudios realizados en otras regiones de su distribución reportan una actividad diurna crepuscular (McCoy-Colton et. al 1990; Tobler et. al 2009;), resultados que coinciden plenamente con los obtenidos en este estudio.

Cabe mencionar que el hecho de no haber obtenido ningún registro del pecarí de collar durante los muestreos realizados en la temporada de secas de 2016 – y sí del resto



de las especies- sugiere que las poblaciones de esta especie pudieron haber realizados movimientos temporales hacia zonas con mejores condiciones o en busca de alimento. Este efecto se ha visto en otras especies (Robins 1993) y en otras regiones como en Caatinga en Brasil (Wolff 2001). Sin duda, el estudio de las diferentes respuestas inmediatas y a mediano plazo a catástrofes ambientales son necesarios para entender los posibles efectos en las comunidades de animales y en el ecosistema en general. Por ejemplo, si los movimientos poblacionales del pecarí de collar (o de otras especies no consideradas en este estudio) realmente sucedieron, también podría existir un efecto sobre los patrones de dispersión de semillas y sobre las especies de plantas que podrían establecerse en los claros formados.

Niveles de actividad

Es interesante observar que tanto el coatí como el venado presentaron un patrón muy similar en cuanto a los niveles de actividad. Ambas especies tienen un mayor nivel de actividad en la temporada de secas del año 2016 con respecto a las otras temporadas de muestreo. Esto tiene sentido si se considera que es en esta temporada en la cual los efectos del huracán fueron más drásticos y posiblemente los animales requirieron de periodos más largos para poder llevar a cabo sus actividades.

Interacciones

Núñez (2002) encontró que la presa principal del jaguar y del puma es el venado cola blanca, el cual es consumido más de lo esperado de acuerdo a su abundancia, es decir, hay una selección por parte de estos animales hacia el venado. Encontró que el pecarí forma parte de la dieta de ambos, pero es consumido igual de lo esperado de acuerdo a su abundancia y que el coatí y el armadillo también son consumidos por el puma, aunque menos de lo esperado de acuerdo a su abundancia.

Aunque no se evaluó la composición de la dieta de los depredadores de la RBChC, sí se compararon los horarios de actividad de las especies como subrogado de algún tipo de interacción de depredador-presa (interacciones basadas en estudios anteriores). Es decir, se evaluaron las interacciones entre el puma y el jaguar con el resto de las especies (a excepción del tlacuache porque este no parece formar parte importante de la dieta de estos



carnívoros) y entre el ocelote y el coatí y el conejo. En general lo carnívoros tienden a adaptar sus horarios de actividad con los de su presa, por lo cual se esperaba un alto solapamiento de los horarios de actividad de éstos con las principales presas: el venado, el pecarí y el conejo. Éste último, aunque no fue identificado como componente principal de la dieta de los felinos en estudios anteriores (Núñez solamente identificó un individuo en la dieta del puma), fue considerado como presa principal debido al aumento de la densidad poblacional que se ha observado en los últimos años (*obs. per.*) y a que representa una presa importante de la dieta de los carnívoros medianos y grandes en otras regiones (Wang 2002; Bianchi y Mendes 2007). De manera complementaria también se compararon los patrones de actividad de los tres felinos para evaluar si existe algún tipo de estrategia relacionada con la partición del uso del tiempo para evitar -en la mayor medida de lo posible- la competencia por las presas.

La hipótesis planteada sobre el poco solapamiento de horarios de actividad entre especies competidoras se cumplió entre el puma y el ocelote únicamente en la temporada de secas del año 2015 y entre el jaguar y las otras dos especies en las dos temporadas del año 2016. Observando de manera detenida los horarios de actividad de cada especie, resulta notable que en la temporada de secas previa al huracán, el puma presentó una actividad diurna, lo cual explica el bajo solapamiento que tuvo con el ocelote, ya que ésta es predominantemente nocturna. Debido al pequeño tamaño de muestra del jaguar no es posible evaluar si este horario responde a una estrategia para disminuir la competencia con dicha especie. Asimismo, el alto solapamiento entre el puma y el ocelote en el resto de las temporadas podría deberse a que hay una abundancia de recursos (específicamente del conejo, especie con la cual también hay un alto solapamiento en dichas temporadas) y que posiblemente se vio beneficiada por el huracán.

Por otra parte, en el año 2016 el nivel de solapamiento del jaguar con el puma y el ocelote fue muy baja, lo cual se debe al patrón de actividad completamente nocturno del jaguar registrado en este estudio (alrededor de la medianoche). Esto puede obedecer a una posible competencia de los recursos entre los felinos y la necesidad de que especies de tallas menores subordinen sus horarios a la del jaguar para evitar coincidencias, efecto que



ya se ha registrado en otros estudios (Caro y Stoner 2003; Núñez 2006). También podría deberse a una falta de competencia real, como se sugiere que ocurre en este estudio con el ocelote. El patrón predominantemente crepuscular del puma y el ocelote posiblemente les permiten realizar actividades de acecho durante todo el día sin intervenir entre ellos ni con el jaguar.

DISCUSIÓN GENERAL

El huracán “Patricia” fue un evento que representó una modificación abrupta del paisaje, que generó alteraciones en la distribución de la materia orgánica y alteró condiciones microclimáticas, por lo cual, es de esperar que las diferentes especies respondan de diferente forma y a distintos niveles.

Aunque los resultados obtenidos en este estudio no son concluyentes en cuanto a la identificación particular de una o varias estrategias adaptativas de cada especie como respuesta a eventos como los huracanes, éstos sí permiten notar una respuesta diferencial entre las especies. De esta manera, características como las historias de vida, la dieta, el uso de hábitat, el tamaño, tipo de comportamiento, entre otros, representan factores que de manera complementaria influyen en la forma en la que cada especie puede responder a dichos eventos. Por esta razón, existen especies que en un futuro podrían verse más afectadas que otras, pues los cambios en el paisaje y en las condiciones ambientales podrían ejercer una limitante que previamente no estaba y por lo tanto restringir algunas de las actividades básicas de las especies. Esto podría ser particularmente cierto para especies que en las condiciones actuales ya se encuentran en los límites de su distribución (Dale et. al 2001). Varias de las especies contempladas en el presente estudio tienen por estrategia cambiar el tipo de hábitat y/o modificar el horario de actividad como respuesta a los cambios de las condiciones ambientales en las estaciones climáticas que caracterizan la selva baja caducifolia, y es posible que esta plasticidad les atribuya una resiliencia particular a eventos y catástrofes naturales como los huracanes. Incluso se ha sugerido que los efectos de cada tipo de perturbación ambiental (incendios, sequías, huracanes, tornados, heladas,



etc.) están influenciados por las adaptaciones previas que caracterizan al ecosistema donde históricamente han ocurrido (Dale et. al 2001). Particularmente, las especies de estudio presentan características y estrategias que les permiten ocupar amplias distribuciones (Wilson y Mittermeier 2009). No obstante, los huracanes, que han formado parte de la historia evolutiva de las especies y comunidades que conforman varios de los ecosistemas tropicales, representan un desafío en términos de que los daños e impactos cada vez son mayores debido al aumento de intensidad que se ha registrado y que se prevé en un futuro.

Este estudio se realizó a los pocos meses del paso del huracán, lo cual puede explicar que no se observe un patrón claro en tendencias en la probabilidad de ocupación o en los patrones de actividad. No obstante, cada huracán presenta características que lo distinguen del resto, por lo cual, es importante evaluar y considerar los diferentes efectos que se han observado en ecosistemas y regiones distintas, pues son una herramienta más para el estudio de la plasticidad de los mamíferos ante situaciones extremas. Debido a lo anterior, no es posible asegurar si la plasticidad que se ha observado en algunas especies sea suficiente para responder a las condiciones generadas por huracanes cada vez más intensos, mucho menos para las especies endémicas o con especializaciones ecológicas de algún tipo.

Owen y Smith (2007) plantean que dos de las fuentes de estocasticidad en los modelos de viabilidad poblacional de animales son 1) las derivadas del ambiente y 2) las derivadas de catástrofes naturales. Ambas son impredecibles y afectan los parámetros de supervivencia y del éxito reproductivo de las poblaciones. Particularmente la segunda puede causar una mortalidad masiva que puede ser fatal cuando las catástrofes ocurren a intervalos impredecibles. Las poblaciones de seres vivos dependen de las condiciones que se mantienen a largo plazo, sin embargo, pueden existir años en que las condiciones son tan desfavorables que la tasa de natalidad y de crecimiento poblacional bajan tanto que entonces la fuente de estocasticidad poblacional puede ocasionar inviabilidad en la población (Owen-Smith 2007).

La importancia de reconocer los efectos que un huracán tiene sobre los ecosistemas radica en entender las diversas respuestas de las comunidades y poblaciones de los



animales y plantas. Los datos y eventos sugieren que el aumento de la frecuencia e intensidad de los huracanes en varias partes del mundo es resultado de un cambio climático global, por lo cual, es necesario reconocer los limitantes y capacidades adaptativas de todas las partes que conforman a los ecosistemas, pues estos determinarán su capacidad resiliente y resistente. Esto a su vez nos brinda de herramientas con las cuales se puede trabajar dentro del área de mitigación y adaptación al cambio climático.

CONCLUSIONES

El concepto de cambio climático, las causas y las consecuencias del mismo, así como las relaciones no lineales entre los diferentes factores que lo conforman, no son aún del todo entendidas. Diferentes modelos predicen diferentes escenarios con diferentes grados de incertidumbre, que además, en gran medida dependen de las acciones globales humanas. Por lo tanto, no es posible asegurar las condiciones, eventos o siquiera los patrones específicos que se van a observar en un futuro. La necesidad de desarrollar y aplicar modelos más refinados con respecto al cambio climático tiene trascendencia en todos los niveles, tanto para la sociedad como para el medio ambiente y la vida tal como la conocemos hoy en día. Entender e identificar cuáles son las posibles respuestas de los seres vivos a catástrofes naturales en regiones específicas, tales como huracanes, nos permitirá planear estrategias de protección y mitigación, así como identificar las especies o características ecológicas más vulnerables ante cambios drásticos en los ecosistemas y en el ambiente.

Las condiciones en las que se llevó a cabo este estudio no fueron las óptimas para evaluar el efecto del huracán debido a que la pérdida de equipo, de datos, la falta de tiempo y las condiciones en las que quedó el sitio de estudio imposibilitaron una adaptación adecuada. No obstante, considero que este estudio permite establecer bases e información que contribuye a estudios posteriores que tengan objetivos acordes. Considerando lo anterior, a continuación, hago algunas sugerencias para estudios futuros, partiendo de un escenario con condiciones logísticas más apropiadas:



- Diseñar una medición de daño a la vegetación que sea más informativa con respecto a la estructura de la vegetación y a otras características importantes para el estudio de uso de hábitat de la fauna. Que ésta pueda ser medida y evaluada a través de imágenes satelitales para poder hacer modelaciones y extrapolaciones del uso de hábitat y cambios en las probabilidades de ocupación en toda el área de interés y hacia un futuro.
- Enfocarse a especies que provean información específica sobre las condiciones específicas del ecosistema. Es decir, considerar el estudio de especies con hábitos especializados, ya sea en el uso de hábitat o en su alimentación. Una mayor sensibilidad a cambios en el ecosistema puede generar información específica sobre diversos factores asociados a los daños de un huracán.
- Abarcar un área de estudio que permita hacer inferencias robustas sobre el uso de hábitat y el patrón de actividad de las especies.
- Extender en mayor medida de lo posible el periodo de muestreo, tanto para establecer patrones naturales previos al disturbio, como para detectar posibles cambios y alteraciones a dichos patrones, considerando diferentes etapas post-evento (corto y mediano plazo).



LITERATURA CITADA

- Bailey, L. L., MacKenzie, D. I., y Nichols, J. D. 2014. Advances and applications of occupancy models. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(12),1269-1279
- Barton, K. 2009. MuMIn: multi-model inference, R package version 0.12. 0. <http://r-forge.r-project.org/projects/mumin/>.
- Becerra, J. 2004. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *PNAS*.102 (31):10919-10923
- Beier, P., y D. R. McCullough. 1990. Factors influencing white-tailed deer activity patterns and habitat use. *Wildlife Monographs* 109:5–51.
- Blake, J. G., Mosquera, D., Loiselle, B. A., Swing, K., Guerra, J., y Romo, D. 2015. Spatial and temporal activity patterns of ocelots *Leopardus pardalis* in lowland forest of eastern Ecuador. *Journal of Mammalogy*,97(2), 455-463.
- Bianchi, R. D. C., y Mendes, S. L. 2007. Ocelot (*Leopardus pardalis*) predation on primates in Caatinga Biological Station, southeast Brazil. *American Journal of Primatology*, 69(10), 1173-1178.
- Boyce, M. S., Vernier, P. R., Nielsen, S. E., y Schmiegelow, F. K. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological modelling*, 157(2-3), 281-300.
- Bravo C. y A. Hernández. 2011. Reseña del huracán “Jova” del Océano Pacífico. SEMARNAT. Coordinación General del Servicio Meteorológico Nacional. Temporada 2011 de Ciclones Tropicales.
- Bravo C. 2013. Reseña del huracán “Manuel” del Océano Pacífico. SEMARNAT. Coordinación General del Servicio Meteorológico Nacional. Temporada 2011 de Ciclones Tropicales.
- Bullock, S. H. 1998. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. Pp. 491-501. En: *Historia Natural de Chamela*. (Noguera, F., .A. Vega Rivera J.H., García Aldrete A.N. Quesada Avedaño, M eds.) Instituto de Biología, UNAM. México, DF.
- Burnham, K. P., y Anderson, D. R. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference. A practical Information-Theoretic Approach*. Springer. Nueva York, EUA. Pp. 488.
- Caro, T. M., y Stoner, C. J. 2003. The potential for interspecific competition among African carnivores. *Biological Conservation*,110(1), 67-75
- Ceballos, G. y Galindo C. 1984. *Mamíferos Silvestres de la Cuenca de México*. Edit. Limusa, México
- Ceballos, G. y García A. 1995. Conserving Neotropical biodiversity: the role of dry forest in western Mexico. *Conservation Biology* 9:1349-1356
- Ceballos, G y Miranda A. 2000. *Guía de Campo de los Mamíferos de la Costa de Jalisco*. Fundación Ecológica de Cuixmala. UNAM. México.



- Ceballos, G., y Oliva, G. 2005. *Los mamíferos silvestres de México* (Vol. 986). México City, México: Fondo de cultura económica.
- Ceballos, G. y Rodríguez P. 1993. Patrones de endemividad en los mamíferos de México. Pp. 75-99. En: *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México*. R. A. Medellín y G. Ceballos (eds.) Asociación Mexicana de Mastozoología, México.
- Ceballos G. y Valenzuela D. 2010. Diversidad, ecología y conservación de vertebrados en: Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de Selvas Secas del Pacífico de México (Ceballos, G., L. Martínez, A. García, Espinoza E., J.B Creel y R. Dirzo eds.) Fondo de Cultura y CONABIO. Pp.594.
- Chappell, M. A. 1980. Thermal energetics and thermoregulatory costs of small arctic mammals. *Journal of Mammalogy* 61: 278–291.
- Chávez C. 2005. *Panthera onca*. Pp. 842-843 Mamíferos silvestres de México (en Ceballos G. y G. Oliva eds.). Edit. FCE y CONABIO. México 2005
- Chávez, C., De la Torre, A., Bárcenas, H., Medellín, R. A., Zarza, H., y Ceballos, G. 2013. Manual de fototrampeo para estudio de fauna silvestre. *El jaguar en México como estudio de caso*. Alianza WWF-Telcel, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México
- Cubasch, U., Meehl, G. A., Boer, G. J., Stouffer, R. J., Dix, M., Noda, A., .y. Yap, K. S. 2001. Projections of future climate change. , en: *JT Houghton, Y. Ding, DJ Griggs, M. Noguer, PJ Van der Linden, X. Dai, K. Maskell, and CA Johnson (eds.): Climate Change 2001: The Scientific Basis: Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel*, 526-582.
- Cox, D. R., y Snell, E. J. 1989. *Analysis of binary data* (Vol. 32). CRC Press.
- Cruz P., Lezzi ME.E., De Angelo C., Varela D., Di Bittetti M. S. Paviolo, A. 2018. Effects of human impacts on habitat use, activity patterns, and ecological relationships among medium and small felids of the Atlantic Forest. *Plos one*. 13(8)1-21.
- Dale, V. H., Joyce, L. A., McNulty, S., Neilson, R. P., Ayres, M. P., Flannigan, M. D., Hanson P. J., Irland L.C., Lugo A. E., Peterson C. J., Simberloff D., Frederick J., Swanson B., Stocks B. J., y Wotton B. M. 2001. Climate change and forest disturbances. *BioScience*, 51(9), 723-734
- Dick C.W. y Wright S. J. 2005. Tropical Mountain cradles of dry forest diversity. *PNAS*. 102(35):10757-10758
- Di Bittetti, M. S., Paviolo, A. y De Angelo. 2006. Density, habitat use and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. *Journal of Zoology*. 270 (2006):153-163
- Di Bittetti, M. S., Paviolo, A., Ferrari, C. A., De Angelo, C. y Di Blanco, Y. 2008 Differential responses to hunting in two sympatric species of brocket deer (*Mazama Americana* and *M. nana*). *Biotropica* 40: 636–645.
- Dussault C, Ouellet J-P, Courtois R, Huot J, Breton L, y Jolicoeur H. 2005. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography*. 28: 619-628.



- Emmanuel, K. 2005. Increasing destructiveness of tropical cyclones over the past 30 years. *Nature* 436: 686–688.
- Equihua M y Perez Maqueo O. 2010. Synthesis: Modelación matemática y conservación. Network of Conservation Educators and Practitioners, Centers for Biodiversity and Conservation, American Museum of Natural History, New York, NY. Available from <http://ncep.amnh.org>.
- Ewel, J. J. 1977. Differences between wet and dry successional tropical ecosystems. *Geo-Eco-Trop.* 1:103-117
- Fung Mclaud, E. 2011. Dispersión de semillas por mamíferos terrestres en bosques latifoliados del Atlántico Norte de Nicaragua después del huracán Félix.
- Fiske I., R. Chandler, D. Miller, A. Royle, M. Kery, J. Hostetler, R. Hutchinson. 2017. Unmarked: Models for Data from Unmarked Animals. Versión 0.12-2
- Fiske, I., y Chandler, R. 2011. Unmarked: an R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *Journal of Statistical Software*, 43:10, 1-23.
- García-Oliva F., A. Camou y J. M. Maas. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. 2002. En: *Historia Natural de Chamela* (Noguera F.A., A.N. Vega Rivera, A. García, y M. Quesada eds) Instituto de Biología, UNAM. México, p. 3-30.
- Godvik, I. M. R., Loe, L. E., Vik, J. O., Veiberg, V., Langvatn, R., y Myrsterud, A. 2009. Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology*, 90(3), 699-710.
- Gómez, H., Wallace, R. B., Ayala, G., y Tejada, R. 2005. Dry season activity periods of some Amazonian mammals. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40(2), 91-95.
- Griffin, P. C., Griffin, S. C., Waroquiers, C. y Mills, L. S. 2005. Mortality by moonlight: predation risk and the snowshoe hare. *Behavioral Ecology* 16: 938–944.
- Guillera-Aroita, G. 2017. Modelling of species distributions, range dynamics and communities under imperfect detection: advances, challenges and opportunities. *Ecography*, 40(2), 281-295.
- Hayasaka D, Goka K, Thawatchai W. y Fujiwara K 2012. Ecological impacts of the 2004 Indian Ocean tsunami on coastal sand-dune species on Phuket Island, Thailand. *Biodiversity and Conservation*. 21: 1971-1985.
- He HS, Maldenoff DJ, Crow TR. 1999. Linking an ecosystem model and a landscape model to study forest species response to climate warming. *Ecological Modelling* 114: 213–233.
- Hernández-Díaz, M., Ramírez-Barajas, P. J., Chávez, C., Schmook, B., y Calmé, S. 2012. Presencia y abundancia relativa de carnívoros en una selva dañada por el huracán Dean (2007). *Revista mexicana de biodiversidad*, 83(3), 790-801.
- Hoofman G.S., Coelho I.P, Bastazini V.A.G., Cordeiro J.L.P., de Oliveira L.F.B. 2015. Implications of climatic seasonality on activity patterns and resource use by sympatric peccaries in northern Pantanal. *International Journal of Biometeorology*. 60(3), 421-433



Hook, D. D., Buford, M. A., y Williams, T. M. 1991. Impact of Hurricane Hugo on the South Carolina coastal plain forest *Journal of Coastal Research*, 291-300.

Instituto Nacional de Ecología (INE).
<http://www2.inecc.gob.mx/publicaciones/libros/2/chamela.html>

IPCC, 2012. Gestión de los riesgos de fenómenos meteorológicos extremos y desastres para mejorar la adaptación al cambio climático. Resumen para responsables de políticas. Informe Especial del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. 32 pp.

Jathanna D. Karanth K.U., Kumar N.S., Karanth K. K. y Goswami V.R. 2015. Patterns and determinants of hábitat occupancy by the Asian elephant in Western Ghats of Karnataka, India. *Plos one*. 10(7)

Jaksic, F., Marone, L., 2007. *Ecología de Comunidades*, segunda edición ampliada. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

Johnson, J. B. y Omland, K. S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution*, 19(2), 101-108.

Johnson, A. B., y Winker, K. 2010. Short-term hurricane impacts on a Neotropical community of marked birds and implications for early-stage community resilience. *Plos one*, 5(11), e15109.

Kanowski, J., J. Winter, y C. P. Catterall. 2008. Impacts of Cyclone Larry on arboreal folivorous marsupials endemic to upland rainforests of the Atherton Tableland, Australia. *Austral Ecology* 33: 541–548.

Kawabata, Z. 2002. Food web dynamics in spatial heterogeneity under multiple disturbances. *Ecological Resources* 17: 133.

Klinger, R. 2006. The interaction of disturbances and small mammal community dynamics in a lowland forest in Belize. *Journal of Animal Ecology*, 75(6), 1227-1238.

Kronfeld-Schor, N., y Dayan, T. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34:1, 153-181.

Labisky, R. F., K. E. Miller, y C. S. Hartless. 1999. Effect of hurricane Andrew on survival and movements of white-tailed deer in the Everglades. *Journal of Wildlife Management*. 63: 872–879.

Long, R. A., MacKay, P., Ray, J., y Zielinski, W. (Eds.). (2012). *Noninvasive survey methods for carnivores*. Island Press.

Lugo, A. E. 2008. Visible and invisible effects of hurricanes on forest ecosystems: An international review. *Austral Ecology*. 33: 368–398

Mackenzie D. I., y Bailey L.L. 2004. Assessing the fit of site-occupancy models. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*. 9(3):300-318

Mackenzie D.D., Nichols J.D., Royle J.A., Pollock K. H., Baley L.L., Hines J.E. *Occupancy estimation and modelling. Inferring patterns and dynamics of species occurrence*. Elsevier. 2006. EUA. Pp. 324.



- Magaña V.O. *Los impactos de El Niño en México*. Universidad Nacional Autónoma de México. 1999. Pp. 229. México
- Mandujano, S. 1999. Variation in herd size of collared peccaries in Mexican tropical forest. *The Southeastern Naturalist*.44:199-204
- Martinez-Sanchez JN, Cavazos T. (2014) Eastern Tropical Pacific hurricane variability and landfalls on Mexican coasts. *Climate Research* 58:221-234. <https://doi.org/10.3354/cr01192>
- Mazerolle, M.J. 2017. AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC. R package version 2.1-1. Disponible en: <https://cran.r-project.org/package=AICcmodavg>
- McCoy-Colton, M. B., Vaughan-Dickhaut, C., Rodríguez-Sáenz, M. A., y Kitchen, D. 1990. Seasonal movement, home range, activity and diet of collared peccaries (*Tayassu tajacu*) in a Costa Rican dry forest. Movimiento estacional, ámbito de distribución, actividad y dieta de los sainos (*Tayassu tajacu*) en un bosque seco costarricense. *Vida Silvestre Neotropical.*, 2(2), 6-20.
- Moreno, R., Kays, R., Giacalone, J., Mares, R., Aliaga-Rossel, E., y Bustamante, A. 2012. Ámbito de hogar y actividad circadiana del ocelote (*Leopardus pardalis*) en la isla de Barro Colorado, Panamá. *Mesoamericana*,16(3), 30-39.
- Mosiño A.P. 1964. Tiempo superficial y configuraciones del flujo aéreo superior de México. *Geofísica internacional*.4:117-168
- Mysterud A, Ims RA. Functional responses in habitat use: availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology*. 1998; 79: 1435±1441.
- Murphy, P.G y Lugo A. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 17:67-88.
- Nishida H., Yokoyama J., Wagstaff S.J. y Callomon P.(eds.). 2017. Disaster and biodiversity. *Biology International*. International Union of Biological Sciences.36. 192pp.
- Noguera, F. ,A., Vega Rivera J.H., García Aldrete A.N y Quesada Avedaño, M. *Historia Natural de Chamela*. 1ra ed. Instituto de Biología, UNAM.
- Norris D., Mischalski F., Peres C.A. 2010. Habitat patch size modulates terrestrial mammal activity patterns in Amazonian forest fragments. *Journal of Mammalogy*. 91(3):551-560
- Núñez, R. 2006. *Área de actividad, patrones de actividad y movimientos del Jaguar (Panthera onca y del Puma (Puma concolor) en la Reserva del Biosfera de "Chamela-Cuixmala", Jalisco*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Nouvellet, P., Rasmussen, G. S. A., Macdonald, D. W., y Courchamp, F. 2012. Noisy clocks and silent sunrises: measurement methods of daily activity pattern. *Journal of Zoology*, 286:3, 179-184.
- OAA (National Oceanic and Atmospheric Administration). Kimberlain T. B., Blake E. S. y Cangialosi J. P. National Hurricane Center Tropical Cyclone Report
- Ogutu, J. O., y Owen-Smith, N. (2003). ENSO, rainfall and temperature influences on extreme population declines among African savanna ungulates. *Ecology Letters*, 6(5), 412-419.



- Departamento de desarrollo social y medio ambiente Secretaría ejecutiva para asuntos económicos y sociales. Organización de los Estados Americanos. Washington, DC. 1993.
- Own-Smith R. N. *Introduction to modelling in wildlife resource and resource management*. Blackwell Publishing. 2007. EUA.
- Paolini, K. E., Strickland, B. K., Tegt, J. L., VerCauteren, K. C., y Street, G. M. 2018. Seasonal variation in preference dictates space use in an invasive generalist. *PloS one*, 13(7).
- Pérez S.L.M., Martínez R.C. L., Farfán M. L. M. y Tereshchenko I. 2015. Pronóstico y precipitación de los ciclones Jova (2011), Manuel (2013) y Patricia (2015) que afectaron al estado de Jalisco. *Redalyc*. Universidad Autónoma del Estado de México.
- Pickett, S. T., Wu, J., y Cadenasso, M. L. 1999. Patch dynamics and the ecology of disturbed ground: a framework for synthesis. *Ecosystems of the World*, 707-722.
- Quantum GIS Development Team, 2017. Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>
- Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G. A., Alvarez-Anorve, M., Stoner, K. E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, A.A. Castillo, M.M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G. W. Fernandes, J. Gamonb, M. Lopezaraiza-Mike, D. Lawrence, L. P. C. Morellato, J.S. Powersh, F. de S. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago, y G. Sanchez-Montoya. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258(6), 1014-1024.
- Ramírez-Barajas P. J, Islebe G. A. y Torrescano-Valle N. 2012a. Perturbación post-huracán Dean en el hábitat y la abundancia relativa de vertebrados mayores de la Selva Maya, Quintana Roo, mexicana. *Revista Mexicana de la Biodiversidad*. 83.1194-1207
- Ramírez-Barajas P. J, Islebe G. A. Calmé S. 2012b. Impact of hurricane Dean on game species of the Selva Maya, México. *Biotropica*. 44(3):402411
- R Cores Team 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <http://www.R-project.org/>
- Ridout, M. S., y Linkie, M. 2009. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 14(3), 322-337.
- Robbins, C.T. 1993. *Wildlife feeding and nutrition*. 2 ed. Academic Press, San Diego.
- Romero Muñoz A., Maffei L., Cuéllar y E. Noss A.J. 2010. Temporal separation between jaguar and puma in the dry forests of southern Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*. 26: 303-311.
- Rovero F. y Zimmerman F. 2017. *Camera trapping for Wildlife Research*. Pelagic Publishing. RU. Pp. 293.
- Royer JF, Chauvin F, Timbal B, Araspin P. y Grimal D. 1998. A GCM study of the impact of greenhouse gas increase on the frequency of occurrence of tropical cyclones. *Climatic Change* 38: 307–343.
- Rowcliffe, J. M., Kays, R., Kranstauber, B., Carbone, C., y Jansen, P. A. 2014. Quantifying levels of animal activity using camera trap data *Methods in Ecology and Evolution*. 5(11), 1170-1179.



- Rowcliffe, M. 2015. Package “activity” Animal Activity Statistics. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.6084/m9.figshare.1160536>
- Roznik EA, Sapsford SJ, Pike DA, Schwarzkopf L. y Alford RA 2015. Natural disturbance reduce disease risk in endangered rainforest frog populations. *ScientificReports* 5: 13472
- RStudio Team 2015. RStudio: Integrated Development for R. (Version 1.0.136) [Windows 10]. RStudio, Inc., Boston, MA. Disponible en: <http://www.R-project.org/>
- Rykiel E. J. 1985. Toward a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology* 10: 361-365.
- Rzedowski, J. 1978. *La Vegetación de México*. Limusa. México, D.F.
- Sánchez-Rojas G. 1995. *Ámbito hogareño y uso de habitat del venado cola blanca en un bosque tropical caducifolio*. Tesis de Maestría. UNAM. México.
- Sánchez-Sánchez, S. O., y G. Islebe. 1999. Hurricane Gilbert and structural changes in a tropical forest in south-eastern Mexico. *Global Ecology and Biogeography*. 8: 29–38.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185(4145), 27-39.
- Sousa W. P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353–391.
- Sunquist, M. E., Austad, S. N., y Sunquist, F. 1987. Movement patterns and home range in the common opossum (*Didelphis marsupialis*). *Journal of Mammalogy*, 68(1), 173-176.
- Tanner y Capos. 1991. Hurricane effects on forest ecosystems in the Caribbean. *Ecotropica*.
- Thompson W. (Ed.) Sampling rare or elusive species. Concepts, designs, and techniques for estimating population parameters. Island Press
- Tsuyuzaki S 2001. Studies on the early stages of volcanic succession. *Japanese Journal of Ecology* 51: 13-22
- Trejo, I. Las selvas secas del Pacífico Mexicano, en: Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de Selvas Secas del Pacífico de México (Ceballos, G., L. Martínez, A. García, Espinoza E., J.B Creel y R. Dirzo eds.) Fondo de Cultura y CONABIO. Pp.594
- Trenberth, K. 2005. Uncertainty in hurricanes and global warming. *Science*, 308(5729), 1753-1754.
- USGS. <https://landsat.usgs.gov/>
- Wang, E. 2002. Diets of ocelots (*Leopardus pardalis*), margays (*L. wiedii*), and oncillas (*L. tigrinus*) in the Atlantic rainforest in southeast Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 37(3), 207-212
- Waide, R. B. 1991. Summary of the response of animal populations to hurricanes in the Caribbean. *Biotropica*, 23(4), 508-512.



- Webster, P. J., Holland, G. J., Curry, J. A., y Chang, H. R. 2005. Changes in tropical cyclone number, duration, and intensity in a warming environment. *Science*, 309 (5742), 1844-1846.
- Werner, E. E., J. F. Gilliam, D. J. Hall, y G. G. Mittelbach. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64:1540–1548.
- Wilson, D. E. y Mittermeier, R. A. (Eds) 2009. *Handbook of the Mammals of the world*. Vol. 1. Carnivores. Lynx Editions, Barcelona
- Wolff F. 2001. *Vertebrate ecology in Caatinga. A. Distribution of wildlife in relation to water B. Diet of pumas (Puma concolor) and relative abundance of felids*. Tesis de Maestría. University of Missouri-St Luis. EUA.
- Zimmerman, J. K., Everham III, E. M., Waide, R. B., Lodge, D. J., Taylor, C. M., y Brokaw, N. V. .1994. Responses of tree species to hurricane winds in subtropical wet forest in Puerto Rico: implications for tropical tree life histories. *Journal of ecology*, 911-922.



ANEXO

Tabla 1. Especies de mamíferos medianos y grandes registradas durante el estudio

<p>Especie</p> <p><i>Silvilagus cunicularius</i></p> <p><i>Nasua narica</i></p> <p><i>Odocoileus virginianus</i></p> <p><i>Leopardus pardalis</i></p> <p><i>Puma concolor</i></p> <p><i>Panthera onca</i></p> <p><i>Dasyops novemcinctus</i></p> <p><i>Conepatus leuconotus</i></p> <p><i>Canis lupus</i></p> <p><i>Spilogale pigmea</i></p> <p><i>Puma yagouarundi</i></p> <p><i>Pecari tajacu</i></p> <p><i>Procyon lotor</i></p>	
---	---

Figura 1. Fotografías de zorrillo, coyote, armadillo, zorrillo pigmeo y jaguarundi

