



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE  
SAN NICOLÁS DE HIDALGO  
FACULTAD DE BIOLOGÍA**

**Variación estacional en los patrones de actividad  
diaria de mamíferos terrestres en Marqués de  
Comillas, Chiapas**

**Tesis**

**que como requisito parcial para obtener el título  
profesional de**

**BIÓLOGA**

presenta

**Leticia Núñez Landa**

**Director de tesis: Dr. Eduardo Mendoza Ramírez**

**Morelia, Michoacán**

**Noviembre del 2020**



## DEDICATORIA

A Dios.

A mis padres y mi hermana Mari.

## **AGRADECIMIENTOS**

A mi director de tesis el Dr. Eduardo Mendoza por brindarme la oportunidad de participar en diferentes proyectos para fortalecer y ampliar mis conocimientos académicos, por guiarme en la realización de este proyecto y por su infinita paciencia.

A mis sinodales el Dr. Alejandro Salinas Melgoza y el Dr. Javier Salgado Ortiz, por su tiempo y aportaciones para un mejor desarrollo de este trabajo.

Al financiamiento del proyecto “Efectos de la deforestación de selvas sobre la biodiversidad en paisajes agroforestales tropicales” otorgado al Dr. Miguel Martínez Ramos responsable del proyecto de la IIES, UNAM para la realización de diversos proyectos.

A la Facultad de Biología de la UMNSH por mi formación profesional.

A mis compañeros de campo Nury y Alberto y los guías de Chajul por todo el trabajo realizado y por el conocimiento compartido.

A mi familia por ser siempre los que me motivan a ser mejor y no rendirme.

A mi hermana Mari, por guiarme en los momentos difíciles y por su apoyo para desarrollarme mejor en lo académico.

A Saúl por estar desde el principio hasta el final de este proyecto.

## CONTENIDO

<b>RESUMEN</b> .....	1
<b>ABSTRACT</b> .....	2
<b>1.-INTRODUCCIÓN</b> .....	3
<b>2.-ANTECEDENTES</b> .....	7
2.1.-Estudios sobre patrones de actividad de mamíferos terrestres .....	7
2.2.-Estudios sobre la estacionalidad climática en los patrones de actividad diaria de mamíferos terrestres .....	8
<b>3.-OBJETIVOS</b> .....	11
3.1.-Objetivo general .....	11
3.2.-Objetivos específicos .....	11
<b>4.-HIPÓTESIS</b> .....	12
<b>5.-JUSTIFICACIÓN</b> .....	13
<b>6.-CARACTERIZACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO</b> .....	14
6.1.-Descripción del área de estudio .....	14
<b>7.-MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	18
7.1.-Diseño de foto-trampeo para el muestreo de la fauna .....	18
7.2.-Organización de la base de registros de foto-tampeo.....	19
7.3.-Descripción de los patrones de actividad diaria .....	20

7.4.-Análisis del traslape en los patrones de actividad en secas y lluvias .....	20
7.5.-Frecuencia de registro de las especies en sitios con distinto grado de cobertura arbórea durante secas y lluvias. ....	21
<b>8.-RESULTADOS</b> .....	<b>23</b>
8.1.-Base de datos del foto-trampeo .....	23
8.2.-Descripción de los patrones de actividad diaria de la fauna de estudio .....	23
8.3.-Traslape de la actividad diaria en secas y lluvias .....	24
8.4.-Frecuencia de registro de las especies en sitios con distinto grado de cobertura arbórea durante secas y lluvias. ....	31
<b>9.-DISCUSIÓN</b> .....	<b>35</b>
<b>10.-CONCLUSIÓN</b> .....	<b>42</b>
<b>11.-LITERATURA CITADA</b> .....	<b>43</b>
<b>APÉNDICE 1.- Fotos de los mamíferos de estudio en Marqués de Comillas.....</b>	<b>57</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

Figuras	Página
1.-Ubicación del municipio de Marqués de Comillas, en el estado de Chiapas .....	14
2.- Temperaturas mensuales para el municipio Marqués de Comillas, Chiapas. .....	16
3.-Ubicación de las estaciones de foto-trampeo en Marqués de Comillas, Chiapas, durante las dos temporadas de muestreo.....	19
4.- Mapa de porcentaje de cobertura arbórea de los 18 paisajes de estudio .....	22
5.- Patrones generales de actividad a lo largo del día de mamíferos en Marqués de Comillas, Chiapas.....	27
6.- Porcentaje de registros en el día, noche y crepúsculo y patrones generales de actividad a lo largo del día de mamíferos en temporada de secas y de lluvias, en Marqués de Comillas, Chiapas.....	28
7.-Coeficientes de traslape entre temporadas de la actividad a lo largo del día de la fauna de mamíferos.....	29
8.-Patrones de actividad a lo largo del día de mamíferos en temporada de secas y de lluvias en Marqués de Comillas, Chiapas.....	30

**9.-** Porcentajes de registros de cada especie por cobertura arbórea en las dos temporadas.....33

**10.-** Promedio de temperatura durante el día/noche entre ambas temporadas.....34

Tablas

**1.-**Especies registradas mediante fototrampeo en la región de Marqués de Comillas, Chiapas.....25

## RESUMEN

Se analizó la variación en los patrones de actividad de mamíferos medianos y grandes entre temporadas de secas y de lluvias en Marqués de Comillas, Chiapas. Se realizaron monitoreos en abril-mayo (secas) y septiembre-octubre (lluvias) en el año 2019, utilizando 18 “unidades del paisaje” de 1 km<sup>2</sup>. Se colocó un total de 90 cámaras-trampa en esas unidades (5 por unidad) acomodadas en un diseño en “X”. Las imágenes fueron procesadas con el programa de Digikam y el paquete *camtrapR* para generar una base de datos con la información derivada de las imágenes. Posteriormente se usó el paquete *Overlap* de R para obtener gráficos de los patrones de actividad diaria de las especies y calcular el traslape de estos patrones entre temporadas. Además, se realizaron pruebas exactas de Fisher para evaluar si la cantidad de registros de las especies de mamíferos, en las distintas unidades de muestreo (agrupadas por porcentaje de cobertura de selva) variaban entre temporadas. El traslape en los patrones de actividad a lo largo del día entre temporada de secas y lluvias fue mayor para *Cuniculus paca* ( $\Delta_1 = 0.80$ ), seguido por *Procyon lotor* ( $\Delta_1 = 0.77$ ), *Dasyopus novemcinctus* ( $\Delta_1 = 0.74$ ). En contraste, el traslape menor ocurrió en *Philander opossum* ( $\Delta_1 = 0.51$ ) y las especies restantes tuvieron niveles intermedios de traslape: *Odocoileus virginianus* y *Dasyprocta punctata* ( $\Delta_1 = 0.57$ ), *Pecari tajacu* ( $\Delta_1 = 0.69$ ). Así mismo, algunos mamíferos presentaron cambios en sus picos de actividad entre temporadas, las especies donde los cambios fueron más notorios fueron; *D. punctata*, *O. virginianus* y *P. tajacu*. En 5 especies de las especies de mamíferos evaluadas se detectaron cambios en su frecuencia de registro en sitios con distinto grado de cobertura de selva entre temporadas. Este tipo de estudios nos permiten conocer cómo responden las especies a los cambios estacionales y por extensión pueden ayudar a anticipar su respuesta al cambio climático.

**Palabras clave:** Actividad diaria, conservación de fauna, mamíferos terrestres, fototrampeo, traslape de actividad, Chiapas, tropical.

## ABSTRACT

The variation in the activity patterns of medium and large mammals between dry and rainy seasons was analyzed in Marqués de Comillas, Chiapas. Monitoring was conducted in April-May (dry season) and September-October (rainy season) in 2019, using 18 “landscape units” of 1 km<sup>2</sup>. A total of 90 camera traps were placed in these units (5 per unit) arranged in an “X” layout. The images were processed with the Digikam program and the camtrapR package to generate a database with the associated information. Subsequently, the R Overlap package was used to obtain graphs of the daily activity patterns of the species and calculate the overlap of these patterns between seasons. In addition, Fisher's exact tests were carried out to assess whether the number of records of mammalian species in the different sampling units (grouped by percentage of forest cover) varied between seasons. The overlap in daily activity patterns between dry and rainy seasons was greater for *Cuniculus paca* ( $\Delta 1 = 0.80$ ), followed by *Procyon lotor* ( $\Delta 1 = 0.77$ ), *Dasypus novemcinctus* ( $\Delta 1 = 0.74$ ). In contrast, the least overlap occurred in *Philander opossum* ( $\Delta 1 = 0.51$ ) and the remaining species had intermediate levels of overlap: *Odocoileus virginianus* and *Dasyprocta punctata* ( $\Delta 1 = 0.57$ ), *Pecari tajacu* ( $\Delta 1 = 0.69$ ). Likewise, some mammals showed changes in their activity peaks between seasons, the species where the changes were more noticeable were; *D. punctata*, *O. virginianus* and *P. tajacu*. In five of the evaluated mammalian species, changes in their frequency of recording in sites with different degrees of forest cover were detected between seasons. Studies like allow us to know how species respond to seasonal changes and can provide regarding the potential response of fauna to climate change.

**Keywords:** Daily activity, conservation, terrestrial mammals, camera trapping, activity overlap, Chiapas, tropical

## 1.- INTRODUCCIÓN

Los patrones de actividad diaria son parte básica de la historia natural, biología y ecología de las especies (Roll *et al.*, 2006). Su estudio nos permite entender algunas de las adaptaciones evolutivas de la fauna y sus respuestas a los factores bióticos y abióticos del ambiente (Blake *et al.*, 2012). Además, la información sobre los patrones de actividad diaria de los animales nos permite mejorar nuestro entendimiento de los impactos de la actividad humana sobre el comportamiento de las especies (Blake *et al.*, 2012).

En general, los mamíferos terrestres se han clasificado de acuerdo con sus patrones de actividad diaria en diurnos, nocturnos, crepusculares y catemerales (activos durante todo el día) (Ikeda *et al.*, 2016). Sin embargo, existe evidencia que muestra que estos patrones son variables entre regiones y a lo largo del tiempo ya que hay varios factores que pueden afectarlos, algunos del entorno (o extrínsecos) y otros intrínsecos de las especies. Entre los primeros están la duración del día, la temperatura (Chappel, 1980; Bennie *et al.*, 2014), la precipitación (Beier *et al.*, 1990), la luz lunar (Lucherini *et al.*, 2009) y la disponibilidad de recursos (Thies *et al.*, 2006; Lambert *et al.*, 2009). Entre los intrínsecos están aspectos relacionados con la conducta (Foster *et al.*, 2013) y sistemas visuales de la fauna (Kaas, 2004; Kirk, 2006).

Los cambios de temperatura entre estaciones pueden afectar indirectamente a las especies al modificar la disponibilidad de recursos y directamente al poner a prueba su tolerancia fisiológica. Para amortiguar estos efectos los mamíferos pueden hacer cambios en su comportamiento como alimentarse por la noche o seleccionan los microclimas más fríos (Fick *et al.*, 2009).

Este tipo de respuestas varían entre especies de mamíferos con talla corporales contrastantes. Los mamíferos pequeños tienen mayor acceso a madrigueras, agujeros, cuevas y hábitats debajo de la vegetación lo que entre otras cosas, les permite enfrentar mejor la variación climática y no ser tan afectados por el exceso de calor (Jessen, 2001; Liow *et al.*, 2008). En cambio, la variedad de microclimas disponibles para un mamífero de talla grande es menor (Fuller *et al.*, 2016). Los grandes mamíferos se ven forzados a buscar sombra para reducir la ganancia por calor radiativo por la baja relación superficie/volumen de su cuerpo, lo que puede implicar que tengan que reducir su tiempo de alimentación (Hetem *et al.*, 2014). Por otra parte, el tamaño corporal de los mamíferos está relacionado con su patrón de actividad, los grandes mamíferos tienen requerimientos energéticos mayores y forrajean durante todo el día (Lira-Torres y Briones-Salas, 2012), mientras que los pequeños mamíferos tienden a ser primordialmente nocturnos lo que se ha interpretado como una posible estrategia anti-depredación (Van Schaik y Griffiths, 1996).

Los impactos derivados de actividades como la ganadería, la cacería (Kilgo *et al.*, 1998; Kitchen *et al.*, 2000; Di bitetti *et al.*, 2008; Michalski *et al.*, 2011), y la fragmentación del hábitat (Norris *et al.*, 2010) afectan la actividad de los mamíferos y los puede forzar a aumentar su tiempo de descanso en zonas con alto estrés térmico y así mismo ampliar su tiempo de alimentación en horas que no sean favorables desde un punto de vista de los factores ambientales.

Los patrones de actividad diaria de los mamíferos se han evaluado utilizando diferentes métodos, principalmente a través de la observación directa o radio telemetría (Maffei *et al.*, 2002). Sin embargo, la mayoría de los estudios solo

caracterizan los patrones generales de actividad de los mamíferos sin documentar los cambios que presentan en distintas temporadas que es cuando se presentan los mayores contrastes climáticos.

La Selva Lacandona, es una región montañosa ubicada al este del estado de Chiapas, se caracteriza por ser una de las cada vez más escasas regiones en el país con una extensión relativamente amplia de selvas altas y medianas perennifolias (Naranjo *et al.*, 2013). La Lacandona es una de las regiones con mayor diversidad de especies en el país, por lo que constituye un área prioritaria para su estudio (Naranjo *et al.*, 2013). Los estudios ecológicos en esta área se han concentrado en las zonas mejor conservadas en la región, desafortunadamente el hábitat transformado se ha incrementado fuertemente ya que se ha eliminado casi el 50% de la cobertura original de la región (de Jong *et al.*, 2000). Particularmente en el municipio de Marqués de Comillas, se han reportado altas tasas de deforestación, que ponen en peligro los últimos remanentes de bosque tropical en la región (de Jong *et al.*, 2000, Castillo-Santiago *et al.*, 2007). Resulta de gran importancia el estudiar cómo esta drástica transformación de los hábitats naturales puede alterar características del paisaje modificando el grado de exposición a factores como la insolación que a su vez pueden afectar a las poblaciones de fauna silvestre. El municipio de Marqués de Comillas, presenta uno de los problemas ambientales más graves en la región por la pérdida de bosques debido al cambio de uso de suelo. Esta pérdida de bosque modifica el ambiente físico al remplazar la cobertura boscosa por potreros y pastizales, lo que provoca un aumento en la temperatura superficial (de Jong *et al.*, 2000). Es de esperar que este cambio de temperatura sea más marcado entre la temporada de secas y de lluvias en el

municipio de Maques de Comillas, ya que los cambios térmicos pueden ser mayores en los bosques que reciben mayor radiación solar (ejemplo; bosques tropicales y selvas tropicales), esto puede tener un efecto sobre los patrones de actividad de la fauna silvestre, sin embargo, es un aspecto que no se ha evaluado.

En este estudio se analiza la variación en los patrones de actividad de los mamíferos terrestres entre la temporada de secas y lluvias con el propósito de aumentar nuestra comprensión de su ecología básica y para entender los impactos de los cambios estacionales sobre su comportamiento diario en una región de particular importancia por alta biodiversidad.

## 2.-ANTECEDENTES

### 2.1.- Estudios sobre patrones de actividad de mamíferos terrestres

Se han realizado ya varios estudios de fototrampeo que permiten tener una buena idea de los patrones de actividad de distintas especies de mamíferos tropicales. Por ejemplo, se ha documentado que el tepezcuintle (*Cuniculus paca*) presenta un patrón de actividad nocturno (Lira-Torres *et al.*, 2014; Blake *et al.*, 2012), al igual que el armadillo (*Dasypus novemcinctus*), el tlacuache común (*Didelphis virginiana*) y el tlacuache de cuatro ojos (*Philander oposum*) (Monroy-Vilchis *et al.*, 2011; Arroyo-Arce *et al.*, 2017). Así mismo, el mapache (*Procyon lotor*) se caracteriza ser mayormente nocturno o crepuscular (Hoffmann y Gosttchang, 1977; Carrillo, 1990; Hauver *et al.*, 2010; Hernández Hernández *et al.*, 2018).

Por su parte, el pecarí de labio blanco (*Tayassu pecari*) y el pecarí de collar (*Pecari tajacu*) presentan un patrón de actividad primordialmente diurno (Emmons y Feer , 1997; Tobler *et al.*, 2009; Durango, 2011; Harmsen *et al.*, 2011; Monroy-Vilchis *et al.*, 2011; Blake *et al.*, 2012; Cortés-Marcial y Briones-Salas, 2014; Moreira-Ramírez *et al.*, 2015; Ávila-Nájera *et al.*, 2016), al igual que el sereque (*Dasyprocta punctata*) (Smythe, 1978; Aliaga-Rossel *et al.*, 2008; Cáceres-Martínez *et al.*, 2016) y el tejón (*Nasua narica*) (Costa *et al.*, 2009; Monroy-Vilchis *et al.*, 2011). En comparación, los venados cola blanca (*Odocoileus virginianus*) aunque están más activos en horas crepusculares presentan un amplio rango de actividad, por lo que se le clasifica como catemerales (Gallina *et al.*, 2014).

## **2.2.- Estudios del efecto de la estacionalidad climática en los patrones de actividad diaria de mamíferos terrestres**

Existen estudios previos que han evaluado el impacto de variables tales como el cambio en la temperatura ambiental, asociado con la estacionalidad, sobre a las especies de mamíferos. Por ejemplo, en el Pantanal Brasileño, se evaluaron los efectos de la estacionalidad (secas y lluvias) sobre los patrones de actividad y uso de hábitat de *P. tajacu* y *T. pecari*, usando cámaras trampa y sensores para registrar la temperatura. En este estudio se encontró que los patrones de actividad de ambas especies se redujeron fuertemente cuando la temperatura del aire excedió los 35°C. Por otro lado, se encontró que durante la temporada de lluvias la actividad del pecarí de collar se concentró en la mañana, mientras que el pecarí de labio blanco estuvo activo durante toda la tarde y ambos presentaron una baja actividad nocturna. En la temporada de secas ambos pecarís aumentaron su actividad en la noche y las primeras horas de la mañana y la disminuyeron en las horas de mayor temperatura (Hofmann *et al.*, 2016). También se ha reportado actividad crepuscular del pecarí en estaciones secas (Hernández-Pérez *et al.*, 2015).

Por otra parte, los armadillos de nueve bandas (*Dasypus novemcinctus*), son homeotermos imperfectos y tienen capacidades termorreguladoras limitadas, bajas temperaturas corporales y bajas tasas de metabolismo (McDonough y Loughry, 1997). Como resultado de esta característica única entre los mamíferos, la temperatura del aire afecta fuertemente sus patrones de actividad (McDonough y Loughry, 2013). Sin embargo, se ha reportado que esta especie de armadillo, presenta actividad nocturna, con actividad bimodal en sitios con temperaturas altas, sin mostrar evidencia si el periodo de actividad se ve afectado por la temperatura

del aire. Esto puede deberse a que los hábitats boscosos funcionan como amortiguadores de temperatura, por lo que si los armadillos de nueve bandas restringen su actividad a esos hábitats puede ser poco afectado por las variaciones marcadas de temperaturas (Maccarini *et al.*, 2015; Hernández-Pérez *et al.*, 2015). Esta posibilidad adquiere cierto sustento porque, se ha documentado que esta especie se vuelve más nocturna cuando habita fragmentos reducidos de bosque (Norris *et al.*, 2010).

Uno de los mamíferos en lo que más se ha estudiado el impacto de la estacionalidad sobre sus patrones de actividad es el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*). Por ejemplo, Montalvo *et al.*, (2019) realizaron un estudio de las amenazas y efectos potenciales del cambio climático (i.e., extensos inviernos y sequías) en poblaciones silvestres de venado cola blanca, encontrando que los principales efectos eran los cambios en su distribución, el aumento en la incidencia de enfermedades y la modificación de sus patrones de movimiento. Otros autores como Lashley y Harper (2012) han encontrado que los venados cola blanca tienden a ser más activos durante la estación de secas (i.e., se mueven más) pero también presentan descansos más frecuentes (Du toit y Yetman, 2005; Jiménez *et al.*, 2010; Hernández-Pérez *et al.*, 2015). Los venados reducen su actividad durante el periodo del día con mayor estrés térmico (Webb *et al.*, 2013) logrando así adaptarse a los cambios ambientales (Bello *et al.*, 2003).

Por otra parte, se ha encontrado que *Dasyprocta punctata* se vuelve más nocturna para evitar el calor del día, aunque esto implica un mayor riesgo de depredación (Lambert *et al.*, 2009). Así mismo, se ha documentado que, en zonas afectadas por la actividad humana *D. punctata* sale de sus refugios al anochecer

por lo que presentan mayor actividad crepuscular (Smythe, 1978, Hernández-Pérez *et al.*, 2015).

Por otro lado, Mosquera-Guerra *et al.*, (2018) y Gómez *et al.*, (2005) documentaron los patrones de actividad de *Cuniculus paca* en secas y lluvias. Estos autores encontraron, que el patrón de actividad de esta especie fue nocturno, sin mostrar cambios significativos entre temporadas. Se ha documentado que en general los mamíferos nocturnos presentan picos de actividad constantes a lo largo de las estaciones. Sin embargo, el mapache (*Procyon lotor*) en un estudio en Hokkaido, Japón mostró un patrón de actividad catemeral en la primavera (abril-junio) y redujo fuertemente su actividad en el invierno (enero-marzo) (Ikeda *et al.*, 2016). Además, se ha visto que estos animales aumentan su actividad diurna en lugares con presencia turística donde son alimentados directa o indirectamente (Arroyo-Arce *et al.*, 2012). El comprender cómo los cambios ambientales influyen sobre la actividad de los mamíferos sigue siendo un campo de estudio muy activo por su relevancia para profundizar sobre aspectos de la ecología básica y de conservación de las especies.

### **3.-OBJETIVOS**

#### **3.1.-OBJETIVO GENERAL**

Analizar y comparar los patrones de actividad diaria de los mamíferos terrestres entre temporadas de secas y lluvias, en una región de selva húmeda fuertemente antropizada.

#### **3.2.-OBJETIVOS ESPECIFICOS**

- Generar una base de registros de especies de mamíferos medianos y grandes (>500 g) presentes en temporada de secas y de lluvias que permita hacer el análisis comparativo de sus patrones de actividad.
- Caracterizar los patrones de actividad a lo largo del día de las especies más frecuentemente registradas en la región de Marqués de Comillas.
- Analizar el grado de variación en los patrones de actividad diaria de las especies entre lluvias y secas.
- Evaluar cómo cambia la distribución de los registros de las especies focales de mamíferos en unidades con distinto porcentaje de cobertura de selva y entre temporadas.

#### **4.-HIPÓTESIS**

- Un factor que varía de manera importante entre temporadas en regiones de bosque tropical impactados por la actividad antropogénica (donde existe una heterogeneidad en grado de cobertura arbórea) es la temperatura ambiental. Dado que se ha encontrado que la actividad de la fauna de los mamíferos silvestres puede ser afectada negativamente por las altas temperaturas se esperaría que sus picos de actividad diaria cambiaran entre la temporada de secas y de lluvias para evitar los picos de insolación.

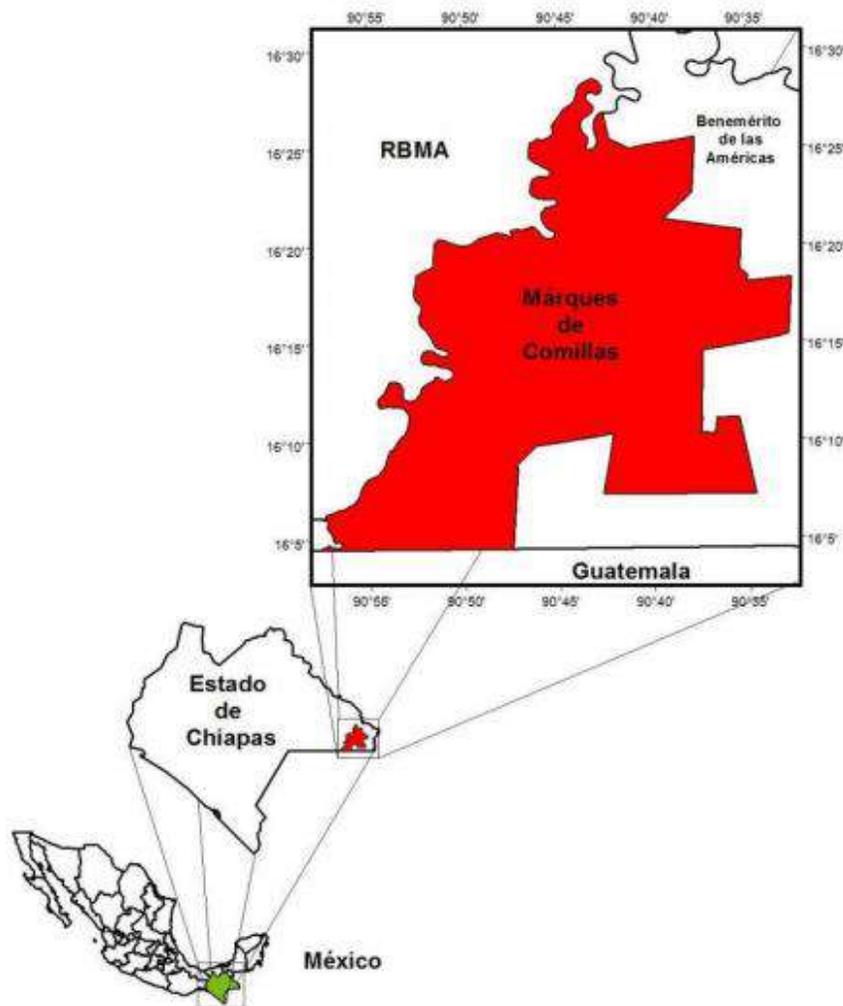
## **5.-JUSTIFICACIÓN**

Es necesario generar información acerca de los patrones de actividad de los mamíferos en relación con su variación estacional con el propósito de aumentar nuestra comprensión de su ecología básica y para contar con mayores bases a predecir la respuesta de la fauna a fenómenos que los van a exponer a temperaturas ambientales mayores como la pérdida del bosque y el cambio climático.

## 6.- ÁREA DE ESTUDIO

### 6.1.-Descripción del área de estudio

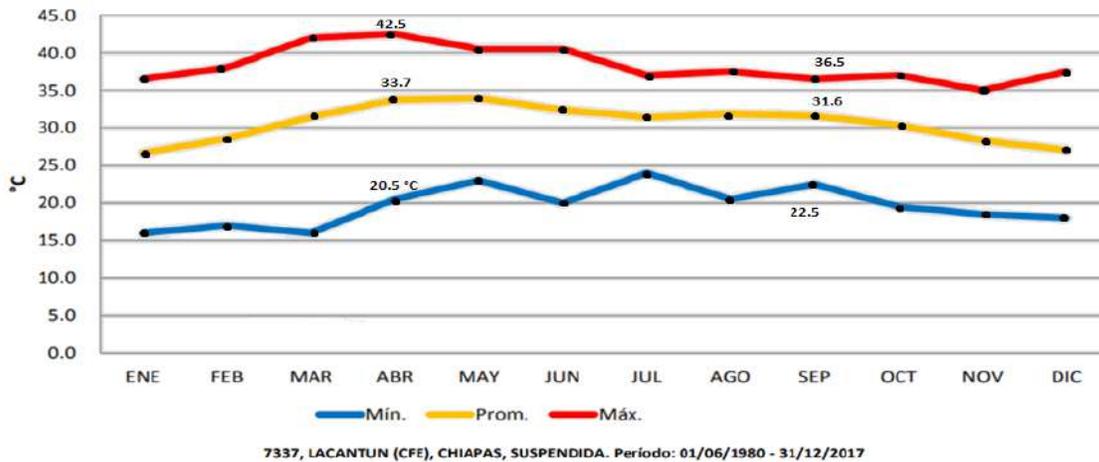
El municipio de Marqués de Comillas, se ubica al sureste de la región de Selva Lacandona, en el oriente de Chiapas (Naranjo *et al.*,2014; fig, 1). Ocupa una superficie de 2,032 km<sup>2</sup> que representa aproximadamente el 15% de la extensión territorial de la Selva Lacandona (Castillo-Santiago 2009).



**Figura 1.** Ubicación de la zona de estudio en el municipio de Marqués de Comillas en el estado de Chiapas, México.

En municipio de Marqués de Comillas, mantenía uno de los ecosistemas de mayor diversidad de fauna y vegetación de la Selva Lacandona. Sin embargo, es también uno de los más amenazados por el cambio en el uso del suelo. El paisaje actual en Marqués de Comillas está formado por fragmentos de selva de diferentes extensiones dentro de un mosaico de parcelas bajo diferentes usos agropecuarios, así como bosques secundarios, producto de incendios forestales o abandono de tierras agrícolas (Castillo-Santiago 2009, Naranjo *et al.*, 2012). El clima en este municipio es cálido-húmedo, con lluvias en verano y una marcada estación seca que abarca de diciembre a abril; durante los dos meses más secos (marzo y abril) la precipitación no rebasa los 40 mm mensuales. A pesar de ser una región relativamente plana, existe un ligero gradiente climático, las temperaturas más bajas (24.3°C promedio anual) se presenta en el sur y las más altas en el norte (26.4°C) (García-Amaro 2004, Castillo-Santiago 2009). El régimen pluvial presenta, en términos generales, dos momentos de incremento uno en verano de junio a septiembre, cuando se registran los valores más altos, y otro que abarca de febrero a abril, con precipitaciones menos fuertes. En el mes de septiembre se tiene la mayor precipitación con 390.3 mm; mientras que en el mes de abril solo se registra una precipitación de 40 mm (CONAGUA, 2017). En cuanto a la distribución mensual de la temperatura, los meses más cálidos son marzo y abril, con una temperatura

máxima de 42.5°C, en tanto que los meses de agosto a noviembre registran la menor temperatura máx. de 35 a 37°C (fig.2)



ESTACIONES CLIMATOLÓGICAS

**Figura 2:** Temperaturas mensuales para el municipio Marqués de Comillas, Chiapas. Climograma [1981 -2017]: Estación Lacantún (CFE), Chiapas (16.5808-90.7022) Clave 7333.

La principal red hidrológica presente es la de Grijalva-Usumacinta, seguida por la cuenca del río Lacantún y río Chixoy, donde se encuentran corrientes de agua secundarias como lo son el río Lacantún, Salado, Las delicias, Manzanares y Lagarto (INEGI,2012).

La región de Marqués de Comillas geológicamente está conformada por estratos sedimentarios del Cenozoico, con predominio de lutitas y areniscas, el suelo predominante es el luvisol (41.0%), seguido por el gleysol (20.4%), umbrisol (14.3%), phaeozem (1.3%) y cambisol (1.2%) (INEGI, 2012). La vegetación del área corresponde a selva alta perennifolia en diversos estadios sucesionales, además de

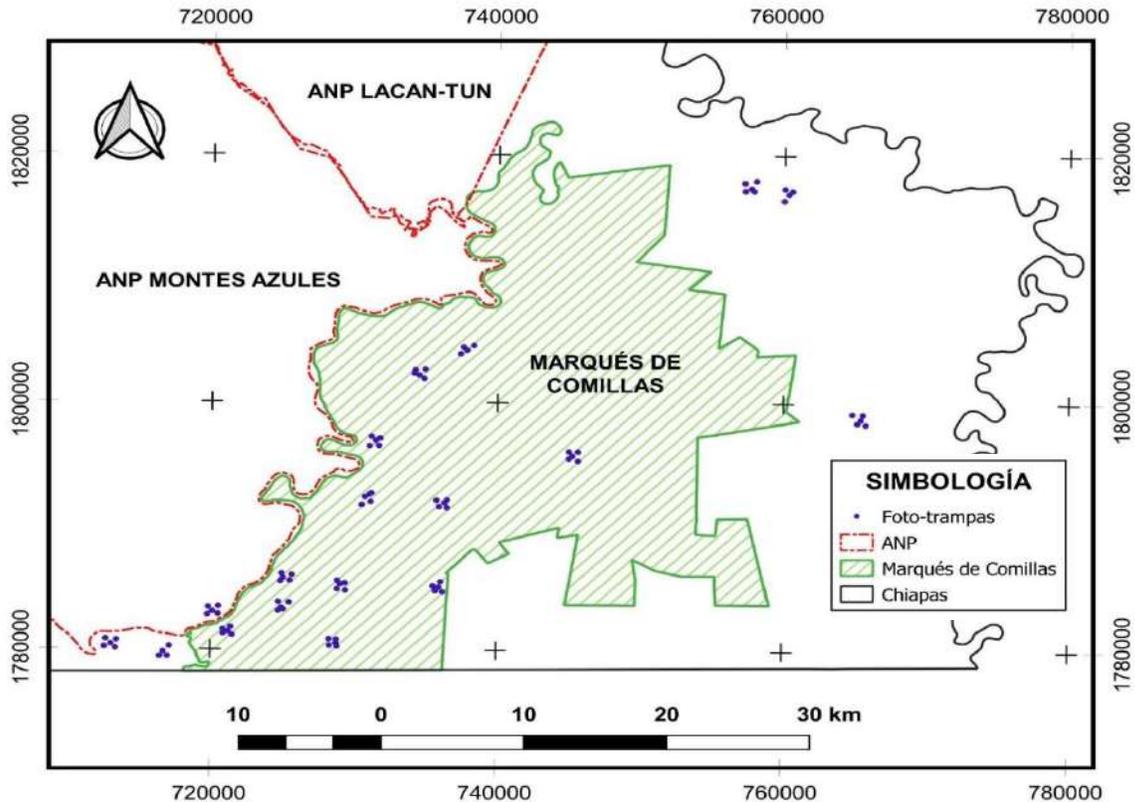
pastizales inducidos, cultivos de temporal (maíz, frijol y chile) y plantaciones de cacao. Algunas especies de árboles comunes en la selva de la región son la palma de corozo (*Attalea butyracea*), palma jaguacté (*Bactris balanoidea*), ramón (*Brosimum alicastrum*), ceiba (*Ceiba pentandra*), guapaque (*Dialium guianense*), amate (*Ficus insípida*), sonzapote (*Licania platypus*), mamey (*Pouteria sapota*), jobo (*Spondias mombin*), caoba (*Swietenia macrophylla*), amargoso (*Vatairea lundellii*) y el canshán (*Terminalia amazonia*) (Castillo y Narave, 1992). Entre las especies de fauna silvestre que se encuentra en Marqués de Comillas hay al menos 427 especies de vertebrados terrestres, lo que representa el 52% de la riqueza registrada para Chiapas y el 12.5% de los vertebrados terrestres de la República Mexicana. Se han registrado 15 especies de roedores incluyendo a los de talla grande como: tepezcuintle (*Cuniculus paca*), el puerco espín (*Sphiggurus mexicanus*), el agutí (*Dasyprocta punctata*) y ardillas (*Sciurus vulgaris*). De las 6 especies de felinos reportadas en México, se encuentran en la región el jaguar (*Panthera onca*), ocelote (*Leopardus pardalis*), el puma (*Puma concolor*), el tigrillo (*Leopardus tigrinus*) y el yaguarundi (*Puma yagouaroundi*). También está registrado el tapir (*Tapirus bairdii*), pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*), el tejón de nariz blanca (*Nasua nasua*), el pecarí de collar (*P. pecari*), el venado cola blanca (*O. virginianus*), el tlacuache cuatro ojos (*P. oposum*), tlacuache cuatro ojos café (*Metachirus nudicaudatus*), el tlacuache común (*D. virginiana*), el armadillo (*Dasybus novemcinctus*), la martucha (*Potos flavus*), el viejo de monte (*Eira barbara*), comadreja (*Mustela nivalis*), mono araña (*Ateles geoffroyi*) (March et al., 1996).

## 7.-MATERIALES Y MÉTODOS

### 7.1.-Diseño de foto-trampeo para el muestreo de la fauna

Se realizaron dos sesiones de foto-trampeo en el año 2019, la primera en abril-mayo de 2019 (temporada de secas) y la segunda en septiembre-octubre (temporada de lluvias), cada una constó de 25 días de muestreo. El trabajo se realizó en 18 “unidades del paisaje” de 1 km<sup>2</sup>, en las que se colocaron 5 cámaras trampa para tener un total de 90 cámaras trampa (18 x 5). Estas foto-trampas de marca *Bushnell*® y *Cuddeback*, se fijaron a árboles, a una altura de 40 a 50 cm aproximadamente y algunas fueron colocadas en sus ramas para que fueran menos visibles para la gente. Se utilizó un diseño de muestreo en “X” en el que se ubicó una cámara en el centro de cada unidad del paisaje y otras 4 repartidas en sus vértices a aproximadamente 0.5 km de las esquinas (fig. 3). Cuando fue posible las cámaras se ubicaron en sitios que maximizaron la probabilidad de detección de fauna, como: cuerpos de agua, senderos y rastros de huellas. La vegetación enfrente de las cámaras fue parcialmente removida para evitar interferencias con el sensor y para extender su campo de visión. Los tipos de vegetación más frecuentemente presentes en las 18 unidades del paisaje fueron selva mediana con zonas inundables, acahuals (vegetación secundaria que generalmente se presentaban como zona de transición entre remanentes de selva y los potreros), vegetación riparia, plantaciones de palmas y en menor cantidad selva alta perennifolia, por lo tanto, algunas cámaras-trampa quedaron expuestas y otras más cubiertas por la vegetación. En ambos muestreos las cámaras trampa se programaron para tomar una serie de 3 fotos cada vez que fueran activadas, para

posteriormente entrar en un periodo de reposo de un minuto, la posición de cada cámara fue georreferenciada con un GPS Garmin 400. El esfuerzo total de muestreo fue la suma de los días- trampa que cada cámara permaneció activa.



**Figura 3.** Ubicación de las estaciones de foto-trampero en Marqués de Comillas, durante la temporada de secas y de lluvia.

## 7.2. Organización de la base de registros de foto-trampeo

Los datos fueron procesados en el programa de Digikam (versión 6.3.0 disponible en: <http://www.digikam.org/>) y el paquete de *CamtrapR* (Niedballa *et al.*, 2016) del programa R (versión 3.6.3 disponible en: <https://www.r-project.org/>) para obtener la información sobre fecha, hora y sitio de cada registro y para etiquetar las imágenes con el nombre científico de la especie correspondiente. Las especies registradas

fueron identificadas con base al manual para rastreo de mamíferos silvestres de México (Aranda, 2012). Los registros obtenidos se agruparon en intervalos de 10 minutos para evitar tener secuencia de fotos del mismo individuo como registros separados, y se tomaron como especie común aquellas que presentaran más de 9 registros independientes por temporada.

### **7.3. Descripción de los patrones de actividad diaria**

Para analizar los patrones de actividad diaria, se dividió el día en tres periodos: diurno (07:00 a 17:00 horas), nocturno (19:00 a las 05:00 horas) y crepuscular (matutino entre las 05:00 y 07:00 horas y vespertino entre las 17:00 y 19:00 horas) con una duración de 10 h, 10 h y 4 h respectivamente. Esta división se realizó con base en las horas de amanecer y anochecer que se obtuvieron para la región y temporada respectiva utilizando el programa SUN TIMES versión 7.0 (Kay y Du Croz 2007). De acuerdo con el periodo en el que se concentraron más registros de la actividad de las distintas especies se definieron si eran diurnos, nocturnos o crepusculares.

### **7.4. Análisis de traslape de los patrones de actividad entre temporadas**

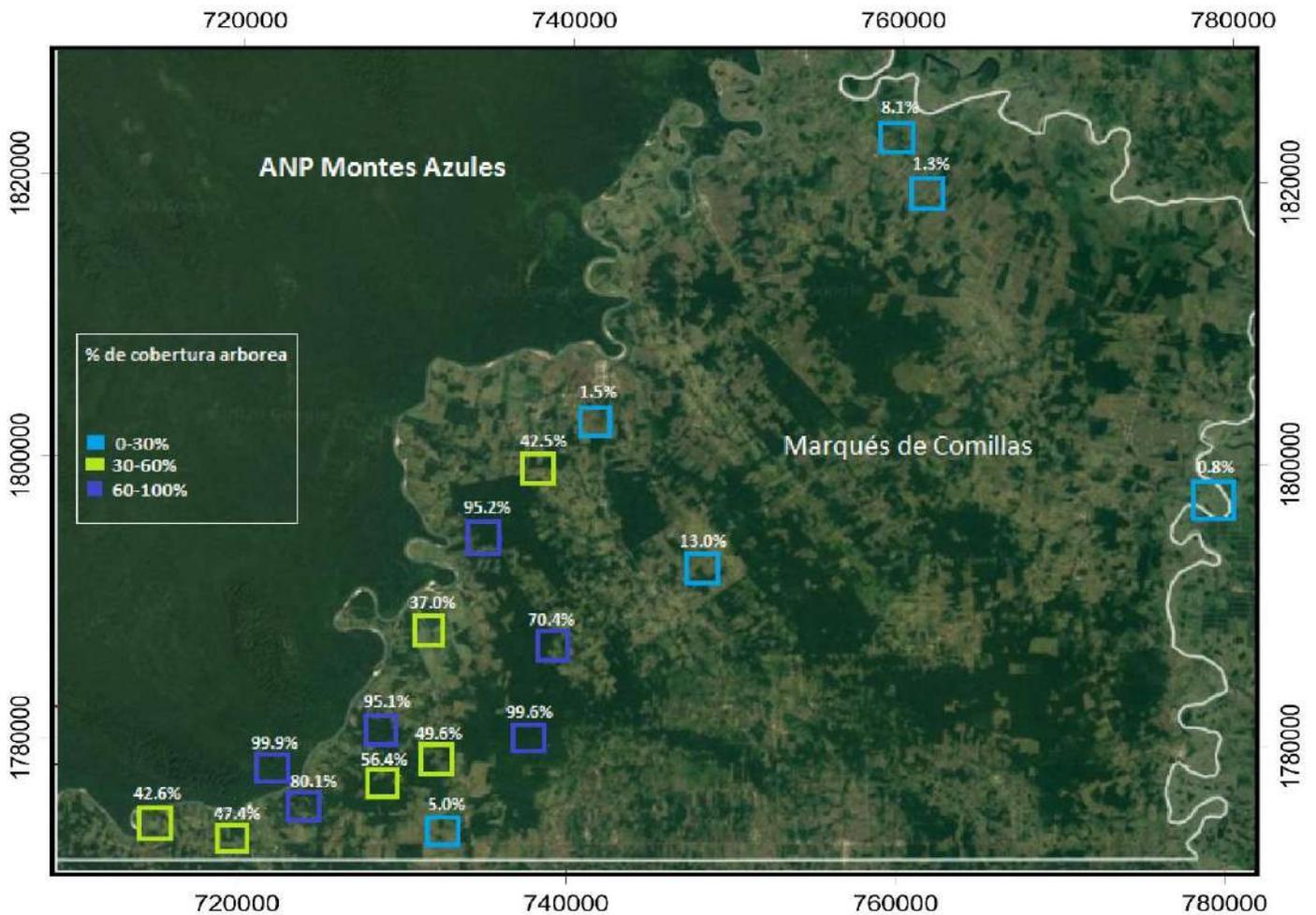
Para evaluar el grado del traslape de los patrones de actividad entre temporadas se utilizó el paquete “*Overlap*” de R (Meredith y Ridout, 2014). Se construyeron gráficos de densidad probabilística, basados en la información del tiempo de registro de cada imagen con los mamíferos más comunes. Estas gráficas de densidad constituyeron la base para describir los patrones de actividad diaria de las especies y para que se realizaran mediciones pareadas de su traslape, es decir comparando entre secas y

lluvias. Antes de realizar las gráficas de densidad probabilística, se convirtió la marca de tiempo de las fotos de horas y minutos a radianes. Se calcularon estimadores no paramétricos de los coeficientes de traslape en función del tamaño de la menor de las dos muestras; se usó  $\Delta 1$  cuando la muestra más pequeña tenía menos de 50 registros fotográficos y  $\Delta 4$  cuando era mayor a 75 (Meredith y Ridout, 2014). Este coeficiente toma valores de 0 a 1, donde 1 indica traslape total. Para estimar sus intervalos de confianza al 95%, se generaron 1000 muestras suavizadas para cada comparación y se seleccionó la opción “basic0” en la salida bootCL (Meredith y Ridout, 2014).

#### **7.5. Frecuencia de registro de las especies en sitios con distinto grado de cobertura arbórea durante secas y lluvias.**

Se usaron los datos del proyecto: “Efectos de la deforestación de selvas sobre la biodiversidad en paisajes agroforestales tropicales”, para contar con estimaciones del porcentaje de cobertura arbórea para cada unidad del paisaje de estudio (fig.4). Con base en estos porcentajes las 18 unidades del paisaje se agruparon en tres categorías: cobertura arbórea baja (0-30%), cobertura media (30-60%) y cobertura alta (60-100%). Se realizó un conteo del número de registros de fauna en cada categoría de paisaje y temporada y se realizaron pruebas exactas de Fisher para evaluar si la frecuencia de estos registros en las distintas categorías de cobertura arbórea cambiaba entre temporadas. Un cambio en la frecuencia con las que las especies de mamíferos usan sitios con distintos niveles de cobertura arbórea puede ayudar a explicar el que se encuentren o no diferencias en los patrones de actividad

a lo largo del día entre temporadas. Por ejemplo, una especie de mamífero puede mantener sus patrones de actividad a lo largo del día entre temporadas, pero puede a su vez aumentar su uso de sitios con mayor cobertura arbórea en la temporada de secas para evitar el impacto de las altas temperaturas.



**Figura 4.** Mapa de porcentaje de cobertura arbórea de las 18 unidades del paisaje de estudio, de Marqués de Comillas, Chiapas, obtenido del proyecto BIOPAS, 2018.

## 8.- RESULTADOS

### 8.1. Organización de base de datos del foto-trampeo

El esfuerzo de muestreo fue de 1,555 días cámara-trampa en la temporada de secas y 2,526 días cámara-trampa en la temporada de lluvias, se registró un total de 27 especies de mamíferos distribuidas en 14 familias y ocho órdenes. El orden mejor representado fue el Carnívora con cinco familias y 13 especies (Tabla 1).

De las 27 especies registradas, solo 7 presentaron más de 9 eventos por temporada, estas especies fueron: *Philander opossum*, *Dasypus novemcinctus*, *Cuniculus paca*, *Dasyprocta punctata*, *Odocoileus virginianus*, *Pecari tajacu* y *Procyon lotor*.

### 8.2. Descripción de los patrones de actividad diaria

El roedor *D. punctata* fue predominantemente diurno, con el 40% de eventos observados entre 6:00 – 18:00 (figura 6c). Tuvo picos de actividad a las 08:00 h y 18:00 h en secas y a las 12:00 h en lluvias (figura 8a). La especie *Pecari tajacu*, tuvo un 36% de eventos observados en el día (figura 6f). Sus picos de actividad se dieron a las 06:00 h, 10:00 h y 17:00 h en la temporada de secas y en la temporada de lluvias solo tuvo uno a las 10:00 h (figura 8b). Por otra parte, las especies, *P. opossum*, *C. paca* y *D. novemcinctus*, tuvieron actividad mayormente nocturna con intervalos de actividad entre 21:00 y 4:00 h, periodo en el que se concentró más del 45% de sus eventos (figuras 6a y 6b). La actividad de *P. opossum* presentó dos picos, el primero a las 04:00 h y el segundo a las 19:00 h en temporada de secas, mientras que en la temporada de lluvias sus picos fueron a las 04:00 h y 21:00 h

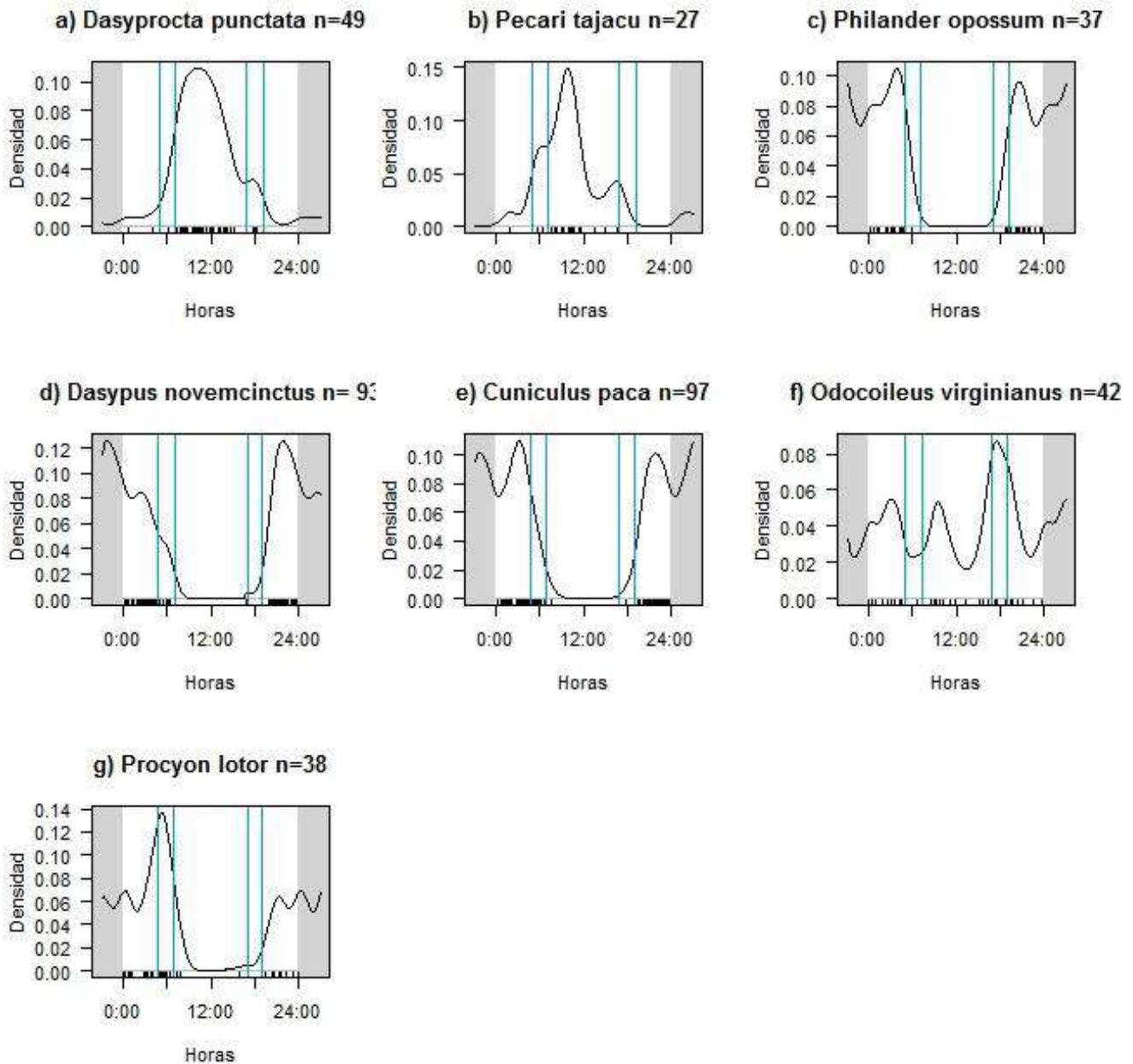
(figura 8c). En cambio, *C. paca* tuvo mayor actividad entre las 18:00 h y 06:00 h en las dos temporadas, con picos de actividad a las 03:00 y 21:00 h para secas y a las 04:00 y 23:00 para lluvias (figura 8e). Por su parte, *D. novemcinctus* presentó el 48% de eventos en la noche concentrando su actividad alrededor de las 21:00h (figura 6d), durante la temporada de secas presentó dos picos de actividad alrededor de las 22:00 y a las 06:00 mientras que, la temporada de lluvias sus picos fueron a las 03:00 y a las 22:00 (figura 8d). El mapache (*P. lotor*) fue predominantemente nocturno- crepuscular con el 29% de sus registros de eventos observados en la noche y 21% en el crepúsculo (figura 6g), se comportó de manera similar en ambas temporadas, mostrando un pico de actividad a las 05:00 en temporada de secas y en lluvias a las 06:00 h (figura 8g).

*Odocoileus virginianus* tuvo actividad durante las 24 horas, por lo que se le catalogó como catemeral-crepuscular (figura 6e), presentó tres picos de actividad, el primero a las 04:00, el segundo a las 10:00 h y el último a las 17:00 h en la temporada de secas, y en la temporada de lluvias su pico de actividad se dio a las 20:00 (figura 8f).

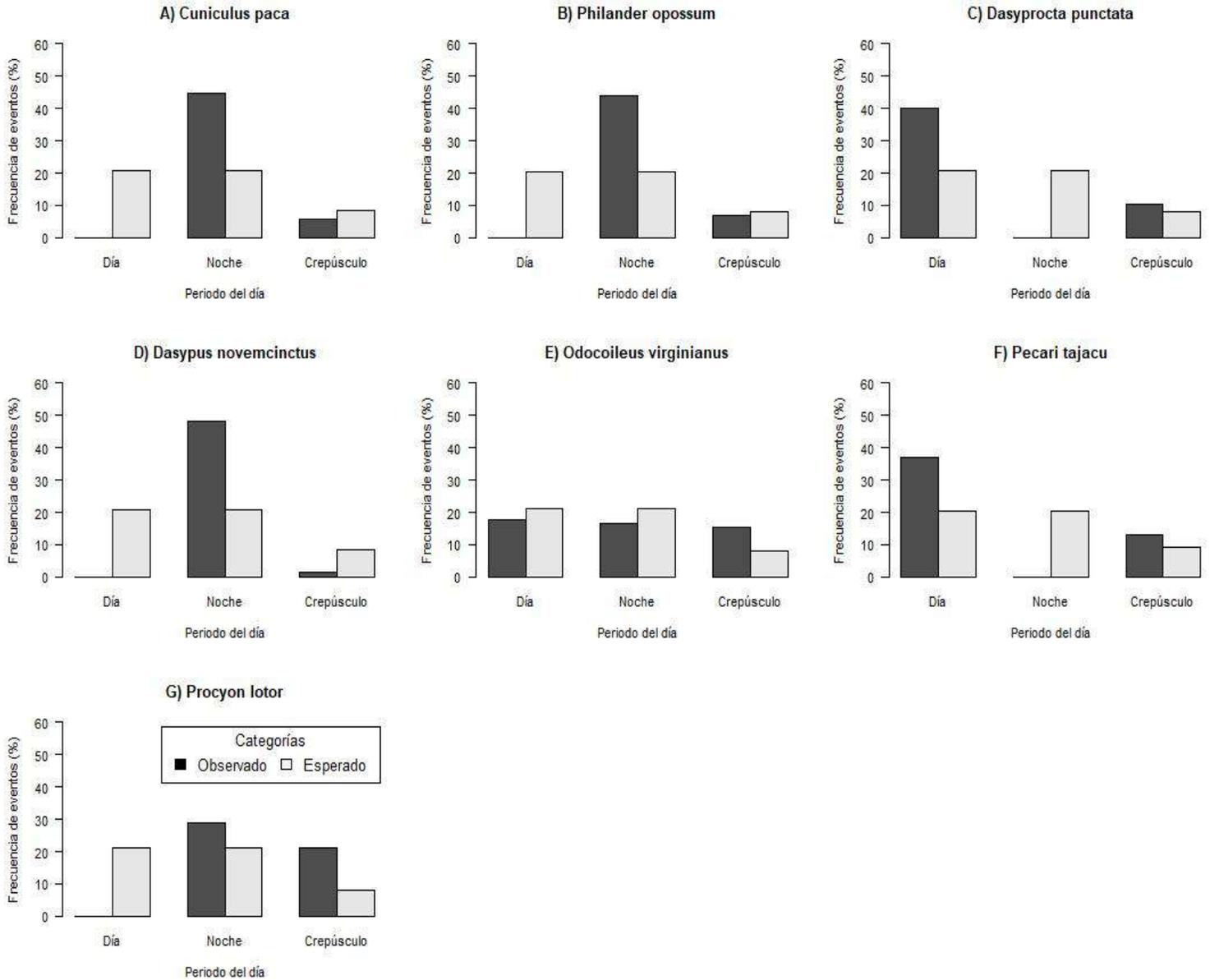
**Tabla 1.** Especies registradas mediante fototrampeo en la región Marqués de Comillas, Chiapas

<b>Orden</b>	<b>Familia</b>	<b>Especie</b>	<b>Nombre común</b>	<b>N° de Registros</b>					
				<b>secas</b>	<b>lluvia</b>				
<i>Didelphimorphia</i>	Didelphidae	<i>Didelphis sp.</i>	Tlacuache común	52	7				
		<i>Marmosa mexicana</i>	Tlacuache ratón mexicano	1	-				
		<i>Philander opossum</i>	Tlacuache cuatrojos	13	24				
		<i>Cingulata</i>	Dasypodidae	<i>Dasyus novemcinctus</i>	Armadillo nueve bandas	20	73		
				<i>Cabassous centralis</i>	Armadillo centroamericano	1	-		
<i>Lagomorpha</i>	Leporidae			<i>Sylvilagus floridanus</i>	Conejo serrano	2	-		
				<i>Carnívora</i>	Canidae	<i>Canis latrans</i>	Coyote	4	4
						<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	Zorra gris	4	-
Felidae	<i>Leopardus pardalis</i>	Ocelote	6			8			
	<i>Puma yagouaroundi</i>	Jaguarundi	4			1			
	<i>Panthera onca</i>	Jaguar	-			1			
	<i>Puma concolor</i>	Puma	-	1					
Mustelidae	<i>Galictis vittata</i>	Grisón	5	-					
	<i>Eira barbara</i>	Viejo de monte	1	2					
	<i>Lontra longicaudis</i>	Nutria de río	-	1					
	Procyonidae	<i>Procyon lotor</i>	Mapache	9	29				

		<i>Nasua narica</i>	Coatí de nariz blanca	14	2
	Mephitidae	<i>Conepatus semistriatus</i>	Zorrillo de espalda blanca	6	2
		<i>Mephitis macroura</i>		-	1
<i>Rodentia</i>	Cuniculidae	<i>Cuniculus paca</i>	Tepezcuintle	29	68
	Dasyproctidae	<i>Dasyprocta punctata</i>	Sereque	12	37
<i>Artiodactyla</i>	Cervidae	<i>Odocoileus virginianus</i>	Venado cola blanca	27	15
		<i>Mazama temama</i>	Temazate rojo	2	6
	Tayassuidae	<i>Pecari tajacu Tayassu pecari</i>	Pecari de collar Pecari de labios blancos	16 1	11 -
<i>Perissodactyla</i>	Tapiridae	<i>Tapirus bairdii</i>	Tapir centroamericano	2	1
<i>Pilosa</i>	Myrmecophagidae	<i>Tamandua mexicana</i>	Oso hormiguero	4	2



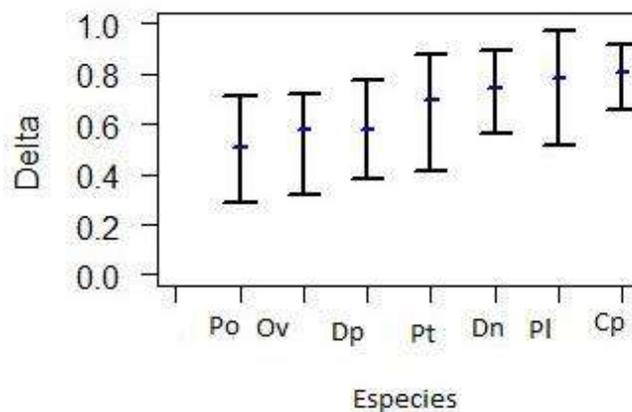
**Figura 5.** Patrones generales de actividad a lo largo del día de mamíferos combinando los registros de las temporadas de secas y de lluvias, en Marqués de Comillas, Chiapas. Las líneas continuas azul representan el crepúsculo matutino (05:00 A 07:00 h) y el crepúsculo vespertino (17:00 a 19:00 h).



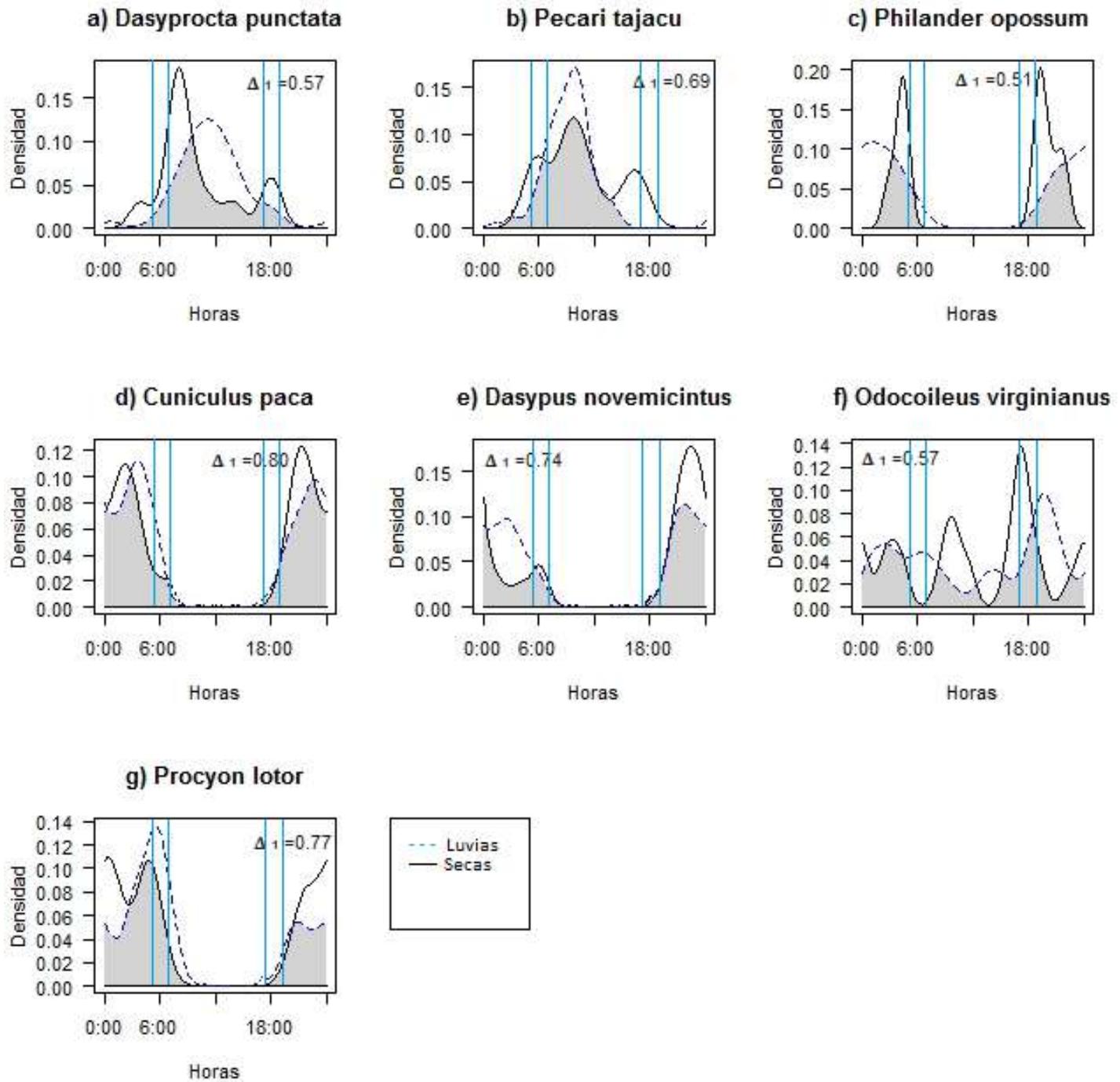
**Figura 6.** Porcentaje de registros en los periodos del día, noche y crepúsculo de los patrones generales de actividad a lo largo del día de mamíferos en temporada de secas y de lluvias, en Marqués de Comillas, Chiapas.

### 8.3.-Traslape de la actividad diaria entre temporada de secas y lluvias

El traslape en los patrones de actividad a lo largo del día, entre las temporadas se secas y de lluvias, fue mayor para *Cuniculus paca* ( $\Delta_1 = 0.80$ , figuras 7 y 8e). Seguido por *Procyon lotor* ( $\Delta_1 = 0.77$ , figuras 7 y 8g) y *Dasybus novemcinctus* ( $\Delta_1 = 0.74$ , figuras 7 y 8d). En contraste, el traslape menor ocurrió en *Philander opossum* ( $\Delta_1 = 0.51$ , figuras 7 y 8c). Para las especies restantes, se obtuvieron niveles intermedios del traslape en sus patrones de actividad diaria entre temporadas como *P. tajacu* ( $\Delta_1 = 0.69$ , figuras 7 y 8b) y *O. virginianus* y *D. punctata* fue igual el valor de delta ( $\Delta_1 = 0.57$ , figuras 7, 8a y 8f).



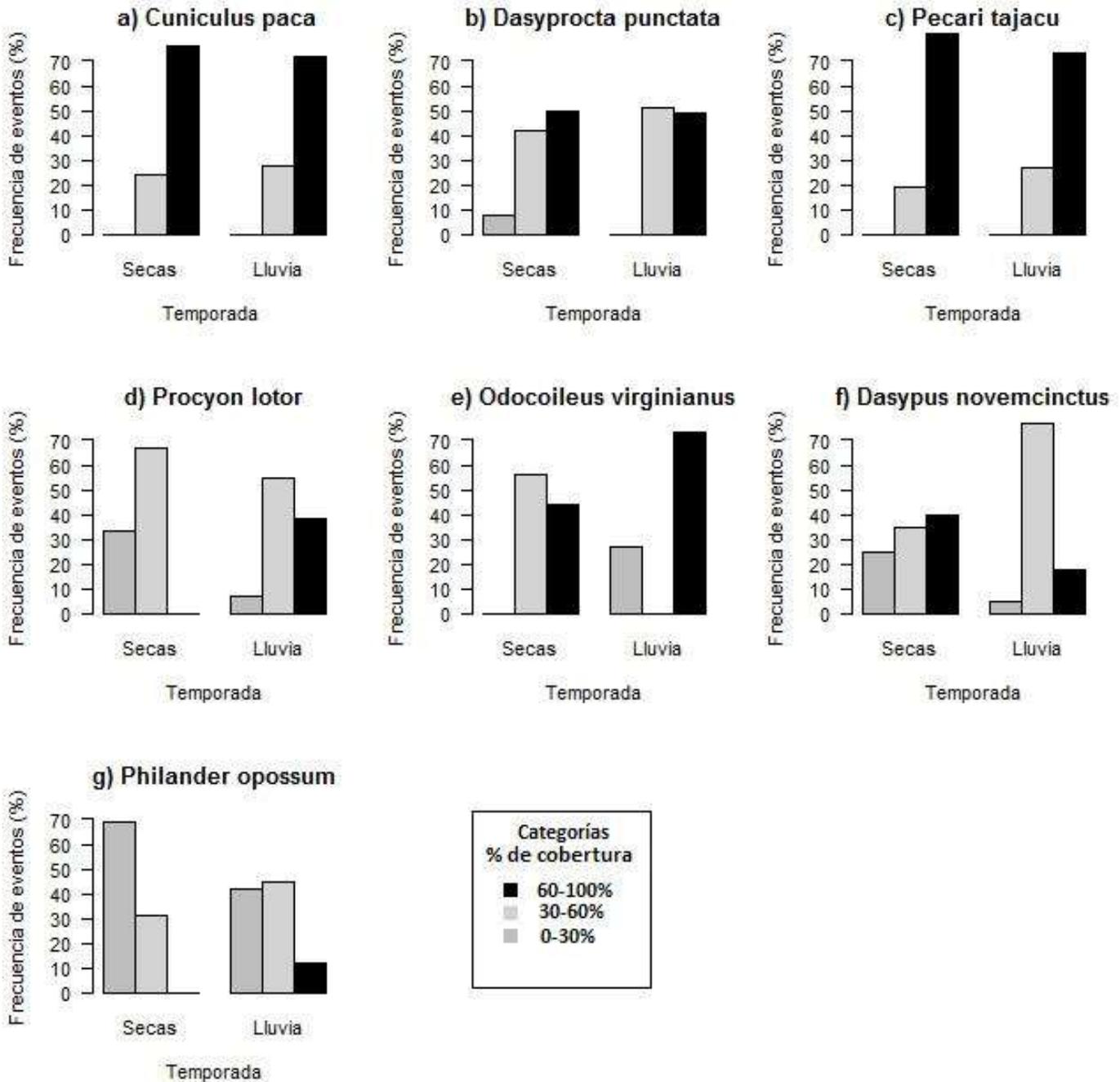
**Figura 7.** Coeficiente de traslape del patrón de actividad a lo largo del día entre temporadas, con sus intervalos de confianza del 95% para cada especie. Po: *Philander opossum*, Ov: *Odocoileus virginianus*, Dp: *Dasyprocta punctata*, Pt: *Pecari tajacu*, Dn: *Dasybus novemcinctus*, Pl: *Procyon lotor* y Cp: *Cuniculus paca*.



**Figura 8.** Comparación de los patrones de actividad a lo largo del día de mamíferos en temporada de secas y de lluvias en Marqués de Comillas, Chiapas.

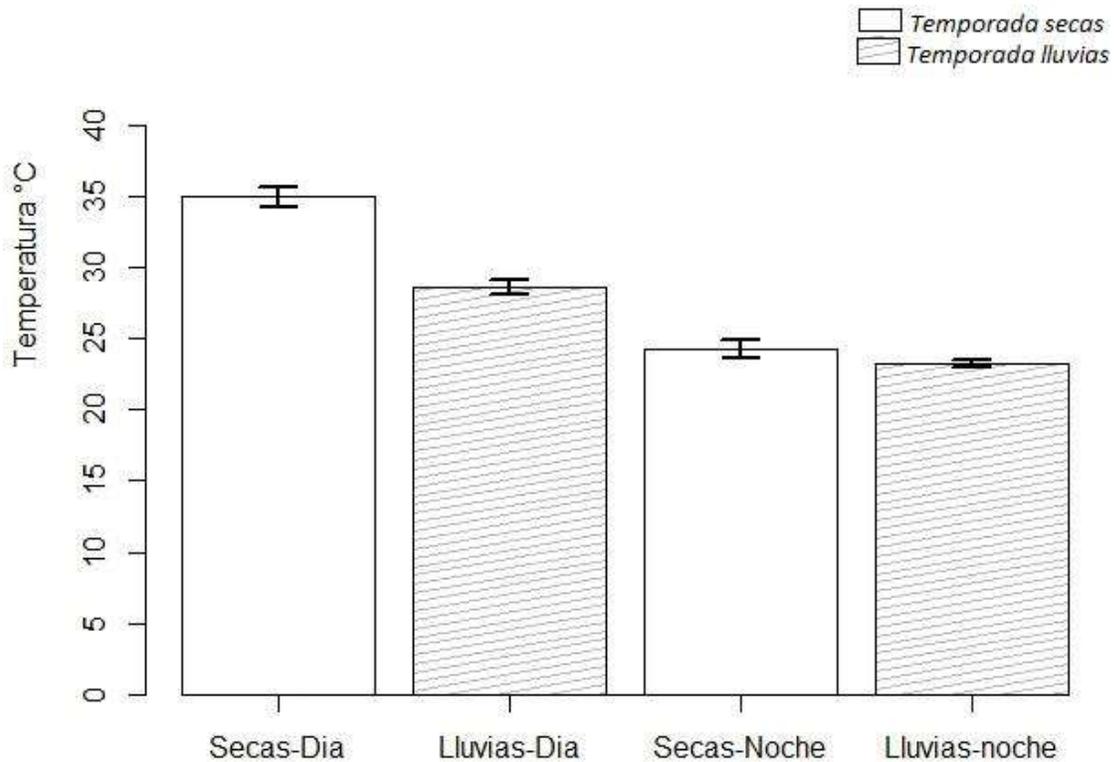
#### **8.4. Frecuencia de registro de las especies en sitios con distinto grado de cobertura arbórea durante secas y lluvias.**

En *C. paca* se observó en las dos temporadas tendencia a tener una mayor actividad en zonas con coberturas altas y un nulo uso de zonas con coberturas bajas. La misma situación se observó en el caso de *P. tajacu* (figuras 9a y 9c). En el caso de *D. punctata*, durante la temporada de secas los registros se repartieron de manera más equitativa entre las tres categorías de cobertura y fueron nulos en los sitios con la cobertura baja en la temporada de lluvias, concentrando su mayoría de registros en zonas con cobertura alta para ambas temporadas (figura 9b). En cambio, para *P. lotor* en secas no se presentaron registros en coberturas altas y en lluvia se registró actividad en las tres categorías de cobertura (figura 9d). El armadillo (*D. novemcinctus*), tuvo actividad en sitios de las tres categorías de cobertura en ambas temporadas, incrementándose marcadamente su preferencia por las zonas con coberturas medias durante lluvias (figura 9f). La especie *P. opossum* tuvo mayor presencia en las zonas de cobertura baja y media en ambas temporadas siendo la frecuencia mayor en coberturas medias durante lluvias (figura 9g). Finalmente *O. virginianus*, no presentó registros en zonas con cobertura baja en temporada de secas, concentrando su actividad en las zonas con coberturas medias y altas, en la temporada de lluvias su actividad se concentró en zonas con cobertura alta (fig. 9e). Las especies en donde se encontró que la frecuencia de uso de las distintas categorías de cobertura varió con la temporada fueron: *D. punctata* ( $p= 0.0077$ ), *P. opossum* ( $p<0.001$ ), *P. lotor* ( $p< 0.001$ ), *O. virginianus* ( $p< 0.001$ ) y *D. novemcinctus* ( $p< 0.001$ ).



**Figura 9.-** Porcentaje de registros de cada especie por cobertura arbórea en las dos temporadas.

La temperatura promedio obtenida de las cámaras trampa para cada temporada fue más alta en secas donde se obtuvo una temperatura de 35°C durante el día y de 24°C para la noche, en cambio la temperatura media en lluvias para el día fue de 29°C y 23°C en la noche (Figura 10).



**Figura 10.-** Promedio de temperatura durante el día/noche entre ambas temporadas en Marqués de Comillas, Chiapas.

## 9.-DISCUSIÓN

En esta investigación se registraron, mediante el uso de cámaras trampa, un total de 27 especies de mamíferos de 28 especies medianos y grandes que han sido registradas en el Municipio de Marqués de Comillas, Chiapas. De estas, siete fueron aptas para el estudio de sus patrones de actividad por la cantidad de registros que se obtuvieron. Cabe resaltar que hay estudios que documentan la fauna presente en este municipio (Muench y Martínez-Ramos 2016; Gil-Fernández *et al.*, 2017), pero no sus patrones de actividad. Los resultados de este estudio muestran que hay cambio en los picos de actividad de la fauna de mamíferos entre estaciones de secas y de lluvias, y entre las especies que muestran de manera más evidente estos cambios destacan algunas de hábito diurno, que se esperaría que fueran las más afectadas por ser las más expuestas a las altas temperaturas durante el día.

El patrón de actividad de *P. tajacu* corresponde con lo reportado por Monroy-Vilchis *et al.*, (2011), quienes mencionan que esta especie está activa principalmente durante el día; sin embargo, en este estudio también presentó actividad crepuscular durante la temporada de secas, lo que coincide con Ceballos y Miranda (2000), donde reportan que esta especie presenta actividad crepuscular y nocturna esporádicamente, como una posible respuesta para evitar las horas de mayor insolación (Emmons y Feer 1990). Sin embargo, durante la temporada de lluvias el pecarí tuvo un patrón de actividad unimodal, dado que concentró su actividad durante el día y disminuyó su actividad crepuscular, esto podría reflejar el hecho de que en esta temporada las temperaturas durante el día son más frescas por lo que resultan menos limitantes para que esta especie esté activa.

Asimismo, el pecarí de collar es considerado una especie generalista, no obstante, actúa diferente frente a las presiones antrópicas (Briceño-Méndez *et al.*, 2016). En este estudio *P. tajacu* evitó usar sitios con cobertura arbórea baja en ambas temporadas, por lo que sus registros se concentraron en zonas con media/alta cobertura arbórea. Este tipo de selección de sitios conservados puede estar asociado con el hecho de que éstos pueden tener mayor disponibilidad de recursos, como frutos y que pueden ofrecer mayor refugio para la especie, pero además podrían amortiguar los impactos de las altas temperaturas (Beca *et al.*, 2017; Hernández-Pérez *et al.*, 2019). En relación con lo último, se ha documentado que la sombra creada por la densa cobertura mantiene el hábitat a temperaturas más bajas que en áreas abiertas (Hoffman *et al.*, 2016). Por lo tanto, en entornos con coberturas arbóreas altas es posible que los pecaríes mantengan su actividad durante el día, sin ser tan afectados por los cambios de temperatura durante las temporadas (Gómez *et al.*, 2005). Sin embargo, los cambios que presentó el pecarí de collar en sus picos de actividad entre temporadas, pueden deberse a que sea una especie muy sensible a los cambios ambientales que aun seleccionando sitios conservados se vean afectados principalmente por la temperatura.

*Dasyprocta punctata* por lo general se ha considerado una especie completamente diurna (Smythe 1978). No obstante, en esta investigación se encontró que el serete presentó una importante actividad crepuscular en el periodo de secas en comparación con la temporada de lluvias en donde su actividad fue prácticamente unimodal. Esto coincide con lo encontrado por Aliaga-Rossel (2004) quien menciona que *D. punctata* extiende su actividad a horas crepusculares o

nocturnas en periodos de escases de alimento y cuando se presentan temperaturas diurnas altas (Lambert *et al.*, 2009; Suselbeek *et al.*, 2014). En lo que respecta a la preferencia de cobertura arbórea, *D. punctata* tuvo una tendencia a concentrar sus registros en sitios con media/mayor cobertura arbórea, y evito sitios con coberturas bajas en lluvias. Esta preferencia por estos sitios puede constituir un factor importante, ya que este tipo de zonas le podría estar brindado los recursos requeridos y las condiciones apropiadas para su desarrollo, como, por ejemplo, el acceso a refugios para disminuir la depredación y evitar altas temperaturas, así como también una mayor disponibilidad de alimento (Delgado Rojas, 2010).

El armadillo de nueve bandas se presentó en las dos estaciones un patrón nocturno con una mínima actividad en el crepúsculo, esto es similar a lo encontrado en el trabajo de Lira y Briones (2012). Al comparar los patrones entre las temporadas el armadillo no mostró variaciones en su actividad. Esto puede deberse a que la mayoría de los armadillos tienen estrategias para evitar condiciones adversas, como la construcción y uso de madrigueras, funcionando como amortiguadores de temperatura (González *et al.*, 2001; McDonough y Loughry 2003). Aun así, algunos autores establecen que el armadillo puede adaptar sus patrones de actividad en respuesta a los cambios de temperatura y se ha registrado que tienden a tener actividad diurna en inviernos muy fríos y ser más nocturnos en los veranos con temperaturas más altas (Maccarini *et al.*, 2015). Otro factor que puede influir en la variación del periodo de actividad de esta especie es la edad, ya que armadillos jóvenes suelen estar bastante más activos durante el día que los adultos (McDonough y Loughry, 1997), lo que se ha explicado como una posible

estrategia anti-depredación (McDonough y Loughry, 2013). Es posible que los armadillos observados en este estudio fueran adultos en su mayoría, sin embargo, es difícil distinguir esto a partir de las imágenes registradas.

El mapache fue una especie nocturna- crepuscular y el tlacuache de cuatro ojos fue nocturno en las dos temporadas. Son escasos los estudios donde se describen detalladamente la actividad diaria de estas especies y la información existente no reporta los posibles factores que pudieran modificarla. En el caso del mapache, se ha catalogado también como una especie de actividad catemeral en la estación de secas, aunque se menciona que el tamaño de la muestra puede afectar parcialmente los resultados (Ikeda *et al.*, 2016). En el caso de *P. opossum*, *P. lotory* y *D. novemcinctus* la frecuencia de sus registros en sitios con diferente grado de cobertura arbórea puede que no se haya visto influenciada por la temperatura media de noche registrada para cada temporada, sino más bien por otros factores como posiblemente la disponibilidad de recursos.

De acuerdo a su actividad durante el día, el venado cola blanca fue clasificado como catemeral-crepuscular en las temporadas de muestreo. Al igual que Jiménez *et al.*, (2010). Para esta especie se registró un patrón de actividad constante en la temporada de lluvias, en comparación con el patrón en la temporada de secas que muestra un descenso de actividad durante las 12:00 h considerada como la hora de posible mayor estrés térmico. Esto concuerda con diversos autores que sugieren que los venados cola blanca reducen su actividad durante el periodo del día con mayor estrés térmico e incrementan su descanso cuando la temperatura del sitio es elevada y así logran adaptarse a los cambios ambientales (Du toit y

Yetman, 2005; Bello *et al.*, 2003; Webb *et al.*, 2013). Esta especie se puede encontrar en una gran variedad de ecosistemas, pero prefiere áreas boscosas para refugiarse, aunque no muy densamente arboladas. Estudios previos indican que la selección de coberturas que hace el venado durante el verano consiste en aquella que le brinde protección contra los depredadores, las altas temperaturas y las fuertes lluvias (Olson, 1992; Cujar, 2004). Esto concuerda con lo obtenido en nuestro estudio, ya que el venado cola blanca tuvo tendencia a usar zonas con coberturas medias y altas durante la temporada de secas y evitó las zonas de coberturas bajas donde la incidencia de la radiación solar es más directa. Por otro lado, durante la temporada de lluvias *O. virginianus* sí registró actividad en las zonas con baja cobertura arbórea, posiblemente debido a que las temperaturas son menores durante este periodo y la cantidad de recursos disponibles son mayores (p.ej., cobertura de herbáceas). Además, el venado es un cérvido de gran plasticidad adaptativa, tolerante a las actividades humanas; presente aún en áreas altamente perturbadas como zonas agrícolas y ganaderas, siempre y cuando encuentre alimento y cobertura de protección (Galindo-Leal y Weber 1998).

Por otra parte, los periodos de actividad diaria para *C. paca* fueron principalmente nocturnos (Gómez *et al.*, 2005; Michalski *et al.*, 2011). Se han estudiado diversos factores que influyen en el patrón de actividad de *C. paca*, donde varios autores concuerdan que presentan periodos nocturnos flexibles, lo que les permite adaptarse a diferentes condiciones abióticas (Michalski *et al.*, 2011). Sin embargo, en nuestros resultados la paca no mostró cambios muy notorios en su actividad entre temporadas. En estudios previos se ha encontrado que los

tepezcuintles no modifican su actividad dependiendo de la estación, esto sugiere que son otras variables las que pueden influir en la actividad tales como la depredación y la cacería (Mosquera Guerra *et al.*, 2018). Debido a que en este estudio la paca sólo se presentó en zonas de coberturas arbóreas altas y medias en ambas temporadas, se esperaría que los factores como la temperatura fuera de bajo impacto. Asimismo, el seleccionar zonas conservadas les provee protección contra depredadores ya que les facilita la construcción de varias madrigueras para facilitar su escape y termorregularse (Aquino *et al.*, 2009; Delgado Rojas 2010).

En general, se encontró que las variaciones en la actividad diaria de los mamíferos entre temporadas de muestreo fueron relativamente bajas, ya que la mayoría de las especies obtuvo un coeficiente de traslape alto. Eso puede deberse, entre otras, a que los mamíferos presentan limitaciones tanto fisiológicas como morfológicas que les impiden cambiar drásticamente su patrón de actividad (Bennie *et al.*, 2014). Por ejemplo, las adaptaciones morfológicas para diferentes patrones de actividad son más evidentes en la anatomía macroscópica del ojo, ya que los animales de hábitos nocturnos tienen adaptaciones específicas en su visión, igual pasa con los de actividad diurna (Kirk 2006) por lo tanto, algunas especies son aparentemente obligatoriamente diurnas en sus patrones de actividad u obligatorias nocturnas. En el caso de las especies diurnas en este estudio fueron más notorios los cambios en sus picos de actividad a lo largo del día, en comparación con las especies nocturnas. Esto sería de esperarse dado que las fluctuaciones de temperatura en la noche tienden a ser menores (Pita *et al.*, 2011). Por lo tanto, los cambios asociados a la estacionalidad climática entre temporadas pueden ser más

influyentes sobre los mamíferos de actividad diurna y para los de actividad nocturna pueden ser no tan estresantes. Resulta muy deseable continuar este tipo de estudios en la región para poder determinar si la tendencia hacia la disminución de la cobertura arbórea altera lo que en este caso se encontró y para tener tamaños de muestra mayores que permitan hacer estos análisis para un mayor número de especies.

## **10.-CONCLUSIÓN**

En este estudio se obtuvo información de la variación estacional de los patrones de actividad de siete mamíferos presentes en el municipio de Marqués de Comillas, área considerada de interés por pertenecer a la Selva Lacandona y albergar una gran biodiversidad. A pesar de la importancia que representan los patrones de actividad para conocer mejor la historia natural y ecología de una especie, se ha prestado relativamente poca atención a investigar cuales son las modificaciones que estos animales realizan en este aspecto para sobrellevar cambios ambientales. Es probable que múltiples factores estén influyendo en la actividad de los mamíferos en nuestro sitio de estudio, por eso es necesario profundizar en los estudios de este tipo, ya que la falta de información es evidente. Nuestro estudio tuvo algunas limitaciones que restringen una interpretación más amplia de los resultados, dado que no se midió directamente la temperatura, la disponibilidad de recursos y otros factores que se ha visto que influyen en la actividad de los mamíferos. Sería conveniente realizar un estudio a largo plazo de los patrones de actividad entre temporadas, midiendo diferentes factores tales como la temperatura, humedad, actividad antropogénica del sitio, el efecto de la luz lunar, los fotoperiodos, la dieta, los niveles de cacería, y entre otros factores que han reportado como posibles influyentes en la actividad de los mamíferos. Esto permitiría avanzar aún más en comprender el grado de adaptación los mamíferos podrían tener frente a diversas alteraciones ambientales como el cambio climático.

## 11-. LITERATURA CITADA

- Aliaga-Rossel, E. R. (2004). Landscape use, ecology and home range of the agouti (*Dasyprocta punctata*). State University of New York College of Environmental Science and Forestry.
- Aliaga-Rossel, E., Kays, R. W., y J. M. (2008). Home-range use by the Central American agouti (*Dasyprocta punctata*) on Barro Colorado Island, Panamá. *Journal of Tropical Ecology*, 24(4), 367-374.
- Arroyo-Arce, S., L. Berrondo, Y. Canto, N. Carrillo-Rivera, V. Gómez-Carrillo, C. Loaiza, M. Méndez, D. Rivera, A. Schloetelburg y K. U. (2012). Evaluación del conflicto entre el ser humano y la vida silvestre en el Parque Nacional Manuel Antonio, Costa Rica. Chuprine, A., L. Porras y G. Wong (eds.). Informe técnico sin publicar, Instituto Internacional en Conservación de Vida Silvestre (ICOMVIS), Heredia, Costa Rica.
- Arroyo-Arce, S., Thomson, I., Fernández, C., y Salom-Pérez, R. (2017). Relative abundance and activity patterns of terrestrial mammals in Pacuare Nature Reserve, Costa Rica. *Cuadernos de Investigación UNED*, 9(1), 15-21.
- Ávila-Nájera, D. M., Chávez, C., Lazcano-Barreto, M. A., Mendoza, G. D., y Pérez-Elizalde, S. (2016). Overlap in activity patterns between big cats and their main prey in northern Quintana Roo, México. *Therya*, 7(3), 439-448.
- Aquino, R., Gil, D., y Pezo, E. (2009). Aspectos ecológicos y sostenibilidad de la caza del majá (*Cuniculus paca*) en la cuenca del río Itaya, Amazonía peruana. *Revista peruana de biología*, 16(1), 67-72.

- Beca, G., Vancine, M. H., Carvalho, C. S., Pedrosa, F., Alves, R. S. C., Buscariol, D., y Galetti, M. (2017). High mammal species turnover in forest patches immersed in biofuel plantations. *Biological Conservation*, 210, 352-359.
- Bennie, J. J., Duffy, J. P., Inger, R., y Gaston, K. J. (2014). Biogeography of time partitioning in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(38), 13727-13732.
- Beier, P., y McCullough, D. R. (1990). Factors influencing white-tailed deer activity patterns and habitat use. *Wildlife Monographs*, 3-51.
- Bello, J., Gallina, S., y Equihua, M. (2003). Comparación de los movimientos del venado cola blanca en dos sitios con diferente disponibilidad de agua del Noreste de México. In *Manejo de Fauna silvestre en Amazonía y Latinoamérica. Selección de Trabajos V Congreso Internacional*. (Polanco-Ochoa, R. ed.). CITES, Fundación Natura. Bogotá, Colombia. 59-66 p.
- Blake, J. G., Mosquera, D., Loiselle, B. A., Swing, K., Guerra, J., y Romo, D. (2012). Temporal activity patterns of terrestrial mammals in lowland rainforest of eastern Ecuador. *Ecotropica*, 18(2), 137-146.
- Briceño-Méndez, M., Naranjo, E. J., Mandujano, S., Altricher, M., y Reyna-Hurtado, R. (2016). Responses of two sympatric species of peccaries (*Tayassu pecari* and *Pecari tajacu*) to hunting in Calakmul, México. *Tropical Conservation Science*, 9(3), 1940082916667331.
- Carrillo, E. (1990). Patrones de movimiento y hábitos alimentarios del mapachín (*Procyon lotor*) en el Parque Nacional Manuel Antonio, Costa Rica (Tesis de Licenciatura, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica).

- Castillo-Campos, G., y Narave, H. (1992). Contribución al conocimiento de la vegetación de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona. Chiapas, México. In: Vázquez Sánchez, M. A. y MA Ramos (eds.). Reserva de la biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigación para su conservación. Publ. Esp. Ecosfera, 1, 51-85.
- Cáceres-Martínez, C. H., Rincón, A. A. A., y González-Maya, J. F. (2016). Terrestrial medium and large-sized mammal's diversity and activity patterns from Tamá National Natural Park and buffer zone, Colombia. *Therya*, 7(2), 285-298.
- Campton, BB, Mackie, RJ y Dusek, GL. (1988). Factores que influyen en la distribución del venado cola blanca. *Journal of Wildlife Management*, 52, 44-548.
- Chamorro-Rengifo J. y Cubillos-Rodríguez P. A. (2007). Catálogo de la Biodiversidad de Colombia. Sistema de Información sobre Biodiversidad de Colombia SiB.
- Castillo Santiago, M. Á. (2009). Análisis con imágenes satelitales de los recursos forestales en el trópico húmedo de Chiapas: un estudio de caso en Marqués de Comillas, (No. TE/333.751370972 C3).
- Castillo-Santiago, M. A., Hellier, A., Tipper, R., y De Jong, B. H. J. (2007). Carbon emissions from land-use change: an analysis of causal factors in Chiapas, Mexico. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 12(6), 1213-1235.
- Ceballos, G. y A. Miranda. (2000). Guía de campo de los mamíferos de la costa de Jalisco, México. Fundación Ecológica de Cuixmala, A. C. Instituto de Ecología e Instituto de Biología, UNAM. México, D.F. 502 p.

- Chappell, M.A. (1980). Thermal energetics and thermoregulatory costs of small arctic mammals. *Journal of Mammalogy*, 61, 278-291.
- Aranda, M. J. (2012). Manual para el rastreo de mamíferos silvestres de México. 1era Edición. Editorial Apolo, 255 pp.
- Cortés-Marcial, M., y Briones-Salas, M. (2014). Diversidad, abundancia relativa y patrones de actividad de mamíferos medianos y grandes en una selva seca del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 62(4), 1433-1448.
- Comisión Nacional del Agua. (2017). Estudio para determinar la disponibilidad de los acuíferos marqués de Comillas y Ocosingo, Estado de Chiapas. Realizado por la empresa ISO Desarrollo e Ingeniería, S.A. de C.V.
- Costa, E. M. J., R. A. Mauro y J. S. V. Silva. (2009). Composición grupal y patrones de actividad de coatíes de nariz marrón en fragmentos de sabana, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Revista Brasileña de Biología*, 4(69), 985-991.
- Cujar A. (2004). Caracterización y uso de hábitat del venado *Mazama rufina* en la Reserva Biológica Cachalú y su área de influencia en los municipios de Encino y Charalá, Santander. Trabajo de pre-grado. Facultad de Ciencias. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá. 132 p.
- De Jong, B. H., Ochoa-Gaona, S., Castillo-Santiago, M. A., Ramírez-Marcial, N., y Cairns, M. A. (2000). Carbon flux and patterns of land-use/land-cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 29(8), 504-511.

- Delgado Rojas, A. D. P. (2010). Caracterización del uso de coberturas vegetales y cuerpos de agua por roedores de tamaño medio en el Santuario de Fauna y Flora Otún-Quimbaya.
- Di Bitetti, 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(5), 636-645.
- Donati, G., y Borgognini-Tarli, S. M. (2006). Influence of abiotic factors on cathemeral activity: the case of *Eulemur fulvus collaris* in the littoral forest of Madagascar. *Folia Primatologica*, 77(1-2), 104-122.
- Durango Cordero, M. F. (2011). Abundancia relativa, densidad poblacional y patrones de actividad de cinco especies de ungulados en dos sitios dentro de la Reserva de la Biosfera Yasuní, Amazonia-Ecuador (Bachelor's thesis, QUITO/PUCE/2011).
- Du Toit, J. T., y Yetman, C. A. (2005). Effects of body size on the diurnal activity budgets of African browsing ruminants. *Oecologia*, 143(2), 317-325.
- Emmons, L., y Feer, F. (1997). Neotropical rainforest mammals: a field guide (No. Sirsi 9780226207193).
- Fick, L. G., Kucio, T. A., Fuller, A., Matthee, A., y Mitchell, D. (2009). The relative roles of the parasol-like tail and burrow shuttling in thermoregulation of free-ranging Cape ground squirrels, *Xerus inauris*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 152(3), 334-340.
- Figuerola-de León, A., Naranjo, E. J., Perales, H., Santos-Moreno, A., y Lorenzo, C. (2016). Disponibilidad y caracterización de cavidades utilizadas por los

tepezcuintles (*Cuniculus paca*) en la Selva Lacandona, Chiapas, México.  
Revista mexicana de biodiversidad, 87(3), 1062-1068.

Fuller, A., Mitchell, D., Maloney, SK. (2016). Hacia una comprensión mecanicista de las respuestas de los grandes mamíferos terrestres al calor y la aridez asociados con el cambio climático. *Clim Chang Respuestas* 3 -10.

Foster, V. C., Sarmiento, P., Sollmann, R., Tôrres, N., Jácomo, A. T., Negrões, N., y Silveira, L. (2013). Jaguar and puma activity patterns and predator-prey interactions in four Brazilian biomes. *Biotropica*, 45(3), 373-379.

García-Amaro, E. (2004). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen, (5th edición). Instituto de Geografía de la UNAM, DF.90p.

García-Estrada, C., Romero-Almaraz, M., y Sánchez-Hernández, C. (2002). Comparison of rodent communities in sites with different degrees of disturbance in deciduous forest of southeastern Morelos, Mexico. *Acta zoológica mexicana*, (85), 153-168.

Gallina, S., y Bello Gutierrez, J. (2014). Patrones de actividad del venado cola blanca en el noreste de México. *Therya*, 5(2), 423-436.

Galindo Leal, C., y Weber, M. (1998). El venado de la Sierra Madre Occidental: ecología manejo y conservación (No. 636.294 G3).

Guzmán-Aguirre, C. (2008). Uso, preferencia de hábitat y aprovechamiento del Tepezcuintle, *Cuniculus paca* (Linneo, 1766) en el Parque Estatal de la Sierra de Tabasco, México. Trabajo de maestría, Instituto de Ecología AC, Xalapa, Veracruz, México.

González, E. M., Soutullo, A., y Altuna, C. A. (2001). The burrow of *Dasypus hybridus* (Cingulata: *Dasypodidae*). *Acta Theriologica*, 46(1), 53-59.

- González-Pérez, E., V. M. Sánchez-Bernal, I. Íñiguez y Santana, E. (1992). Patrones de actividad del coyote (*Canis latrans*), la zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*) y el tlacuache (*Didelphis virginiana*) en la Sierra de Manantlán, Jalisco. Análisis del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología. 63: 293-299.
- 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.
- Harmsen, B. J., Foster, R. J., Silver, S. C., Ostro, L. E., y Doncaster, C. P. (2011). Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. *Mammalian Biology*, 76(3), 320-324.
- Hauver, S. A., Gehrt, S. D., Prange, S., y Dubach, J. (2010). Behavioral and genetic aspects of the raccoon mating system. *Journal of Mammalogy*, 91(3), 749-757.
- Hetem RS, Fuller A, Maloney SK, Mitchell D. (2014). Respuestas de grandes mamíferos al cambio climático. *Temperatura*. 1: 115–27.
- Hernández Hernández, JC, Chávez, C. y List, R. (2018). Diversidad y patrones de actividad de mamíferos medianos y grandes en la Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical*, 66 (2), 634-646.
- Hernández-Pérez, E., Reyna-Hurtado, R., Castillo Vela, G., Sanvicente López, M., y Moreira-Ramirez, J. F. (2015). Fototrampeo de mamíferos terrestres de talla mediana y grande asociados a petenes del noroeste de la península de Yucatán, México. *Therya*, 6(3), 559-574.
- Hernández-Pérez, E. L., Castillo Vela, G., García Marmolejo, G., Hidalgo-Mihart, M., Sanvicente López, M., Contreras-Moreno, F. M., y Reyna-Hurtado, R. (2019).

- Distribución potencial del cerdo asilvestrado, *Sus scrofa* (*Artiodactyla: Suidae*) y el pecarí de collar, *Pecari tajacu* (*Artiodactyla: Tayassuidae*) en la región de Laguna de Términos, México. *Revista de Biología Tropical*, 67(6), 1170-1179.
- Hoffmann, C. O., y Gottschang, J. L. (1977). Numbers, distribution, and movements of a raccoon population in a suburban residential community. *Journal of Mammalogy*, 58(4), 623-636.
- Hofmann, G. S., Coelho, I. P., Bastazini, V. A. G., Cordeiro, J. L. P., y de Oliveira, L. F. B. (2016). Implications of climatic seasonality on activity patterns and resource use by sympatric peccaries in northern Pantanal. *International journal of biometeorology*, 60(3), 421-433.
- INEGI. (2012). Instituto Nacional de Estadística Geográfica e Informática. Carta de Datos edafológicos. *Diccionario de Datos edafológicos*. México.
- INEGI. (2012). Instituto Nacional de Estadística Geográfica e Informática. Carta de Datos geológicos. *Diccionario de Datos Geológicos*. México.
- INEGI. (2012). Instituto Nacional de Estadística Geográfica e Informática. Carta de Datos hidrológicos. *Diccionario de Datos hidrológicos*. México.
- INEGI. (2012). Instituto Nacional de Estadística Geográfica e Informática. Carta de Datos Fisiográficos. *Diccionario de Datos Fisiográficos*. México.
- Ikeda, T., Uchida, K., Matsuura, Y., Takahashi, H., Yoshida, T., Kaji, K., y Koizumi, I. (2016). Seasonal and Diel Activity Patterns of Eight Sympatric Mammals in Northern Japan Revealed by an Intensive Camera-Trap Survey. *PLOS ONE*, 11(10).

- Jácomo ATA. (2004). Ecología manejo y conservación de la queixada *Tayassu pecari* en el Parque Nacional das Emas y en las propiedades de su entorno. Universidade de Brasilia.
- Jessen C. (2001). Regulación de la temperatura en humanos y otros mamíferos. Berlín: Springer.
- Jiménez, C. F., Quintana, H., Pacheco, V., Melton, D., Torrealva, J., y Tello, G. (2010). Camera trap survey of medium and large mammals in a montane rainforest of northern Peru. *Revista peruana de Biología*, 17(2), 191-196.
- Jorge, M. S., y Peres, C. A. (2005). Population density and home range size of red-rumped Agoutis (*Dasyprocta leporina*) within and outside a natural Brazil nut stand in Southeastern Amazonia 1. *Biotropica: The Journal of Biology and Conservation*, 37(2), 317-321.
- Kaas, J. H. (2004). The evolution of the visual system in primates. *The visual neurosciences*, 2, 1563-1572.
- Kay, S. y Du Croz, T., (2007). Sun Times. Versión 7.0. disponible en: <https://sun-times.softonic.com/?ex=BB-1136.10>
- Kirk, E. C. (2006). Eye morphology in catemeral lemurids and other mammals. *Folia Primatologica*, 77(1-2), 27-49.
- Kilgo, J. C., Labisky, R. F., y Fritzen, D. E. (1998). Influences of hunting on the behavior of white-tailed deer: implications for conservation of the Florida panther. *Conservation Biology*, 12(6), 1359-1364.
- Kitchen, A. M., E. M. Gese y E. R. Schauster. (2000). Changes in coyote activity patterns due to reduced exposure to human persecution. *Canadian Journal of Zoology* 78: 853-857.

Kroll, J.C y Koerth, B.H. (1996). Solving the mysteries of deer movement. Ac center. Publications.

Lambert, T. D., Kays, R. W., Jansen, P. A., Aliaga-Rossel, E., y Wikelski, M. (2009). Nocturnal activity by the primarily diurnal Central American agouti (*Dasyprocta punctata*) in relation to environmental conditions, resource abundance and predation risk. *Journal of Tropical Ecology*, 25(2), 211-215.

Lashley, M. A., y Harper, C. A. (2012). The effects of extreme drought on native forage nutritional quality and white-tailed deer diet selection. *Southeastern Naturalist*, 11(4), 699-710.

Lira-Torres, I., y Briones-Salas, M. (2012). Abundancia relativa y patrones de actividad de los mamíferos de los Chimalapas, Oaxaca, México. *Acta zoológica mexicana*, 28(3), 566-585.

Lira-Torres, I., Briones-Salas, M., y Sánchez-Rojas, G. (2014). Abundancia relativa, estructura poblacional, preferencia de hábitat y patrones de actividad del tapir centroamericano *Tapirus bairdii* (Perissodactyla: Tapiridae), en la Selva de Los Chimalapas, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 62(4), 1407-1419.

Liow, LH, Fortelius, M., Bingham, E., Lintulaakso, K., Mannila, H., Flynn, L. y Stenseth, NC. (2008). Mayores tasas de originación y extinción en mamíferos más grandes. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias*, 105 (16), 6097-6102.

Lucherini, M., J. Reppuccl, R. S. Walker, M. L. Villalba, A. Wurstten, G. Gallardo, A. Iriarte, R. Villalobos y P. Perovic. (2009). Patrón de Actividad Segregación de Carnívoros en los Altos Andes. *Diario de Mastozoología* 90: 1404-1409.

- Maccarini, T. B., Attias, N., Medri, Í. M., Marinho-Filho, J., y Mourão, G. (2015). Temperature influences the activity patterns of armadillo species in a large neotropical wetland. *Mammal Research*, 60(4), 403-409.
- Maffei, L., Cuellar, E., y Noss, A. (2002). Uso de trampas-cámara para la evaluación de mamíferos en el ecotono Chaco-Chiquitanía. *Revista boliviana de ecología y conservación ambiental*, 11, 55-65.
- March, I. J., E. J. Naranjo, R. Rodiles, D. A. Navarrete, M. P. Alba, P. J. Hernández, S. E. Domínguez, D. A. López, O. Jiménez y V. H. Loaiza, V. H. (1996). Diagnóstico para la conservación y manejo de la fauna silvestre en la Selva Lacandona, Chiapas. (Informe presentado a la SEMARNAP). San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México: El Colegio de la Frontera Sur.
- Montalvo, V. H., Sáenz-Bolaños, C., Cruz, J. C., y Carrillo, J. (2019). Amenazas y efectos potenciales del cambio climático en poblaciones silvestres de venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*): Revisión de su estado de conocimiento. *Revista de Ciencias Ambientales*, 53(1), 113-124.
- Mosquera-Guerra, F., Trujillo, F., Diaz-Pulido, A. P., y Mantilla-Meluk, H. (2018). Diversidad, abundancia relativa y patrones de actividad de los mamíferos medianos y grandes, asociados a los bosques riparios del río Bitá, Vichada, Colombia. *Biota colombiana*, 19(1), 202-218.
- McDonough, C. M., y Loughry, W. J. (1997). Influences on activity patterns in a population of nine-banded armadillos. *Journal of Mammalogy*, 78(3), 932-941.
- McDonough CM, Loughry WJ (2003) Armadillos (*Dasypodidae*). En: Hutchins M (ed) *Enciclopedia de la vida animal de Grzimek*, vol 13. Gale Group, Farmington Hills, pp 181–192.

- McDonough, CM y Loughry, WJ. (2013). El armadillo de nueve bandas: una historia natural (Vol. 11). Prensa de la Universidad de Oklahoma.
- Meredith M. y Ridout MS. (2014). Superposición: estimaciones de coeficientes de superposición para patrones de actividad animal. Paquete R versión 0.2. 2 201
- Michalski, F., y Norris, D. (2011). Activity pattern of *Cuniculus paca* (Rodentia: Cuniculidae) in relation to lunar illumination and other abiotic variables in the southern Brazilian Amazon. *Zoologia (Curitiba)*, 28(6), 701-708.
- Monroy-Vilchis, O., Zarco-González, M. M., Rodríguez-Soto, C., Soria-Díaz, L., y Urios, V. (2011). Fototrampeo de mamíferos en la Sierra Nanchititla, México: abundancia relativa y patrón de actividad. *Revista de Biología Tropical*, 59(1), 373-383.
- Moreira-Ramírez, J. F., López, J. E., García-Anleu, R., Córdova, F., y Dubón, T. (2015). Tamaño, composición y patrones diarios de actividad de grupos de pecarí de labios blancos (*Tayassu pecari*) en el Parque Nacional Mirador-Río Azul, Guatemala. *Therya*, 6(2), 469-481.
- Mysterud, A. y Østbye, E. (1999). La cubierta como elemento de hábitat para ungulados templados: efectos sobre la selección de hábitat y la demografía. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, 27 (2), 385-394.
- Naranjo, E. J., C. Tejeda-Cruz y D. Santos-Fita. (2012). El manejo de fauna silvestre en la frontera sur: una perspectiva comunitaria. En E. Bello-Baltazar, E. J. Naranjo y R. Vandame. (Eds.). *La otra innovación para el ambiente y la sociedad en la frontera sur de México*. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas,

México: Red de Espacios de Innovación Socioambiental/ECOSUR/CONACY.  
59-69 pp.

Naranjo, E. J., Lorenzo, C., Horváth, A., Riechers, A., Espinoza-Medinilla, E., Bolaños-Citalán. (2013). Diversidad y conservación de los mamíferos. In La biodiversidad en Chiapas: estudio de estado. pp. 351–361. México, D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Gobierno del Estado de Chiapas.

Naranjo, P. E. J., R. J. L. Salazar y C. Tejeda. (2014). Gestión territorial y manejo de recursos naturales: fauna silvestre y sistemas agropecuarios, Primera Edición, Capítulo: El manejo comunitario de fauna silvestre como un instrumento para la conservación en la subregión Marqués de Comillas, Selva Lacandona, Chiapas., Publisher: Universidad Autónoma de Chiapas, Editores: Leopoldo Medina Sanson, Carlos Tejeda Cruz, Arturo Carrillo Reyes, Tamara Mila Rioja Paradela.149-173 pp.

Niedballa, J., Sollmann, R., Courtiol, A., Wilting, A. (2016). camtrapR: an R package for efficient camera trap data management. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12). <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/2041-210X.12600/full>

Norris, D., Michalski, F., y Peres, C. A. (2010). Habitat patch size modulates terrestrial mammal activity patterns in Amazonian forest fragments. *Journal of Mammalogy*, 91(3), 551-560.

Olson, R. (1992). White-tailed deer habitat requirements and management in Wyoming. University of Wyoming. 23 p.

- Pita, R., Mira, A., y Beja, P. (2011). Circadian activity rhythms in relation to season, sex and interspecific interactions in two Mediterranean voles. *Animal Behaviour*, 81(5), 1023-1030.
- Roberts, C. W., Pierce, B. L., Braden, A. W., Lopez, R. R., Silvy, N. J., Frank, P. A., y Ransom Jr, D. (2006). Comparison of camera and road survey estimates for white-tailed deer. *The Journal of wildlife management*, 70(1), 263-267.
- Roll, U., Dayan, T., y Kronfeld-Schor, N. (2006). On the role of phylogeny in determining activity patterns of rodents. *Evolutionary Ecology*, 20(5), 479-490.
- R Core Team. (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Smythe, N. (1978). The natural history of the Central American Agouti. *Smithsonian Contribution to Zoology*. Smithsonian Institution Press 257:1-52.
- Smith, F. A., y Lyons, S. K. (2011). How big should a mammal be? A macroecological look at mammalian body size over space and time. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1576), 2364-2378.
- Suselbeek, L., Emsens, W. J., Hirsch, B. T., Kays, R., Rowcliffe, J. M., Zamora-Gutierrez, V., y Jansen, P. A. (2014). Food acquisition and predator avoidance in a Neotropical rodent. *Animal Behaviour*, 88, 41-48.
- Taulman, J. F., y Robbins, L. W. (1996). Recent range expansion and distributional limits of the nine-banded armadillo (*Dasypus novemcinctus*) in the United States. *Journal of Biogeography*, 23(5), 635-648.

- Thies, W., Kalko, E. K., y Schnitzler, H. U. (2006). Influence of environment and resource availability on activity patterns of *Carollia castanea* (Phyllostomidae) in Panama. *Journal of Mammalogy*, 87(2), 331-338.
- Van Schaik, C. P., y Griffiths, M. (1996). Activity periods of Indonesian rain forest mammals. *Biotropica*, 28, 105-112.
- Tobler, M. W., Carrillo-Percestequi, S. E., y Powell, G. (2009). Habitat use, activity patterns and use of mineral licks by five species of ungulate in south-eastern Peru. *Journal of Tropical Ecology*, 25(3), 261-270.
- Webb, S. L., Dzialak, M. R., Houchen, D., Kosciuch, K. L., y Winstead, J. B. (2013). Spatial ecology of female mule deer in an area proposed for wind energy development. *Western North American Naturalist*, 73(3), 347-356.

**APÉNDICE 1.-** Fotos de las especies estudiadas en el municipio de Marqués de Comillas, Chiapas registradas en las temporadas de secas y lluvias.

Mamíferos estudiados en Marqués de Comillas con patrón de actividad nocturno en temporadas de secas y lluvias. a) *Dasyurus novemcinctus*, b) *Philander opossum* y c) *Cuniculus paca*.



Mamíferos estudiados en Marqués de Comillas, Chiapas con patrón de actividad diurno en la temporada de secas y de lluvias. a) *Dasyprocta punctata* y b) *Pecari tajacu*.



Mamíferos estudiados en Marqués de Comillas, Chiapas con patrón de actividad nocturno-crepuscular para a) *Procyon lotor* y catemeral-crepuscular para b) *Odocoileus virginianus*.

