



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

**Dieta y disponibilidad de alimento
para la danta de tierras bajas
(*Tapirus terrestris*) en la Cuenca
Media del Río Caquetá (Amazonas,
Colombia)**

Juliana Vélez Gómez

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología
Bogotá, Colombia

2015

Dieta y disponibilidad de alimento para la danta de tierras bajas (*Tapirus terrestris*) en la Cuenca Media del Río Caquetá (Amazonas, Colombia)

Juliana Vélez Gómez

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:
Tesis o trabajo de investigación presentada(o) como requisito parcial para optar al título
de:

Maestría en Ciencias-Biología

Director (a):

Ph.D., Geografía. Dolors Armenteras

Codirector (a):

MSc., Biología. Orlando Rivera Díaz

Línea de Investigación:

Ecología del Paisaje

Grupo de Investigación:

Ecología del Paisaje y Modelación de Ecosistemas

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología
Bogotá, Colombia

2015

Agradecimientos

Este estudio fue financiado por la Dirección de Investigación de la Universidad Nacional de Colombia-Sede Bogotá (DIB) y el programa Socios para la Conservación de la Amazonia Colombiana financiado por la Iniciativa para la Conservación en la Amazonia Andina (ICAA) y Higher Education for Development (HED). Agradezco a la Universidad Nacional de Colombia y a Colciencias por la financiación otorgada mediante la Beca-Pasantía en la Modalidad de Joven Investigadora, de la convocatoria 645 y el Convenio Especial de Cooperación N°. 0200 de 2014. A la Red IBERO REDD+ “Red CYTED para el monitoreo del estado de la conservación y recuperación de bosques húmedos y secos en Latinoamérica en el contexto de la deforestación evitada”, por su financiación para la estancia de formación en el “Centro de Investigación Ecológica y Aplicaciones Forestales (CREAF)” adscrito a la Universidad Autónoma de Barcelona y para la participación en la “II Reunión del Grupo de Trabajo de Biología Tropical (REDTROP) de la Asociación Española de Ecología Terrestre (AEET)” celebrada en el Real Jardín Botánico de Madrid.

Agradezco a Dolores Armenteras, Ph.D. (Profesora Asociada-Universidad Nacional de Colombia), Orlando Rivera, MSc. (Profesor Asistente-Universidad Nacional de Colombia) y Josep Maria Espelta, Ph.D. (Investigador-Centro de Investigación Ecológica y Aplicaciones Forestales CREAF) por su asesoría científica en el planteamiento y desarrollo de esta investigación. A Tania González (Estudiante de Maestría en Ciencias-Biología de la Universidad Nacional de Colombia) por su apoyo en campo y por sus aportes en la investigación. A la Comunidad Indígena Nonuya de Villazul, por su asistencia en el trabajo de campo. A Diana Ayala por su gestión de requerimientos administrativos y apoyo en la organización logística del proyecto.

Al laboratorio de Ecología del Paisaje y Modelación de Ecosistemas-ECOLMOD de la Universidad Nacional de Colombia y al Proyecto “Efecto de la presencia de salados

naturales en la distribución y uso de hábitat de la danta de tierras bajas (*Tapirus terrestris*) en el amazonas colombiano” financiado por el “Sistema Integral de Gestión de Proyectos- Convocatoria Nacional para la Conformación de un Banco de Elegibles de Programas de CT+I ejecutados por Redes de Conocimiento- Convocatoria 569-12 de Colciencias”, por proveer información con la cual se trazó el área de trabajo en el rango de hogar de un macho sub-adulto monitoreado a partir de telemetría satelital. A Pablo Stevenson, Ph.D. (Profesor Titular, Departamento de Ciencias Biológicas-Universidad de los Andes) por su asesoría científica en la planeación metodológica del estudio y a Sebastián González-Caro por su apoyo en análisis estadísticos. A los investigadores del CREA, en especial a Josep Maria Espelta, Ph.D. y a Marcos Fernández, Ph.D. por su asesoría estadística.

A Mateo Fernández, MSc. (Investigador, Instituto Amazónico de Investigaciones científicas SINCHI), Zaleth Cordero (Consultor botánico), José Murillo, MSc. (Profesor Asociado, Universidad Nacional de Colombia-ICN), Ivonne Rojas, Pablo Stevenson, Ph.D. (Profesor Titular, Departamento de Ciencias Biológicas-Universidad de los Andes), Francisco Castro (Consultor botánico), Douglas C. Daly, Ph.D. (Director, Institute of Systematic Botany-B. A. Krukoff Curator of Amazonian Botany-The New York Botanical Garden), Charlotte M. Taylor, Ph.D. (Curator, Missouri Botanical Garden) y Scott A. Mori (Curator Emeritus, Institute of Systematic Botany- The New York Botanical Garden), por la colaboración en la identificación de semillas y material botánico.

Resumen

La danta de tierras bajas *Tapirus terrestris* es una especie vulnerable que habita en las selvas de Suramérica. Son animales frugívoros y ramoneadores que consumen grandes cantidades de alimento y que influyen en la composición y estructura de los bosques Neotropicales. Aunque se ha reportado un consumo de 460 especies vegetales por parte de *T. terrestris*, su dieta no está completamente entendida pues se desconoce cómo varía ante cambios espaciales y temporales en disponibilidad de alimento; y en el consumo de diferentes especies por ramoneo y depredación de frutos. De esta manera, comprender la relación entre el alimento consumido y el disponible, es imprescindible para clarificar el rol funcional de la danta y para entender cómo suplen sus requerimientos alimenticios a nivel local. Este estudio analiza la relación de la dieta de *T. terrestris* con la disponibilidad de alimento en la Cuenca Media del Río Caquetá (Amazonas, Colombia). Para esto, se determinó la dieta de la danta de tierras bajas a partir del análisis macroscópico de residuos de frutos en heces, registro de signos de ramoneo e información de conocimiento ecológico tradicional. En el rango de hogar reportado para un macho sub-adulto monitoreado a partir de telemetría satelital, se determinó la disponibilidad de alimento en el área, estimando la productividad de frutos en un transecto lineal de 8,7 km y calculando el índice de valor de importancia de las especies disponibles para el ramoneo en 0.1 ha. Para determinar diferencias en la composición de especies en los diferentes tipos de hábitat presentes en el rango de hogar del individuo monitoreado, se realizó un contraste de homogeneidad a partir de una prueba χ^2 . Se identificaron 79 especies consumidas por *T. terrestris* de las cuales 39 son nuevos registros. La relación entre uso y disponibilidad de especies en la dieta de la danta se estableció con análisis de regresión y se calculó el índice de selección de Jacobs (D) para cada ítem alimenticio. Adicionalmente se evaluó la probabilidad de ramoneo por parte de la danta en función de la familia de las plantas y la época de consumo, a partir de un Modelo lineal generalizado mixto (MLGM). Se encontró que la danta presenta un ramoneo selectivo que se da principalmente en el hábitat de cananguchal y el ecotono que forma con el bosque inundable, donde la proporción de

familias preferidas en la dieta de *T. terrestris* (Fabaceae, Rubiaceae y Melastomataceae) es significativamente mayor que la encontrada en bosque de tierra firme. De igual manera, se encontró que la danta de tierras bajas consume especies de frutos de manera selectiva, en función de la disponibilidad de sus especies preferidas, las cuales son consumidas en mayor proporción que lo esperado por su disponibilidad (e.g. *Mauritia flexuosa*, *Pouteria*, *Licania*). Por último, no se encontró relación entre el uso de especies ramoneadas y de especies de frutos consumidas, al evaluarla a partir de análisis de regresión. Los resultados de la presente investigación aportan parámetros sobre las necesidades alimenticias de la danta en la Amazonía Colombiana, que pueden ser utilizados en la toma de decisiones relacionadas con su conservación.

Palabras clave: (selección en dieta; disponibilidad de alimento; *Tapirus terrestris*; Amazonas; Colombia)

Contenido

	Pág.
Resumen	VII
Introducción	11
1. Marco Teórico	13
1.1 Importancia de la heterogeneidad ambiental en los sistemas ecológicos.....	13
1.1.1 Heterogeneidad en ecosistemas terrestres.....	13
1.1.2 Heterogeneidad en los Bosques Tropicales.....	14
1.1.3 Parches de vegetación: ejemplo de los Cananguchales.....	15
1.2 Respuestas de los organismos ante la heterogeneidad ambiental	16
1.2.1 Forrajeo de herbívoros en ambientes heterogéneos.....	16
1.2.2 Dinámicas de forrajeo en diferentes escalas.....	18
1.3 <i>Tapirus terrestris</i> (Linnaeus, 1758).....	20
1.3.1 Historia de vida.....	20
1.3.2 Distribución y hábitat	21
1.3.3 Especies de plantas consumidas por <i>T. terrestris</i>	22
1.3.4 <i>T. terrestris</i> en Colombia	23
2. Justificación	27
3. Problema	29
4. Preguntas de Investigación	30
5. Hipótesis	31
6. Objetivos	33
6.1 Objetivo General.....	33
6.2 Objetivos Específicos	33
7. Metodología	34
7.1 Área de estudio.....	34
7.2 Métodos	38
7.2.1 Disponibilidad de plantas para el ramoneo de <i>T. terrestris</i>	38
7.2.2 Disponibilidad de frutos para <i>T. terrestris</i>	39
7.2.3 Ramoneo y consumo de frutos por parte de <i>T. terrestris</i>	42
7.2.4 Análisis de datos	44
8. Resultados	47

Dieta y disponibilidad de alimento para la danta de tierras bajas (*Tapirus terrestris*) en la Cuenca Media del Río Caquetá (Amazonas, Colombia)

8.1	Disponibilidad de alimento en habitats utilizados por <i>T. terrestris</i> en la Cuenca Media del Río Caquetá.....	47
8.2	Dieta de <i>T. terrestris</i>	50
8.2.1	Diversidad y selección de especies en el ramoneo de <i>T. terrestris</i>	50
8.2.2	Diversidad y selección de especies de frutos consumidas por <i>T. terrestris</i>	56
9.	Discusión	59
9.1	Uso de alimento por parte de la danta de tierras bajas en diferentes tipos de hábitat.....	59
9.2	Diversidad de especies consumidas por <i>T. terrestris</i>	60
9.3	Variaciones estacionales en la selección de alimento.....	61
10.	Conclusiones	64
11.	Referencias	65

Introducción

La danta o tapir de tierras bajas (*Tapirus terrestris*) es un ungulado del orden Perissodactyla, perteneciente a la familia Tapiridae. Históricamente, esta especie tenía una amplia distribución ocupando la región comprendida al oriente de los Andes (Hershkovitz 1954), habitando humedales, sabanas, llanos, catingas y bosques amazónicos húmedos e inundables (Naveda et al. 2008). Sin embargo, al norte de los Andes, esta especie ha ido desapareciendo de los valles interandinos secos y a lo largo de las fronteras agrícolas en algunas partes de la cuenca Occidental y Meridional del Amazonas, como consecuencia de la cacería, la fragmentación y la pérdida de hábitat (Brooks et al. 1997, Naveda et al. 2008). Actualmente es considerada por la UICN como una especie amenazada (Naveda et al. 2008) y se encuentra nombrada en el apéndice II de CITES (2014).

Tapirus terrestris es de los herbívoros terrestres más grandes del Neotrópico, donde alcanza un peso de 300 kg (Medici 2010). Dado su tamaño y requerimientos energéticos ingieren grandes cantidades de frutos y material vegetal (hasta 16 kg por día) (Foerster 1998, Medici 2010) y se ha reportado que consumen aproximadamente 460 especies de plantas a lo largo de todo su rango de distribución (Hibert et al. 2011, O'Farrill et al. 2013). Estas especies no son consumidas de manera homogénea y las dantas seleccionan hábitats particulares donde se encuentran las especies de su preferencia (Terwilliger 1978a, Bodmer 1990, Salas & Fuller 1996, Downer 2001, Montenegro 2004). De esta manera, el tapir influye en las interacciones de competencia entre plantas y es considerado como una especie clave en las dinámicas poblacionales de los bosques Neotropicales, donde actúa como ingeniero del paisaje por su potencial como dispersor de semillas (Bodmer 1990, Henry et al. 2000, Galetti et al. 2001, Tobler et al. 2010,

O'Farrill et al. 2013) y por la alta tasa de ramoneo de determinadas especies (Salas & Fuller 1996).

A pesar de la amplia diversidad de plantas consumidas, su dieta presenta variaciones regionales y estacionales posiblemente por cambios en la disponibilidad de alimento (Bodmer 1990, Fragoso & Huffman 2000, Tobler et al. 2010, Hibert et al. 2011, O'Farrill et al. 2013), lo que hace que la diversidad de especies consumidas por las dantas y los efectos ecológicos en cascada de la desaparición de sus poblaciones no estén completamente entendidos (Hibert et al. 2011). Ante esto, para clarificar el rol funcional de la danta en los bosques Neotropicales (Hibert et al. 2011), resulta de particular interés determinar la relación entre el uso de especies en la dieta de los tapires (definido como la cantidad de recurso utilizado por los animales en un periodo de tiempo fijo) y la disponibilidad de alimento (definida como la cantidad de recurso accesible al animal en el mismo periodo de tiempo) (Manly et al. 2002). Si el uso de los recursos no es proporcional a la disponibilidad, se considera que hay un uso selectivo (Manly et al. 2002). Al evaluar esta relación, es posible no solo determinar qué especies de plantas son seleccionadas en la dieta de *T. terrestris*, sino entender cómo se afectan las comunidades de plantas y cómo las dantas suplen sus requerimientos alimenticios a nivel local.

Los objetivos de este estudio son (1) establecer la disponibilidad de alimento para *T. terrestris* en diferentes hábitats presentes en la Cuenca Media del Río Caquetá (Amazonas, Colombia), estimando disponibilidad de frutos y de especies para el ramoneo, (2) determinar el uso de especies de plantas en la dieta de *T. terrestris*, registrando signos de ramoneo y realizando un análisis macroscópico de restos de fruto en heces; (3) determinar la relación entre el uso de especies de plantas en la dieta de *T. terrestris* y la disponibilidad de alimento a partir de un análisis de regresión, el desarrollo de un modelo lineal generalizado y el cálculo del índice de selección de Jacobs para cada especie vegetal.

1.Marco Teórico

1.1 Importancia de la heterogeneidad ambiental en los sistemas ecológicos

En el mundo real los sistemas ecológicos son heterogéneos y están compuestos por parches que pueden ser identificados en un amplio rango de escalas (Wiens 1976, Levin 1992). Estos parches se definen por presentar características del ambiente discontinuas a las encontradas a su alrededor e implícitamente tienen un significado biológico y gran importancia para los organismos (MacArthur & Pianka 1966, Wiens 1976, Levin 1992, van Schaik et al. 1993).

1.1.1 Heterogeneidad en ecosistemas terrestres

En ecosistemas terrestres, el contexto más obvio de la existencia de parches en el espacio es el creado por los patrones de vegetación (Wiens 1976). Los factores críticos que determinan los patrones de las poblaciones de plantas son aquellos que influyen en el establecimiento de las plántulas y que determinan la probabilidad de germinación y supervivencia (Wiens 1976). Por ejemplo variaciones en condiciones microclimáticas (e.g. temperatura, radiación solar) y edáficas (e.g. fertilidad y humedad del suelo) pueden tener grandes efectos en la composición y estructura de la vegetación en un parche determinado o en las relaciones fenológicas de parches similares (Wiens 1976).

De igual manera, los parches de vegetación son en varios grados modificados o determinados por las poblaciones que ocurren en ellos y las interacciones que allí se presentan (Whittaker et al. 1973). Por ejemplo las interacciones de competencia de

diferentes fuentes (e.g. sombra, patrones radiculares diferenciales, formación de parches clonales y alelopatía entre otros) pueden llevar a que algunas especies supriman a otras o a que individuos de la misma especie se encuentren distanciados (Wiens 1976).

Por último, la respuesta de los herbívoros influirá también en la consolidación de parches de vegetación. Por un lado, los herbívoros que seleccionan su alimento pueden disminuir las poblaciones de sus plantas preferidas en determinadas áreas, abrir parches para la colonización de otras especies al reducir la competencia y aumentar la diversidad de la comunidad (Wiens 1976, Adler et al. 2001). Por otro lado, los herbívoros generalistas pueden también influir en la heterogeneidad de la vegetación concentrando su alimentación en ciertos lugares por periodos cortos de tiempo y luego moviéndose a otro lugar, o respondiendo a la variación en comunidad de plantas, alimentándose según la disponibilidad de alimento (Wiens 1976).

1.1.2 Heterogeneidad en los Bosques Tropicales

Como los bosques húmedos Neotropicales no son hábitats uniformes, algunas especies de plantas ocurren en los diferentes tipos de hábitats allí presentes (Salas 1996). Regiones de grandes extensiones boscosas como la Amazonía Noroccidental se han caracterizado por ser bastante heterogéneas y han sido descritas como un mosaico a diferentes escalas espaciales y temporales, con múltiples hábitats en interacción (Londoño & Álvarez 1997). Este mosaico es el resultado de la presencia de diferentes unidades geomorfológicas, que presentan variaciones en composición de suelos, topografía, patrones de inundación y comunidades de plantas (Duivenvoorden & Lips 1993).

Como ejemplo de la heterogeneidad espacial en los trópicos, puede hacerse referencia a las propiedades del suelo y el microambiente superficial causado por la influencia de factores físicos en los claros de bosque (Ricklefs 1977). La acción de estos factores altera la superficie del suelo, haciendo que las condiciones de doseles abiertos y cerrados sean tan diferentes, hasta el punto de que los claros son invadidos básicamente por especies pioneras o de sucesión (Ricklefs 1977). Por otro lado se ha expuesto

también que diferentes tipos de bosques presentan variaciones en composición y producción de frutos y en agrupación o dispersión de las cosechas (Fleming et al. 1987).

Además de la variación espacial encontrada en los trópicos, existe también una heterogeneidad temporal que se expresa en los patrones de producción de nuevas hojas y flores, presentes en la mayoría de las plantas tropicales leñosas (van Schaik et al. 1993). Estas últimas poseen picos de producción de nuevas hojas, flores y frutos (más que un patrón de producción continuo) que se relacionan con condiciones climatológicas como pluviosidad, radiación solar y temperatura (van Schaik et al. 1993, Stevenson 2004, Parrado 2005). Adicionalmente pueden ocurrir cambios inter-anales en los patrones de producción, encontrando en algunas especies una fructificación supra-anual o variaciones en el tamaño de las cosechas de un año a otro (Fleming et al. 1987).

1.1.3 Parches de vegetación: ejemplo de los Cananguchales

Uno de los ejemplos más ilustrativos de parches de vegetación en donde se encuentran condiciones bióticas y abióticas particulares, es el caso de los cananguchales. En algunos lugares de la Amazonía, se presentan extensiones de palmares donde la especie *Mauritia flexuosa* domina el estrato arbóreo. Estos palmares (conocidos como cananguchales o morichales) se encuentran en terrenos inundados o con drenaje deficiente, donde prosperan fácilmente por su sistema radicular especializado para este tipo de ambientes (Galeano 1991).

Es una de las palmas más abundantes en la Amazonía y Orinoquía y se estima que ocupa el área efectiva más grande en el Neotrópico (Galeano & Bernal 2010). El canangucho es una planta pionera, que coloniza rápidamente sitios con suelos saturados de agua, donde sus plántulas crecen fácilmente y se desarrollan con rapidez (Galeano & Bernal 2010). Las hojas de la palma al caer aportan materia orgánica, creando condiciones para el posterior establecimiento de una comunidad de plantas herbáceas y arbustivas y para el crecimiento de las primeras plántulas de árboles de áreas cercanas (Galeano & Bernal 2010).

M. flexuosa posee frutos alargados elipsoides con un mesocarpo anaranjado, muy carnoso y aceitoso (Galeano 1991). Durante las épocas de fructificación estas

formaciones vegetales son una fuente importante de alimento para la fauna (Galeano 1991) incluyendo boas, roedores, guacamayas, loros, tapires, pecaríes, peces, tortugas y primates (Castaño et al. 2007, Trujillo et al. 2011). Para la región del Medio Caquetá (Araracuara) se registró que la fructificación comienza en octubre y se extiende hasta julio-agosto, cuando se presenta la época de cosecha (Castaño et al. 2007). La floración y fructificación no ocurren en las mismas épocas ni en la misma intensidad cada año y tienden a ser más intensas cada dos años; los frutos son producidos cada dos años por individuo pero a nivel poblacional la producción es anual (Castaño et al. 2007). Cada palma puede producir entre cuatro y ocho racimos y cada uno puede contener entre 470 y 730 frutos; dado que cada fruto pesa en promedio 85g, cada palma puede producir entre 100 y 200 kg de fruta (Castaño et al. 2007).

1.2 Respuestas de los organismos ante la heterogeneidad ambiental

Son múltiples las consecuencias que tiene un ambiente heterogéneo conformado por parches de diferente composición y arreglo espacial, sobre la distribución y abundancia de los organismos (Levin 1992). Esta heterogeneidad es fundamental para las dinámicas poblacionales y para la organización de las comunidades, pues al determinar la manera como los organismos explotan y aprovechan su ambiente, influye en la abundancia de las poblaciones, en sus patrones de movimiento y en su persistencia en el tiempo y el espacio (Fahrig & Merriam 1985, Levin 1992, Turner et al. 1993). De esta manera, las dinámicas poblacionales no solo son una función de los organismos, sino que trascienden a una interacción con el medio que ofrece recursos de interés de manera variada (O'Neill et al. 1988). Diferentes especies y fenotipos tienen diferentes habilidades para aprovechar los recursos, lo que finalmente permite que coexistan o que se excluyan por competencia (MacArthur & Levins 1964, MacArthur & Pianka 1966).

1.2.1 Forrajeo de herbívoros en ambientes heterogéneos

A partir de la oferta heterogénea de recursos y en especial de la oferta de alimento, se han derivado varias hipótesis que plantean que los animales deben optimizar

energéticamente el uso de estos recursos (Charnov 1976). Los estudios en la teoría de forrajeo óptimo (OFT por sus siglas en inglés) comenzaron con las publicaciones teóricas de MacArthur & Pianka (1966) donde examinaron el comportamiento lógico de forrajeo de los animales, identificando los beneficios y los costos asociados a diferentes actividades.

Los supuestos de la OFT se basan en el hecho de que el fitness está asociado con el comportamiento de forrajeo de los animales y que ante esto, fuertes presiones selectivas favorecerán las estrategias que permiten a los individuos escoger hábitats de alta calidad para una actividad determinada como el forrajeo (Doligez & Boulinier 2008, Pianka 2008). Como una táctica de forrajeo óptimo maximiza la diferencia entre las ganancias de forrajeo y sus costos, la selección natural favorecerá los comportamientos que mejor manejen este balance (Pianka 2008). Esto quiere decir que un consumidor óptimo, debe esforzarse más en conseguir recursos que devuelvan la mayor cantidad de energía según la inversión realizada y no deben perder tiempo ni energía buscando recursos en momentos o lugares inapropiados (Pianka 2008). De esta manera, la calidad de las área de alimentación refleja, no solo la disponibilidad y la calidad del alimento que allí se encuentra, sino el grado en el que las condiciones locales limitan la tasa de consumo del alimento (Choquenot & Ruscoe 2003). Un individuo debe balancear la eficiencia de forrajeo con limitantes como exposiciones a depredadores, para maximizar la tasa en la que se utilizan los recursos (Choquenot & Ruscoe 2003).

Particularmente para herbívoros, se ha expuesto que el arreglo espacial de recursos y la densidad de plantas en diferentes parches, influye en el éxito de encontrar alimento y en las estrategias de forrajeo óptimo (Turner et al. 1993). Esto se ha traducido en propuestas como el teorema del valor marginal (MVT por sus siglas en inglés), el cual propone que los parches de forrajeo se evalúan basados en un umbral de ganancia de alimento estimado de la ganancia promedio neta entre parches y que los individuos rechazan los parches que se encuentran por debajo de ese umbral (Senft et al. 1987). Por otro lado, se han propuesto también mecanismos de forrajeo a partir de un lugar central (CPF por sus siglas en inglés), donde recursos no alimenticios como agua, guaridas, salados naturales y sitios con protección de depredadores influyen en el objetivo de forrajeo (Senft et al. 1987).

1.2.2 Dinámicas de forrajeo en diferentes escalas

Al igual que cualquier fenómeno ecológico, los patrones de forrajeo pueden ser estudiados en diferentes escalas dependiendo del nivel de detalle o generalidades que se quieran analizar (Levin 1992). Esto se debe a que los sistemas generalmente muestran una variabilidad característica en un rango de escalas espaciales, temporales y organizacionales, donde los patrones observados solamente en una escala, tendrán causas y consecuencias biológicas únicas (Levin 1992).

Dos de las escalas en las que la teoría de forrajeo óptimo se ha aplicado comúnmente son: (1) dieta óptima, (2) escogencia óptima de hábitat o parche (Pyke et al. 1977, Pyke 1984, Morris 1997, Perry & Pianka 1997, Pianka 2008).

- Dieta óptima

Pyke et al. (1977) exponen que los organismos deben maximizar la toma nutrientes y emplear diferentes tácticas para obtener una dieta óptima, basada en tres propiedades:

1. El consumo de un tipo de alimento es independiente de su abundancia y depende solo de la abundancia absoluta de los tipos de alimento con mayor valor nutricional. Un animal no se especializará en los ítems alimenticios no preferidos.
2. Mientras la abundancia de un tipo de alimento preferido aumente, el número de tipos de alimento no preferidos disminuye. Es decir que el aumento del alimento preferido lleva a mayor especialización.
3. Un tipo de alimento es completamente incluido en la dieta optima o completamente excluido. Los animales no exhibirán preferencias parciales.

Sin embargo, la propuesta expuesta anteriormente aplica para animales selectivos y existen explicaciones contrastantes para animales generalistas, en donde se maximiza la toma de nutrientes estableciendo su dieta a partir de la abundancia del recurso (Senft et al. 1987). Para estos casos, donde las señales sensoriales de oferta alimenticia se refuercen las unas a las otras y sean mayores, la escogencia de ítems alimenticios estará relacionada positivamente con la abundancia de ese ítem en el ambiente (Senft et al. 1987).

Además de consideraciones sobre abundancia de alimento y ganancia nutricional para la selección de dieta, en el caso de los herbívoros debe tenerse en cuenta la manera como tratan de superar las defensas tóxicas de las plantas (Ginane et al. 2005). Normalmente, los herbívoros tienden a seleccionar dietas ricas en nutrientes y bajas en concentraciones de toxinas y suelen aprender sobre estos aspectos, asociando propiedades sensoriales del alimento con sus consecuencias post-ingestión (Ginane et al. 2005).

- Selección óptima de hábitat

El hábitat es el lugar donde vive un organismo (Begon et al. 2006). Definiciones más amplias, exponen que un hábitat se compone de las áreas ocupadas por una especie, en donde tienen las condiciones físicas y biológicas adecuadas para sobrevivir y reproducirse (Lindenmayer et al. 2008, Moyle 2014). En un ambiente heterogéneo, se producen necesariamente diferentes patrones de hábitat para las especies (Wiens 1976), las cuales presentan una variedad de respuestas morfológicas, comportamentales y fisiológicas, desarrolladas a partir de regímenes de selectividad asociados a esta heterogeneidad (Wiens 1976, van Schaik et al. 1993). Estas respuestas adaptativas son las que confieren la flexibilidad necesaria para sobrevivir en ambientes fluctuantes (van Schaik et al. 1993).

Ante hábitats en el ambiente que difieren en calidad, se esperaría encontrar algún grado de selección en la utilización de este recurso por parte de los organismos (Wiens 1976). Se expone que un animal va a localizarse la mayor parte de su tiempo en áreas con mayor abundancia de alimento y progresivamente disminuirá el tiempo en áreas con menor abundancia de alimento (Pyke et al. 1977). Se espera entonces que el animal sea selectivo y que ajuste su tasa de encuentro con varios tipos de parche, dirigiendo el movimiento a los de mejor calidad y permaneciendo la mayor parte de su tiempo en los hábitats ricos en alimento (Wiens 1976, Pyke et al. 1977, Senft et al. 1987, Salas 1996, Medici 2010). Según la variabilidad de recompensa por unidad de tiempo viajado, una vez se encuentra un parche, este se explota al máximo dada la incertidumbre de encontrar otro (McIntyre & Wiens 1999).

1.3 *Tapirus terrestris* (Linnaeus, 1758)

1.3.1 Historia de vida

Los tapires son ungulados del orden Perissodactyla, pertenecientes a la familia Tapiridae, la cual está compuesta únicamente por el género *Tapirus* (Padilla & Dowler 1994). La danta de tierras bajas (*T. terrestris*) es el segundo mamífero terrestre más grande del Neotrópico, después de la danta centroamericana *T. bairdii* (Hershkovitz 1954). Poseen una dorso de color café oscuro, con las orejas bordeadas en blanco y la garganta de color gris (Padilla & Dowler 1994). Los adultos pueden tener hasta 300 kg de masa, una altura de 77 a 108 cm y una longitud total del cuerpo que varía de 221 cm a 204 cm en machos (Padilla & Dowler 1994, Brooks et al. 1997). Las dantas recién nacidas, tienen rayas horizontales y puntos de color blanco amarillento, una coloración que persiste hasta los siete meses de edad (Eisenberg & Redford 1999).

Tienen bajas tasas reproductivas, con largos periodos de gestación que duran aproximadamente 13 meses y dan a luz a una sola cría. Para dantas en cautiverio se han reportado periodos de vida de 32 años y una edad reproductiva promedio de tres años, teniendo que esperar 14 meses para poder dar a luz de nuevo (rango 14-28; n=4) (Hershkovitz 1954, Eisenberg & Redford 1999). De esta manera son “especies lentas” antes conocidas como especies con estrategia reproductiva K, caracterizadas por tener un gran tamaño corporal, periodos largos de vida y producción de un número bajo de descendencia con altos requerimientos de cuidado parental (Medici 2010).

Al ser mamíferos terrestres de gran tamaño, presentan una movilidad absoluta mayor que la de pequeños mamíferos y poseen amplios rangos de hogar de 5 km² en promedio, donde encuentran alimento suficiente u otros recursos vitales para sobrevivir a largo plazo (Medici 2010). Dados sus requerimientos espaciales y características de historia de vida, las poblaciones de tapires no llegan a tener niveles altos de abundancia local y son particularmente susceptibles a la cacería y a la pérdida y fragmentación de hábitat (Medici 2010).

1.3.2 Distribución y hábitat

Los tapires son descendientes de un grupo antiguo de animales relacionados con los caballos y rinocerontes primitivos y fueron muy abundantes y diversos en el Eoceno tardío, especialmente en Norte América y Asia (García et al. 2012). Este género aparentemente se originó en Europa durante el Oligoceno y luego se dispersó por Asia y Norte América (García et al. 2012). Posteriormente llegó a Sur América hace aproximadamente 3 millones de años en el gran intercambio biótico americano, donde pudieron sobrevivir las extinciones del Pleistoceno tardío, convirtiéndose en los mamíferos terrestres más grandes del Neotrópico (Norman & Ashley 2000, Woodburne 2010).

Las cuatro especies de dantas descritas hasta el 2013, se distribuyen en Centro América (*T. bairdii*), Sur América (*T. terrestris* y *T. pinchaque*) y en el Sudeste Asiático (*T. indicus*) (Tobler 2008). Sin embargo Cozzuol et al. (2013), describieron una quinta especie de danta, *Tapirus kabomani*, a partir de comparaciones morfológicas y moleculares (ADN mitocondrial) de especímenes de la Amazonía Occidental Brasileña con otras especies de *Tapirus*. Antes de la publicación de este estudio, se asumía que la diversidad observada en caracteres morfológicos y moleculares, representaban variaciones de *T. terrestris* (Cozzuol et al. 2013).

Como su nombre lo indica, la danta de tierras bajas, habita comúnmente las selvas bajas de Suramérica. Su distribución va desde Colombia hasta el norte de Argentina y ha sido registrada hasta 2000 m.s.n.m. en Jujuy, Argentina (Olrog 1979). Históricamente, esta especie se encontraba al este de los Andes y al norte de los pastizales y matorrales de Argentina, habitando el chaco, humedales, sabanas, llanos, catingas y bosques amazónicos húmedos e inundables (Naveda et al. 2008). Sin embargo, al norte de los Andes, esta especie ha ido desapareciendo de los valles interandinos secos y a lo largo de las fronteras agrícolas en algunas partes de la cuenca del Amazonas occidental y meridional y actualmente suele limitarse a los humedales y biomas forestales (Naveda et al. 2008). Aunque los hábitats que utiliza varían ampliamente, los tapires presentan una fuerte asociación con bosques riparios y áreas húmedas o inundadas estacionalmente (Brooks et al. 1997).

1.3.3 Especies de plantas consumidas por *T. terrestris*

La danta de tierras bajas es una especie herbívora, ramoneadora y frugívora que consume aproximadamente 460 especies de plantas en la región Neotropical (Hibert et al. 2011). Descansan durante el día y se alimentan durante la noche (Padilla & Dowler 1994), en donde pasan hasta 90% de sus horas activas forrajeando. Su movimiento resulta en la formación de caminos bien definidos (Medici 2010) que conectan parches de alimentación (Bodmer 1990). Su dieta consiste principalmente de partes vegetativas, las cuales poseen un bajo contenido nutricional, pero pueden hacer un uso extensivo de frutos como fuente de energía, cuando están disponibles (Foose 1982, Bodmer 1990, Salas & Fuller 1996, Fragoso 1997, Tobler et al. 2010). Los herbívoros no rumiantes como la danta, son eficientes digiriendo hojas y tallos por unidad de tiempo porque poseen largos sistemas digestivos que permiten altos tiempos de retención y mayor absorción nutricional (Foose 1982). De esta manera, utilizan la estrategia de consumir grandes cantidades de material vegetativo, en comparación al consumo de frutos y alimento de alto valor energético (Foose 1982).

Estudios sobre la dieta de *T. terrestris* se han realizado en diferentes países como Guayana Francesa (Henry et al. 2000, Hibert et al. 2011), Brasil (Galetti et al. 2001, Talamoni & Assis 2009, Barcelos et al. 2013), Perú (Bodmer 1990, Tobler et al. 2010), Colombia (Solano et al. 1996) y Venezuela (Salas & Fuller 1996) y se han enfocado principalmente en el consumo de frutos. Estos han demostrado que la diversidad de especies de plantas consumidas por la danta puede variar en gran medida a nivel regional y estacional, probablemente como consecuencia de la disponibilidad de alimento (Hibert et al. 2011) (Tabla 1-1).

Tabla 1-1. Listado de los frutos que se encuentran con mayor frecuencia en la dieta de *T. terrestris* según diferentes estudios realizados en bosques húmedos Neotropicales.

Pais	Referencia	Familia	Especies
Perú	Bodmer (1990)	Araceae	<i>Araceae</i> sp.
		Arecaceae	<i>Mauritia flexuosa</i>
			<i>Oenocarpus</i> sp.
			<i>Scheelea</i> (actualmente <i>Attalea</i>) sp.
	Sapotaceae	<i>Sapotaceae</i> sp.	
	Tobler et al. (2010)	Arecaceae	<i>Mauritia flexuosa</i>
		Bombacaceae	<i>Bombacaceae</i> sp.
		Moraceae	<i>Ficus</i> sp.
<i>Perbea</i> sp.			
Rubiaceae	<i>Genipa americana</i>		
Guayana Francesa	Henry et al. (2000)	Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i>
		Apocynaceae	<i>Pacouria guianensis</i>
		Moraceae	<i>Bagassa guianensis</i>
	Hibert et al. (2011)	Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i>
		Moraceae	<i>Helicostylis tomentosa</i>
			<i>Ficus</i> sp.
Brasil	Barcelos et al. (2013)	Apocynaceae	<i>Couma utilis</i>
		Melastomataceae	<i>Bellucia grossularioides</i>
			<i>Tococa bullifera</i>
	Fragoso & Huffman (2000)	Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i>
		Arecaceae	<i>Attalea maripa</i>
			<i>Mauritia flexuosa</i>
		Fabaceae	<i>Cassia moschata</i>
			<i>Enterolobium schomburgkii</i>
Colombia	Solano et al. (1996)	Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i>
		Moraceae	<i>Ficus</i> sp.
		Sapotaceae	<i>Chrysophyllum lucentifolium</i>
			<i>Pouteria procera</i>

1.3.4 *T. terrestris* en Colombia

T. terrestris se encontraba distribuida a lo largo de todo el país exceptuando las tierras bajas de la costa Pacífica, pero su hábitat ha disminuido considerablemente como consecuencia de la transformación de bosques para establecer potreros de ganadería, plantaciones de monocultivos de palma de cera, campos de arroz, conflicto armado, cultivos ilícitos y extracción de petróleo (Constantino 2005). Ante esto, actualmente se

encuentra restringida a la Amazonía y a los Llanos Orientales con una muy baja representación al norte del país (Taber et al. 2008).

Para Colombia, la información sobre *T. terrestris* es bastante escasa en particular para la región Amazónica. Sobre los hábitos alimenticios de la especie se cuenta con información de la región del Río Duda en el Parque Nacional Natural Tinigua (Meta), donde se identificaron 81 especies de plantas consumidas, entre las cuales sobresalen las familias Moraceae, Anacardiaceae y Sapotaceae (Tabla 1-1) (Solano et al. 1996).

En cuanto a los estudios que evalúan los requerimientos de hábitat de las dantas de tierras bajas, se han recopilado registros de *Tapirus terrestris colombianus* al noreste de Antioquia, en las tierras bajas del norte de la Cordillera Central (Arias et al. 2009). Estos registros se obtuvieron a partir de encuestas a campesinos y observaciones en campo con los cuales estimaron que las poblaciones en esta zona se distribuyen en áreas donde predomina el bosque primario, con pocos parches de bosque secundario (Arias et al. 2009). De igual manera, se recopilaron registros de un macho de esta subespecie en la Sierra Nevada de Santa Marta a partir de telemetría satelital (González et al. 2014). En este encontraron que el individuo utiliza constantemente los mismos parches de vegetación, conformados por un mosaico de coberturas de bosque húmedo y bosque secundario (González et al. 2014).

Por otro lado, en el 2005 el Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial promovió una iniciativa para la conservación de las diferentes especies de dantas en Colombia, implementando un Programa Nacional con líneas de acción, metas y actividades que fomentaran la protección de estos animales (Montenegro 2005). Especies como *Tapirus pinchaque* cuentan con información de distribución de poblaciones, actividad estacional, hábitos alimenticios y disponibilidad de hábitat (Lizcano & Cavelier 2000b, a, Lizcano et al. 2002, Lizcano & Cavelier 2004, Lizcano et al. 2005), que permite tener lineamientos para el manejo de la especie. Sin embargo muchos de estos aspectos son aún desconocidos para la danta de tierras bajas.

En Colombia, la legislación permite la cacería de subsistencia sin discriminación de sexo, talla, edad o época del año, en lugares fuera del Sistema Nacional de Áreas Protegidas

(Constantino et al. 2006). Este es el caso de los resguardos indígenas, donde la vulnerabilidad de los tapires hace necesario fomentar un uso sostenible de sus poblaciones a través de planes de manejo. Esto se debe a que la desaparición de los tapires tendría implicaciones en la seguridad alimentaria de las comunidades indígenas, las cuales dependen de estos animales como fuente de proteína (Brooks et al. 1997).

2. Justificación

Tapirus terrestris afecta la diversidad, abundancia y distribución de diferentes especies de plantas en los bosques Neotropicales (Fragoso & Huffman 2000, Fragoso et al. 2003). Por un lado, dado su tamaño y características de su sistema digestivo, la danta de tierras bajas puede tener un rol importante en la dispersión a largas distancias de semillas grandes que no pueden ser dispersadas por otros organismos, determinando el reclutamiento de las plantas que consumen (Bodmer 1990, Salas & Fuller 1996, Henry et al. 2000, Galetti et al. 2001, Tobler et al. 2010, O'Farrill et al. 2013). Por otro lado mantienen la heterogeneidad en el ambiente disminuyendo la abundancia de las especies preferidas en la dieta y cambiando la interacción de competencia entre las plantas (Medici 2010). Animales que generan este tipo de efectos son considerados ingenieros de ecosistemas y paisajes, al modificar las condiciones de disponibilidad de recurso para otras especies, causando o manteniendo cambios físicos en el ambiente biótico o abiótico (Beck et al. 2010). Para determinar el rol ecológico de la danta de tierras bajas, un primer paso es entender cómo utiliza las especies de plantas disponibles en el ambiente.

El marco del Proyecto “Efecto de la presencia de salados naturales en la distribución y uso de hábitat de la danta de tierras bajas (*Tapirus terrestris*) en el Amazonas Colombiano” (Armenteras et al. 2014), proveyó información de las localizaciones de un macho subadulto de *T. terrestris*, a partir de datos de telemetría satelital. La utilización de este tipo de tecnología ayuda a delimitar los estudios de dieta de mamíferos elusivos, en áreas y hábitats reales de forrajeo (Hibert et al. 2013).

Los resultados de este estudio ayudan a entender las estrategias que utilizan las dantas de tierras bajas para sobrevivir en la Amazonía Colombiana y generan información que

puede servir para modelar estrategias de manejo en escenarios futuros (García et al. 2012), caracterizar la calidad del hábitat de la especie, estimar parámetros en modelos de predicción de dieta (Manly et al. 2002) y para identificar factores que influyen en el uso que hacen las especies del espacio (Bodmer 1990, Salas 1996, Fragoso et al. 2003). Como en Colombia el conocimiento sobre *T. terrestris* es muy escaso o inédito, es necesario realizar este tipo de aproximaciones para la conservación de sus poblaciones.

3. Problema

Aunque el componente principal de la dieta de *T. terrestris* es el ramoneo y en ciertos periodos del año consume únicamente material vegetativo, muchos de los estudios de las plantas que consume se han concentrado en entender el componente frugívoro (Hibert et al. 2013). Adicionalmente, estos se han enfocado en inventariar la dieta y pocos han evaluado su relación con el alimento disponible (Bodmer 1990, Salas & Fuller 1996, Downer 2001). Esto puede deberse a que las dantas son animales nocturnos, solitarios y elusivos (Padilla & Dowler 1994), lo que ha dificultado el conocimiento de diferentes aspectos de su ecología incluyendo el estudio de su dieta y la selección de alimento (Hibert et al. 2011). Ante las variaciones regionales en la dieta de la danta de tierras bajas y la escases de información sobre la selección en su dieta, son necesarios estudios que amplíen la información sobre sus requerimientos alimenticios y que permitan entender cuáles son sus estrategias de supervivencia a nivel local (Manly et al. 2002).

4. Preguntas de Investigación

¿Cómo utiliza *T. terrestris* el alimento disponible en la Cuenca Media del Río Caquetá?

Particularmente se busca responder:

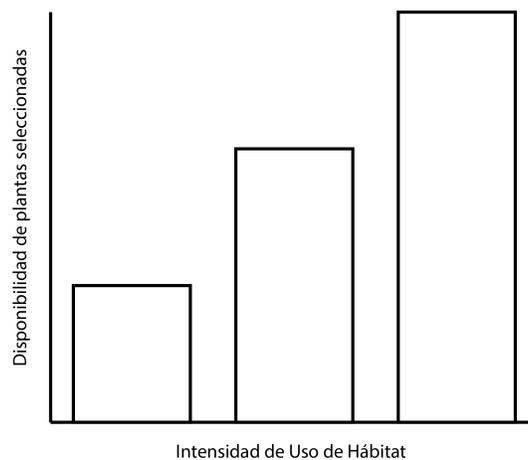
¿Cómo varía la disponibilidad de alimento para *T. terrestris* en los diferentes hábitats que utiliza en la Cuenca Media del Río Caquetá?

¿Es selectivo el uso que hace *T. terrestris* de las especies de plantas disponibles en la Cuenca Media del Río Caquetá? Si es así, ¿Cómo cambia el uso del alimento disponible en diferentes épocas del año?, ¿Es diferente la selección en el ramoneo y en consumo de frutos?

5. Hipótesis

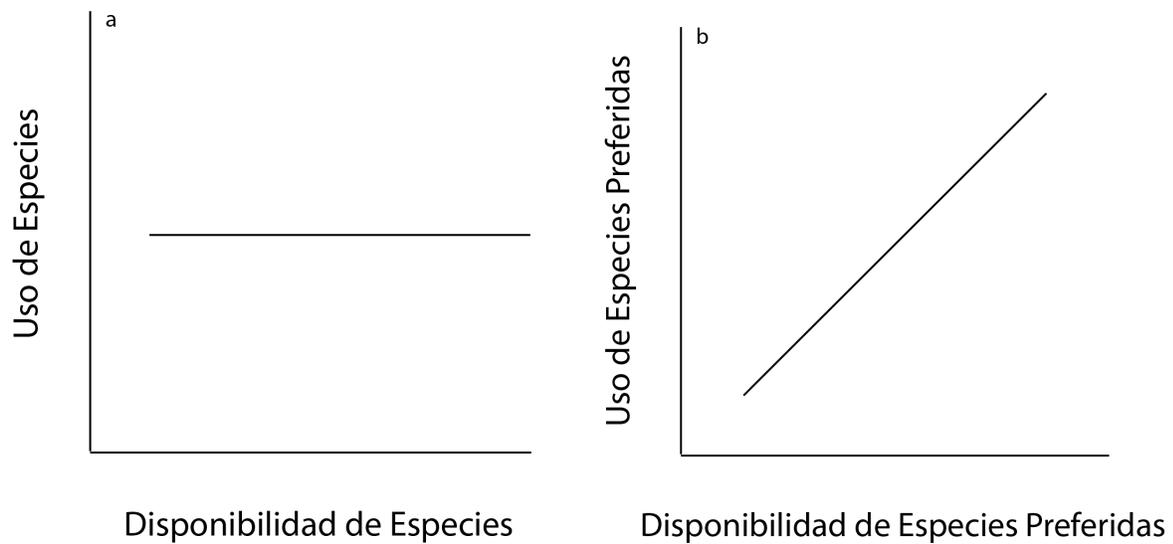
Con base en las propuestas de la teoría de forrajeo óptimo sobre el uso de hábitat, se esperaría que los hábitats con mayor intensidad de uso por parte de la danta son aquellos que presentan una mayor disponibilidad de plantas preferidas o seleccionadas en su dieta (Figura 5-1).

Figura 5-1: Hipótesis 1- Diferencias en disponibilidad de alimento en hábitats con diferente intensidad de uso por parte de *T. terrestris*.



Según las propiedades de la teoría de dieta óptima, si las dantas presentan una dieta selectiva no se esperaría encontrar relación entre el uso y la disponibilidad de especies de plantas (Figura 5-2). Por el contrario, sí se esperaría encontrar una relación positiva entre el uso de especies de plantas preferidas por las dantas y su disponibilidad en el ambiente (Figura 5-2).

Figura 5-2: Hipótesis 2-Relación entre la disponibilidad y uso de a) especies en la dieta de *T. terrestris* y b) especies de plantas preferidas.



6. Objetivos

6.1 Objetivo General

Analizar la dieta y la disponibilidad de alimento para *T. terrestris* en la Cuenca Media del Río Caquetá.

6.2 Objetivos Específicos

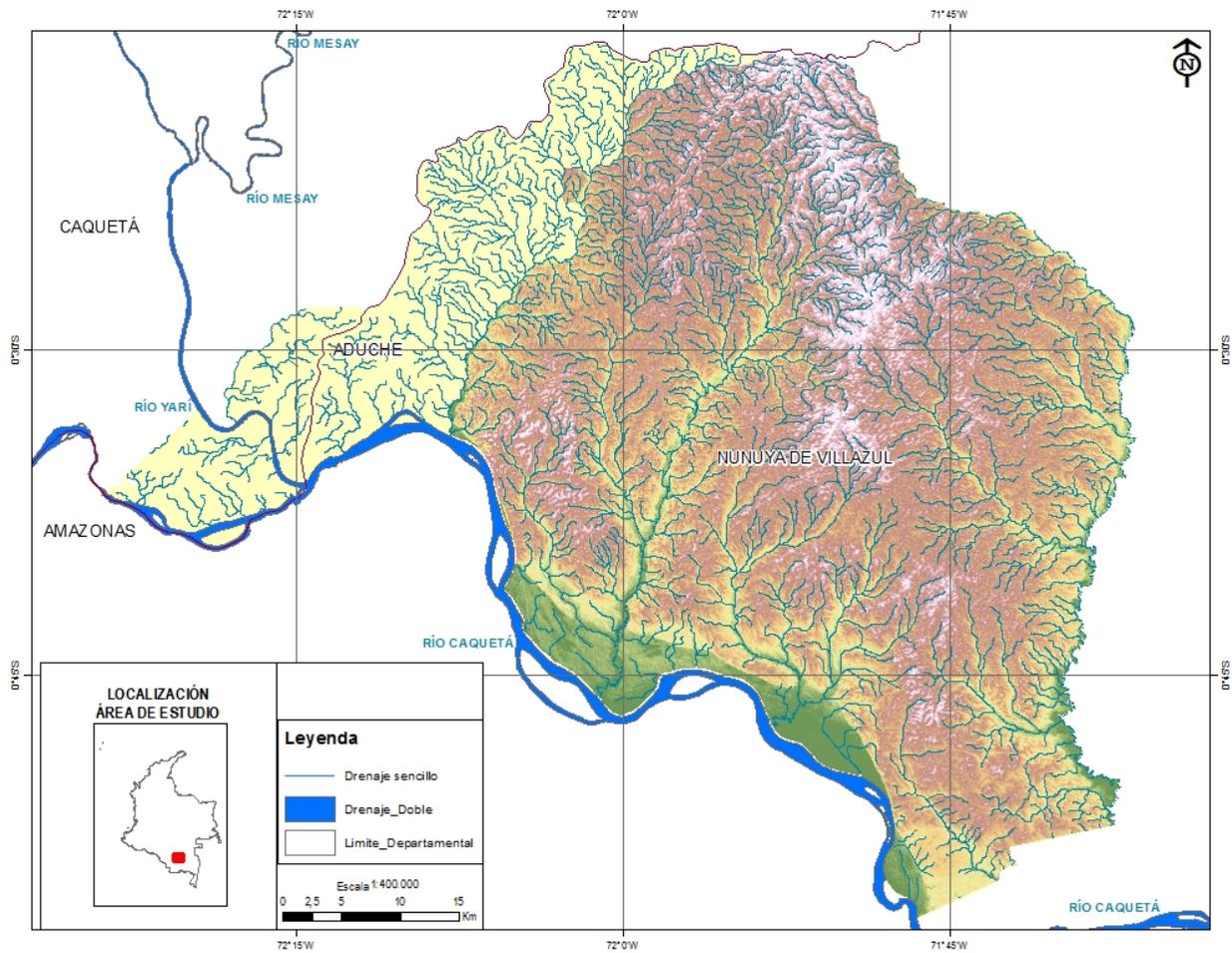
1. Establecer la disponibilidad de alimento para *T. terrestris* en la Cuenca Media del Río Caquetá.
2. Determinar el uso y la selección de especies de plantas en la dieta de *T. terrestris* en la Cuenca Media del Río Caquetá.

7. Metodología

7.1 Área de estudio

El área de estudio se encuentra ubicada en la Cuenca Media del Río Caquetá, en el Resguardo Nonuya de Villazul, corregimiento de Puerto Santander y de Mirití Paraná, Departamento de Amazonas (Colombia). Está situada aproximadamente de 150 a 300 m.s.n.m. (Duivenvoorden & Lips 1995) alrededor del punto de coordenadas: 72°2'32.283" W, 0°27'14.764"S (Figura 7-1). El clima del área se clasifica como Tropical, con un promedio de lluvias anual de 3060 mm y una temperatura media de 25.7°C (Duivenvoorden & Lips 1995). Los meses más secos son de diciembre a febrero (promedio de lluvias mensual de 100 mm) y los más húmedos son de abril a junio, con el mayor promedio de lluvias en mayo (409 mm (Duivenvoorden & Lips 1995). Hay una ligera disminución de la precipitación en el mes de agosto (veranillo) (Duivenvoorden & Lips 1993). El área pertenece a las zonas de vida del bosque húmedo tropical del sistema de zonas de vida de Holdridge (Holdridge et al. 1971) y presenta diferentes unidades geomorfológicas entre las que se encuentran llanuras aluviales de los ríos Amazónicos y llanuras sedimentarias terciarias (Duivenvoorden & Lips 1995). Estas presentan diferencias en sus respectivas unidades de paisaje y composición florística (Tabla 7-1) (Duivenvoorden & Lips 1993).

Figura 7-1: Mapa del Resguardo Indígena Nonuya de Villazul (Amazonas, Colombia)
(González 2015).



Dieta y disponibilidad de alimento para la danta de tierras bajas (*Tapirus terrestris*) en la Cuenca Media del Río Caquetá (Amazonas, Colombia)

Tabla 7-1: Unidades geomorfológicas de Llanura aluvial de los ríos Amazónicos y de planos sedimentarios presentes en el Resguardo Nonuya de Villazul. Se describen diferentes sistemas y unidades del paisaje que las componen, los tipos florísticos y estructurales de la vegetación y la descripción de cada tipo de bosque. Modificado de Duivenvoorden & Lips (1993).

Unidad geomorfológica	Sistema del paisaje	Unidad del paisaje	Tipo florístico de la vegetación	Tipo estructural de la vegetación	Descripción y observaciones
Llanura aluvial de los ríos amazónicos	Plano de inundación ríos aguas claras	Complejo de orillales bajos	<ol style="list-style-type: none"> 1. <i>Didymocistus chrysadenius-Euterpe precatoria</i> 2. <i>Brownea grandiceps-Iriartea deltoidea</i> 3. <i>Goupia glabra-Clathrotropis macrocarpa</i> 	Bosque alto de biomasa alta y bosque alto de biomasa intermedia	En la primera comunidad, entre las especies de alta frecuencia se encuentra <i>Licania longistyla</i> . Este bosque se encuentra en las partes bien drenadas de las llanuras de los ríos amazónicos y crece en las partes convexas del complejo de orillales bajos. En la segunda comunidad las especies más frecuentes son <i>Brownea grandiceps</i> , <i>Guarea</i> sp., <i>Virola duckei</i> e <i>Inga thibaudiana</i> . La tercera comunidad esta caracterizada por árboles como <i>Dacryodes</i> cf. <i>roraimensis</i> , <i>Sloanea</i> aff. <i>macroana</i> , <i>Nealchornea yapurensis</i> y <i>Pouteria</i> sp.
		Complejo de orillales altos	<ol style="list-style-type: none"> 1. <i>Brownea grandiceps-Iriartea deltoidea</i> 2. <i>Goupia glabra-Clathrotropis macrocarpa</i> 	Bosque alto de biomasa intermedia	*
		Basines	<ol style="list-style-type: none"> 1. <i>Lorostemon bombaciflorum-Oxandra polyantha</i> 2. <i>Oenocarpus bataua-Mauritia flexuosa</i> 	<p>Bosque pantanoso de palmas, de densidad relativamente baja</p> <p>Bosque pantanoso de palmas, de dosel bajo y de densidad alta de arbolitos</p>	En la primera comunidad, <i>Vatairea guianensis</i> , <i>Mauritia flexuosa</i> y <i>Euterpe precatoria</i> hacen parte de las especies más frecuentes. Aunque el piso puede secarse superficialmente en las épocas de niveles bajos de los ríos, los suelos quedan permanentemente saturados por el agua. La segunda comunidad está caracterizada por la alta frecuencia de la palma <i>Oenocarpus bataua</i> . Este bosque crece en áreas con suelos muy ácidos, permanentemente saturados por agua y con fluctuaciones pequeñas en el nivel del agua
	Terrazas	Partes planas, bien	1. <i>Goupia glabra-Clathrotropis</i>	Bosque alto de biomasa alta	*

		drenadas	<i>macrocarpa</i>		
Planos sedimentarios	Plano de origen sedimentario terciario	Plano con disección regular y profunda	1. <i>Swartzia schomburgkii-Clathrotropis macrocarpa</i>	Bosque alto de biomasa alta y bosque alto de biomasa intermedia	Esta comunidad está caracterizada por los árboles <i>Swartzia schomburgkii</i> , <i>Protium grandifolium</i> , <i>Mezilaurus itauba</i> , <i>Tachigali aff. paniculata</i>
			<i>Goupia glabra-Clathrotropis macrocarpa</i>	Bosque alto de biomasa alta y bosque alto de biomasa intermedia	*
		Partes planas	<i>Goupia glabra-Clathrotropis macrocarpa</i>	Bosque alto de biomasa alta	*
			<i>Swartzia schomburgkii-Clathrotropis macrocarpa</i>	Bosque alto de biomasa alta y bosque alto de biomasa intermedia	*
			<i>Mauritia carana-Rhodognaphalopsis brevipes</i>	Bosque moderadamente bajo a bajo, de densidad arbórea alta	Las especies de mayor frecuencia son <i>Couma catinae</i> y <i>Clusia spathulaefolia</i> . Este bosque se encuentra en suelos podzolizados.
* Corresponde a comunidades de plantas previamente mencionadas en la tabla.					

En el marco del proyecto “Efecto de la presencia de salados naturales en la distribución y uso de hábitat de la danta de tierras bajas (*Tapirus terrestris*) en el Amazonas Colombiano” (Armenteras et al. 2014), se identificaron las áreas utilizadas por la danta de tierras bajas en la zona de estudio. Se obtuvieron datos provistos por un collar de telemetría con un sistema GPS GEN4 (Telonics Inc.) el cual fue instalado en un macho subadulto por un periodo de seis meses (agosto-enero de 2015) y programado para calcular la posición geográfica del individuo cada media hora durante la noche. La utilización de este tipo de collares ya se ha realizado con dantas en otras localidades sin presentar contraindicaciones en salud o comportamiento de los animales capturados (Tobler 2008, Medici 2010).

Específicamente, el área de trabajo se estableció a partir de las localizaciones del individuo portador del collar, las cuales se utilizaron para calcular su rango de hogar con el método Kernel y estimar una distribución de utilización (UD) (Kie et al. 2010). Esta

última da una densidad de probabilidad para relocalizar al animal en un punto con determinadas coordenadas geográficas (x,y) (Calenge 2006) y representa la intensidad de uso por un animal en su rango de hogar (Kie et al. 2010). Se determinaron áreas mínimas con la probabilidad de encuentro igual a 0.95, 0.50 y 0.25 en las horas donde las dantas están activas y alimentándose (17:00 h a 9:00 h) (Armenteras et al. 2014).

7.2 Métodos

7.2.1 Disponibilidad de plantas para el ramoneo de *T. terrestris*

El área con alta intensidad de uso por parte del individuo monitoreado, correspondió al hábitat de cananguchal y al ecotono con bosque inundable, mientras que las áreas con media y baja intensidad de uso correspondieron a Bosque de Tierra Firme. Para documentar las plantas ocurriendo en el rango de hogar delimitado, se establecieron 10 transectos de 50x2 m (0.1 ha) (Gentry 1982, Villarreal et al. 2004). Las áreas de alta y media intensidad de uso, tuvieron 5 transectos cada una, los cuales fueron distribuidos al azar y ubicados distanciados uno del otro mínimo por 20 m. Se registraron todos los individuos con una altura de 30-150 cm (n=1966), el cual es el rango reportado como disponible para el ramoneo de tapires (Terwilliger 1978b, Salas & Fuller 1996, Foerster & Vaughan 2002) y con un diámetro de tallo (medido a 30 cm desde la superficie del suelo) mayor o igual a 0.7 cm (≥ 2 cm de circunferencia), definido a partir de observaciones personales sobre el ramoneo de *T. terrestris* en el área de estudio. Las plantas con una altura mayor a 150 cm cuyas ramas se encontraban dentro del rango de muestreo fueron también registradas. La disponibilidad de cada especie de planta se obtuvo con el Índice de Valor de Importancia (I.V.I) que expresa valores de abundancia, frecuencia y dominancia (Tabla 7-2) (Villarreal et al. 2004).

Tabla 7-2: Estimación de la disponibilidad de plantas para el ramoneo de *T. terrestris* a partir del Índice de Valor de Importancia (IVI).

I.V.I= Abundancia Relativa + Frecuencia Relativa + Dominancia Relativa	Abundancia = # de individuos de una especie multiplicado por # de transectos (# Indiv. sp A x # de transectos)
	Abundancia relativa = abundancia de una especie dividida entre la sumatoria de todas las abundancias (D sp A/D total)
	Frecuencia = # de transectos donde se registra una especie dividido entre # de transectos (F sp A/# de transectos)
	Frecuencia relativa= frecuencia de una especie dividida entre la sumatoria de todas las frecuencias de las especies (F sp A/ F total)
	Dominancia = sumatoria del área basal (cm ²) de todos los individuos de una especie.
	Dominancia relativa = dominancia de una especie dividida entre la sumatoria de todas las dominancias de las especies (D sp A/D total)

7.2.2 Disponibilidad de frutos para *T. terrestris*

En las áreas con alta, media y baja intensidad de uso en el rango de hogar del individuo monitoreado, se establecieron 3 transectos lineales de aproximadamente 3 km cada uno (longitud total de 8,67 km) para realizar una estimación de productividad de frutos.

En los meses de marzo, abril, agosto y septiembre de 2015 estos transectos fueron recorridos y se llevó a cabo el procedimiento propuesto Stevenson (2004) para estimar la producción de frutos en el área:

1. Se registraron e identificaron todos los árboles en fruto que proyectaban su copa por encima del transecto y se midió el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la distancia perpendicular del tallo al transecto.
2. Se estimó visualmente el número de frutos de cada árbol en 5 unidades de muestreo de 1m³, en componentes del árbol que normalmente contienen frutos para luego calcular un promedio de los conteos y multiplicarlo por el número estimado de unidades de conteo presentes en la copa del árbol (Chapman et al. 1992). Este último fue determinado

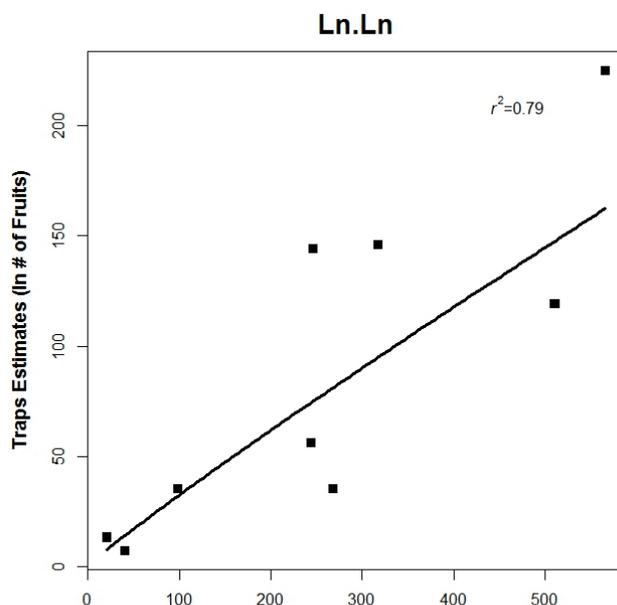
estimando el número de unidades de conteo en una rama del árbol y el número de ramas del árbol (Chapman et al. 1992).

3. La estimación visual fue calibrada con el estimado de la cosecha de 5 especies de plantas de frutos capsulares (*Mollia lepidota* Spruce ex Benth., *Virola sebifera* Aubl., *Virola* sp.1, *Virola* sp. 7. *Hevea guianensis* Aubl.), obtenido con 45 trampas de fruto de 1m². Se seleccionaron dos individuos por especie y se colocaron 5 trampas por individuo, excepto para la especie *Mollia lepidota* Spruce ex Benth en donde solo se obtuvo información de un individuo. La relación LN-LN permitió corregir los estimados visuales a partir de la siguiente ecuación:

$$\text{(Ecuación 1): } \ln(\text{Número de Frutos}) = -0.804 + 0.930 * \ln(\text{Estimación Visual})$$

De esta manera, a pesar de la inexactitud de las estimaciones visuales, fue posible corregir estos valores y predecir el 79% de la variación en la producción de frutos estimada a partir de trampas de fruto (Figura 7-2). La corrección no fue aplicada a especies de frutos caulinares ni a palmas porque tienen frutos grandes que no están cubiertos por hojas y en muchos casos se encuentran agrupados, por lo que las estimaciones visuales probablemente están menos sesgadas (modificado de Stevenson, 2004).

Figura 7-2: Relación entre la estimación de número de frutos en trampas de 1 m² y la estimación visual del número de frutos para calibrar la estimación visual del número de frutos de los árboles registrados.



Siguiendo la metodología de Stevenson (2004) se obtuvo la productividad de frutos por hectárea para cada especie, a partir del siguiente protocolo:

Se obtuvo el peso seco de 1 a 10 frutos de cada especie encontrada en el transecto para obtener un peso seco promedio. Se calculó la biomasa de frutos producida por cada árbol (peso promedio*estimación corregida del tamaño de la cosecha) para luego calcular la producción de frutos total por especie sumando la producción de cada árbol y dividiendo por el área de muestreo. Esta área varió entre especies pues es más probable encontrar frutos de árboles grandes que de árboles pequeños (Stevenson 2004). Por esta razón, el área efectiva de muestreo fue mayor para árboles de mayor tamaño y se calculó multiplicando la longitud total del transecto y el ancho efectivo del transecto. Este último se calculó *a posteriori* a partir de la relación entre el DAP (eje-x) y la distancia perpendicular entre el transecto y el tallo del árbol (eje-y). Se utilizaron dos regresiones lineales, una para árboles produciendo frutos en la copa (Ecuación 2) y otra para palmas y árboles produciendo frutos en el tronco (Ecuación 3). Se obtuvieron dos ecuaciones diferentes por ser mayor la probabilidad de encontrar frutos en el suelo, provenientes de un árbol en cosecha, que de una palma de tamaño similar, o de un árbol con frutos en el tallo (Stevenson 2004). La pendiente de cada ecuación es la encontrada con la relación entre el DAP y la distancia (transformadas logarítmicamente) y el intercepto es el promedio del intercepto de la relación inicial y el intercepto de la línea con la misma pendiente, pero cruzando la planta más distante en el análisis.

(Ecuación 2): $\ln(\text{Ancho Transecto}+1)=3,27+0,257 \cdot \ln(\text{DAP})$

(Ecuación 3): $\ln(\text{Ancho Transecto}+1)=2,55+0,547 \cdot \ln(\text{DAP})$

El material colectado sobre disponibilidad de frutos y plantas para el ramoneo se procesó en el Laboratorio de Botánica de la Universidad Nacional de Colombia, se identificó con ayuda de claves, literatura especializada (Gentry 1993), visita a diferentes herbarios y consulta a expertos de diferentes grupos. Finalmente será depositado en la colección del Herbario Nacional Colombiano del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, bajo la numeración de Juliana Vélez Gómez.

7.2.3 Ramoneo y consumo de frutos por parte de *T. terrestris*

Para determinar la dieta de *T. terrestris* se utilizaron los métodos clásicos de identificación de signos de ramoneo y análisis macroscópico de heces y una tercera fuente de información proveniente del conocimiento ecológico tradicional de la comunidad indígena Muinane presente en la región. Estos métodos fueron seleccionados con base en la revisión de técnicas para el estudio de la dieta de tapires realizada por Hibert et al. (2011).

Durante el mes de marzo, en los 5 transectos establecidos en el hábitat de cananguchal y el ecotono que forma con el bosque inundable, se registraron y colectaron las plantas que presentaban signos recientes de ramoneo como tallos partidos, hojas cortadas y peciolos remanentes (Hibert et al. 2011), acompañados de huellas recientes de tapires para minimizar el error de registrar signos de otros ungulados (Downer 2001, Lizcano & Cavellier 2004, Hibert et al. 2011). En el mes de agosto se revisaron nuevamente los transectos con el fin de evaluar diferencias estacionales en el uso de alimento y adicionalmente se revisaron los transectos establecidos en el bosque de tierra firme para comparar el uso de alimento en dos tipos de hábitat diferentes.

Se considera que el forrajeo de partes vegetativas registrado, fue realizado por individuos de *T. terrestris*. En el área de estudio se encontraron principalmente registros de danta, incluyendo huellas, heces y registros visuales y auditivos. De las 5 especies de ungulados comunes en la Amazonía, la danta de tierras bajas es la que presenta una dieta con mayor consumo de fibra y partes vegetativas en comparación con las otras 4 especies. Sumado a esto, no se encontraron registros de venados (*Mazama americana* y *M. nemorivaga*) ni del “cerrillo” (*Pecari tajacu*) y tan solo se encontraron registros de “puercos” (*Tayassu pecari*). Sin embargo, la dieta de estas 4 especies se compone principalmente de frutos (60-90% de la dieta) (Bodmer 1991) y son consideradas frugívoras siguiendo la definición propuesta por (Terborgh 1986). Adicionalmente estar trabajando en el rango de hogar de una danta monitoreada, permite tener certeza de que el área es efectivamente utilizada por el animal.

Para evaluar el consumo de frutos se recolectaron heces de tapires durante las actividades de campo (n=19). Solo se colectaron las heces que se reconocía que habían

sido depositadas recientemente (pocos días antes) por su olor y color (Tobler et al. 2010). Las colectas frescas se depositaron en bolsas de filtrado con un tamaño de malla de 0.1 mm, secadas al sol por un periodo aproximado de dos semanas y en un horno para el secado de material vegetal a 70°C por tres días, para luego ser almacenadas en bolsas plásticas (Tobler et al. 2010). Posteriormente se separó el material fibroso de los residuos de fruto y se pesaron independientemente para determinar el porcentaje de cada uno en la dieta. Se identificaron macroscópicamente los residuos de fruto en las muestras, comparándolos con una colección de referencia realizada a partir de los frutos disponibles en la zona de estudio, con especímenes de herbario, fotografías (Salas & Fuller 1996) y mediante la consulta a expertos botánicos. Para determinar el uso de las diferentes especies en la dieta de *T. terrestris* se calculó un índice combinado para cada especie (Tabla 7-3) (modificado de Downer, 2001).

Durante los últimos 30 años diferentes instituciones y organizaciones han trabajado en el amazonas colombiano y se han desarrollado diferentes procesos de colaboración entre indígenas y científicos que incorporan dos sistemas de conocimiento para estudios ecológicos (e.g. estudios de patrones de producción de frutos y el rol de los animales en los patrones de distribución espacial de especies en bosques húmedos de tierra firme) que permiten un mejor entendimiento de los bosques húmedos tropicales (Parrado 2007). De esta manera, para completar el listado de especies consumidas por *T. terrestris* en el área de estudio, se realizaron dos series de entrevistas y una expedición a campo con abuelos sabedores de la comunidad Muinane y Nonuya donde se señalaron algunas especies consumidas por la danta de tierras bajas. El enfoque de las entrevistas fue el reconocimiento de frutos, mientras que el de la expedición a campo fue el reconocimiento de plantas ramoneadas mediante observación directa. Todas las especies mencionadas fueron colectadas para su posterior identificación, con el fin de ampliar el conocimiento sobre la diversidad de especies consumidas por la danta de tierras bajas, sin embargo esta información no fue utilizada para ser análisis cuantitativos, ni para evaluar la relación de uso y disponibilidad de especies de plantas.

Dieta y disponibilidad de alimento para la danta de tierras bajas (*Tapirus terrestris*) en la Cuenca Media del Río Caquetá (Amazonas, Colombia)

Tabla 7-3. Estimación del uso de alimento por *T. terrestris* en la Cuenca Media del Río Caquetá (Amazonas, Colombia)

Especies ramoneadas	I.C ramoneo= Abundancia Relativa + Frecuencia Relativa	<p>Abundancia = # de individuos de una especie ramoneada multiplicado por # de transectos (# Individ. sp A x # de transectos)</p> <p>Abundancia relativa = abundancia de una especie ramoneada dividida entre la sumatoria de todas las abundancias (D sp A/D total)</p> <p>Frecuencia = # de transectos donde se registra una especie ramoneada dividido entre # de transectos (F sp A/# de transectos)</p> <p>Frecuencia relativa= frecuencia de una especie ramoneada dividida entre la sumatoria de todas las frecuencias de las especies (F sp A/ F total)</p>
Especies con frutos consumidos	I.C frutos= Frecuencia Relativa + Dominancia Relativa	<p>Frecuencia = # de muestras fecales donde se registra una especie dividido entre # total de muestras (F sp A/# total de muestras)</p> <p>Frecuencia relativa= frecuencia de una especie dividida entre la sumatoria de todas las frecuencias de las especies (F sp A/ F total)</p> <p>Dominancia = sumatoria del peso seco (g) de todos restos o semillas de una especie encontrados en las muestras fecales.</p> <p>Dominancia relativa = dominancia de una especie dividida entre la sumatoria de todas las dominancias de las especies (D sp A/D total)</p>

7.2.4 Análisis de datos

Para evaluar la variación en disponibilidad de alimento en los diferentes tipos de hábitat presentes en el rango de hogar del individuo monitoreado, se realizó un contraste de homogeneidad a partir de una prueba χ^2 , para determinar diferencias en la proporción de taxones de plantas muestreadas durante el mes de agosto en bosque de tierra firme, cananguchal y el ecotono con bosque inundable.

Para entender la manera como la danta de tierras bajas utiliza el alimento, se determinaron en primer lugar las diferencias en el porcentaje consumido de fibra y fruto en los dos periodos de muestreo, a partir de un análisis de varianza (ANOVA). Posteriormente, con el fin de evaluar la selección de alimento en la dieta de *T. terrestris*,

se realizó un análisis de regresión para determinar la relación entre el uso de especies de plantas por parte de la danta (IC) y la disponibilidad de dichas especies en la zona de estudio calculada mediante el IVI de ramoneo y la productividad de frutos. En este último caso se obtuvo un valor promedio de la productividad obtenida en los meses de marzo y abril y de la obtenida en los meses de agosto y septiembre, para establecer dos periodos de muestreo que pudieran ser comparados posteriormente. Los valores promedio obtenidos fueron transformados logarítmicamente. Como solo se encontró ramoneo por parte de la danta en el área correspondiente al hábitat de cananguchal y el ecotono con bosque inundable, se utilizaron los 5 transectos de esta área para el cálculo del IC y el IVI de ramoneo (Tabla 7-2 y 7-3).

Por otro lado, para evaluar qué especies en particular son seleccionadas positivamente por la danta de tierras bajas, al ser utilizadas en mayor proporción a su disponibilidad, se calculó el índice de selección de Jacobs (D) por especie (Ecuación 4), donde r es la abundancia relativa de las especies consumidas por la danta y p la abundancia relativa de las especies disponibles en el ambiente (Jacobs 1974). Valores de -1 a 0 indican selección negativa y de 0 a 1 selección positiva. Para las especies que se encontraron en los dos periodos de muestreo, el índice de selección se obtuvo a partir del valor promedio de los dos periodos. Para algunas especies de frutos no fue posible calcular el Índice de Selección de Jacobs por la baja correspondencia de frutos disponibles en el hábitat y los identificados en las heces.

$$\text{(Ecuación 4): } \mathbf{D} = (r - p)/(r + p - 2rp)$$

Una vez se obtuvieron las especies seleccionadas positivamente en el ramoneo de la danta, se evaluó la relación entre el IC de ramoneo y la interacción entre el IVI y el índice de selección de Jacobs mediante un modelo de regresión para los dos periodos, para evaluar si la disponibilidad de especies preferidas influye el uso de especies de plantas por la danta. De igual manera, se obtuvieron los residuos del modelo.

Para explicar la presencia o ausencia del ramoneo por parte de la danta en función de las familias consumidas y el periodo de muestreo, se llevó a cabo un modelo lineal generalizado mixto (MLGM). En este análisis se partió de un modelo binomial saturado que comprendía las variables fijas de altura de planta, diámetro del tallo, familia y periodo

de muestreo y se utilizó el transecto como variable aleatoria, para eliminar autocorrelación espacial. En el modelo se incluyeron las 3 familias más abundantes (Rubiaceae, Fabaceae y Melastomataceae), una cuarta categoría en donde se agrupan plantas de la familia Arecaceae y Clusiaceae (“A/C”) y una quinta categoría donde se agrupan el resto de familias menos abundantes en el área (“Otros”). Esta agrupación fue necesaria para obtener 3 datos mínimos requeridos por modelo, cuando evaluaba las variables transecto, familia y periodo de muestreo en conjunto. Se obtuvo el modelo mínimo adecuado con el menor valor AIC, eliminando las variables que no fueron significativas (e.g. altura de plantas y diámetro de tallo). Como el modelo mostró interacción entre las variables familia y periodo de muestreo, se realizó un test de Tukey-HSD para determinar diferencias entre las combinaciones de los diferentes niveles de las dos variables.

Por último, para evaluar la relación entre el uso de especies por ramoneo (IC ramoneo) y por consumo de frutos (IC frutos) se realizó un análisis de regresión lineal.

8. Resultados

8.1 Disponibilidad de alimento en habitats utilizados por *T. terrestris* en la Cuenca Media del Río Caquetá

De las plantas disponibles para el ramoneo de *T. terrestris*, se identificaron 438 especies, distribuidas en 103 géneros y 61 familias para los dos meses de muestreo. La proporción de familias de plantas fue significativamente diferente en los diferentes tipos de hábitat encontrados en el rango de hogar del individuo monitoreado ($\chi^2=820.32$, $df=112$, $p<0.001$). En bosque de tierra firme fue significativamente mayor la proporción de las familias Arecaceae, Marantaceae, Myristicaceae y de helechos (Figura 8-1). En el Canaguchal las familias con una proporción significativamente mayor fueron Euphorbiaceae, Gentianaceae, Melastomataceae y Myrtaceae, mientras que en el borde de canaguchal fue significativamente mayor la proporción de Fabaceae, Malvaceae, Ochnaceae, Rubiaceae y Vochysiaceae (Figura 8-1).

Respecto a la disponibilidad de especies en fruto, en total se registraron 206 individuos fructificando en los meses de muestreo a partir de los cuales se identificaron 90 especies, distribuidas en 57 géneros y 33 familias. 42 especies se encontraron en cosecha en marzo, 46 en abril, 21 en agosto y 26 en septiembre. Se encontraron diferencias significativas en la proporción de especies fructificando en los diferentes tipos de hábitat ($\chi^2=322.46$, $df=174$, $p<0.001$). En el canaguchal fue significativamente mayor la proporción de las especies *Clusia* cf. *amazonica* Planch. & Triana, *Macrobium* cf. *bifolium* (Aubl.) Pers., *Mauritia flexuosa* L.f., *Lacmellea foxii* (Stapf) Markgr. y *Satyria panurensis* (Benth. ex Meisn.) Benth. & Hook.f. ex Nied (Figura 8-2). Por otro lado, la palma *Wettinia augusta* Poepp. & Endl., tuvo una mayor abundancia en el bosque de Tierra Firme (Figura 8-2).

Dieta y disponibilidad de alimento para la danta de tierras bajas (*Tapirus terrestris*) en la Cuenca Media del Río Caquetá (Amazonas, Colombia)

Figura 8-1: Distribución de frecuencias de familias de plantas disponibles para el ramoneo en los distintos tipos de hábitat presentes en el rango de hogar de un macho subadulto de *T. terrestris* (TF= Bosque de Tierra Firme, C= Cananguchal, BC= Borde de Cananguchal). Las barras azules representan las familias cuya proporción es significativamente mayor en un tipo de hábitat y las rosadas representan aquellas con una proporción significativamente menor (χ^2 ,=820.32, df=112, $p<0.001$). Las letras representan las familias significativamente diferentes: **a)** Arecaceae, **b)** Clusiaceae, **c)** Euphorbiaceae, **d)** Fabaceae, **e)** Gentianaceae, **f)** Lecythidaceae, **g)** Malvaceae, **h)** Marantaceae, **i)** Melastomataceae, **j)** Myristicaceae, **k)** Myrtaceae, **l)** Ochnaceae, **m)** Pteridophyta, **n)** Rubiaceae, **o)** Sapotaceae, **p)** Vochysiaceae.

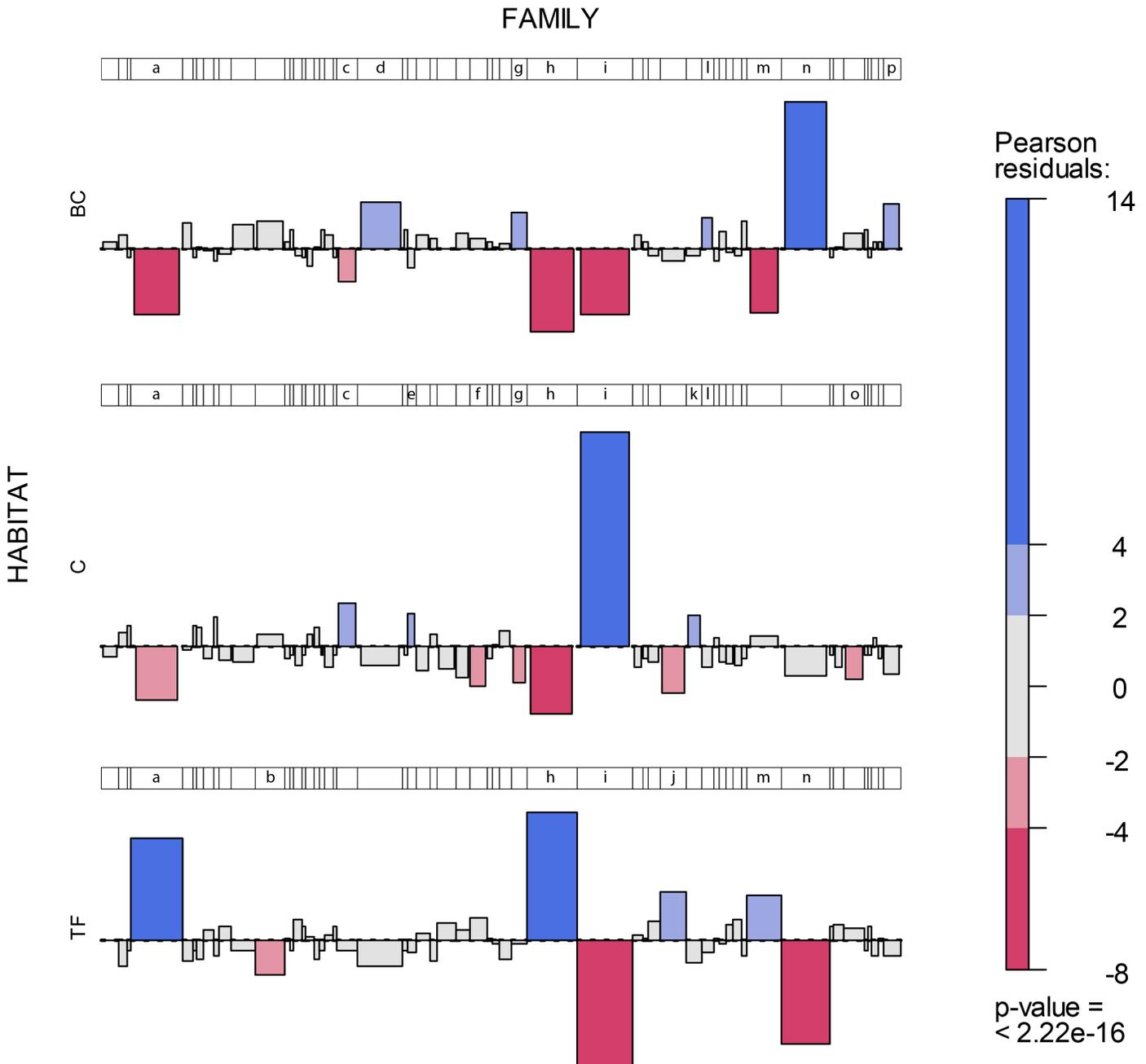
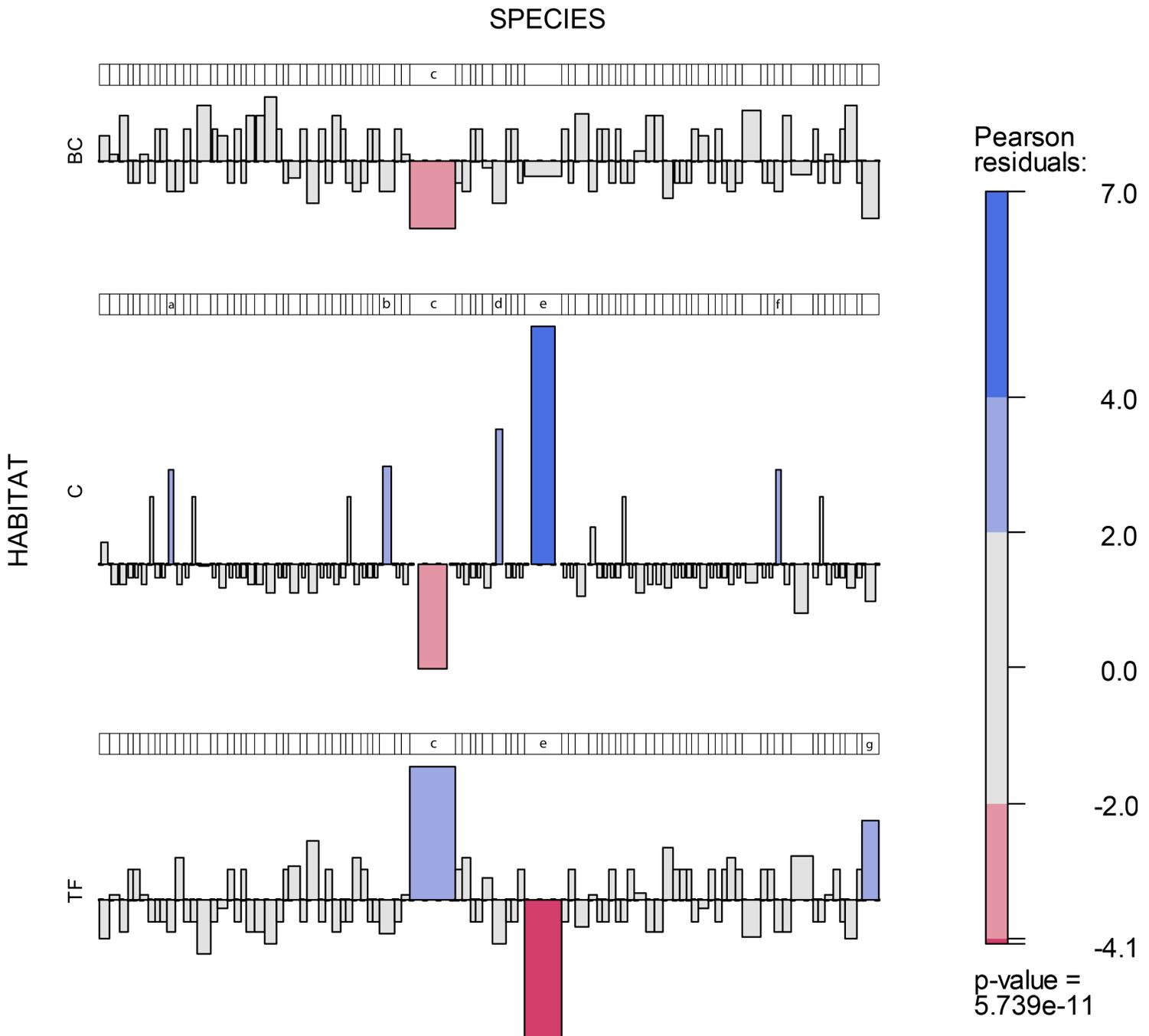


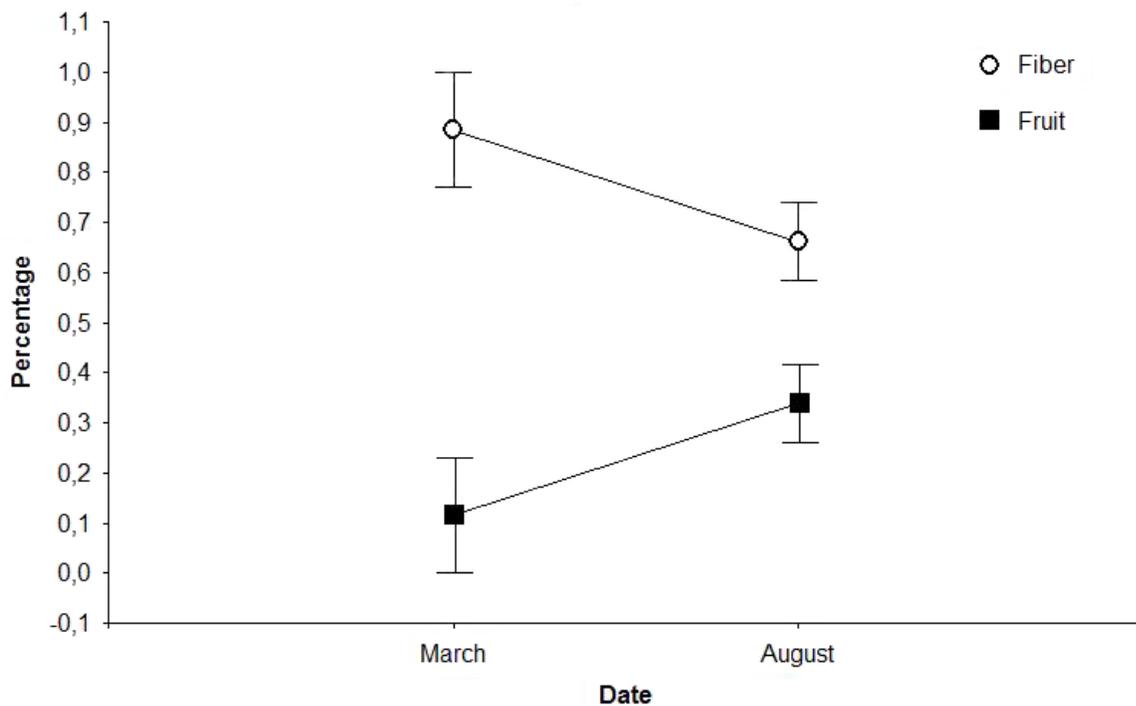
Figura 8-2: Distribución de frecuencias de especies de plantas en fruto encontradas en los distintos tipos de hábitat presentes en el rango de hogar de un macho subadulto de *T. terrestris* (TF= Bosque de Tierra Firme, C= Cananguchal, BC= Borde de Cananguchal). Las barras azules representan las familias cuya proporción es significativamente mayor en un tipo de hábitat y las rosadas representan aquellas con una proporción significativamente menor ($\chi^2=322.46$, $df=174$, $p<0.001$). Las letras representan las especies significativamente diferentes: a) *Clusia* cf. *amazonica* Planch. & Triana, b) *Lacmellea foxii* (Stapf) Markgr., c) *Lepidocaryum tenue* Mart., d) *Macrolobium* cf. *bifolium* (Aubl.) Pers., e) *Mauritia flexuosa* L.f., f) *Satyria panurensis* (Benth. ex Meisn.) Benth. & Hook.f. ex Nied., g) *Wettinia augusta* Poepp. & Endl.



8.2 Dieta de *T. terrestris*

La dieta de *T. terrestris* estuvo compuesta principalmente por fibra y partes vegetativas (70-90%) y en menor medida por frutos (10-30%) (Figura 8-3). Sin embargo, el porcentaje de fibra y fruto encontrado en las heces fue significativamente diferente en los dos periodos de muestreo (ANOVA, $F_{1,16}=11.62$, $p<0.001$) de manera que el consumo de fibra disminuía de marzo a agosto, mientras que el de frutos aumentaba (Figura 8-3).

Figura 8-3: Porcentaje de fibra y fruto encontrado en heces de *T. terrestris* en los dos periodos de muestreo (Marzo y Agosto) (n=19).



8.2.1 Diversidad y selección de especies en el ramoneo de *T. terrestris*

Se registraron en total 147 signos de ramoneo a partir del muestreo de 1966 individuos de plantas, en los diferentes tipos de hábitat presentes en el área. Solo se encontró ramoneo por parte de la danta en hábitat de cananguchal y ecotono con bosque

inundable. Se identificaron 50 especies ramoneadas por la danta de tierras bajas, de las cuales 23 son nuevos registros. Estas especies se encontraron distribuidas en 35 géneros y 25 familias (Tabla 8-1). Por otro lado, de la información obtenida a partir del conocimiento ecológico tradicional, se encontraron 12 especies consumidas por la danta, de las cuales 6 coinciden con los registros de ramoneo encontrados en el muestreo de transectos, 2 con otros estudios y 4 corresponden a nuevos registros (Tabla 8-1). Del total de especies ramoneadas, el 64% fueron arbustos, 18% herbáceas, 10% helechos, 4% epífitas y 4% lianas.

Las familias Fabaceae, Melastomataceae y Rubiaceae tuvieron el mayor número de individuos consumidos para los dos periodos de muestreo (Figura 8-4) y el mayor número de especies seleccionadas positivamente (Tabla 8-1). Aunque las tres especies más abundantes en la dieta de *T. terrestris* (*Psychotria egensis* Müll.Arg., *Psychotria campyloneura* Müll.Arg. y *Tococa macrosperma* Mart.) son relativamente abundantes en el hábitat, fueron consumidas en una proporción mayor que lo esperado por su disponibilidad, al ser su índice de selección (D) positivo (Tabla 8-1). Otras especies abundantes en el hábitat como *Graffenrieda* cf. *limbata* Triana, fueron poco consumidas o totalmente evitadas como el caso de Rubiaceae sp.11, *Ischnosiphon arouma* (Aubl.) Körn. y *Oenocarpus bataua* Mart. para las cuales no se registró consumo alguno.

Se encontró una relación positiva y significativa entre el IVI de las especies disponibles para el ramoneo y el índice combinado de las especies consumidas para el muestreo realizado tanto en marzo ($R^2 = 0.22$, $P < 0.001$, $N = 134$) como en agosto ($R^2 = 0.06$, $P < 0.001$, $N = 240$). No obstante cabe destacar, que el nivel de ajuste de ambos modelos era moderado, especialmente en el caso de agosto (respectivamente 22% y 6% de la variación observada), mostrando que solo un pequeño porcentaje de plantas son consumidas en relación a su abundancia en el hábitat. Esto fue explicado por una relación significativa entre el IC de ramoneo y la interacción IVI-Índice selección de Jacobs en los dos periodos ($R^2 = 0.7$, $df=370$, $P < 0.001$) (Figura 8-5). Este modelo predijo 70% de la variación en el Índice combinado de ramoneo y los resultados estuvieron fuertemente influenciados por la presencia de dos especies (*Psychotria egensis* Müll.Arg. en marzo y *Psychotria campyloneura* Müll.Arg. en agosto) con abundancia intermedia en el hábitat pero altamente consumidas.

Dieta y disponibilidad de alimento para la danta de tierras bajas (*Tapirus terrestris*) en la Cuenca Media del Río Caquetá (Amazonas, Colombia)

Tabla 8-1: Índice de Selección de Jacobs (1974) (D) para las especies ramoneadas por *T. terrestris* identificadas a partir de signos de ramoneo (BS) y conocimiento ecológico tradicional (EK). Nuevas especies (*), géneros (**) y familias (***) registradas para la dieta de *T. terrestris*. NT=Colecta ocasional, no proveniente de los transectos.

Taxon	D	Source	NR	Taxon	D	Source	NR
Aquifoliaceae				Melastomataceae			
<i>Ilex</i> sp.1	0.86	BS		<i>Graffenrieda</i> cf. <i>limbata</i> Triana	-0.57	BS	*
Araceae				<i>Leandra</i> sp.1	-0.49	BS	
<i>Anthurium</i> sp.1	0.73	BS		<i>Maieta guianensis</i> Aubl.	0.86	BS, EK	
<i>Philodendron barrosoanum</i> G.S.Bunting	NT	EK	*	<i>Miconia</i> cf. <i>minutiflora</i> (Bonpl.) DC.	-0.14	BS	*
<i>Philodendron fragrantissimum</i> (Hook.) G.Don	0.73	BS, EK		<i>Miconia</i> cf. <i>radulaefolia</i> (Benth.) Naudin	-0.47	BS	*
<i>Philodendron hylaeae</i> G.S.Bunting	NT	EK		<i>Miconia</i> sp.3	0.35	BS	
Blechnaceae				<i>Miconia</i> sp.5	0.69	BS	
<i>Salpichlaena volubilis</i> (Kaulf.) J. Sm.	0.73	BS	*	<i>Ossaea cucullata</i> Gleason	NT	EK	**
Chrysobalanaceae				<i>Tococa bullifera</i> Mart. & Schrank ex DC.	NT	EK	
<i>Hirtella duckei</i> Huber	NT	EK	*	<i>Tococa macrosperma</i> Mart.	0.21	BS, EK	*
<i>Licania</i> sp.4	0.74	BS		Metaxyaceae			
Clusiaceae				<i>Metaxya rostrata</i> (Kunth) C. Presl	-0.14	BS	***
<i>Garcinia madruno</i> (Kunth) Hammel	0.73	BS, EK		Moraceae			
<i>Tovomita speciosa</i> Ducke	-0.59	BS	**	Moraceae sp.11	0.86	BS	
Cyatheaceae				Myristicaceae			
<i>Cyathea</i> sp.1	0.35	BS	***	<i>Virola</i> sp.8	-1.00	BS	
Cyperaceae				Ochnaceae			
Cyperaceae sp.2	-0.14	BS		<i>Ouratea</i> sp.2	0.54	BS	
Dryopteridaceae				Polygalaceae			
<i>Cyclodium meniscioides</i> (Willd.) C. Presl	0.52	BS	**	<i>Moutabea aculeata</i> (Ruiz & Pav.) Poepp. & Endl.	-0.14	BS	
Fabaceae				Pteridaceae			
<i>Brownea</i> sp.2	-0.49	BS		<i>Adiantum tomentosum</i> Klotzsch	-0.14	BS	***
<i>Clathrotropis</i> cf. <i>macrocarpa</i> Ducke	-0.18	BS, EK	*	Rubiaceae			
<i>Macrobium</i> sp.1	-0.18	BS		<i>Duroia</i> cf. <i>paruensis</i> Steyerm.	-0.15	BS	*
<i>Ormosia</i> sp.1	0.86	BS		C.M.Taylor	0.73	BS	*
<i>Zygia</i> cf. <i>inaequalis</i> (Willd.) Pittier	0.58	BS		<i>Faramea</i> sp.2	0.86	BS	
<i>Zygia</i> sp.2	-0.31	BS	*	<i>Palicourea</i> cf. <i>subcuspidata</i> (Müll. Arg.) C.M. Taylor	NT	EK	*
<i>Zygia</i> sp.5	0.74	BS	*	<i>Psychotria campyloneura</i> Müll.Arg.	0.68	BS	
Gentianaceae				<i>Psychotria egensis</i> Müll.Arg.	0.39	BS	*
<i>Tachia occidentalis</i> Maguire & Weaver	-0.24	BS, EK	***	<i>Psychotria limitanea</i> Standl.	-0.09	BS	*
Lauraceae				<i>Psychotria venulosa</i> Müll.Arg.	0.42	BS	*
Lauraceae sp.17	0.86	BS		Siparunaceae			
Lauraceae sp.8	0.73	BS		<i>Siparuna</i> cf. <i>thecaphora</i> (Poepp. & Endl.) A.DC.	0.86	BS	*
Lecythidaceae				Smilacaceae			
<i>Allantoma pluriflora</i> S.A.Mori, Ya Y.Huang & Prance	0.86	BS	**	<i>Smilax domingensis</i> Willd.	0.73	BS	*
<i>Eschweilera</i> sp.5	0.86	BS		Urticaceae			
Lecythidaceae sp.1	0.74	BS		<i>Cecropia ficifolia</i> Warb. ex Snethl.	NT	EK	*
Loganiaceae				Strelitziaceae			
<i>Strychnos</i> sp.2	-0.14	BS		<i>Phenakospermum guyannense</i> (A.Rich.) Endl. ex Miq.	NT	BS	***
<i>Strychnos</i> sp.3	-0.14	BS		Verbenaceae			
				<i>Petrea</i> sp.1	-0.24	BS	**

Figura 8-4: Abundancia absoluta (# de individuos) de diferentes familias disponibles en hábitat de cananguchal y ecotono con bosque inundable (barras blancas) y en la dieta de *T. terrestris* (barras negras) en los meses de marzo (a) y agosto (b).

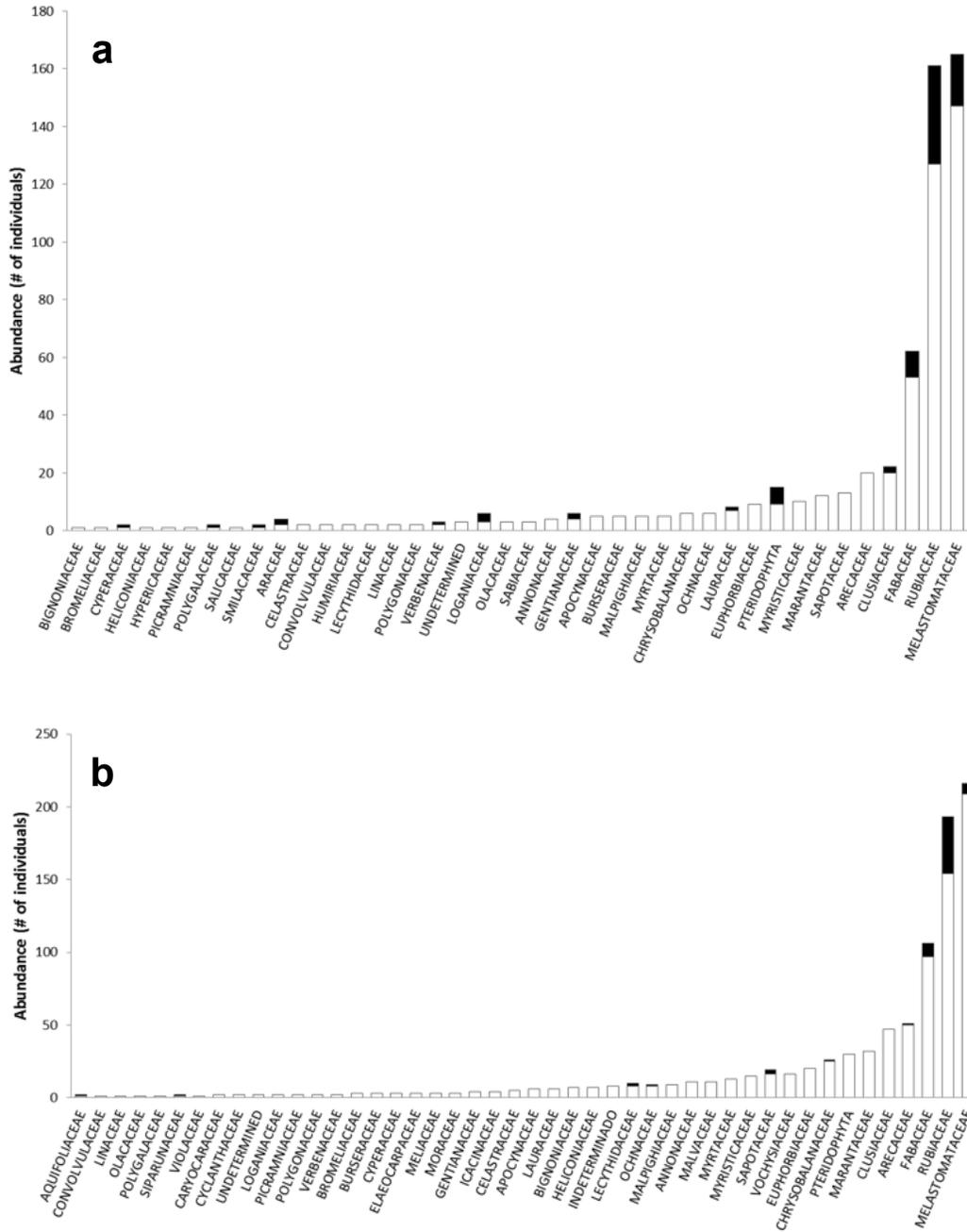
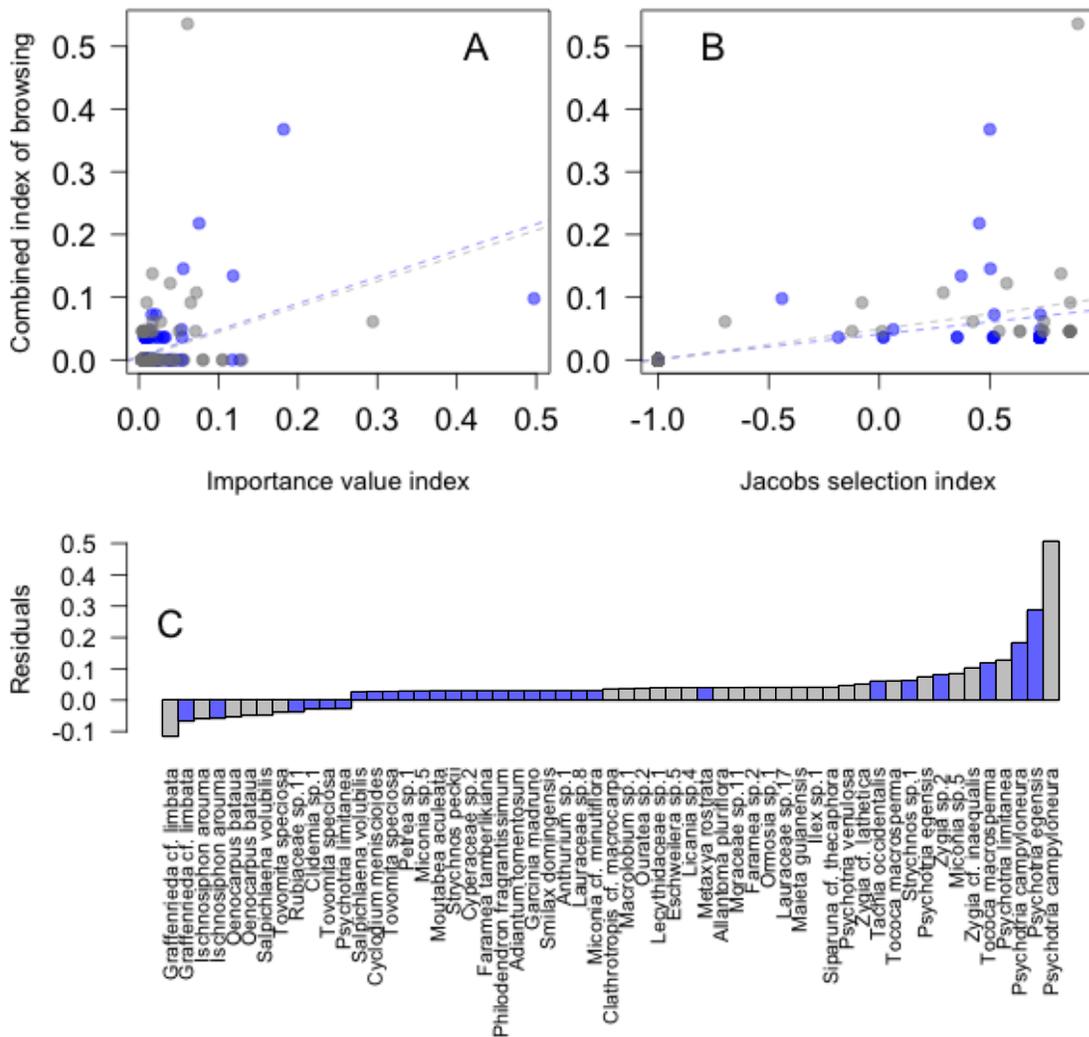
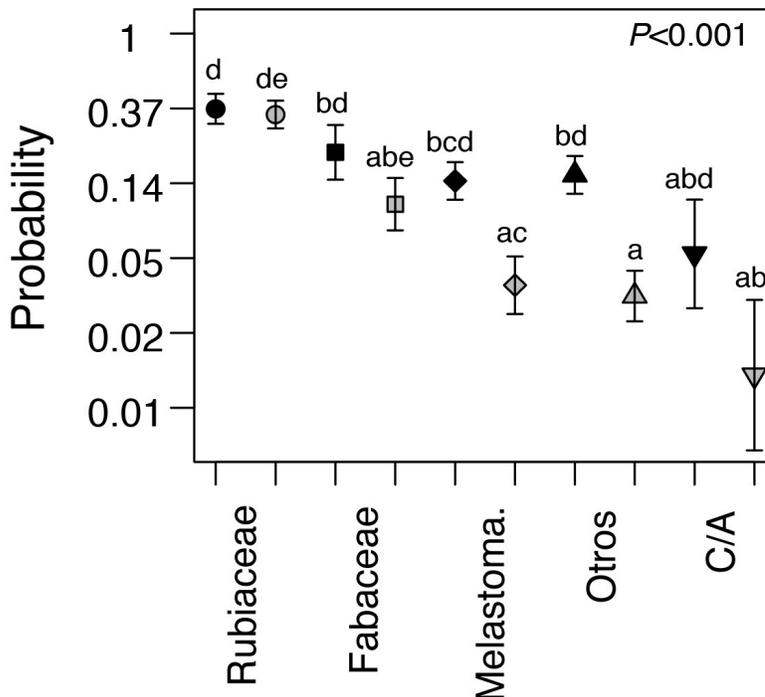


Figura 8-5: Relación entre el Índice Combinado de Uso de especies ramoneadas por *T. terrestris* (Abundancia Relativa + Frecuencia relativa) con (A) el Índice de Valor de Importancia de especies disponibles para el ramoneo (Abundancia Relativa + Frecuencia Relativa + Dominancia Relativa) y (B) el Índice de Selección de Jacobs en marzo (azul) y agosto (gris). Se muestran los residuales de la relación entre el Índice Combinado de Uso y el IVI de cada especie de planta.



Al evaluar si la probabilidad de ramoneo cambia según la familia y el mes de muestreo se encontró que no hay diferencias significativas en el ramoneo de las diferentes familias en el mes de marzo (Figura 8-6) ($p > 0.05$). Sin embargo, para el mes de agosto, la probabilidad de ramoneo de la familia Rubiaceae es significativamente mayor que la de las otras familias (menos en el caso de la familia Fabaceae) (Figura 8-6) ($p < 0.001$). Por último, al comparar la probabilidad de ramoneo de cada familia en los dos meses de muestreo, se observa que no hay diferencias significativas para ninguna familia excepto para la categoría “Otros” (Annonaceae, Apocynaceae, Aquifoliaceae, Bignoniaceae, Boraginaceae, Burseraceae, Caryocaraceae, entre otras) en donde hay una mayor proporción de ramoneo en marzo, que disminuye significativamente en el mes de agosto (Figura 8-6) ($p < 0.001$).

Figura 8-6. Probabilidad de ramoneo de diferentes familias de plantas encontradas en el hábitat de cananguchal en el mes de Marzo (símbolos negros) y Agosto (símbolos grises) de 2015. Letras diferentes indican diferencias significativas entre niveles de acuerdo con el test de Tukey-HSD.



8.2.2 Diversidad y selección de especies de frutos consumidas por *T. terrestris*

Se registraron 23 especies de plantas consumidas por *T. terrestris*, de las cuales 17 fueron identificadas a nivel de familia, 16 a género y 3 a especie. De estos registros, 5 especies no habían sido reportadas como consumidas por la danta de tierras bajas (Tabla 8-2). Adicionalmente, a partir del conocimiento ecológico tradicional se registraron 15 especies de plantas de las cuales 4 coinciden con especies identificadas a partir del análisis macroscópico de heces, 4 con otros estudios y 7 son nuevos registros (Tabla 8-2).

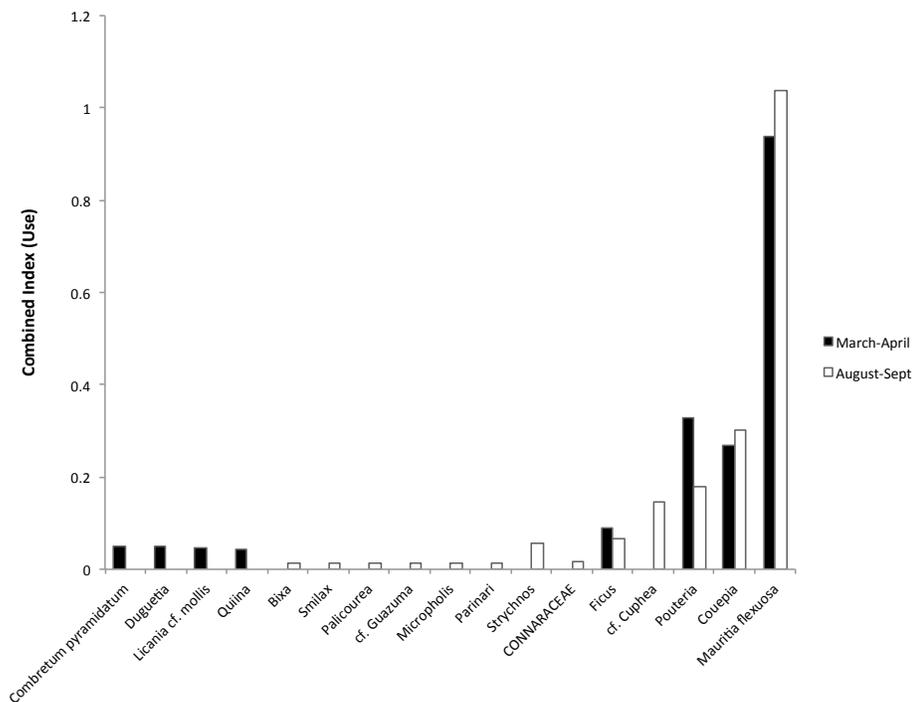
Se encontraron 81 especies en fruto, que no fueron detectadas en las heces analizadas y 18 especies consumidas que no se registraron fructificando en el área de estudio. A partir del análisis de regresión entre las especies registradas en el transecto muestreado y las encontradas en el análisis de heces, se encontró una relación positiva entre la producción de frutos (kg/ha) y el índice combinado (IC) de especies de fruto para el periodo de muestreo marzo-abril ($R^2= 0.84$, $p<0,05$, $n=11$) y agosto-septiembre ($R^2=0.69$, $O<0.05$, $N=20$). A partir del índice combinado de uso (IC) calculado, se encontró que los taxones mas consumidos en los dos periodos de muestreo fueron *Mauritia flexuosa*, *Couepia* y *Pouteria*, los cuales también presentaron un índice de selección positivo (D) (Figura 8-7). Otros géneros como cf. *Cuphea* tuvieron un alto índice de uso en el periodo Agosto-Septiembre (Figura 8-7).

Se encontraron 7 especies cuyos frutos y partes vegetativas fueron consumidas por la danta. Sin embargo, el uso de estas especies por ramoneo y por frugivoría no presentó una relación significativa (Análisis de regresión lineal, $p=0,907$), indicando que las especies de frutos más consumidas, no necesariamente son las más ramoneadas.

Tabla 8-2: Especies de frutos consumidos por *T. terrestris* identificadas a partir de análisis macroscópico de heces (FA) y conocimiento ecológico tradicional (EK). Nuevas especies (*), géneros (**) y familias (***) registradas para la dieta de *T. terrestris*.

Taxon	Source	NR	Taxon	Source	NR
Annonaceae			Lythraceae		
<i>Duguetia</i> sp.1	FA, EK		cf. <i>Cuphea</i> sp.1	FA	***
Arecaceae			Loganiaceae		
<i>Bactris gasipaes</i> Kunth	EK	*	<i>Strychnos</i> sp.1	FA	
<i>Euterpe precatória</i> Mart.	EK		Melastomataceae		
<i>Mauritia flexuosa</i> L.f.	FA, EK		<i>Bellucia grossularioides</i> (L.) Triana	EK	
<i>Mauritiella armata</i> (Mart.) Burret	EK	*	Moraceae		
<i>Oenocarpus bacaba</i> Mart.	EK		<i>Ficus</i> sp.1	FA, EK	
<i>Oenocarpus bataua</i> Mart.	EK		Ochnaceae		
<i>Oenocarpus minor</i> Mart.	EK	*	<i>Quiina</i> sp.1	FA	
Bixaceae			Rubiaceae		
<i>Bixa</i> sp.1	FA	***	<i>Palicourea</i> sp.1	FA	
Burseraceae			<i>Psychotria huampamiensis</i> C.M.Taylor	EK	*
<i>Dacryodes</i> sp.1	EK		<i>Psychotria poeppigiana</i> Müll.Arg.	EK	
Chrysobalanaceae			Sapotaceae		
<i>Couepia</i> sp.1	FA, EK	**	<i>Micropholis</i> sp.1	FA	
<i>Licania</i> cf. <i>mollis</i> Benth.	FA	*	<i>Pouteria cladantha</i> Sandwith	EK	*
<i>Licania velata</i> Cuatrec.	EK	*	<i>Pouteria</i> sp.	FA	
<i>Parinari</i> sp.1	FA		Smilacaceae		
Combretaceae			<i>Smilax</i> sp.1	FA	
<i>Combretum pyramidatum</i> Desv. ex Ham.	FA		Urticaceae		
Connaraceae			<i>Cecropia ficifolia</i> Warb. ex Snethl.	EK	*
Connaraceae sp.1	FA	***			

Figura 8-7. Índice combinado de uso de frutos encontrados en heces de *T. terrestris* en la Cuenca Media del Río Caquetá.



9. Discusión

9.1 Uso de alimento por parte de la danta de tierras bajas en diferentes tipos de hábitat

Los hábitats en el rango de hogar de la danta monitoreada en la Cuenca Media del Río Caquetá presentaron diferencias en la composición y abundancia de especies disponibles para el ramoneo y de especies en fructificación. Esto se esperaba ante el hecho de que el rango de hogar de la danta monitoreada se encuentra en planos sedimentarios y en planos de inundación de las llanuras aluviales de Ríos Amazónicos de aguas claras, para los cuales se presentan diferencias en geomorfología, suelos y vegetación (Duivenvoorden & Lips 1993). A su vez, diferentes tipos de comunidades van a modificar o producir gradientes ambientales adicionales (de altura de la vegetación y cobertura, exposición al sol, humedad microclimática y contenido de materia orgánica en el suelo) a los cuales las poblaciones de plantas responden (Whittaker et al. 1973).

El hábitat de cananguchal posee un dosel superior abierto y se encuentran con frecuencia otras especies de palmas (e.g. *Euterpe precatoria*, *Oenocarpus mapora* y algunas especies de *Bactris* e *Iriartea*), mientras que el resto de la vegetación la constituyen diferentes especies de arbustos y un estrato herbáceo compuesto básicamente por monocotiledóneas (Galeano 1991, Duivenvoorden & Lips 1993, Castaño et al. 2007). En este caso, en el sotobosque del Cananguchal y del ecotono formado con el bosque inundable, se encontró predominancia de las familias Euphorbiaceae, Gentianaceae, Melastomataceae, Myrtaceae, Fabaceae, Malvaceae, Ochnaceae, Rubiaceae y Vochysiaceae. Por el contrario el bosque de tierra firme se compone de un dosel más cerrado y predominaron en el sotobosque las familias Arecaceae, Marantaceae, Myristicaceae y helechos de la familia Marattiaceae.

La danta de tierras bajas no consumió los recursos disponibles en los diferentes tipos de hábitat de igual manera. El uso de alimento se concentró principalmente en el hábitat de cananguchal y el ecotono que forma con el bosque inundable. Esto puede deberse no solo a la alta abundancia de *M. flexuosa* (especie preferida para el consumo de frutos) sino a que las familias con mayor número de especies seleccionadas positivamente por la danta (Rubiaceae, Fabaceae y Melastomataceae), presentan una proporción significativamente mayor en estos hábitats, que la encontrada en Bosque de Tierra Firme.

Ante la variación espacial de las plantas disponibles para el ramoneo, hay reportes que sostienen que las dantas suelen evitar ramonear especies bajo doseles cerrados y que seleccionan hábitats de bosque secundario para forrajear, posiblemente por la presencia de especies pioneras que invierten más energía en crecimiento que en defensas mecánicas y químicas, en comparación con especies de bosque primario que invierten más energía en defensas contra herbívoros (Salas 1996, Salas & Fuller 1996, Foerster & Vaughan 2002, Tobler et al. 2006). Al tener un dosel abierto, que influye en las comunidades de plantas establecidas en el sotobosque, el cananguchal podría estar jugando un papel indispensable no solo como oferta de frutos, sino para el ramoneo por parte de la danta de tierras bajas, al representar áreas más grandes que las que pueden representar pequeños claros de vegetación. Pueden llegar a ser tan importantes los cananguchales para la danta de tierras bajas que se ha observado que los caminos de las dantas indican que los animales van de un cananguchal a otro a través de bosque no dominado por palmas (Bodmer 1990).

9.2 Diversidad de especies consumidas por *T. terrestris*

La riqueza de especies ramoneadas encontrada en este estudio es mayor que la registrada en Colombia por Solano et al. (1996) (35) y por Arias (2008) (17) en el Parque Nacional Natural Tinigua y al Norte de la cordillera Central respectivamente. Es similar a la registrada en Argentina por Chalukian et al. (2013) (41) y menor que la reportada por Salas & Fuller (1996) y Hibert et al. (2011) en Perú (88) y Guayana Francesa (83)

respectivamente. Sin embargo, estas diferencias pueden responder a diferentes esfuerzos de muestreo, lo cual dificulta una adecuada comparación (Hibert et al. 2011).

La riqueza de especies de frutos consumidos por la danta de tierras bajas presenta una alta variación regional posiblemente por la disponibilidad de alimento. En comparación con otras investigaciones realizadas en la región Amazónica, la riqueza de especies encontrada en este estudio fue superior a la encontrada por Bodmer (1991) (16; n=44) e inferior a la encontrada por Salas & Fuller (1996) (33; n=206), Fragoso & Huffman (2000) (25; n=356), Henry et al. (2000) (42; n=27), Tobler (2008) (122; n=135), Hibert et al. (2011) (46; n=53) y Barcelos et al. (2013) (75; n=111). Sin embargo, el número de especies reportadas en este estudio no se considera bajo teniendo en cuenta el limitado esfuerzo de muestreo por la dificultad de encontrar heces en bosques densos como los Amazónicos y se esperaría encontrar un mayor número de especies consumidas por parte de la danta de tierras bajas en el área de estudio. En comparación con otras regiones estudiadas, la riqueza de especies consumidas por la danta encontrada en esta investigación, es mayor que la encontrada en el bosque Atlántico, bosque semi-deciduo y bosque subtropical andino (Galetti et al. 2001, Talamoni & Assis 2009, Bueno et al. 2013, Chalukian et al. 2013).

9.3 Variaciones estacionales en la selección de alimento

Aunque el componente principal de la dieta de la danta de tierras bajas es el ramoneo, el consumo de frutos aumenta casi hasta componer el 40% de la dieta en la época de fructificación de la palma *M. flexuosa*. En este periodo cambia también la manera como la danta utiliza y selecciona las especies disponibles para el ramoneo.

Aunque la regresión entre uso y disponibilidad de especies para el ramoneo fue significativa para los dos periodos de muestreo, predice porcentajes muy bajos de la variación en los datos en el mes de marzo (22%) y en el mes de agosto (6%), donde la relación fue menos fuerte. Las regresiones pueden resultar significativas por las 2 especies más abundantes en la dieta (*Psychotria egensis* Müll.Arg., *Psychotria campyloneura* Müll.Arg.) las cuales son relativamente abundantes en el hábitat y pueden estar condicionando el análisis. Ante la baja predicción de las regresiones y al encontrar

especies muy abundantes en el hábitat que no fueron consumidas por la danta, se sugiere que la danta presenta un ramoneo selectivo. Por otro lado, al evaluar la relación entre el índice combinado de uso de ramoneo y la interacción IVI-D, la regresión explica el 70% de variación en los datos, lo que muestra la influencia de la disponibilidad de especies preferidas sobre la dieta, según los supuestos expuestos por Pyke et al. (1977) sobre selección en dieta en la teoría óptima de forrajeo. Adicionalmente, al evaluar el consumo de especies individuales, se encuentra que algunas presentan índices de selección (D) positivos y son consumidas en mayor proporción que lo esperado por su disponibilidad. Esto concuerda con el estudio realizado por Salas & Fuller (1996) en donde la danta de tierras bajas consume solo una fracción de las especies disponibles para el ramoneo en el Valle del río Tabaro en Venezuela, sin relación con la abundancia en el hábitat. Sin embargo, todas las especies seleccionadas reportadas por Salas & Fuller (1996) (e.g. *Cecropia sciadophylla* Mart. y *Aparisthium cordatum* (A.Juss.) Baill.) difieren a las encontradas en este estudio, posiblemente por variaciones en disponibilidad de alimento.

En resumen la danta presenta un ramoneo selectivo, el cual se presenta de manera más pronunciada en el mes de agosto. Esto puede deberse a que en marzo, cuando aún no se encuentra madura la cosecha de canangucho, la danta presenta un mayor consumo de fibra y partes vegetativas y es menos selectiva en el ramoneo. En agosto, aumenta el consumo de frutos por la disponibilidad de *M. flexuosa* y disminuye el ramoneo, en el cual la danta se vuelve más selectiva, consumiendo solo sus especies preferidas.

Esto lo soporta el MLGM obtenido, donde mientras en marzo no se encuentran diferencias significativas en la probabilidad de ramoneo de diferentes familias, en agosto la probabilidad de ramoneo de la familia Rubiaceae (la cual cuenta con el mayor número de especies seleccionadas positivamente por la danta) es significativamente mayor que la encontrada para el resto de familias. Adicionalmente, la probabilidad de ramoneo de la categoría "Otros" en el mes de marzo, es significativamente mayor que la encontrada en agosto, cuando aumenta la importancia de los frutos en la dieta y la danta limita su ramoneo a especies preferidas.

En cuanto a la selectividad en la dieta frugívora de los tapires, existe evidencia contrastante que por un lado apoya un consumo selectivo y por el otro sostiene que forrajean de manera oportunista el alimento disponible (Terwilliger 1978a, Bodmer 1990, Montenegro 2004, Tobler 2008). Este estudio encontró que el consumo de las especies en fruto se relaciona con la disponibilidad de especies preferidas en el ambiente, es decir que las especies de fruto que más se consumen son las que tienen mayor disponibilidad. Esto concuerda con lo expuesto por Tobler et al. (2010) quienes sugieren que la danta de tierras bajas es un forrajero oportunista, al encontrar una correlación entre la diversidad de semillas en la dieta y un índice de abundancia de frutos en el hábitat, calculado a partir del número de especies en fruto y la abundancia de frutos cuantificada en una escala de 1 a 5. Adicionalmente, estos autores exponen que el 45% de las especies fueron encontradas en una sola muestra fecal y solo el 10% de las especies fue encontrado en más de 10 muestras. Sin embargo, en el momento de evaluar independientemente la selección de especies particulares a partir de índices de selección, se encontró que el uso de los taxones *M. flexuosa*, *Licania* y *Pouteria* fue mayor que lo esperado por su disponibilidad. Esto concuerda con lo encontrado por Bodmer (1990) en la Amazonía Peruana, en donde para la palma *M. flexuosa* encontró el mayor índice de selectividad. Esta palma, además de tener alto contenido de grasa y carbohidratos, se encuentra en parches monotípicos, ofreciendo un alimento de alto contenido nutricional de manera agregada y disminuyendo los costos de búsqueda de forrajeo (Bodmer 1990) según las predicciones de la teoría óptima de forrajeo (Pyke et al. 1977). De esta manera, lo que puede ocurrir para el caso de la danta de tierras bajas es que aunque al parecer no presenta una dieta frugívora selectiva al consumir especies de fruto de acuerdo a la disponibilidad, lo que ocurre es que precisamente de los alimentos más abundantes como *M. flexuosa*, son alimentos preferidos por esta especie y son consumidos en mayor proporción que lo esperado por su disponibilidad.

10. Conclusiones

En primer lugar, los resultados confirman que la danta de tierras bajas presenta un consumo de alimento selectivo, en donde predominan las familias Rubiaceae, Melastomataceae y Fabaceae en el ramoneo y los taxones *Mauritia flexuosa*, *Pouteria* y *Licania* en el consumo de frutos. Este consumo, además de estar influenciado por variaciones en la composición de especies a nivel regional, se ve influenciado a nivel local por la interacción entre la composición de especies en diferentes hábitats y la época del año.

Ante la plasticidad alimenticia que le permite a la danta adaptarse a las fluctuaciones espacio-temporales de la disponibilidad de alimento, se confirma la importancia de la investigación de esta especie a nivel local para poder entender su interacción con diferentes tipos de vegetación. Específicamente para la Cuenca Media del Río Caquetá, se resalta la importancia del cananguchal y el ecotono que forma con el bosque inundable como hábitats indispensables para la danta de tierras bajas en términos de consumo de frutos y ramoneo de plantas.

Aunque diferentes estudios han resaltado la importancia de la danta como dispersor de semillas, poca atención se ha prestado a la influencia del ramoneo selectivo sobre la composición y estructura de los bosques Neotropicales. Al ser el ramoneo el mayor componente de la dieta de la danta de tierras bajas, es importante evaluar su impacto en la composición y estructura de las comunidades de plantas. Estudios que evalúen el impacto del ramoneo selectivo de la danta de tierras bajas sobre las interacciones de competencia entre diferentes especies de plantas, pueden ayudar a predecir los efectos ecológicos en cascada derivados de la desaparición de sus poblaciones y dar herramientas o argumentos para la conservación de esta especie y los bosques donde habita.

11. Referencias

- Adler, P., D. Raff, and W. Lauenroth. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* **128**:465-479.
- Arias, A. 2008. Aportes a la Historia Natural de la Danta Colombiana (*Tapirus terrestris colombianus*) Compilados en el Norte de los Andes Centrales Colombianos. *Tapir Conservation-The Newsletter of the IUCN/SSC Tapir Specialist Group* **17**:14-21.
- Arias, A., J. A. Palacio, and J. Muñoz. 2009. Nuevos registros de distribución y oferta de hábitat de la danta colombiana (*Tapirus terrestris colombianus*) en las tierras bajas del norte de la cordillera central (Colombia). *Mastozoología Neotropical* **16**:19-25.
- Armenteras, D., J. A. Cabrera, E. Molina, T. M. González, and J. Vélez. 2014. Efecto de la presencia de salados naturales en la distribución y uso de hábitat de la danta de tierras bajas (*Tapirus terrestris*) en el Amazonas Colombiano. Universidad Nacional de Colombia.
- Barcelos, A. R., P. E. Bobrowiec, T. M. Sanaiotti, and R. Gribel. 2013. Seed germination from lowland tapir (*Tapirus terrestris*) fecal samples collected during the dry season in the Northern Brazilian Amazon. *Integr Zool* **8**:63-73.
- Beck, H., P. Thebpanya, and M. Filiaggi. 2010. Do Neotropical peccary species (*Tayassuidae*) function as ecosystem engineers for anurans? *Journal of Tropical Ecology* **26**:407-414.
- Begon, M., C. R. Townsend, and J. L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Malden.
- Bodmer, R. E. 1990. Fruit patch size and frugivory in the lowland tapir (*Tapirus terrestris*). *Journal of Zoology* **222**:121-128.
- Bodmer, R. E. 1991. Strategies of Seed Dispersal and Seed Predation in Amazonian Ungulates. *Biotropica* **23**:255-261.
- Brooks, D. M., R. E. Bodmer, and S. Matola. 1997. *Tapirs - Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Tapir Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. viii + 164 pp.
- Bueno, R. S., R. Guevara, M. C. Ribeiro, L. Culot, F. S. Bufalo, and M. Galetti. 2013. Functional redundancy and complementarities of seed dispersal by the last neotropical megafrugivores. *PLoS One* **8**:e56252.

Calenge, C. 2006. The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* **197**:516-519.

Castaña, N., D. Cárdenas, and E. Otavo. 2007. *Mauritia fleuxosa*, *Canangucha*. in N. Castaña, D. Cárdenas, and E. Otavo, editors. *Ecología, aprovechamiento y manejo sostenible de nueve especies de plantas del departamento del Amazonas, generadoras de productos maderables y no maderables*, Bogotá, Colombia: Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas –Sinchi-. Corporación para el Desarrollo Sostenible del Sur de la Amazonia, CORPOAMAZONIA, 2007.

Chalukian, S. C., M. S. de Bustos, and R. L. Lizárraga. 2013. Diet of lowland tapir (*Tapirus terrestris*) in El Rey National Park, Salta, Argentina. *Integr Zool* **8**:48-56.

Chapman, C. A., L. J. Chapman, R. Wingham, K. Hunt, D. Gebo, and L. Gardner. 1992. Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica* **24**:527-531.

Charnov, E. L. 1976. Optimal Foraging, the Marginal Value Theorem. *Theoretical Population Biology* **9**.

Choquenot, D., and W. A. Ruscoe. 2003. Landscape complementation and food limitation of large herbivores: habitat-related constraints on the foraging efficiency of wild pigs. *Journal of Animal Ecology* **72**:14-26.

CITES. 2014. Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres.

Constantino, E. 2005. Current Distribution and Conservation Status of the Colombian Lowland Tapir (*Tapirus terrestris colombianus*) and the Baird's or Central American Tapir (*Tapirus bairdii*) in Colombia. *Tapir Conservation-The Newsletter of the IUCN/SSC Tapir Specialist Group* **14**:15-18.

Constantino, E., D. J. Lizcano, O. L. Montenegro, and C. Solano. 2006. Danta común *Tapirus terrestris*. Page 106 in J. V. Rodríguez, M. Alberico, F. Trujillo, and J. Jorgenson, editors. *Libro Rojo de los Mamíferos de Colombia*.

Cozzuol, M. A., C. L. Clozato, E. C. Holanda, F. H. G. Rodrigues, S. Nienow, B. de Thoisy, R. A. F. Redondo, and F. R. Santos. 2013. A new species of tapir from the Amazon. *Journal of Mammalogy* **94**:1331-1345.

Doligez, B., and T. Boulinier. 2008. Habitat Selection and Habitat Suitability Preferences. Pages 1810-1830 in S. E. Jørgensen and B. D. Fath, editors. *Encyclopedia of Ecology*. Academic Press, Oxford.

Downer, C. 2001. Observations on the diet and habitat of the mountain tapir (*Tapirus pinchaque*). *Journal of Zoology* **254**:279-291.

Duivenvoorden, J. F., and J. M. Lips. 1993. *Ecología del paisaje del Medio Caquetá. Estudios en la Amazonia Colombiana. Programa Tropenbos-Colombia*, Santafé de Bogotá.

Duivenvoorden, J. F., and J. M. Lips. 1995. A land-ecological study of soils, vegetation, and plant diversity in Colombian Amazonia. The Tropenbos Foundation-Wageningen, The Netherlands.

Eisenberg, J. F., and K. H. Redford. 1999. *Mammals of the Neotropics, Volume 3: Ecuador, Bolivia, Brazil*. The University of Chicago Press.

Fahrig, L., and G. Merriam. 1985. Habitat Patch Connectivity and Population Survival. *Ecology* **66**:1762-1768.

Fleming, T. H., R. Breitwisch, and G. H. Whitesides. 1987. Patterns of Tropical Vertebrate Frugivore Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**:91-109.

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

Foerster, C. R., and C. Vaughan. 2002. Home Range, Habitat Use, and Activity of Baird's Tapir in Costa Rica. *Biotropica* **34**:423-437.

Foose, T. J. 1982. *Trophic strategies of ruminant versus nonruminant ungulates*. PhD Dissertation. University of Chicago, Chicago, Illinois.

Fortin, D., J. M. Fryxell, L. O'Brodovich, and D. Frandsen. 2003. Foraging ecology of bison at the landscape and plant community levels: the applicability of energy maximization principles. *Oecologia* **134**:219-227.

Fragoso, J. M. V. 1997. Tapir-Generated Seed Shadows: Scale-Dependent Patchiness in the Amazon Rain Forest. *Journal of Ecology* **85**:519-529.

Fragoso, J. M. V., and J. M. Huffman. 2000. Seed-dispersal and seedling recruitment patterns by the last Neotropical megafaunal element in Amazonia, the tapir. *Journal of Tropical Ecology*.

Fragoso, J. M. V., M. S. Kirsten, and J. A. Correa. 2003. Long-Distance Seed Dispersal by Tapirs Increases Seed Survival and Aggregates Tropical Trees. *Ecology*.

- Galeano, G. 1991. Las Palmas de la Región de Araracuara.
- Galeano, G., and R. Bernal. 2010. Palmas de Colombia. Guía de Campo.
- Galetti, M., A. Keuroghlian, L. Hanada, and M. I. Morato. 2001. Frugivory and Seed Dispersal by the Lowland Tapir (*Tapirus terrestris*) in Southeast Brazil. *Biotropica*.
- García, M. J., E. P. Medici, E. J. Naranjo, W. Novarino, and R. S. Leonardo. 2012. Distribution, habitat and adaptability of the genus *Tapirus*. *Integr Zool* **7**:346-355.
- Gentry, A. H. 1982. Patterns of Neotropical Plant Diversity. *Evolutionary Biology* **15**: 1-84.
- Gentry, A. H. 1993. A field guide to the families and genera of woody plants of northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru) with supplementary notes on herbaceous taxa. Washington, DC: Conservation International xxiii, 895p.-illus.. ISBN 1881173011.
- Gentry, A. H., and L. H. Emmons. 1987. Geographical Variation in Fertility, Phenology, and Composition of the Understory of Neotropical Forests. *Biotropica* **19**:216-227.
- Ginane, C., A. J. Duncan, S. A. Young, D. A. Elston, and I. J. Gordon. 2005. Herbivore diet selection in response to simulated variation in nutrient rewards and plant secondary compounds. *Animal Behaviour* **69**:541-550.
- González, T. M. 2015. Efecto de la presencia y distancia de salados naturales sobre el movimiento de *Tapirus terrestris* en la parte media del Río Caquetá-Amazonía Colombiana. Universidad Nacional de Colombia.
- González, T. M., F. K. Florez, and D. Armenteras. 2014. Aportes al Uso de Coberturas de la Danta de Tierras Bajas *Tapirus terrestris colombianus* Hershkovitz 1954 (*Perissodactyla*: Tapiridae) en la Sierra Nevada de Santa Marta en las Cuencas Río Ancho y Palomino-Norte de Colombia. *Bol. Cient. Mus. Hist. Nat. U. de Caldas* **18**:125-137.
- Henry, O., F. Feer, and D. Sabatier. 2000. Diet of the Lowland Tapir (*Tapirus terrestris* L.) in French Guiana. *Biotropica* **32**:364-368.
- Hershkovitz, P. 1954. Mammals of Northern Colombia, Preliminary report No. 7: Tapirs (Genus *Tapirus*), with a Systematic Review of American Species. Proceedings of the United States National Museum. Smithsonian Institution. **103**:465-496.
- Hibert, F., D. Sabatier, J. Andrivot, C. Scotti-Saintagne, S. Gonzalez, M. F. Prevost, P. Grenand, J. Chave, H. Caron, and C. Richard-Hansen. 2011. Botany, genetics and

ethnobotany: a crossed investigation on the elusive tapir's diet in French Guiana. *PLoS One* **6**:e25850.

Hibert, F., P. Taberlet, J. Chave, C. Scotti-Saintagne, D. Sabatier, and C. Richard-Hansen. 2013. Unveiling the Diet of Elusive Rainforest Herbivores in Next Generation Sequencing Era? The Tapir as a Case Study. *PLoS One* **8**:e60799.

Holdridge, L. R., W. C. Grenke, W. H. Hatheway, T. Liang, and J. A. J. Tosi. 1971. Forest environments in tropical life zones: a pilot study. Pergamon, Oxford .

Jacobs, J. 1974. Quantitative measurement of food selection. *Oecologia* **14**:413-417.

Kie, J. G., J. Matthiopoulos, J. Fieberg, R. A. Powell, F. Cagnacci, M. S. Mitchell, J.-M. Gaillard, and P. R. Moorcroft. 2010. The home-range concept: are traditional estimators still relevant with modern telemetry technology? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **365**:2221-2231.

Levin, S. A. 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology. *Ecology* **73**:1943-1967.

Lindenmayer, D., R. J. Hobbs, R. Montague-Drake, J. Alexandra, A. Bennett, M. Burgman, P. Cale, A. Calhoun, V. Cramer, P. Cullen, D. Driscoll, L. Fahrig, J. Fischer, J. Franklin, Y. Haila, M. Hunter, P. Gibbons, S. Lake, G. Luck, C. MacGregor, S. McIntyre, R. M. Nally, A. Manning, J. Miller, H. Mooney, R. Noss, H. Possingham, D. Saunders, F. Schmiegelow, M. Scott, D. Simberloff, T. Sisk, G. Tabor, B. Walker, J. Wiens, J. Woinarski, and E. Zavaleta. 2008. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecol Lett* **11**:78-91.

Lizcano, D. J., and J. Cavelier. 2000a. Daily and seasonal activity of the mountain tapir (*Tapirus pinchaque*) in the Central Andes of Colombia. *Journal of Zoology* **252**:429-435.

Lizcano, D. J., and J. Cavelier. 2000b. Densidad Poblacional y Disponibilidad de Hábitat de la Danta de Montaña (*Tapirus pinchaque*) en los Andes Centrales de Colombia. *Biotropica* **32**:165-173.

Lizcano, D. J., and J. Cavelier. 2004. Características Químicas de Salados y Hábitos Alimenticios de la Danta de Montaña (*Tapirus Pinchaque* Roulin, 1829) en los Andes Centrales de Colombia. *Mastozoología Neotropical* **11**:193-201.

Lizcano, D. J., E. P. Medici, O. L. Montenegro, L. Carrillo, A. Camacho, P. S. Miller, and (eds.). 2005. Taller de Conservación de Danta de Montaña. Reporte Final. IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group, Apple Valley, MN, USA.

Lizcano, D. J., V. Pizarro, J. Cavelier, and J. Carmona. 2002. Geographic distribution and population size of the mountain tapir (*Tapirus pinchaque*) in Colombia. *Journal of Biogeography* **29**:7-15.

- Londoño, A. C., and E. Álvarez. 1997. Composición Florística de dos Bosques (Tierra Firme y Várzea) en la Región de Araracuara, Amazonia Colombiana. *Caldasia* **19**:431-463.
- MacArthur, R. H., and R. Levins. 1964. Competition, Habitat Selection and Character Displacement in a Patchy Environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **51**:1207-1210.
- MacArthur, R. H., and E. R. Pianka. 1966. On Optimal Use of a Patchy Environment. *The American Naturalist* **100**:603-609.
- Manly, B. F. J., L. L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald, and W. P. Erickson. 2002. Resource selection by animals, statistical design and analysis for field studies. 2nd Edition. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- McIntyre, N. E., and J. A. Wiens. 1999. Interactions between landscape structure and animal behavior: the roles of heterogeneously distributed resources and food deprivation on movement patterns. *Landscape Ecology* **14**:437-447.
- Medici, E. P. 2010. Assessing the Viability of Lowland Tapir Populations in a Fragmented Landscape. Thesis submitted for the degree of Doctor of Philosophy in Biodiversity Management Durrell Institute of Conservation and Ecology (DICE) University of Kent Canterbury, United Kingdom.
- Montenegro, O. L. 2004. Natural licks as keystone resources for wildlife and people in Amazonia. A dissertation presented to the graduate school of the University of Florida in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy.
- Montenegro, O. L. 2005. Programa Nacional para la conservación del Género *Tapirus* en Colombia. Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial.
- Morris, D. W. 1997. Optimally Foraging Deer Mice in Prairie Mosaics: A Test of Habitat Theory and Absence of Landscape Effects. *Oikos* **80**:31-42.
- Moyle, P. 2014. Niche and habitat *in* P. Moyle and D. Kelt, editors. MarineBio.org, MarineBio Conservation Society.
- Naveda, A., B. de Thoisy, C. Richard-Hansen, D. A. Torres, L. Salas, R. Wallance, S. Chalukian, and S. de Bustos. 2008. *Tapirus terrestris*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. Downloaded on 28 November 2014.

Norman, J. E., and M. V. Ashley. 2000. Phylogenetics of Perissodactyla and Tests of the Molecular Clock. *Journal of Molecular Evolution* **50**:11-21.

O'Farrill, G., M. Galetti, and A. Campos-Arceiz. 2013. Frugivory and seed dispersal by tapirs: an insight on their ecological role. *Integr Zool* **8**:4-17.

O'Neill, R. V., B. T. Milne, M. G. Turner, and R. H. Gardner. 1988. Resource Utilization Scales and Landscape Patterns *Landscape Ecology* **2**:63-69.

Olrog, C. C. 1979. Los mamíferos de la selva húmeda, Cerro Calilegua, Jujuy. *Acta Zool. Lilloana* **33**:9-14.

Padilla, M., and R. C. Dowler. 1994. *Tapirus terrestris*. *Mammalian Species*:1-8.

Parrado, A. 2005. Fruit Availability and Seed Dispersal in Terra Firme Rain Forest of Colombian Amazonia.

Parrado, A. 2007. A Collaborative Research Process Studying Fruit Availability and Seed Dispersal within an Indigenous Community in the Middle Caqueta River Region, Colombian Amazon. *Ecology and Society* **12**.

Perry, G., and E. R. Pianka. 1997. Animal Foraging: Past, Present and Future. *Trends in Ecology and Evolution* **12**:360-364.

Pianka, E. R. 2008. Optimal Foraging. Pages 2559-2561 *in* S. E. Jørgensen and B. D. Fath, editors. *Encyclopedia of Ecology*. Academic Press, Oxford.

Pyke, G. H. 1984. Optimal Foraging Theory: A Critical Review. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**:523-575.

Pyke, G. H., H. R. Pulliam, and E. L. Charnov. 1977. Optimal Foraging: A Selective Review of Theory and Tests. *The Quarterly Review of Biology* **52**:137-154.

Ricklefs, R. E. 1977. Environmental Heterogeneity and Plant Species Diversity: A Hypothesis. *The American Naturalist* **111**:376-381.

Salas, L. A. 1996. Habitat use by lowland tapirs (*Tapirus terrestris* L.) in the Tabaro River valley, southern Venezuela. *Can. J. Zool.* **74**:1452-1458.

Salas, L. A., and T. K. Fuller. 1996. Diet of the lowland tapir (*Tapirus terrestris* L.) in the Tabaro River valley, southern Venezuela. *Can. J. Zool.* **74**:1444-1451.

Senft, R. L., M. B. Coughenour, D. W. Bailey, L. R. Rittenhouse, O. E. Sala, and D. M. Swift. 1987. Large Herbivore Foraging and Ecological Hierarchies. *BioScience* **37**:789-799.

Solano, C., N. Vargas, and J. Peña. 1996. Aspectos de la Historia Natural del Tapir de Tierras Bajas *Tapirus terrestris* (Linnaeus, 1758) en un Sector del Río Duda, Parque Nacional Natural Tinigua, Meta. Corporación Hylea. Bogotá.

Stevenson, P. R. 2004. Phenological patterns of woody vegetation at Tinigua Park, Colombia: methodological comparisons with emphasis on fruit production. *Caldasia* **26**:125-150.

Taber, A. B., S. Chalukian, K. Minkowski, and E. e. a. Sanderson. 2008. Range-wide status analysis of lowland tapir (*Tapirus terrestris*) and white-lipped peccary (*Tayassu pecari*): Final report. Wildlife Conservation Society (WCS), Buenos Aires, Argentina.

Talamoni, S. A., and M. A. C. Assis. 2009. Feeding habit of the Brazilian tapir, *Tapirus terrestris* (Perissodactyla: Tapiridae) in a vegetation transition zone in south-eastern Brazil. *Zoologia* **26**:251-254.

Terborgh, J. 1986. Community aspects of frugivory in tropical forests. Pages 371-384 in A. Estrada and T. Fleming, editors. *Frugivores and seed dispersal*. Springer Netherlands.

Terwilliger, V. J. 1978a. Natural history of baird's tapir on Barro Colorado Island, Panama canal zone. *Biotropica*:211-220.

Terwilliger, V. J. 1978b. Natural History of Baird's Tapir on Barro Colorado Island, Panama Canal Zone. *Biotropica* **10**:211-220.

Tobler, M. W. 2008. The Ecology of the Lowland Tapir in Madre de Dios, Perú: Using New Technologies to Study Large Rainforest Mammals.

Tobler, M. W., J. P. Janovec, and F. Cornejo. 2010. Frugivory and Seed Dispersal by the Lowland Tapir *Tapirus terrestris* in the Peruvian Amazon. *Biotropica* **42**:215-222.

Tobler, M. W., E. J. Naranjo, and I. Lira-Torres. 2006. Habitat preference, feeding habits and conservation of Baird's tapir in Neotropical montane oak forests. Pages 347-359 *Ecology and conservation of Neotropical montane oak forests*. Springer.

Trujillo, J. M., M. A. Torres, and E. Santana. 2011. La palma de Moriche (*Mauritia flexuosa* L.f.) un ecosistema estratégico. *Orinoquía* **15**:62-70.

Turner, M. G., Y. Wu, W. H. Romme, and L. L. Wallace. 1993. A landscape simulation model of winter foraging by large ungulates. *Ecological Modelling* **69**:163-184.

van Schaik, C. P., J. W. Terborgh, and S. J. Wright. 1993. The Phenology of Tropical Forests: Adaptive Significance and Consequences for Primary Consumers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **24**:353-377.

Villarreal, H., M. Álvarez, S. Córdoba, F. Escobar, G. Fagua, F. Gast, H. Mendoza, M. Ospina, and A. M. Umaña. 2004. Manual de Métodos para el Desarrollo de Inventarios de Biodiversidad. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.

Whittaker, R. H., S. A. Levin, and R. B. Root. 1973. Niche, Habitat, and Ecotope. *The American Naturalist* **107**:321-338.

Wiens, J. A. 1976. POPULATION RESPONSES TO PATCHY ENVIRONMENTS. *Annual Review of Ecology and Systematics* **7**:81-120.

Woodburne, M. 2010. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution* **17**:245-264.