



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Movimiento de *Tapirus terrestris* en la parte media del Río Caquetá- Amazonia Colombiana

Tania Marisol González Delgado

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología
Bogotá, Colombia
Año 2016

Movimiento de *Tapirus terrestris* en la parte media del Río Caquetá- Amazonia Colombiana

Tania Marisol González Delgado

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

Magister en Ciencias – Biología

Director (a):

Ph.D., Geografía. Dolors Armenteras Pascual

Línea de Investigación:

Ecología

Grupo de Investigación:

Ecología del Paisaje y Modelación de Ecosistemas – Ecolmod

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias, Departamento de Biología

Bogotá, Colombia

Año 2016

A mi familia

Agradecimientos

Agradezco por la financiación a la Universidad Nacional de Colombia - Sede Bogotá, al Laboratorio de Ecología del Paisaje y Modelación de Ecosistemas – ECOLMOD, al Departamento Administrativo de Ciencia, Tecnología e Innovación Colciencias con el proyecto marco “*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*”. Código. 1101-569-33286, Contrato: 0385-2013 y, por la financiación otorgada mediante la Beca-Pasantía en la Modalidad de Joven Investigadora. También agradezco al Programa Nacional de Proyectos para el Fortalecimiento de la Investigación, la Creación y la Innovación en Posgrados de la Universidad Nacional de Colombia 2013-2015, Código 27584 y a la fundación Digital Globe por las imágenes de satélite de alta resolución que fueron utilizadas en la planificación de labores de campo y en la identificación de cananguchales. 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 por 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 la profesora Dolors Armenteras Pascual, Ph.D., por su apoyo y asesoramiento en las fases de planteamiento, financiación y ejecución del presente estudio, además por sus múltiples enseñanzas, paciencia, colaboración y amistad. Gracias a la comunidad del Resguardo Indígena Nonuya de Villazul en el Corregimiento de Puerto Santander – Amazonas, Colombia, por permitir realizar la fase de campo en el Resguardo. Agradezco al Dr. Paulo Rogerio Mangini por el apoyo veterinario dado durante las labores de captura de la danta. A Miguel Fernando Arias y Juan David González por su asesoría en temas de SIG y estadísticos. A Juliana Vélez, Eduardo

Molina y Jaime Cabrera por su apoyo en campo y por sus aportes en la investigación. A Diana Ayala por su apoyo en los requerimientos administrativos.

Gracias a mis padres Luis y Carmen y, a mi hermano David por su amor, paciencia, compañía y apoyo incondicional en todas las etapas de mi vida. Gracias a Francisco Luque Moreno por su amor, colaboración y acompañamiento en todo este proceso.

Resumen

En la actualidad, las actividades humanas tienen un fuerte impacto negativo sobre la biodiversidad, contribuyendo a la extinción de muchas poblaciones de especies, debido a sus efectos sobre la migración, el movimiento y otros procesos ecológicos importantes para la supervivencia (Baguette *et al.* 2013). Dentro de los mamíferos más amenazados en la región neotropical se encuentran los tapires, los cuales son animales que consumen una gran diversidad de frutos de especies vegetales, por lo que se considera tienen un papel fundamental en las dinámicas de los bosques neotropicales, ya que generan efectos ecológicos en cascada, afectando la composición, sucesión y regeneración de las comunidades vegetales (Bodmer, 1990; Salas y Fuller, 1996; Henry *et al.* 2000; Galetti *et al.* 2001; Tobler *et al.* 2010; O'Farrill *et al.* 2013). *Tapirus terrestris* es una de las especies más afectadas por la transformación del hábitat y la caza excesiva (Brooks *et al.* 1997), motivo por el cual se encuentra categorizada según los criterios de la IUCN como Vulnerable. La Amazonía, donde habita *T. terrestris*, es una de las regiones más amenazadas por las actividades humanas (Armenteras *et al.* 2006; Oliveira *et al.* 2007). Es así como las regiones conservadas de la Amazonía representan lugares ideales para comprender el movimiento e inferir el comportamiento de las dantas en su medio natural.

El movimiento es un carácter definitorio de la mayoría de los animales, y documentarlo es clave para entender la ecología de una especie, así como el impacto del entorno sobre los patrones de movimiento. Este estudio analizó los patrones de movimiento de una danta de tierras bajas (*T. terrestris*) en la parte media del Río Caquetá-Amazonia Colombiana. Los objetivos fueron analizar los patrones y la variabilidad espacio-temporal del movimiento y evaluar el papel de las zonas de recursos sobre dicho movimiento. Para esto se utilizaron los datos de telemetría GPS de un individuo de danta macho sub-adulto para un periodo de siete meses, además de información de formaciones de palmas y salados presentes en el área de influencia identificada para este animal. Para describir el movimiento de la danta, se utilizaron parámetros como la longitud de pasos y

los ángulos de giro y, se realizaron análisis de la velocidad del movimiento y su varianza, se identificó la estructura del comportamiento en el movimiento con un análisis BCPA (behavioral change point analysis) y se estimó la distribución de utilización (UD) con un modelo dinámico de puentes brownianos (dBBMM) para observar los movimientos a lo largo de trayectorias y el uso del espacio. Finalmente se hizo una aproximación al modelado de movimiento a través de un grafo para observar la conectividad.

Los resultados mostraron la complejidad del movimiento animal, en donde el individuo de danta exhibió comportamientos de exploración y búsqueda de alimento, los cuales fueron estadísticamente distinguibles a partir del análisis de la longitud de pasos, la variación de la velocidad estimada, la varianza browniana del movimiento, el análisis BCPA y la UD. Esto fue observado también en la diferenciación del movimiento en dos etapas gracias a los análisis aplicados, en donde una primera etapa estuvo asociada a viajes largos y uso selectivo de los recursos, que coincidió con la época de cosecha de los frutos de canangucho. La segunda etapa se caracterizó por desplazamientos más cortos y por una disminución notoria en el uso de las zonas de recursos y sus rutas. Asimismo, se observó que el uso del espacio de la danta, en términos de las rutas de movimiento, presentó una relación análoga con la disposición de los recursos (cananguchales y salado) y que este animal tendió a utilizar las mismas rutas para realizar los viajes, similar a lo reportado en la literatura. También, el análisis de conectividad mostró que existe un sistema interconectado entre las zonas de recursos dado por el movimiento de la danta. Este estudio es novedoso porque consideró el movimiento individual de un tapir en la zona amazónica con datos GPS detallados, con una aproximación metodológica de la dinámica espacial y temporal del movimiento individual que integra varias herramientas de análisis para datos autocorrelacionados y que puede ser un insumo para futuros estudios sobre el movimiento a nivel de población.

Palabras clave: Movimiento animal, danta de tierras bajas, telemetría GPS, análisis espacio-temporal, variabilidad del movimiento, cananguchales, salados naturales.

Abstract

Currently, human activities have a highly negative impact over biodiversity, contributing to the extinction of species populations, due to its effects over migration, movement, and other important ecological processes to survival (Baguette *et al.* 2013). Tapirs are among the most threaten mammals in the Neotropical region, they are animals which consume a great diversity of fruits from plant species, so it is considered that it has a fundamental role in the Neotropical forest dynamics, because it generates cascade effects, affecting the composition, succession and regeneration of plant communities (Bodmer, 1990; Salas y Fuller, 1996; Henry *et al.* 2000; Galetti *et al.* 2001; Tobler *et al.* 2010; O'Farrill *et al.* 2013). *Tapirus terrestris* is one of the most affected species by habitat transformation and overhunting (Brooks *et al.* 1997), reason to be categorized as vulnerable by the IUCN criteria. The Amazon, where *T. terrestris* inhabit, is one of the most threaten regions by human activities (Armenteras *et al.* 2006; Oliveira *et al.* 2007). The conserve regions of the Amazon represent ideal places to comprehend the movement and infer the behavior of tapirs in their natural environment.

The movement is defining character of most animals, and document it is key to understand the ecology of the species, likewise the impact of surroundings over movement patterns. This assessment analyzed the movement patterns of one lowland tapir (*T. terrestris*) at the middle part of the Caquetá river at the Colombian amazon. The objectives were analyzed the patterns and the movement spatial-temporal variability, and evaluate the role of the resources zones over that movement. For this, GPS telemetry data of a male subadult tapir was used for a period of seven months, also the information of palm formation and natural salt lick present in the influence area of this tapir. To describe the tapir's movement, the steps length and turning angles were used and, an analysis of the movement velocity and its variance were done, the structure of the movement behavior was identified with a BCPA (*behavioral change point analysis*) analysis and the utilization distribution (UD) was estimated with a Dynamic Brownian Bridge movement models (dBBMM) to observe the movement along trajectories and the spatial usage. A graph model approximation was done to observe the connectivity.

The results showed the complexity of the tapir's movement, where the individual exhibited explorative and food search movements, which were statistically different based

in the step length, the estimate velocity variation, the Brownian movement variance, the BCPA analysis and the UD. This was observed also in the movement differentiation in two phases due to the applied analysis, where the first phase was associated to long trips and a selective resources usage, which coincided with the fructification period of the canangucho. The second phase was characterized by short displacements and a notorious decrease in the resource zones and their paths usage. Likewise, it was observed that the spatial usage of the tapirs, in terms of movement paths, presented an analog relation with the resources (canangucho and natural salt lick) availability and that this animal tended to use the same paths to perform the trips, similar as reported by literature. The connectivity analysis also showed the existence of an interconnected system among the resources zones due to the tapir's movement. This assessment is innovative because it considered the tapir's individual movement at the Amazon region with detail GPS data, with a methodological approximation of the individual spatial-temporal movement dynamic, which include various analysis tools to autocorrelated data and, it could be an input to future studies over the population movements.

Keywords: Animal movement, lowland tapir, GPS telemetry, spatial-temporal analysis, movement variability, cananguchales, natural salt licks.

Contenido

1. Capítulo 1. Marco teórico.....	3
1.1 Ecología del movimiento	3
1.1.1 Herramientas para el estudio del movimiento	7
1.1.2 Modelado del movimiento	9
▪ Modelo del movimiento de puentes brownianos (BBMM: <i>Brownian bridge movement model</i>).....	10
1.2 Conectividad del paisaje y movimiento de los organismos	11
1.2.1 Conectividad estructural	12
1.2.2 Conectividad funcional.....	12
1.2.3 Ecología de redes.....	13
1.3 Ecología de <i>Tapirus terrestris</i> , danta de tierras bajas.....	18
1.4 Formaciones de <i>Mauritia flexuosa</i> - Cananguchales	20
1.5 Salados naturales.....	22
2. Capítulo 2. Planteamiento del problema y justificación	25
2.1 Planteamiento del problema.....	25
2.2 Justificación.....	27
2.3 Preguntas de investigación	29
2.4 Objetivos	29
2.4.1 Objetivo general.....	29
2.4.2 Objetivos específicos	29
3. Capítulo 3. Materiales y métodos	31
3.1 Objeto de estudio	31
3.1.1 <i>Tapirus terrestris</i> , danta de tierras bajas	31
▪ Distribución.....	31
▪ Biología	32
▪ Vulnerabilidad.....	32
3.2 Área de estudio	33
3.2.1 Localización.....	33
3.2.2 Aspectos físicos.....	34
▪ Geomorfología y Suelos	34
▪ Clima	35
▪ Hidrografía.....	36
▪ Usos del suelo	36
▪ Poblaciones humanas.....	36
3.2.3 Aspectos bióticos.....	37
▪ Vegetación.....	37
▪ Fauna	37

3.3	Muestreo y toma de datos.....	38
3.3.1	Instalación de radio collar y telemetría, datos de localizaciones	38
3.3.2	Localización y caracterización de los recursos (cananguchales y salados naturales): visitas en campo e interpretación de imágenes de satélite.	41
3.4	Diseño del SIG.....	42
3.5	Análisis de datos.....	43
3.5.1	Descripción del movimiento animal	43
▪	Longitud de pasos y ángulos de giro	43
▪	Distancia a los cuerpos de agua, altitud, pendiente.....	44
▪	Variabilidad espacio-temporal del movimiento.....	44
▪	Identificación de los cambios de comportamiento.....	44
▪	Estimación de la distribución de utilización (UD) con un modelo dinámico de puentes brownianos (dBBMM: <i>Dynamic Brownian Bridge movement models</i>).....	45
3.5.2	Modelamiento a través de grafo	46
4.	Capítulo 4. Resultados	49
4.1	Localizaciones de danta y recursos naturales.....	49
4.2	Movimiento	51
4.2.1	Longitud de pasos y ángulos de giro	51
4.2.2	Distancia a los cuerpos de agua, altitud y pendiente	54
4.2.3	Variabilidad espacio-temporal del movimiento.....	54
4.2.4	Identificación de los cambios de comportamiento.....	57
4.2.5	Estimación de la distribución de utilización (UD) con un modelo dinámico de puentes brownianos.....	60
4.3	Importancia relativa de los elementos del paisaje en el movimiento de la danta.....	62
5.	Capítulo 5. Discusión.....	65
6.	Capítulo 6. Conclusiones	73

Lista de figuras

Figura 1-1: Representación del paisaje a partir del enfoque de la teoría de grafos, los parches de hábitat están representados por nodos-puntos, las conexiones funcionales por líneas y los componentes están diferenciados por las conexiones entre sus nodos. Tomado de Kadoya (2009).	16
Figura 3-1: Rango de distribución de <i>T. terrestris</i> (Tomado de Tapir Specialist Group (TSG) http://www.tapirs.org).	32
Figura 3-2: Área de estudio en el noroeste de la cuenca amazónica, en la parte media del Río Caquetá, en el resguardo indígena Nonuya de Villazul, corregimiento de Puerto Santander, Amazonas, Colombia, escala 1:25.000.000.	34
Figura 3-3: Valores promedio, máximos y mínimos de temperatura (°C) y promedios de humedad relativa (%) obtenidos con <i>data loggers</i> en la zona de estudio.	35
Figura 3-4: Poblaciones humanas dentro del área de estudio (resguardo indígena Nonuya de Villazul, corregimiento de Puerto Santander, Amazonas, Colombia).	36
Figura 3-5: Vegetación dentro del área de estudio (resguardo indígena Nonuya de Villazul, corregimiento de Puerto Santander, Amazonas, Colombia).	37
Figura 3-6: Fauna dentro del área de estudio (resguardo indígena Nonuya de Villazul, corregimiento de Puerto Santander, Amazonas, Colombia).	38
Figura 3-7: Instalación de radio collar y telemetría.	41
Figura 3-8: Transformación de la matriz de resistencia al movimiento por lógica difusa, derivada del BBMM.	47
Figura 4-1: Localizaciones obtenidas durante el día. Cananguchales y salado identificados en el área de influencia del individuo de tapir monitoreado.	50
Figura 4-2: Localizaciones obtenidas durante la noche. Cananguchales y salado identificados en el área de influencia del individuo de tapir monitoreado.	51
Figura 4-3: distancias espaciales máximas recorridas durante el periodo de estudio.	52

- Figura 4-4: Variación en la distribución de frecuencias de la longitud de los pasos y los ángulos de giro para la danta monitoreada, comparando los dos periodos de tiempo: (a) julio a mediados de octubre y (b) desde mitad de octubre hasta febrero..... 53
- Figura 4-5: Comportamiento de las localizaciones de la danta y su altura (a), distancia al drenaje sencillo más cercano (b) y pendiente correspondiente (c). 54
- Figura 4-6: Velocidad diaria estimada durante la época de estudio (a) y variabilidad diaria de la velocidad estimada para los pasos del individuo (b). 55
- Figura 4-7: Número de visitas por hora a las diferentes zonas de recursos: cananguchales y salado. En amarillo se observan el número de vistas al salado, y en los tonos verdes las visitas a los cananguchales. 56
- Figura 4-8: Varianza browniana del movimiento durante la época de estudio. 57
- Figura 4-9: Resultados del plano BCPA (*behavioural change point analysis*). Las líneas verticales que atraviesan la figura de arriba abajo indican los puntos de cambio y el espacio comprendido entre dos de estas líneas puede ser considerado como una fase. La línea de color negro es la estimación de la media, la línea roja representa la estimación de la desviación estándar, la línea alrededor de la media, y el color reflejan la autocorrelación, de manera que colores más oscuros como azules y morados indican que el movimiento es menos autocorrelacionado, mientras que los colores más claros como los amarillos y verdes indican un movimiento más autocorrelacionado. 58
- Figura 4-10: Resultados del flat BCPA (*behavioural change point analysis*). Las líneas representan las trayectorias realizadas por la danta durante el tiempo de estudio. El grosor de la línea refleja la velocidad de persistencia y el color refleja la autocorrelación, de manera que líneas más gruesas representan una alta velocidad de persistencia, los colores más oscuros como azules y morados indican que el movimiento es menos autocorrelacionado, mientras que los colores más claros como los amarillos y verdes indican un movimiento más autocorrelacionado. 59
- Figura 4-11: Densidad de utilización (UD) de la danta estimada para el periodo de estudios (julio 2014 – febrero 2015). Las líneas rojas indican los contornos de 5% y comprenden un área de 0,0225 Km² y las líneas azules los contornos del 95% con un área de 6454 Km². En verde se dibujan los cananguchales y en amarillo el salado. 60
- Figura 4-12: Densidad de utilización (UD) de la danta estimada para dos etapas: julio-octubre (a) y octubre a febrero (b). Las líneas rojas indican los contornos de 5% y comprenden un área de 0,013 (a) y 0,0189 (b) Km² y las líneas azules los contornos del 95% con un área de 5196 (a) y 4193 (b) Km². En verde se dibujan los cananguchales y en amarillo el salado. 61

Figura 4-13: Modelado de red en el que se obtuvo: a) la adyacencia entre las zonas de recursos a partir de la distancia euclidiana (línea recta), b) las rutas de menor costo entre los recursos y c) los corredores de movimiento, en donde los colores más cálidos indican las áreas en donde el costo para el movimiento es menor además de conectar los recursos. 62

Figura 4-14: Redes planas por meses, en donde los nodos son las localizaciones GPS y los enlaces las distancias en línea recta entre dichos nodos. Además están especificados los recursos y su disposición respecto a la red..... 63

Lista de tablas

Tabla 3-1: Procedimiento de captura de la danta.	39
Tabla 3-2: Información almacenada en la memoria del GPS del collar (Telonics, Inc. 2013).	40
Tabla 3-3: Cartografía base y temática empleada en el presente estudio.	42
Tabla 4-1: Estadísticas del error horizontal y de la dilución de precisión horizontal de las ubicaciones GPS.	49
Tabla 4-2: Estadísticas de la longitud de los pasos y de los ángulos de giro de las ubicaciones GPS.	52
Tabla 4-3: Conexiones y distancias euclidianas y de menor costo entre los recursos y, resistencia al movimiento.	63

Lista de Símbolos y abreviaturas

- BBMM** Brownian bridge movement model
- BCPA** Behavioural change point analysis
- BHT** Bosque Húmedo Tropical
- DAP** Diámetro a la altura del pecho
- dBBMM** Dynamic Brownian Bridge movement models
- GPS** Global Positioning System
- IUCN** The International Union for Conservation of Nature
- MPC** Mínimo Polígono Convexo
- SIG** Sistema de Información Geográfica
- UD** Utilization distribution
- UTM** Universal Transverse Mercator
- VHF** Very High Frequency
- WGS** World Geodetic System
- 3D** Tridimensional
- 2D** Bidimensional

Introducción

El movimiento es un carácter definitorio de la mayoría de los animales. Documentarlo es clave para entender la ecología de una especie y el impacto del entorno sobre los patrones de movimiento. La ecología del movimiento es una disciplina que cada vez toma más fuerza, debido a que hace importantes contribuciones a la ecología de poblaciones y a la biología de la conservación (Hawkes, 2009). La mayoría de estudios de movimiento de los animales están motivados por preguntas sobre las dinámicas de las poblaciones (Hawkes, 2009; Gurarie *et al.* 2009), sin embargo, son escasos los estudios que caracterizan el movimiento a un nivel individual y sus posibles conductores. Los movimientos individuales son una respuesta de comportamiento medible a una serie de factores fisiológicos y ambientales y, analizarlos puede permitir comprender los mecanismos por los cuales los organismos exploran sus entornos heterogéneos (Gurarie *et al.* 2009).

En los últimos años, el desarrollo de la telemetría basada en Sistemas de Posicionamiento Global (GPS) ha contribuido enormemente al estudio de la ecología del movimiento, permitiendo obtener información detallada de los movimientos de los animales silvestres en su hábitat natural (Morales *et al.* 2004; Gurarie *et al.* 2009; Cagnacci *et al.* 2010; Morales *et al.* 2010; Hebblewhite y Haydon, 2010). Esta información precisa sobre el movimiento puede ser complementada con información del medio ambiente (Cagnacci *et al.* 2010). El análisis de los datos de movimiento no es una tarea sencilla, debido a la autocorrelación espacial y temporal de los datos (Gurarie *et al.* 2009). Es así como se han desarrollado diferentes modelos y técnicas para representar y analizar el movimiento.

Es así como se hace importante contar con descripciones cualitativas y cuantitativas del movimiento que incorporen supuestos realistas sobre el comportamiento individual o de una especie en particular, debido a que con esta información se puede contribuir al conocimiento ecológico. Por ejemplo, el estudio del movimiento de animales entre zonas

de alimentación puede ser informativo sobre algunos aspectos de la dispersión. Además, la comprensión de cómo las especies silvestres utilizan su medio ambiente, los patrones de movimiento y la conectividad se han convertido en elementos cruciales en el manejo y la conservación efectiva de muchas poblaciones de animales silvestres.

Entonces, es importante considerar el movimiento como un componente de la estructura del paisaje. Este movimiento se da según la capacidad para adquirir recursos y reproducirse y, depende de la distancia entre estos elementos y de las características de las rutas que deben tomar para llegar a un sitio determinado (Taylor *et al.* 1993).

En la actualidad, las actividades humanas tienen un fuerte impacto negativo sobre la biodiversidad. Esto se debe principalmente a la pérdida y/o transformación del hábitat por cambios en el uso del suelo (Awade *et al.* 2012). En Colombia, el tapir o danta es una de las especies más afectadas por la transformación del hábitat y la caza excesiva (Brooks *et al.* 1997), motivo por el cual se encuentra categorizada según los criterios de la IUCN como Vulnerable. Los tapires son animales forrajeadores/frugívoros (Montenegro, 2005) y debido a que consumen una gran diversidad de especies vegetales se considera que tienen un papel significativo en la dispersión de semillas (Salas y Fuller, 1996; Richard y Juliá, 2000). Por lo tanto, son fundamentales en las dinámicas de los bosques Neotropicales, ya que generan efectos ecológicos en cascada, afectando la composición, sucesión y regeneración de plantas (Bodmer, 1990; Salas y Fuller, 1996; Henry *et al.* 2000; Galetti *et al.* 2001; Tobler *et al.* 2010; O'Farrill *et al.* 2013).

En este estudio se analizaron las decisiones de movimiento individuales de un tapir de tierras bajas (*T. terrestris*) macho sub-adulto en la amazonia colombiana. Los objetivos de este estudio fueron analizar los patrones y la variabilidad espacio-temporal del movimiento y evaluar el papel de las zonas de recursos sobre dicho movimiento. Las preguntas de investigación y los métodos de análisis se enmarcaron en torno a: 1) ¿Cuál es el patrón de movimiento de *T. terrestris* en bosques amazónicos altamente conservados? 2) ¿Cómo es la variabilidad espacio-temporal en el movimiento? y 3) ¿Cuál es el papel de las zonas de recursos en el patrón de movimiento?

1. Capítulo 1. Marco teórico

Los efectos de la disponibilidad de hábitat y de recursos son muy variables entre las especies y dependen en gran parte de su capacidad de movimiento o dispersión (Awade *et al.* 2012). De esta manera, los patrones reales de movimiento o de dispersión de la mayoría de organismos dependen no solo de la biología de los organismos sino también son afectados por la estructura del paisaje (Fordham *et al.* 2014). A continuación, se muestra como características intrínsecas de la biología y ecología de los organismos y los procesos del paisaje afectan los patrones de movimiento.

1.1 Ecología del movimiento

La ecología del movimiento es una disciplina que cada vez toma más fuerza debido a que considera los patrones espaciales de dispersión y movimiento. El análisis de estos patrones y la información que proporcionan se han convertido en herramientas fundamentales para incorporar desarrollos espacialmente explícitos. Por ejemplo, en la ecología de poblaciones la ecología del movimiento ha ayudado en la explicación de cómo ocurren acciones como el forrajeo, el éxito reproductivo, la migración y la dispersión de los organismos. Usualmente el énfasis de la ecología del movimiento ha estado enfocado en el estudio de las distribuciones de las distancias y en modelos mecanicistas (Hawkes, 2009).

Estudiar el movimiento de los organismos no solo permite conocer qué factores bióticos y abióticos afectan el movimiento, también ofrece herramientas para conocer los beneficios en el 'fitness' de moverse de un lugar a otro (Bowler y Benton, 2005). En este sentido, por ejemplo, cuando los beneficios exceden los costos del movimiento, es posible que el movimiento sea una ventaja biológica para el organismo (Bowler y Benton, 2005).

La dispersión y el movimiento de los organismos son procesos que permiten un uso eficiente del hábitat y sus recursos, y responden a los cambios espaciales y temporales del entorno (Ojasti y Dallmeier, 2000). Esto consiste en un proceso dinámico en el que un

animal se mueve para elegir los parches de hábitat o recursos que visita y el tiempo que pasa en cada uno de ellos (Benhamou, 2011). Además, tienen efectos profundos en la estructura de las poblaciones (demográficos) como los patrones de espaciamiento, la colonización del hábitat, las frecuencias alélicas, los umbrales de extinción, entre otros (Bowman *et al.* 2002).

El movimiento animal es el proceso por el cual los organismos se desplazan en el espacio y en el tiempo (Thiebault & Tremblay, 2013); este desplazamiento puede ser pasivo o en respuesta a algún comportamiento (Hansson *et al.* 1995). Por ejemplo, muchos animales se mueven a través de los elementos de un paisaje para realizar movimientos estacionales y cotidianos (Burel y Baudry, 2003; Fahrig, 2013).

La dispersión es entendida como el movimiento de un individuo de un área más grande que su área de distribución sin retornos predecibles (Sutherland *et al.* 2000). También se ha definido como el movimiento de un organismo de su lugar de origen a su lugar de reproducción o para establecerse en otra área (Ojasti y Dallmeier, 2000). Bowler y Benton (2005) tratan al proceso de dispersión en tres etapas: la emigración, el movimiento entre parches y la inmigración. Además, estos autores mencionan que la dispersión es un término y proceso que se analiza para abarcar el movimiento a diferentes escalas (Bowler y Benton, 2005).

En los animales los patrones de dispersión y movimiento están influenciados por los rasgos de historia de vida (Sutherland *et al.* 2000; Baguette *et al.* 2013) como los cambios ontogénicos, el comportamiento, si son sedentarios o nómadas, la sociabilidad, la agresividad, la filogenia, entre otros. Esto confiere una gran variabilidad entre los organismos y por ende en su distribución y uso del espacio (Baguette *et al.* 2013). Estudios realizados sobre la dispersión de mamíferos y aves han encontrado que esta se relaciona con rasgos de la historia de vida como el tamaño del rango de hogar, el tamaño corporal (Bowman *et al.* 2002) y el tipo de dieta (Sutherland *et al.* 2000).

En el caso de animales de mayor tamaño, se ha registrado que se mueven grandes distancias debido a que son más longevos y tienen más tiempo para explorar y encontrar mejores fuentes de recursos (Sutherland *et al.* 2000). También se ha encontrado que las distancias están influenciadas por el tipo de dieta cuando la adquisición de los recursos

se hace cada vez más específica. En este sentido los depredadores se mueven más allá de los omnívoros y estos más allá de los herbívoros. En aves y mamíferos, factores como el sistema de apareamiento, la forma de la defensa territorial y si se trata de especies que migran o no, pueden influir en las distancias de movimiento a causa de la defensa y consecución de recursos (Sutherland *et al.* 2000).

Baguette *et al.* (2013) encontraron que, para los mamíferos, el tamaño del rango de hogar es un mejor predictor de la distancia de dispersión o de movimiento que el tamaño corporal. Esto es debido a que existe una gran variabilidad en los tamaños del rango de hogar que son independientes del tamaño de cuerpo. Por ejemplo, animales con un tamaño pequeño se pueden llegar a mover más de lo estimado o al revés, animales de buen tamaño se pueden mover menos (Bowman *et al.* 2002). Esta variabilidad inter e intraespecífica en la dispersión se debe incluir al considerar los vínculos en los paisajes (Baguette *et al.* 2013).

Se ha reportado también que las distancias de dispersión o movimiento varían considerablemente entre las especies de mamíferos. En este sentido, se ha encontrado que son bastante frecuentes las cortas distancias de movimiento, las cuales tienen una fuerte influencia en la estructura demográfica de la población, por ejemplo, en la proporción de edades y sexos. También en muchas especies se produce de manera regular, pero a baja frecuencia, el movimiento a largas distancias. Este es de gran importancia en los procesos de invasión, recolonización y en la estructuración genética de las poblaciones (Sutherland *et al.* 2000). La estructura de edades también afecta el movimiento dado que individuos jóvenes se mueven de manera diferente a los individuos mayores. Esto sucede con el fin de conseguir más recursos para su supervivencia y evitar la endogamia (Sutherland *et al.* 2000). Asimismo, los organismos que se mueven más pueden llegar a enfrentar mayores riesgos de mortalidad asociados con amenazas en los caminos como depredadores gastos elevados de energía, hábitats inadecuados, etc. (Sutherland *et al.* 2000).

Los comportamientos de dispersión y movimiento dependen también en gran medida de las necesidades de recursos (Kadoya, 2009). Las respuestas de movimiento en muchos casos responden a los cambios en la distribución espacial de los recursos, afectando cualidades como el rendimiento individual y procesos en la dinámica de la población (Morales *et al.* 2010). Además, el movimiento no es un rasgo específico de la especie,

sino que se trata de un rasgo individual con diferentes presiones selectivas que muestra la variación dentro y entre poblaciones (Baguette y Van Dyck, 2007).

Aparte de los rasgos de historia de vida y de la percepción de la heterogeneidad, la decisión de movimiento de un animal también depende del tipo de proceso que va a realizar. Así, la distancia de movimiento de una determinada especie está asociada a actividades como la búsqueda de un compañero o de alimento (Hansson *et al.* 1995) o la ubicación de refugios (Hawkes, 2009). Por ejemplo, son distintas las distancias en las que se mueven las ballenas yubarta para reproducirse y dar a luz en aguas cálidas de las zonas tropicales – distancias largas, para luego retornar a las zonas polares donde se alimentan – en donde realizar desplazamientos menos extensos (Hawkes, 2009).

Los patrones de movimiento no son invariables y constantes, ni siquiera a nivel individual, debido a que siempre existe una gran probabilidad que los individuos cambien el comportamiento de movimiento según diferentes factores de presión como depredadores y afectaciones en el hábitat (Morales *et al.* 2004). Además, hay factores a nivel individual como el sexo, el grado de desarrollo, el tamaño del cuerpo (Bowler y Benton, 2005). Por otro lado, la experimentación de un entorno de manera diferente y las experiencias pasadas (la memoria de las experiencias previas está empezando a ser considerado explícitamente en los análisis de movimiento), pueden crear diferencias propias en el movimiento (Morales *et al.* 2010). Algunos estudios demuestran que la dispersión de los mamíferos tiende a ser sesgada para los machos y que en los jóvenes influye fuertemente la relación entre la edad y la propensión a moverse para tener nuevos territorios (Bowler y Benton, 2005). Conforme con esto, es importante considerar las características de los organismos que se mueven y el contexto en el que ocurre dicho movimiento.

Los patrones de movimiento reales también dependen o están fuertemente influenciados por el tipo de hábitat y la heterogeneidad espacial a escala fina (Bowler y Benton, 2005) y la conectividad estructural y funcional (Fordham *et al.* 2014). El estudio de los procesos de movimiento considera la relación del comportamiento con la dinámica del paisaje (Hawkes, 2009). En este sentido, con estudios del movimiento se puede llegar a conocer diferentes características como umbrales de movimiento, mortalidad en la matriz o resistencia a la matriz, etc. (Bowler y Benton, 2005).

El estudio del movimiento de los animales puede ser visto como un puente entre disciplinas como el comportamiento animal, la ecología del paisaje y las dinámicas poblacionales (Morales *et al.* 2010). De acuerdo con esto, si la distancia de dispersión o movimiento varía predeciblemente con los atributos de la historia de vida, la heterogeneidad del paisaje (Burel y Baudry, 2003) y el proceso a realizar, el estudio de las relaciones entre estos permite comprender mejor como los organismos pueden responder a los cambios en el medio ambiente (Bowler y Benton, 2005) i.e. la fragmentación del hábitat, el cambio climático, especies exóticas, etc. Más allá, también es posible estimar los valores de umbral mínimo de hábitat en que los individuos pueden dispersarse o moverse en un paisaje (Sutherland *et al.* 2000) y, por tanto examinar las posibles consecuencias de las alteraciones del hábitat en las conexiones entre las poblaciones.

1.1.1 Herramientas para el estudio del movimiento

En los últimos años, el desarrollo de la telemetría basada en Sistemas de Posicionamiento Global (GPS) ha contribuido al estudio de la ecología del movimiento, permitiendo obtener información detallada de los desplazamientos de los animales silvestres en su hábitat natural (Gurarie *et al.* 2009). Los datos obtenidos a partir de telemetría satelital y GPS con collares permiten el seguimiento a distancia de las posiciones y movimientos de los animales y transferir datos de forma remota a los operadores de satélite (por ejemplo Argos e Iridium) (Urbano *et al.* 2010). También es posible localizar la posición espacial de los individuos a intervalos de tiempo continuos y contar con una gran cantidad de datos, reconstruir las trayectorias de movimiento (Morales *et al.* 2004; Cagnacci *et al.* 2010; Morales *et al.* 2010; Hebblewhite y Haydon, 2010). La información precisa sobre el movimiento puede ser complementada con información del medio ambiente (Cagnacci *et al.* 2010) para avanzar en el estudio de las especies o poblaciones de interés.

El uso de telemetría también ha permitido estudiar especies difíciles de rastrear en zonas inexploradas. Esta posibilidad ha creado nuevas oportunidades para responder a preguntas ecológicas y de comportamiento, además de promover los análisis cuantitativos y un manejo eficiente de los datos. Los beneficios de la investigación basada en telemetría GPS van desde mejoras en el modelado y la conservación del

hábitat, avances en el estudio de la migración animal, aumento en la comprensión de la ecología básica de muchas especies de amplia distribución o difíciles de estudiar y, por último, entender los mecanismos de los efectos del clima sobre las poblaciones naturales (Hebblewhite y Haydon, 2010).

Sin embargo, la telemetría GPS presenta algunas limitaciones técnicas y en términos de costo de los equipos (collares y servicios de satélite). Por ejemplo, el costo medio de los collares GPS para ungulados o carnívoros terrestres varía alrededor de los USD 2000 a 8000, en función de las características del collar como la batería, la vida útil del equipo, el almacenamiento, etc., además de costos adicionales para transferir los datos vía satélite, elevando los costos en un rango de USD 200 a 600, lo que se traduce en una reducción del número de individuos equipados (Hebblewhite y Haydon, 2010).

Entre las limitaciones técnicas está la influencia de las condiciones ambientales y del comportamiento del animal sobre el funcionamiento del equipo, reflejándose en las tasas de error en términos de inexactitud espacial de los lugares y los intentos fallidos de ubicación, lo que puede conducir a conclusiones erróneas sobre el comportamiento espacial de los animales, en especial las inferencias relacionadas con las rutas de movimiento y selección de hábitat (Cagnacci *et al.* 2010). Además, también existen limitaciones en la vida útil de la batería, en la capacidad de memoria (Cagnacci *et al.* 2010) y en la recuperación del collar al final de la temporada de campo (para tener una mayor calidad de datos).

Como se mencionó anteriormente, la tecnología GPS permite obtener una gran cantidad de datos de alta precisión a intervalos de muestreo reducidos. Esto presenta unas ventajas, pero también genera inconvenientes en el tratamiento de grandes cantidades de información. En este sentido ha sido necesario plantear nuevas técnicas analíticas y estadísticas para hacer frente por ejemplo a la autocorrelación espacial y temporal de los datos (Gurarie *et al.* 2009; Urbano *et al.* 2010; Hebblewhite y Haydon, 2010).

Por otra parte, la combinación de datos de reubicación con información cartográfica y el uso de Sistema de Información Geográfica, permite avanzar en el estudio de la influencia de las características del paisaje en el movimiento (Morales *et al.* 2004). Sin embargo, siempre existe el problema de correspondencia entre la escala de información de

movimiento y el entorno, es decir datos de movimiento a escala fina con resolución gruesa en la información ambiental como hábitats y otras características ambientales (Hebblewhite y Haydon, 2010).

1.1.2 Modelado del movimiento

El análisis espacial del movimiento cada vez es más usado, debido a que se utilizan para predecir la influencia de factores ambientales sobre procesos ecológicos como los patrones espacio-temporales de la distribución de un organismo, identificar y priorizar esfuerzos de conservación y contribuir al conocimiento biológico de una especie determinada (Fordham *et al.* 2014). Además, en la ecología es fundamental considerar el componente espacial, debido a que los procesos ecológicos ocurren en paisajes heterogéneos (Cagnacci *et al.* 2010), lo que hace imprescindible considerar las interacciones entre los procesos bióticos y paisajísticos.

El estudio de los patrones espacio temporales de la distribución de los organismos puede contribuir a comprender ¿cómo? y ¿por qué? los animales se mueven, ¿cómo y por qué utilizan ciertos recursos?, ¿cómo interactúan con otros organismos?, entre otros, contribuyendo más a la comprensión de la ecología de muchas especies (Cagnacci *et al.* 2010). Por lo general, el análisis del movimiento animal define los patrones de movimiento y cuáles fueron los factores que los impulsaron (Thiebault y Tremblay, 2013).

Se han desarrollado diferentes modelos y técnicas para representar y analizar el movimiento de los animales entre ellos el uso de redes o grafos para representar espacialmente la conectividad del paisaje (Pascual-Hortal *et al.* 2008; Urban *et al.* 2009; Saura y Torné, 2009; Galpern *et al.* 2011; Awade *et al.* 2012; Saura, 2013) y en muchos casos del movimiento (Borrett *et al.* 2014). Otras aproximaciones han sido las estimaciones de rango de hogar, utilizadas comúnmente para estimar distribuciones de utilización (UD). Por lo general los datos de movimiento presenta una alta autocorrelación espacial y temporal (Gurarie *et al.* 2009) y muchos enfoques aplicados ignoran la estructura temporal de los datos (Kranstauber *et al.* 2014). Recientemente han surgido nuevos enfoques que incorporan la estructura temporal de los datos, y son útiles para modelar explícitamente la trayectoria y escala del movimiento, proporcionando información sobre en dónde los animales pasan más tiempo o entre qué elementos del paisaje se producen más movimientos (Benhamou, 2011; Watts *et al.* 2015).

▪ **Modelo del movimiento de puentes brownianos (BBMM: *Brownian bridge movement model*)**

Una de las herramientas más utilizadas para mapear la intensidad de uso dentro de un área definida son las distribuciones de utilización (UD) (Watts *et al.* 2015), de gran importancia en los estudios de rango de hogar (Worton, 1989). El enfoque típico para analizar y visualizar la distribución de utilización por parte de un organismo son los métodos del Mínimo Polígono Convexo (MPC) o las estimaciones de rango de hogar kernel. Estas son utilizadas porque ayudan a establecer el área usada por un animal durante el desarrollo de sus actividades cotidianas, tales como alimentación, reproducción, cuidado parental, entre otras (Ackerman *et al.* 1990; Rodgers y Kie, 2007), pero usualmente ignoran la estructura temporal de los datos y asumen las ubicaciones como independientes unas de otras (Kranstauber *et al.* 2014).

El movimiento de los animales no coincide en una única trayectoria, sino que está compuesto por diferentes patrones de movimiento en respuesta a un determinado comportamiento o acción, es así como los movimientos varían durante el día en periodos de movimiento y/o reposo, lo que podría considerarse como una escala pequeña, mientras que en escalas más amplias el movimiento puede variar en años o de por vida como en los animales migratorios (Kranstauber *et al.* 2012).

Como alternativa, el reciente enfoque de modelo del movimiento de puentes brownianos (BBMM: *Brownian bridge movement model*) incorpora en los análisis de utilización la estructura temporal de los datos. Esta metodología considera el orden de los lugares y la cantidad de tiempo entre ellos, modelando así explícitamente la trayectoria y escala del movimiento. Esta aproximación mejora sustancialmente la importancia biológica de las estimaciones de distribución de utilización y proporciona información complementaria sobre el uso del hábitat, debido a que pueden evidenciar en dónde los animales pasan más tiempo o entre qué elementos del paisaje se producen más movimientos (Benhamou, 2011; Watts *et al.* 2015). Los BBMM se desarrollan por medio de un paseo aleatorio condicional que tiene en cuenta el inicio teórico del movimiento en un lugar específico y donde termina, con una duración igual al tiempo transcurrido observado, pero asumiendo que el movimiento es probable en cualquier dirección (Kranstauber *et al.* 2014). Este método además incorpora errores de ubicación en las estimaciones (Kranstauber *et al.* 2012).

Los modelos de movimiento con puentes brownianos dinámicos (dBBMM: *Dynamic Brownian Bridge movement models*) pueden permitir también hacer inferencias de comportamientos a lo largo de trayectorias de movimiento (Kranstauber *et al.* 2014). En términos generales la estimación de una trayectoria general del movimiento puede sobreestimar o subestimar zonas de utilización, para hacer frente a esto se hacen estimaciones de la varianza del movimiento de manera separada para diferentes hábitats o zonas de usos (Kranstauber *et al.* 2012). Esto contribuye a tener una idea de cambios en el comportamiento a lo largo de trayectorias, según cambios en los patrones de movimiento subyacentes (Kranstauber *et al.* 2012).

1.2 Conectividad del paisaje y movimiento de los organismos

Los paisajes son intrínsecamente heterogéneos debido a la existencia de múltiples gradientes ambientales, mosaicos de ecosistemas (Baguette *et al.* 2013) y distribución de recursos (Taylor *et al.* 1993). La conectividad del paisaje está definida según Taylor *et al.* (1993) como el grado en el que el paisaje facilita o impide el movimiento entre parches de recursos, tratándose de una propiedad de todo el paisaje (Kadoya, 2009). La conectividad se puede medir a escala de parche, del paisaje o multiescala y, puede definirse estructural o funcionalmente (Minor y Urban, 2008).

Es importante considerar el movimiento como un componente del funcionamiento del paisaje, debido a que los animales se mueven entre parches, según su capacidad, para adquirir recursos y reproducirse. Este movimiento depende de la distancia entre los parches y de las características de las rutas que deben tomar para llegar a un sitio determinado, de esta manera, parches que presenten rutas que les confieren una alta conectividad pueden tener una mayor ocurrencia o lo contrario, actuar como fuentes o sumideros (Taylor *et al.* 1993).

El análisis de los efectos potenciales de la conectividad del hábitat sobre las respuestas de las especies a esta, se puede realizar utilizando descriptores a nivel de paisaje (Awade *et al.* 2012). En este sentido se han utilizado atributos como el tamaño del parche, su forma y distribución, el área de interior y la distancia entre parches de hábitat en función del comportamiento de los organismos (Shanthala Devi *et al.* 2013).

1.2.1 Conectividad estructural

La conectividad estructural se refiere a la relación de parches de hábitat por su adyacencia física, es decir, por su vecindad o contigüidad (Keitt *et al.* 1997, citado por O'Brien *et al.* 2006) o las distancias físicas entre ellos (Rayfield *et al.* 2011), sin hacer ninguna referencia a una especie en particular o proceso ecológico (Saura *et al.* 2011). Este tipo de conectividad describe las relaciones físicas entre los parches de hábitat (Kadoya, 2009) y se mide por medio del análisis de la estructura del paisaje (utilizando medidas que abarcan la composición y la estructura (Tischendorf y Fahrig, 2000). Esta aproximación no tiene en cuenta la respuesta comportamental de los organismos a la estructura del paisaje.

1.2.2 Conectividad funcional

La conectividad funcional hace referencia a las interacciones entre el comportamiento de los individuos en dispersión o movimiento y los elementos estructurales del paisaje (Kanagaraj *et al.* 2013; Fordham *et al.* 2014). Esta conectividad es el resultado de una compleja interacción de múltiples factores como la cantidad de hábitat y su configuración, la calidad de la matriz y su permeabilidad, la influencia de factores ambientales y antrópicos y el comportamiento de las especies (Luque *et al.* 2012).

La conectividad funcional se puede estimar por medio de la evaluación de la probabilidad de movimiento entre los parches en un paisaje (Taylor *et al.* 1993), la emigración y la inmigración del flujo genético, el éxito reproductivo, (Baguette *et al.* 2013), el éxito de dispersión o la distribución espacial de la población (Tischendorf y Fahrig, 2000). Goodwin y Fahrig (2002) exponen que la medición de la conectividad funcional se puede dividir en dos categorías basadas según el enfoque para medir el movimiento de los animales:

- 1) Medidas directas del movimiento individual, como el tiempo de búsqueda y las distancias de desplazamiento. Estas mediciones se realizan con base en el seguimiento de los individuos mediante técnicas como la telemetría cuyos datos proporcionan la posibilidad de mostrar el orden de magnitud de los movimientos.

- 2) Medidas indirectas del movimiento, como las tasas de inmigración. Estas mediciones están basadas en datos de marcaje-recaptura o reavistamientos. Este tipo de aproximaciones permiten determinar cómo los diferentes elementos del paisaje facilitan o impiden los movimientos individuales o de poblaciones (Baguette *et al.* 2013).

Entre los elementos estructurales y procesos del paisaje es importante considerar que por sí mismos los parches que presentan una buena disponibilidad y calidad de hábitat presentan conectividad interna (Saura y Pascual-Hortal, 2007; Saura y Torné, 2009). Modelos basados en individuos han demostrado que la disponibilidad de hábitat es un factor importante que regula los patrones de distribución espacial y la supervivencia de una población en un área en particular (Awade *et al.* 2012). Esta disponibilidad implica dos componentes muy relacionados, la cobertura y la conectividad del hábitat, debido a que hay efectos de la reducción del hábitat sobre la conectividad.

Sin embargo, es importante considerar la matriz en la que se encuentran la cual es definida en muchos casos como área de no hábitat, aunque si puede existir movimiento a través de ella (Tischendorf y Fahrig, 2000). Existen paisajes que se perciben funcionalmente conectados para especies con alta capacidad de movimiento y tolerancia a la matriz. Por otro lado, especies con un movimiento más limitado y más sensibles a los cambios en la matriz (Hansson *et al.* 1995; Saura *et al.* 2011) pueden percibir el paisaje de manera más fragmentada e inhóspito (Pascual-Hortal *et al.* 2008; Saura, 2013). No obstante, es más probable que los organismos experimentan los paisajes como gradientes de calidad variable, creando diferentes resistencias al movimiento, en lugar de parches de recursos de buena calidad y una matriz de manera uniforme e inhóspita (Cushman *et al.* 2006).

1.2.3 Ecología de redes

El uso de conceptos de redes y sus herramientas de análisis han sido ampliamente usados en ecología para describir diversos procesos como redes tróficas o ciclos biogeoquímicos. En los últimos años el uso de redes en la ecología ha aumentado considerablemente para desarrollar modelos que expliquen por ejemplo las relaciones mutualistas o el movimiento de genes y organismos a través de los paisajes (Borrett *et al.* 2014).

Los modelos de redes permiten observar y analizar como un conjunto de objetos de estudio están dispuestos en el espacio y en el tiempo y cómo actúan en relación a ciertas características (Borrett *et al.* 2014). El análisis de redes ofrece un enfoque alternativo para el análisis tradicional del movimiento (Lédée *et al.* 2015).

La teoría de grafos o de redes es una línea de las matemáticas que se utiliza en ecología del paisaje y biología de la conservación con el fin de representar, analizar y modelar paisajes (Urban *et al.* 2009). Esta teoría se basa en representaciones gráficas que consisten en un conjunto de nodos o vértices y enlaces o conexiones (Minor y Urban, 2008; Urban *et al.* 2009; Baranyi *et al.* 2011), proporcionando una representación espacialmente explícita de la conectividad del paisaje (Bodin y Saura, 2010). Los grafos se han utilizado por ejemplo para representar relaciones espaciales entre parches de hábitat y entre los organismos, para modelar la conectividad entre áreas protegidas o para examinar la conectividad a escala de una sola celda raster (Galpern *et al.* 2011).

Los *nodos* pueden ser definidos según diferentes características como coordenadas geográficas, el tamaño y la calidad de un parche (Pascual-Hortal *et al.* 2008), tipos de vegetación o usos del suelo (Urban *et al.* 2009), espacios protegidos, selección de recursos o probabilidad de uso de un nodo como hábitat (Saura y Torné, 2009; Saura, 2013), representar combinaciones de variables ambientales cuantificables (Galpern *et al.* 2011), o algún otro elemento del paisaje como sitios de comunicación animal como comederos o recursos claves como los salados naturales.

En algunos casos los nodos pueden ser también puntos o ser geométricos con dos dimensiones. Esta última aproximación permite en muchos casos una mayor precisión debido a que incorpora más información para el cálculo de las medidas de conectividad que involucren tanto el movimiento dentro de un nodo como fuera de este (Galpern *et al.* 2011).

Los *enlaces* también pueden ser definidos según características ecológicas como la distancia o probabilidades de dispersión de la especie de estudio (Pascual-Hortal *et al.* 2008). Estas distancias funcionales entre los nodos (Urban *et al.* 2009; Galpern *et al.* 2011; Awade *et al.* 2012) muestran el potencial para el movimiento o dispersión de una especie determinada (Galpern *et al.* 2011). Igualmente se puede considerar un enfoque

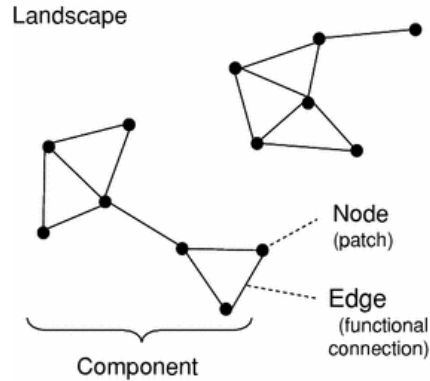
genético basado en la distancia genética entre las especies (Shanthala Devi *et al.* 2013). De por sí la existencia de un enlace entre un par de nodos indica alguna relación funcional, es decir, representa las conexiones entre los nodos como el organismo puede experimentarlos (Urban y Keitt, 2001; Pascual-Hortal y Saura, 2006) creando un umbral de enlace (Fortin *et al.* 2012). Esta teoría permite modelar la respuesta funcional de una especie objetivo al patrón del paisaje como el tamaño del parche, su forma y ubicación (Galpern *et al.* 2011).

Es posible clasificar los enlaces en diferentes tipos: a) enlaces que muestran si existe una conexión o no (Urban *et al.* 2009; Awade *et al.* 2012), los cuales indican si existe o no conexión entre los parches y; b) enlaces que representan distancias y probabilidades de dispersión o movimiento, denominados probabilísticos (Urban *et al.* 2009; Awade *et al.* 2012). En este caso es posible incorporar la fuerza o la frecuencia que dirige el movimiento de los organismos analizados y considerar los valores de resistencia de la matriz para caracterizarlos (Saura y Torné, 2009).

En ecología se han estudiado las relaciones topológicas o funcionales entre los nodos de un grafo, para realizar seguimientos de los caminos a través de varios nodos (Pascual-Hortal y Saura, 2006). Las conexiones entre los nodos pueden ser direccionales o bidireccionales y, se puede tratar de una única conexión o de múltiples vínculos que pueden representar vías alternativas de dispersión o cualidades de diferentes características (Urban *et al.* 2009).

La representación de un grafo o una red consiste en definir los nodos y sus vínculos funcionales. Es posible ponderar estos caminos a través de la suma de los pesos de todos los enlaces (Rayfield *et al.* 2011), de forma tal que nodos que presenten alguna conexión entre ellos conforman lo que se denomina un *componente* (Bunn *et al.* 2000; Urban *et al.* 2009). Esto implican que un organismo que habita en cualquier nodo dentro del componente puede potencialmente moverse o dispersarse a cualquier otro nodo en el mismo componente, mientras que nodos sin conexiones son componentes separados (figura 1-1) (Minor y Urban, 2007 y 2008; Estrada y Bodin, 2008; Pascual-Hortal y Saura, 2008; Galpern *et al.* 2011; Awade *et al.* 2012). Cuando un componente se desconecta después de un cambio en el paisaje y llega a convertirse en inaccesible conforme los rangos de movimiento o dispersión del organismo en cuestión, causa que el número de componentes en el paisaje aumente (Pascual-Hortal y Saura, 2008).

Figura 1-1: Representación del paisaje a partir del enfoque de la teoría de grafos, los parches de hábitat están representados por nodos-puntos, las conexiones funcionales por líneas y los componentes están diferenciados por las conexiones entre sus nodos. Tomado de Kadoya (2009).



Existen diferentes tipos de redes de acuerdo a su topología que está relacionada con el comportamiento de la especie focal:

- a) Redes planas, de dos dimensiones en donde un nodo sólo se puede conectar a un nodo adyacente y, se conecta con nodos más distantes a medida que las conexiones pasan a través de varios nodos intermedios.
- b) Redes al azar, consisten en nodos con conexiones al azar.
- c) Redes complejas que pueden ser a su vez: (i) de libre escala, que se caracteriza por la unión preferencial a ciertos nodos, por lo que hay nodos que presentan altos valores de importancia por recibir una gran cantidad de conexiones y ser fundamentales para la conectividad, (ii) pequeña red, que se describe por presentar accesos directos que permiten el movimiento rápido y directo entre nodos distantes (Minor y Urban, 2008).
- d) Redes de hábitat que se caracterizan por la conectividad funcional y la resistencia a las perturbaciones (Minor y Urban, 2008).

Es posible calcular métricas del gráfico que permiten evaluar la conectividad para todo el grafo, para grupos de nodos o componentes y para nodos individuales (Galpern *et al.* 2011). Esto permite que se puedan implementar indicadores para la identificación de los

elementos clave en el paisaje y la cuantificación de su contribución a la conectividad global. Esto se logra por medio de indicadores topológicos o de permeabilidad de parches que reflejan la importancia relativa de los diferentes elementos en el paisaje. Un ejemplo de esto es la cantidad de flujo que recibe un nodo, el grado en que un parche mantiene la conectividad con otras áreas o los atributos intrínsecos de conectividad que presenta un determinado nodo (Baranyi *et al.* 2011; Luque *et al.* 2012).

Muchos análisis involucran la consideración de los nodos de manera explícita. Por ejemplo, existen índices de centralidad de un nodo que muestran como varias rutas pasan a través de este (Estrada y Bodin, 2008; Urban *et al.* 2009) o como la remoción de un nodo importante divide el paisaje en más componentes (Pereira *et al.* 2011). Además, se han desarrollado algoritmos y otros índices para analizar las consecuencias en el paisaje al eliminar un nodo y los enlaces asociados (Bunn *et al.* 2000; Pascual-Hortal *et al.* 2008). Esto permite observar la contribución relativa del nodo eliminado a la conectividad a escala de paisaje (Saura y Pascual-Hortal, 2007; Galpern *et al.* 2011). Así por ejemplo los parches son clasificados de acuerdo a cuánto se redujo la conectividad en la medida en que fueron eliminados los nodos. Esta aproximación permite captar cómo los flujos podrían cambiar como consecuencia de la pérdida de un parche en concreto y observar el impacto potencial sobre la conservación de una determinada especie (Bodin y Saura, 2010).

Algunas otras aproximaciones al análisis de la conectividad utilizan las propiedades o características del grafo o de la red intacta para evaluar la importancia de todos y cada uno de los parches individual. Esto se denomina centralidad de la red y está dirigido a evaluar de qué manera un nodo está involucrado en los actuales flujos de movimiento o dispersión de un organismo determinado en el paisaje intacto (Bodin y Saura, 2010). La selección de las métricas se debe hacer considerando la categoría a la cual se requiere hacer el análisis (i.e., nivel de parche, componentes o paisaje), para poder comparar los resultados dentro de esa categoría (Galpern *et al.* 2011). La selección de estos indicadores no debe ser redundante, más bien tratar que sean complementarios para el análisis de la conectividad de las redes en los paisajes (Baranyi *et al.* 2011). Sea cual sea el método para la construcción y análisis de la red o grafo, es necesario hacer una verificación y validación del modelo, por medio de pruebas de los resultados del modelo con los datos utilizados y/o no utilizados para construir el mismo (Urban *et al.* 2009).

1.3 Ecología de *Tapirus terrestris*, danta de tierras bajas

Las dantas son animales forrajeadores/frugívoros (Montenegro, 2005) que consumen una gran diversidad de especies vegetales, motivo por el cual se considera que tienen un papel significativo en la dispersión y depredación de semillas (Salas y Fuller, 1996; Richard y Juliá, 2000). Como forrajeador/frugívoro la alimentación incluye una gran variedad de hojas frescas, maleza, plántulas, hierbas, ramas de arbustos y árboles jóvenes, algunos frutos, pastos, plantas de cultivo (Brooks *et al.* 1997; Lizcano y Cavelier, 2004), ocasionalmente flores (Montenegro, 2005) y en zonas inundables también consumen hierbas y plantas acuáticas (Brooks *et al.* 1997). Se ha reportado que el consumo que hace de las especies vegetales es selectivo, que el porcentaje de fruta en su dieta es bastante amplio y que tienden a seleccionar la comida de mejor calidad cuando esta está disponible (como en el caso de los frutos) (Brooks *et al.* 1997), además se alimentan mayormente de vegetación presente en áreas boscosas y abiertas (Tobler, 2002).

Respecto al consumo de frutas por parte de los tapires, este puede representar hasta el 33%, aproximadamente, de la dieta del tapir (Brooks *et al.* 1997). Las frutas que consumen las dantas pueden ser desde pequeñas bayas suaves hasta frutas grandes como una calabaza, de sabores y olores dulces y amargos (Brooks *et al.* 1997). Acerca del contenido de nutrientes de las frutas que consumen los tapires hay poca información, pero se tienen reportes, por ejemplo, que los frutos de la palma *Mauritia flexuosa*, alimento básico para las dantas en la Amazonía, aportan aproximadamente más del 50% de grasa, 40% carbohidratos y 4% proteínas (Brooks *et al.* 1997), es decir, tienen un gran aporte energético (Tobler *et al.* 2010).

Específicamente, la danta de tierras bajas, en regiones altamente conservadas y boscosas como la Amazonía, no utiliza los hábitats de manera uniforme, sino que hace un uso selectivo de ciertos elementos del paisaje, particularmente los que son fuente de alimento como las formaciones de palmas, debido a que los frutos de estas constituyen un porcentaje importante de la dieta de las dantas, entre las especies de palma que son consumidas principalmente están *Mauritia flexuosa*, *Maximilliana maripa*, frutas de los géneros *Oenocarpus* y *Euterpe*, entre otras (Brooks *et al.* 1997). Este uso selectivo hace

que las dantas jueguen un papel importante en el mantenimiento de las poblaciones de palmas a través de la dispersión

El consumo de frutas conlleva directamente al consumo de las semillas, el tamaño de estas últimas es determinante para que la semilla sea tragada entera, escupida o triturada, por ejemplo, las semillas de *Mauritia flexuosa* son escupidas y dispersadas de esta manera dentro de los parches de la misma palma (Brooks *et al.* 1997). Mientras que semillas grandes y blandas tienden a ser destrozadas por medio de la masticación, asimismo, semillas con capa blanda y pequeñas se pueden dañar por medio de la digestión (Brooks *et al.* 1997), lo que pone en debate la eficiencia y la eficacia del tapir como dispersor de semillas (Tobler *et al.* 2010). Sin embargo, se cree que la gran mayoría de las semillas que ingieren pueden sobrevivir a su sistema digestivo y dispersarse, debido a la eficacia parcial de la digestión de los tapires. Es así como muchas semillas se pueden transportar largas distancias y después ser defecadas, maximizando su dispersión, como ocurre en la dispersión de las semillas de *Maximilliana maripa*, haciendo que las dantas también pueden tener un papel importante en la formación de sus hábitats (Brooks *et al.* 1997).

Los tapires son una de las últimas especies de la megafauna que sobrevivieron a las extinciones del Pleistoceno (O'farrill *et al.* 2013), debido a sus características biológicas y ecológicas, los tapires podrían ser los últimos dispersores de semillas de plantas que fueron diseminadas por grandes mamíferos actualmente extintos (O'farrill *et al.* 2013).

Además, son animales, que al igual que otros mamíferos, visitan lugares con altas concentraciones de nutrientes como los salados (Lizcano y Cavelier, 2004), en donde realizan comportamientos de geofagia o chupar lodo para obtener beneficios nutricionales, además son lugares de comunicación animal (Montenegro, 1998). Tobler *et al.* (2009) encontraron que los tapires son unos de los visitantes más frecuentes en los salados, con una tasa media de visitas de 52,8 visitas por 100 días.

Los tapires son animales que tienen principalmente patrones de comportamientos nocturnos-crepusculares y crípticos. (Oliveira-Santos *et al.* 2010), aunque en algunas zonas se ha reportado actividad diurna (Brooks *et al.* 1997). Además, que tienden a permanecer en una misma zona y frecuentan los mismos senderos formando caminaderos entre de la vegetación (Richard y Juliá, 2000 (b); Arias Álzate, 2008;

González *et al.* 2014). El Tapir tiene un tamaño de rango de hogar de 1,5 a 4 km² aproximadamente, con poca variación estacional y cierta superposición entre los diferentes individuos (Tobler *et al.* 2009).

Los tapires tienen el hábito de defecar en el agua (Lizcano y Cavelier, 2004), ayudándoles a regular el tráfico intestinal, favoreciendo a su vez la termorregulación (Richard y Juliá, 2000; Richard y Juliá, 2000 (b); Oliveira-Santos *et al.* 2010), además, el agua ayuda en la eliminación de ectoparásitos, ofrece refugio contra depredadores y es un lugar propicio para la copula (Richard y Juliá, 2000 (b)). Una característica importante de defecar en el agua es que pueden ayudar a dispersar semillas por este medio, que en varios casos y dependiendo de la especie puede ubicar a las semillas en un entorno favorable para la dispersión secundaria y recolonización (Brooks *et al.* 1997). Los tapires también pueden defecar en tierra firme formando letrinas (Montenegro, 2005).

Los tapires tienen una gran capacidad de responder a la heterogeneidad espacial debido a su alta movilidad (Coelho *et al.* 2008), se ha encontrado que tienen una gran capacidad de moverse en el paisaje en búsqueda de fragmentos de bosque remanentes donde cuentan con recursos para su supervivencia (Montenegro *et al.* 2000; González *et al.* 2014).

1.4 Formaciones de *Mauritia flexuosa* - Cananguchales

Las palmas, familia Arecaceae, están distribuidas en casi todo el territorio colombiano y están presentes en casi todos los tipos de vegetación, siendo mayormente abundantes y diversas en zonas como el noroeste de la Amazonia, en donde pueden formar extensas áreas “homogéneas” denominadas morichales o cananguchales, específicamente por la palma *Mauritia flexuosa*, que es la especie que conforma estas formaciones en la Amazonia y que comúnmente están asociadas a condiciones de inundación permanentes (Galeano y Bernal, 2010).

Las especies del género *Mauritia* son palmas que alcanzan hasta 30 m de alto, con corola grande y esférica con hojas largas en forma de abanico, inflorescencias grandes, con frutos subglobosos medianos de color anaranjado, cascara escamosa y mesocarpo abundante y carnoso (Galeano y Bernal, 2010). Este género comprende dos especies,

Mauritia carana y *Mauritia flexuosa*, esta última es la que forma los cananguchales y se le conoce por los siguientes nombres comunes: *Moriche* (Guainía, Llanos Orientales), *canangucha*, *cananguche*, *canangucho* (Caquetá, Putumayo), *aguaje* (Río Amazonas) (Galeano y Bernal, 2010) y *Miriti* (Castaño *et al.* 2007).

Específicamente en un trabajo realizado en la zona de estudio de este proyecto, Medio Caquetá (Araracuara) (Castaño *et al.* 2007), registraron que la fructificación comienza en octubre y se extiende hasta julio-agosto, cuando se presenta la época de cosecha, aunque las comunidades locales reportan que esta fructificación ocurre de mayo a julio (Castaño *et al.* 2007). Respecto a la producción de frutos, una planta de canangucho produce, en promedio, entre 4 y 8 racimos, cada uno con aproximadamente 470 y 730 frutos (Castaño *et al.* 2007), lo que se traduce en cerca de 131 kg de fruta al año, haciendo que sean lugares de alimentación de numerosos animales durante las épocas de fructificación (Castaño *et al.* 2007; Galeano y Bernal, 2010).

En cuanto a la propagación, los frutos son dispersados principalmente por mamíferos, como el Pecarí de Collar (*Tayassu tajacu*), la Danta (*Tapirus terrestris*) y varias especies de roedores, también se alimentan de los frutos y semillas monos araña (*Ateles geoffroyi*) y venados (del género *Mazama*) (Holm *et al.* 2008), igualmente los consumen algunos loros, reptiles como la boa y peces (Castaño *et al.* 2007). Además de los animales, es posible que las semillas del canangucho también sean dispersadas por el agua (Castaño *et al.* 2007).

En el noroeste de la Amazonia, los cananguchles son utilizados principalmente para uso de subsistencia o doméstico (Galeano y Bernal, 2010), debido a que sus frutos son fuente de alimento para muchos animales, incluyendo el hombre y, la fibra de sus hojas y tallos también se utilizan para hacer tejidos con diferentes propósitos como techos de viviendas y cestería en general (Galeano y Bernal, 2010).

1.5 Salados naturales

Los salados naturales son elementos bien definidos dentro del paisaje presentes en ecosistemas templados y tropicales (Molina *et al.* 2014), frecuentemente se producen a lo largo de las riberas de los ríos, aunque también se encuentran en bosques de tierra firme (Blake *et al.* 2011). Además, existen salados naturales de suelo o de pared (Molina *et al.* 2014).

Mamíferos y aves, particularmente frugívoros y herbívoros visitan los salados naturales para consumir suelo, comportamiento denominado como geofagia, o beber agua, esta característica les confiere a los animales beneficios como: suplementos minerales de varios nutrientes como Na, Ca, C, P, Mg, Fe, Cl entre otros (Molina *et al.* 2014; Metsio Sienne *et al.* 2014), desintoxicación de compuestos secundarios de las plantas y alivio a trastornos digestivos (Blake *et al.* 2011).

Los saldos naturales están influenciados por la topografía, la estructura del bosque circundante y otros factores relacionados con los animales que los visitan, haciendo que se expongan y se hagan disponibles ciertos materiales del suelo (Molina *et al.* 2014), por ejemplo, Molina *et al.* (2014) encontraron que los salados están ubicados en sitios en donde hay exposición de materiales geológicos y tienen como uno de sus grandes componentes a las arcillas.

Respecto a la fauna que visita los salados, cambios en la dieta o en el comportamiento pueden alterar la necesidad de geofagia, como la actividad reproductiva en las hembras, sobre todo durante la gestación y la lactancia para cumplir con sus requerimientos de sodio (Blake *et al.* 2011).

Existe una repartición en el uso de estos recursos según las especies y sus patrones de actividad, ya sean estos diurnos o nocturnos (tapires son principalmente nocturnos, pecaríes principalmente diurnos), estacionales, rangos geográficos o por la variación en la búsqueda de alimento y sus comportamientos (Blake *et al.* 2011). Blake *et al.* (2011) encontraron que el tiempo de uso de diferentes salados puede estar influenciado por las ubicaciones de estos a lo largo de rutas de viaje de los animales, lo que también puede explicar por qué algunos salados se utilizan más que otros. Por ejemplo, los tapires

pueden viajar largas distancias en los bosques para llegar a diferentes salados (Tobler *et al.* 2009).

Los salados también son recursos importantes para las poblaciones humanas locales, debido a que son utilizados como sitios de caza (Tobler *et al.* 2009; Blake *et al.* 2011).

2. Capítulo 2. Planteamiento del problema y justificación

2.1 Planteamiento del problema

En la actualidad, las actividades humanas tienen un fuerte impacto negativo sobre la biodiversidad. Esto se debe principalmente a la pérdida y/o transformación del hábitat por cambios en el uso del suelo (Fahrig, 2003; Awade *et al.* 2012), a la sobreexplotación, a la propagación de enfermedades y especies exóticas, a la fuerte demanda sobre los recursos naturales, al cambio climático (Davidson *et al.* 2009), entre otros. Esta presión antrópica contribuye a la extinción de muchas poblaciones de especies, debido a sus efectos sobre la migración, el movimiento y otros procesos ecológicos importantes para la supervivencia (Baguette *et al.* 2013). Los cambios que resultan en la configuración del paisaje y de los elementos que lo conforman pueden resultar en altos costos en la dispersión o movimiento de las especies. Esto es debido a que por ejemplo si se aumentan las distancias entre los fragmentos de hábitat o recursos, las especies pueden requerir más energía y tiempo para cruzar la matriz. Esto también puede acarrear en el corto, mediano y/o largo plazo cambios morfológicos, fisiológicos y comportamentales (Baguette *et al.* 2013).

El movimiento es un carácter definitorio de la mayoría de los animales, y documentarlo es clave para entender la ecología de una especie, así como el impacto del entorno sobre los patrones de movimiento. En este sentido, la mayoría de estudios de movimiento de los animales están motivados por preguntas sobre dinámica de la población (Gurarie *et al.* 2009), sin embargo, raramente se ha estudiado las características del movimiento a nivel individual y más aún, la comprensión de los conductores para el movimiento y las interacciones con el medio ambiente sigue siendo un reto.

El problema de investigación en el que se ubica este estudio es cómo las especies silvestres se mueven, cuáles son sus patrones espaciales y temporales y que factores

influyen el uso del espacio. En este sentido es importante avanzar en conocer los desplazamientos de las especies, si los individuos presentan diferentes comportamientos o si hay algún patrón espacial y temporal en la estructura de esos movimientos (Gurarie *et al.* 2016) y los factores que influyen el movimiento. Es así como se hace importante avanzar en conocer los patrones de movimiento y la conectividad como elementos cruciales en el manejo y la conservación efectiva de muchas poblaciones de animales silvestres. Determinar con precisión el uso del espacio y la capacidad de movimiento de los animales puede ayudar a diseñar áreas protegidas y evaluar el impacto de potenciales actividades humanas.

2.2 Justificación

Cerca de una cuarta parte de los mamíferos están en peligro de extinción, y muchas de sus poblaciones están en declive (Davidson *et al.* 2009). En el caso de los mamíferos, existen ciertos rasgos de su fisiología e historia de vida que los hace más susceptibles a la extinción, como por ejemplo el tamaño corporal o tener un rango geográfico restringido (Davidson *et al.* 2009; Dirzo *et al.* 2014). Esto hace que una de las principales prioridades para su conservación sea comprender aquellos rasgos biológicos que determinan las historias de vida de las especies y qué factores pueden hacerlas más vulnerables (Davidson *et al.* 2009).

Rasgos biológicos como el movimiento, es clave para entender la ecología e historia de vida de las especies. Los movimientos de un individuo son una respuesta comportamental a una serie de factores fisiológicos y ambientales (Gurarie *et al.* 2009) como: el tamaño corporal (Bowler y Benton, 2005; Baguette *et al.* 2013), reproducción o migración (Hansson *et al.* 1995), cambios en la distribución espacial de los recursos (Morales *et al.* 2010), entre otros. Por lo tanto, comprender el movimiento de los individuos ayuda a inferir y a entender aquellos mecanismos que permiten a los organismos explorar sus entornos heterogéneos (Gurarie *et al.* 2009). Recientemente, el desarrollo de la telemetría basada en Sistemas de Posicionamiento Global (GPS) ha contribuido enormemente al estudio del movimiento, permitiendo obtener información detallada de los movimientos de los animales silvestres en su hábitat natural (Gurarie *et al.* 2009). Estas técnicas suministran información espacial de los individuos para reconstruir sus trayectorias de movimiento y permiten explorar y comprender cómo utilizan su medio ambiente, los patrones de sus desplazamientos y la conectividad entre hábitats (Morales *et al.* 2004; Cagnacci *et al.* 2010; Morales *et al.* 2010; Hebblewhite y Haydon, 2010). Elementos cruciales para el manejo y conservación efectiva de muchas poblaciones de mamíferos.

Dentro de los mamíferos más amenazados en la región neotropical se encuentran los tapires. Los tapires son animales que consumen una gran diversidad de frutos de especies vegetales, por lo que se considera tienen un papel significativo en la dispersión de semillas (Salas y Fuller, 1996; Richard y Juliá, 2000), y se considera como una especie fundamental en las dinámicas de los bosques Neotropicales, ya que generan efectos ecológicos en cascada, afectando la composición, sucesión y regeneración de las

comunidades vegetales (Bodmer, 1990; Salas y Fuller, 1996; Henry *et al.* 2000; Galetti *et al.* 2001; Tobler *et al.* 2010; O'Farrill *et al.* 2013). *Tapirus terrestris* es una de las especies más afectadas por la transformación del hábitat y la caza excesiva (Brooks *et al.* 1997), motivo por el cual se encuentra categorizada según los criterios de la IUCN como Vulnerable.

La Amazonía, donde habita *T. terrestris*, es una de las regiones más amenazadas por las actividades humanas. Por ejemplo, en el nor-oeste de la amazonia se presentan altas tasas de deforestación debido a la conversión de tierras para la agricultura, los asentamientos humanos y la extracción de madera (Armenteras *et al.* 2006; Oliveira *et al.* 2007). Por tanto, las regiones conservadas representan el sitio perfecto para comprender el movimiento e inferir el comportamiento de las Dantas en su medio natural. Entender el comportamiento permitiría identificar las principales consecuencias y predecir los posibles impactos de afectar su hábitat.

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” Colciencias – UNAL Código. 1101-569-33286, Contrato: 0385-2013 (Armenteras *et al.* 2013), se encontró que las áreas de acción y áreas núcleo de los individuos monitoreados aumentan con la presencia de salados naturales, además de evidenciar un cambio en los patrones de actividad.

Como aporte a este proyecto, este estudio analiza el movimiento a escala local incluyendo las decisiones de movimiento individuales de un tapir de tierras bajas macho sub-adulto en la amazonia colombiana. Los objetivos de este estudio fueron analizar los patrones y la variabilidad espacio-temporal del movimiento y evaluar el papel de las zonas de recursos sobre dicho movimiento.

2.3 Preguntas de investigación

1. ¿Cuál es el patrón de movimiento de una danta de tierras bajas (*Tapirus terrestris*) en la parte media del Río Caquetá-Amazonia Colombiana?
2. ¿Cómo es la variabilidad espacio-temporal en el movimiento?
3. ¿Cuál es el papel de las zonas de recursos (cananguchales y salado) sobre el patrón de movimiento?

2.4 Objetivos

2.4.1 Objetivo general

Analizar los patrones de movimiento de una danta de tierras bajas (*Tapirus terrestris*) en la parte media del Río Caquetá-Amazonia Colombiana.

2.4.2 Objetivos específicos

1. Analizar los patrones de movimiento de una danta de tierras bajas (*Tapirus terrestris*) en un bosque amazónico altamente conservado.
2. Analizar la variabilidad espacio-temporal del movimiento de la danta.
3. Evaluar el papel de las zonas de recursos (cananguchales y salado) sobre el movimiento de la danta.

3. Capítulo 3. Materiales y métodos

3.1 Objeto de estudio

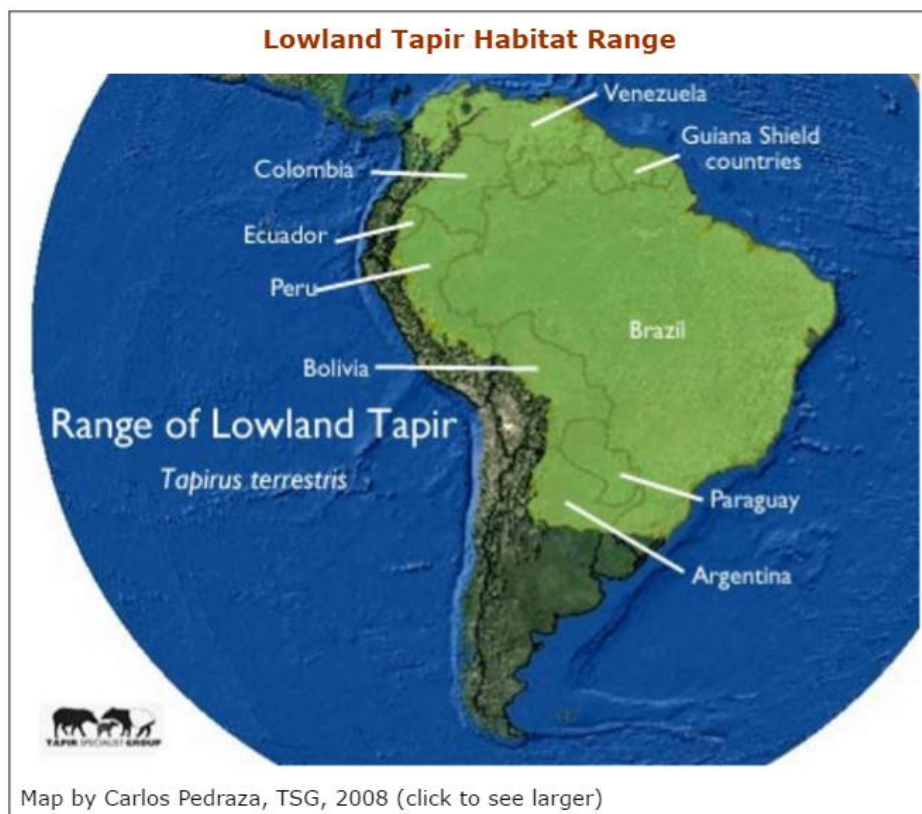
3.1.1 *Tapirus terrestris*, danta de tierras bajas

El género *Tapirus* es el único miembro de la familia Tapiridae que ha sobrevivido hasta el presente, a continuación se presentan algunas generalidades de su distribución, biología y amenazas.

▪ Distribución

La especie *Tapirus terrestris*, conocida como tapir de tierras bajas, es la especie más ampliamente distribuida del género, se encuentra desde el norte de Colombia hasta el sur de Brasil y norte de Argentina (Figura 3-1) (Brooks *et al.* 1997; Arias Álzate *et al.* 2009; Tobler *et al.* 2010), habitando desde bosques tropicales hasta regiones xéricas (Montenegro, 2005; Tobler *et al.* 2010).

Figura 3-1: Rango de distribución de *T. terrestris* (Tomado de Tapir Specialist Group (TSG) <http://www.tapirs.org>).



▪ **Biología**

Las dantas o tapires son animales robustos, de cuerpo cilíndrico y cuello grueso (Montenegro, 2005). Son de gran porte, con tamaños desde 1.7 hasta más de 2 metros de longitud cabeza-cuerpo, con una altura aproximada de 1 metro y peso entre 150 a 250 kg (Brooks *et al.* 1997; Montenegro, 2005), las hembras suelen ser de mayor tamaño que los machos (Hershkovitz, 1954; Padilla y Dowler, 1994).

▪ **Vulnerabilidad**

La danta de tierras bajas es una especie amenazada debido a la caza excesiva y la destrucción selectiva de su hábitat. Respecto a la caza, se ha reportado que los tapires son muy susceptibles debido principalmente a la baja tasa reproductiva que presentan (Brooks *et al.* 1997). Por otro lado, la gran mayoría de las coberturas boscosas donde

habita han sido deforestadas y empleadas en el desarrollo de actividades agrícolas, ganaderas y extracción de maderas (Montenegro, 2005). En muchas zonas de la Amazonia se están destruyendo las formaciones de palma para comercialización de los frutos o uso de la fibra, como por ejemplo de la especie *Mauritia flexuosa*. Este hecho afecta procesos como la ingesta de nutrientes por parte de las dantas, y perturba rasgos de la población como la reproducción y otras características que pueden llevar a la especie a la extinción (Brooks *et al.* 1997).

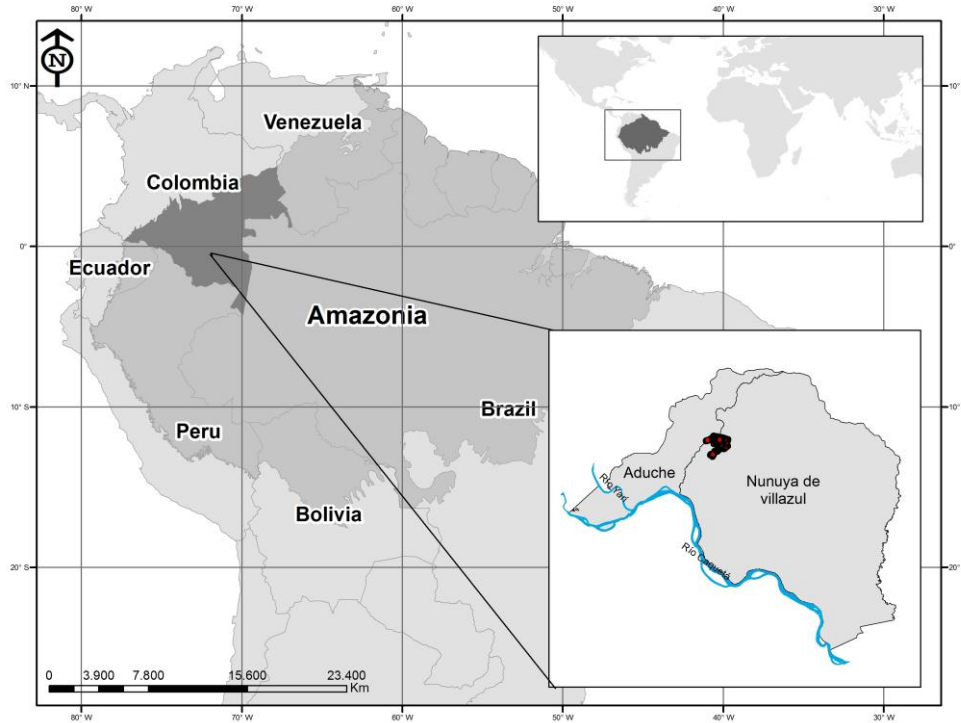
Adicionalmente los tapires tienen varias características en su historia de vida que los hacen más susceptibles a la extinción (Montenegro, 2005): a) períodos de gestación largos, b) una cría por parto, c) madurez sexual tardía, d) largos periodos entre generaciones, e) tasas lentas de crecimiento poblacional, f) requerimientos de cobertura vegetal específicos.

3.2 Área de estudio

3.2.1 Localización

El área de estudio está ubicada en la cuenca media del Río Caquetá, en el resguardo indígena Nonuya de Villazul, corregimiento de Puerto Santander, Amazonas, Colombia (Figura 3-2), Latitud Norte -0.271692, Sur -0.936213; Longitud Este -72.134745, Oeste -71.608166. Con una extensión aproximada de 10.000 km².

Figura 3-2: Área de estudio en el noroeste de la cuenca amazónica, en la parte media del Río Caquetá, en el resguardo indígena Nonuya de Villazul, corregimiento de Puerto Santander, Amazonas, Colombia, escala 1:25.000.000.



3.2.2 Aspectos físicos

▪ Geomorfología y Suelos

La cuenca media del Río Caquetá forma parte de las tierras bajas de la cuenca amazónica y se encuentra entre los 150 a 300 m sobre el nivel del mar. Duivenvoorden y Lips (1993) reportan para esta zona cuatro unidades geomorfológicas: 1) la llanura aluvial del Río Caquetá, con planos de inundación frecuentes en niveles bajos y esporádicos en niveles altos en las zonas más lejanas del río y, terrazas altas, que son partes planas disectadas y las terrazas bajas que corresponden a zonas planas bien drenadas y pantanosas. 2) La llanura aluvial de los ríos amazónicos, con plano de inundación de ríos de aguas negras y claras y terrazas bien drenadas. 3) Los planos sedimentarios de

origen terciario y 4) las formas de roca dura en colinas aisladas y mesas de areniscas (Duivenvoorden y Lips, 1993).

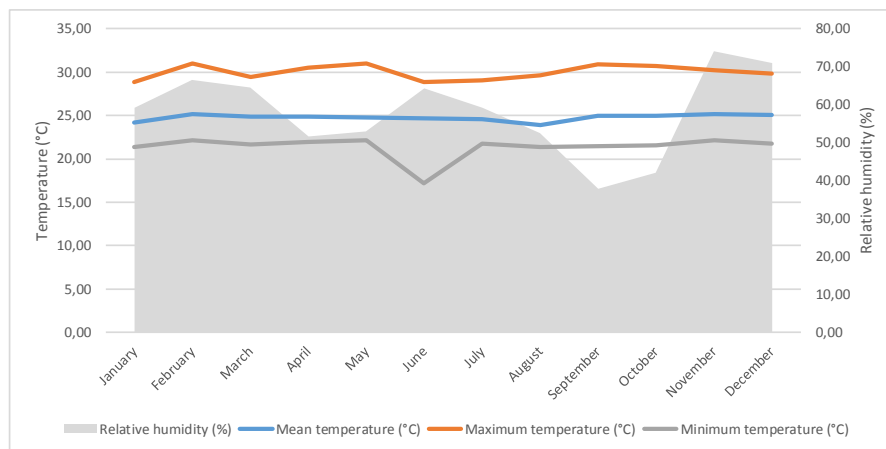
Los suelos de esta zona se dividen en suelos imperfectamente a bien drenados, suelos escasamente a muy escasamente drenados y suelos podzolisados, los dos primeros se pueden subdividir en suelo de tierra firme y de planos de inundación y, pueden ser ricos o pobres (Duivenvoorden y Lips, 1993).

▪ **Clima**

El clima del área se clasifica como Tropical, con abundante lluvia durante todos los meses (Duivenvoorden y Lips, 1993). De acuerdo con Holdridge *et al.* (1971), el área se encuentra en la zona de vida Bosque Húmedo Tropical (BHT). La temperatura media es de 25.7°C, con una diferencia menor a 5 °C entre el mes más cálido y el más frío, las fluctuaciones de temperatura son insignificantes a lo largo del año, pero son importantes durante el día, observándose máximas de 29 a 32°C en el día y en las noches estos valores bajan de 21 a 23°C (Duivenvoorden y Lips, 1993) (Figura 3-3).

La precipitación es casi unimodal, con un promedio anual de 3,059 mm; los meses más secos, son de diciembre a febrero (verano) y los más húmedos de abril a julio (Duivenvoorden y Lips, 1993). La humedad relativa es muy alta, puede variar entre 82 y 92% (Duivenvoorden y Lips, 1993).

Figura 3-3: Valores promedio, máximos y mínimos de temperatura (°C) y promedios de humedad relativa (%) obtenidos con *data loggers* en la zona de estudio.



▪ Hidrografía

El Río Caquetá nace en Los Andes Colombianos, en el departamento del Cauca y desemboca con el nombre de Río Japurá en el Río Amazonas en Brasil, tiene una extensión total de 2,200 Km, de los cuales 1,200 Km están en Colombia y se caracteriza por presentar un curso muy sinuoso (con muchas curvas) y con afloramientos de rocas precámbricas (Duivenvoorden y Lips, 1993).

▪ Usos del suelo

El área media del Río Caquetá es una zona poco habitada, las poblaciones más grandes y permanente se encuentran en los corregimientos como Araracuara y Puerto Santander (Duivenvoorden y Lips, 1993), aunque hay comunidades indígenas a lo largo del Río Caquetá y de otros cauces principales. La zona es un área altamente conservada en la que están declarados varios resguardos indígenas, de los cuales algunos son zonas de amortiguamiento del Parque Nacional Natural Chiribiquete. Las prácticas de cultivo son artesanales y son para uso doméstico, como las chagras de los indígenas.

▪ Poblaciones humanas

La gran mayoría de la población humana en la zona es indígena (Figura 3-4) de los grupos Huitoto, Muinane, Nonuya, Andoke, Miraña, Bora y Yucuna-Matapí (Duivenvoorden y Lips, 1993), aunque en las zonas altamente pobladas como los corregimientos de Araracuara y Puerto Santander también hay poblaciones de colonos.

Figura 3-4: Poblaciones humanas dentro del área de estudio (resguardo indígena Nonuya de Villazul, corregimiento de Puerto Santander, Amazonas, Colombia).



3.2.3 Aspectos bióticos

▪ Vegetación

La vegetación de la cuenca media del Rio Caquetá presenta una gran diversidad florística (Figura 3-5), el mayor número de especies y familias arbóreas con DAP > 10 cm se encuentra en los suelos bien drenados de los planos inundables. Las familias más representativas en las áreas bien drenadas son Burseraceae, Cecropiaceae, Lauraceae y Tiliaceae, mientras que las familias Apocynaceae, Araceae, Arecaceae, Bignoniaceae y Combretaceae son las más importantes en las zonas mal drenadas (Duivenvoorden y Lips, 1993).

Respecto a la densidad arbórea, trabajos realizados por Tropenbos (Duivenvoorden y Lips, 1993) han documentado una densidad promedio de 881 árboles por 0.1 Ha, de los cuales 76 árboles tienen un DAP mayor a 10 cm. Por otra parte, la altura de los bosques en esta cuenca no es muy alta, los árboles más altos presentan una altura aproximada de 35 m (Duivenvoorden y Lips, 1993).

Figura 3-5: Vegetación dentro del área de estudio (resguardo indígena Nonuya de Villazul, corregimiento de Puerto Santander, Amazonas, Colombia).



▪ Fauna

La fauna de la zona está poco documentada en términos generales y no se cuenta con un inventario actualizado, sin embargo, gracias a los registros de caza de las comunidades indígenas y avistamientos de animales y rastros se conoce que se encuentran las siguientes especies de mamíferos: el jaguar (*Panthera onca*), los pecari de collar (*Pecari tajacu*), la danta (*Tapirus terrestris*) (Figura 3-6), el borugo (*Cuniculus*

paca), mamíferos del orden Pilosa (osos hormigueros), de la familia Dasypodidae (armadillos), cérvidos, representantes de la familia Mustelidae (tayra, nutrias), varias especies de primates y murciélagos (Comunicación personal con Eduardo Paky, Jefe del Resguardo Indígena Nonuya de Villazul y observación personal). De aves se encuentran varias especies de psitácidos y crácidos. Reptiles se encuentran caimanes, babillas, boas, anacondas, serpientes venenosas y culebras. Y una gran diversidad de peces, muchos de los cuales son para consumo humano como los sábalos y sabaletas, gamitanas o cachamas, valentones, amarillos, payaras, entre otros (Observación personal).

Figura 3-6: Fauna dentro del área de estudio (resguardo indígena Nonuya de Villazul, corregimiento de Puerto Santander, Amazonas, Colombia).



3.3 Muestreo y toma de datos

3.3.1 Instalación de radio collar y telemetría, datos de localizaciones

Durante el mes de julio de 2014 se realizó la captura de un individuo de danta en una formación de canangucho- *Mauritia flexuosa*. El 14 de julio de 2014 a las 21:40 horas se colocó un collar de telemetría Telonics® (TGW-4570-3 GPS/Gen4 GPS-Iridium collar system) en un individuo de tapir macho sub-adulto (> 1 año) (*Tapirus terrestris*). La captura se realizó con el acompañamiento del médico veterinario de vida silvestre Paulo Rogerio Mangini, quien monitoreó el bienestar del animal, colocó el collar, y guió la toma de muestras y la realización de las medidas morfológicas (Tabla 3-1, Figura 3-7). El collar estuvo conformado por un receptor GPS, una memoria de datos, un sistema VHF y un sistema de auto-liberación. Para la recepción de datos vía satélite, el collar contó con un

componente de transferencia a través de la red de satélites Iridium. El collar fue programado para trabajar por un periodo de ocho meses 24 horas por día, tomando una ubicación GPS cada hora entre las 6:00-18:00 horas (día) y una cada media entre las 18:00-5:59 horas (noche y madrugada), considerando el comportamiento principalmente nocturno de esta especie.

Tabla 3-1: Procedimiento de captura de la danta.

Procedimiento de captura de la danta	
Captura	En zona de cananguchal. Esperando a que llegue el animal.
Asistencia: médico veterinario de vida silvestre Paulo Mangini	Preparación y dosificación de los anestésicos (mezcla anestésica de Tiletamine-Zolazepan, detomidine, Ketamine y Atropine en un solo dardo para animales entre 200 y 300 kg -estimativa con base en el tamaño corporal- que tarda menos de 5 minutos en hacer efecto (Medici <i>et al.</i> 2007; Quse y Fernandes-Santos, 2014)), monitoreo del animal, colocación del collar, toma muestras.
Equipo	Dos indígenas locales, el veterinario y dos miembros del equipo de investigación. Jornadas entre las 17:00 horas y la 01:00 horas.
Determinación de la edad	Se realizó con base a la experiencia del médico veterinario experto, quien ha trabajado con muchas dantas en cautiverio y en la naturaleza. Considerando la dentición, el animal capturado no tenía toda la dentición definitiva. Además, de acuerdo a otros patrones como las proporciones del cuerpo, la cabeza y el desenvolvimiento de la estructura muscular, indican que es un animal adulto pero no totalmente desarrollado (sub-adulto).
Toma de muestras	Pelo, piel, Tubos de sangre, Tarjeta

Evaluación del estado	Ectoparásitos, Cicatrices, Condición general, Ojos, Estado reproductivo
Medidas	Longitud total dorso, Longitud total lado, Longitud cabeza, Altura anterior, Altura posterior, Diámetro cuello, Diámetro pecho, Diámetro cintura. El peso es una estimativa con base en el tamaño corporal
Monitoreo bienestar del animal durante el procedimiento	Monitoreo de la frecuencia cardíaca y respiratoria. El procedimiento duro aproximadamente tres horas y media.
Recuperación del animal	Acompañamiento en el despertar de la anestesia, empezar a moverse, retirarse solo.
Recuperación del collar	Al cabo de los 7 meses de monitoreo el collar cayo gracias al sistema de auto-liberación con que contaba. Después de este tiempo, el dispositivo arrojó señal VHF para poder recuperar el collar.

El monitoreo continuo del individuo se hizo hasta febrero de 2015, momento en el que se recuperó la información almacenada en la memoria del GPS (Tabla 3-2) que incluía:

Tabla 3-2: Información almacenada en la memoria del GPS del collar (Telonics, Inc. 2013).

Información proporcionada por el receptor GPS para cada posición	
<ul style="list-style-type: none"> • Tiempo de adquisición (año-mes-día-hora) • Intento de posición GPS (3D, 2D) • Latitud • Longitud • Altitud 	<ul style="list-style-type: none"> • velocidad • Estimación del error horizontal • GPS dilución horizontal • Satélites utilizados para obtener la posición

El conjunto de datos fue organizado y depurado con el fin de evitar duplicados. Como los datos obtenidos con satélites GPS pueden tener una calidad variable de acuerdo a la cobertura en el momento en que se obtiene la posición, se consideraron todos los intentos exitosos de obtención de datos 3D, la cual es la ubicación más precisa y es calculada a partir de 4 o más satélites GPS, mientras que una posición 2D está calculada a partir de sólo 3 satélites (Telonics, Inc. 2013). También se consideraron el error horizontal de la ubicación, el cual brinda información de la exactitud de una posición GPS en el plano horizontal, es un valor que representa el radio de un círculo expresado en metros y, la dilución de precisión horizontal, que es un factor que describe la disposición de los satélites que el receptor utiliza para obtener la ubicación GPS (Telonics, Inc. 2013).

Figura 3-7: Instalación de radio collar y telemetría.



3.3.2 Localización y caracterización de los recursos (cananguchales y salados naturales): visitas en campo e interpretación de imágenes de satélite.

Se realizaron dos salidas de campo al Resguardo Indígena Nonuya de Villazul, corregimiento de Puerto Santander, Amazonas, Colombia. La primera del 28 de junio al 28 de julio de 2014, en esta expedición se realizó un reconocimiento de la zona de estudio, se georreferenciaron los saldos naturales conocidos por los pobladores locales y se realizó la captura del individuo de danta.

La segunda salida fue del 14 de febrero al 21 de marzo de 2015. En esta salida y con la información preliminar de localizaciones obtenida vía satélite, se confirmaron en campo de las zonas visitadas por la danta. Esto se hizo por medio de recorridos diarios, considerando las coordenadas obtenidas y haciendo seguimiento de rastros de presencia

como huellas, heces, comederos y dormideros, los cuales se les tomo coordenadas y fotografías. Se georreferenciaron dos cananguchales (formaciones de *Mauritia flexuosa*). Adicionalmente, con imágenes de satélite se identificaron otras formaciones de canangucho que no se conocían por las dificultades de accesibilidad de la zona de estudio.

3.4 Diseño del SIG

La información cartográfica, incluyendo la cartografía base y temática, se incorporó en un Sistema de Información Geográfica – SIG. La información del proyecto pasó por varias etapas de depuración en las cuales se revisó el formato, el sistema de coordenadas, la escala y resolución, la extensión, las fuentes de información, fecha de elaboración, métodos de captura y el origen de la información cartográfica (Tabla 3-3). Es estableció una base de datos con la información estandarizada en coordenadas planas UTM WGS 84.

Tabla 3-3: Cartografía base y temática empleada en el presente estudio.

Tema	Escala/resolución	Año	Fuente
Drenaje sencillo y drenaje doble.	1:100.000	2011	Instituto Geográfico Agustín Codazzi - IGAC
Modelo Digital de Elevaciones.	30 m	2004	Administración Nacional de la Aeronáutica y del Espacio – NASA (por su nombre en inglés).
imágenes QuickBird	2,5 m	2008	Digital Globe

El área de estudio final se estableció con base en los datos de localización del individuo monitoreado y a los recursos de su área de influencia. Adicionalmente, a la cartografía

base y temática se incorporaron también los datos de ubicación de la danta considerando los mismos parámetros.

Los programas espaciales utilizados fueron Arcgis 10.3® (Esri, 2014) y Linkage Mapper 1.0.9® (McRae y Kavanagh, 2011).

3.5 Análisis de datos

3.5.1 Descripción del movimiento animal

Para describir el movimiento de la danta a partir de las localizaciones obtenidas por telemetría, se utilizaron dos parámetros básicos: la longitud de pasos y los ángulos de giro. El primero indica la distancia recorrida entre cada dato de ubicación (Rowcliffe *et al.* 2012), de manera que la suma de varias distancias puede dar cuenta de las trayectorias de movimiento. Los ángulos de giro miden los cambios en la dirección de los desplazamientos (Rowcliffe *et al.* 2012). Adicionalmente, se observaron las distancias de las ubicaciones a los cuerpos de agua y en que altitud y pendiente se encontraron. Por otra parte, se realizaron mediciones a escala fina del comportamiento del movimiento como la velocidad (relación entre la distancia recorrida y el tiempo gastado entre dos puntos) y su varianza, identificación de los cambios de comportamiento con un análisis BCPA y se estimó la distribución de utilización (UD) con un modelo dinámico de puentes brownianos. Finalmente se hace una aproximación al modelado de movimiento a través de un grafo.

▪ Longitud de pasos y ángulos de giro

Con el fin de realizar una descripción detallada de las distancias recorridas y conocer en que épocas se recorrieron las mayores distancias, se graficaron histogramas de frecuencias para caracterizar la distribución de dichas distancias. Adicionalmente, se calcularon los ángulos de giro entre trayectorias, con el fin de dilucidar preliminarmente la direccionalidad de los movimientos entre trayectorias. Estos gráficos de los datos se realizaron comparando entre dos períodos contrastantes: julio a mediados de octubre y desde mitad de octubre hasta febrero.

▪ **Distancia a los cuerpos de agua, altitud, pendiente**

A partir de las localizaciones de la danta, se calcularon las distancias de estas al drenaje más cercano, su altura y la pendiente correspondiente, diferenciando entre día y noche. A partir de esta información se realizaron gráficos de barras para caracterizar la distribución de la danta de acuerdo a estas variables.

▪ **Variabilidad espacio-temporal del movimiento**

Para observar cuales meses del año el tapir se desplazó más o se movió a mayores velocidades y, en que momentos del día fue más activo (o las horas en las que descansa), como primer paso exploramos la variabilidad espacial y temporal en la actividad de la danta durante el período de estudio (7 meses). La actividad de la danta fue evaluada a través de los cambios en la velocidad del movimiento considerando diferentes escalas temporales (horas, días y meses), debido a que los animales tienen diferentes patrones de actividad según la escala temporal.

La velocidad fue estimada como la distancia recorrida y el tiempo gastado entre dos puntos. Se construyó un gráfico de la varianza browniana del movimiento (*brownian motion variance*) a lo largo del tiempo para observar cambios en la turtuosidad (qué tan errático o difuso es) del movimiento. La varianza browniana del movimiento fue estimada por un modelo dinámico de movimiento con puentes brownianos (*dynamic Brownian bridge model*, dBBMM, Kranstauber *et al.* 2012) con ventana de tamaño 36 (equivalente a 1 día) y margen de 12. Estos resultados se presentan en diagramas de cajas y bigotes.

Además, para observar en qué horas del día se presentaron visitas a los recursos identificados en la zona, se construyeron histogramas de frecuencia para identificar horas y la intensidad de uso. Estos análisis y salidas gráficas fueron realizados con R v 3.2.1 (R Development Core Team, 2015).

▪ **Identificación de los cambios de comportamiento**

Fue usado un análisis BCPA (*Behavioural Change Point Analysis: BCPA*, Gurarie *et al.* 2009) para explorar la estructura del comportamiento en el movimiento de una danta. El BCPA es un análisis que utiliza ventanas móviles que se desplazan a lo largo de una

serie de tiempo identificando aquellos puntos donde es más probable que se dé un cambio en el parámetro de movimiento por medio del criterio de inferencia bayesiano (Gurarie *et al.* 2009). El parámetro de movimiento, que puede ser la velocidad del movimiento o los ángulos de giro, es modelado como un proceso auto-regresivo Gaussiano continuo en el tiempo y por tanto tiene media (μ), desviación estándar (σ) y una característica de escala de tiempo “*characteristic time-scale*” (τ). Analizar estos parámetros en conjunto con las fases determinadas por el plano “*flat BCPA*” permite dilucidar e interpretar patrones en los cambios en el movimiento (Gurarie *et al.* 2016). Para este análisis utilizamos la trayectoria completa (7 meses), la velocidad de persistencia (Ecuación 3-1) como parámetro de movimiento y una ventana de tamaño 36 (equivalente a 1 día aprox.). Previo a la realización del análisis se verificó que se cumplieran los requisitos necesarios.

Ecuación 3-1: Cálculo de la velocidad de persistencia como parámetro de movimiento.

$$V_{Est}(t_i) = V(t_i) \cos(\psi(t_i))$$

Estos análisis y salidas gráficas fueron realizados con R v 3.2.1 (R Development Core Team, 2015) utilizando el paquete “bcpa” (Gurarie, 2013) para el desarrollo del BCPA.

- **Estimación de la distribución de utilización (UD) con un modelo dinámico de puentes brownianos (dBBMM: *Dynamic Brownian Bridge movement models*)**

El movimiento de los animales no coincide en una única trayectoria, sino que está compuesto por diferentes patrones de movimiento en respuesta a un determinado comportamiento o acción, es así como los movimientos varían durante el día y la noche, meses y años (Kranstauber *et al.* 2012). En este sentido, modelos de movimiento con puentes brownianos dinámicos (dBBMM) permiten hacer inferencias de comportamientos a lo largo de trayectorias (Kranstauber *et al.* 2014), a partir de estimaciones de la varianza del movimiento de manera separada para diferentes tiempos o zonas de uso (Kranstauber *et al.* 2012), contribuyendo así a tener una idea de cambios en el comportamiento a lo largo de trayectorias y el uso de espacio. Para desarrollar el puente browniano se utilizaron las posiciones geográficas (x, y), el tiempo (t) de los lugares, la varianza del movimiento y el error de telemetría. De acuerdo a lo encontrado en el

análisis exploratorio y el BCPA, el dBBMM fue utilizado para los dos períodos de mayor contraste: agosto-mitad de octubre y mitad de octubre-febrero. Ambos modelos fueron realizados con ventanas de tamaño 36 (1 día aprox) y márgenes de tamaño 12. Este modelo de dBBMM produce una superficie de probabilidad relativa que reflejan la variación espacial de utilización estimada. Sin embargo, también se desarrolló el dBBMM para el conjunto total de los datos con las mismas especificaciones.

Estos análisis y salidas gráficas fueron realizados con R v 3.2.1 (R Development Core Team, 2015) utilizando el paquete “move” v. 1.5.514 (Kranstauber y Smolla, 2015) para el desarrollo dBBMM.

3.5.2 Modelamiento a través de grafo

Como se mencionó en el marco teórico, el movimiento animal está fuertemente influenciado por las características del paisaje. Una de las herramientas para evaluar el movimiento entre elementos en un paisaje es a través de la medición de la conectividad funcional, que puede detectar la importancia relativa de elementos o zonas específicas presentes en el paisaje sobre dicho comportamiento, a través de la identificación de, por ejemplo, áreas de calidad variable, a partir de diferentes resistencias al movimiento (Cushman *et al.* 2006). Una manera de medir la conectividad funcional es usando los conceptos de redes y sus herramientas.

Para modelar el movimiento a través de una red se siguieron los siguientes pasos:

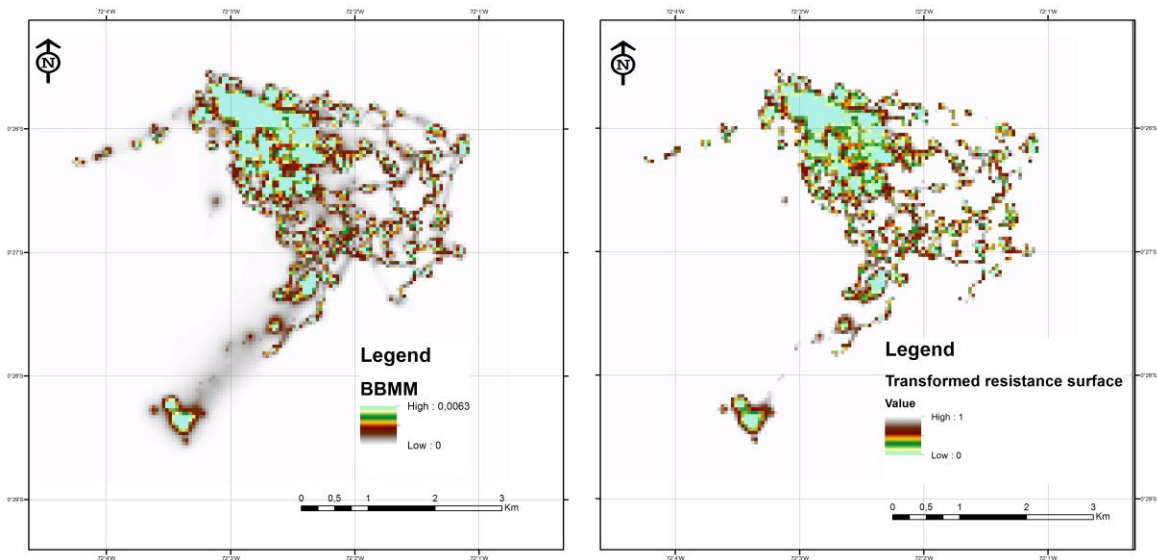
- 1) Definición de los nodos: entrada vectorial de los recursos - cananguchales y salado.
- 2) Definición de los enlaces: a partir de las relaciones de vecindad entre los recursos definidas por las distancias euclidianas y considerando el movimiento del animal, es decir, solo se tuvieron en cuenta las zonas por las que la danta se movió.
- 3) Parametrización de una matriz de resistencia: se utiliza con el fin de identificar y mapear los vínculos de menor costo entre las áreas centrales de uso, en donde cada celda raster tiene un valor que refleja el costo, por ejemplo, de energía o de

riesgo de movimiento a través de dicha celda, estos valores de resistencia se determinan a partir de características ambientales o de densidades de utilización cuando se tiene información de uso (McRae y Kavanagh, 2011).

La entrada raster de la resistencia al movimiento se obtuvo a partir de las áreas utilizadas por la danta derivadas del BBMM (Figura 3-8). Para la construcción de esta superficie de fricción, se realizó una transformación de los datos por medio de lógica difusa, en una escala continua entre 0 y 1 utilizando una función de pertenencia decreciente (ArcGIS Resource Center), donde los valores de densidades altos tienen un valor difuso pequeño. En este sentido, aquellos valores donde hubo mayor concentración de los movimientos de la danta, tuvieron valores de resistencia pequeños, siendo una aproximación de la resistencia del paisaje sobre el movimiento del animal.

- 4) Se identificaron y espacializaron los vínculos de menor costo entre los recursos.

Figura 3-8: Transformación de la matriz de resistencia al movimiento por lógica difusa, derivada del BBMM.



Para estos análisis se utilizó Arcgis 10.3® (Esri, 2014) para generar la capa vector con los nodos y el raster con la resistencia y, Linkage Mapper 1.0.9® (McRae y Kavanagh, 2011) para identificar los vínculos de menor costo entre los recursos. Este programa inicialmente identifica la adyacencia entre los nodos (recursos para el caso de presente estudio), luego construye una red de distancias euclidianas, posteriormente calcula el

costo ponderado de las distancias y rutas de menor costo y finalmente calcula los corredores para el movimiento (McRae y Kavanagh, 2011).

Todos los insumos espaciales se encuentran en el mismo sistema de referencia y con las especificaciones desarrolladas en la parte de diseño del SIG.

Adicionalmente, se realizaron exploraciones visuales de las tramas de movimiento por meses, a partir de la construcción de redes planas (dos dimensiones), en donde como nodos se usaron las localizaciones GPS y como enlaces las distancias en línea recta entre dichos nodos.

4. Capítulo 4. Resultados

4.1 Localizaciones de danta y recursos naturales

Para el periodo comprendido entre el 14 de julio del 2014 y el 01 de febrero del 2015, se obtuvieron 5199 localizaciones: 1,799 localizaciones en el día (entre las 6:00-17:59 horas) y 3,400 localizaciones en la noche (entre las 18:00-5:59 horas).

El comportamiento por meses para las localizaciones de día fue el siguiente: el primer mes de puesto el collar-mes 7 (julio) se obtuvieron 227 datos, en agosto 339, septiembre 336, octubre 345, noviembre 338, diciembre 385 y, en los meses de enero y febrero del 2015 375 y 5 localizaciones respectivamente (Figura 4-1).

Para las localizaciones de noche el comportamiento por meses fue el siguiente: en julio se obtuvieron 269 datos, en agosto 446, septiembre 445, octubre 508, noviembre 518, diciembre 603 y, en los meses de enero y febrero del 2015, 597 y 14 localizaciones respectivamente (Figura 4-2).

Respecto al error horizontal y a la dilución de precisión horizontal, los datos tuvieron una calidad variable, con un error horizontal promedio de 16.7 m (Tabla 4-1):

Tabla 4-1: Estadísticas del error horizontal y de la dilución de precisión horizontal de las ubicaciones GPS.

Estadísticas (m)	Error horizontal GPS	Dilución de precisión horizontal GPS
Promedio	16.7	1.9
Máximo	162.3	21
Mínimo	3.07	0.8
Mediana	13.9	1.6

Los valores bajos de estos parámetros indican buena precisión de la información (Telonics, Inc. 2013).

Las figuras 4-1 y 4-2 muestran también la distribución de la ubicación de los recursos naturales (salado y cananguchales) identificados en campo y a través de imágenes de satélite.

Figura 4-1: Localizaciones obtenidas durante el día. Cananguchales y salado identificados en el área de influencia del individuo de tapir monitoreado.

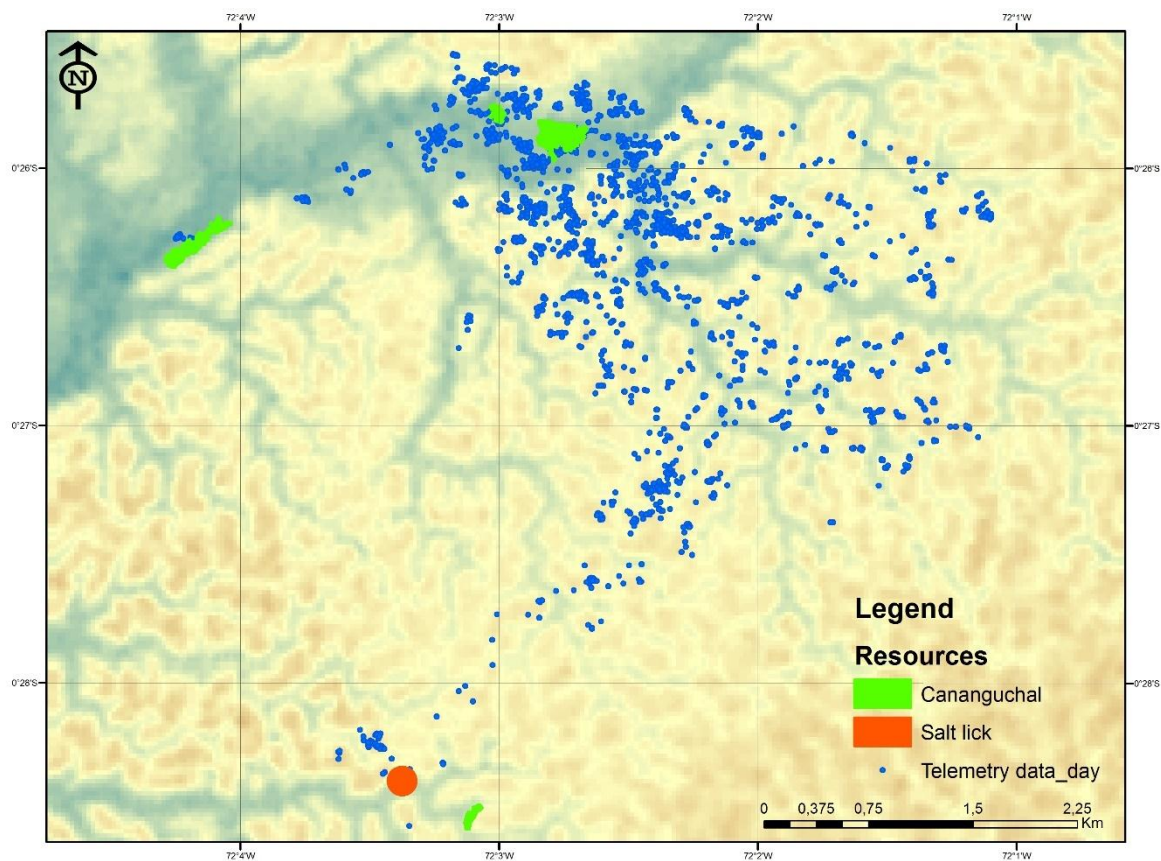
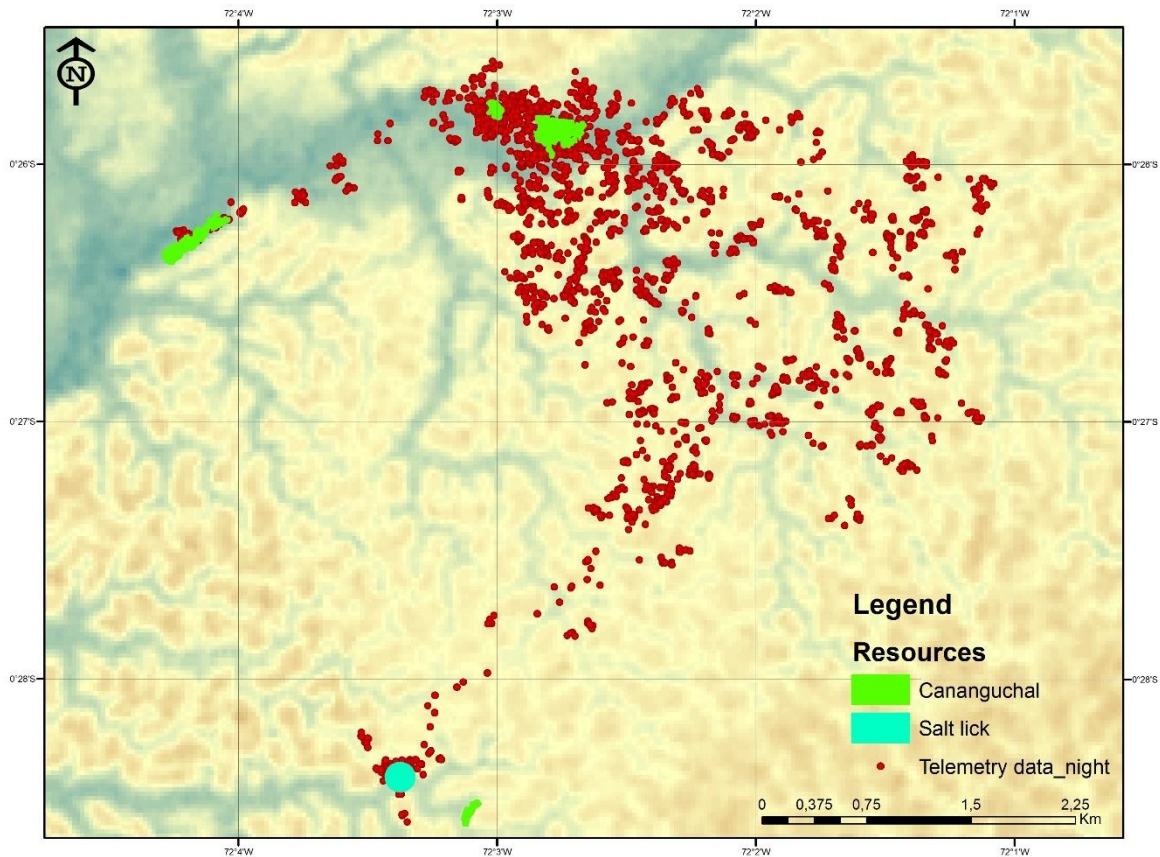


Figura 4-2: Localizaciones obtenidas durante la noche. Cananguchales y salado identificados en el área de influencia del individuo de tapir monitoreado.



4.2 Movimiento

4.2.1 Longitud de pasos y ángulos de giro

El movimiento promedio durante el periodo de estudio fue de 86 m (Tabla 4-2), la mayor distancia recorrida fue de 4,251 m y la menor de 0.24 m. Los meses en los que la danta recorrió mayores distancias fueron julio, agosto y septiembre. El mes de octubre presentó una disminución cercana a los 2,000 m recorridos, mientras que los meses siguientes mostraron una disminución superior a los 3,000 m con respecto al mes de julio (Figura 4-3). Respecto a los ángulos de giro, el ángulo promedio fue de 2.89°, con un máximo de 179° y un mínimo de 0.19° (Tabla 4-2).

Al observar los histogramas de frecuencias de las distancias recorridas (longitud de los pasos) y los ángulos de giro en los dos periodos contrastantes (Figura 4-4), no se observan diferencias, la mayoría de los movimientos son a cortas distancias, inferiores a 500 m, con ángulos de giro intermedios (2.89°).

Tabla 4-2: Estadísticas de la longitud de los pasos y de los ángulos de giro de las ubicaciones GPS.

Estadísticas	Ángulos de giro ($^\circ$)	Longitud de los pasos (m)
Promedio	2.8	86.8
Máximo	179.9	4251.5
Mínimo	0.1	0.2
Mediana	6.4	29.4

Figura 4-3: distancias espaciales máximas recorridas durante el periodo de estudio.

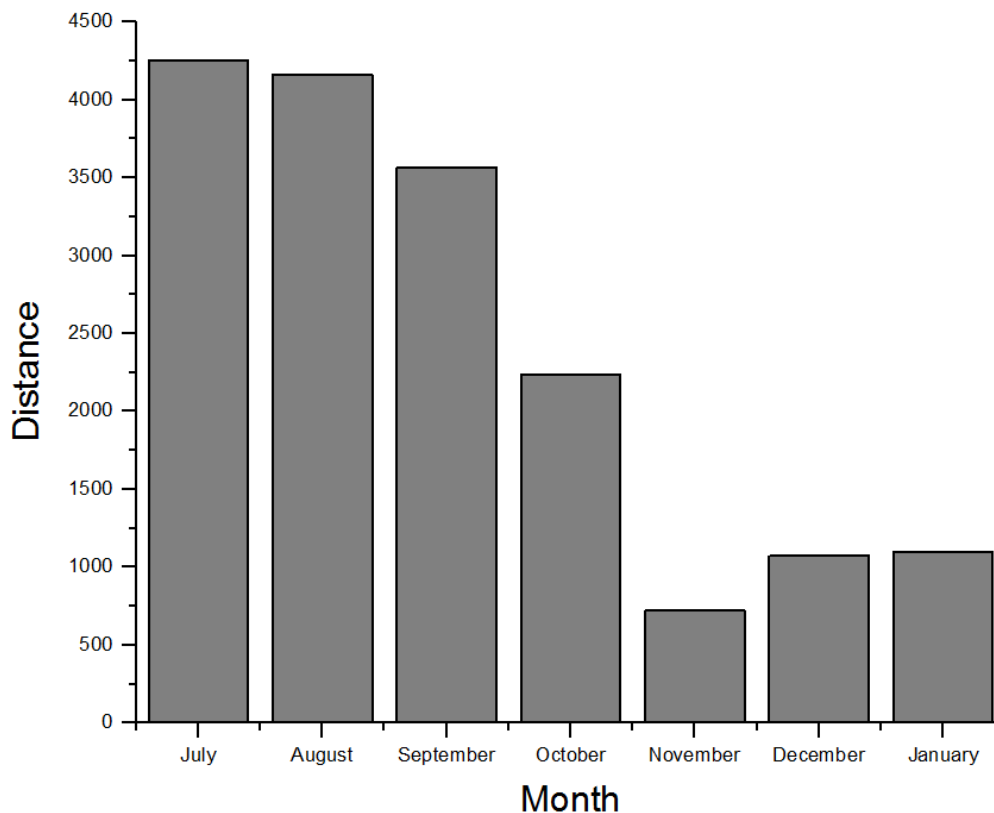
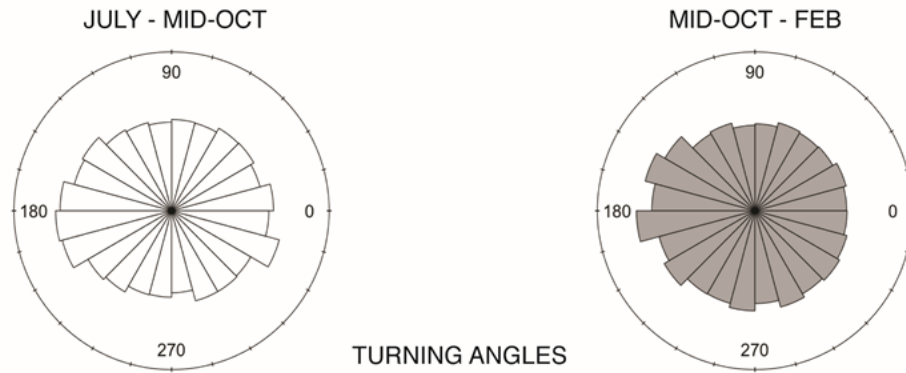
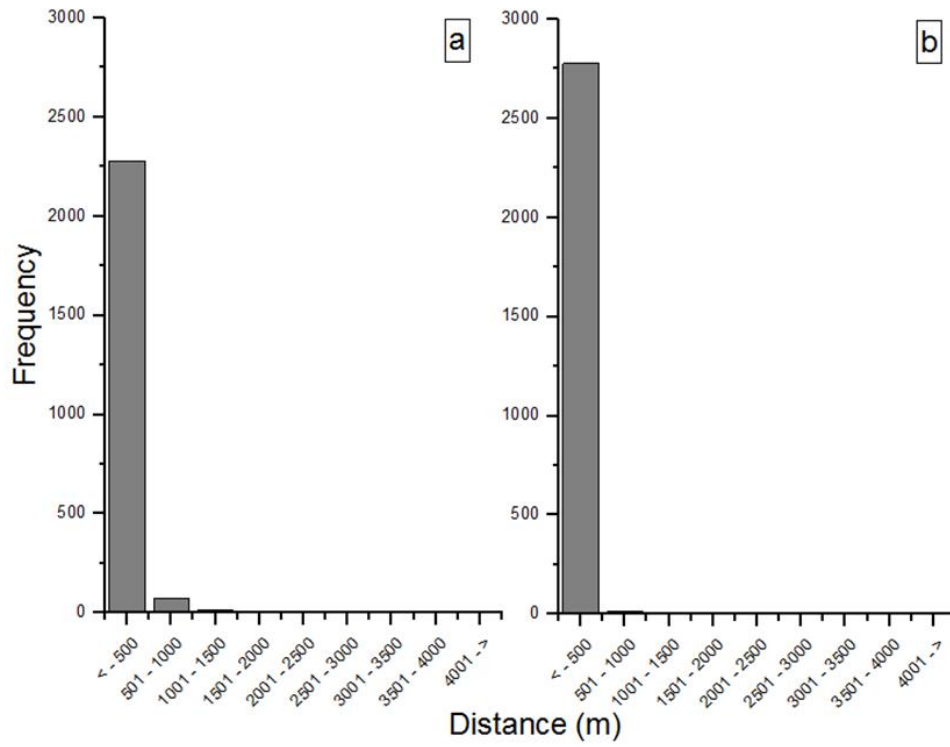


Figura 4-4: Variación en la distribución de frecuencias de la longitud de los pasos y los ángulos de giro para la danta monitoreada, comparando los dos periodos de tiempo: (a) julio a mediados de octubre y (b) desde mitad de octubre hasta febrero.

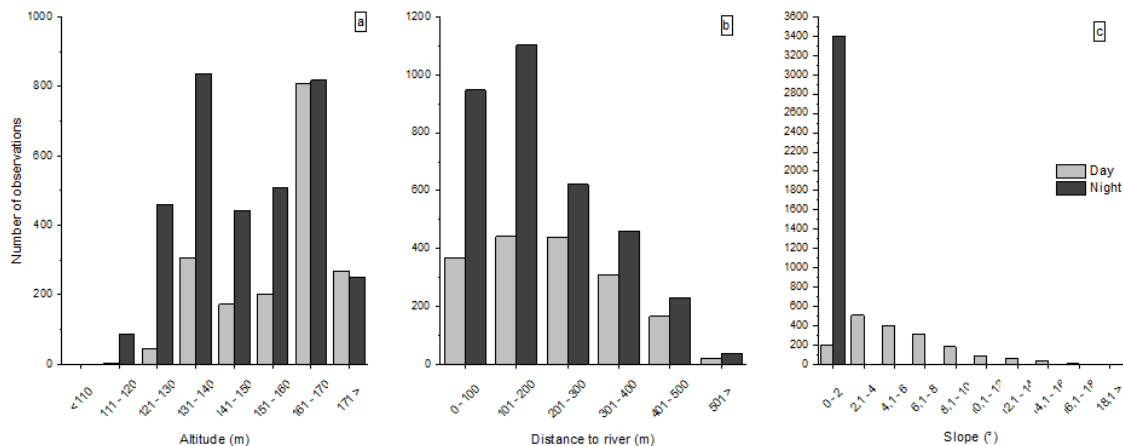


TURNING ANGLES

4.2.2 Distancia a los cuerpos de agua, altitud y pendiente

Con respecto a la altura en el terreno o altitud, la mayoría de las observaciones de día se encontraron entre los 161 y 170 m, mientras que en la noche la danta estuvo a varias alturas, generalmente entre 131 y 140 m y entre 161 y 170 m (Figura 4-5a). Respecto a la distancia de las ubicaciones al drenaje sencillo más cercano, se observa que la danta permaneció cerca de los ríos en el día y en la noche, a distancias entre 0 y 400 m mayormente. Sin embargo, el número de observaciones cerca de los ríos fue mayor durante la noche (Figura 4-5b). En cuanto a la pendiente, la mayoría de las observaciones en la noche se encuentran en zonas planas (muy bajas pendientes), mientras que en el día la danta frecuentó zonas algo más pendientes (Figura 4-5c).

Figura 4-5: Comportamiento de las localizaciones de la danta y su altura (a), distancia al drenaje sencillo más cercano (b) y pendiente correspondiente (c).

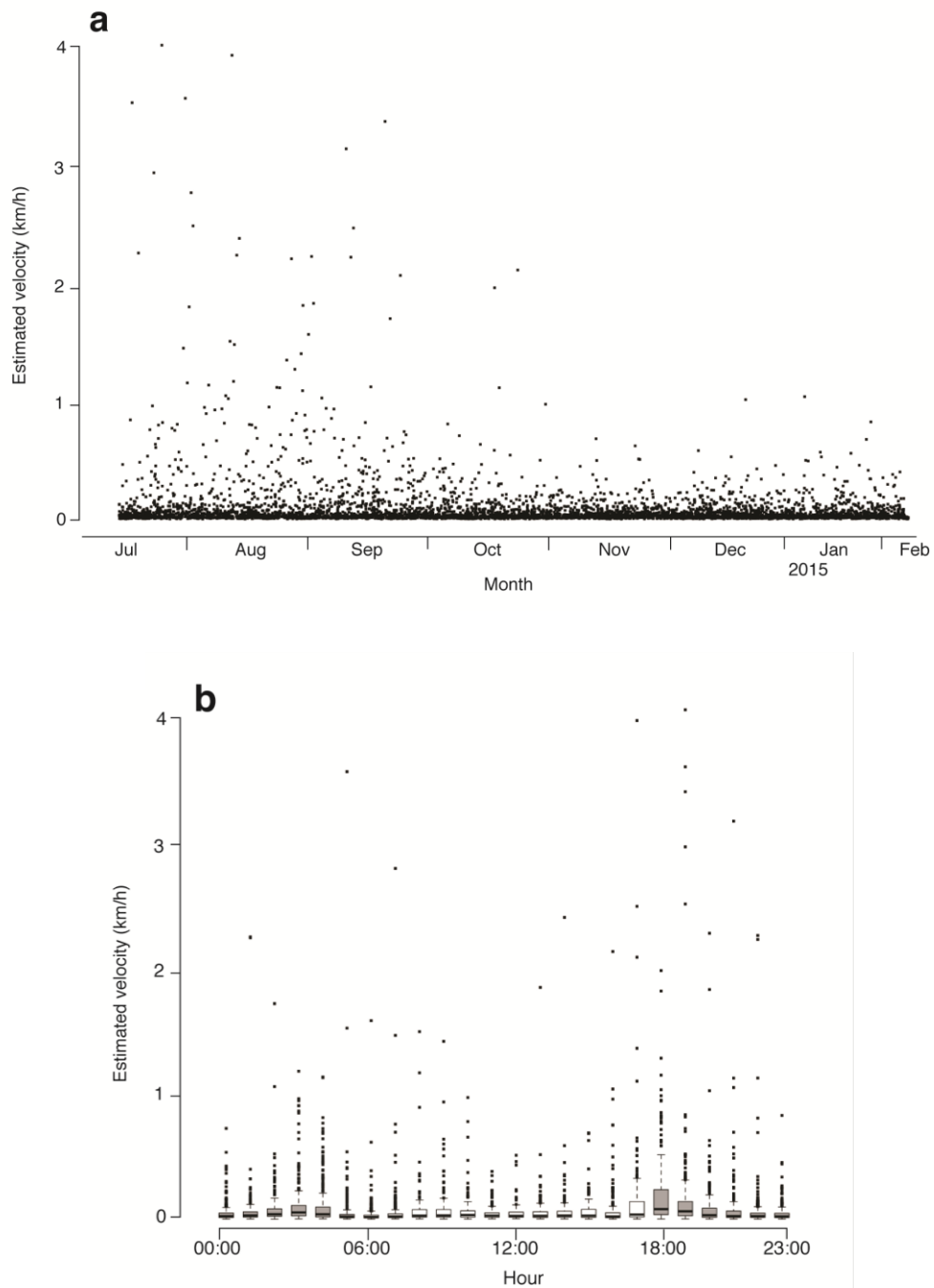


4.2.3 Variabilidad espacio-temporal del movimiento

La velocidad del individuo tuvo una mayor variabilidad durante los primeros meses del estudio, de julio a octubre, con valores máximos de 4.26 km/h. Posteriormente, los movimientos de la danta fueron más lentos, con una velocidad de 1.02 km/h (Figura 4-6a). Al analizar la variabilidad diaria se encontró que el individuo se movió más lento entre las 10:00 y las 15:00 horas, en este lapso de tiempo, la menor actividad se presentó entre las 12:00 y las 14:00 horas. Por otra parte, los movimientos más veloces se presentaron durante el resto del día, observándose los mayores picos de actividad

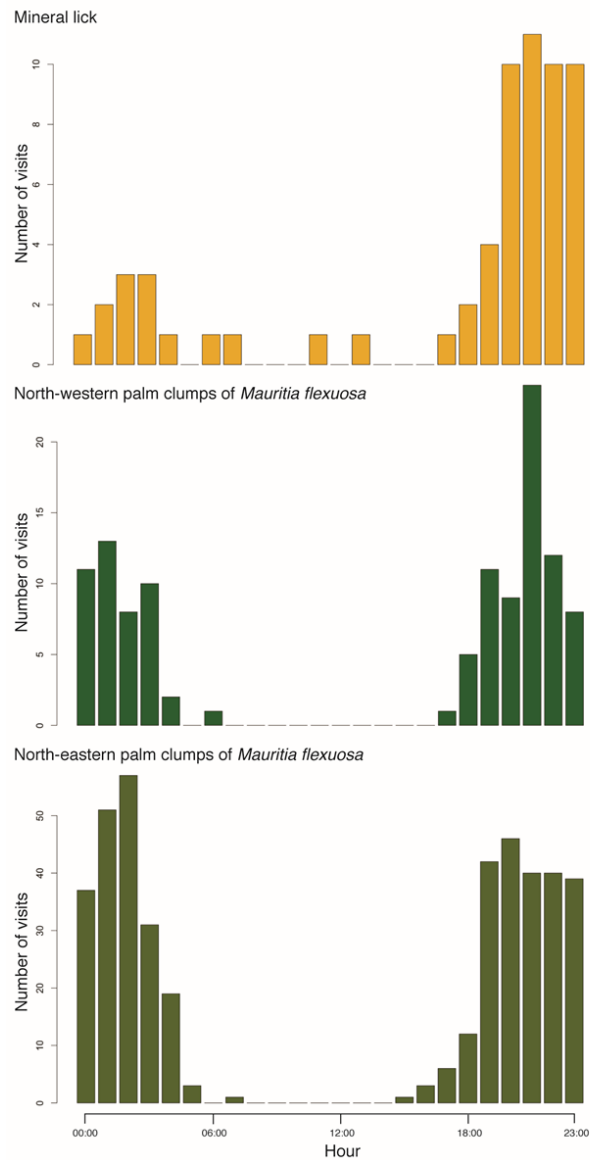
entre las 17:00 y 20:00 y entre las 2:00 y las 4:00 horas (máx.= 4.26, mediana=0.03) (Figura 4-6b).

Figura 4-6: Velocidad diaria estimada durante la época de estudio (a) y variabilidad diaria de la velocidad estimada para los pasos del individuo (b).



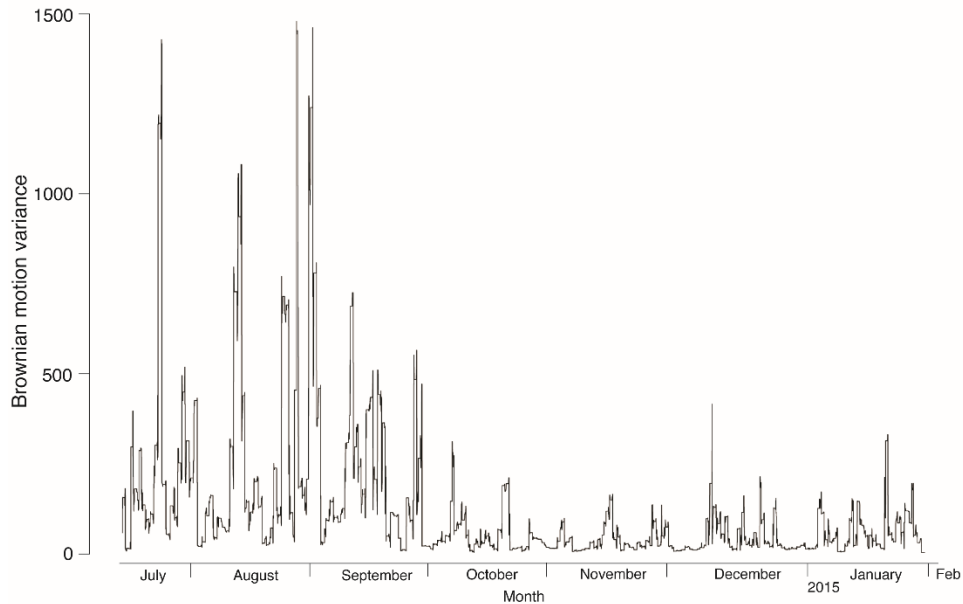
Al observar la variabilidad diaria relacionada con el uso de los recursos, se encontró que el individuo frecuentó el salado entre las 18:00 y 23:00, el menor número o ausencia de visitas al salado se presentaron entre las 6:00 y las 17:00 horas. Por otra parte, las visitas a los cananguchales fueron exclusivamente en la noche, entre las 18:00 y las 6:00 horas (Figura 4-7).

Figura 4-7: Número de visitas por hora a las diferentes zonas de recursos: cananguchales y salado. En amarillo se observan el número de vistas al salado, y en los tonos verdes las visitas a los cananguchales.



Similar a lo observado al analizar la velocidad del individuo, el movimiento de la danta tendió a ser más tortuoso y variable durante los meses de julio a mitad de octubre (media= 181.27, máx.= 1472.51). El mayor número de picos durante este lapso fue determinado por cambios súbitos de movimientos cortos a grandes desplazamientos. Estos grandes desplazamientos desaparecieron después de la mitad de octubre, tiempo en el cual la varianza browniana fue baja (media= 35.85, máx.= 405.82). Así, durante este lapso de tiempo los movimientos del individuo se caracterizaron por desplazamientos cortos y regulares (Figura 4-8).

Figura 4-8: Varianza browniana del movimiento durante la época de estudio.



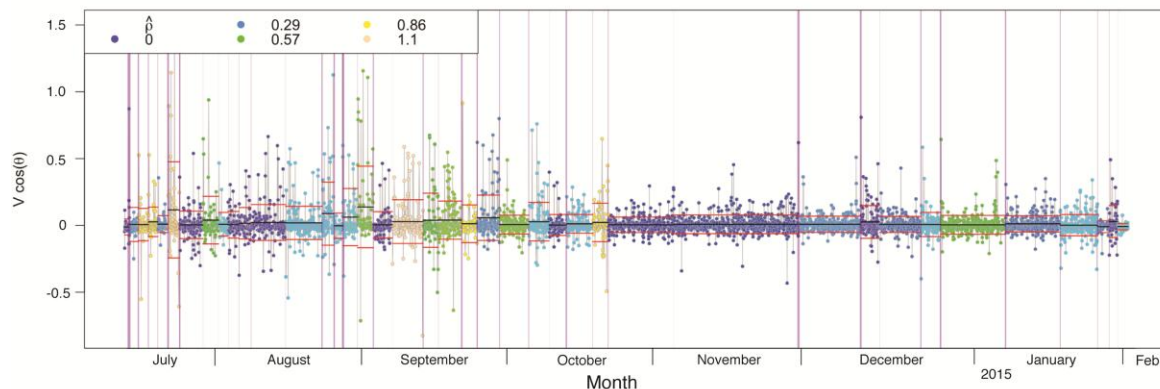
4.2.4 Identificación de los cambios de comportamiento

El plano BCPA dividió en 40 fases de cambio en el comportamiento para la trayectoria completa del individuo. De acuerdo con el número de fases por período de tiempo fue posible definir dos grandes etapas de cambio a lo largo de la trayectoria completa (*track*). En la primera (desde mediados de julio hasta el 21 de octubre – 29 fases) se encontró un número mayor de fases que representan (i) movimientos más veloces y altamente correlacionados que coinciden con aquellos grandes desplazamientos entre zonas de recursos, y (ii) de fases de baja autocorrelación y velocidad moderada. El gran número de fases cortas (2-4 días) representando cambios constantes en el movimiento del

individuo podría resumir la primera etapa del *track* en un comportamiento de estadía corta seguido por desplazamientos largos (Figura 4-9).

La segunda etapa (desde el 21 octubre – 11 fases) se caracterizó por una baja velocidad de persistencia y de moderada autocorrelación. La velocidad de persistencia, varianza y la escala de tiempo disminuyeron (mediana $\mu = 7.02 \times 10^{-5}$, mediana $\sigma = 7 \times 10^{-4}$, mediana $\tau = 0.267$) con respecto a la de la primera fase (mediana $\mu = 1.6 \times 10^{-4}$, mediana $\sigma = 0.0012$, mediana $\tau = 0.385$). Esta disminución general, junto con las fases que se presentaron en la segunda etapa (Figura 4-9), sugieren que el individuo tuvo un comportamiento exploratorio a lo largo del territorio y ocasionalmente movimientos por caminos que ya conocía – como se observó entre finales de diciembre y enero.

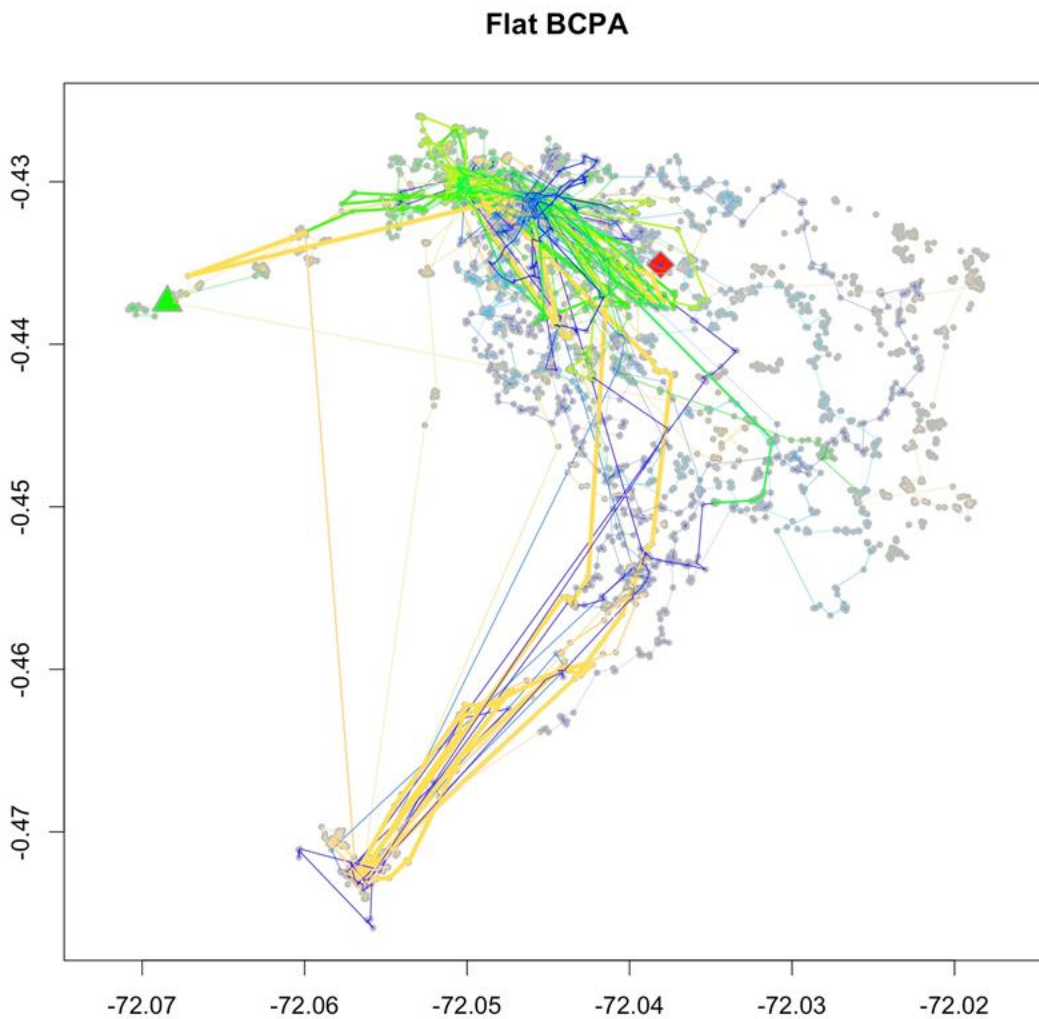
Figura 4-9: Resultados del plano BCPA (*behavioural change point analysis*). Las líneas verticales que atraviesan la figura de arriba abajo indican los puntos de cambio y el espacio comprendido entre dos de estas líneas puede ser considerado como una fase. La línea de color negro es la estimación de la media, la línea roja representa la estimación de la desviación estándar, la línea alrededor de la media, y el color reflejan la autocorrelación, de manera que colores más oscuros como azules y morados indican que el movimiento es menos autocorrelacionado, mientras que los colores más claros como los amarillos y verdes indican un movimiento más autocorrelacionado.



El flat BCPA espacializado (Figura 4-10) mostró las trayectorias completas que el individuo realizó. De acuerdo a los colores y el grosor de las líneas, se observaron movimientos más veloces y altamente correlacionados entre las zonas de recursos - trayectorias de color amarillo y verde. Mientras que movimientos con baja velocidad de

persistencia y moderada autocorrelación, representados en colores azules y morados se presentaron en zonas sin recursos (cananguchales o salados).

Figura 4-10: Resultados del flat BCPA (*behavioural change point analysis*). Las líneas representan las trayectorias realizadas por la danta durante el tiempo de estudio. El grosor de la línea refleja la velocidad de persistencia y el color refleja la autocorrelación, de manera que líneas más gruesas representan una alta velocidad de persistencia, los colores más oscuros como azules y morados indican que el movimiento es menos autocorrelacionado, mientras que los colores más claros como los amarillos y verdes indican un movimiento más autocorrelacionado.



4.2.5 Estimación de la distribución de utilización (UD) con un modelo dinámico de puentes brownianos

A partir del dBBMM se obtuvo una superficie de probabilidad relativa que refleja la variación espacial de utilización estimada (Figura 4-11). Generar dos modelos para analizar separadamente los dos periodos identificados por el BCPA, que permitió describir el uso de espacio por parte del individuo. En términos de la distribución de la utilización (UD), las mayores probabilidades UD se concentraron en los sitios donde se encontraron los recursos (cananguchales y salado) durante los meses de julio a octubre; meses en los cuales la danta recorrió grandes distancias viajando entre las zonas de alimentación (cananguchales al norte) y el salado (elemento más al sur en el gráfico), siendo estos recorridos por los mismos caminos o trayectorias (Figura 4-12a). Por otro lado, entre finales de octubre hasta febrero el movimiento de la danta se caracterizó por desplazamientos cortos y por una baja utilización de los cananguchales y salados (Figura 4-12b).

Figura 4-11: Densidad de utilización (UD) de la danta estimada para el periodo de estudios (julio 2014 – febrero 2015). Las líneas rojas indican los contornos de 5% y comprenden un área de 0,0225 Km² y las líneas azules los contornos del 95% con un área de 6454 Km². En verde se dibujan los cananguchales y en amarillo el salado.

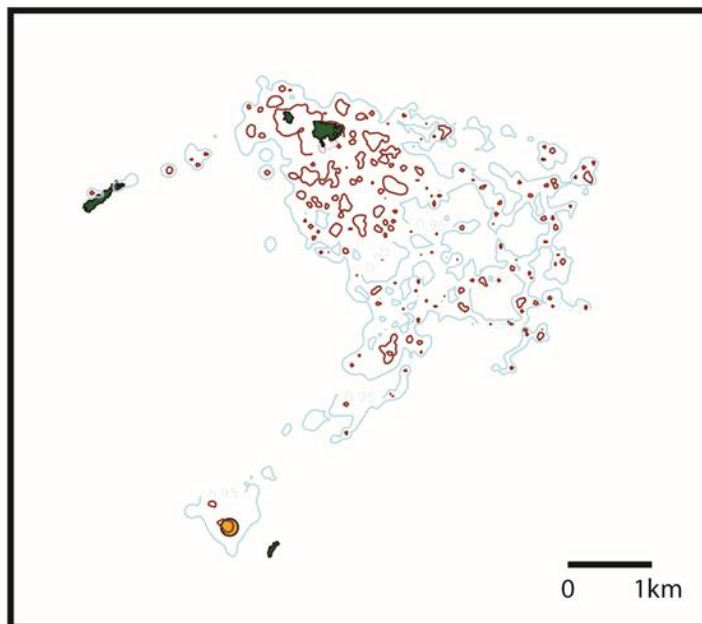
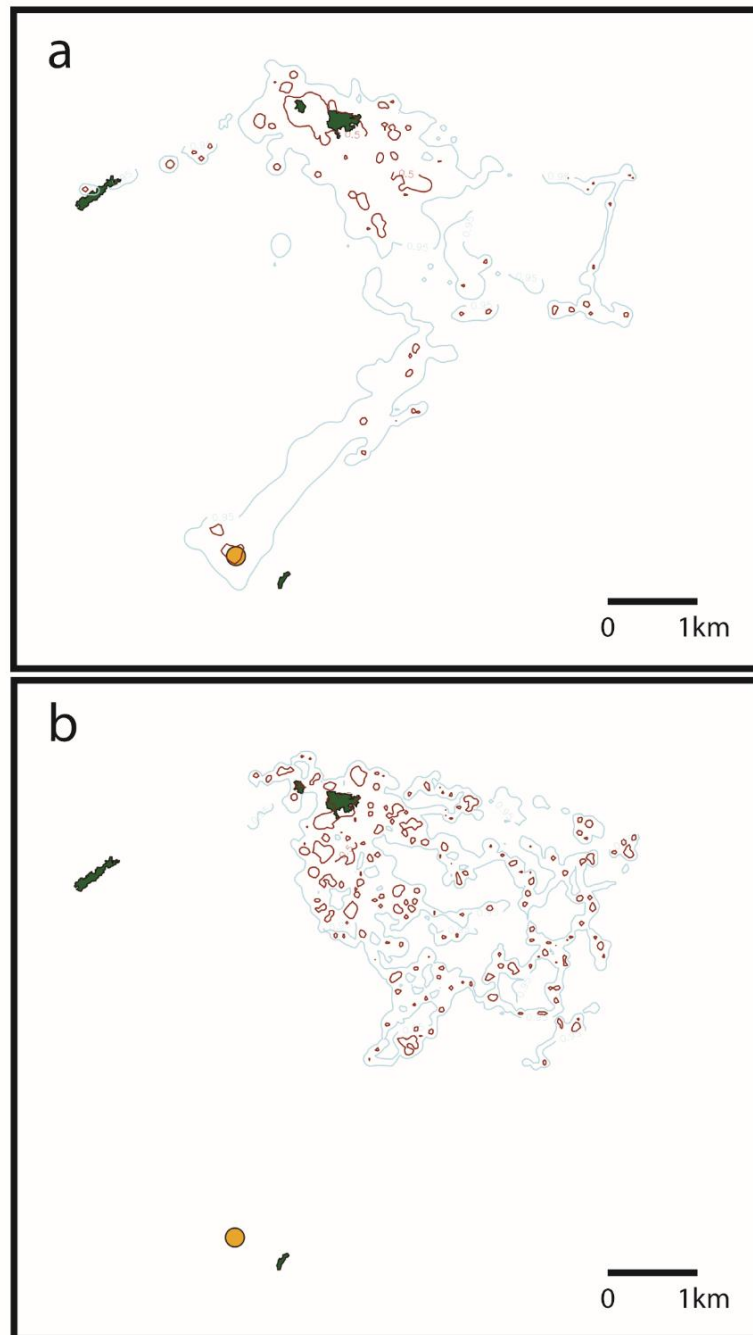


Figura 4-12: Densidad de utilización (UD) de la danta estimada para dos etapas: julio-octubre (a) y octubre a febrero (b). Las líneas rojas indican los contornos de 5% y comprenden un área de 0,013 (a) y 0,0189 (b) Km² y las líneas azules los contornos del 95% con un área de 5196 (a) y 4193 (b) Km². En verde se dibujan los cananguchales y en amarillo el salado.



4.3 Importancia relativa de los elementos del paisaje en el movimiento de la danta

El modelo de red inicialmente identificó la adyacencia entre las zonas de recursos a partir de la distancia euclidiana (línea recta) (Figura 4-13a), se evidenciaron siete conexiones iniciales entre los nodos (Tabla 4-3); si bien el programa identificó una conexión entre los nodos 4 y 5, se descartó esta posibilidad debido a que no refleja el movimiento ni zonas reales usadas por la danta.

Posteriormente, se calcularon las rutas de menor costo o las rutas a través de las cuales se acumuló una menor resistencia, con base en la superficie parametrizada (Figura 4-13b), en este sentido se obtuvieron distancias ponderadas y el costo asociado al movimiento de un nodo a otro (Tabla 4-3).

Finalmente, se calculó una capa *raster* tipo continuo que refleja el gradiente espacial del costo determinado a partir del movimiento de la danta (Figura 4-13c), en esta salida se destacan gradientes donde el movimiento es más factible y menos dificultoso.

Figura 4-13: Modelado de red en el que se obtuvo: a) la adyacencia entre las zonas de recursos a partir de la distancia euclidiana (línea recta), b) las rutas de menor costo entre los recursos y c) los corredores de movimiento, en donde los colores más cálidos indican las áreas en donde el costo para el movimiento es menor además de conectar los recursos.

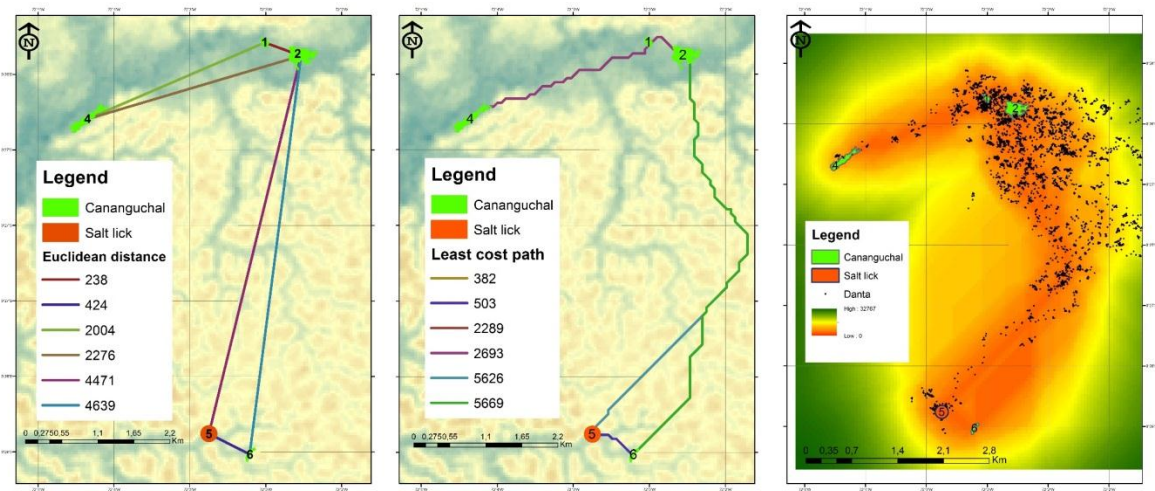
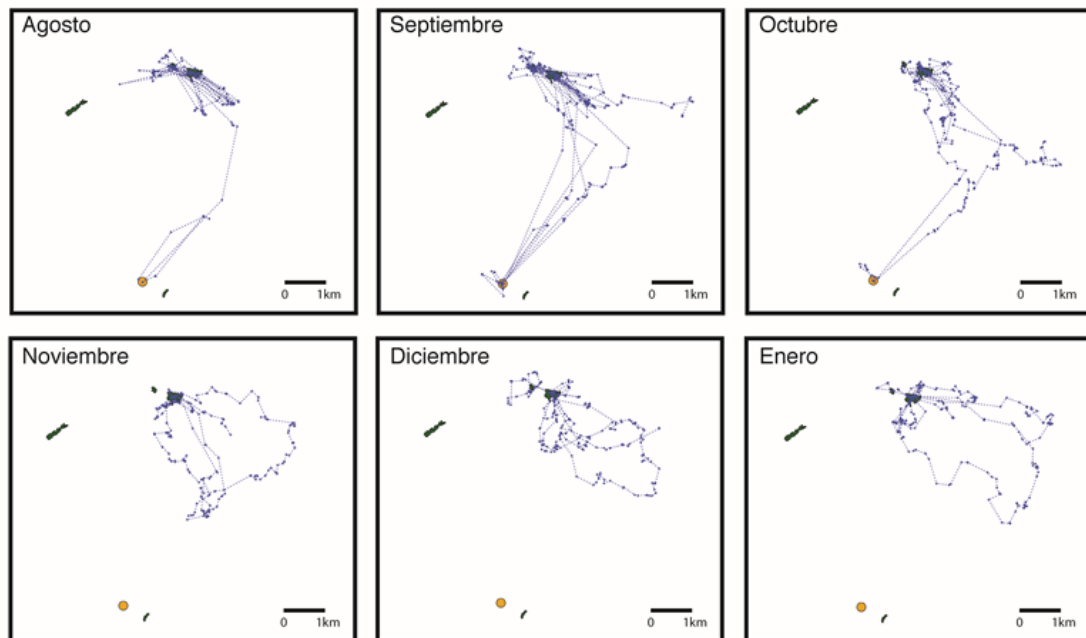


Tabla 4-3: Conexiones y distancias euclidianas y de menor costo entre los recursos y, resistencia al movimiento.

ID enlace	Recurso 1	Recurso 2	Distancia euclidiana (m)	Distancia de menor costo (m)	Resistencia
1	1	2	238	382	35,830
2	1	4	2004	2289	1424,130
3	2	4	2276	2693	1460,150
4	2	5	4471	5626	3361,290
5	2	6	4639	5669	3478,670
6	5	6	424	503	472,956

Por otra parte, a partir de la exploración visual de las rutas por meses (Figura 4-14), se obtiene que, durante los meses de agosto, septiembre y octubre, los movimientos abarcaron mayores distancias y fueron más constantes, a diferencia de lo observado en las redes en los meses siguientes, donde el movimiento tuvo un patrón diferente y fue menos direccional. Asimismo, similar a los análisis anteriores, se destaca un periodo de visita a los recursos y otro donde el uso específicamente del salado desaparece.

Figura 4-14: Redes planas por meses, en donde los nodos son las localizaciones GPS y los enlaces las distancias en línea recta entre dichos nodos. Además están especificados los recursos y su disposición respecto a la red.



5. Capítulo 5. Discusión

El estudio del movimiento animal es un elemento fundamental para comprender cómo, cuándo y dónde los organismos se mueven y cuales factores bióticos y abióticos están ligados a dicho comportamiento (Demšar *et al.* 2015), ayudando a entender muchos procesos ecológicos como la demografía y la dispersión (Sutherland *et al.* 2000; Hawkes, 2009), necesarios para hacer frente a las amenazas causadas por el hombre y así proyectar estrategias de conservación (Hawkes, 2009; Demšar *et al.* 2015).

A pesar de su importancia ecológica, el movimiento es un atributo poco estudiado dada la complejidad metodológica que representa (Gurarie *et al.* 2009; Urbano *et al.* 2010; Hebblewhite y Haydon, 2010). En la actualidad, los datos de movimiento son cada vez más precisos, gracias a los avances en el seguimiento por telemetría satelital, permitiendo obtener una gran cantidad de datos (Morales *et al.* 2004; Gurarie *et al.* 2009; Urbano *et al.* 2010; Cagnacci *et al.* 2010; Morales *et al.* 2010; Hebblewhite y Haydon, 2010; Gurarie *et al.* 2016).

Los beneficios de la investigación basada en telemetría GPS pueden ayudar a comprender la ecología básica de muchas especies difíciles de estudiar (Hebblewhite y Haydon, 2010), como es el caso de los tapires. El conjunto de localizaciones obtenidos en el presente estudio mediante telemetría GPS en bosques tropicales fue bastante grande (un total de 5199 datos) al compararlo con otros estudios realizados en la zona tropical de Suramérica, por ejemplo, han documentado aproximadamente 350 datos para un periodo similar de estudio en Ecuador con tapires (Castellanos, 2013). Respecto a la calidad de los datos, indicados en el error y dilución de precisión horizontal (Telonics, Inc. 2013), el conjunto de localizaciones presentó una calidad variable, sin embargo, en términos generales los datos mostraron en promedio bajos errores (Tabla 4-1), en relación con datos obtenidos por telemetría en otros estudios en áreas selváticas con errores cercanos a los 30 m (Tobler, 2009).

La obtención de una gran cantidad de datos de alta precisión a intervalos reducidos por telemetría GPS, presenta grandes retos en el tratamiento de la información. Por ejemplo, la autocorrelación espacial y temporal es una importante característica intrínseca de los datos GPS (Gurarie *et al.* 2009; Urbano *et al.* 2010; Hebblewhite y Haydon, 2010) y su consideración en los métodos de análisis de movimiento es necesaria (Gurarie *et al.* 2009; Gurarie *et al.* 2016).

Por otra parte, para el presente estudio se configuró la toma de datos por parte del collar considerando el comportamiento nocturno de la danta, con una frecuencia de media hora en la noche y de una hora en el día. Sin embargo, al realizar los análisis estadísticos del movimiento se encontró que la frecuencia en la toma de datos por telemetría puede ser menor, debido a que se obtienen resultados similares con ventanas de tiempo amplias, lo que puede ayudar a aumentar la vida útil de la batería del collar y lograr tener información cercana al año o más tiempo para realizar mejores inferencias acerca del movimiento.

A pesar de los beneficios mencionados, la telemetría GPS también presenta algunas limitaciones en términos técnicos y de costos. Respecto a las limitaciones técnicas, la captura de individuos de danta en la amazonia colombiana fue bastante compleja y dispendiosa, debido a las condiciones ambientales de la zona y al comportamiento del animal, lo que se tradujo en un bajo número de individuos equipados (un individuo). Adicionalmente, el collar puesto en el individuo de danta tuvo un costo aproximado de USD 4000, que comprenden el valor físico del collar, los servicios de satélite y veterinarios y los costos de campo para colocar y recuperar el collar.

Para observar qué motivó los patrones de movimiento de la danta de estudio, se hizo una aproximación de la influencia del medio ambiente sobre el movimiento a partir de los datos de seguimiento complementados con datos ambientales, los cuales puede ser de muchas fuentes y tipos (Demšar *et al.* 2015). Para efectos del presente estudio y por las condiciones del área de estudio fueron los recursos (las formaciones de palmas y el salado). Esta combinación de información permitió analizar la influencia de estos elementos del paisaje sobre el movimiento (Morales *et al.* 2004).

Los resultados de este estudio mostraron la complejidad del movimiento animal, en donde el individuo de danta exhibió un conjunto de comportamientos diferentes (por ejemplo, exploración y búsqueda de alimento) que son estadísticamente distinguibles (Fryxell *et al.* 2008), a partir del análisis de la longitud de pasos y ángulos de giro, la variación de la velocidad estimada, la varianza browniana del movimiento, análisis BCPA y UD. Estos análisis permitieron documentar una relación análoga entre las velocidades y distancias del movimiento y la disposición de los recursos (formaciones de palmas de *Mauritia flexuosa* y el salado). Además, en esta exploración del movimiento individual, se identificó la estructura de las rutas de movimiento, lo que contribuyó a observar de manera preliminar que patrones espaciales y/o temporales y, cuales covariables son relevantes para el movimiento de la danta.

La longitud de los pasos y los ángulos de giro mostraron que la danta recorrió grandes distancias durante los primeros meses del estudio, con movimientos abruptos, mientras que recorrió distancias menores durante el resto del estudio con ángulos de movimiento más pequeños. Fryxell *et al.* (2008) exponen que los desplazamientos largos de grandes herbívoros no son comunes y, pueden ser explicados por dos hipótesis: la primera, que los individuos se sienten atraídos por los hábitats exclusivos que les sirven de alimento o refugio, y la segunda, que tienden a volver a lugares que frecuentaron anteriormente en donde pueden tener cierta certeza de encontrar de forma segura recursos. Los resultados del presente estudio mostraron que el uso del espacio por parte del individuo de danta resultó en desplazamientos largos por caminos frecuentados entre el salado y los cananguchales, además de un uso habitual de los recursos que ofrecen dichos lugares.

Al ser los movimientos una respuesta a una serie de factores internos y externos y estar ligados a la capacidad de desplazamiento (Demšar *et al.* 2015), se obtiene que los patrones espacio-temporales se verán afectados por dichos factores. En este sentido, estudios de dispersión para mamíferos, han encontrado que las distancias de movimiento cortas son comunes y están influenciadas por factores como la edad y el sexo, mientras que movimientos a larga distancia son importantes en procesos como la recolonización de hábitats (Sutherland *et al.* 2000). En cuanto a los factores que determinan las distancias de movimiento para animales jóvenes, aún son difíciles de determinar, pero se tienen hipótesis como la disminución de la competencia por los recursos (Sutherland *et*

al. 2000). Sin embargo, movimientos largos pueden incurrir en altos costos para la supervivencia, debido a que al moverse mayores distancias los animales pueden enfrentar mayores riesgos de mortalidad asociados con depredadores, enfermedades o hábitats inhóspitos (Sutherland *et al.* 2000; Bolger *et al.* 2008).

En la identificación de los patrones espacio-temporales en el movimiento del tapir monitoreado en el presente estudio se encontró que las características del movimiento como la longitud de los pasos y la velocidad variaron durante la época de estudio, diferenciando el movimiento en dos etapas, una primera etapa – de julio a octubre, en la que el movimiento fue más veloz (Figura 4-6a), variable (Figura 4-8), autocorrelacionado (Figura 4-9) y abarcó mayores distancias (Figura 4-3), asociados posiblemente a comportamientos con actividades de viaje y búsqueda de alimento. La segunda etapa (octubre a febrero) en la que los movimientos fueron más lentos (Figura 4-6a), con desplazamientos cortos (Figura 4-3), autocorrelación moderada y regulares (Figura 4-9), asociados a comportamientos de exploración (Gurarie *et al.* 2009; Gurarie *et al.* 2016).

En la primera etapa, las mayores probabilidades de movimiento se concentraron en las zonas de recursos, en donde se destacaron importantes corredores de movimiento entre el salado y los cananguchales (Figura 4-12a) correspondiente a lo obtenido con la estimación de la UD por medio de los modelos de movimiento de puentes brownianos (Kranstauber *et al.* 2012). Comportamiento similar al reportado para *T. terrestris* en el norte de Colombia, donde esta especie tiende a moverse por las mismas zonas y que frecuenta los mismos senderos formando caminaderos (Richard y Juliá, 2000; Arias Álzate, 2008; González *et al.* 2014).

En la segunda etapa, entre finales de octubre hasta febrero, el movimiento fue menos largo y más lento (Figuras 4-3 y 4-6a), durante esta época este individuo de tapir dejó de frecuentar las zonas de recursos y sus rutas y, realizó movimientos exploratorios a zonas que no visitaba normalmente (Figura 4-12b). En este sentido, los movimientos también pueden tener fines no relacionados con la alimentación, que se pueden denominar exploratorios, los cuales se caracterizan por desplazamientos diarios que se extienden varios metros y tienen una mayor consistencia direccional (Owen-Smith *et al.* 2010). Esto se puede determinar también por una secuencia de pasos cortos con grandes ángulos de giro entre ellos – resumidos por la variabilidad en la velocidad de persistencia - (Owen-

Smith *et al.* 2010) y se evidencia cuando los animales caminan más allá de las zonas de alimento sin detenerse a comer (Owen-Smith *et al.* 2010). Además, que al tratarse de un individuo sub-adulto, es probable que los movimientos exploratorios sean más usuales en animales de corta edad.

El periodo comprendido entre julio y mediados de octubre, diferenciado con movimientos rápidos y largos, se dio entre las formaciones de palmas de *Mauritia flexuosa* (cananguchales) y el salado que se encontró en el área de uso de la danta monitoreada. Específicamente, la danta de tierras bajas, en regiones altamente conservadas y boscosas como la Amazonía, no utiliza los hábitats de manera uniforme, sino que hace un uso selectivo de ciertos elementos del paisaje, particularmente los que son fuente de alimento como las formaciones de palmas, debido a que los frutos de estas constituyen un porcentaje importante de su dieta (Brooks *et al.* 1997). El uso selectivo sobre los elementos del paisaje, hace que las dantas jueguen un papel importante en el mantenimiento de las poblaciones de palmas a través de la dispersión de semillas, haciendo que puedan tener un papel significativo en la formación de sus hábitats (Brooks *et al.* 1997). Además, el uso intenso de este recurso coincidió con la época de cosecha que por lo general es en los meses de julio y agosto (Castaño *et al.* 2007). Al ser una fuente primordial de suministro de recursos, los salados y canaguchales actúan como un controlador del comportamiento (Mueller *et al.* 2011) concordando con los patrones de movimiento observados (Figuras 4-7, 4-10 y 4-12).

Se ha reportado que el principal factor para el movimiento de largas distancias en grandes mamíferos herbívoros es la disponibilidad de recursos (Teitelbaum *et al.* 2015). Donde el alimento resulta ser el recurso limitante más común para las poblaciones de ungulados (Bolger *et al.* 2008). Para los tapires en los bosques tropicales, los salados naturales también parecen ser un recurso limitante (Montenegro, 2004; Tobler *et al.* 2009). Los movimientos hacia lugares donde se presentaron los frutos y los minerales, permiten inferir preliminarmente un comportamiento de alimentación (Owen-Smith *et al.* 2010). Además, con las áreas obtenidas a partir de los contornos UD se observó que, durante el periodo de uso frecuente de los recursos, las áreas de utilización fueron mayores (5,196 Km² para el 95%) que las utilizadas en el periodo de octubre a febrero (4,192 Km²).

Asimismo, los rasgos de historia de vida y las necesidades de recursos tienen un papel protagónico en los patrones de movimiento como las distancias y velocidades. Por ejemplo, para mamíferos se ha reportado que los movimientos están relacionados con el tipo de dieta y el tamaño corporal, por lo tanto, animales más grandes se pueden mover mayores distancias para explorar y acceder a una mayor cantidad de alimentos (Sutherland *et al.* 2000; Teitelbaum *et al.* 2015). Al igual que la adquisición de recursos específicos o la disponibilidad de alimentos hace que los animales se muevan largas distancias (Sutherland *et al.* 2000; Teitelbaum *et al.* 2015).

Al observar la variabilidad diaria, se encontró que el individuo se movió más lento en el día, siendo menos activo durante dos horas (entre las 12:00 y las 14:00 horas), mientras que los mayores picos de actividad fueron en la noche y en la madrugada. Además, se observó que el uso de los cananguchales y el salado fue exclusivamente nocturno (Figura 4-7). Esto concuerda con lo reportado para los tapires como animales que tienen principalmente patrones de comportamientos nocturnos-crepusculares y crípticos (Oliveira-Santos *et al.* 2010). Blake *et al.* (2011) reportaron para bosques en Ecuador que *T. terrestris* es principalmente nocturno en el uso de los salados naturales, con menor actividad durante el día. Sin embargo, en algunas zonas se ha reportado actividad diurna para los tapires (Brooks *et al.* 1997), conforme a como ocurre con la danta estudiada, cuya mayor actividad fue entre las 17:00 y 20:00 horas y entre las 2:00 y las 4:00 horas, patrón similar reportado, para *Tapirus pinchaque* (danta de montaña) que tiene una actividad bimodal, con picos en la madrugada y entre 18:00 y 20:00 horas (Blake *et al.* 2011).

Durante los primeros meses del estudio, la danta recorrió grandes distancias para visitar el salado como se mencionó anteriormente. Se ha reportado que los tapires pueden viajar largas distancias en los bosques para llegar a diferentes salados (Tobler *et al.* 2009). Además, Blake *et al.* (2011) encontraron que el tiempo de uso de diferentes salados puede estar influenciado por las ubicaciones de estos a lo largo de diferentes rutas de viaje de los animales, lo que también puede explicar por qué algunos salados se utilizan más que otros.

Asimismo, como se observó en la estructura en la trayectoria de movimiento después de octubre, hay una baja utilización de los cananguchales y salados. Se ha reportado que *T.*

terrestris hace un gran uso de estos, pero que dicho uso diverge durante los últimos meses del año (Blake *et al.* 2011). Estos cambios en el uso de los recursos, pueden estar respondiendo a cambios estacionales (lluvias), en la dieta o en el uso de hábitat, que hacen que la necesidad de suplemento mineral, en el caso de los salados, varíe (Blake *et al.* 2011).

Los salados naturales se consideran sitios *keystone*, debido a que se trata de un recurso limitado que determina la organización y diversidad de la comunidad de la que hace parte (Blake *et al.* 2011). En el presente estudio se observó que los salados son un recurso importante para la danta. Además, son usados en la misma época en la que el consumo de frutos es mayor debido a la cosecha de *M. flexuosa*. Montenegro (2004) en un estudio de dieta de *T. terrestris* en el norte de Perú, encontró que las necesidades de sodio no son satisfechas a través del consumo de frutos por parte de las dantas, debido a que estos tienen bajas concentraciones de sodio, es así como este nutriente debe ser satisfecho en los salados naturales.

Esto fue comprobado por Vélez *et al.* (2015) en un estudio sobre dieta y disponibilidad de alimento para la danta en la misma zona del presente estudio. Estos investigadores encontraron que en la época en que la danta no utilizó frecuentemente los cananguchales, el porcentaje de consumo de fibra aumentó y las especies de plantas que consumió la danta aportan más nutrientes como el sodio a diferencia de los frutos (Montenegro, 2004), esto puede hacer que durante esta época de bajo consumo de frutos y alto consumo de fibra, no haya alta necesidad de minerales como el sodio, haciendo que no ocurran visitas a los salados, como lo encontrado en el presente estudio.

No obstante, este individuo de danta visitó las áreas de alimentación durante toda la época de estudio, debido a que los frutos de *M. flexuosa* estuvieron disponibles durante todo el año y por lo tanto representan una fuente de alimento confiable (Tobler *et al.* 2010), destacándose una notable preferencia por estas áreas. Asimismo, el uso del salado también puede significar una preferencia por este tipo de recursos (Tobler *et al.* 2009).

Los resultados obtenidos a partir de la modelización de red, permitieron completar los análisis de movimiento, ayudando a identificar caminos de mínimo costo para la

movilidad y observar que áreas son prioritarias para la conectividad (McRae y Kavanagh, 2011). Los resultados mostraron que existe un sistema interconectado por el movimiento entre las zonas de recursos (Figura 4-13), mostrando que la danta no percibe la selva como homogénea, sino que tienen ciertas áreas y frecuenta trayectos de manera selectiva como se discutió anteriormente. Estas zonas de conectividad señaladas por el movimiento de la danta son de gran importancia, debido a que se ha documentado que, para grandes herbívoros, mantener o mejorar la conectividad, según sea el caso, puede ayudar a las poblaciones a persistir en el tiempo, ayudando a procesos como las migraciones y así evitar la endogamia (WHCWG, 2010).

Los análisis de redes pueden ser muy relevantes cuando es necesario considerar la conectividad en planes de conservación de la biodiversidad, debido a que consiguen proporcionar herramientas que ayudan a identificar áreas importantes que vinculan, por ejemplo, zonas de recursos para la fauna silvestre. Sin embargo, este tipo de análisis en zonas altamente conservadas también permiten obtener insumos ecológicos que pueden ser aprovechados en casos donde mejorar o restablecer la conectividad para la conservación de especies amenazadas y su hábitat son necesarios. Por ejemplo, en Estados Unidos se están desarrollando modelos de conectividad en áreas de alta integridad del paisaje o naturales, debido a que les permite identificar procesos que pueden llegar a ser sensibles a la perturbación humana (WHCWG, 2010).

Finalmente, el comportamiento de movimiento está íntimamente relacionado con las características del paisaje. La danta monitoreada puede estar bien adaptada a la exploración del entorno heterogéneo que le confiere la selva amazónica para satisfacer sus necesidades de supervivencia. Sus movimientos son complejos, como manifestación de las respuestas que da a las señales ambientales y a sus limitaciones fisiológicas.

6. Capítulo 6. Conclusiones

Los resultados presentados en este estudio mostraron la complejidad del movimiento animal, en donde el individuo de danta exhibió comportamientos de exploración y búsqueda de alimento, los cuales fueron estadísticamente distinguibles a partir del análisis de la longitud de pasos, la variación de la velocidad estimada, la varianza browniana del movimiento, el análisis BCPA y la UD.

Esta complejidad está dada por la estrecha relación del movimiento con el uso de los elementos del paisaje como los salados y cananguchales, en términos de la disponibilidad y la estacionalidad temporal de estos. La exploración de los movimientos entre las zonas de recursos permitió predecir comportamientos de alimentación y exploración.

Esto fue observado también en la diferenciación del movimiento en dos etapas gracias a los análisis aplicados, en donde una primera etapa estuvo asociada a viajes largos y uso selectivo de los recursos. Para el caso de los cananguchales, el uso coincidió con la época de cosecha de los frutos de esta palma, que son un insumo importante en la dieta de las dantas en regiones amazónicas. Igualmente, los salados fueron usados en la misma época en la que el consumo de frutos fue mayor, posiblemente como complemento nutricional. La segunda etapa (después de mediados de octubre) se caracterizó por desplazamientos más cortos y por una disminución notoria en el uso de las zonas de recursos y sus rutas, posiblemente para explorar otros entornos y aprovechar diferentes recursos.

Al observar la variabilidad diaria, se distinguió que el individuo es activo casi durante todo el día y la noche, pero presenta picos de actividad en la noche, que coinciden con el uso de los recursos.

Asimismo, se observó que el uso del espacio de la danta, en términos de las rutas de movimiento, presentó una relación análoga con la disposición de los recursos

(cananguchales y salado) y que este animal tiende a utilizar las mismas rutas para realizar los viajes, similar a lo reportado en la literatura. Esto es corroborado con el análisis de conectividad, que muestra que existe un sistema interconectado entre las zonas de recursos dado por el movimiento de la danta.

Los recursos considerados son fáciles de identificar en áreas selváticas y explican el movimiento de la danta, sin embargo, hay otros recursos utilizados distribuidos de manera dispersa que pueden estar comprendidos en la fase de exploratoria evidenciada.

El estudio del movimiento animal es cada vez más factible debido al uso de Sistemas de Posicionamiento Global (GPS) que hacen posible reunir mayor información a escalas finas y tener secuencias de tiempo de los lugares visitados por un individuo, además de permitir trabajar con especies difíciles de rastrear en lugares remotos.

Este estudio es novedoso porque consideró el movimiento individual de un tapir en la zona amazónica con datos GPS detallados, que hicieron posible tener una mejor apreciación de la variación espacial y temporal del movimiento. El conocimiento de este comportamiento es clave para entender como los individuos pueden moverse a través de un paisaje determinado o para conocer distancias mínimas de movimiento, información potencialmente valiosa para la gestión de la conservación de esta especie y su hábitat. Por ejemplo, puede ser de gran utilidad para identificar corredores de movimiento, que en caso de zonas fragmentadas o muy heterogéneas pueden apoyar el desarrollo de planes de manejo y gestión o para mantener o restablecer la conectividad para la especie (Lédée *et al.* 2015).

Una aproximación metodológica de la dinámica espacial y temporal del movimiento individual, como el que se muestra en el presente estudio, es un enfoque que integra varias herramientas de análisis para datos autocorrelacionados y es un insumo para futuros estudios sobre el movimiento a nivel de población. Los resultados de este trabajo están basados en un conjunto de posibles comportamientos. No obstante, el movimiento animal depende de la condición del animal (estado nutricional, reproductivo), sexo, y la experiencia (memoria).

Bibliografía

- Ackerman, B. Leban, F. Samuel, M. Garton, E. 1990. User's Manual for Program HOME RANGE. Second Edition. Technical Report 15, Forestry, Wildlife and Range Experiment Station, University of Idaho, Moscow, Idaho, USA. 80pp.
- Arias Álzate, A. Palacio, J. Muñoz-Durán, J. 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, en prensa, Mendoza, 2009
- Arias Álzate, 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. Vol. 17/2. No. 24. December 2008
- ArcGIS Resource Center. 2016. Applying fuzzy logic to overlay rasters. Disponible en: <http://resources.arcgis.com/en/help/main/10.2/index.html#//009z000000rv000000>
- Armenteras, D. Molina, E. González, T.M. Vélez, J. Cabrera, J.A. 2013. 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. Colciencias – Universidad Nacional de Colombia, Código. 1101-569-33286, Contrato: 0385-2013.
- Armenteras, D. Rudas, G. Rodríguez, N. Sua, S. Romero, M. 2006. Patterns and causes of deforestation in the Colombian Amazon. Ecol. Ind. 6, 353–368.
- Awade, M. Boscolo, D. Metzger, J.P. 2012. Using binary and probabilistic habitat availability indices derived from graph theory to model bird occurrence in fragmented forests. Landscape Ecol (2012) 27:185–198. DOI 10.1007/s10980-011-9667-2
- Baguette, M. Blanchet, S. Legrand, D. Stevens, V. Turlure, C. 2013. Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. Biol. Rev. (2013), 88, pp. 310–326.

- Baguette, M. Van Dyck, H. 2007. Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecol* (2007) 22:1117–1129. DOI 10.1007/s10980-007-9108-4
- Baranyi, G. Saura, S. Podani, J. Jordán, F. 2011. Contribution of habitat patches to network connectivity: Redundancy and uniqueness of topological indices. *Ecological Indicators* 11 (2011) 1301–1310. DOI:10.1016/j.ecolind.2011.02.003
- Benhamou, S. 2011. Dynamic Approach to Space and Habitat Use Based on Biased Random Bridges. *PLoS ONE* 6(1): e14592. DOI:10.1371/journal.pone.0014592
- Blake, J. G. Mosquera, D. Guerra, J. Loiselle, B. A. Romo, D. Swing, K. 2011. Mineral Licks as Diversity Hotspots in Lowland Forest of Eastern Ecuador. *Diversity* 3, no. 2: 217-234.
- Bodin, Ö. Saura, S. 2010. Ranking individual habitat patches as connectivity providers: Integrating network analysis and patch removal experiments. *Ecological Modelling* 221 (2010) 2393–2405. DOI:10.1016/j.ecolmodel.2010.06.017
- Bodmer, R. E. 1990. Fruit patch size & frugivory in the lowland tapir (*Tapirus terrestris*). *Journal of Zoology* 222:121-128.
- Bolger, D. T. Newmark, W. D. Morrison, T. A. Doak, D. F. 2008. The need for integrative approaches to understand and conserve migratory ungulates. *Ecology Letters*, 11: 63–77. DOI:10.1111/j.1461-0248.2007.01109.x
- Borrett, S.R. Moody, J. Edelman, A. 2014. The rise of Network Ecology: Maps of the topic diversity and scientific collaboration. *Ecological Modelling*, Volume 293, 10 December 2014, Pages 111–127. *Systems Ecology: A Network Perspective and Retrospective*. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2014.02.019
- Bowler, D.E. Benton, T.G. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*, 80, pp 205-225. DOI:10.1017/S1464793104006645.
- Bowman, J. Jaeger, J. Fahrig, L. 2002. Dispersal distance of mammals is proportional to home range size. *Ecology*, 83(7), 2002, pp. 2049–2055

- Brooks, D. M. Bodmer, R. E. Matola, S. 1997. Tapirs - Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Tapir Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. viii + 164 pp.
- Bunn, A. G. Urban, D. L. Keitt, T. H. 2000. Landscape connectivity: A conservation application of graph theory. *Journal of Environmental Management* (2000) 59, 265–278. DOI:10.1006/jema.2000.0373
- Burel, F. Baudry, J. 2003. *Landscape Ecology. Concepts, Methods and Applications.* Science Publishers, INC. New Hampshire, United States of America.
- Castellanos, A. X. 2013. Iridium/GPS telemetry to study home range and population density of mountain tapirs in the rio Papallacta watershes, Ecuador. *Tapir Conservation* 22(31): 20-25.
- Castaño, N. Cárdenas, D. Otavo, E. (Editores). 2007. *Ecología, aprovechamiento y manejo sostenible de nueve especies de plantas del departamento del Amazonas, generadoras de productos maderables y no maderables.* Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas –Sinchi-. Corporación para el Desarrollo Sostenible del Sur de la Amazonia, CORPOAMAZONIA.
- Cagnacci, F. Boitani, L. Powell, R.A. Boyce, M.S. 2010. Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges. *Phil. Trans. R. Soc. B* 2010 365 2157-2162; DOI: 10.1098/rstb.2010.0107. Published 21 June 2010
- Coelho, I. Oliveira, L. Oliveira, M. Cordeiro, J, 2008. The Importance of Natural Licks in Predicting Lowland Tapir (*Tapirus terrestris*, Linnaeus 1758) Occurrence in the Brazilian Pantanal. *Tapir Conservation. The Newsletter of the IUCN/SSC Tapir Specialist Group.* Vol. 17/2. No. 24. December 2008.
- Cushman, S.A. McKelvey, K.S. Hayden, J. Schwartz, M.K. 2006. Gene Flow in Complex Landscapes: Testing Multiple Hypotheses with Causal Modeling. *The American Naturalist*, vol. 168, no. 4. October 2006

- Davidson, A.D. Hamilton, M.J. Boyer, A.G. Brown, J.H. Ceballos, G. 2009. Multiple ecological pathways to extinction in mammals. PNAS 2009 106 (26) 10702-10705; published ahead of print June 15, 2009, DOI:10.1073/pnas.0901956106
- Demšar, U. Buchin, K. Cagnacci, F. Safi, K. Speckmann, B. Van de Weghe, N. Weiskopf, D. Weibel, R. 2015. Analysis and visualisation of movement: an interdisciplinary review. Movement Ecology 2015, 3:5. DOI: 10.1186/s40462-015-0032-y
- Digital Globe. 2008. imágenes QuickBird de la zona de estudio.
- Dirzo, R. Young, H.S. Galetti, M. Ceballos, G. Isaac, N.J.B. Collen, B. 2014. Defaunation in the Anthropocene. Science 25 Jul 2014: Vol. 345, Issue 6195, pp. 401-406. DOI: 10.1126/science.1251817
- Duivenvoorden, J. F. Lips, J. M. 1993. Ecología del paisaje del Medio Caquetá. Memoria explicativa de los mapas. Estudios en la Amazonia Colombia. Tropenbos Colombia.
- Esri. 2014. ArcGIS® software. ArcMap™. www.esri.com.
- Estrada, E. Bodin, Ö. 2008. Using network centrality measures to manage landscape connectivity. Ecological Applications Volume 18, Issue 7 (October 2008). <http://dx.doi.org/10.1890/07-1419.1>.
- Fahrig, L. 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. Journal of Biogeography, 40: 1649–1663. DOI: 10.1111/jbi.12130
- Fahrig, L. 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, Vol. 34 (2003), pp. 487-515.
- Fordham, D.A. Shoemaker, K.T. Schumaker, N.H. Akçakaya, H.R. Clisby, N. Brook, B.W. 2014. How interactions between animal movement and landscape processes modify local range dynamics and extinction risk. Biol. Lett. 10: 20140198. <http://dx.DOI.org/10.1098/rsbl.2014.0198>

- Fortin, M.J. James, P. MacKenzie, A. Melles, S. Rayfield, B. 2012. Spatial statistics, spatial regression, and graph theory in ecology. *Spatial Statistics* 1 (2012) 100–109. DOI:10.1016/j.spasta.2012.02.004
- Fryxell, J.M. Hazell, M. Börger, L. Dalziel, B.D. Haydon, D.T. Morales, J.M. McIntosh, T. Rosatte, R.C. Multiple movement modes by large herbivores at multiple spatiotemporal scales. *PNAS* 2008 105 (49) 19114-19119; published ahead of print December 5, 2008, DOI:10.1073/pnas.0801737105
- Galeano, G. Bernal, R. 2010. Palmas de Colombia. Gaia de Campo. Editorial Universidad Nacional de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 688 pp
- Galetti, M. Keuroghlian, A. Hanada, L. Morato, M. I. 2001. Frugivory & Seed Dispersal by the Lowland Tapir (*Tapirus terrestris*) in Southeast Brazil. *BIOTROPICA* 33(4):723-726. 2001. DOI: [http://dx.doi.org/10.1646/0006-3606\(2001\)033\[0723:FASDBT\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1646/0006-3606(2001)033[0723:FASDBT]2.0.CO;2)
- Galpern, P. Manseau, M. Fall, A. 2011. Patch-based graphs of landscape connectivity: A guide to construction, analysis and application for conservation. *Biological Conservation* 144 (2011) 44–55
- González-D, T.M. Flórez, F.K. Armenteras, D. 2014. Aportes al uso de coberturas de la danta de tierras bajas, *Tapirus terrestris colombianus* Hershkovitz 1954 (Perisodactyla: 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 (1): 125-137.
- Goodwin, B.J. Fahrig, L. 2002. How Does Landscape Structure Influence Landscape Connectivity? *Oikos*, Vol. 99, No. 3 (Dec., 2002), pp. 552-570. Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/3547844>
- Gurarie, E. Bracis, C. Delgado, M. Meckley, T. D. Kojola, I. Wagner, C. M. 2016. What is the animal doing? Tools for exploring behavioural structure in animal movements. *J Anim Ecol*, 85: 69–84. DOI:10.1111/1365-2656.12379

- Gurarie, E. 2013. bcpa: Behavioral Change Point Analysis of Animal Movement (R package version 1.0).
- Gurarie, E. Andrews, R. D. Laidre, K. L. 2009. A novel method for identifying behavioural changes in animal movement data. *Ecology Letters*, 12: 395–408. DOI:10.1111/j.1461-0248.2009.01293.x
- Hansson, L. Fahrig, L. Merriam, G. 1995. Mosaic Landscapes and Ecological Processes. Springer. 363 p.
- Henry, O. Feer, F. Sabatier, D. 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. U. S. National Museum. Vol. 103. No. 3329 Washington, 1954.
- Hawkes, C. 2009. Linking movement behaviour, dispersal and population processes: is individual variation a key?. *Journal of Animal Ecology*, 78: 894–906. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2009.01534.x
- Hebblewhite, M. Haydon, D.T. 2010. Review. Distinguishing technology from biology: a critical review of the use of GPS telemetry data in ecology. *Phil. Trans. R. Soc. B* (2010) 365, 2303–2312. DOI: 10.1098/rstb.2010.0087
- Holdridge, L. R. Grenke, W.C. Hatheway, W.H. Liang, T. Tosi, J.A.J. 1971. Forest environments in tropical life zones: a pilot study. Pergamon, Oxford
- Holm, J. A. Miller, C. J. Cropper, W. P. 2008. Population Dynamics of the Dioecious Amazonian Palm *Mauritia flexuosa*: Simulation Analysis of Sustainable Harvesting. *Biotropica*, 40: 550–558. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2008.00412.x
- Instituto Geográfico Agustín Codazzi – IGAC. 2011. Información cartográfica drenaje sencillo y drenaje doble.

- Kadoya, T. 2009. Assessing functional connectivity using empirical data. *Popul Ecol* (2009) 51:5–15. DOI 10.1007/s10144-008-0120-6
- Kanagaraj, R. Wiegand, T. Kramer-Schadt, S. Goyal, S.P. 2013. Using individual-based movement models to assess inter-patch connectivity for large carnivores in fragmented landscapes. *Biological Conservation* 167 (2013) 298–309. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2013.08.030>
- Kranstauber, B. Smolla, M. 2015. Package ‘move’ Visualizing and Analyzing Animal Track Data. Version 1.5.514. URL <http://computational-ecology.com/main-move.html>. Repository CRAN.
- Kranstauber, B. Safi, K. Bartumeus, F. 2014. Bivariate Gaussian bridges: directional factorization of diffusion in Brownian bridge models. *Movement Ecology* 2014, 2:5. DOI: 10.1186/2051-3933-2-5
- Kranstauber, B. Kays, R. LaPoint, S. D. Wikelski, M. Safi, K. 2012. A dynamic Brownian bridge movement model to estimate utilization distributions for heterogeneous animal movement. *Journal of Animal Ecology*, 81: 738–746. DOI: 10.1111/j.1365-2656.2012.01955.x
- Lédée, E. J.I. Heupel, M.R. Tobin, A.J. Knip, D.M. Simpfendorfer, C.A. 2015. A comparison between traditional kernel-based methods and network analysis: an example from two nearshore shark species. *Animal Behaviour*, Volume 103, May 2015, Pages 17–28. DOI:10.1016/j.anbehav.2015.01.039
- Lizcano, D. Cavelier, J. 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(2):193-201, Mendoza, 2004
- Luque, S. Saura, S. Fortin, M.J. 2012. Landscape connectivity analysis for conservation: insights from combining new methods with ecological and genetic data. *Landscape Ecol* (2012) 27:153–157. DOI 10.1007/s10980-011-9700-5
- McRae, B.H. Kavanagh, D.M. 2011. Linkage Mapper Connectivity Analysis Software. The Nature Conservancy, Seattle WA. Available at: <http://www.circuitscape.org/linkagemapper>.

- Medici, P. Mangini, P.R. Sarria Perea, J.A. (Editors). 2007. Tapir Field Veterinary Manual. IUCN/SSC Tapir Specialist Group (TSG). Veterinary Committee. June 2007
- Metsio Sienne, J. Buchwald, R. Wittemye, G. 2014. Differentiation in mineral constituents in elephant selected versus unselected water and soil resources at Central African bais (forest clearings). *European Journal of Wildlife Research* Volume 60, Issue 2 , pp 377-382. DOI 10.1007/s10344-013-0781-0
- Minor, E.S. Urban, D.L. 2008. A Graph-Theory Framework for Evaluating Landscape Connectivity and Conservation Planning. *Conservation Biology*, 22: 297–307. DOI: 10.1111/j.1523-1739.2007.00871.x
- Minor, E.S. Urban, D.L. 2007. Graph Theory as a Proxy for Spatially Explicit Population Models in Conservation Planning. *Ecological Applications*, Vol. 17, No. 6 (Sep., 2007), pp. 1771-1782. Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/40062073>.
- Molina, E. León, T. Armenteras, D. 2014. Characteristics of natural salt licks located in the Colombian Amazon foothills. *Environmental Geochemistry and Health*. February 2014, Volume 36, Issue 1, pp 117-129. DOI 10.1007/s10653-013-9523-1
- Montenegro, O. 2005. Programa Nacional para la Conservación del Género *Tapirus* en Colombia. Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial - Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Colombia.
- Montenegro, O. 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. University of Florida.
- Montenegro, O. Medici, P. Bodmer, R. 2000. Conservación y manejo de tapires en Latinoamérica. *Manejo de Fauna Silvestre en Amazonia y Latinoamérica*. En: Paraguay ISBN: 0 ed.: Fundación Moisés Bertoni, v., p.295 – 300.
- Montenegro, O. 1998. The behavior of lowland tapir (*Tapirus terrestris*) at a natural mineral lick dl the Peruvian Amazon. A thesis presented to the graduate school of

The University of Florida in partial fulfillment of the requirements of the degree of Master of science. University of Florida.

- Morales, J.M. Moorcroft, P.R. Matthiopoulos, J. Frair J.L. Kie, J.G. Powell R.A. Merrill, E.H. Haydon, D.T. 2010. Review. Building the bridge between animal movement and population dynamics. *Phil. Trans. R. Soc. B* (2010) 365, 2289–2301. DOI: 10.1098/rstb.2010.0082
- Morales, J.M. Haydon, D.T. Frair, J. Holsinger, K.E. Fryxell, J.M. 2004. Extracting more out of relocation data: building movement models as mixtures of random walks. *Ecology* 85:2436–2445. <http://dx.doi.org/10.1890/03-0269>
- Mueller, T. Olson, K. A. Dressler, G. Leimgruber, P. Fuller, T. K. Nicolson, C. Novaro, A. J. Bolgeri, M. J. Wattles, D. DeStefano, S. Calabrese, J. M. Fagan, W. F. 2011. How landscape dynamics link individual- to population-level movement patterns: a multispecies comparison of ungulate relocation data. *Global Ecology and Biogeography*, 20: 683–694. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2010.00638.x
- NASA. 2004. Modelo Digital de Elevaciones 30 m.
- O'Brien, D. Manseau, M. Fall, A. Fortin, MJ. 2006. Testing the importance of spatial configuration of Winter habitat for woodland caribou: An application of graph theory. *Biological Conservation*. Volume 130, Issue 1, June 2006, Pages 70–83. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2005.12.014>
- O'farrill, G. Galetti, M. Campos-Arceiz, A. 2013. Frugivory and seed dispersal by tapirs: an insight on their ecological role. *Integrative Zoology*, 8: 4–17. DOI: 10.1111/j.1749-4877.2012.00316.x
- Ojasti, J. Dallmeier, F. (editor). 2000. Manejo de Fauna Silvestre Neotropical. SI/MAB Series # 5. Smithsonian Institution/MAB Biodiversity Program, Washington D.C.
- Oliveira-Santos, L. Machado-Filho, L. Tortato, M. Brusius, L. 2010. Influence of extrinsic variables on activity and hábitat selection of lowland tapirs (*Tapirus terrestris*) in the coastal sand plain shrub, southern Brazil. *Mammalian Biology*. 75(2010)219–226

- Owen-Smith, N. Fryxell, J.M. Merrill, E.H. 2010. Foraging theory upscaled: the behavioural ecology of herbivore movement. *Phil. Trans. R. Soc. B* 2010 365 2267-2278; DOI: 10.1098/rstb.2010.0095. Published 21 June 2010
- Padilla, M. Dowler, R. 1994. *Tapirus terrestris*. The American Society of Mammalogists. *Mammalian Species*. No. 481, pp. 1-8, 3 figs.
- Pascual-Hortal, L. Saura, S. 2008. Integración de la conectividad ecológica de los bosques en los instrumentos de planificación forestal a escala comarcal y regional. *Montes Revista de Ámbito Forestal*. No. 94. Páginas 31-37.
- Pascual-Hortal, L. Saura, S. 2008. Integrating landscape connectivity in broad-scale forest planning through a new graph-based habitat availability methodology: application to capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Catalonia (NE Spain). *Eur J Forest Res* (2008) 127:23–31
- Pascual-Hortal, L. Saura, S. 2006. Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation. *Landscape Ecology* (2006) 21:959–967. DOI 10.1007/s10980-006-0013-z
- Pereira, M Segurado, P. Neves, N. 2011. Using spatial network structure in landscape management and planning: A case study with pond turtles. *Landscape and Urban Planning* 100 (2011) 67–76. DOI:10.1016/j.landurbplan.2010.11.009
- Quse, V. Fernandes-Santos, R.C. (Editors). 2014. *Tapir Veterinary Manual*. 2nd Edition. IUCN/SSC Tapir Specialist Group (TSG). 155p.
- Rayfield, B. Fortin, M.J. Fall, A. 2011. Connectivity for conservation: a framework to classify network measures. *Ecology*, 92(4), 2011, pp. 847–858.
- R Development Core Team. 2015. *The R Project for Statistical Computing*.
- Richard, E. Juliá, J. 2000. El tapir (*Tapirus terrestris*): dieta y manejo en un bosque secundario de la ecoregion de selvas pedemontanas. Estatus en Argentina. En: Cabrera E., C. Mercolli y R. Resquin (Eds). *Manejo de Fauna Silvestre en*

- Amazonia y Latinoamérica. CITES Paraguay, Fundación Moisés Bertoni y University of Florida. 578 p. Paraguay
- Richard, E. Juliá, J. 2000. (b). Aspectos generales de la biología, estatus, uso y manejo del Tapir (*Tapirus terrestris*) en Argentina. Curso taller teórico práctico de capacitación de docentes auxiliares de la reserva experimental Horco Molle. REHM, serie apuntes No. 1. Versión 2.1. Universidad Nacional de Tucumán. Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo.
- Rodgers, A. Kie, J. 2007. HRT: Home Range Tools for ArcGIS®. User's Manual. Centre for Northern Forest Ecosystem Research. Ontario Ministry of Natural Resources.
- Rowcliffe, M, J. Carbone, C. Kays, R. Kranstauber, B. Jansen, P. A. 2012. Bias in estimating animal travel distance: the effect of sampling frequency. *Methods in Ecology and Evolution*, 3: 653–662. DOI: 10.1111/j.2041-210X.2012.00197.x
- Salas, L. Fuller, T. 1996. Diet of the lowland tapir (*Tapirus terrestris* L.) in the Tabaro River valley, southern Venezuela. *Can. J. Zool.* 74: 1444 – 1451 (1996). Canada
- Saura, S. 2013. Métodos y herramientas para el análisis de la conectividad del paisaje y su integración en los planes de conservación. En: De la Cruz, M. y Maestre, F. T. (eds.), *Avances en el Análisis Espacial de Datos Ecológicos: Aspectos Metodológicos y Aplicados*, pp. 1-46. ECESPA-Asociación Española de Ecología Terrestre. Móstoles, Madrid.
- Saura, S. Estreguil, C. Mouton, C. Rodríguez-Freire, M. 2011. Network analysis to assess landscape connectivity trends: Application to European forests (1990–2000). *Ecological Indicators* 11 (2011) 407–416. DOI:10.1016/j.ecolind.2010.06.011
- Saura, S. Torné, J. 2009. Conefor Sensinode 2.2: A software package for quantifying the importance of habitat patches for landscape connectivity. *Environmental Modelling & Software* 24 (2009) 135–139. DOI:10.1016/j.envsoft.2008.05.005
- Saura, S. Pascual-Hortal, L. 2007. A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning* 83 (2007) 91–103. DOI:10.1016/j.landurbplan.2007.03.005

- Shanthala Devi, B.S. Murthy, M.S.R. Debnatha, B. Jha, C.S. 2013. Forest patch connectivity diagnostics and prioritization using graph theory. *Ecological Modelling* 251 (2013) 279– 287. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.12.022>.
- Sutherland, G.D. Harestad, A.S. Price, K. Lertzman, K.P. 2000. Scaling of Natal Dispersal Distances in Terrestrial Birds and Mammals. *Conservation Ecology* 4(1): 16. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol4/iss1/art16>
- Tapir Specialist Group (TSG). Rango de distribución de *T. terrestris*. /www.tapirs.org.
- Taylor, P.D. Fahrig, L. Henein, K. Merriam, G. 1993. Connectivity Is a Vital Element of Landscape Structure. *Oikos*, Vol. 68, No. 3. (Dec., 1993), pp. 571-573.
- Teitelbaum, C. S. Fagan, W. F. Fleming, C. H. Dressler, G. Calabrese, J. M. Leimgruber, P. Mueller, T. 2015. How far to go? Determinants of migration distance in land mammals. *Ecology Letters*, (2015) 18: 545–552. DOI: 10.1111/ele.12435
- Telonics, Inc. 2013. GEN4 GPS SYSTEMS MANUAL. Mesa, Arizona, US.
- Thiebault, A. Tremblay, Y. 2013. Splitting animal trajectories into fine-scale behaviorally consistent movement units: breaking points relate to external stimuli in a foraging seabird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Volume 67, Issue 6 , pp 1013-1026. DOI: 10.1007/s00265-013-1546-1
- Tobler, M. W. Janovec, J. P. Cornejo, F. 2010. Frugivory and Seed Dispersal by the Lowland Tapir *Tapirus terrestris* in the Peruvian Amazon. *Biotropica*, 42: 215–222. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2009.00549.x
- Tobler, M.W. Carrillo-Percastegui, S.E. Powell, G. 2009. Habitat use, activity patterns and use of mineral licks by five species of ungulate in south-eastern Peru. *J. Trop. Ecol.* 2009, 25, 261-270.
- Tobler, M.W. 2009. New GPS technology improves fix success for large mammal collars in dense tropical forests. *Journal of Tropical Ecology*, 25, pp 217-221. DOI:10.1017/S0266467409005811.

- Tobler, M.W. 2002. Habitat use and diet of Baird's Tapirs (*Tapirus bairdii*) in a Montane Cloud Forest of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. *BIOTROPICA* 34(3): 468–474 2002
- Urban, D. L. Minor, E. S. Treml, E. A. Schick, R. S. 2009. Graph models of habitat mosaics. *Ecology Letters*, 12: 260–273. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2008.01271.x
- Urban, D. Keitt, T. 2001. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology*, 82(5), 2001, pp. 1205–1218
- Urbano, F. Cagnacci, f. Calenge, C. Dettki, H. Cameron, A. Neteler, M. 2010. Wildlife tracking data management: a new vision. *Phil. Trans. R. Soc. B* 2010 365 2177-2185; DOI: 10.1098/rstb.2010.0081. Published 21 June 2010
- Vélez, J. Rivera, O. Armenteras, D. 2015. Dieta y disponibilidad de alimento para la danta de tierras bajas (*Tapirus terrestris*) en la Cuenca Media del Río Caquetá (Amazonas, Colombia). Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de Maestría en Ciencias-Biología. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias, Departamento de Biología
- Watts, B. D. Mojica, E. K. Paxton, B. J. 2015. Using Brownian bridges to assess potential interactions between bald eagles and electrical hazards within the upper Chesapeake Bay. *The Journal of Wildlife Management*, 79: 435–445. DOI: 10.1002/jwmg.853
- WHCWG - Washington Wildlife Habitat Connectivity Working Group. 2010. Washington Connected Landscapes Project: Statewide Analysis. Washington Departments of Fish and Wildlife, and Transportation, Olympia, WA. This document and companion files are available online at: <http://www.waconnected.org>
- Worton, B.J. 1989. Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies *Ecology*, Vol. 70, No. 1 (Feb., 1989), pp. 164-168.