

DENSIDAD DEL VENADO COLA BLANCA BASADA EN CONTEOS EN TRANSECTOS EN UN BOSQUE TROPICAL DE JALISCO

Salvador Mandujano y Sonia Gallina
Instituto de Ecología A.C. Apartado Postal 63
Xalapa, Veracruz 91000. MEXICO

RESUMEN

Como parte de un estudio de la dinámica poblacional y el uso del habitat del venado cola blanca en el bosque tropical caducifolio de "Chamela" en Jalisco, se analizó la utilidad del conteo directo de venados en transectos de línea como método de censo en este tipo de habitat. Se compararon las estimaciones de la densidad con nueve modelos de este método, durante el período julio 1989 a junio 1991. Las estimaciones variaron entre 5 a 22 venados/km² dependiendo del modelo y la época del año. Los modelos binomial-negativa, polinomial-exponencial y Cox2, dieron las estimaciones más altas; los modelos serie-exponencial, de franja con un ancho de 20 m y Cox1, las más bajas; y los modelos serie-Fourier, normal-media y de franja con un ancho de 10 m, intermedias. Los histogramas de frecuencia de las observaciones de venados variaron entre épocas y años, de manera tal que el modelo no paramétrico basado en la serie de Fourier, podría ser el más adecuado para estimar la densidad en este tipo de habitat tropical. Por lo tanto, la densidad promedio para el período de estudio se estimó en 11 ± 1 venados/km². La ventaja principal del conteo directo en transectos es que no depende de supuestos muy específicos que requieren conocer algunos aspectos de la biología del venado para el área de estudio, como sería el caso de los métodos indirectos. Los principales problemas encontrados fueron: el bajo número de observaciones de animales, la baja visibilidad impuesta por la vegetación que dificulta la medición de las distancias antes de que el animal huya, y la dificultad de ubicar aleatoriamente los transectos en este sitio.

Palabras Clave: bosque tropical caducifolio, densidad, método transecto, modelos, venado cola blanca.

ABSTRACT

As part of one study of the population dynamics and habitat use of the white-tailed deer at the tropical deciduous forest of "Chamela" at Jalisco, we analyzed the usefulness of tallying animals in transects as a census method. We compared the density estimates by nine models, between July 1989 and June 1991. Estimates varied between 5 to 22 deer/km², depending on the model and season. The negative-binomial, exponential-polynomial, and Cox2 models, gave the highest densities; the exponential-series, strip transect with 20 m-width, and Cox1, the lowest; and the Fourier-series, half-normal, and strip transect with 10m-width models, the intermediate. Frequency histograms of deer observations varied between seasons and between years, suggesting that the non parametric model based on the Fourier series might be the most appropriate for estimating deer density in this type of tropical habitat. Therefore, the mean density for the period of study was 11 ± 1 deer/km². The main advantage of the direct count for this type of habitat is that, unlike the indirect methods, the transect line method does not require specific assumptions related to aspects of deer biology for a particular area. The main difficulties of this method in the study area were: low number of deer detected, low visibility making difficult to detect exactly where the animal was before it fled, and difficulty to set the transects randomly in this tropical habitat.

Keywords: density, models, transect method, tropical deciduous forest, white-tailed deer.

INTRODUCCION

El venado cola blanca (*Odocoileus virginianus* Zimmerman) habita en una gran variedad de tipos de vegetación de zonas templadas, áridas y tropicales (Hall 1981; Eisenberg 1989) y es una de las especies de caza más importantes (Leopold 1965). En México, se han obtenido estimaciones de su densidad principalmente en habitats templados y áridos (Ezcurra y Gallina 1981; Carrera 1985; Gallina 1990; Mandujano y Hernández 1990; Villarreal 1990; Valenzuela 1991; Zavala 1992). En contraste, para habitats tropicales es mínima la información sobre esta especie (García y Monroy 1985).

A partir de 1989 se inició un estudio sobre el venado cola blanca (*O. v. sinaloae* J.A. Allen) en un bosque tropical caducifolio del estado de Jalisco (Mandujano y Gallina 1991). El estudio tiene el propósito de conocer la dinámica y el uso del habitat de la población de este herbívoro. Un problema inicial que se tuvo que abordar, fue decidir cuál

método de censo da la estimación más confiable en este tipo de habitat, con el fin de emplearlo repetidamente (Mandujano 1992). Esto se debió a que no hay ningún método de censo que dé resultados confiables para distintos tipos de habitats (Jeter 1965; Jenkins y Marchinton 1969), y a que la mayoría de los métodos para censar venados han sido desarrollados para habitats templados y áridos, desconociéndose que tan adecuados son para habitats tropicales. Por tal motivo, se planteó un estudio donde se compararon tres métodos que son: conteos indirectos de huellas y excretas, y conteos directos en transectos (Mandujano 1992).

El método de transecto es relativamente fácil de aplicar en campo, no es costoso, lo respalda una teoría simple pero sólida, hay facilidades para el cómputo de datos y tiene ciertas ventajas frente a otros métodos de muestreo (Schultz y Muncy 1957; Eberhardt 1968, 1978; Anderson *et al.* 1979; Burnham *et al.* 1980, 1985; Quinn y Gallucci 1980). Este método ha sido muy usado para estimar la densidad de grandes herbívoros en habitats templados (Robinette *et al.* 1974; Floyd *et al.* 1979; Smith y Nydegger 1985; Barnes *et al.* 1986; Escos y Alados 1988; White *et al.* 1989; Firchow *et al.* 1990; Healy y Welsh 1992), por mencionar sólo algunos. En contraste, en habitats tropicales ha sido empleado poco (Eisenberg y Thorington 1973; Glanz 1982; Vaughan y McCoy 1984; Chapman *et al.* 1988; Karanth y Sunquist 1992; Srikosamatara 1993). En México, este método ha sido usado principalmente en los habitats áridos del noreste (Carrera 1985; Rodríguez y Arnaud 1990; Villarreal 1990; Dietrich 1991), en un bosque de encino-pino en Aguascalientes (Romo 1987), y en un bosque tropical caducifolio en Morelos (García y Monroy 1985).

En el presente artículo se analiza la aplicación del método de conteo directo de venados en transectos en un bosque tropical caducifolio del estado de Jalisco; se evalúan las estimaciones de la densidad obtenida a partir de varios modelos de este método; se analiza el efecto de los caminos y tamaño de grupo de los venados sobre las estimaciones de la densidad; se dan recomendaciones sobre su aplicación; y se

describen las ventajas y limitaciones de este método en este tipo de habitat estacional.

MATERIAL Y METODOS

Area de Estudio. El estudio se realizó en la Estación de Biología "Chamela" de la Universidad Nacional Autónoma de México, situada en la costa suroeste del Estado de Jalisco a los 19°30' y 19°33' de Latitud Norte y 105°00' y 105°03' de Longitud Oeste, en el Municipio "La Huerta". La Estación cubre un área de 1600 ha y presenta un rango altitudinal que va de los 30 a los 500 m. La región se caracteriza por su topografía irregular, la cual origina numerosos sistemas de pequeñas cuencas. Al norte de la Estación corre el río San Nicolás y al sur el río Cuitzmala. La temperatura media anual es de 25°C, con los meses más calientes entre mayo y septiembre. Las temperaturas máximas y mínimas promedio del período 1977-1984, son de 29° a 32° y de 15° a 23°, respectivamente (Bullock 1986). La precipitación anual media es de 748 ± 119 mm, con el 80% de las lluvias entre julio y octubre. La dinámica de las lluvias originan dos épocas marcadas; la húmeda de julio a noviembre, y la seca de diciembre a junio (Bullock 1986).

La vegetación dominante es el bosque tropical caducifolio (Lott *et al.* 1987). Se localiza en lomeríos con suelos someros, tiene una altura de 4 a 15 m, numerosas especies arbóreas pierden sus hojas durante la época seca y presenta un sotobosque bien desarrollado. Algunas de las especies más comunes son: *Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Oken, *Croton pseudoniveus* Lundell, *Lonchocarpus lanceolatus* Benth., *Caesalpinia eriostachys* Benth. También se encuentra el bosque tropical subperennifolio, la cual se desarrolla a lo largo de los arroyos principales, en los lugares protegidos sobre suelos profundos y tiene una altura de 10 a 25 m. Las especies arbóreas más frecuentes son: *Thouinidium decandrum* (Humb. & Bonpl.) Radlk., *Astronium graveolens* Jacq., *Brosimum alicastrum* Sw. y *Sideroxylon capiri* A. DC. Fuera de la Estación hay manglares, palmares y matorral espinoso secundario.

El trabajo de campo se restringió a las partes bajas de la Estación de Biología abarcando aproximadamente 500 ha. Se establecieron de 5 a 8 transectos, utilizando los caminos. El largo total de los transectos varió de 6 a 11 km con un promedio de 9.1 km en cada mes de muestreo. Inicialmente, se realizaron algunos recorridos de los transectos por la noche (1900-0100 h). Sin embargo, casi no se observaron venados. Esto se debió al ruido del motor del vehículo y a que la luz de las lámparas no penetraba mucho la densa vegetación del sotobosque. Por tal motivo, se decidió eliminar esa hora de muestreo pues tiene limitaciones (ver McCullough 1982). Los transectos fueron caminados a una velocidad aproximada de 2-3 km/h por una persona entre las 0700-1400 y 1600-2000 h, de 2 a 4 veces durante cada mes. Los muestreos se realizaron en la época húmeda de 1989 (julio, agosto, octubre, noviembre y diciembre) y de 1990 (agosto, octubre y noviembre), y en la época seca de 1990 (enero, marzo y junio) y de 1991 (febrero y mayo).

Cuando se detectaba un venado, se trató de tomar una de las siguientes medidas: la distancia perpendicular del animal al transecto, o el ángulo y distancia radial del observador al animal (Figura 1). En los casos en que se midió la distancia radial, se calculó la distancia perpendicular por medio de la relación $x = r \cdot \text{Sen } \theta$. En algunos casos no fue posible medir el punto exacto donde se encontraba el venado al momento inicial de su detección. Esto se debió a lo denso de la vegetación la cual no permitió, en todos los casos, observar al animal en el punto exacto donde estaba antes de que huyera. Del total de venados detectados, el 40% pudieron ubicarse únicamente dentro de un intervalo de distancia perpendicular. Para emplear todas las observaciones en el cálculo de densidad, se tuvieron que agrupar dentro de cuatro intervalos de clases con un rango de 10 m cada una, siendo las clases de: 0-10, 10-20, 20-30 y 30-40 m. No se observó ningún venado más allá de los 40 m. Las mediciones se hicieron con una cinta métrica o con un medidor óptico de distancias ("Ranging Opti-Meter 120"). Además, cuando se observó a un animal, se tomaron los siguientes datos: sexo (cuando fue posible), el tamaño de los individuos

(como indicador de la edad), ubicación en el transecto, hora, actividad del animal y condiciones climáticas generales. Se construyeron histogramas de frecuencia de venados observados en cada intervalo de distancia perpendicular.

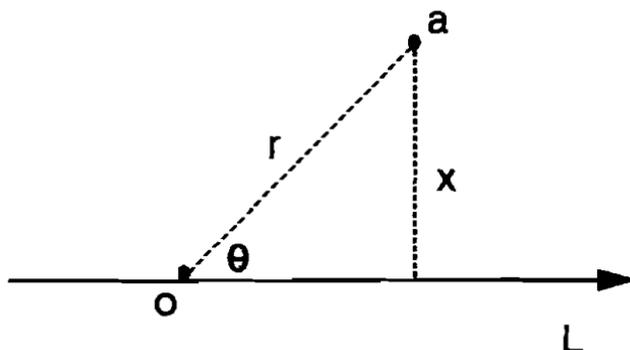


Figura 1

Medidas tomadas. Largo del transecto (L), observador (o), venado (a), distancia perpendicular (x), distancia radial (r) y ángulo de observación (θ).

La densidad de venados/km² se calculó como:

$$D = \frac{nf(0)}{2L}$$

donde n es el número de venados detectados, f(0) la función probabilística de densidad a cero metros de distancia perpendicular, y L es el largo del transecto. El problema principal del método de transecto es cómo se define y calcula el parámetro f(0). Para esto, numerosos autores han definido y desarrollado distintos modelos para estimar este parámetro. Para más detalle de este método y sus modelos, se recomienda el trabajo de Burnham *et al.* (1980).

En este estudio se emplearon 9 modelos para estimar $f(0)$, estos fueron: binomial negativa (BNEG), serie exponencial (SEXP), normal media (NMED), Cox (COX1 y COX2), serie de Fourier (SFOU), polinomial exponencial (PLEX), y el transecto de franja con anchos de 10 (TF10) y 20 m (TF20). Excepto para los modelos Cox y de franja, para los demás $f(0)$, el error estándar (EE) y los límites de confianza a un 95%, fueron computados con el programa TRANSECT siguiendo el procedimiento de datos agrupados y sin truncar (Laake *et al.* 1979).

Para el transecto de franja se calculó la densidad como:

$$D = \frac{n}{2Lw}$$

donde w es el ancho del transecto. Los anchos empleados en este estudio fueron de 10 y 20 m. El error estándar se obtuvo considerando cada mes como una repetición.

Para el modelo COX se emplearon dos versiones (Eberhardt 1978), la primera (COX1) donde se consideraron 2 anchos de franja similares ($w_1 = w_2 = A = 20\text{m}$), mediante la fórmula:

$$D = \frac{3n_1 - n}{4LA}$$

donde n_1 es el número de venados observados en la franja w_1 y n es el número total de venados observados. La segunda (COX2) donde se consideraron dos anchos de franja distintos ($w_1 = 10\text{m}$, y $w_2 = 30\text{m}$), donde $f(0)$ se calculó como:

$$f(0) = \frac{(w1+w2)}{(w1w2)} \left(\frac{n1}{n} \right) - \frac{w1}{w2(w2-w1)} \left(\frac{n2}{n} \right)$$

donde n y $n1$ es lo mismo que en el modelo anterior, y $n2$ es el número observado en la franja $w2$.

Debido al bajo número de venados detectados en un mismo mes en todos los transectos (Cuadro 1), fue necesario agrupar las observaciones de varios meses y calcular únicamente la densidad por época húmeda y seca para cada año. Aparentemente, esta manera de analizar los datos no tiene ningún efecto sobre la estimación (ver Burnham *et al.* 1981; Brennan y Block 1986). Sin embargo, se decidió investigar este aspecto. Para lo cual, se comparó la densidad obtenida a partir de agrupar todas las observaciones de una época (procedimiento 1) contra la densidad promedio basada en las estimaciones mensuales como repeticiones (procedimiento 2). Las estimaciones mensuales se calcularon utilizando el modelo de Fourier con el programa TRANSECT. La densidad promedio de los meses se estimó con las fórmulas descritas en el párrafo inmediato. Se compararon las densidades obtenidas de ambos procedimientos, empleando la prueba no paramétrica de Mann-Whitney.

Por otro lado, se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para detectar diferencias en las estimaciones entre modelos, y la prueba *a posteriori* de comparaciones múltiples STP basado en el estadístico U de Wilcoxon-Mann-Whitney (Sokal y Rohlf 1979).

Se calculó la densidad promedio de las 4 épocas para cada modelo ponderada por la longitud del transecto de cada época, mediante (Burnham *et al.* 1980):

$$D = \frac{\sum_{i=1}^R l_i D_i}{\sum_{i=1}^R l_i}$$

donde D_i es la densidad de cada época, y l_i es el largo de los transectos en cada época. La varianza se calculó mediante:

$$\text{var}(D) = \frac{\sum_{i=1}^R l_i (D_i - D)^2}{L(R-1)}$$

donde L es la suma de los l_i y R es el número de réplicas.

Para estimar el largo total del transecto necesario para obtener estimaciones de la densidad entre el 10 y 20%, tanto por mes como por época, se empleó la siguiente fórmula (Burnham *et al.* 1980):

$$L_s = \left(\frac{b}{CV(D_s)^2} \right) \left(\frac{L}{n} \right)$$

donde L_s es el largo total del transecto requerido, $CV(D_s)$ es el coeficiente de variación seleccionado por el investigador, n es el número de animales observados en el muestreo, L es el largo total del transecto del muestreo, y b es:

$$b = \frac{n}{CV(D)^2}$$

donde $CV(D)$ es el coeficiente de variación de la densidad obtenido en el muestreo. Se utilizó únicamente el modelo de Fourier para este análisis, pues es el que dio las estimaciones más precisas.

Se calculó la probabilidad de observar a cero, uno, dos, tres ó más venados en un kilómetro de transecto recorrido, para las épocas húmeda y seca por separado. Para saber si existen diferencias entre ambas épocas, se aplicó una prueba de ji-cuadrada con los datos transformados con la función raíz cuadrada (Sokal y Rohlf 1979).

Debido a que no se recorrió el mismo número de kilómetros en cada mes, se estandarizaron las observaciones calculando un índice de observación mensual (I_m) a partir de la relación n/L . El índice es el número promedio de venados observados por kilómetro de recorrido. Se realizaron pruebas de correlación de rangos con el coeficiente de Spearman (r_s) entre el índice y la densidad obtenida por cada modelo. Una correlación lineal positiva y significativa implica que el número de venados observados por kilómetro de recorrido es un buen indicador de la densidad (Brennan y Block 1986; Healy y Welsh 1992), siempre que $f(0)$ no difiera mucho entre épocas debido a otros factores (Ratti *et al.* 1983).

Con el fin de saber si los caminos tuvieron algún efecto de atracción o rechazo sobre los venados, se obtuvo un segundo índice (I_{0-10}) mensual del número de venados activos sobre el camino entre 0 y 10 m perpendiculares. Suponiendo que a mayor valor de este índice más atracción de los venados hacia los caminos, y viceversa. Esta aproximación tiene sus limitaciones para conocer este aspecto, ya que se ignora cuál es la proporción de individuos de la población que incluye

a los caminos dentro de su área habitual de actividades (ver Sage *et al.* 1983). Sin embargo, por el momento es la única información que se tiene para tratar de averiguar este aspecto.

Para saber si el tamaño de los grupos de venados tuvo algún efecto sobre la estimación de la densidad, se aplicó un tercer procedimiento de análisis y cálculo de la densidad con este mismo método (Quinn II 1981). Primero se estimó el tamaño medio de los grupos, para lo cual, cada vez que se vieron venados en los transectos, se trató de contar el número de animales que estaban juntos (en un diámetro de 20 m, aproximadamente). Dado lo denso de la vegetación, es muy probable que en algunas ocasiones se subestimara el número de animales juntos, cuando estos se hallaban más allá del centro del transecto. Se anotó la edad y sexo. Los tamaños de los grupos de las épocas húmeda y seca se compararon por medio de la prueba no paramétrica de Mann-Whitney. Segundo, se estimó la densidad de grupos (D_g) y luego la densidad de individuos (D_3) con este tercer procedimiento, empleando las siguientes fórmulas:

$$D_g = \frac{n_g f(0)}{2L}$$

y

$$D_3 = D_g P_p$$

donde n_g es el número de grupos observados y P_p el tamaño promedio de los grupos. Finalmente, las estimaciones de la densidad de individuos obtenidas por ambos procedimientos se compararon por medio de pruebas no paramétrica de Mann-Whitney.

RESULTADOS

Observación de Venados. Se contaron un total de 177 venados en 418 km de transectos recorridos durante todo el estudio (Cuadro 1). Del total de kilómetros caminados, en 301 km no se observó a ningún venado. Las probabilidades de no ver a ningún venado en un kilómetro de recorrido fueron igual a 0.70 y 0.74 para las épocas seca y húmeda respectivamente (Figura 2). La probabilidad de observar uno o más venados en un kilómetro de recorrido fue mayor en la época seca (0.29) en comparación a la época húmeda (0.26), pero no difirieron significativamente ($X^2 = 5.26$, $gl = 5$, $P = 0.25$).

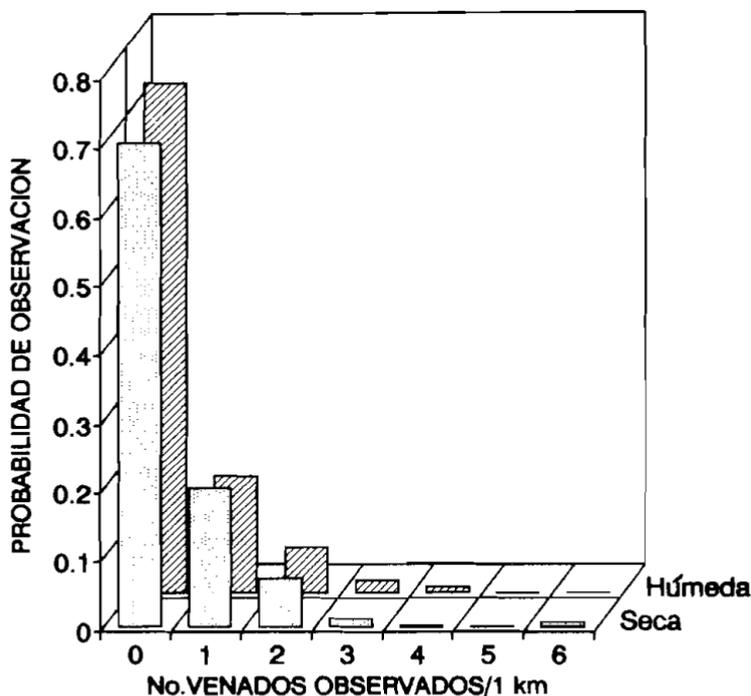


Figura 2

Probabilidad (frecuencia relativa) de observar a 0, 1, 2, 3 ó más venados en un kilómetro de recorrido en las épocas húmeda y seca.

Cuadro 1

Períodos de muestreo, largo total de los transectos (L, en kilómetros), número de venados observados (n), índice de observación por kilómetro de transecto caminado (I_m), y tamaño medio de los grupos de venados; media \pm desviación estándar.

PERÍODO	L	n	I_m	Tamaño de Grupos
JUL-89	20.1	7	0.35	1.17
AGO-89	19.1	11	0.58	1.22
OCT-89	29.2	13	0.45	1.86
NOV-89	25.4	9	0.36	1.29
DIC-89	26.9	12	0.42	1.50
HUMEDA-89	120.7	52	0.43 \pm 0.09	1.41 \pm 0.28
ENE-90	37.7	12	0.32	1.33
MAR-90	36.8	21	0.57	1.31
JUN-90	39.2	24	0.63	1.20
SECA-90	113.7	57	0.51 \pm 0.16	1.28 \pm 0.07
AGO-90	35.8	17	0.47	1.45
OCT-90	54.2	18	0.37	1.45
NOV-90	32.3	6	0.18	1.17
HUMEDA-90	122.3	41	0.34 \pm 0.15	1.36 \pm 0.16
FEB-91	30.9	20	0.70	1.29
MAY-91	29.7	7	0.40	1.33
SECA-91	60.6	27	0.55 \pm 0.14	1.31 \pm 0.03
TOTAL	418	177	0.45 \pm 0.14	1.35 \pm 0.19

El índice de observación (I_m) promedio de la época húmeda fue de 0.40 ± 0.12 venados/km y en la época seca de 0.52 ± 0.16 , pero no fueron estadísticamente distintos (Mann-Whitney, $U = 12$, $P = 0.24$) (Cuadro 1). Entre febrero y junio se tuvieron los índices mayores. Entre noviembre y enero los índices fueron menores (Figura 3).

S. Mandujano y S. Gallina
 Densidad del venado cola blanca

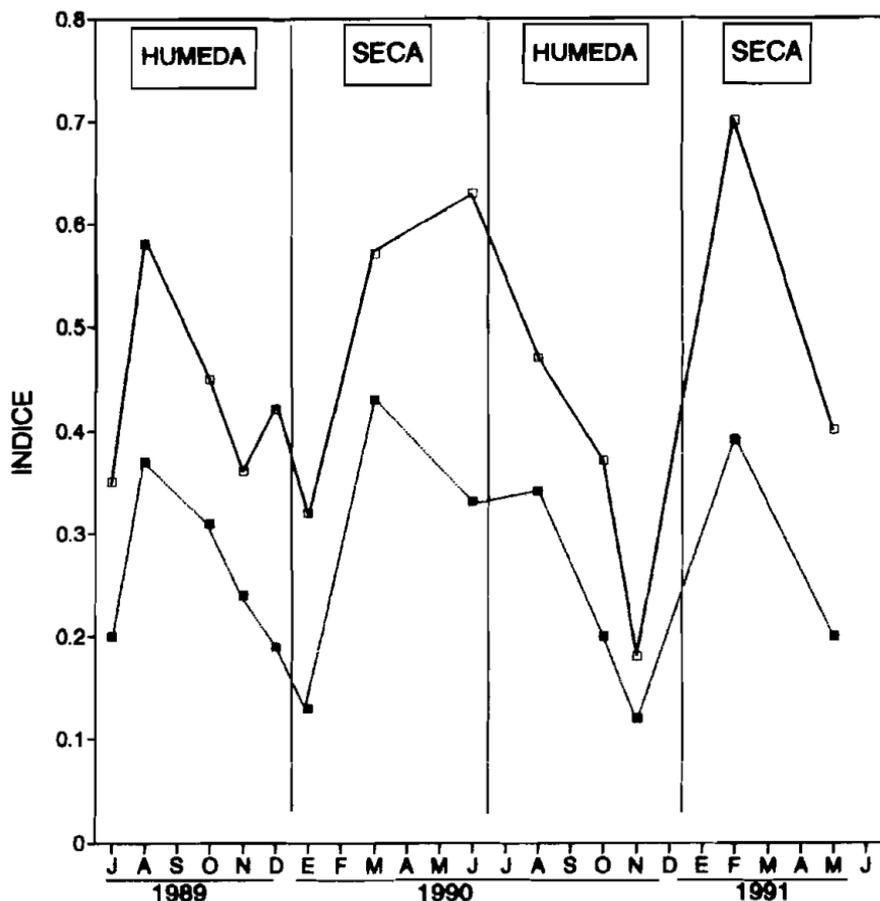


Figura 3

Índice de observación mensual (I_m , línea continua) e índice (I_{0-10} , línea punteada) de venados observados sobre los caminos entre 0-10 m perpendiculares, a lo largo del estudio.

Los histogramas de detección de venados tuvieron la misma tendencia (Figura 4). Del 60 al 67% de los venados se detectaron entre 0-10 m perpendiculares al transecto, después las observaciones decrecen. De 0 al 9% fueron detectados entre 30-40 m. Para la época húmeda de

1989 se observaron más venados en el intervalo 20-30 m que en el de 10-20 m. Ningún venado fue observado más allá de los 40 m debido a lo denso de la vegetación y a la topografía irregular de la zona. Particularmente, los histogramas de frecuencia de detección fueron similares en la época seca en ambos años, mientras que los histogramas para la época húmeda variaron más entre años.

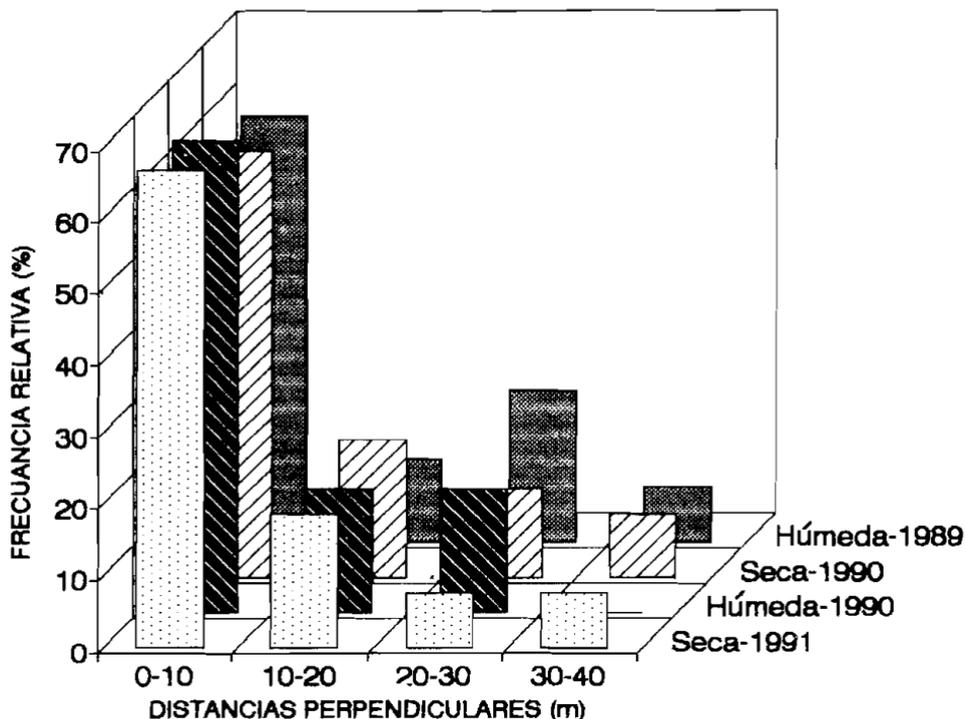


Figura 4

Histogramas de frecuencias de observaciones de venados en cada intervalo de clase de distancia perpendicular durante cuatro épocas.

Se observó que los venados se alejaban del observador al menos en dos formas. Si el animal era detectado primero por el observador, normalmente huía asustado levantando la cola y resoplando fuerte, y

pudo ser relativamente fácil ubicar al animal para medir la distancia de éste al transecto. Si el animal percibía primero al observador se ponía nervioso, comenzaba a alejarse caminando, golpeando secuencialmente con las patas delanteras el suelo, y luego iniciaba la carrera de huida. Esta última forma de responder al observador pudo ser la causa de que haya más observaciones en el intervalo 20-30 que en el 10-20 en la época húmeda de 1989.

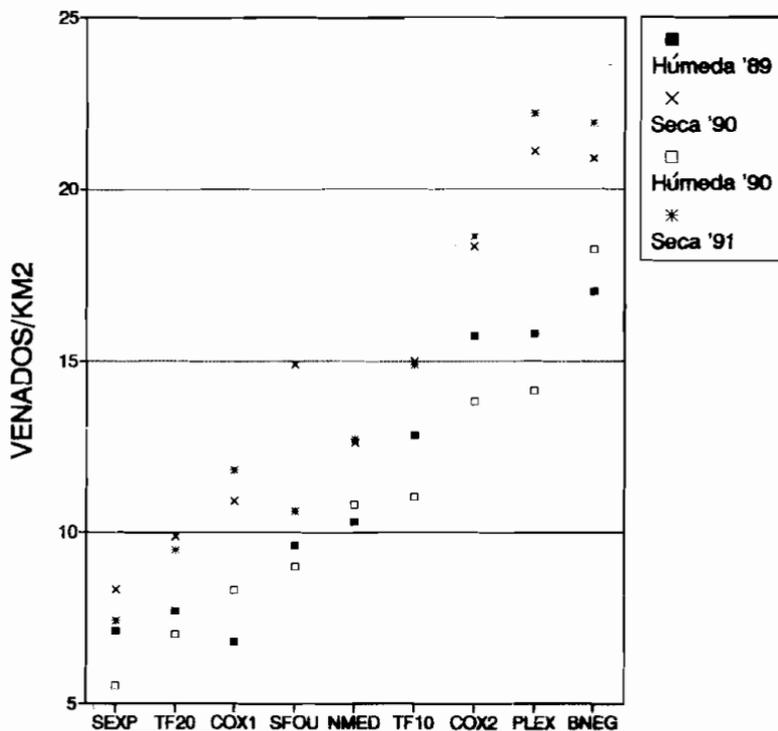


Figura 5

Estimaciones de la densidad (ind/km²) del venado cola blanca en las cuatro épocas de estudio y comparación de medias de los modelos empleados. Las líneas continuas unen medias que no difieren significativamente entre sí. Abreviaturas: serie-exponencial (SEXP), polinomial-exponencial (PLEX), binomial-negativa (BNEG), normal-media (NMED), serie de Fourier (SFOU), Cox (COX1 y COX2), transecto de franja (TF10 y TF20).

Cuadro 2

Densidad (D, ind./km²), coeficiente de variación (CV), intervalo de confianza al 95%, probabilidad (P) de ajuste de los modelos a las curvas de detección, y coeficiente de correlación de Spearman (r_s) entre el índice de observación (I_o) y las estimaciones de los nueve modelos del método de transecto de línea en el bosque tropical de "Charmela", Jalisco, México.

Modelo	HUMEDA-1989			SECA-1990			HUMEDA-1990			SECA-1991			Coef. de correlación					
	D	CV	95%IC	P	D	CV	95%IC	P	D	CV	95%IC	P	r _s	r _s				
SFDU	9.6	16.1	8.6 - 12.7	.01	14.9	17.3	9.8 - 19.9	.12	9.0	15.6	6.3 - 11.8	.01	10.6	21.3	6.1 - 15.0	.02	0.80	ns
COX1	6.8	-	-	-	10.9	-	-	-	8.3	-	-	-	11.8	-	-	-	0.80	ns
COX2	16.7	-	-	-	18.3	-	-	-	13.8	-	-	-	18.8	-	-	-	1.00	*
PLEX	15.8	30.7	8.3 - 26.3	.01	21.1	29.8	8.6 - 33.6	.11	14.1	38.3	3.6 - 24.7	.01	22.2	35.9	6.6 - 37.7	.29	1.00	*
BNEG	17.0	20.4	10.2 - 23.8	.01	20.9	19.4	12.9 - 26.8	.64	18.2	22.9	10.0 - 26.3	.20	21.9	28.2	8.8 - 33.8	.55	0.80	ns
NIMED	10.3	17.5	6.8 - 13.9	.01	12.6	16.6	8.5 - 18.7	.05	10.8	19.5	6.7 - 14.8	.03	12.7	24.1	6.7 - 18.7	.11	0.80	ns
SEXP	7.1	86.6	0 - 20.6	.00	6.3	92.2	0 - 23.2	.00	5.6	106.	0 - 17.3	.00	7.4	134.	-12.0 - 28.7	.00	0.80	ns
TF10	12.8	28.5	9.5 - 18.1	-	15.0	51.3	6.3 - 23.7	-	11.0	48.6	4.9 - 17.1	-	14.8	44.6	6.7 - 24.1	-	0.80	ns
TF20	7.7	17.7	6.5 - 8.9	-	9.9	35.7	5.9 - 13.9	-	7.0	37.1	4.1 - 9.9	-	9.5	52.7	2.6 - 16.4	-	0.80	ns

ns (no significativo)

* (P < 0.05)

Estimaciones de la Densidad. La estimación de la densidad varió entre 5.5 y 22.2 venados/km², dependiendo del modelo y época del año (Cuadro 2). Hubo diferencias significativas entre las estimaciones de los modelos y las épocas (Kruskal-Wallis, $H = 29.1$, $gl = 8$, $P = 0.0003$). Los modelos BNEG, PLEX y COX2 dieron las estimaciones más altas, SEXP, TF20 y COX1 las más bajas, mientras que SFOU, NMED y TF10 intermedias (Figura 5). Para un mismo modelo, las estimaciones no difirieron entre épocas; no obstante, en la época seca las estimaciones tienden a ser mayores en comparación a la húmeda (Figura 5).

Los modelos SFOU y NMED dieron las estimaciones más precisas (entre 15 y 24% de CV), SEXP tuvo estimaciones menos precisas (mayores al 90%), y los demás modelos dieron una variación entre 20 y 50% (Cuadro 2). De las 4 curvas de detección, el modelo SEXP no se ajustó en ningún caso, NMED y SFOU sólo en 1, PLEX en 2, y BNEG en 3 (Cuadro 2). En general, los modelos tuvieron un mejor ajuste en la época seca ($P > 0.10$), en comparación a la época húmeda ($P < 0.05$). Todos los modelos tuvieron una correlación positiva con el índice, pero únicamente los modelos COX2 y PLEX se correlacionaron significativamente con éste (Spearman, $r_s = 1.0$, $P < 0.001$; Cuadro 2).

Cuadro 3

Estimaciones de la densidad (ind./km²) promedio en cada época, obtenidas de dos maneras: agrupando todas las observaciones de los meses de una misma época (procedimiento 1), o estimando la densidad mensual y promediando para obtener una estimación por época (procedimiento 2).

PERIODO	Procedimiento-1		Procedimiento-2	
	Densidad	EE	Densidad	EE
HUMEDA-89	9.6	1.6	10.2	1.1
SECA-90	14.9	2.6	13.9	4.6
HUMEDA-90	9.0	1.4	10.3	1.2
SECA-91	10.6	2.3	13.7	0.9

Cuadro 4

Estimaciones del largo del transecto (L_s) y número de observaciones (n_s) requeridos para obtener estimaciones de la densidad con un 10 ó 20% de variación ($CV(D_s)$), con el modelo basado en la serie de Fourier, tanto por mes como por época en el bosque tropical de "Chamela", Jalisco. Número de kilómetros recorridos (L), número de venados observados (n), y coeficiente de variación de la densidad ($CV(D)$).

PERIODO	L	n	CV(D)	CV(D_s) = 10%		CV(D_s) = 20%	
				L_s	n_s	L_s	n_s
JUL89	20.1	7	37.8	287	100	72	25
AGO89	19.1	11	36.6	256	147	64	37
OCT89	29.2	13	27.7	224	100	56	25
NOV89	25.4	9	33.3	282	100	70	25
DIC89	26.9	12	46.2	574	256	144	64
ENE90	37.7	12	37.0	516	164	129	41
MAR90	36.8	21	21.8	175	100	44	25
JUN90	39.2	24	24.1	228	139	57	34
AGO90	35.8	17	24.3	211	100	53	25
OCT90	54.2	18	23.6	302	100	76	25
NOV90	32.3	6	40.8	538	100	134	25
FEB91	30.9	20	25.9	207	134	52	34
MAY91	29.7	7	37.8	424	100	106	25
PROMEDIO	-	-	-	325	126	81	32
HUMEDA-89	120.7	52	16.1	313	135	78	34
SECA-90	113.7	57	17.3	340	171	85	43
HUMEDA-90	122.3	41	15.6	298	100	74	25
SECA-91	60.6	27	21.3	275	123	69	31
PROMEDIO	-	-	-	307	132	77	33

Comparación de la Estimación de la Densidad Obtenidas por Distintos Procedimientos. En el Cuadro 3 se presentan las estimaciones de la densidad calculadas empleando los procedimientos 1 (agrupando las observaciones de varios meses y obteniendo una estimación por época)

y 2 (estimando la densidad mensual y luego obteniendo la densidad promedio por época). No se encontraron diferencias significativas en la manera de analizar los datos (Mann-Whitney, $U = 6$, $P = 0.34$).

Estimación del Largo del Transecto Requerido. Para obtener una estimación mensual con una precisión del 10 ó 20%, se requeriría 325 km de transectos y 126 venados observados o 81 km y 32 venados, respectivamente (Cuadro 4). Por otro lado, para obtener una estimación por época con una precisión del 10 ó 20%, se requeriría 307 km de transectos y 132 venados observados o 77 km y 33 venados, respectivamente. Dado que en los demás modelos se obtuvieron coeficientes de variación mayores en comparación al modelo de Fourier (Cuadro 2), para estos modelos se requeriría un largo total de los transectos aún más grande.

Índice de Venados Activos sobre los Caminos. Los picos máximos del índice (I_{0-10}) de venados sobre los caminos (0-10 m) se presentaron en agosto y entre febrero a junio (Figura 3). En agosto, época de lluvias y de alta biomasa disponible, los venados fueron atraídos a los caminos para comer. En junio, aunque los venados se vieron mucho, la mayoría de las veces no fue comiendo sino cruzando. Aparentemente, en los demás meses los venados fueron atraídos menos hacia los caminos.

Tamaño y Densidad de los Grupos de Venados. Los tamaños de los grupos de venados tuvieron una moda de 1 para ambas épocas (Figura 6), y no fueron significativamente distintos (Mann-Whitney, $U = 17.5$, $P = 0.71$). En la época húmeda fue más común observar a grupos de tres venados (generalmente una hembra con sus dos crías), en comparación a la época seca (Figura 6). Por otro lado, durante la época seca fue más común observar venados solitarios. El tamaño máximo observado de venados juntos fue de cuatro animales, correspondiendo a observaciones de una hembra adulta, una cría joven y dos crías recién nacidas. En otros casos, fueron de venados adultos, de ambos sexos, comiendo bajo un árbol. No se observaron grupos de venados machos.

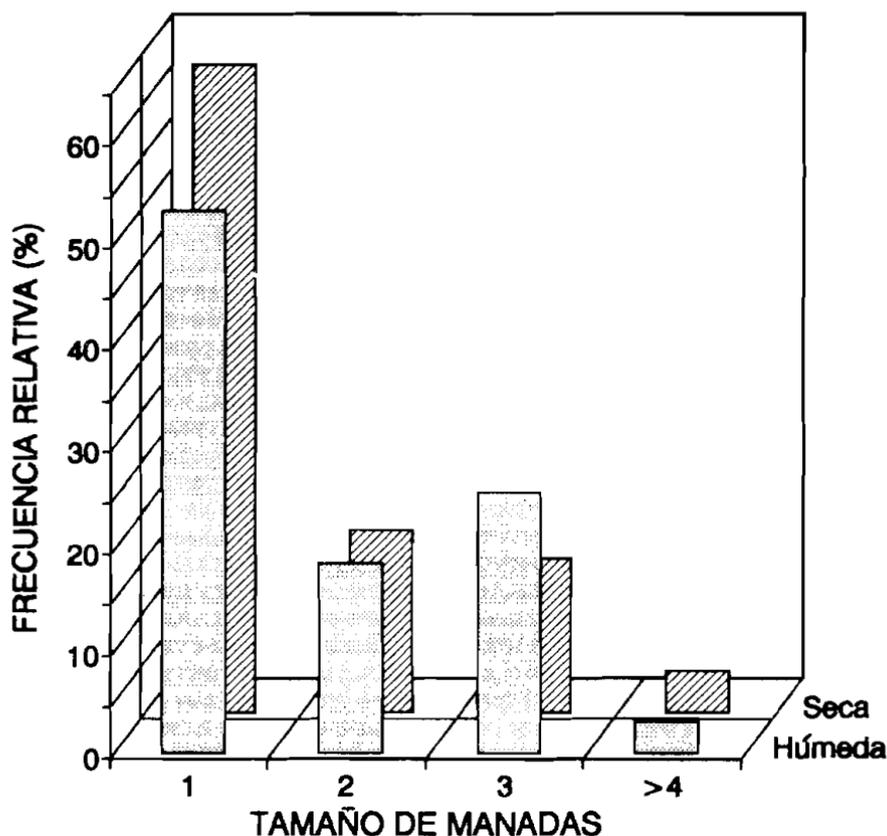


Figura 6

Frecuencias de observación del tamaño de grupos de venados durante las épocas húmeda y seca.

Las estimaciones de la densidad a partir del tercer procedimiento, análisis del tamaño de grupo, para cada modelo se presenta en el Cuadro 5. Excepto en los modelos SEXP y TF20, para los demás las estimaciones con este segundo procedimiento fueron menores. No se encontraron diferencias significativas entre las estimaciones de la densidad obtenidas por los dos procedimientos en todos los modelos (Cuadro 4).

Cuadro 5

Comparación de las estimaciones promedio de la densidad (venados/km²) del venado cola blanca obtenidas con dos maneras: basada en observaciones individuales (procedimiento 1) y basada en observaciones del tamaño de manadas (procedimiento 3), para cada modelo a lo largo del período de estudio; error estándar (EE).

MODELO	Procedimiento-1 ¹		Procedimiento-3 ²		U	P
	Densidad	EE	Densidad	EE		
SFOU	11.0	1.4	10.4	0.7	7	0.44
COX1	9.1	1.1	7.0	0.8	3	0.10
COX2	16.3	1.1	14.7	1.2	5	0.24
PLEX	17.7	1.9	15.0	1.9	4	0.17
BNEG	19.1	1.1	18.1	1.1	5	0.24
NMED	11.4	0.6	11.3	0.7	7	0.44
SEXP	7.0	0.6	7.4	0.8	5	0.24
TF10	13.2	1.0	12.3	1.1	5	0.24
TF20	8.4	0.7	8.4	0.9	7	0.44

¹ $D_1 = nf(0)/2L$

² $D_3 = (D_0)(P_0)$ y $D_0 = n_0f(0)/2L$

DISCUSION

La estimación de la densidad del venado cola blanca en el bosque tropical caducifolio de Chamela obtenida por el método de transecto varió dependiendo del modelo empleado. En otros estudios con ungulados donde se ha analizado la densidad obtenida con diferentes modelos para una misma base de datos, también se ha encontrado que las estimaciones difieren dependiendo de cuales modelos se empleen (Robinette *et al.* 1974; Hone 1988a; White *et al.* 1989). Asimismo, en otros estudios se han encontrado diferencias y similitudes entre los modelos, muy parecidos a los resultados en este trabajo. Hone (1988a) encontró que los modelos de SFOU, COX1 y NMED dan estimaciones

muy semejantes entre sí y son los menos sesgados respecto al valor de la densidad conocida, los BNEG y PLEX sobreestiman la densidad, y los modelos de PLEX y de franja la subestiman. Quinn II (1979) encontró que los modelos de SFOU y COX dan estimaciones exactas y muy parecidas entre sí.

La conclusión general que se puede extraer de estos trabajos es que no hay un modelo totalmente satisfactorio para todas las especies en distintos tipos de habitats. El aspecto fundamental es que la estimación de la densidad depende en gran parte de la forma de la curva probabilística de detección (Eberhardt 1968), y en este sentido es importante definir cuál modelo se ajusta a dicha curva (White *et al.* 1989).

Análisis de los Supuestos del Método. El método de transecto tiene dos versiones, una es el transecto de franja, y la otra es el transecto de línea. Sin embargo, el primero es un caso especial del segundo. Ambos tienen supuestos distintos. En varios estudios ha sido común analizar si son satisfechos o no estos supuestos, como un medida de lo adecuado del método de transecto de línea para un sitio en particular (Ratti *et al.* 1983; Smith y Nydegger 1985; Brenan y Block 1986; Guthery 1988; Healy y Welsh 1992). Son cinco los supuestos del método de transecto línea (Burnham *et al.* 1980).

El supuesto 1, el más crítico, "todos los animales sobre el transecto deben ser detectados con una probabilidad igual a uno", se considera que sí fue satisfecho. Esto se debe a las buenas condiciones que ofrecen los caminos, ya que es muy fácil detectar a los venados delante del camino antes de que los animales huyan.

En cuanto al supuesto 2 "se debe detectar al animal en el punto exacto antes de que huya", no siempre se cumplió ya que, de los venados observados más allá de los 10 m perpendiculares al transecto, el 40% iniciaron su huída antes de ser detectados parados. El sesgo que se introduce es que aumenta la distancia perpendicular de los animales al

transecto, afectando a la curva de detección y disminuyendo las estimaciones de la densidad. Esto es importante, ya que se pudo ver que el intervalo de distancia perpendicular de 20 a 30 m presentó un ligero "salto". Dada la baja visibilidad del sotobosque en todo el año, difícilmente se podrá mejorar esta situación ya que algunos venados detectarán primero al observador antes de que éste lo haga. De hecho, cuando los animales estaban alejados del centro del transecto, se dependió del movimiento de los venados para su detección (ver White *et al.* 1989). Un punto importante a considerar es que con el transecto de línea se asume que únicamente los animales que estén sobre la línea de recorrido, o sea a 0 m perpendiculares, deben ser observados con una probabilidad igual a uno. Esto implica que cualquier animal que esté más allá de la línea de recorrido y no sea detectado por el observador, no introducirá sesgo en la estimación de la densidad. Esta es una de las ventajas principales de este método (Burnham *et al.* 1980, 1985).

El supuesto 3 "las distancias son medidas exactamente", debido a lo mencionado en el punto anterior, no se cumplió siempre. Por tal razón, las medidas se tuvieron que agrupar en intervalos de clase, lo cual disminuye el error de medición.

El supuesto 4 "ningún animal debe ser contado dos veces", se considera que sí se cumplió ya que rara vez se observaron a muchos venados durante el recorrido de los transectos como para tener duda si era o no el mismo animal. Sin embargo, de un día a otro en algunas ocasiones sí se observó al mismo individuo, por lo cual estos datos fueron excluidos del análisis para calcular la densidad.

Y el supuesto 5 "las observaciones son eventos independientes", es aplicable en la mayoría de las observaciones en este lugar ya que más del 50% de los venados observados eran individuos solitarios. Sin embargo, al observar a una hembra se tiene la probabilidad de observar a sus crías; esto es, las crías no son observaciones independientes. Calculando la densidad a partir de los datos del tamaño de los grupos,

se encontró que para algunos modelos no afecta esto, mientras que en otros sí.

El transecto de franja tiene dos supuestos (Eberhardt 1978). El supuesto 1 "sólo se debe contar a los animales que están dentro del ancho del transecto previamente definido", se considera que sí fue satisfecho cuando se utilizó un ancho de 10 m. Sin embargo, cuando se incrementó el ancho a 20 m es probable que esta condición no haya sido satisfecha.

El supuesto 2 "se debe tener la certeza de contar a todos los animales que están dentro del ancho del transecto inicialmente definido", al emplear un ancho de 10 m, se tuvo mayor seguridad de cumplirlo. Pero al aumentar el ancho del transecto es muy probable que no se haya satisfecho, ya que lo denso de la vegetación no permite observar a todos los animales. Esto se puede apreciar fácilmente en la Figura 5.

Selección del Modelo más Confiable. Sin un conocimiento previo del número de venados, es sumamente difícil la selección de un modelo determinado del método de transecto para el bosque tropical caducifolio. El rango de estimaciones fue muy amplio entre modelos, y ninguno se ajustó a todas las curvas de detección. Con respecto a esto último, Burnham *et al.* (1980) y White *et al.* (1989) mencionan que la prueba de X^2 no es adecuada para el método de transecto, ya que es afectada por el número de clases en que se agrupan las observaciones. Entre menos clases sean, más modelos se ajustarán al histograma; por el contrario, si el número de clases es alto, será difícil que un modelo se ajuste. Por lo tanto, se desecha esta prueba como criterio de selección.

Un modelo adecuado es aquel que no está influenciado por diversos factores como: el tipo de habitat, la especie animal, la época del año, las condiciones climáticas a la hora de realizar los muestreos, la experiencia del observador, entre otros. Un modelo cuya estimación no es sesgada por estos factores se dice que es robusto. Los criterios para

seleccionar un modelo robusto son: que $f(x)$ pueda ser modelado por una función flexible que pueda tomar distintas formas; que no sea afectado por las probabilidades de detección dependiendo de distintos factores; que la función supuesta decaiga lentamente cerca del centro del transecto; que el estimador haga el mayor uso de la información de distancias perpendiculares para estimar $f(0)$ y que tenga una varianza baja (Burnham *et al.* 1980).

El modelo de Fourier es considerado actualmente de los más exactos y precisos para estimar la densidad de herbívoros mayores (Brennan y Block 1986; Escos y Alados 1988; Guthery 1988; Hone 1988a; Bergstedt y Anderson 1990; Karanth y Sunquist 1992; Srikosamatara 1993). Esto se debe a que este modelo cumple con los requisitos de un modelo robusto (Burnham *et al.* 1980). Por tal motivo, se recomienda su empleo para calcular la densidad. En general, es fácil de computar y la eficiencia del estimador es muy bueno para muestras pequeñas. En el presente estudio, SFOU podría ser el más adecuado para estimar la densidad de esta especie en el bosque tropical caducifolio, ya que los histogramas de detección varían entre épocas y años debido a que la visibilidad de la vegetación cambia de una época a otra, y a que el patrón de actividad del venado varía a través de las épocas.

El cálculo de la densidad con el modelo no paramétrico de Cox es muy sencillo (Hone 1988a, 1988b), y es un buen modelo cuando otros fallan o cuando es necesario sólo un índice de densidad (Eberhardt 1978). Sin embargo, es un modelo poco robusto (Burnham *et al.* 1980). En el presente estudio, el modelo COX1 dio estimaciones similares al de Fourier, aunque con una variación mayor. Este modelo podría ser bueno para habitats tropicales donde la visibilidad es muy baja, de manera tal que si se incluyen las detecciones en sólo dos intervalos de clase, se facilita el trabajo de campo y disminuyen los errores al medir las distancias perpendiculares.

Los modelos paramétricos simples (BNEG y NMED) son muy adecuados si existe un gran número de observaciones en los primeros intervalos de la curva de detección y luego decaen paulatinamente (Hemnigway 1971; Quinn y Gallucci 1980; White *et al.* 1989). Sin embargo, estas condiciones son rígidas y en pocos casos resultan útiles, además de que no cumplen con las condiciones de un modelo robusto (Burnham *et al.* 1980). En este sentido, son más adecuados los modelos paramétricos generalizados (SEXP y PLEX), los cuales incorporan a BNEG y NMED como casos especiales, y son más robustos. En el presente estudio, la desventaja principal de estos modelos consistió en que las formas de las curvas de detección no tuvieron, en todos los casos, la forma de caída necesaria para que el modelo ajustara bien, a causa de los saltos o acumulación de observaciones en el intervalo 20-30 m. De los modelos generalizados, el PLEX podría ser adecuado ya que en un estudio con el venado cola blanca, White *et al.* (1989) concluyen que este modelo da buenos resultados. Sin embargo, es un modelo menos robusto que el SFOU, y requiere de cálculos más complejos.

El modelo de transecto de franja es menos preciso y exacto que el transecto de línea (Burnham y Anderson 1984). Burnham *et al.* (1985) mencionan que en la práctica es muy probable que no sean satisfechos los supuestos de este modelo cuando se trabaja con animales huidizos y/o cuando la visibilidad es baja. Esto tiene como consecuencia la posibilidad de cometer más errores durante el muestreo y por tanto obtener un estimador sesgado. La manera más conveniente para cumplir con los supuestos del transecto de franja, es establecer un ancho muy estrecho (Hone 1986). Sin embargo, esto tiene como desventaja que se limita demasiado el número de animales detectados. Si se está trabajando con una especie escasa o difícil de detectar, esto tendrá como consecuencia un tamaño de muestra muy bajo lo cual aumenta la varianza del estimador. Además, si se observan animales más allá del ancho límite del transecto, no se pueden considerar para el cálculo de la densidad, lo cual es una pérdida de información importante. En el presente estudio se observó la tendencia a ir disminuyendo las

estimaciones de la densidad conforme aumenta el ancho del transecto. A un ancho de 10 m a cada lado del transecto se tiene la estimación más confiable debido a que los dos supuestos de este modelo son satisfechos en el área de estudio. El inconveniente de usar un ancho de 10 m es que el número de detecciones decrece considerablemente, aumenta la varianza, y cuando n es bajo, hay una importante pérdida de información. Por tal motivo, se considera que es más recomendable el empleo del transecto de línea en el lugar de estudio, ya que tiene supuestos menos rígidos.

En conclusión, resulta difícil seleccionar un modelo en específico para este sitio. No obstante, dada la teoría que lo respalda y su uso común en muchos estudios, lo que permite hacer comparaciones, se propone que el modelo de Fourier podría ser uno de los más indicados para el bosque tropical caducifolio. Alternativo al de Fourier están los modelos franja con un ancho de 10 m y el modelo COX1. La utilidad del modelo PLEX debe investigarse con más detalle.

Efecto del Patrón de Actividad de los Venados sobre las Estimaciones.

En el presente estudio se detectó que dos factores podrían estar incidiendo en las estimaciones de la densidad con el método de transecto. Uno es la variación en el patrón de actividad de los venados, y el otro el uso de los caminos por parte de los venados. Primero, los resultados sugieren que en el área de estudio el índice de observación de venados promedio de una época, puede considerarse como un "reflejo" confiable de la densidad. De hecho, hay evidencias de que la tasa de observación de venados está determinada, en primer lugar, por la densidad de venados (Sage *et al.* 1983). Sin embargo, la variación mensual en el índice de observación inesperada, en el sentido de que de un mes a otro aumenta o disminuye considerablemente (ver Cuadro 1), podría explicarse más adecuadamente por cambios en los ritmos de actividad relacionados con cambios en el ciclo reproductivo y en el habitat.

Está bien documentado que los patrones de actividad y uso del habitat del venado varían a través del tiempo (Kohn y Mooty 1971; Kammermeyer y Marchinton 1977; Larson *et al.* 1978; Suring y Vohs 1979; Tierson *et al.* 1985; Rautenstrauch y Krausman 1989; Leopold y Krausman 1991). Por lo tanto, el primer aumento en el índice que se da entre agosto y octubre puede deberse a que las hembras y los cervatillos probablemente presentan más movilidad después del destete. La disminución en el índice entre noviembre y enero, y luego el aumento abrupto del mismo entre marzo y junio, no pueden explicarse en términos de cambios en el tamaño poblacional debido a mortalidad y natalidad. Entre enero y junio las fuentes de agua disminuyen considerablemente y la biomasa vegetal verde en el sotobosque es muy baja, entonces los venados tendrán que desplazarse más para poder satisfacer sus necesidades alimenticias y, por lo tanto, es mayor la probabilidad de observarlos. Esto se reflejó en un mayor número de observaciones y estimaciones altas de la densidad en todos los modelos, durante la época seca.

Segundo, la intensidad de la atracción de los venados hacia los caminos varía a lo largo del tiempo. Esto también ha sido documentado para esta especie en otros tipos de habitats (Sage *et al.* 1983; Mooty *et al.* 1984). En el área de estudio, los venados no usan los caminos para desplazarse de un lugar a otro por un trecho largo sino que los cruzan. Un uso muy importante que hacen de los caminos es para comer. Es conocido que el venado es un animal que se beneficia con los efectos de bordes en el habitat (Towry 1984). Los caminos en este sitio crean un efecto de borde en el habitat. Por lo tanto, un aspecto fundamental que incide sobre la estimación de la densidad es conocer la proporción de individuos de la población que usan los caminos para comer y el tiempo que invierten sobre los caminos. Estos aspectos pueden ser contestados de manera más precisa por medio de la radiotelemetría (Eberhardt 1968, 1990; Floyd *et al.* 1979; Sage *et al.* 1983).

En conclusión, los dos puntos anteriores sugieren que las estimaciones de la densidad podrían estar afectadas no sólo por el conteo de animales presentes en el área al momento del muestreo, sino también por su actividad y uso del habitat, a través del año. Por lo cual, es muy importante conocer estos aspectos en el área de estudio para evaluar cuál es su influencia sobre la estimación de la densidad. Esto normalmente no se menciona en los estudios de dinámica poblacional (ver Floyd *et al.* 1979; McCullough 1982). La manera de compensar esto es obteniendo una estimación promedio de cada época, basada en muestreos mensuales.

Ventajas y Limitaciones del Transecto en el Sitio de Estudio. La ventaja principal del método de transecto de línea en el área de estudio es que no depende de supuestos muy específicos que requieren de conocer aspectos de la biología del venado para el área en particular, como es el caso de los métodos de huellas y grupos fecales (Mandujano 1992). El problema se reduce a buscar cuál modelo se ajusta al histograma de frecuencias de las observaciones perpendiculares de los venados al transecto (Burnham *et al.* 1980).

Un aspecto interesante es que el comportamiento relativo de la densidad a través del tiempo es muy similar en todos los modelos. Esto implica que seleccionando uno y aplicándolo repetidamente se puede obtener un índice de la densidad lo cual es importante si sólo se desea detectar cambios de la población. Las principales dificultades del método de transecto en el área de estudio se mencionan a continuación.

Primero, un bajo número de venados detectados. Esto implica que se debe caminar transectos más largos para obtener el tamaño de muestra ($n > 40$) recomendable para una estimación precisa (Burnham *et al.* 1980). En ningún mes durante el estudio se obtuvo el tamaño de muestra recomendado. Esto se debió a la baja visibilidad a los lados de los caminos (< 40.0 m) y a lo corto de los transectos (< 11 km). Por tal

motivo, no es posible para el área de estudio obtener una estimación muy precisa ($CV < 10\%$) de la densidad en un mismo mes. En áreas pequeñas, como la presente, no es posible establecer transectos muy largos, de manera que es necesario realizar repeticiones en el tiempo. Así, sólo es posible una estimación por época. Engel-Wilson *et al.* (1981) encontraron que aumentando el largo del transecto y/o el número de réplicas, se reduce la variación en las estimaciones. Sin embargo, Hanowski *et al.* (1990) mencionan que aumentar el número de réplicas en áreas pequeñas, como la presente, no necesariamente disminuye la varianza de los datos pues ésta puede ser mucho más grande que la varianza en áreas mayores.

Segundo, la baja visibilidad dificulta ver el punto exacto donde el animal está antes de que huya. Por lo cual, es necesario durante el trabajo de campo incluir las observaciones dentro de intervalos de clases, lo cual no es muy recomendable (Burnham *et al.* 1980). Asimismo, las clases no pueden ser muy estrechas por lo que las observaciones deben ser incluidas en pocas clases. Esto afecta la prueba X^2 debido a que histogramas de frecuencias con pocas clases (< 7) se pueden ajustar a varios modelos, y no es sencillo seleccionar el más adecuado (Burnham *et al.* 1980; White *et al.* 1989).

Y tercero, la ubicación de los transectos debe ser aleatoria. En el área de estudio esto es poco práctico, ya que por lo denso del sotobosque se tendrían que perturbar varios kilómetros de vegetación. Otro inconveniente es que la vegetación sería sumamente densa aún sobre el transecto, lo que aunado al ruido al pisar la hojarasca seca, tendrían como consecuencia que los venados que estuvieran sobre el transecto corrieran antes de ser detectados, violando el supuesto 1. Por otro lado, el transecto debe ser recto con el fin de que el centro siempre sea bien ubicado por el observador y así medir exactamente las distancia perpendicular del animal. En este estudio se consideró como centro del transecto la línea de vegetación que crece en medio del camino de terracería (ver Schultz y Muncy 1957; Smith y Nydegger 1985). No obstante, el problema mayor lo representan las curvas de los caminos.

Una opción sería subdividir el camino en transectos lo más recto posibles eliminando las partes con curvas (Escos y Alados 1988). Sin embargo, el número de observaciones no sería lo suficientemente grande, teniendo una gran cantidad de transectos cortos sin ninguna observación. Un caso importante es que el transecto pueda no estar al azar mientras que los animales si lo estén con respecto al transecto (Burnham *et al.* 1980). Si los caminos tienen algún efecto sobre el patrón de uso del habitat por parte de este ungulado, entonces habrá sesgo en la estimación pero como ya se mencionó, esto se puede compensar obteniendo estimaciones promedio por época.

CONCLUSIONES

La estimación de la densidad del venado cola blanca en el bosque tropical caducifolio de Chamela obtenida por el método de transecto varió dependiendo del modelo empleado. El aspecto fundamental es que la estimación de la densidad depende en gran parte de la forma de la curva probabilística de detección, y en este sentido es importante definir cuál modelo se ajusta a dicha curva. Sin embargo, resulta difícil seleccionar un modelo en específico para este sitio, sin una evaluación del sesgo de cada modelo. No obstante, dada la teoría que lo respalda y su uso común en numerosos estudios, se propone que el modelo de Fourier podría ser uno de los más indicados para este habitat. Con estos método y modelo se pueden detectar cambios en el nivel poblacional mayores al 20%, a partir de caminatas diurnas durante la época húmeda.

La ventaja principal del método de transecto de línea en el área de estudio es que no depende de supuestos muy específicos que requieren de conocer aspectos de la biología del venado para el área en particular, como es el caso de los métodos indirectos. Las desventajas del método son: el bajo número de venados detectados; la baja visibilidad que dificulta ver el punto exacto donde el animal está antes de que huya; y la dificultad de ubicar aleatoriamente los transectos. Debe investigarse

el efecto del cambio en los patrones de actividad y uso del habitat del venado sobre las estimaciones de la densidad en este bosque tropical caducifolio.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a R. Dirzo, E. Ezcurra, G. Ceballos, V. Rico-Gray y A. González-Romero, sus comentarios y sugerencias al trabajo de tesis de SM, de donde se deriva el presente artículo. Muy particularmente a M. Aranda, A. Chemás y dos revisores anónimos, por sus comentarios y sugerencias al manuscrito inicial de este artículo. El CONACYT otorgó beca (54449) a SM durante el trabajo de tesis de maestría. Agradecemos a S.H. Bullock y F. Noguera de la Estación de Biología "Chamela" del Instituto de Ecología de la UNAM, por los días de apoyo y facilidades para la realización de este estudio. Este trabajo forma parte del Departamento de Ecología y Comportamiento Animal del Instituto de Ecología, y recibió apoyo de los proyectos CONACYT (P220CCOR-892154), (P020CCOR-903703), SEP (DGICSA-902467) y CONACYT (0327N9107).

LITERATURA CITADA

- Anderson, D.R., J.L. Laake, B.R. Crain and K.P. Burnham. 1979. Guide-lines for line transect sampling of biological populations. *Journal of Wildlife Management* 43: 70-78.
- Barnes, A., G.J.E. Hill and G.R. Wilson. 1986. Correcting for incomplete sighting in aerial surveys of kangaroos. *Australian Wildlife Research* 13: 339-348.
- Bergstedt, R.A. and D.R. Anderson. 1990. Evaluation of line transect sampling based on remotely sensed data from underwater video. *Transnational American Fisheries Society* 119: 86-91.
- Brennan, L.A. and W.M. Block. 1986. Line transect estimates of mountain quail density. *Journal of Wildlife Management* 50: 373-377.
- Bullock, S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the South Coastal Region of Mexico. *Arch. Meteorological Geophysical Bioclimatology* 36: 297-316.
- Burnham, K.P. and D.R. Anderson. 1984. The need for distance data in transect counts. *Journal of Wildlife Management* 48: 1248-1254.
- Burnham, K.P., D.R. Anderson and J.L. Laake. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildlife Monographs* 72: 1-202.
- Burnham, K.P., D.R. Anderson and J.L. Laake. 1981. Line transect estimation of bird population density using a Fourier series. *Studies in Avian Biology* 6: 466-482.
- Burnham, K.P., D.R. Anderson and J.L. Laake. 1985. Efficiency and bias in strip and line transect sampling. *Journal of Wildlife Management* 49: 1012-1018.
- Carrera, J. 1985. Manejo de un hato de venado cola blanca (*Odocoileus virginianus texanus*) en el noreste de Coahuila. pp. 756-761, In: *Memorias I Simposium*

- Internacional de Fauna Silvestre*. Wildlife Society de México, México, D.F.
- Chapman, C., L.M. Fedigan and L. Fedigan. 1988. A comparison of transect methods of estimating population densities of Costa Rica primates. *Brenesia* 30: 67-80.
- Dietrich, U. 1991. Densidad poblacional de algunas especies cinegéticas en el noreste de México. pp. 16-26, *In: Memorias IX Simposio de Fauna Silvestre*. UNAM, México, D.F.
- Eberhardt, L.L. 1968. A preliminary appraisal of line transects. *Journal of Wildlife Management* 32: 82-88.
- Eberhardt, L.L. 1978. Transect methods for population studies. *Journal of Wildlife Management* 42: 1-31.
- Eberhardt, L.L. 1990. Using radio-telemetry for mark-recapture studies with edge effects. *Journal of Applied Ecology* 27: 259-271.
- Eberhardt, L.L. and R.C. Van Etten. 1956. Evaluation of the pellet group count as a deer census method. *Journal of Wildlife Management* 51: 665-675.
- Eisenberg, J.F. 1989. *Mammals of the Neotropics*. The University of Chicago Press, Chicago. 449 pp.
- Eisenberg, J.F. & R.W. Thorington. 1973. A preliminary analysis of a neotropical mammal fauna. *Biotropica* 5: 150-161.
- Engel-Wilson, R.W., A.K. Webb, K.V. Rosenberg, R.D. Ohmart and B.W. Anderson. 1981. Avian censusing with the strip method: a computer simulation. *Studies in Avian Biology* 6: 445-449.
- Escos, J. and C.L. Alados. 1988. Estimating mountain ungulate density in Sierras de Cazorla y Segura. *Mammalia* 52: 425-428.
- Ezcurra, E. and S. Gallina. 1981. Biology and population dynamics of white-tailed deer in northwestern Mexico. pp. 77-108, *In: P.F. Ffolliot y S. Gallina (eds.), Deer Biology, Habitat Requeriments, and Management in Western North America*. Instituto de Ecología, A.C. México, D.F.
- Firchow, K.M., M.R. Vaughan and W.R. Mytton. 1990. Comparison of aerial survey techniques for pronghorns. *Wildlife Society Bulletin* 18: 18-23.
- Floyd, T.J., L.D. Mech and M.E. Nelson. 1979. An improved method of censusing deer in deciduous-coniferous forest. *Journal of Wildlife Management* 43: 258-261.
- Gallina, S. 1990. El venado cola blanca y su habitat en La Michilía, Durango. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 98 pp.
- García, L.C. y R. Monroy. 1985. Estimación de la población de venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en la selva baja caducifolia del sureste del Estado de Morelos, pp. 68-80 *In: III Simposio sobre Fauna Silvestre*. UNAM y AZARM. México.
- Glanz, W.E. 1982. The terrestrial mammal fauna of Barro Colorado Island: census and long-term changes. pp. 455-468 *In: E.H. Leigh, A.S. Rand y D.M. Windsor (eds.), The Ecology of a Tropical Forest. Seasonal Rhythms and Long-Term Changes*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.

- Guthery, F.S. 1988. Line transect sampling of bobwhite density on rangeland: evaluation and recommendations. *Wildlife Society Bulletin* 16: 193-203.
- Hall, E.R. 1981. *The Mammals of North America*. Vol.II, Second Edition, John Wiley & Sons, New York. 1181 pp.
- Hanowski, J.M., G.J. Niemi and J.G. Blake. 1990. Statistical perspectives and experimental design when counting birds on line transects. *Condor* 92: 326-335.
- Healy, W.M. and C.J.E. Walsh. 1992. Evaluating line transects to monitor gray squirrel populations. *Wildlife Society Bulletin* 20: 83-90.
- Hemingway, P. 1971. Field trials of the line transect method of sampling large populations of herbivores. pp. 405-411 *In*: E. Duffey y A.S. Watts (eds): *The Scientific Management of Animal and Plant Communities for Conservation*. Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Hone, J. 1986. Accuracy of the multiple regression method for estimating population density in strip transects. *Australian Wildlife Research* 13: 121-126.
- Hone, J. 1988a. A test of the accuracy of line and strip transect estimators in aerial survey. *Australian Wildlife Research* 15: 493-497.
- Hone, J. 1988b. Evaluation of methods for ground survey of feral pigs and their sign. *Acta Theriologica* 33: 451-465.
- Jenkins, J.H. and R.L. Marchinton. 1969. Problems in censusing the white-tailed deer. pp. 115-118, *In*: *Proc. Symp. White-Tailed Deer Southern Forest Habitat*.
- Jeter, L.K. 1965. Census methods. pp. 186-192, *In*: R.F. Harlow y F.K. Jones (eds.), *The White-Tailed Deer in Florida*. *Florida Game and Fresh Water Fish Commission, Technical Bulletin* No. 9.
- Kammernmeyer, K.E. and R.L. Marchinton. 1977. Seasonal change in circadian activity of radio-monitored deer. *Journal of Wildlife Management* 41: 315-317.
- Karanth, K.U. and M.E. Sunquist. 1992. Population structure, density and biomass of large herbivores in the tropical forests of Nagarahole, India. *Journal Tropical Ecology* 8: 21-35.
- Kohn, B.E. and J.J. Mooty. 1971. Summer habitat of white-tailed deer in north-central Minnesota. *Journal of Wildlife Management* 35: 476-487.
- Laake, J.L., K.P. Burnham and D.R. Anderson. 1979. *User's manual for program Transect*. Utah State University Press, Logan, Utah. 26 pp.
- Larson, J.T., O.J. Rongstad and F.W. Terbilcox. 1978. Movement and habitat use of white-tailed deer in southcentral Wisconsin. *Journal of Wildlife Management* 42: 113-117.
- Leopold, A.S. 1965. *Fauna Silvestre de México*. IMRNR, México, D.F. 608 pp.
- Leopold, B.D. and P.R. Krausman. 1991. Factors influencing desert mule deer distribution and productivity in Southwestern Texas. *Southwestern Naturalist* 36: 67-74.
- Lott, E.J., S.H. Bullock and A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests in coastal Jalisco. *Biotropica* 19: 228-235.

- Mandujano, S. 1992. Estimaciones de la densidad poblacional del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 75 pp.
- Mandujano, S. y G. Hernández. 1990. Análisis de los factores ambientales que influyen sobre el nivel poblacional del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), en el parque "Desierto de los Leones", D.F. Pp. 351-364, In: J.L. Camarillo y F. Rivera (eds.), *Áreas Naturales Protegidas en México y Especies en Peligro de Extinción*. Serie Ecológica, ENEP-I, UNAM, México, D.F.
- Mandujano, S. y S. Gallina. 1991. El venado cola blanca en el bosque tropical de "Chamela", Jalisco. pp. 74-80, In: *Memorias IX Simposio sobre Fauna Silvestre*. UNAM, México.
- McCullough, D.R. 1982. Evaluation of night spotlighting as a deer study technique. *Journal of Wildlife Management* 46: 963-973.
- Moody, J.J., P.D. Karns and Heisyeg. 1984. The relationship between white-tailed deer track count and pellet group surveys. *Journal of Wildlife Management* 51: 644-648.
- Quinn II, T.J. 1979. The effects of school structure on line transect estimators of abundance. pp. 473-491, In: G.P. Patil & M. Rosenzweig (eds.), *Contemporary Quantitative ecology and Related Ecometrics*. International Co-operative Publishing House, Fairland, Maryland.
- Quinn II, T.J. 1981. The effect of group size on line transect estimators of abundance. *Studies in Avian Biology* 6: 502-508.
- Quinn II, T.J. and V.F. Gallucci. 1980. Parametric models for line transect estimators of abundance. *Ecology* 61: 293-302.
- Ratti, J.T., L.M. Smith, J.W. Hupp and J.L. Laake. 1983. Line transect estimates of density and the winter mortality of gray partridge. *Journal of Wildlife Management* 47: 1088-1096.
- Rautenstrauch, K.R. y P.R. Krausman. 1989. Influence of water availability and rainfall on movements of desert mule deer. *Journal of Mammalogy* 70: 197-201.
- Robinette, W.L., C.M. Loveless y D.A. Jones. 1974. Field tests of strip census methods. *Journal of Wildlife Management* 38: 81-96.
- Rodríguez, J. y G. Arnaud. 1990. Densidad de la liebre cola negra (*Lepus californicus*) en el valle de Santo Domingo, Baja California Sur. pp. 421-429, In: *Memorias VIII Simposio de Fauna Silvestre*. UNAM y AZARM, México, D.F.
- Romo, M. 1987. Dinámica de la población del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en la Sierra San Blas de Pabellón del estado de Aguascalientes. Tesis Licenciatura. Universidad Autónoma de Aguascalientes. Aguascalientes, México. 108 pp.
- Sage, R.W., W.C. Tierson, G.F. Mattfeld y D.F. Böhrend. 1983. White-tailed deer visibility and behavior along forest roads. *Journal of Wildlife Management* 47: 940-953.

- Schultz, V. and R.J. Muncy.** 1957. An analysis of variance applicable to transect population data. *Journal of Wildlife Management* 21: 274-278.
- Smith, G.W. and N.C. Nydegger.** 1985. A spotlight, line-transect method for surveying jack rabbits. *Journal of Wildlife Management* 49: 699-702.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf.** 1979. *Biometría: Principios y Métodos Estadísticos en la Investigación Biológica*. H. Blume Ediciones, Madrid, España. 832 pp.
- Srikosamataru, S.** 1993. Density and biomass of large herbivores and other mammals in a dry tropical forest, western Thailand. *Journal of Tropical Ecology* 9: 33-43.
- Suring, L.H. and P.A. Vohs.** 1979. Habitat use by columbian white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 43: 610-619.
- Tierson, W.C., G.F. Mattfeld, R.W. Sage, and D.F. Behrend.** 1985. Seasonal movements and home ranges of white-tailed deer in the Adirondacks. *Journal of Wildlife Management* 49: 760-769.
- Towry, R.K.** 1984. Wildlife requirements. Pp. 73-209, *In: R.L. Hoover & D.L. Wills (eds.), Managing Forested Lands for Wildlife*. Colorado Division of Wildlife, Denver, Colorado.
- Tyson, E.L.** 1959. A deer vs. track census. *Transnational North America Wildlife Conference* 24: 457-464.
- Valenzuela, D.** 1991. Estimación de la densidad y distribución de la población de venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*, Rafinesque 1832) en el bosque La Primavera, Jalisco. Tesis Licenciatura, Universidad Autónoma de Guadalajara, Jalisco, México. 83pp.
- Vaughan, C. y M. McCoy.** 1984. Estimación de las poblaciones de algunos mamíferos en el parque nacional Manuel Antonio, Costa Rica. *Brenesia* 22: 207-217.
- Villarreal, J.G.** 1990. Muestreo de poblaciones silvestres de venado cola blanca: método conteo físico nocturno con auxilio de luz artificial. *Revista DUMAC* 12: 22-24.
- White, G.C., R.M. Bartmann, L.H. Carpenter and R.A. Garrott.** 1989. Evaluation of aerial line transects for estimating mule deer densities. *Journal of Wildlife Management* 53: 625-635.
- Zavala, G.** 1992. Estimación poblacional del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en la Estación Científica Las Joyas, Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco. Universidad de Guadalajara, Jalisco, México. 61 pp.