



UNIVERSIDAD TÉCNICA PARTICULAR DE LOJA

La Universidad Católica de Loja

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

MAESTRÍA EN BIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN Y ECOLOGÍA TROPICAL

**El ritmo de vida del venado de cola blanca (*Odocoileus virginianus*)
en un bosque seco Neotropical: cambios según edad, sexo y
estación**

Tesis previo a la obtención del título de:

**MAGISTER EN BIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN Y ECOLOGÍA
TROPICAL**

Autor: Cueva Hurtado, Luis Orlando

Director: Espinosa Íñiguez, Carlos Iván

LOJA

2023



Esta versión digital, ha sido acreditada bajo la licencia Creative Commons 4.0, CC BY-NC-SA: Reconocimiento-No comercial-Compartir igual; la cual permite copiar, distribuir y comunicar públicamente la obra, mientras se reconozca la autoría original, no se utilice con fines comerciales y se permiten obras derivadas, siempre que mantenga la misma licencia al ser divulgada. <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/deed.es>

2023

Aprobación del director de tesis

Loja, 20 de agosto de 2023

Doctor.

Ángel Raimundo Benítez Chávez.

Director de la maestría de Biología de la Conservación y Ecología Tropical

Ciudad. -

De mi consideración:

Me permito comunicar que, en calidad de director de la presente tesis denominado: El ritmo de vida del venado de cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque seco Neotropical: cambios según edad, sexo y estación realizado por Luis Orlando Cueva Hurtado ha sido orientado y revisado durante su ejecución, así mismo ha sido verificado a través de la herramienta de similitud académica institucional, y cuenta con un porcentaje de coincidencia aceptable. En virtud de ello, y por considerar que el mismo cumple con todos los parámetros establecidos por la Universidad, doy mi aprobación a fin de continuar con el proceso académico correspondiente.

Particular que comunico para los fines pertinentes.

Atentamente,

Director: PhD. Carlos Iván Espinosa Iñiguez

C.I.: 1103417174

Correo electrónico: ciespinosa@utpl.edu.ec

Declaración de autoría y cesión de derechos

Yo, Luis Orlando Cueva Hurtado, declaro y acepto en forma expresa lo siguiente:

Ser autor (a) de la tesis denominado: El ritmo de vida del venado de cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en bosque seco Neotropical: cambios según edad, sexo y estación, de la maestría de Biología de la Conservación y Ecología Tropical, específicamente de los contenidos comprendidos en: Introducción, Metodología, Resultados, Discusión y Conclusiones, siendo Carlos Iván Espinosa Íñiguez, director (a) del presente trabajo; también declaro que la presente investigación no vulnera derechos de terceros ni utiliza fraudulentamente obras preexistentes. Además, ratifico que las ideas, criterios, opiniones, procedimientos y resultados vertidos en el presente trabajo investigativo, son de mi exclusiva responsabilidad. Eximo expresamente a la Universidad Técnica Particular de Loja y a sus representantes legales de posibles reclamos o acciones judiciales o administrativas, en relación a la propiedad intelectual de este trabajo.

Que la presente obra, producto de mis actividades académicas y de investigación, forma parte del patrimonio de la Universidad Técnica Particular de Loja, de conformidad con el artículo 20, literal j), de la Ley Orgánica de Educación Superior; y, artículo 91 del Estatuto Orgánico de la UTPL, que establece: “Forman parte del patrimonio de la Universidad la propiedad intelectual de investigaciones, trabajos científicos o técnicos y tesis de grado que se realicen a través, o con el apoyo financiero, académico o institucional (operativo) de la Universidad”, en tal virtud, cedo a favor de la Universidad Técnica Particular de Loja la titularidad de los derechos patrimoniales que me corresponden en calidad de autor/a, de forma incondicional, completa, exclusiva y por todo el tiempo de su vigencia.

La Universidad Técnica Particular de Loja queda facultada para ingresar el presente trabajo al Sistema Nacional de Información de la Educación Superior del Ecuador para su difusión pública, en cumplimiento del artículo 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior.

.....

Autor: Luis Orlando Cueva Hurtado

C.I.: 1105880627

Correo electrónico: locueva1@utpl.edu.ec

Dedicatoria

El presente trabajo de investigación se lo quiero dedicar con mucho amor a mis padres, por siempre brindarme su apoyo incondicional, también a mis hermanos y amigos por su ayuda en cada momento de mis estudios.

Agradecimiento

Quiero agradecer a todos mis profesores y amigos del posgrado por impartir sus conocimientos y su camaradería especialmente agradezco a Carlos Iván Espinosa y Rodrigo Cisneros por apoyarme y enseñarme sobre la ecología de mamíferos.

Índice de contenido

Caratula	I
Aprobación del director de tesis.....	II
Declaración de autoría y cesión de derechos	III
Dedicatoria	V
Agradecimiento.....	VI
Resumen	1
Abstract	2
Introducción.....	3
Capitulo uno.....	7
Metodología.....	7
1.1 Área de estudio.....	7
1.2 Recolección de datos.....	8
1.3 Procesamiento de datos	9
1.4 Análisis estadístico	10
Capitulo dos	12
Resultados	12
2.1 Cambios estacionales.....	15
Capitulo tres.....	19
Discusión.....	19
Conclusiones	22
Recomendaciones	23
Referencias	24

Índice de figuras

Figura 1	8
Figura 2	13
Figura 3	14
Figura 4	15
Figura 5	16
Figura 6	17
Figura 7	18

Resumen

En este estudio, se investigaron los patrones de actividad diaria del venado de cola blanca en un bosque tropical estacionalmente seco en Ecuador. Se examinaron los efectos de las etapas de desarrollo y el sexo de los individuos, así como la variación estacional. Se utilizó el fototrampeo para monitorear la actividad de los venados, y se analizaron tres parámetros: índice de abundancia relativa, direccionalidad en las horas de actividad y solapamiento de la actividad entre grupos de desarrollo. Se encontró que los patrones de actividad variaron según la etapa de desarrollo y el sexo. Además, se observaron diferencias en la actividad diaria entre la estación seca y la lluviosa. Durante la época lluviosa, los patrones de actividad estuvieron relacionados con el comportamiento reproductivo y post-reproductivo, mientras que en la época seca hubo un aumento general en la actividad y en los periodos de actividad diaria, posiblemente debido a la competencia intraespecífica por recursos limitados. Estos hallazgos son relevantes para el manejo y conservación de los venados de cola blanca en este ecosistema específico.

Palabras clave: Estacionalidad, Fototrampeo, Ritmo circadiano.

Abstract

This study investigated the daily activity patterns of white-tailed deer in a seasonally dry tropical forest in Ecuador. The effects of developmental stages and sex of individuals, as well as seasonal variation, were examined. Phototrapping was used to monitor deer activity, and three parameters were analyzed: relative abundance index, directional activity hours, and activity overlap among developmental groups. It was found that activity patterns varied according to developmental stage and sex. Furthermore, differences in daily activity were observed between the dry and rainy seasons. During the rainy season, activity patterns were related to reproductive and post-reproductive behavior, while the dry season showed a general increase in activity and daily activity periods, possibly due to intra-specific competition for limited resources. These findings are relevant to the management and conservation of white-tailed deer in this specific ecosystem.

Keywords: Camera trapping, Circadian rhythms, Seasonality.

Introducción

Los patrones de actividad diaria de los animales son respuestas naturales a diversos procesos biológicos, fisiológicos, de comportamiento y supervivencia (Hut et al., 2012). Para muchas especies, estos ciclos de actividad siguen patrones llamados ritmos circadianos, que se repiten cada 24 horas y les permiten anticiparse y responder a las condiciones bióticas y abióticas (Bradshaw & Holzapfel, 2010; Dodd et al., 2005; Halberg, 1960; Libert et al., 2012; Spoelstra et al., 2016). La comprensión de estos ciclos es esencial para el manejo de especies que pueden ser vulnerables o que son clave para el ecosistema.

Los patrones de actividad que muestra una especie son el resultado de un complejo balance entre procesos que maximizan el éxito de la especie y reducen el gasto energético. Varios estudios han mostrado que los patrones de actividad diaria pueden estar determinados por características intrínsecas como el sexo, la edad, el estado fisiológico, o por factores externos como la disponibilidad de forraje y la calidad del hábitat (Beier & McCullough, 1990; Fuller et al., 2020; Main et al., 1996; Yearsley & Javier Pérez-Barbería, 2005). Dentro de los factores intrínsecos, los cambios en el patrón de actividad a nivel demográfico permiten adaptarse a actividades propias de cada etapa etaria, como pueden ser la adquisición de pareja, refugio o búsqueda de alimento (Beier & McCullough, 1990; Berger et al., 2002; Scheibe et al., 1999). En los herbívoros los patrones de actividad están estrechamente relacionados con el comportamiento alimenticio, pues los procesos digestivos imponen patrones de actividad cíclica en un periodo menor de 24 horas (Scheibe et al., 1999, 2009). De esta forma, los patrones de actividad pueden verse como el resultado de la interacción entre los ritmos de comportamiento diario y la fisiología digestiva (Berger et al., 2002; Owen-Smith & Goodall, 2014; Scheibe et al., 1999, 2009). En herbívoros de gran tamaño, que viven en manadas, tener distintos patrones de actividad ayuda a repartir su nicho temporal de consumo de los recursos (Fortin et al., 2004; Valeix et al., 2007) y responder a sus necesidades energéticas. Los picos de actividad de los ungulados machos

y hembras pueden ser distintos debido principalmente a sus requerimientos energéticos (Beier & McCullough, 1990). Los machos, que tienen mayores requerimientos energéticos, recorren más territorio, pero dependiendo de las condiciones climáticas de cada estación podrían estar mucho más activos durante el día y a lo largo del año (Gallina & Bello, 2010; Massé & Côté, 2013; Webb et al., 2010). En el caso de los cervatillos, los patrones de actividad son similares al de sus madres ya que dependen de estas para la alimentación, al menos en los primeros meses de vida de la cría (Ozoga & Verme, 1986).

Por otro lado, estudios enfocados en especies de venados señalan que los patrones de actividad diaria cambian en respuesta a factores extrínsecos, como las condiciones ambientales (Gallina & Bello, 2010; Mandujano & Gallina, 1995; Rojas et al., 1997). Se sabe que en los trópicos los ungulados realizan la mayor parte de sus actividades en las horas crepusculares (amanecer y atardecer), cuando las condiciones climáticas son favorables y se puede evitar la pérdida de energía y agua debido a las altas temperaturas (Beier & McCullough, 1990; Galindo Leal & Weber, 1998; Gallina & Bello Gutierrez, 2014; Leuthold & Leuthold, 1978; Owen-Smith, 1998). Debido a que estas condiciones pueden variar entre estaciones, se espera que estos patrones de actividad se modifiquen según las condiciones climáticas. En general, la actividad de los ungulados está definida por una tasa de movimiento más lenta durante la búsqueda de alimento, mientras que en época seca se espera que la tasa de movimiento incremente para maximizar esta actividad (Owen-Smith & Goodall, 2014). También se ha reportado que durante la época de lluvias los venados están activos durante todo el día debido a un incremento en la disponibilidad de alimento, mientras que, durante la época seca, cuando la disponibilidad de alimento y agua es muy baja, son más activos durante las horas crepusculares (Gallina & Bello, 2010; Mandujano & Gallina, 1995; Rojas et al., 1997). Finalmente, los cambios en los patrones de actividad entre estaciones, podría ser también una consecuencia del comportamiento de apareamiento. De esta forma, durante la época reproductiva, que coincide con la estación

lluviosa, se espera una mayor actividad que en el periodo post-reproductivo, que coincide con la estación seca (Beier & McCullough, 1990; Fuller et al., 2020; Holzenbein & Schwede, 1989).

En el presente trabajo nosotros estudiamos los patrones de actividad diaria de los venados de cola blanca (*Odocoileus virginianus*), una especie de mamíferos ungulados ampliamente distribuida en el continente americano. Estos animales tienen una gran importancia ecológica y cultural (McShea, 2012). Además de ser una presa importante para depredadores, juegan un papel fundamental en la dispersión de semillas y la regeneración de los bosques (Crawford et al., 2019; Jara-Guerrero et al., 2018; Rooney & Waller, 2003). Por lo tanto, la conservación de los venados de cola blanca es primordial para mantener la salud del ecosistema y preservar la biodiversidad. Al comprender sus ritmos circadianos y los momentos de actividad asociados, se pueden implementar estrategias de manejo adecuadas que promuevan su conservación y aseguren el funcionamiento equilibrado de los ecosistemas en los que habitan. Esta comprensión permitirá tomar decisiones informadas sobre la gestión de su hábitat, el control de la caza y la prevención de amenazas que puedan afectar su supervivencia.

Con estos antecedentes, nos interesa comprender en qué medida las etapas de desarrollo etario y el sexo de los venados de cola blanca determinan los patrones de actividad diaria, y si estos patrones cambian como consecuencia de la estacionalidad climática que caracteriza al bosque tropical estacionalmente seco (BTES). Este ecosistema se caracteriza por tener una fuerte estacionalidad climática, con una estación seca de 6 a 8 meses, durante la cual más del 70% de las especies leñosas pierden sus hojas y el estrato herbáceo desaparece (Sierra, 1999). Esta condición implica una reducción en la disponibilidad de recursos para diferentes especies. Nosotros proponemos que el patrón de actividad de los venados de cola blanca sería una consecuencia del balance entre las restricciones fisiológicas, comportamientos reproductivos y post-reproductivos, y de

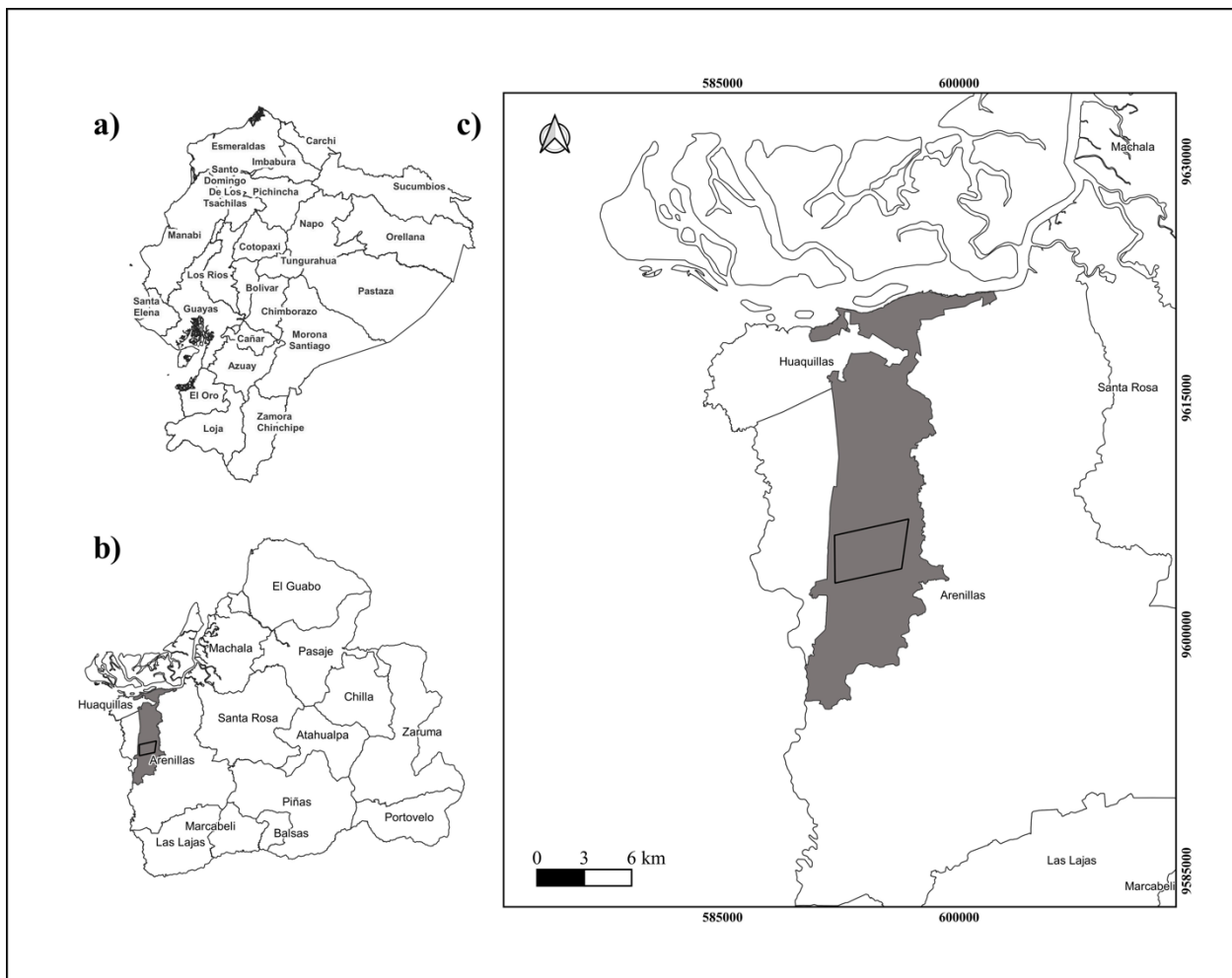
disponibilidad de recursos. En la época lluviosa los patrones de actividad entre grupos podrían mostrar una partición o un solapamiento temporal dependiendo de cuál es el factor dominante, la disponibilidad de recursos o el comportamiento. De manera que; i) si el balance es a favor de la disponibilidad de recursos, los patrones de actividad diaria deberían diferir entre grupos (Owen-Smith & Goodall, 2014). La mayor disponibilidad de recursos podría reducir la actividad de forrajeo permitiendo una estratificación de las horas de actividad que minimice los posibles conflictos entre los diferentes grupos. ii) Por el contrario, si el comportamiento reproductivo y post-reproductivo es más importante, esperamos que la actividad diaria entre grupos sea similar. La interacción entre machos y hembras debería incrementarse como una consecuencia del comportamiento de apareamiento que ocurre en esta época (Mandujano & Gallina, 1996). Mientras que la actividad entre los estadios de desarrollo inicial (juveniles y cervatillos) y sus madres deberían ser más coincidentes (Hawkins & Klimstra, 1970; Mandujano & Gallina, 1996). En la época seca, se espera que la partición o el solapamiento temporal dependan del balance entre las restricciones fisiológicas y la disponibilidad de recursos. De esta forma esperamos que; iii) si las restricciones fisiológicas influenciadas por la sequía son predominantes, los patrones de actividad diaria de los diferentes grupos deberían ser coincidentes. Los patrones de actividad diaria estarían orientados a reducir el gasto energético y pérdida de agua, maximizando la actividad en las horas crepusculares como una estrategia para lidiar con el estrés hídrico (Gallina & Bello, 2010; Mandujano & Gallina, 1995; Rojas et al., 1997), reduciendo las diferencias en los patrones de actividad entre grupos. iv) Si por el contrario el efecto de la disponibilidad de recursos es predominante, esperamos una partición temporal en la actividad diaria de los grupos. La época seca implica una importante reducción de los recursos para este grupo de animales, lo que a su vez puede incrementar la competencia intraespecífica (Bowyer, 2004; Donohue et al., 2013), de esta forma, los diferentes grupos tenderán a explotar los recursos en momentos distintos.

Capítulo uno

Metodología

1.1 Área de estudio

El presente estudio se realizó en la Reserva Ecológica Arenillas (REAr), uno de los últimos remanentes de bosques estacionalmente secos de la costa ecuatoriana (Espinosa, 2012; Sierra, 1999). LA REAr está ubicada entre 3°27'30.94" y 3°39'37.49" de latitud sur y 80°9'18.65" y 80°9'47.93" de longitud oeste (Luna-Florin et al., 2022) en el suroccidente del Ecuador, cantón Arenillas, provincia de El Oro (Figura 1). Pertenece al Sistema Nacional de Áreas Protegidas del Ecuador (SNAP) y es parte de la región de endemismo Tumbesina. La REAr cubre una superficie de 131.70 km² (Ministerio del Ambiente, 2014), abarcando un rango altitudinal entre 4 y 160 m.s.n.m. La temperatura media anual es de 25°C, presenta una precipitación media anual de 667 mm y una estación seca que se extiende desde junio a diciembre, durante el cual se reportan precipitaciones de apenas 40 mm (Jara-Guerrero et al., 2020). La mayor superficie de la reserva corresponde a ecosistemas de bosque y matorral deciduo (Luna-Florin et al., 2022) .

Figura 1*Ubicación espacial del área de estudio*

Nota. Se observa en la figura lo siguiente: a. Republica del Ecuador, b. Provincia de El Oro, y c. Sitio de estudio en la Reserva Ecológica Arenillas.

1.2 Recolección de datos

Se colocaron 16 cámaras trampa, 8 de marca Bushnell modelo M-990i y 8 de marca Moultrie modelo Trophy Cam HD Max. Las cámaras permanecieron activas desde julio del 2015 hasta enero de 2018. Las cámaras se colocaron en sederos naturales y siguiendo una cuadrícula con una separación entre trampas de alrededor de 1000m (Rovero & Marshall, 2009).

Las cámaras estuvieron activas durante todo el día y se programaron para tomar tres fotos por disparo con un tiempo de recarga de 5 segundos (Ahumada et al., 2013). Una vez al mes las cámaras fueron revisadas para cambiar baterías, extraer y cambiar las memorias.

1.3 Procesamiento de datos

Las imágenes se cargaron y procesaron en el programa libre Wild. ID, que extrae los datos de fecha y hora de cada fotografía. Las fotografías fueron revisadas con el fin de separar las fotos en blanco con las fotos que tenían registros de animales. Para todas las fotos con registros de venados se registró el grupo etario de acuerdo con las características morfológicas. Los individuos que presentaban extremidades más largas en relación con su tamaño corporal, un tamaño de cornamenta menor y menos ramificado fueron clasificados como juveniles. Mientras que para definir a los infantes nos basamos en las manchas blancas en su pelaje, tamaño corporal menor y orejas más grandes en proporción a su cabeza, además de estar siempre cerca de su madre. Para diferenciar entre machos y hembras adultos usamos la presencia de testículos y cornamenta que son fácilmente apreciables en las imágenes obtenidas por las cámaras trampa (Flinn et al., 2015; Gaillard et al., 2000; Monteith et al., 2009). Las fotos en las que no se pudo identificar sexo o grupo etario fueron descartadas.

Para evitar una sobrestimación de la abundancia de individuos se tomaron como registros independientes imágenes consecutivas con intervalos de tiempo de 30 minutos de diferencia. Con estos datos se calculó el índice de abundancia relativa (RAI por sus siglas en ingles), como un valor que permite estandarizar los datos a registros en 100 días/trampa, dividiendo el número de registros independientes para la cantidad de días de activación de las cámaras y multiplicado por 100 (Balme et al., 2010). Nosotros usamos el RAI como una medida de actividad global a lo largo del día de cada grupo.

1.4 Análisis estadístico

Para evaluar los cambios en los patrones de actividad del venado de cola blanca utilizamos tres medidas; RAI total y RAI diurno, direccionalidad y solapamiento. El RAI total es tomado como la suma de todos los registros independientes a lo largo del día, mientras que el RAI diurno es una proporción de registros independientes en el día versus la noche. La direccionalidad es una medida que evalúa la media de actividad diaria por horas. Finalmente, el solapamiento evalúa el nivel de solapamiento entre la actividad diaria entre dos grupos. Los cambios en el RAI total y RAI diurno entre diferentes etapas de desarrollo y entre estaciones climáticas fueron evaluados por medio de modelos lineales generalizados. Debido a que los datos no se ajustaron a una distribución normal, usamos la distribución Gamma como distribución de errores y log como función de enlace. Adicionalmente, evaluamos si la probabilidad de actividad diurna es significativamente diferente entre las etapas de desarrollo usando un modelo lineal generalizado con una distribución de errores binomial. Para cada cámara se obtuvo el número de registros durante el día, entre 6 a.m. y 6 p.m., y durante la noche. Para evaluar las diferencias entre modelos usamos un pairwise test con una corrección de Bonferroni usando la función emmeans del paquete “emmeans” (Lenth et al., 2023).

Los cambios en la direccionalidad de la actividad diaria entre todos los pares de etapas de desarrollo, sexo y estación climática fueron testadas usando prueba de homogeneidad de dos muestras de Watson. Esta prueba evalúa si dos muestras provienen de poblaciones con la misma media y se basa en el estadístico de prueba t, que compara las medias de las dos muestras y evalúa si hay evidencia suficiente para rechazar la hipótesis nula de que las medias son iguales (Agostinelli & Ulric, 2022).

Para evaluar el solapamiento entre las diferentes etapas de desarrollo se usó el paquete “overlap” con el cual se calculó el coeficiente de superposición Δ como una medida descriptiva del grado de solapamiento entre dos curvas de densidad. Este coeficiente ajusta

los datos de las cámaras trampa a una función de densidad kernel circular no paramétrico y estima probabilidades de solapamiento de actividad temporal, esta puede variar entre 0, sin solapamiento en los patrones de actividad y 1, solapamiento completo en los patrones de actividad (Lashley et al., 2018; Meredith et al., 2018; Ridout & Linkie, 2009; Rowcliffe et al., 2014).

El solapamiento se definió como el área bajo la curva expresada al tomar el valor mínimo de dos curvas de densidad en cada punto de tiempo, nosotros usamos el estimador Δ_4 ya que los tamaños de muestra que comparamos entre categorías (sexo, edad y entre estaciones) fueron mayores a 50 observaciones (Meredith et al., 2018; Ridout & Linkie, 2009; Saisamorn et al., 2019). Para evaluar la confiabilidad del estimador Δ_4 y estimar un intervalo de confianza del 95 % generamos un bootstrapping suavizado 1000 veces (Meredith et al., 2018). Empleamos el paquete “activity” para comparar las estimaciones del nivel de actividad y definir si existe diferencia significativa entre los patrones de actividad mediante la Prueba de Wald, la cual es útil para preguntar si la diferencia entre las estimaciones de las distintas categorías que evaluamos es significativamente diferente de 0 (Rowcliffe et al., 2014; Rowcliffe & Rowcliffe, 2016). Todos los análisis estadísticos se realizaron usando el programa R Studio (R Core Team, 2022).

Capítulo dos

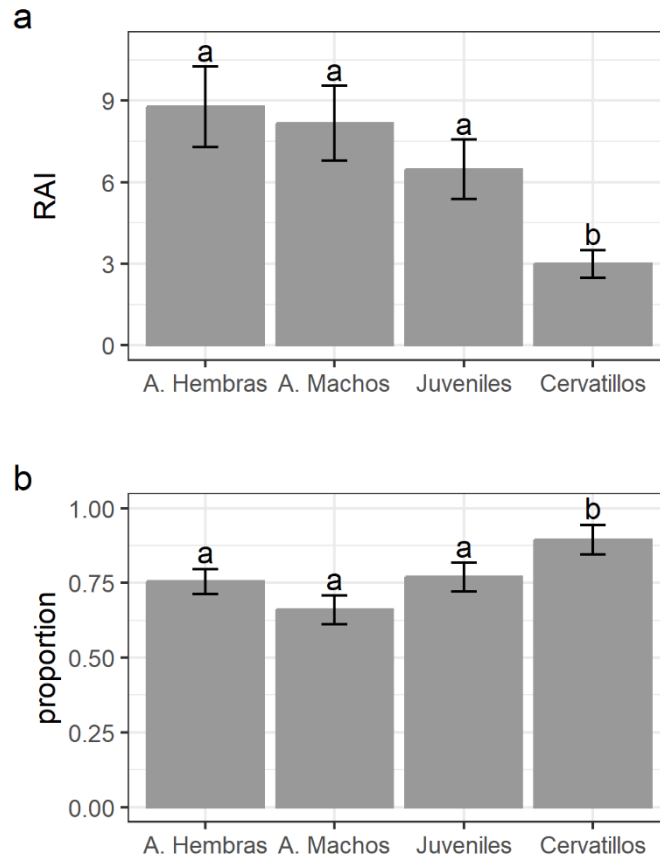
Resultados

Durante 32 meses de muestreo y un esfuerzo de fototrampeo de 14 272 días-trampa se obtuvo un total de 7633 registros de venados, de los cuales 5446 correspondieron a individuos adultos, 1085 a juveniles y 1047 a infantes, mientras que 55 registros no pudieron ser catalogados en ningún estado de desarrollo. De los 5446 registros de individuos adultos 3335 correspondieron a hembras y 2111 a machos.

El modelo lineal generalizado mostró un efecto del estado de desarrollo en el índice de abundancia relativa, siendo los cervatillos significativamente menores a los otros estados de desarrollo (Figura 2a). En cuanto a la proporción de actividad diurna, la mayor proporción se observó en los cervatillos y la menor en los machos adultos. Solo los cervatillos mostraron una actividad diurna significativamente diferente a los otros grupos (Figura 2b).

Figura 2

Resultado del modelo lineal generalizado según la abundancia relativa por categorías de estado de desarrollo en los venados



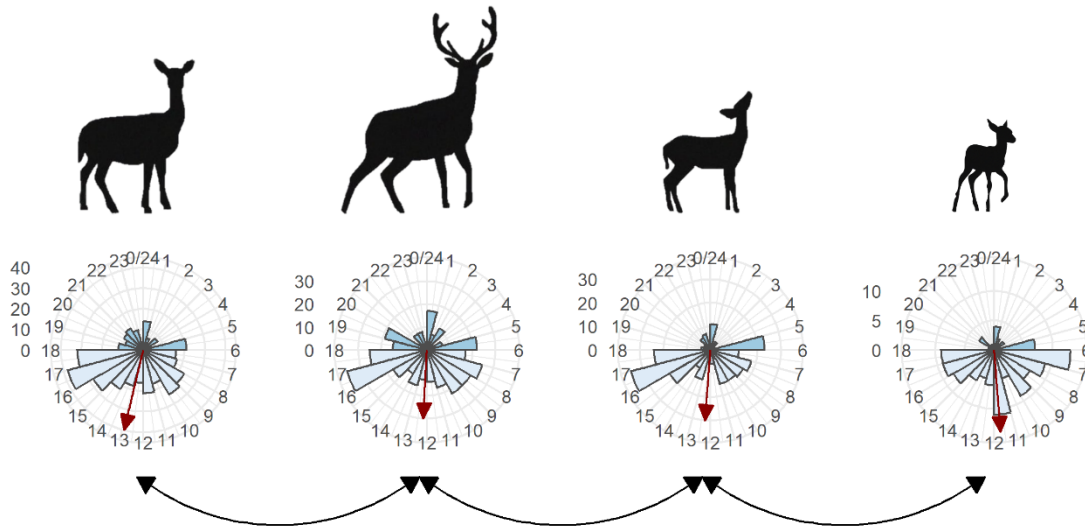
Nota. Se observa en la figura lo siguiente: (a) respuestas del índice de actividad (b) proporción de la actividad diurna de las distintas categorías. En letras se muestra el pairwise test con una corrección de Bonferroni.

Los resultados de la prueba de Watson mostraron que la media de actividad diaria fue significativamente diferente entre machos y hembras, juveniles y cervatillos, y entre machos y juveniles (P . valor < 0.05) (Figura 3). Las hembras tuvieron un pico de actividad fuerte entre las 15h00 y 18h00, lo que provoca un cambio en la direccionalidad en relación con los machos, que presentaron un patrón de actividad más distribuido entre el día y la

noche. Los juveniles fueron activos principalmente en horas de la tarde entre las 16h00 y 18h00, y los cervatillos en horas de la mañana entre las 06h00 y 12h00 (Figura 3).

Figura 3

Direccionalidad de la actividad diaria de diferentes etapas de desarrollo en los venados

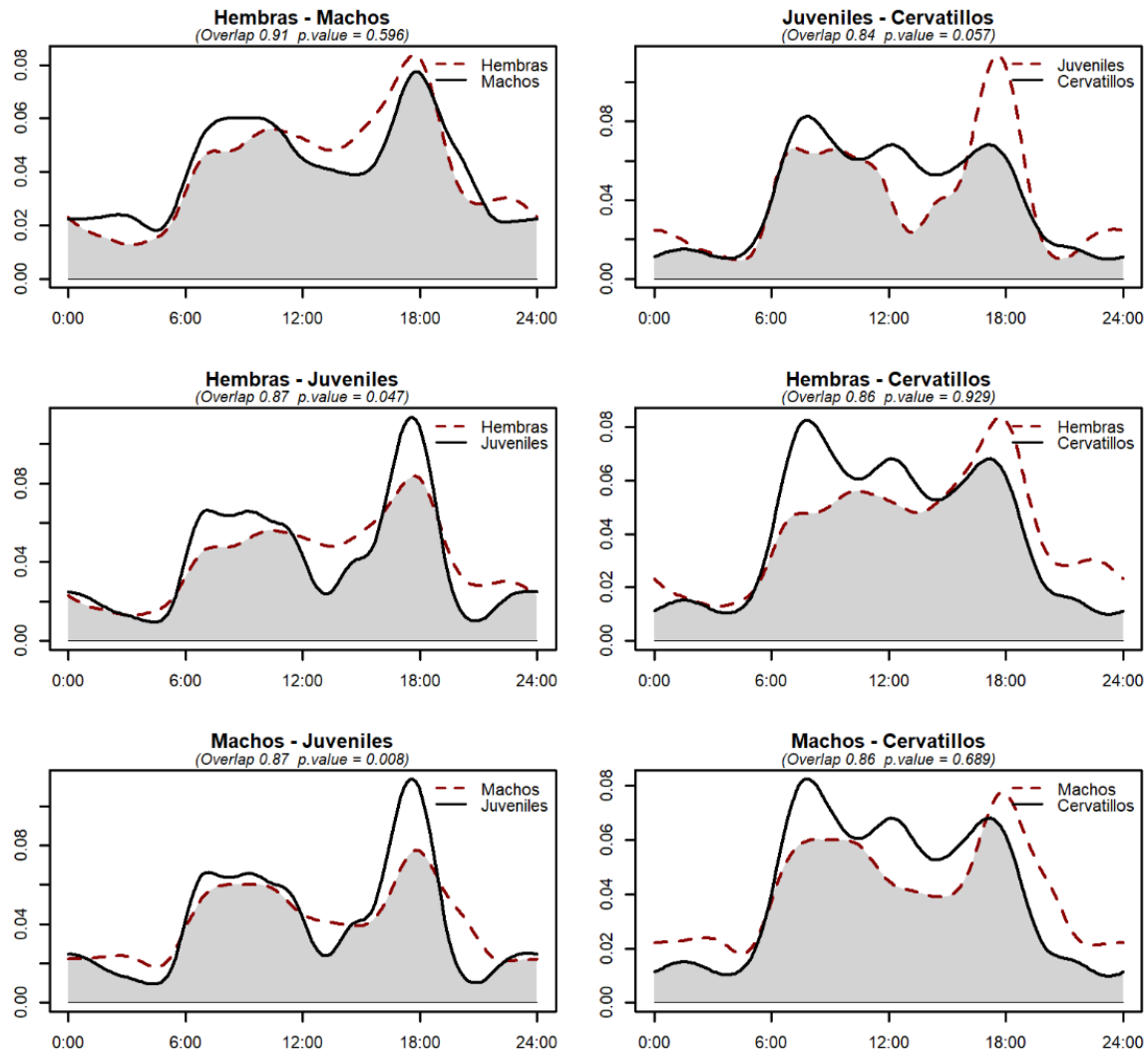


Nota. En la siguiente figura se muestra en orden hembras, machos, juveniles y cervatillos. Las flechas rojas muestran la media de actividad diaria, las flechas negras se muestran cuando la direccionalidad entre los grupos fue significativamente diferente.

Los análisis de kernel circular mostraron que el solapamiento de los patrones de actividad diaria entre grupos de desarrollo fue significativamente diferente entre juveniles y cervatillos, hembras y juveniles, y machos y juveniles (prueba de Wald) (Figura 4).

Figura 4

Curvas de densidad de actividad diaria y superposición entre estados de desarrollo etario del venado en la Reserva Ecológica Arenillas



Nota. El color gris representa el área de solapamiento de la actividad diaria.

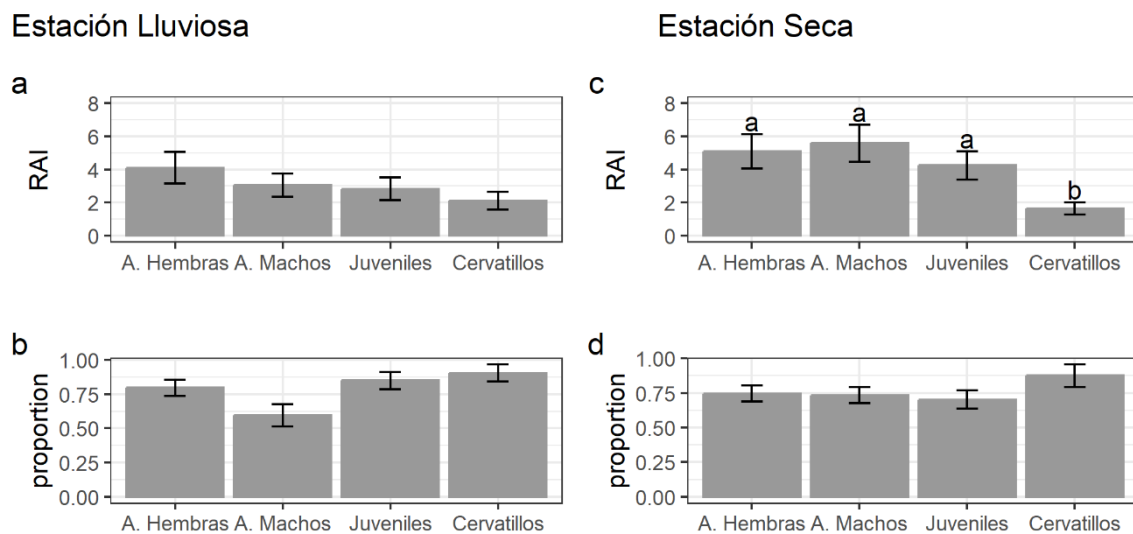
2.1 Cambios estacionales

En general hubo una mayor actividad durante la época seca, a excepción de los cervatillos que mostraron una mayor actividad en época lluviosa. Sin embargo, la única diferencia estadísticamente significativa se observó en los machos (Deviance 2.067, P. valor = 0.036), con una actividad menor durante la época lluviosa. Únicamente durante la época

seca encontramos diferencias significativas en la actividad entre estados de desarrollo etario, siendo los cervatillos significativamente menores al resto de categorías (Figura 5 a y c). No encontramos diferencias significativas en la actividad diurna de cada estado de desarrollo entre épocas, aunque los machos mostraron un comportamiento menos diurno en época lluviosa y los juveniles en la época seca. Tampoco encontramos diferencias en la actividad diurna dentro de cada estación (Figura 5 b y d)

Figura 5

Comparación de actividad y su proporción en las distintas categorías de desarrollo etario de los venados entre estaciones climáticas



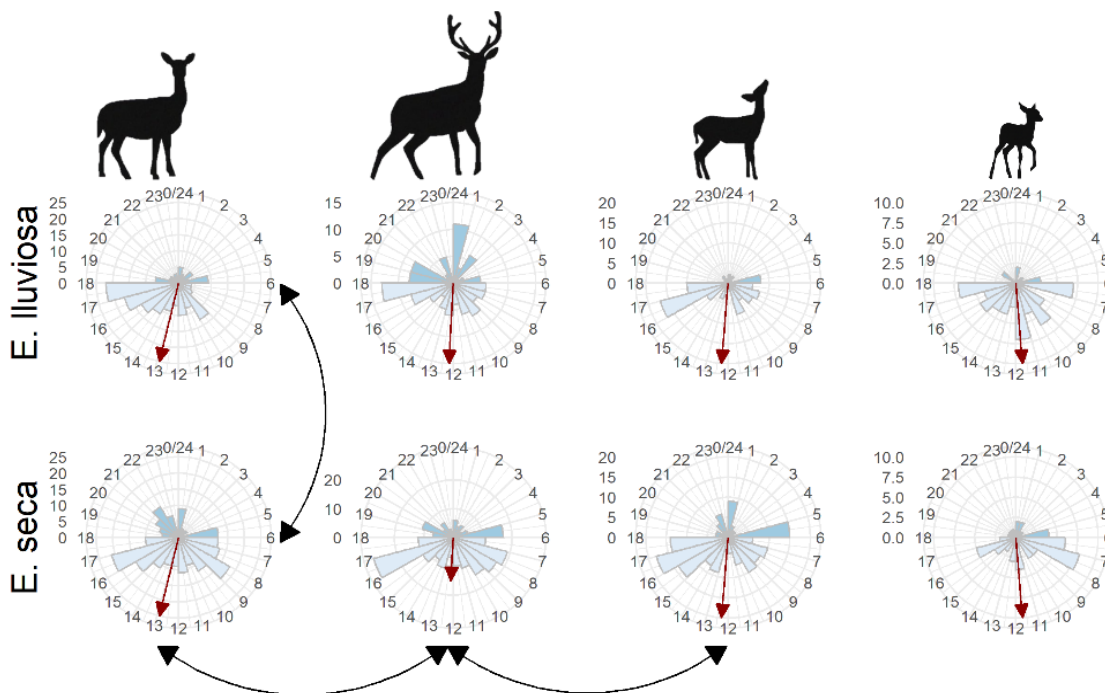
Nota. Se observa lo siguiente: respuestas del índice de actividad (a y c) y la proporción de actividad diurna (b y d) de los venados de cola blanca al estado de desarrollo. En letras se muestra el pairwise test con una corrección de Bonferroni.

La direccionalidad de los patrones de actividad diaria entre estaciones solamente cambió significativamente en las hembras. Durante la época lluviosa la actividad de las hembras incrementó en horas de la tarde y se redujo las primeras horas de la mañana entre 06h00 y 09h00. La estación seca fue donde se encontraron mayores cambios en la direccionalidad de la actividad entre grupos de desarrollo etario (Figura 6). La prueba de

Watson mostró diferencias significativas en la direccionalidad entre machos y hembras, y machos y juveniles. Los machos mostraron un pico muy fuerte de actividad entre las 16h00 y 17h00, mientras que los juveniles tuvieron un pico de actividad a las 05h00 (Figura 3). Dentro de la estación lluviosa no se observaron diferencias significativas entre grupos de desarrollo etario.

Figura 6

Direccionalidad de la actividad diaria de las diferentes etapas de desarrollo entre estaciones climáticas

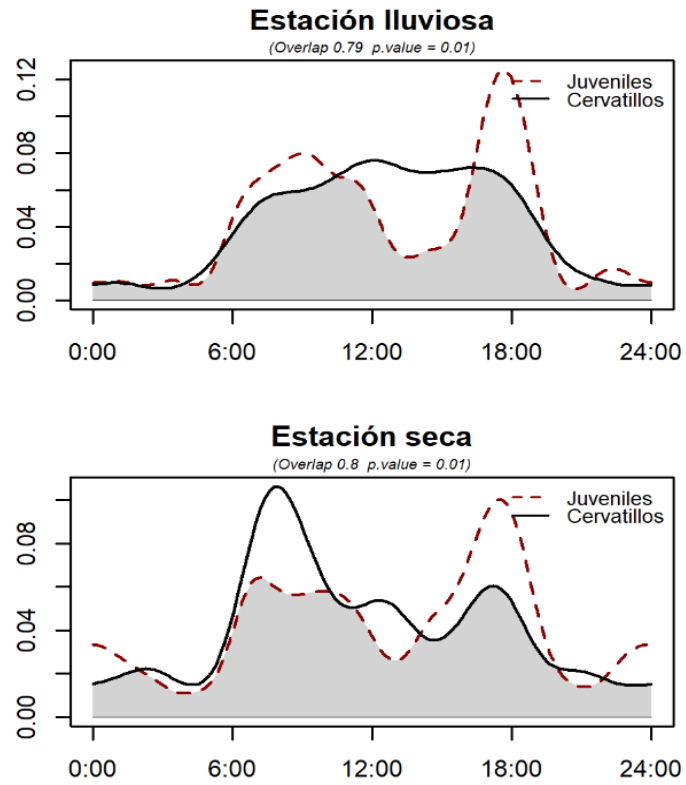


Nota. Se observa lo siguiente: en orden hembras, machos, juveniles e infantes. Las flechas rojas muestran la media de actividad diaria, las flechas negras muestran diferencias significativas en la direccionalidad entre los grupos de desarrollo etario.

La estación no afectó significativamente el solapamiento para ninguna de las etapas de desarrollo, el patrón de actividad se mantuvo constante a lo largo del año. Dentro de cada estación, únicamente hubo diferencia significativa en el solapamiento entre juveniles y cervatillos en las dos estaciones (Figura 7).

Figura 7

Curvas de densidad de actividad diaria y superposición de los grupos de desarrollo que cambiaron significativamente entre estaciones climáticas



Nota. El color gris es el área bajo el mínimo de dos estimaciones de densidad.

Capítulo tres

Discusión

Los venados de cola blanca tienen una amplia distribución que abarca diferentes ecosistemas a lo largo de un extenso rango latitudinal. Si bien se conoce que el patrón de actividad diaria del venado de cola blanca responde a los cambios en las condiciones abióticas y a las diferentes etapas de desarrollo, estas repuestas han sido evaluadas sobre todo en ecosistemas templados. Los BTES tienen una importante población de esta especie, sin embargo, hasta donde sabemos no se han evaluado sus patrones de actividad diaria (pero ver Sánchez Rojas et al., 1997).

Nuestros resultados mostraron que los patrones de actividad diaria de los venados de cola blanca en los BTES son ligeramente distintos a lo encontrado en otros ecosistemas, si bien la actividad diaria es predominantemente crepuscular, esta actividad cambia con el estado de desarrollo etario y el sexo. Los cervatillos son más diurnos que el resto de los grupos de desarrollo. Además, mientras que los adultos siguen el patrón reportado ampliamente para la especie (Cornicelli et al., 1996; Gallina & Bello Gutierrez, 2014; Webb et al., 2010), con picos de actividad más altos en horas crepusculares, el pico de actividad de cervatillos se observa en las primeras horas de la mañana. En la etapa adulta la actividad se distribuye durante las 24 horas del día, aunque los machos tienden a ser más activos que las hembras durante la noche. De acuerdo con (Bowyer, 2004) los sexos se segregan temporalmente para evitar competencia por recursos cuando no hay diferencias en sus dietas. Además, los machos adultos, que tienen un mayor tamaño corporal, pueden ser menos susceptibles a la depredación (Lashley et al., 2014; Main et al., 1996), por lo que podrían acceder a los recursos durante la noche.

Las hembras no mostraron diferencias en su patrón de actividad con respecto a los cervatillos. Aunque el solapamiento es menor con juveniles, el período de actividad de estos

últimos está dentro del período de actividad de las hembras. Esta similitud en el patrón de actividad de hembras respecto a juveniles y cervatillos es esperable dado que las hembras son más tolerantes con estos grupos en términos de acceso a recursos alimenticios (Hawkins and Klimstra, 1970). Incluso se ha reportado que los juveniles pueden aumentar su actividad de alimentación cuando las hembras adultas están presentes (Stone et al., 2017). Por otro lado, los juveniles tienden a pasar mayormente activos en horas distintas a los machos adultos de mayor jerarquía para prevenir encuentros antagónicos (Donohue et al., 2013; Townsend & Bailey, 1981), lo que puede explicar la diferencia encontrada en los patrones de actividad entre estos dos grupos. De acuerdo con Cherry et al. (2015), gran parte de los juveniles no alcanza la madurez sexual, por lo que el presupuesto de su actividad va ser destinado mayormente al crecimiento corporal que a la reproducción.

De acuerdo con lo esperado, el patrón de actividad diaria de los venados de cola blanca cambió entre estaciones. En la estación lluviosa, se ha reportado que el incremento de la disponibilidad de recursos puede, por un lado, reducir la actividad diaria (Owen-Smith & Goodall, 2014) y por otro, incrementar los periodos de actividad a lo largo del día (Gallina & Bello, 2010; Mandujano & Gallina, 1995; Rojas et al., 1997). Nuestros resultados coinciden con una reducción general en la actividad diaria (Figura 5a), pero contrario a lo reportado previamente, no encontramos evidencia del incremento en los periodos de actividad. Si bien la reducción general en la actividad diaria evidencia una mayor disponibilidad de recursos, este incremento no implicó una partición temporal de la actividad diaria entre grupos. Por el contrario, nuestros resultados mostraron un mayor solapamiento y una misma direccionalidad en la actividad de los diferentes grupos. Ese solapamiento podría ser explicado por la coincidencia de la época de apareamiento y crianza que suceden durante la época lluviosa. Según Mandujano y Gallina (1996), en los bosques secos el proceso de crianza del venado de cola blanca tiene lugar a inicios de la estación lluviosa, mientras que el periodo de apareamiento se da a finales de la estación lluviosa. En otros

ecosistemas, algunos estudios proponen que durante la época de apareamiento los patrones de actividad entre hembras y machos es coincidente (Fuller et al., 2020; Holzenbein & Schwede, 1989), mientras que durante la época de crianza los cervatillos y hembras juveniles normalmente forrajean juntas con sus madres (Hawkins & Klimstra, 1970; Mandujano & Gallina, 1996).

En la estación seca, los BTES presentan una fuerte estacionalidad climática que reduce la disponibilidad de recursos e incrementa el estrés hídrico y la irradiación solar (Jara-Guerrero et al., 2021). De acuerdo con nuestras hipótesis, el balance entre la competencia intraespecífica y el estrés ambiental debería definir el solapamiento o la partición temporal de la actividad diaria del venado de cola blanca. La reducción de recursos implica un incremento en la competencia intraespecífica por alimentos y una posible partición temporal de la actividad diaria. Mientras que el incremento de estrés ambiental debería generar un mayor solapamiento entre grupos debido a que todos evitarían las horas de mayor estrés para reducir el gasto energético (Gallina & Bello, 2010; Mandujano & Gallina, 1995; Rojas et al., 1997). Nuestros resultados muestran un aumento general de la actividad y de los periodos de actividad diaria durante esta estación, lo cual soporta la idea de una disminución de recursos. Por otro lado, encontramos una partición en los períodos de actividad diaria entre grupos, lo que podría explicarse como una consecuencia de la reducción del acceso a los recursos y el incremento de la competencia intraespecífica.

Conclusiones

En conclusión, los venados de cola blanca en el bosque seco tienen un patrón de actividad diario ligeramente distinto al observado en otros ecosistemas, con patrones de actividad diaria más extendidos a lo largo del día. Nuestros resultados apuntan a que el comportamiento reproductivo y post-reproductivo durante la época lluviosa determinan el solapamiento en la actividad de los diferentes grupos de desarrollo etario. Mientras que, durante la época seca, la disponibilidad de alimento y el consecuente incremento de la competencia determinan una partición en la actividad diaria entre los diferentes grupos.

Recomendaciones

Realizar estudios adicionales para ampliar la comprensión de los patrones de actividad diaria del venado de cola blanca ayudará a validar y generalizar los hallazgos de este estudio y proporcionar una perspectiva más amplia sobre los factores que influyen en su actividad.

Incorporar los conocimientos obtenidos de este estudio en los esfuerzos de planificación de la conservación del venado de cola blanca.

Desarrollar estrategias de manejo que tengan en cuenta la variación estacional en los patrones de actividad y el impacto de la disponibilidad de recursos en el comportamiento de los venados.

Referencias

- Agostinelli, C., & Ulric, L. (2022). *R package «circular»: Circular Statistics (version 0.4-95)*.
<https://cran.r-project.org/web/packages/circular/circular.pdf>
- Ahumada, J. A., Hurtado, J., & Lizcano, D. (2013). Monitoring the Status and Trends of Tropical Forest Terrestrial Vertebrate Communities from Camera Trap Data: A Tool for Conservation. *PLoS ONE*, 8(9), e73707. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073707>
- Balme, G. A., Slotow, R., & Hunter, L. T. B. (2010). Edge effects and the impact of non-protected areas in carnivore conservation: Leopards in the Phinda-Mkhuze Complex, South Africa: Impact of edge effects on carnivore conservation. *Animal Conservation*, 13(3), 315-323.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2009.00342.x>
- Beier, P., & McCullough, D. R. (1990). Factors Influencing White-Tailed Deer Activity Patterns and Habitat Use. *Wildlife Monographs*, 109, 3-51. <http://www.jstor.org/stable/3830629>
- Berger, A., Scheibe, K.-M., Brelurut, A., Schober, F., & Streich, W. J. (2002). Seasonal Variation of Diurnal and Ultradian Rhythms in Red Deer. *Biological Rhythm Research*, 33(3), 237-253.
<https://doi.org/10.1076/brhm.33.3.237.8259>
- Bowyer, R. T. (2004). Sexual Segregation in Ruminants: Definition, Hypotheses and Implications for Conservation and Management. *Journal of Mammalogy*, 85(6), 1039-1052.
<https://doi.org/10.1644/BBL-002.1>
- Bradshaw, W. E., & Holzapfel, C. M. (2010). What Season Is It Anyway? Circadian Tracking vs. Photoperiodic Anticipation in Insects. *Journal of Biological Rhythms*, 25(3), 155-165.
<https://doi.org/10.1177/0748730410365656>
- Cherry, M. J., Conner, L. M., & Warren, R. J. (2015). Effects of predation risk and group dynamics on white-tailed deer foraging behavior in a longleaf pine savanna. *Behavioral Ecology*, 26(4), 1091-1099. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv054>

- Cornicelli, L., Woolf, A., & Roseberry, J. L. (1996). *White-Tailed Deer Use of a Suburban Environment in Southern Illinois. Volume 89*(1 and 2), 93-103.
- Crawford, D. A., Cherry, M. J., Kelly, B. D., Garrison, E. P., Shindle, D. B., Conner, L. M., Chandler, R. B., & Miller, K. V. (2019). Chronology of reproductive investment determines predation risk aversion in a felid-ungulate system. *Ecology and Evolution*, *9*(6), 3264-3275. <https://doi.org/10.1002/ece3.4947>
- Dodd, A. N., Salathia, N., Hall, A., Kévei, E., Tóth, R., Nagy, F., Hibberd, J. M., Millar, A. J., & Webb, A. A. R. (2005). Plant Circadian Clocks Increase Photosynthesis, Growth, Survival, and Competitive Advantage. *Science, New Series*, *309*(5734), 630-633. <http://www.jstor.org/stable/3842353>
- Donohue, R. N., Hewitt, D. G., Fulbrigh, T. E., Deyoung, C. A., Litt, A. R., & Draeger, D. A. (2013). Aggressive Behavior of White-Tailed Deer at Concentrated Food Sites as Affected by Population Density. *The Journal of Wildlife Management*, *77*(7), 1401-1408. <http://www.jstor.org/stable/23470684>
- Espinosa, C. I. (2012). Bosques tropicales secos de la región Pacífico Ecuatorial: Diversidad, estructura, funcionamiento e implicaciones para la conservación. *Ecosistemas*, *21*, 167-179.
- Flinn, J. J., Demaris, S., Strickland, B. K., Gee, K. L., Webb, S. L., Jones, P. D., & Jacobson, H. A. (2015). *Estimating Age and Antler Traits of Photographed Male White-tailed Deer*.
- Fortin, D., Boyce, M. S., & Merrill, E. H. (2004). Multi-Tasking by Mammalian Herbivores: Overlapping Processes during Foraging. *Ecology*, *85*(8), 2312-2322. <http://www.jstor.org/stable/3450294>
- Fuller, T. K., Silva, A. M., Montalvo, V. H., Sáenz-Bolaños, C., & Carrillo J, E. (2020). Reproduction of white-tailed deer in a seasonally dry tropical forest of Costa Rica: A test of aseasonality. *Journal of Mammalogy*, *101*(1), 241-247. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz173>

- Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Delorme, D., & Jorgenson, J. (2000). Body mass and individual fitness in female ungulates: Bigger is not always better. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1442), 471-477. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1024>
- Galindo Leal, C., & Weber, M. (1998). *El Venado de la Sierra Madre Occidental: Ecología, Manejo y Conservación*.
- Gallina, S., & Bello Gutierrez, J. (2014). Patrones de actividad del venado cola blanca en el noreste de México. *Therya*, 5(2), 423-436. <https://doi.org/10.12933/therya-14-200>
- Gallina, S., & Bello, J. (2010). El Gasto Energético del Venado Cola Blanca (*Odocoileus Virginianus Texanus*) en Relación a La Precipitación en una Zona Semiárida de México. *Therya*, 1(1), 9-22. <https://doi.org/10.12933/therya-10-1>
- Halberg, F. (1960). The 24-Hour Scale: A Time Dimension of Adaptive Functional Organization. *Perspectives in Biology and Medicine*, 3(4), 491-527. <https://doi.org/10.1353/pbm.1960.0026>
- Hawkins, R. E., & Klimstra, W. D. (1970). A Preliminary Study of the Social Organization of White-Tailed Deer. *The Journal of Wildlife Management*, 34(2), 407. <https://doi.org/10.2307/3799027>
- Holzenbein, S., & Schwede, G. (1989). Activity and Movements of Female White-Tailed Deer during the Rut. *The Journal of Wildlife Management*, 53(1), 219. <https://doi.org/10.2307/3801337>
- Hut, R. A., Kronfeld-Schor, N., van der Vinne, V., & De la Iglesia, H. (2012). In search of a temporal niche. En *Progress in Brain Research* (Vol. 199, pp. 281-304). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-59427-3.00017-4>

- Jara-Guerrero, A., Escribano-Avila, G., Espinosa, C. I., De la Cruz, M., & Méndez, M. (2018). White-tailed deer as the last megafauna dispersing seeds in Neotropical dry forests: The role of fruit and seed traits. *Biotropica*, *50*(1), 169-177. <https://doi.org/10.1111/btp.12507>
- Jara-Guerrero, A., Espinosa, C. I., Méndez, M., De La Cruz, M., & Escudero, A. (2020). Dispersal syndrome influences the match between seed rain and soil seed bank of woody species in a Neotropical dry forest. *Journal of Vegetation Science*, *31*(6), 995-1005. <https://doi.org/10.1111/jvs.12894>
- Jara-Guerrero, A., González-Sánchez, D., Escudero, A., & Espinosa, C. I. (2021). Chronic Disturbance in a Tropical Dry Forest: Disentangling Direct and Indirect Pathways Behind the Loss of Plant Richness. *Frontiers in Forests and Global Change*, *4*, 723985. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.723985>
- Lashley, M. A., Chitwood, M. C., Biggerstaff, M. T., Morina, D. L., Moorman, C. E., & DePerno, C. S. (2014). White-Tailed Deer Vigilance: The Influence of Social and Environmental Factors. *PLoS ONE*, *9*(3), e90652. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090652>
- Lashley, M. A., Cove, M. V., Chitwood, M. C., Penido, G., Gardner, B., DePerno, C. S., & Moorman, C. E. (2018). Estimating wildlife activity curves: Comparison of methods and sample size. *Scientific reports*, *8*(1), 1-11.
- Lenth, R. V., Bolker, B., Buerkner, P., Giné-Vázquez, I., Herve, M., Jung, M., Love, J., Miguez, F., Riebl, H., & Singmann, H. (2023). *emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means* (1.8.7). <https://cran.r-project.org/web/packages/emmeans/index.html>
- Leuthold, B. M., & Leuthold, W. (1978). Daytime activity patterns of gerenuk and giraffe in Tsavo National Park, Kenya. *African Journal of Ecology*, *16*(4), 231-243. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1978.tb00444.x>

- Libert, S., Bonkowski, M. S., Pointer, K., Pletcher, S. D., & Guarente, L. (2012). Deviation of innate circadian period from 24 h reduces longevity in mice: Impact of circadian clock on longevity. *Aging Cell*, 11(5), 794-800. <https://doi.org/10.1111/j.1474-9726.2012.00846.x>
- Luna-Florin, A. D., Nole-Nole, D. A., Rodríguez-Caballero, E., Molina-Pardo, J. L., & Giménez-Luque, E. (2022). Ecological Characterization of the Flora in Reserva Ecológica Arenillas, Ecuador. *Applied Sciences*, 12(17), 8656. <https://doi.org/10.3390/app12178656>
- Main, M. B., Weckerly, F. W., & Bleich, V. C. (1996). Sexual Segregation in Ungulates: New Directions for Research. *Journal of Mammalogy*, 77(2), 449-461. <https://doi.org/10.2307/1382821>
- Mandujano, S., & Gallina, S. (1995). Comparison of Deer Censusing Methods in Tropical Dry Forest. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*, 23(2), 180-186. <http://www.jstor.org/stable/3782786>
- Mandujano, S., & Gallina, S. (1996). Size and composition of white-tailed deer groups in a tropical dry forest in Mexico. *Ethology Ecology & Evolution*, 8(3), 255-263. <https://doi.org/10.1080/08927014.1996.9522916>
- Massé, A., & Côté, S. D. (2013). Spatiotemporal variations in resources affect activity and movement patterns of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) at high density. *Canadian Journal of Zoology*, 91(4), 252-263. <https://doi.org/10.1139/cjz-2012-0297>
- McShea, W. J. (2012). Ecology and management of white-tailed deer in a changing world: Deer and eastern forests. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1249(1), 45-56. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06376.x>
- Meredith, M., Ridout, M., & Meredith, M. M. (2018). Package 'overlap'. *Estimates of coefficient of overlapping for animal activity patterns*, 3, 1.
- Ministerio del Ambiente. (2014). *Plan de Manejo de la Reserva Ecológica Arenillas*. Quito, Ecuador. 68p.

- Monteith, K. L., Schmitz, L. E., Jenks, J. A., Delger, J. A., & Bowyer, R. T. (2009). Growth of Male White-Tailed Deer: Consequences of Maternal Effects. *Journal of Mammalogy*, *90*(3), 651-660. <https://doi.org/10.1644/08-MAMM-A-191R1.1>
- Owen-Smith, N. (1998). How high ambient temperature affects the daily activity and foraging time of a subtropical ungulate, the greater kudu (*Tragelaphus strepsiceros*). *Journal of Zoology*, *246*(2), 183-192. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1998.tb00147.x>
- Owen-Smith, N., & Goodall, V. (2014). Coping with savanna seasonality: Comparative daily activity patterns of African ungulates as revealed by GPS telemetry. *Journal of Zoology*, *293*(3), 181-191. <https://doi.org/10.1111/jzo.12132>
- Ozoga, J. J., & Verme, L. J. (1986). Relation of Maternal Age to Fawn-Rearing Success in White-Tailed Deer. *The Journal of Wildlife Management*, *50*(3), 480. <https://doi.org/10.2307/3801110>
- R Core Team. (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Ridout, M. S., & Linkie, M. (2009). Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, *14*(3), 322-337. <https://doi.org/10.1198/jabes.2009.08038>
- Rojas, G. S., Gallina, S., & Mandujano, S. (1997). Area de actividad y uso del habitat de dos venados cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical de la costa de Jalisco, México. *ACTA ZOOLOGICA MEXICANA (N.S.)*, *72*, Article 72. <https://doi.org/10.21829/azm.1997.72721736>
- Rooney, T. P., & Waller, D. M. (2003). Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, *181*(1-2), 165-176. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00130-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00130-0)

- Rovero, F., & Marshall, A. R. (2009). Camera trapping photographic rate as an index of density in forest ungulates. *Journal of Applied Ecology*, 46(5), 1011-1017. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01705.x>
- Rowcliffe, J. M., Kays, R., Kranstauber, B., Carbone, C., & Jansen, P. A. (2014). Quantifying levels of animal activity using camera trap data. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(11), 1170-1179. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12278>
- Rowcliffe, J. M., & Rowcliffe, M. M. (2016). Package 'activity'. *Animal activity statistics R Package Version, 1*.
- Saisamorn, A., Duengkae, P., Pattanavibool, A., Duangchantrasiri, S., Simcharoen, A., & Smith, J. L. D. (2019). Spatial and temporal analysis of leopards (*Panthera pardus*), their prey and tigers (*Panthera tigris*) in Huai Kha Khaeng Wildlife Sanctuary, Thailand. *Folia Oecologica*, 46(2), 73-82. <https://doi.org/10.2478/foecol-2019-0010>
- Sánchez Rojas, G., Gallina, S., & Mandujano, S. (1997). Area de actividad y uso del habitat de dos venados cola blanca (*Odocoileus virginianus*) en un bosque tropical de la costa de Jalisco, México. *ACTA ZOOLOGICA MEXICANA (N.S.)*, 0(72), 39-54. <https://doi.org/10.21829/azm.1997.72721736>
- Scheibe, K. M., Berger, A., Langbein, J., Streich, W. J., & Eichhorn, K. (1999). Comparative Analysis of Ultradian and Circadian Behavioural Rhythms for Diagnosis of Biorhythmic State of Animals. *Biological Rhythm Research*, 30(2), 216-233. <https://doi.org/10.1076/brhm.30.2.216.1420>
- Scheibe, K. M., Robinson, T. L., Scheibe, A., & Berger, A. (2009). Variation of the phase of the 24-h activity period in different large herbivore species under European and African conditions. *Biological Rhythm Research*, 40(2), 169-179. <https://doi.org/10.1080/09291010701875070>
- Sierra, M. (1999). *Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador continental*. Proyecto Inefan/Gef-Birf y Ecociencia.

- Spoelstra, K., Wikelski, M., Daan, S., Loudon, A. S. I., & Hau, M. (2016). Natural selection against a circadian clock gene mutation in mice. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(3), 686-691. <https://doi.org/10.1073/pnas.1516442113>
- Stone, D. B., Cherry, M. J., Martin, J. A., Cohen, B. S., & Miller, K. V. (2017). Breeding chronology and social interactions affect ungulate foraging behavior at a concentrated food resource. *PLOS ONE*, *12*(6), e0178477. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0178477>
- Townsend, T. W., & Bailey, E. D. (1981). Effects of Age, Sex and Weight on Social Rank in Pinned White-tailed Deer. *American Midland Naturalist*, *106*(1), 92. <https://doi.org/10.2307/2425138>
- Valeix, M., Chamaillé-Jammes, S., & Fritz, H. (2007). Interference competition and temporal niche shifts: Elephants and herbivore communities at waterholes. *Oecologia*, *153*(3), 739-748. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0764-5>
- Webb, S. L., Gee, K. L., Strickland, B. K., Demarais, S., & DeYoung, R. W. (2010). Measuring Fine-Scale White-Tailed Deer Movements and Environmental Influences Using GPS Collars. *International Journal of Ecology*, *2010*, 1-12. <https://doi.org/10.1155/2010/459610>
- Yearsley, J. M., & Javier Pérez-Barbería, F. (2005). Does the activity budget hypothesis explain sexual segregation in ungulates? *Animal Behaviour*, *69*(2), 257-267. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.04.010>