

Abundancia de tepezcuintle (*Cuniculus paca*) y relación de su presencia con la de competidores y depredadores en una selva tropical

Antonio Santos-Moreno^{1*} y Gabriela Pérez-Irineo¹

Abstract

The tepezcuintle (*Cuniculus paca*) is one of the largest living rodents of Latin America. In many rural and indigenous communities, it is the most consumed wild mammal by its inhabitants, so its populations are subjected to considerable pressure, mainly by hunting and alteration and removal of its habitat. Our study estimated population density of the tepezcuintle and its temporal variation in a high evergreen forest in the eastern part of the state of Oaxaca, Mexico. We used camera traps and the ideal gas model, as well as the relationship between the presence of this species and the presence of their mammalian predators and competitors. The monthly average population density was 0.492 ± 0.361 individuals per hectare, and its variations are probably due ultimately to changes in precipitation. The presence of tepezcuintle showed an inverse and statistically significant relationship with that of its competitors (agouti) and predators (ocelot and jaguar). The tepezcuintles are mainly active between 18:00 and 02:00, while agouties are diurnal.

Key words: density, phototrapping, gas ideal model, Oaxaca, Mexico.

Resumen

El tepezcuintle (*Cuniculus paca*) es uno de los roedores vivientes más grandes de América Latina. En muchas comunidades rurales e indígenas es el mamífero silvestre más consumido por sus pobladores, por lo que se ejerce en ella una fuerte presión por la cacería, además hay que considerar el efecto por la alteración y eliminación de su hábitat. En este estudio se estima la densidad poblacional del tepezcuintle y sus variaciones temporales en una selva alta perennifolia en el este del estado de Oaxaca, México. Se utiliza fototrampeo y el modelo de gas ideal, así como la relación entre su presencia y la de sus mamíferos depredadores y competidores. La densidad poblacional promedio mensual se estimó en 0.492 ± 0.361 individuos por hectárea, y sus variaciones probablemente se deban en última instancia a las fluctuaciones en la precipitación. La presencia del tepezcuintle tuvo una relación estadísticamente significativa e inversa con la de sus competidores (serete) y depredadores (ocelote y

¹Laboratorio de Ecología Animal. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional, Calle Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México, 71230. E-mail: asantasm90@hotmail.com (AS-M), gabyririneo@hotmail.com (GP-I).

* Corresponding author

jaguar). Los tepezcuintles están activos principalmente entre las 18:00 y las 02:00, mientras que los seretes son de hábitos diurnos.

Palabras clave: densidad, fototrampeo, México, modelo de gas ideal, Oaxaca.

Introducción

Los roedores comprenden una porción sustancial de la carne de origen silvestre consumida por el ser humano, especialmente en zonas tropicales como América Latina, donde varias especies de caviás (*Cavia* spp., *Dolichotis* spp., *Microcavia* sp.), ratas espinosas (*Proechimys* sp.), seretes (*Dasyprocta* spp.) y tepezcuintles (*Cuniculus paca*) han sido consumidas por siglos (Fiedler 1990). Los seretes y tepezcuintles, pertenecen a los roedores vivientes más grandes (Pérez 1992), cuyos ejemplares adultos pesan entre 5 y 12 kg, llegando incluso hasta los 14 kg (Matamoros 1985; Aranda 2000).

El área de distribución del tepezcuintle incluye desde el sureste de San Luís Potosí, en México, hasta Paraguay, Guyana, sur de Brasil y noreste de Argentina (Woods y Kilpatrick 2005). Principalmente, habita en bosques tropicales lluviosos, aunque se le puede encontrar en una amplia variedad de hábitats boscosos (Pérez 1992). En muchas comunidades rurales e indígenas de América Latina, es el mamífero silvestre más consumido (Ayres *et al.* 1991; Zúñiga-Rodríguez 1994; Altrichter 1999-2000). Aunque se han desarrollado varios intentos para establecer criaderos en cautiverio, estos han tenido poco éxito por diversas razones, entre las que destacan, problemas reproductivos y de baja rentabilidad (Chacón-Vargas 1996). Por lo tanto, las poblaciones silvestres se ven sujetas a presión por la cacería y la alteración y eliminación de su hábitat (Barquero Rodríguez y Barquero Arroyo 2008). En varias zonas de su área de distribución, el tepezcuintle sufre importantes presiones de cacería, superiores incluso a las tasa de cosecha sostenibles (Baluarte Vásquez 1995; Zapata Ríos 2001; Sánchez y Vásquez 2007), y aunque no se han realizado estudios sistemáticos por largos periodos de tiempo, se ha podido observar una disminución considerable en la cosecha de esta especie en un tiempo corto (Rosales Meda *et al.* 2010).

El tamaño de las poblaciones de tepezcuintles está determinado por varios factores, principalmente los depredadores y competidores. En el caso del tepezcuintle, sus principales depredadores además del hombre, son el jaguar (*Panthera onca*), el ocelote (*Leopardus pardalis*), el tigrillo (*Leopardus wiedii*), el puma (*Puma concolor*), el jaguarundi (*Puma yagouaroundi*) y el coyote (*Canis latrans*; Pérez 1992). Por otra parte, en cuanto a los competidores, aunque existen distintos grados de superposición en la dieta de *C. paca* y la de varias especies de marsupiales, roedores, ungulados, prociónidos y primates (Glanz 1983), probablemente la competencia alimentaria más fuerte ocurre con el serete (*Dasyprocta punctata*), otro roedor de hábitos conductuales similares al tepezcuintle. Ambas especies muestran una superposición alta en su dieta, aunque con diferencias en la cantidad de consumo (Smythe *et al.* 1982), defienden territorios pequeños de menos de dos hectáreas (Heaney y Thorington 1978; Smythe 1978; Smythe *et al.* 1982), prefieren sitios similares para construir madrigueras (Smythe 1978; Marcus 1984), e incluso muestran la misma respuesta a la presencia del hombre (Wright *et al.* 1994). La abundancia de especies frugívoras como *C. paca* y *D. punctata* parece también estar limitada por la disponibilidad de recursos alimentarios (Smythe *et al.* 1982).

Debido a su importancia como fuente de proteína y a las presiones a que las poblaciones del tepezcuintle están sujetas, resulta relevante conocer cuál es el tamaño de sus poblaciones. El objetivo de este estudio es estimar la densidad de tepezcuintles en una selva tropical del sureste del estado de Oaxaca, México, por medio de fototrampeo, así como la relación entre su presencia y la de sus depredadores y competidores.

Material y Métodos

Área de estudio. El estudio se llevó a cabo en el municipio de Santa María Chimalapa, en el este del estado de Oaxaca, México. Este municipio, junto con San Miguel Chimalapa integran la región conocida como Los Chimalapas, que abarcan una superficie estimada en 590,993 hectáreas, de las cuales 462,000 corresponden a un mosaico complejo de selvas y bosques en un buen estado de conservación, pero que en los últimos años ha comenzado a verse alterada (Salas-Morales *et al.* 2001; Martínez Pacheco 2012). En Los Chimalapas están representados alrededor del 20 al 40% de las especies de vertebrados de México, por lo tanto, es de las zonas faunísticas más ricas del país (Navarro-Sigüenza *et al.* 2008). Es considerada, además, un centro de diversidad de plantas y árboles tropicales, una de las áreas de concentración de especies endémicas de la flora de México y un refugio del Pleistoceno (Navarro-Sigüenza *et al.* 2008). La vegetación dominante es el bosque tropical perennifolio, con árboles que sobrepasan los 30 m de altura e incluye especies como *Gutteria anomala*, *Dialium guianense*, *Terminalia amazonia*, *Sloanea tuerkheimii*, *Brosimum alicastrum*, *Bursera simaruba*, *Lonchocarpus* sp. y *Guarea* spp. en el estrato más alto (Salas-Morales *et al.* 2001).

Obtención de datos de campo. Los estudios de campo basados en observaciones directas o capturas de tepezcuintles son difíciles y los resultados en muchas ocasiones están sesgados e incompletos porque los animales son nocturnos y evitan las trampas (Beck-King *et al.* 1999). Aunque se han realizado algunos intentos a partir de métodos indirectos como huellas (Contreras-Díaz *et al.* 2009) o conteos de madrigueras (Beck-King *et al.* 1999; Parroquín Pérez *et al.* 2010), estos también se ven limitados por las condiciones de visibilidad y las características del terreno. Una alternativa es el uso de datos de fototrampeo. De julio a diciembre de 2008, se estableció cada mes un transecto diferente de 5 km de longitud, ubicado al azar, en el cual se colocaron 10 fototampas *Cuddeback® digital scouting cameras* (Non Typical, Inc., Park Falls, WI, EUA), una cada 500 m. Esta distancia se eligió porque el área de actividad estimada para el tepezcuintle a partir de radiotelemetría es de 3.34 ha (Beck-King *et al.* 1999) y suponiendo áreas de forma circular, el diámetro de cada una de estas es de 209.28 m y aún en el caso de que existan áreas adyacentes, dado el comportamiento territorial (Ortega-R. y Arita 2005).

La distancia seleccionada hace poco probable que un mismo individuo sea registrado en más de una fototrampa. Cada cámara se ubicó y aseguró en la base de un árbol, a una altura de aproximadamente 50 cm y frente a ellas, a aproximadamente 2 m, se colocaron frutas (plátano, mango y manzana) como atrayentes. Las trampas permanecieron activas por cinco días cada mes las 24 horas del día.

Para estimar la densidad del tepezcuintle a partir de fototrampeo se utilizó el modelo de gas ideal (Hutchinson y Waser 2007), que una aproximación física que no requiere del reconocimiento individual. Dicho modelo consiste en predecir las tasas y la duración de los encuentros entre los animales o grupos sociales que se mueven aleatoria

e independientemente, dadas una densidad poblacional, una velocidad y distancia determinadas a la que los encuentros se producen (Hutchinson y Waser 2007), en forma análoga a como se mueven las partículas de un gas. Aunque las marcas naturales como las franjas y las manchas varían notablemente entre individuos de tepezcuintle (Miththapala *et al.* 1989) y pueden servir como un sistema natural de marcaje, estas son asimétricas (Karanth *et al.* 2004), por lo que la identificación confiable requiere de fotografías de buena calidad de ambos costados de cada individuo que se registra por primera vez (Di Bitetti *et al.* 2006) y aun cuando se cuente con estas imágenes, existe la posibilidad de errores en la identificación, pues ésta depende de la experiencia de la persona que la realiza.

Así, conociendo la tasa promedio de obtención de fotografías por periodo de actividad (y/t), la velocidad promedio de desplazamiento de los miembros de la especie en el área de estudio (v) y el arco (θ) y la distancia de detección (r) de las fototrampas, es posible estimar la densidad poblacional (D) de acuerdo a Rowcliffe *et al.* (2008):

$$D = \frac{y}{t} \frac{\pi}{vr(2 + \theta)}$$

Los valores de los parámetros de las fototrampas (θ y r ; Tabla 1) se determinaron pasando en forma repetida frente a una fototrampa activa y midiendo el ángulo y la distancia en la cual se activaba el sensor (Rowcliffe *et al.* 2008). Debido a que no existen datos publicados específicos de movimientos y velocidad de desplazamiento para tepezcuintle, la velocidad promedio de desplazamiento se consideró igual a la de *D. punctata* (Aliaga-Rossel *et al.* 2008). Los miembros de esta especie se mueven en promedio 831 m por noche y están activos aproximadamente por 8.5 h, lo que determina una velocidad promedio (v) de 97.76 m/h. Aunque las fototrampas permanecieron activas permanentemente, la mayor cantidad de fotografías de tepezcuintles en el área de estudio se obtuvieron en un periodo de ocho horas (t ; Tabla 1). Se calculó la densidad mensual, su promedio a lo largo de todo el estudio y una estimación total considerando todos los datos de los seis meses que duró el estudio.

Se evaluó si la presencia de tepezcuintle es dependiente de la de competidores como el serete, depredadores como el ocelote y el jaguar, o de ambas clases, por medio de tablas de contingencia de 2 x 2. En cada caso, se consideró el número total de fototrampas en las cuales se registró al menos una fotografía de tepezcuintle y al menos una de cada una de las especies de las clases anteriores por mes. Las tablas se construyeron considerando el total de fototrampas en que se registró únicamente tepezcuintle, únicamente competidores, depredadores ó ambos, así como el total en que se registraron ambas en todo el estudio. Para conocer el sentido y la significancia de esta relación, se empleó el coeficiente de correlación no paramétrico de Spearman (ρ).

Resultados

Se realizó un esfuerzo de muestreo total de 300 trampas-día, con el que se obtuvieron 29 fotografías de tepezcuintle, la mayor cantidad de ellas (37.93%) en el mes de noviembre. Los registros fotográficos indicaron que esta especie estuvo activa desde las 2:25 hasta las 24:17, aunque el 79.3% de estos registros (23) ocurrieron entre las 18:00 y las 02:00 horas (Fig. 1). Considerando este lapso de ocho horas como el periodo de actividad

de la especie en el área de estudio, y con un esfuerzo total de 7,200 horas-trampa, se obtuvo una densidad promedio mensual de tepezcuintles (\pm la desviación estándar) de 0.492 ± 0.361 individuos/ha, con el valor más bajo (0.098) en octubre y el mayor (1.083) en noviembre (Tabla 1). Se indican también los datos de horarios de actividad máxima por especies registradas en este estudio en el Tabla 1.

Tabla 1. Parámetros de detección de fototrampas, características de desplazamiento, número de fotografías y horario de actividad máxima de *Cuniculus paca*, de sus competidores (serete) y depredadores (ocelote y jaguar) en Santa María Chimalapa, Oaxaca, México.

Parámetro	Mes							Total
	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre	Noviembre	Diciembre		
Fototrampas								
Distancia de detección (km)	0.01							
Ángulo de detección	0.175							
<i>Cuniculus paca</i>								
Horas de muestreo	1200							7200
Tasa de fototrampeo en 8 h	0.027	0.033	0.027	0.007	0.073	0.027	0.032	
Velocidad (km/h)	0.097							
No. de fotografías	4	5	4	1	11	4	29	
Densidad (individuos/ha)	0.394	0.492	0.394	0.098	1.083	0.394		
Horario de actividad máxima	De 18:00 a 02:00							
<i>Dasyprocta mexicana</i>								
No. de fotografías	0	2	0	0	0	3	5	
Horario de actividad máxima	De 06:00 a 16:00							
<i>Leopardus pardalis</i>								
No. de fotografías	3	1	0	0	0	2	6	
Horario de actividad máxima	De 04:00 a 07:00 y de 14:00 a 15:00							
<i>Panthera onca</i>								
No. de fotografía	0	0	1	0	0	0	1	

Adicionalmente, durante el periodo de estudio, se obtuvieron 68 fotografías de otras 12 especies de mamíferos de talla media y grande, entre ellas el serete (*Dasyprocta mexicana*; $n = 5$), el ocelote ($n = 6$) y el jaguar ($n = 1$). La primera fue analizada como especie competidora y las dos últimas como especies depredadoras del tepezcuintle. Debido a que sólo se obtuvo una fotografía para el jaguar, las tablas de contingencia se analizaron comparando entre tepezcuintle y serete, tepezcuintle y ocelote, tepezcuintle y depredadores, que incluyeron registros de ocelote y de jaguar, así como tepezcuintle y serete + depredadores. La presencia de tepezcuintle mostró una relación inversa y significativa con la del serete ($\chi^2 = 4.996$, $df = 1$, $P = 0.0253$, $\rho = -0.639$, $P = 0.0185$), ocelote en particular ($\chi^2 = 13$, $df = 1$, $P = 0.0003$, $\rho = -1$, $P = 0$), depredadores en general (ocelote + jaguar, $\chi^2 = 14$, $df = 1$, $P = 0.0001$, $\rho = -0.825$, $P = 0.0002$) y de serete + depredadores ($\chi^2 = 7.463$, $df = 1$, $P = 0.0062$, $\rho = -0.738$, $P = 0.0016$).

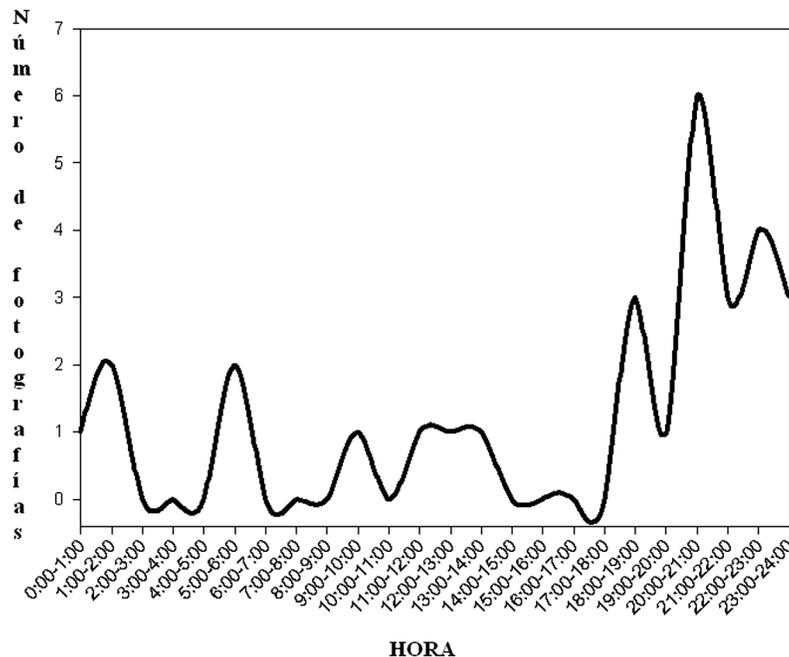


Figura 1. Actividad circadiana de *Cuniculus paca* en Santa María Chimalapa, Oaxaca, México.

Discusión

El valor de 0.492 ± 0.361 individuos/ha estimado con el modelo de gas ideal se encuentran dentro del intervalo observado en selvas tropicales de Centro y Sudamérica, como Barro Colorado, Panamá (0.26, Eisenberg y Thorington 1973; 0.70, Smythe *et al.* 1982; 0.40, Glanz 1983; 0.71, Wright *et al.* 1994), la Estación Biológica Cocha Cashu, Perú (0.03, Emmons 1987) y la costa del Pacífico en Costa Rica (de 0.67 a 0.70 cuando se estimó con observaciones directas y 0.93 por medio del número de madrigueras; Beck-King *et al.* 1999) y concuerda con la afirmación de que en general su abundancia típicamente es de menos de un individuo por hectárea (Eisenberg 1980), aunque dependiendo de la disponibilidad de alimento y la presión de cacería local, este puede ser mucho mayor. Las variaciones mensuales probablemente se deban a la disponibilidad de frutos maduros, que a su vez está determinada principalmente por la cantidad de lluvia. En la zona de estudio la mayor precipitación ocurre en los meses de septiembre y octubre (INIFAP 2012), antes de que se observe la mayor densidad de tepezcuintles, que ocurrió en noviembre.

Aunque se ha estimado la densidad poblacional de tepezcuintles con otros métodos, algunos de ellos presentan limitantes. Por ejemplo, los censos sobre transectos, que son una forma común de estimar la densidad poblacional de aves y mamíferos, tienden a subestimarla, en ocasiones hasta la mitad de su número real (Beck-King *et al.* 1999). Por otra parte, el conteo de madrigueras arroja estimaciones confiables (Beck-King *et al.* 1999), pero en zonas con vegetación densa, como el área de estudio del presente trabajo, su ubicación es difícil y por lo tanto, las estimaciones en estas condiciones pueden subestimar el valor real.

En la comunidad de mamíferos de Santa María Chimalapa destacan como posibles competidores del tepezcuintle el serete, y como depredadores el ocelote y jaguar,

respectivamente. El tepezcuintle parece evitar los lugares con presencia tanto del serete como de los depredadores, tal como lo sugiere el número bajo de fototampas en las que se registró a ambos, quizá como una estrategia para disminuir la competencia en el caso del serete o para evitar la depredación, en el caso del ocelote y el jaguar. Por otra parte, los datos indican una separación temporal de las actividades de tepezcuintles y seretes, en donde el primero mostró actividad principalmente nocturna, mientras que el segundo fue de hábitos diurnos. Esta separación ha sido observada en la isla de Barro Colorado, Panamá entre tepezcuintles y otra especie de serete, *D. punctata* (Smythe 1978).

Se registró una relación inversa de la presencia del tepezcuintle y las de ocelote y jaguar. Aunque ambos son considerados como depredadores importantes en aquellas zonas en que son simpátricos (Pérez 1992; Wright *et al.* 1994; Moreno *et al.* 2006; Estrada Hernández 2008). En este estudio la presencia de tepezcuintle puede ser limitada principalmente por la del ocelote, ya que tanto el tepezcuintle como el serete aportan la mayor cantidad de biomasa para este depredador (de Oliveira *et al.* 2010). Además, tanto el tepezcuintle como el ocelote son nocturnos, aunque los máximos de actividad no coinciden exactamente. Esta diferencia en los horarios de actividad puede minimizar el riesgo de depredación y maximizar la permanencia del tepezcuintle en la zona.

Por otra parte, en este estudio sólo se evaluó la relación entre la presencia de tepezcuintles y sus depredadores y competidores; sin embargo, otros factores que podría determinar la densidad poblacional y que no fueron considerados son la caería y la disponibilidad de alimento, que es de suma importancia en la determinación de la abundancia de especies frugívoras, como *C. paca* y *D. punctata* (Smythe *et al.* 1982).

El fototrampeo y el modelo de gas ideal presentan la ventaja de permitir muestrear áreas más grandes con el mismo número de fototampas que sí la estimación se realizara por medio del reconocimiento individual, pues este último requiere que al menos una proporción de las estaciones de fototrampeo cuenten con dos fototampas para obtener fotografías simultáneas de ambos costados de los individuos, pues se sabe que estas son asimétricas, mientras que el modelo del gas ideal sólo requiere de estaciones de fototrampeo con una sola fototampa. Esta aproximación tiene las desventajas de no permitir obtener información confiable sobre otros aspectos relacionados con el reconocimiento individual, como la proporción de sexos, la estructura de edades o los movimientos de los individuos.

Agradecimientos

El Instituto Politécnico Nacional de México proporcionó el apoyo económico para la realización del proyecto SIP-20080431, las autoridades del municipio de Santa María Chimalapa dieron facilidades para la realización del estudio. S. García Orozco y E. E. Pérez Cruz proporcionaron importante apoyo en el trabajo de campo.

Literatura citada

- ALIAGA-ROSSEL, E. R., R. W. KAYS, Y J. M. V. FRAGOSO. 2008. Home-range use by the Central American agouti (*Dasyprocta punctata*) on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 24:367–374.
- ALTRICHTER, M. 1999-2000. Importancia de los mamíferos silvestres en la dieta de pobladores de la Península de Osa, Costa Rica. *Revista Mexicana de Mastozoología*

4:95-103.

- ARANDA, M.** 2000. Huellas y rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Instituto de Ecología, A. C. Ciudad de México, México.
- AYRES, M., D. MAGALHAES-LIMA, E. DE SOUSA MARTINS, Y J. L. BARREIROS.** 1991. On the tract of the road: changes in subsistence hunting in a Brazilian Amazonian village. Pp. 82-92 in Neotropical wildlife use and conservation (Robinson, J. G., y K. H. Redford, eds.). University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.
- BALUARTE VÁSQUEZ, J.** 1995. Diagnóstico del sector fauna Región Amazónica. Documento técnico 17. Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana. Iquitos, Perú.
- BARQUERO RODRÍGUEZ, M. A., Y M. D. BARQUERO ARROYO.** 2008. Efecto de la dieta sobre la ganancia de peso en individuos de *Agouti paca* (Rodentia: Agoutidae) en cautiverio. *Revista Mexicana de Mastozoología* 12:6-16.
- BECK-KING, H., O. VON HELVERSEN, Y R. BECK-KING.** 1999. Home range, population density, and food resources of *Agouti paca* (Rodentia: Agoutidae) in Costa Rica: A study using alternative methods. *Biotropica* 31:675-685.
- CHACÓN-VARGAS, M.** 1996. Manejo en cautiverio y evaluación económica de la reproducción del tepezcuintle (*Agouti paca*) en la Región Atlántica de Costa Rica. Tesis de maestría en manejo de vida silvestre. Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica. 134 p.
- CONTRERAS-DÍAZ, R. B., A. SANTOS-MORENO, A. M. ALFARO, Y M. PÉREZ-LUSTRE.** 2009. Identificación individual de tepezcuintle (*Cuniculus paca*) mediante el uso de huellas. *Revista Mexicana de Mastozoología* 13:34-45.
- DE OLIVEIRA, T.G., M. A. TORTATO, L. SILVEIRA, C. B. KASPER, F. D. MAZIM, M. LUCHERINI, A. T. JÁCOMO, J. B. G. SOARES, R. V. MARQUES, Y M. SUNQUIST.** 2010. Ocelot ecology and its effect on the small-felid guild in the lowland neotropics. Pp. 559-580 in *Biology and conservation of wild felids* (Macdonald, D. W., y A. J. Loveridge, eds.). Oxford University Press. New York, EE.UU.
- DI BITETTI, M. S., A. PAVIOLO, Y C. DE ANGELO.** 2006. Density, habitat use and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. *Journal of Zoology* 270:153-163.
- EISENBERG, J. F.** 1980. The density and biomass of tropical mammals. Pp. 35-55 in *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective* (Soulé, M. E., y B. A. Wilcox, eds.). Sinauer Association. Sunderland, EE.UU.
- EISENBERG, J. F., Y R. W. THORINGTON.** 1973. A preliminary analysis of a neotropical mammal fauna. *Biotropica* 5:150-161.
- EMMONS, L. H.** 1987. Comparative feeding ecology of felids in a Neotropical rainforest. *Behavior, Ecology and Sociobiology* 20:271-283.
- ESTRADA HERNÁNDEZ, C. G.** 2008. Dieta, uso de hábitat y patrones de actividad del puma (*Puma concolor*) y el jaguar (*Panthera onca*) en la Selva Maya, Centroamérica. *Revista Mexicana de Mastozoología* 12:113-130.
- FIEDLER, L. A.** 1990. Rodents as a food source. Pp. 149-154 in *Proceedings of the Fourteenth Vertebrate Pest Conference* (Davis, L. R., y R. E. Marsh, eds.). Sacramento, EE.UU.
- GLANZ, W.** 1983. The terrestrial mammal fauna of Barro Colorado Island: censuses

- and long-term changes. Pp. 455-468 in *The Ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes* (Leigh, Jr. E. G., y D. M. Windsor, eds.). Smithsonian Institution Press. Washington, EE.UU.
- HEANEY, L. R., y R. W. THORINGTON, JR.** 1978. Ecology of Neotropical red-tailed squirrels, *Sciurus granatensis*, in the Panama Canal Zone. *Journal of Mammalogy* 59:846-851.
- HUTCHINSON, J. M. C., y P. M. WASER.** 2007. Use, misuse and extensions of 'ideal gas' models of animal encounter. *Biological Reviews* 82:335-359.
- INIFAP.** 2012. Red Nacional de Estaciones Estatales Agroclimatológicas. <http://clima.inifap.gob.mx/redclima/clima/est.aspx>. Fecha de consulta: 05/11/2012.
- KARANTH, U. K., J. D. NICHOLS, y S. N. KUMAR.** 2004. Photographic sampling of elusive mammals in tropical forests. Pp. 229-247 in *Sampling rare or elusive species; concepts, designs, and techniques for estimating population parameters* (Thompson, W. L. ed.). Island Press. Washington, EE.UU.
- MARCUS, M. J.** 1984. Behavioral ecology of paca (*Agouti paca*) on Barro Colorado Island, Panama. M. S. thesis, University of Maine. Orono, EE.UU.
- MARTÍNEZ PACHECO, A. I.** 2012. Monitoreo del cambio de uso de suelo en Los Chimalapas 2000-2003. Pp. 86-94 in *Una mirada desde el corazón de la jícara de oro. experiencias de conservación en la Selva Zoque de Los Chimalapas* (Ortega del Valle, D., T. Carranza López, y J. Martínez Pérez, eds.). World Wildlife Found México. Oaxaca, México.
- MATAMOROS, Y.** 1985. El tepezcuintle. *Biocenosis* 1:21-22.
- MITHTHAPALA, S., J. SEIDENSTICKER, L. G. PHILLIPS, S. B. U. FERNANDO, y J. A. SMALLWOOD.** 1989. Identification of individual leopards (*Panthera pardus kotiya*) using spot pattern variation. *Journal of Zoology* 218:527-536.
- MORENO, R. S., R. W. KAYS, y R. SAMUDIO, JR.** 2006. Competitive release in diets of ocelot (*Leopardus pardalis*) and puma (*Puma concolor*) after jaguar (*Panthera onca*) decline. *Journal of Mammalogy* 87:808-816.
- NAVARRO-SIGÜENZA, A. G., L. CANSECO MÁRQUEZ, y H. OLGUÍN MONROY.** 2008. Vertebrados terrestres de los Chimalapas: Una prioridad de conservación. *Biodiversitas* 77:10-15.
- ORTEGA-R., J., y H. T. ARITA.** 2005. *Cuniculus paca* (Linnaeus, 1776). Pp. 815-816 in *Los mamíferos silvestres de México* (Ceballos G., y G. Oliva, coords.). Fondo de Cultura Económica and Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, México.
- PARROQUÍN PÉREZ, J., S. GALLINA TESSARO, G. AGUIRRE LEÓN, y J. PÉREZ TORRES.** 2010. El tepezcuintle: estrategias para su aprovechamiento con base en la evaluación de su población y hábitat en el ejido Loma de Oro, Uxpanapa, Veracruz, México. Pp. 137-160 in *Uso y manejo de fauna silvestre en el norte de mesoamérica* (Guerra Sosa, M. M., S. Calmé, S. Gallina Tessaro, y E. J. Naranjo Piñera, coords.). Serie Hablemos de Ciencia y Tecnología. Secretaría de Educación de Veracruz, Instituto de Ecología A. C. y El Colegio de la Frontera Sur. Xalapa, México.
- PÉREZ, E. M.** 1992. *Agouti paca*. *Mammalian Species* 404:1-7.
- ROSALES MEDA, M., M. S. HERMES CALDERÓN, y J. R. MORALES ÁLVAREZ.** 2010. Caracterización de la cacería de subsistencia en comunidad Maya-Q'eqchi' del área de influencia

- del Parque Nacional Laguna Lachuá, Guatemala. Pp. 25-52 in *Uso y manejo de fauna silvestre en el norte de Mesoamérica* (Guerra Sosa, M. M., S. Calmé, S. Gallina Tessaro, y E. J. Naranjo Piñera, coords.). Serie Hablemos de Ciencia y Tecnología. Secretaría de Educación de Veracruz, Instituto de Ecología A. C. y El Colegio de la Frontera Sur. Veracruz, México.
- ROWCLIFFE, J. M., J. FIELD, S. T. TURVEY, Y C. CARBONE.** 2008. Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *Journal of Applied Ecology* 45:1228–1236.
- SALAS-MORALES, S. H., L. SCHIBLI, Y E. TORRES BAHENA.** 2001. La importancia ecológica y biológica. Pp. 27-41 in *Chimalapas: la última oportunidad* (Aparicio, R., ed.). World Wild Found, Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Oaxaca, México.
- SÁNCHEZ, A., Y P. VÁSQUEZ.** 2007. Presión de caza de la comunidad nativa Mushuckllacta de Chipaota, zona de amortiguamiento del Parque Nacional Cordillera Azul, Perú. *Ecología Aplicada* 6:131-138.
- SMYTHE, N.** 1978. The natural history of the Central American Agouti (*Dasyprocta punctata*). *Smithsonian Contributions to Zoology* 257:1-52.
- SMYTHE, N., W. E. GLANZ, Y E. G. LEIGH, JR.** 1982. Population regulation in some terrestrial frugivores. Pp. 227-238 in *The Ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes* (Leigh, Jr. E. G., y D. M. Windsor, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, EE.UU.
- WOODS, C. A., Y C. W. KILPATRICK.** 2005. Infraorder Histicognathi. Pp. 1538-1600 in *Mammal Species of the World, a taxonomic and geographic reference* (Wilson, D. E., y D. A. M. Reeder, eds.). The Johns Hopkins University Press. Baltimore, EE.UU.
- WRIGHT, S. J., M. E. GOMPPER, Y B. DELEON.** 1994. Are large predators keystone species in Neotropical forests? The evidence from Barro Colorado Island. *Oikos* 71:279-294.
- ZAPATA RÍOS, G.** 2001. Sustentabilidad de la cacería de subsistencia: el caso de cuatro comunidades Quichuas en la Amazonia Nororiental Ecuatoriana. *Mastozoología Neotropical* 8:59-66.
- ZÚÑIGA-RODRÍGUEZ, T.** 1994. *Tras la huella y el trillo del tepezcuintle (Agouti paca): Biología, uso tradicional y manejo del tepezcuintle.* Editorial San José, Fundación Neotropical Costa Rica / Programa Regional de Vida Silvestre para Mesoamérica y el Caribe / Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. San José, Costa Rica.

Sometido: 20 de noviembre de 2012

Revisado: 19 de diciembre de 2012

Aceptado: 16 de enero de 2013

Editor asociado: Consuelo Lorenzo

Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández