



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

**Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo
Integral Regional, Unidad Oaxaca**

**Maestría en Ciencias en Conservación y
Aprovechamiento de Recursos Naturales
(Biodiversidad del Neotrópico)**

**Dinámica poblacional y caracterización de micro hábitat
del tepezcuintle (*Cuniculus paca*) en una Selva mediana de la
Sierra Norte de Oaxaca, México.**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS**

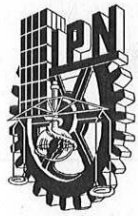
PRESENTA:

BIÓL. ERIKA GARCIA CASIMIRO.

DIRECTOR.

DR. JOSÉ ANTONIO SANTOS MORENO

Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México. Diciembre 2018



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca siendo las 14:00 horas del día 6 del mes de noviembre del 2018 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CIIDIR OAXACA para examinar la tesis titulada:
Dinámica poblacional y caracterización de micro hábitat del tepezcuintle (*Cuniculus paca*) en una selva mediana de la Sierra Norte de Oaxaca, México"

Presentada por el alumno:

García Casimiro
Apellido paterno Apellido materno
Nombre(s) Erika

Con registro:

A	1	7	0	4	6	5
---	---	---	---	---	---	---

Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales

Después de intercambiar opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISIÓN REVISORA

Director(a) de tesis

Dr. José Antonio Santos Moreno

Dra. Demetria Martha Mondragón Chaparro

Dr. John Newhall Williams

Dr. Marcelo Ulises García Guerrero

Dr. Matthias Rös

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE
PROFESORES

Dr. Salvador Isidro Belmonte
Jiménez



CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
C.I.I.D.I.R.
UNIDAD OAXACA
I.P.N.



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESION DE DERECHOS

En la Ciudad de Oaxaca el día 4 del mes de diciembre el año 2018, el (la) que suscribe **Erika García Casimiro** alumno(a) del Programa de Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales con número de registro A170465, adscrito a Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección de los Dr. José Antonio Santos Moreno y cede los derechos del trabajo intitulado **Dinámica poblacional y caracterización de micro hábitat del tepezcuintle (*Cuniculus paca*) en una selva mediana de la Sierra Norte de Oaxaca, México**, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección eri.gc.02@gmail.com. Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Erika García Casimiro

Nombre y firma



CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
C.I.I.D.I.R.
UNIDAD OAXACA
I.P.N.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para la realización de la maestría ya que gracias a este apoyo fue posible el desarrollo de este proyecto.

Al Instituto Politécnico Nacional (IPN) por los apoyos económicos a los proyectos SIP-20171154 y SIP20180613 otorgados al Dr. José Antonio Santos Moreno.

Agradezco a mi director de tesis Dr. José Antonio Santos Moreno por permitirme estar bajo su dirección, por la confianza, paciencia y apoyo recibido, por contribuir de manera importante a mi formación académica, por todas sus sugerencias y enseñanzas al elaborar este proyecto, por impulsarme a mejorar, por el apoyo económico y claro, por su amistad incondicional.

Agradezco al Dr. John Newhall Williams por sus valiosas aportaciones en la tesis en especial la parte de vegetación y por el préstamo de material. Al Biólogo Raúl Rivera García por su tiempo y apoyo con sus conocimientos en SIG. A la Dra. Sandra Smith Aguilar por su apoyo y conocimientos de R.

Agradezco al laboratorio de Ecología Animal del CIIDIR Oaxaca y al Herbario del CIIDIR Oaxaca por brindarme las herramientas necesarias para la elaboración de la tesis.

Agradezco al Comisariado de Bienes comunales de Santiago Comaltepec por los permisos otorgados para realizar este estudio en especial a la comunidad de San Martín Soyolapam por todo su apoyo y facilidades para realizar el trabajo en campo, gracias a Doña Silvia y a los auxiliares en turno por ser tan accesibles.

Agradezco a los miembros de mi comité tutorial y comité revisor: Dr. John Newhall Williams, Dr. Matthias Rös, Dr. Marcelo Ulises García Guerrero, Dra. Demetria Martha Mondragón Chaparro, Dr. José Roberto Sosa, Dr. Gabriel Ramos Fernández y Dr. José Antonio Santos Moreno por todas las observaciones y sugerencias realizadas para mejorar esta tesis. De igual forma a todos los profesores del posgrado que formaron parte de mi formación académica, por todos los conocimientos transmitidos.

A mis compañeros y amigos de laboratorio y a quienes me acompañaron a campo: Nicté, Nancy, Natalia, Eber, Anita, Itzel, Alejandro, Gaby, Dulce y Elder gracias por el apoyo recibido en campo, por brindarme su amistad, por sus aportaciones al proyecto y por todas las aventuras vividas.

A mis compañeros y amigos del posgrado: Estefanía, Gladis, Daniel, Hermilo, Mariela, Víctor, Carlos, Alba, Magali, Josué, Tamayo, Chino, Elena, Emmanuel y Diana, agradezco su amistad, buenos momentos, consejos y demás, por hacer que mi estancia en la maestría y en Oaxaca fuera una de las mejores.

DEDICATORIA

Para mi familia... Papá y mamá gracias por su paciencia, cariño y apoyo, gracias por todo, son los mejores. A mis hermanos Dani y Naz, los adoro, gracias porque siempre están para mí. A mi hermosa hermana y sobrina Jatziry, que con tus ocurrencias, imaginación y tiernas palabras me alegras el alma. A Bris, Andy y a mis abuelas queridas, gracias a todos ustedes por apoyarme siempre.

Dr. José Antonio Santos Moreno, que sin usted nada de esto sería posible, tengo mucho que agradecerle, por todo el apoyo recibido, sus conocimientos aportados tanto a mi proyecto como a mi formación, por su amistad y divertidos momentos que hacían más ameno el trabajo en el laboratorio. Infinitas gracias.

Contenido

Resumen	1
Abstract	2
Antecedentes	5
Parámetros demográficos de tepezcuintle y estudios realizados en México	5
Características del microhábitat del tepezcuintle	8
El uso de foto-trampeo en los estudios de dinámica poblacional de mamíferos	8
Justificación	12
Objetivos	12
Objetivo general	12
Objetivos específicos	12
Materiales y métodos	12
Área de estudio	12
Modelo de estudio	14
Muestreo en campo	17
Análisis de datos.	20
<i>Abundancia y densidad</i>	20
<i>Proporción de sexos y tiempo de residencia</i>	25
<i>Patrón de Actividad</i>	25
<i>Caracterización del microhábitat</i>	26
Resultados	26
Abundancia y densidad	26
<i>Evaluación de los supuestos de modelos para poblaciones demográficamente cerrados y estimación del tamaño poblacional</i>	26
<i>Evaluación de los supuestos de modelos para poblaciones demográficamente abiertas y estimación de la supervivencia, emigración temporal, probabilidad de captura, probabilidad de recaptura y probabilidad de mezcla</i>	28
Proporción de sexos y tiempo de residencia	28
Patrón de actividad	28
Caracterización del microhábitat	33
Discusión	36
Limitaciones del estudio	40
Conclusiones	41
Literatura citada	41

Índice de figuras

Figura 1. Localización de los sitios de estudio en la Sierra Norte, Oaxaca	14
Figura 2. Esquema de los sitios donde se caracterizó el hábitat. El centro de la parcela se ubicó en el sitio donde se encontraba la fototrampa, dentro de cada parcela se ubicaron cinco cuadros de 1 m ² distribuidos en las esquinas y centro de la parcela, donde se midió la cobertura del suelo.....	19
Figura 3. Identificación individual de tepezcuintle, fotografías de una hembra (a, c y e), y fotografías de un macho (d, d y f) en el sitio de estudio, los individuos se identificaron por sus patrones de manchas y rasgos individuales	20
Figura 4. Representación del modelo Robusto de Pollock. Cada periodo primario está conformado por múltiples periodos secundarios	22
Figura 5. Patrón de actividad del tepezcuintle (<i>Cuniculus paca</i>) en una selva mediana de la Sierra Norte de Oaxaca.....	29
Figura 6. Coeficiente de traslape del patrón de actividad entre el tepezcuintle y sus potenciales competidores (a-i); a) <i>C. rubra</i> , b) <i>D. punctata</i> , c) <i>D. novemcinctus</i> , d) <i>Didelphis sp.</i> , e) <i>M. temama</i> , f) <i>N. narica</i> , g) <i>P. tajacu</i> , h) <i>Sciurus sp.</i> , y i) <i>Sylvilagus sp.</i> , y sus depredadores (j-o); j) <i>E. barbara</i> , k) <i>L. pardalis</i> , l) <i>L. wiedii</i> , m) <i>P. concolor</i> , n) <i>P. onca</i> , y o) <i>P. yagouaroundi</i> en una selva media de la Sierra Norte de Oaxaca	32
Figura 7. Porcentaje de varianza explicada por cada componente del ACP de las variables del microhábitat del tepezcuintle	34
Figura 8. Gráfico de los componentes 1 y 2; explican el 49.4 % de la varianza total, asociados al número de registros independientes de tepezcuintle (0-62 RI)	35

Índice de cuadros

Cuadro 1. Densidad de población (individuos/km ²) de <i>Cuniculus paca</i> de sitios neotropicales que emplean diferentes métodos	7
Cuadro 2. Prueba de cerrazón demográfica, selección del modelo estadístico basado en datos de historias de captura-recaptura, abundancia estimada a partir del modelo y densidad de tepezcuintle en una selva mediana de la Sierra Norte de Oaxaca, 2016-2018	27
Cuadro 3. Número de registros independientes, porcentaje de eventos por patrón de actividad y su clasificación para Tepezcuintle, así como depredadores y competidores potenciales obtenidos a partir de fototrampeo en la Sierra Norte de Oaxaca, México de Junio de 2016 a Junio de 2018	30
Cuadro 4. Coeficiente de traslape (Δ_1) y comparación por medio de la prueba de Watson y Wheeler (W) entre los patrones de actividad del tepezcuintle y sus competidores y depredadores potenciales durante Junio 2016 a Junio 2018, en una selva mediana de la Sierra Norte de Oaxaca	32
Cuadro 5. Resultados del Análisis de Componentes Principales de las variables del microhabitat del tepezcuintle, se presentan los eigenvectores; el peso de cada variable que contribuye en la formación de los primero seis componentes principales	34

Índice de anexos

Anexo 1. Ejemplo de la estructura de la matriz de historias de captura-recaptura de tepezcuintle realizadas mediante identificación individual de 20 individuos en 15 ocasiones de muestreo en una selva mediana de la Sierra Norte de Oaxaca, México	56
Anexo 2. Modelos candidatos de <i>Cuniculus paca</i> en una selva mediana subperennifolia, donde S=probabilidad de supervivencia, γ_i = probabilidad de emigración temporal, π =probabilidad de mezcla, p=probabilidad de captura, c=probabilidad de recaptura, AICc=Criterio de información de Akaike corregido, Delta AICc=diferencias entre AICc del modelo respectivo y el mejor modelo, Peso AICc=contribución relativa a AICc de cada modelo al AICc del total de modelos	57
Anexo 3. Lista de especies vegetales que caracterizan el microhábitat de <i>Cuniculus paca</i> en la Sierra Norte, Oaxaca, México, 2018	59

Resumen

Las poblaciones de muchas especies de mamíferos silvestres se ven amenazadas por la presión antropogénica, las inferencias acerca de su dinámica poblacional son importantes para su conservación, sin embargo esta información es escasa debido a problemas metodológicos para realizar un muestreo efectivo de las poblaciones. Una de las especies que ha reducido sus poblaciones de forma considerable debido a la pérdida de su hábitat y la presión por la cacería es el tepezcuintle (*Cuniculus paca*). Este estudio tuvo como objetivo conocer algunos aspectos de la dinámica poblacional de tepezcuintle así como caracterizar su microhábitat en una selva mediana de la Sierra Norte de Oaxaca, México. El estudio se llevó a cabo por fototrampeo durante dos años, se generaron historias de captura-recaptura para 48 tepezcuintles por medio de identificación individual, se estimó la proporción de sexos y el tiempo de residencia, se evaluaron los patrones de actividad del tepezcuintle y su relación con sus potenciales competidores y depredadores mediante el coeficiente de traslape (Δ_1), la estructura de la vegetación se midió para cada estación de fototrampeo mediante parcelas de 400 m². Bajo el diseño robusto se modeló explícitamente la abundancia, densidad, supervivencia y emigración temporal, en los modelos se incorporó la heterogeneidad individual, respuesta a la trampa y las variaciones temporales. El modelo estimó un parámetro de emigración temporal 0.39, la tasa de supervivencia se estimó en 0.96. Se obtuvo una densidad de 6.94 a 11.35 ind/km². La densidad de tepezcuintle se mantuvo constante a lo largo del estudio y la supervivencia fue alta, sin variaciones temporales. No hubo diferencias estadísticamente significativas en la proporción de sexos. El tiempo de residencia media fue de 8.08 meses, 77% de los individuos se consideran residentes. De las especies consideradas como competidoras, la asociación más alta, fue entre el tepezcuintle y armadillo ($\Delta_1 = 0.87$), tlacuache (0.83) y conejo (0.65), para el caso de los depredadores, la mayor asociación se encontró con ocelote (0.81), tigrillo (0.75) y puma (0.69). Los sitios con un mayor número de registros independientes de tepezcuintle se caracterizaron por presentar mayor cobertura de protección vertical, porcentaje de hojarasca y se ubican a mayor altitud, mientras que los sitios con pocos registros presentan un mayor porcentaje de hierbas, rocas y suelo desnudo, número de árboles y cobertura de dosel. Los cambios en la abundancia de tepezcuintles en el sitio de estudio están determinados por la disponibilidad de alimento, la presencia de depredadores, la estructura del hábitat y la cercanía a cuerpos de agua. El fototrampeo es un método eficiente para realizar inferencias sobre la dinámica poblacional de especies elusivas como el tepezcuintle.

Palabras clave: *Parámetros demográficos, hábitat, fototrampeo, captura-recaptura, modelo robusto, tepezcuintle.*

Abstract

The populations of many species of wild mammals are threatened by anthropogenic pressures, inferences about their population dynamics are important for their conservation, however this information is limited due to methodological problems to perform an effective sampling of populations. One of the species that has reduced its populations considerably due to the loss of its habitat and the pressure by hunting is the tepezcuintle or paca (*Cuniculus paca*). Our goal in this study was to know some aspects of the population dynamics of paca and characterize its microhabitat in a Semi-Evergreen Forest at Sierra Norte of Oaxaca, Mexico. Sampling was conducted during two years using camera traps, we identify individual tepezcuintles by differences in the patterns of flank spots and obtained photographic capture-recapture histories for 48 individuals. We estimated the sex ratio and the residence time, the activity patterns of tepezcuintle as well as the temporal relationship between this specie and their potential competitors and predators by the coefficient of overlapping (Δ_1). The structure of the vegetation was measured for each camera trap station using 400 m² plots. These data were modeled under the robust design capture-recapture model, we explicitly modeled abundance, density, survival and temporary emigration, factors such individual heterogeneity, trap response, and time on probabilities of capture were incorporated into the models. The model estimated a temporary emigration parameter of 0.39, the survival rate was estimated at 0.96. Population density estimates, ranged from 6.94 to 11.35 ind/km². The tepezcuintle density remained constant throughout the study and survival was high, without temporal variations. There were no statistically significant differences in the proportion of sexes. The average residence time was 8.08 months, 77% of the individuals are considered residents. Of the species considered as competitors, the highest relationship was between the tepezcuintle and nine-banded armadillo ($\Delta_1 = 0.87$), opossum (0.83) and rabbit (0.65). In the case of predators, the greatest relationship was found with ocelot (0.81), margay (0.75) and puma (0.69). The sites with the largest number of independent records of tepezcuintle were characterized by having greater coverage of vertical protection, percentage of litter and are located at higher altitude, while sites with few records have a higher percentage of herbs, rocks and bare soil, number of trees and canopy cover. The changes in the abundance of tepezcuintle in the study site are determined by the availability of food, the presence of predators, the structure of the habitat and the proximity to water. The camera-trapping is an efficient method to make inferences about the population dynamics of elusive species such as tepezcuintle.

Key words: *Demographic parameters, habitat, camera-trapping, capture-recapture, robust design, tepezcuintle.*

Introducción

La dinámica poblacional de las especies silvestres, es decir, cómo varía la abundancia poblacional a lo largo del tiempo (Begon et al., 2006), se ve influenciada de forma compleja por diferentes factores estocásticos y deterministas. Entre las principales fuentes de variación estocástica en las poblaciones se encuentra la estocasticidad demográfica, la estocasticidad genética y la estocasticidad ambiental, mientras que entre las fuentes de variación deterministas se encuentran las enfermedades, que pueden llegar a ser una influencia importante de la dinámica poblacional de la vida silvestre, la calidad del hábitat que es altamente específica de cada especie debido a que todas las especies de vida silvestre necesitan ciertos alimentos, tipos de cobertura, condiciones climáticas y otras características para sobrevivir y reproducirse con éxito. Por otra parte la depredación afecta la dinámica poblacional de las presas a través del consumo directo, así mismo el riesgo de depredación actúa como una presión selectiva, influyendo sobre la selección de hábitat y comportamiento; la competencia interespecífica que surge del uso compartido de un recurso finito que conduce a interacciones negativas entre una o más de las especies que interactúan.

La forma en que las especies pueden competir es muy variada e incluye compartir un espacio con disponibilidad de recursos o bien excluir físicamente a las otras especies (Mills y Johnson, 2013), alternativamente la competencia puede conducir a una diferenciación de nicho, por lo que las especies que compiten buscan patrones diferentes en el uso de los recursos (Hutchinson, 1978), y finalmente, de los factores deterministas que influyen en las poblaciones de vida silvestre, quizá los de mayor peso son los efectos antropogénicos que resultan en la pérdida, degradación y fragmentación del hábitat, contaminación, introducción de especies no nativas y la sobreexplotación, entre otros (Mills y Johnson, 2013). Estos factores actúan sobre parámetros poblacionales, es decir los atributos numéricos que describen una propiedad de la población (e.g., abundancia, mortalidad, proporción de hembras; Silvy, 2012) y se ven reflejados en la tasa de crecimiento poblacional y las variaciones de la abundancia a través del tiempo (Begon et al., 2006).

Las inferencias sobre la dinámica poblacional de los mamíferos, aunque son de fundamental importancia para su conservación, son escasas debido a números problemas que conlleva la realización de estudios rigurosos a las escalas espaciales y temporales requeridas.

Los datos de las cámaras trampa se utilizan cada vez más para responder preguntas sobre la dinámica espacial y temporal de las poblaciones animales. Los enfoques de captura-recaptura (CR) se pueden utilizar para estimar la abundancia y densidad para animales que pueden identificarse individualmente a partir de fotografías (e.g. Karanth 1995, Karanth y Nichols 1998).

Los estudios de captura-recaptura se han llevado a cabo en distintos grupos de mamíferos silvestres (Trolle y Kéry, 2005), aunque los de distribución tropical han sido menos estudiadas, como ocurre con el tepezcuintle (*Cuniculus paca*), una especie importante en la dinámica de los bosques neotropicales, cumple papeles ecológicos en la estructura del hábitat como dispersores y depredadores de semillas (Camargo-Sanabria y Mendoza, 2016; De Osma Vargas-Machuca et al., 2014; Beck-King et al., 1999), regulación de microclimas, reciclaje de nutrientes, entre otros (De Osma Vargas-Machuca et al., 2014; Cartaya et al., 2016), por lo cual su ausencia influye en la regeneración de especies vegetales (Terborgh y Wright, 1994; Galetti et al., 2006; Jorge y Howe, 2009).

Por otra parte el tepezcuintle forma parte importante de la dieta base de depredadores como el puma (*Puma concolor*), la oncilla (*Leopardus tigrinus*), el coyote (*Canis latrans*), felinos en peligro de extinción como el jaguar (*Panthera onca*), el ocelote (*L. pardalis*) y el tigrillo (*L. wiedii*), y especies amenazadas como el jaguarundi (*P. yagouaroundi*) (Emmons, 1987; Pérez, 1992; Blake et al., 2012). Una alteración en sus poblaciones repercute en el mantenimiento de los bosques y en las redes tróficas (De Osma Vargas-Machuca et al., 2014).

La carne de tepezcuintle es considerada por muchas personas a lo largo de su área de distribución como una de las mejores y en muchas comunidades rurales e indígenas del neotrópico, es el mamífero silvestre más consumido (Altrichter 1999; Smythe, 1987). Han surgido esfuerzos para su producción en cautiverio, sin embargo, no ha tenido mucho éxito principalmente, por su bajo índice reproductivo y por su conducta agresiva (Smythe y Brown de Guanti, 1995), lo que ha conducido a una intensa cacería en todo su ámbito de distribución que, junto con la modificación y pérdida de su hábitat, han provocado una reducción de las poblaciones silvestres (Barquero Rodríguez y Barquero Arroyo, 2008; Montes, 2005; Pérez, 1992), incluso, se han llegado a ocasionar extinciones locales en el sureste de su distribución (Emmons, 2016).

Las estimaciones de abundancia y densidad para el tepezcuintle se han realizado principalmente a través de observaciones directas y conteo de madrigueras (Charles-Dominique et al., 1981; Terborgh, 1983; Beck-King et al., 1999; Parroquín et al., 2010; Figueroa de León et al., 2017), sin embargo estos métodos se pueden ver limitados por las condiciones de visibilidad y las características del terreno, por lo que una alternativa es el uso de datos de cámaras trampa (Santos-Moreno y Pérez-Irineo, 2013), principalmente porque es un animal elusivo de hábitos nocturnos (Beck-King et al., 1999).

El tepezcuintle se caracteriza por presentar franjas con manchas que varían notablemente entre individuos (Pérez, 1992), lo que sirve como un sistema natural de marcaje, la identificación individual de estos organismos permite realizar estimaciones más precisas de su tamaño poblacional, el cual está determinado principalmente por sus depredadores, competidores, disponibilidad de recursos alimenticios y calidad del hábitat (Beck-King et al., 1999; Santos-Moreno y Pérez Irineo, 2013).

El hábitat es uno de los factores más importantes que influyen en la distribución y abundancia de mamíferos (Geier y Best, 1980), algunas especies de mamíferos tienen requisitos específicos del hábitat como es el caso del tepezcuintle; una especie especialista con una alta preferencia por los hábitats selváticos, riverieños o riparios (Medellín, 1994; Rodríguez 1994), pocos estudios han cuantificado los factores dentro de una localidad que influyen en la abundancia de una especie, sin embargo el manejo de la fauna silvestre debe considerar las características y condiciones requeridas por las especies debido a que las poblaciones animales se pueden incrementarse, disminuir o mantenerse a través del manejo adecuado del hábitat (Delfín-Alfonso et al., 2013).

Antecedentes

Parámetros demográficos de tepezcuintle y estudios realizados en México

Para el tepezcuintle así como para muchos otros mamíferos neotropicales, aun no es posible responder a preguntas básicas sobre su historia natural (Beck-King et al., 1999). Información acerca de aspectos ecológicos (uso de madrigueras, dieta alimenticia, período de apariciones, uso de hábitats y otros) y de dinámica poblacional son citados en términos muy generales por Smythe (1987), Nowak (1991), Pérez (1992), entre otros.

Hay poca información sobre el tepezcuintle en condiciones naturales, la mayoría de los estudios sobre su biología y ecología se han realizado en cautiverio (Smythe, 1987;

Smythe y Brown de Guanti, 1995; Montes, 2001; Laska et al., 2003; Belaunde et al., 2008; Barquero Rodríguez y Barquero Arroyo, 2008; Bonilla-Morales et al., 2013). Las investigaciones en vida silvestre se han enfocado en documentar su dieta (Gallina, 1981; Beck-King et al., 1999; Dubost y Henry, 2006; Martínez-Ceceñas et al., 2018), uso de hábitat (Huanca-Huarachi et al., 2011; Guzmán-Aguirre, 2008; Figueroa de León et al., 2017), selección de hábitat (Goulart et al., 2009; Gutierrez et al., 2017), la caracterización de sus refugios (Aquino et al., 2012; Figueroa de León et al., 2016; Parroquín et al., 2010) y sus patrones de actividad (Muñoz et al., 2002; Gómez et al., 2005; Michalski y Norris, 2011; Blake et al., 2012; De Osma Vargas-Machuca et al., 2014; Leuchtenberger et al., 2018). También se han desarrollado otros estudios respecto a la presión de la caza sobre este roedor (Aquino et al., 2009).

A pesar de que la estimación de la densidad y abundancia de poblaciones de mamíferos es un componente importante para el manejo de la fauna silvestre y su hábitat (Walker et al., 2000), existen pocos datos sobre parámetros poblacionales del tepezcuintle, sobre todo por sus hábitos nocturnos y porque suelen evitar las trampas (Beck-King et al., 1999). Sin embargo, se han realizado algunos estudios donde estiman la densidad poblacional a partir de métodos de observación directa, frecuencia de huellas o conteo de madrigueras, entre otros (Beck-King et al., 1999; Contreras-Díaz et al., 2009; Parroquín et al., 2010) (Cuadro 1).

Cuadro 1. Densidad de población (individuos/km²) de *Cuniculus paca* de sitios neotropicales que emplean diferentes métodos.

País	Tipo de Vegetación	Método de estimación	<i>C. paca</i> / km ²	Fuente
Panamá	Bosque tropical	Observación en transecto	26	Eisenberg y Thorington, 1973
Guatemala	Bosque tropical	Observación en transecto	30	Charles-Dominique et al., 1981
Perú	Bosque tropical perennifolio	Observación en transecto	24	Terborgh, 1983
Perú	Bosque tropical	Observación en transecto	3.5	Emmons, 1987
Costa Rica	Bosque lluvioso	Observación en transecto	67-70	Beck- King et al., 1999
Perú	Varillal (planicie inundable)	Observación en transecto	6.92	Aquino et al., 2009
Bolivia	Vegetación ribereña y selvas pluviales	Observación en transecto	6.9	Huanca-Huarachi et al., 2011
Costa Rica	Bosque lluvioso	Conteo de madrigueras	93	Beck- King et al., 1999
Brazil	Pastizal herbáceo-boscoso	Fototrampeo	7.1-11.8	Leuchtenberger et al., 2018
El Salvador	Bosque semideciduo y bosque ripario	Fototrampeo	40	Rodríguez Girón y Girón, 2013
México	Selva alta perennifolia	Conteo de madrigueras	22.5	Parroquín et al., 2010
México	Bosque tropical perennifolio	Fototrampeo	49.2	Santos-Moreno y Pérez-Irineo, 2013
México	Bosque tropical	Fototrampeo	54	Figuroa de León et al., 2017

En México los estudios realizados con tepezcuintle en vida silvestre se refieren a su aprovechamiento (Gallina et al., 2012), realizado en el Parque estatal de la Sierra de Tabasco, la selección de los sitios donde establece sus madrigueras así como el uso, preferencia de

hábitat y aprovechamiento de la especie (Guzmán-Aguirre, 2008). En la Selva Lacandona, en el estado de Chiapas se ha estudiado la dieta (Gallina, 1981), Martínez–Ceceñas et al. (2018) quienes estudiaron los hábitos alimenticios del tepezcuintle, su conducta alimentaria así como estrategias de forrajeo, mencionan que los individuos muestran distintas estrategias de forrajeo de acuerdo con su edad y sexo, y logran identificar a los individuos por medio de reconocimiento del patrón de manchas, así como marcas distintivas por medio de trampas cámara. También se tienen datos sobre su abundancia y la tasa de extracción en la Selva Lacandona, obtenidos a través de estudios generales sobre poblacionales de mamíferos de talla media y grande y la cacería de subsistencia (Naranjo et al., 2004). Así mismo Figueroa de León et al. (2016) estimaron la ocupación de las cavidades de los tepezcuintle en la Selva Lacandona mediante trampas cámara e identificación individual. Se ha estimado una densidad de 54.7 individuos/km² en la época seca, mientras que en la lluviosa se estimaron 54.2 individuos/km² (Figueroa de León et al., 2017). En la región de los Chimalapas, Oaxaca se ha estimado una densidad de 49.2 individuos/km² mediante el uso de trampas cámara, la densidad se estimó con el modelo de gas ideal (Santos-Moreno y Pérez-Irineo, 2013).

Características del microhábitat del tepezcuintle

El hábitat proporciona los elementos necesarios para mantener poblaciones viables de vida silvestre, las relaciones con la complejidad del hábitat reflejan los requisitos de las especies de fauna como: disponibilidad de alimentos, protección contra depredadores, interceptación de la luz, entre otros. El tepezcuintle habita principalmente en bosques tropicales lluviosos, aunque ocurren en una amplia variedad de hábitats boscosos y prefiere áreas cerca del agua, desde ríos grandes, hasta pequeñas vertientes, áreas pantanosas y matorrales densos (Pérez, 1992), ocupan ámbitos hogareños relativamente pequeños (2-3 ha; Beck-King et al. 1999), por lo que pueden ser vulnerables a la erosión de hábitats marginales que conectan las poblaciones centrales en parches de bosques (Gutierrez et al., 2017), aunque hay evidencia de que esta especie es tolerante a la modificación del hábitat y se puede asociar con la vegetación secundaria y los cultivos (Guzmán-Aguirre, 2008; Gallina et al., 2012).

El uso de foto-trampeo en los estudios de dinámica poblacional de mamíferos

La estimación de parámetros poblacionales de los mamíferos es un componente importante de los programas de monitoreo, para proveer datos para manejo adecuado, y de las

investigaciones ecológicas, para describir patrones de distribución y explicar los procesos que determinan esa distribución (Walker et al., 2000). El manejo y la conservación de la vida silvestre dependen críticamente de la comprensión de la dinámica de las poblaciones. La estimación de abundancia y densidad poblacional suelen ser objetivos primarios de la investigación de campo y el manejo de la fauna silvestre. Sin embargo estimar estos parámetros es bastante desafiante, debido al hecho de que los animales se mueven, se esconden y generalmente evitan ser detectados (Mills y Johnson, 2013).

El conocimiento del tamaño poblacional o de la densidad es a menudo un prerrequisito para un manejo eficaz (Fryxell et al., 2014). Las estimaciones de la densidad poblacional son particularmente valiosas, debido a que pueden usarse para estimar el tamaño de la población en áreas más grandes que el área de estudio original. Sin embargo, las estimaciones de densidad son vulnerables a una sobreestimación debido a las dificultades para hacer una estimación precisa del tamaño del área estudiada (área efectiva de muestreo) (Foster y Harmsen, 2012). El manejo y conservación de los mamíferos silvestres depende de métodos confiables de monitoreo de las tendencias de poblaciones para determinar su viabilidad, lo que requiere a su vez de poder distinguir individuos (Jekins y Marchington, 1969; Grigione et al., 1999; Jewell et al., 2001). Como consecuencia, se han desarrollado una variedad de métodos de campo para detectar animales y realizar estudios de población (Long y Zielinski, 2008).

Algunos métodos requieren la captura directa de los organismos, sin embargo estos métodos se consideran invasivos e implican un daño físico y riesgo de mortalidad (Arnemo et al., 2006), por otra parte los avistamientos son un método común que no implica la captura de los animales sin embargo presenta numerosas desventajas, como la dificultad de detectar animales, principalmente nocturnos y/o elusivos, por lo que se puede subestimar la ocurrencia, abundancia y densidad de los animales (Fragoso et al., 2016), mientras que los métodos indirectos como la identificación de excretas, huellas y otros rastros se consideran métodos no invasivos (Aranda, 2012; Long et al., 2012; Alibhai et al., 2017), que si bien son fáciles de implementar y menos costosos que otros métodos, no siempre son muy precisos ya que presentan un grado de incertidumbre inherente de identificación de especies (Long et al., 2012) y en algunos ambientes son difíciles de implementar (Alibhai et al., 2017), lo que da como resultado estimaciones erróneas de los parámetros de la población (Lyra-Jorge et al.,

2008). Por otra parte el fototrampeo es un método que ha revolucionado el estudio de la vida silvestre (Rowcliffe y Carbone, 2008), por un lado brinda evidencia de la presencia de especies reduciendo considerablemente las imprecisiones del observador y el sesgo común con otros métodos (Roberts, 2011), es un método eficiente, especialmente para registrar animales elusivos, solitarios o de baja densidad (Lyra-Jorge et al., 2008; Long et al., 2012). Aunque en un principio el número de fotografías por unidad de tiempo (tasa de captura) fue utilizado como un índice de abundancia, es un método controvertido, tanto por razones prácticas como teóricas principalmente por que no se puede estimar la probabilidad de detección (Pollock et al., 2002). Para especies que no son reconocibles de manera individual se ha propuesto la estimación de la densidad a través del Modelo de Encuentros Aleatorios (MEA), el cual se ha utilizado para predecir las tasas y la duración de los encuentros entre animales o grupos sociales que se mueven de forma aleatoria e independiente, de acuerdo a variables biológicas de la especie (actividad y velocidad de movimiento) y distancia y ángulo en que se produce el encuentro con la foto trampa (Hutchinson y Waser, 2007), aunque el modelo puede generar estimaciones de densidad confiables, no aporta información adicional sobre aspectos demográficos (Santos-Moreno y Pérez-Irineo, 2013). Así mismo, la aplicación adecuada de la técnica requiere una comprensión clara de sus restricciones: por un lado uno de los principales supuestos de este modelo es que los animales se comportan como partículas de gas ideal, moviéndose aleatoriamente e independientemente entre sí, lo que es poco realista para los animales en un entorno natural, donde los individuos responden unos a otros y a su entorno físico, así mismo requiere que la ubicación de las cámaras sea aleatoria en relación con la distribución de los animales, es decir, colocar las trampas de manera dirigida para maximizar las tasas de captura no es adecuado (Rowcliffe et al., 2008). Sin embargo para animales que pueden identificarse de manera individual en función de sus marcas naturales es posible realizar estimaciones robustas e imparciales de la abundancia y densidad mediante modelos de captura-recaptura (Karanth y Nichols, 1998).

Estos modelos se han empleado ampliamente en la estimación de parámetros demográficos como el tamaño de la población, la probabilidad de supervivencia y el reclutamiento de poblaciones de vida silvestre (Karanth 1995, Karanth y Nichols 1998), estos métodos son útiles porque ajustan las estimaciones de los parámetros demográficos para las probabilidades de detección (Kendall, 2001). Los modelos más simples de captura recaptura

son conocidos como métodos de enumeración (e.g. Mínimo Número de Individuos Vivos) y asumen que todos los organismos que integran la población presentan las mismas probabilidades de captura y recaptura a través del tiempo que dura el estudio, sin embargo es muy poco probable que esta situación se presente en la naturaleza (Krebs 1966; Santos-Moreno et al., 2007). Adicionalmente se encuentran los métodos probabilísticos que pueden dividirse en dos grupos; los modelos para poblaciones demográficamente cerradas, los cuales suponen que durante el periodo de estudio no se producen adiciones (nacimientos y /o inmigraciones) o eliminaciones (muertes y / o emigraciones) entre las ocasiones de muestreo (Long et al., 2012; McCrea y Morgan, 2014), por lo tanto las poblaciones tiene un tamaño constante durante todo el estudio (Pollock et al., 1990). Este tipo de modelos se han utilizado para estudios que abarcan periodos cortos de tiempo (Wallace et al., 2003; Silver et al., 2004; González-Maya, 2007; Heilbrun et al., 2006; Cavalcanti y Gese, 2009), sin embargo en muchos estudios de captura-recaptura no es posible suponer una población cerrada, dado que las poblaciones pueden sufrir pérdidas o adiciones en un lapso de tiempo corto (Schwarz, 2001; Zúñiga, et al., 2002; Gutiérrez-González et al., 2012). Mientras que los modelos para poblaciones demográficamente abiertas consideran que las adiciones y las eliminaciones permanentes de la población ocurrieron durante el estudio (McCrea y Morgan, 2014). Los métodos probabilísticos, a diferencia de los de enumeración, permiten evaluar diferentes fuentes de variación asociadas a los cambios a través del tiempo, la respuesta de comportamiento provocado por el método de captura y la marca, así como la heterogeneidad individual en las probabilidades de captura (Amstrup et al., 2010).

En muchos estudios, es posible utilizar diseños que combinan modelos para poblaciones demográficamente abiertas y cerradas (Pollock, 1982). Los parámetros estimados generalmente en estudios de captura y recaptura a largo plazo son el tamaño poblacional, la tasa de supervivencia y el reclutamiento para cada período de muestreo (Nichols, y Pollock, 1990). Los modelos de captura-recaptura proporciona dos tipos distintos de información que pueden usarse para estimar estos parámetros: (1) información de la recaptura de animales marcados que se usa para estimar las tasas de supervivencia y (2) información de la comparación de números de animales marcados y no marcados capturados en cada periodo de muestreo, información necesaria para estimar el tamaño de la población y el reclutamiento (Pollock et al., 1990).

Justificación

En la actualidad, el conocimiento que se tiene del tepezcuintle es incompleto, a pesar de su importancia biológica y alimentaria, existen hasta la fecha pocos estudios en condiciones naturales, ya que la mayor parte de la investigación sobre esta especie se ha dirigido hacia el manejo en cautiverio (Parroquín, 2010; Gallina et al., 2012), debido a que es una especie nocturna, evasiva y que oculta sus cavidades con hojarasca, lo que la hace difícil de estudiar (Pérez, 1992, Aquino et al., 2012; Figueroa de León et al., 2016). Aunque el tepezcuintle actualmente se encuentra en la categoría de menor preocupación de la IUCN es una especie cuyas poblaciones han disminuido de forma considerable debido a la cacería intensiva y pérdida de su hábitat. Este animal es importante para los ecosistemas y las comunidades humanas, lo que hace necesario asegurar un manejo sostenible de esta especie. Sin embargo, sin estimaciones exactas de su densidad, es muy difícil determinar si estas poblaciones se encuentran en buenas condiciones, por lo que es importante estudiar las características de la población y el hábitat para diseñar estrategias de conservación y aprovechamiento sostenible que permitan asegurar su conservación a largo plazo (Moreno-Valdez et al., 1997; Aquino et al., 2009; Parroquin et al., 2010; Zeiger, 2013).

Objetivos

Objetivo general

Conocer la dinámica poblacional del tepezcuintle (*Cuniculus paca*) y caracterizar su microhábitat en una selva mediana de la Sierra Norte de Oaxaca.

Objetivos específicos

Estimar la densidad del tepezcuintle y sus variaciones temporales por medio de modelos de captura-recaptura.

Determinar la proporción de sexos y el tiempo de residencia del tepezcuintle.

Conocer el patrón de actividad diario del tepezcuintle, de sus principales competidores y depredadores y su relación entre estos.

Caracterizar el microhábitat del tepezcuintle.

Materiales y métodos

Área de estudio. Se localiza en la región Sierra norte de Oaxaca, México, en el municipio de Santiago Comaltepec (Figura 1), en las coordenadas 17°33'50'' latitud norte y 96°32'52''

longitud oeste. Colinda al norte con los municipios de San Pedro Yólox y San Juan Bautista Valle Nacional; al este con Ayotzintepec e Ixtlán de Juárez; al sur con Ixtlán de Juárez y San Pablo Macuiltianguis; al oeste con San Juan Quiotepec y San Pedro Yólox (INEGI, 2005).

El clima es templado húmedo con abundantes lluvias en verano, semicálido húmedo con lluvias todo el año, cálido húmedo con lluvias todo el año, templado subhúmedo con lluvias en verano y semicálido subhúmedo con lluvias en verano. Presenta temperaturas que van de los 10 a los 26°C y una precipitación media anual de 800 a 4 000 mm (INEGI, 2005). La temporada de lluvias abarca los meses de junio a diciembre, mientras que la temporada de sequía de enero a mayo.

El área de estudio presenta altitudes que van de los 100 a los 800 msnm, la vegetación presente es principalmente selva mediana subperennifolia que se caracteriza por presentar un estrato de 20 a 30 m de altura, representado por especies como *Manilkara chicle*, *Protium copal*, *Tabebuia rosea*, *Cedrela odorata*, *Albizia guachapele*, *Brosimum alicastrum*, *Aspidosperma megalocarpon* y *Schizolobium parahyba*; también se presenta un estrato de 10 a 15 m de altura con especies de *Cupania dentata*, *Heliocarpus appendiculatus*, *Pseudobombax ellipticum*, *Cordia alliodora*, *Lonchocarpus lineatus*, *Acosmium panamense*, *Castilla elástica* y *Vochysia guatemalensis*. Es notable también un estrato arbóreo de 4 a 8 m, con especies de *Tabernaemontana alba*, *Crataeva tapia*, *Pleuranthodendron lindenii*, *Exostema mexicanum*, *Astronium graveolens*, *Louteridium donnell-smithii*, *Pouteria durlandii*, *Faramea occidentalis*, *Lonchocarpus guatemalensis*, *Ficus máxima*, *Stemmadenia donnell-smithii* y *Rechia mexicana*. En estratos inferiores es posible encontrar a *Rinorea hummelii*, *Chamaedorea elatior*, *Ch. tepejilote*, *Anthurium schlechtendalii* y varias especies de helechos. Son notables las trepadoras y los bejucos como *Desmoncus chinantlensis*, *Discorea mexicana*, *Philodendron spp.* y *Syngonium spp.* (Torres-Colín, 2004).

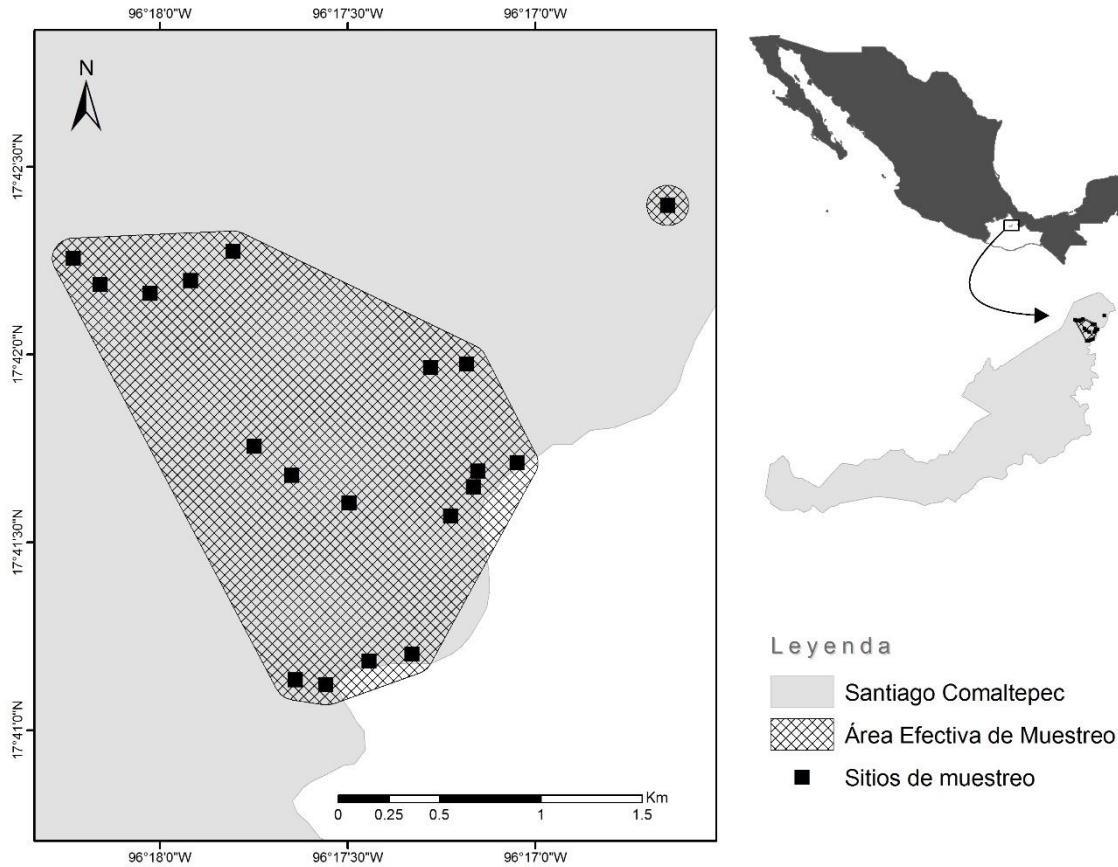


Figura 1. Localización de los sitios de estudio en la Sierra Norte, Oaxaca. El área efectiva de muestreo se calculó sumando el área del polígono muestreado por las trampas cámara más un buffer con el área de la mitad de la distancia máxima media que se mueve un animal (por sus siglas en inglés: $\frac{1}{2}$ MMDM).

Modelo de estudio

El tepezcuintle (*Cuniculus paca*, Linnaeus, 1776; Rodentia: Cuniculidae) es el roedor más grande del trópico mexicano, se caracteriza por tener un cuerpo robusto con extremidades cortas; tiene cuatro dedos en las patas delanteras y cinco en las traseras, con un pelaje corto y áspero de color pardo a marrón oscuro en ambos lados del cuerpo, desde el cuello, hasta la parte ventral, con tres o cuatro líneas longitudinales de manchas claras en los flancos (Nowak, 1991; Pérez, 1992; Aranda, 2000). Los machos son de mayor tamaño que las hembras y los adultos pesan entre 5 y 13 kg, con longitudes de 60 a 80 cm (Aranda, 2000; Montes, 2005). Las mejillas son prominentes debido al desarrollo de los arcos cigomáticos, que forman una caja de resonancia. Este rasgo (fenestración), que es una característica exclusiva de estos

animales, está más desarrollado en los machos y aparentemente es un amplificador de los sonidos que emiten (Nowak, 1991).

El área de distribución del tepezcuintle se extiende desde el sureste de San Luis Potosí en México, hasta Paraguay, Guyana, sur de Brasil y noreste de Argentina (Woods y Kilpatrick 2005; Aranda, 2000; Ortega y Arita, 2005; Pérez, 1992). En México se encuentra en las tierras bajas del Golfo de México, desde el sureste de Tamaulipas y San Luis Potosí hasta Chiapas, incluyendo la península de Yucatán. Se le ha registrado en los estados de Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, San Luis Potosí, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán (Botello et al., 2005; Moreno-Valdez et al., 1997; Ortega y Arita, 2005), y más recientemente en Puebla (Ramírez-Pulido et al., 2001) e Hidalgo (Rodríguez-Ruiz et al., 2012).

El tepezcuintle es un animal solitario, notoriamente territorial, terrestre y nocturno, aunque a veces es activo en las primeras horas de la mañana y al final de la tarde (Pérez, 1992) y limita su actividad durante iluminación intensa de la luna en zonas con vegetación secundaria que presentan dosel ralo (Michalski y Norris, 2011; Valsecchi et al., 2014). Durante la noche, entre los breves periodos de búsqueda de alimento, el tepezcuintle descansa a veces en lugares abiertos (Emmons y Feer, 1999, Ortega y Arita, 2005). Construye sus propias madrigueras de 2-6 m de profundidad o modifica las madrigueras de los armadillos en las orillas altas cerca del agua. Las madrigueras generalmente tienen dos entradas y están cubiertas por hojarasca (Pérez, 1992; Smythe y Brown de Guanti, 1995; Figueroa de León et al., 2016).

El tepezcuintle vive en parejas y ocupa un territorio de 2 a 3 ha (Beck-King et al., 1999; Smythe y Brown de Guanti, 1995), el macho y la hembra pueden ocupar la misma madriguera o madrigueras separadas, cada uno en un extremo del territorio, lo que les permite defender su territorio juntos (Gallina et al., 2012).

Los tepezcuintles en vida silvestre llegan a vivir entre 10 y 12 años y cerca de 20 en cautiverio (Smythe y Brown de Guanti, 1995; Bonilla-Morales et al., 2013). El periodo de gestación es de 114-154 días. Las crías nacen en cualquier mes del año, sin embargo existen dos épocas que presentan un mayor número de nacimientos: marzo y agosto-septiembre (Smythe y Brown de Guanti, 1995; Belaunde et al., 2008). La hembra tiene una cría por parto, pero pueden ocurrir mellizos, registrándose dos partos por año en cautiverio (Pérez, 1992;

Smythe y Brown de Guanti, 1995; Belaunde et al., 2008; Wallace et al., 2010; Bonilla-Morales et al., 2013). Al alcanzar el año de edad, el desarrollo zigomático es más notorio en los machos, acrecentándose con el pasar del tiempo (Smythe y Brown de Guanti, 1995). El ciclo de vida del tepezcuintle se caracteriza por tres etapas: 1) Lactación (neonato): Se inicia con el nacimiento y dura 15 a 30 días concluyendo con el destete, desde los primeros días, las crías se mantienen en la madriguera de la madre, poco a poco le siguen cuando sale en busca de alimento. A mediados de la segunda y tercera semana la madre inicia el período de destete natural al alejarse de la cría por espacios más largos de tiempo (Trujillo et al., 2005; Bonilla-Morales et al., 2013), 2) Crecimiento o levante (juvenil): Se inicia al momento del destete cuando la cría es alejada de la hembra y los cuidados del grupo se desvanecen, con un peso aproximado de 1.2 a 2 kg, a los 6 o 7 meses llega a pesar aproximadamente entre 6,5 y 7,8 kg. (Barquero Rodríguez y Barquero Arroyo, 2008; Bonilla-Morales et al., 2013), 3) Reproducción (adulto): Comienza con la vida sexual de los animales, la madurez sexual se alcanza de los 8 a 12 meses; en la etapa adulta las hembras pesan aproximadamente entre 8 y 10 kg y los machos entre 9 y 12 kg (Belaunde et al., 2008; Bonilla-Morales et al., 2013).

En cuanto a la dieta del tepezcuintle, cambia a lo largo de su área de distribución y presenta variación estacional según la disponibilidad de alimento (Laska et al., 2003; Pérez, 1992; Beck-King et al., 1999; Montes, 2005). Se ha observado que llega a comer hasta 75 especies de plantas, algunas de las que se han reportado con mayor frecuencia son el jobo (*Spondias mombin*), el sonzapote (*Licania platypus*), aguacate (*Persea americana*), plátano (*Musa paradisiaca*) y cacao (*Theobroma cacao*) (Beck-King et al., 1999; Muñoz et al., 2002; Figueroa de León et al., 2017; Martínez-Ceceñas et al., 2018).

El tepezcuintle presenta distintos niveles de superposición en cuanto a la dieta y hábitat con varias especies de marsupiales, roedores, ungulados, prociónidos y primates, entre los que destacan miembros de los géneros *Dasyprocta*, *Proechimys*, *Sciurus*, *Tayassu*, *Mazama*, *Eira*, *Nasua*, *Potos*, *Coendou*, *Cebus*, *Caluromys*, *Metachirus*, *Ateles* y *Alouatta* (Glanz 1983), sin embargo es probable que la competencia más fuerte ocurra con el serete (*Dasyprocta mexicana*), roedor diurno de tamaño similar que muestra alta superposición en su dieta, con diferencias en la cantidad de consumo (Smythe et al., 1982; Smythe 1978; Gómez et al., 2005; Aliaga-Rossel et al., 2008; Wallace et al., 2010). El serete tiene hábitos conductuales similares a los del tepezcuintle; viven en parejas, aunque con un ámbito

hogareño menor, construyen sus madrigueras en sitios similares y presentan la misma respuesta a la presencia del hombre (Eisenberg y Thorington, 1973; Smythe 1978; Wright et al., 1994). La abundancia de especies frugívoras como *C. paca* y *D. mexicana* también está limitada por la cantidad de recursos alimentarios disponibles en periodos de escasez (Smythe et al., 1982; Wallace et al., 2000).

Algunos recursos como cuerpos de agua y la vegetación arbórea son esenciales para la permanencia del tepezcuintle (Pérez, 1992; Goulart et al., 2009; Figueroa de León et al., 2016). Los cuerpos de agua representan una vía de escape ante el ataque de depredadores e intervienen también, en el éxito reproductivo (Parroquín et al., 2010), mientras que la disponibilidad de vegetación arbórea y troncos tirados permite el establecimiento de madrigueras y se asocia con la disponibilidad de alimento (Figueroa de León et al., 2016).

El tepezcuintle es un consumidor oportunista de material vegetal, es principalmente frugívoro y come una gran variedad de frutos silvestres y cultivados, aunque también come semillas y material vegetal, incluyendo brotes, raíces, tubérculos, bulbos, rizomas, hojas y hierbas (Laska et al., 2003; Pérez, 1992; Beck-King et al., 1999; Montes, 2005).

Muestreo en campo.-El estudio se llevó a cabo durante dos años, de Junio de 2016 a Junio de 2018 mediante el método de fototrampeo. Se establecieron 20 estaciones de muestreo. Las trampas fueron colocadas de manera permanente en senderos, bordes de montañas, cañadas, arroyos secos y márgenes de río, espaciadas a una distancia de 0.2 a 1.5 km en función del ámbito hogareño promedio del tepezcuintle (2 ha; Beck-King et al. 1999). En cada estación de muestreo se instaló una cámara trampa modelo Bushnell Trophy Cam™ con sensor infrarrojo pasivo, a una altura no mayor de 40 cm del nivel del suelo, de acuerdo a la topografía e inclinación del área de muestreo. El circuito de estas cámaras fue programado para permanecer activo durante las 24 horas, tomando 3 fotografías y un video de 10 a 20 s por evento, con un intervalo de 1 segundo entre la última fotografía y el video, en cada fotografía detectada se imprime la hora y fecha.

Cada trampa se colocó a por lo menos 2 metros del punto más cercano donde un animal puede cruzar el campo de detección del sensor. Se quitó todo obstáculo (plantas, palos, ramas) del área cercana a la cámara, ya que cualquier obstrucción al sensor disminuye la capacidad de detección de la trampa-cámara y puede producir fotografías nulas. Los

equipos se aseguraron a los troncos de los arboles con un cable de acero flexible (Medellín et al., 2006). La posición de cada equipo fue georeferenciada con un geoposicionador modelo Garmin e-trex 20x. Las cámaras fueron revisadas una vez al mes, para obtener datos generales entre visitas y reemplazar pilas agotadas, tarjetas de memoria y trampas descompuestas.

Caracterización de microhábitat.- En este estudio se obtuvieron características del hábitat asociadas a cada estación de fototrampeo, de acuerdo con Dueser y Shugart (1978), Higgins et al. (1996) y Lee y Carroll (2014) para la selección de variables del hábitat se consideró: 1) variables de la estructura del hábitat que aporten información que se sabe o se sospecha intervienen en la abundancia local del tepezcuintle; 2) cada variable debe medirse de manera rápida y precisa con procedimientos de muestreo no destructivos; 3) las variables deben tener poca variación dentro de la temporada en relación con la variación interestacional; y 4) cada variable debe describir el entorno en las inmediaciones del sitio de captura, por lo tanto, la ubicación de las parcelas de vegetación está influenciada por los sitios en donde se ha observado tepezcuintles.

En cada estación de muestreo se establecieron parcelas rectangulares de 40 x 10 m (400 m²), el centro de cada parcela se ubicó en el sitio donde se encontraba la fototrampa (Figura 2), el lado más largo se trazó perpendicular a la pendiente y en cada parcela se obtuvo la densidad arbórea, es decir el número de árboles por unidad de área la cual se midió a partir del conteo total de los individuos para cada parcela (Higgins et al., 1996), se contabilizaron las especies arbóreas con un diámetro a la altura del pecho (DAP) \geq 10 cm, debido a que son arboles suficientemente maduros que proveen de frutos que pueden servir como alimento para el tepezcuintle. A cada árbol se le midió el DAP con una cinta diamétrica a una altura de 1.3 m de la superficie de suelo, la altura de los árboles se midió con un clinómetro a una distancia fija de 15 metros a la base del árbol. Adicionalmente se identificaron las especies arbóreas con claves especializadas (Pennington, 2005; Velázquez et al., 2009; Vázquez-Torres et al., 2010), la base de datos en línea Plant List y con ayuda del herbario del CIIDIR-Oaxaca.

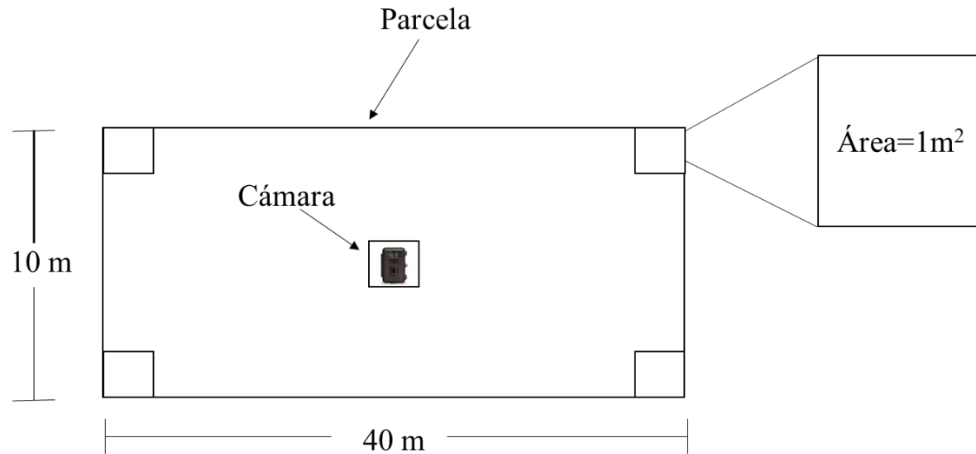


Figura 2. Esquema de los sitios donde se caracterizó el hábitat. El centro de la parcela se ubicó en el sitio donde se encontraba la fototrampa, dentro de cada parcela se ubicaron cinco cuadros de 1 m^2 distribuidos en las esquinas y centro de la parcela, donde se midió la cobertura del suelo.

Se realizaron mediciones de la cobertura de dosel en los cuatro puntos cardinales con un densiometro esférico cóncavo. Se midió la cobertura de protección vertical en cada estación de muestreo en los cuatro puntos cardinales con el uso de una regla de $2 \text{ m} \times 5 \text{ cm}$ dividida en 10 secciones de $20 \text{ cm} \times 5 \text{ cm}$ pintadas de manera alterna en blanco y negro. La regla se colocó vertical a un punto y se contó el número de secciones visibles a una distancia de 15 m. La diferencia con respecto al total de secciones se expresó como un porcentaje de cobertura que protege al tepezcuintle de sus depredadores (Griffith y Youtie, 1988).

En cada estación de muestreo se midió la altitud, orientación y exposición del terreno, para lo cual se utilizó un GPS Garmin e-trex 20x. También se estimó el porcentaje de predregosidad, así como la cobertura del suelo en sitios de 1 m^2 delimitados por un cuadro de PVC que se colocaron en cada esquina y centro de la parcela. El porcentaje de pendiente se determinó utilizando un transportador con un péndulo, realizando lecturas en los cuatro puntos cardinales de cada estación de muestreo. La sinuosidad se obtuvo al promediar el total de ángulos de inclinación determinados por estación, y se refiere a lo accidentado del terreno (Ortiz-Martínez et al., 2005). Se realizó un solo muestreo de vegetación, en el mes de mayo de 2018, de esta manera se evita el efecto de la variación estacional de algunas variables.

Análisis de datos.

El esfuerzo total de muestreo se obtuvo multiplicando el número total de cámaras por el total de días de muestreo (Medellín et al., 2006).

Abundancia y densidad.- Una vez obtenidas todas las fotografías, se identificaron los individuos de tepezcuintle mediante comparaciones de los patrones de manchas con datos del flanco con más registros (Figura 3) y con esta información se construyeron historias de captura y recaptura para cada individuo (Anexo 1). Se estableció la presencia de manera mensual, es decir cada mes fue considerado como una ocasión de muestreo.

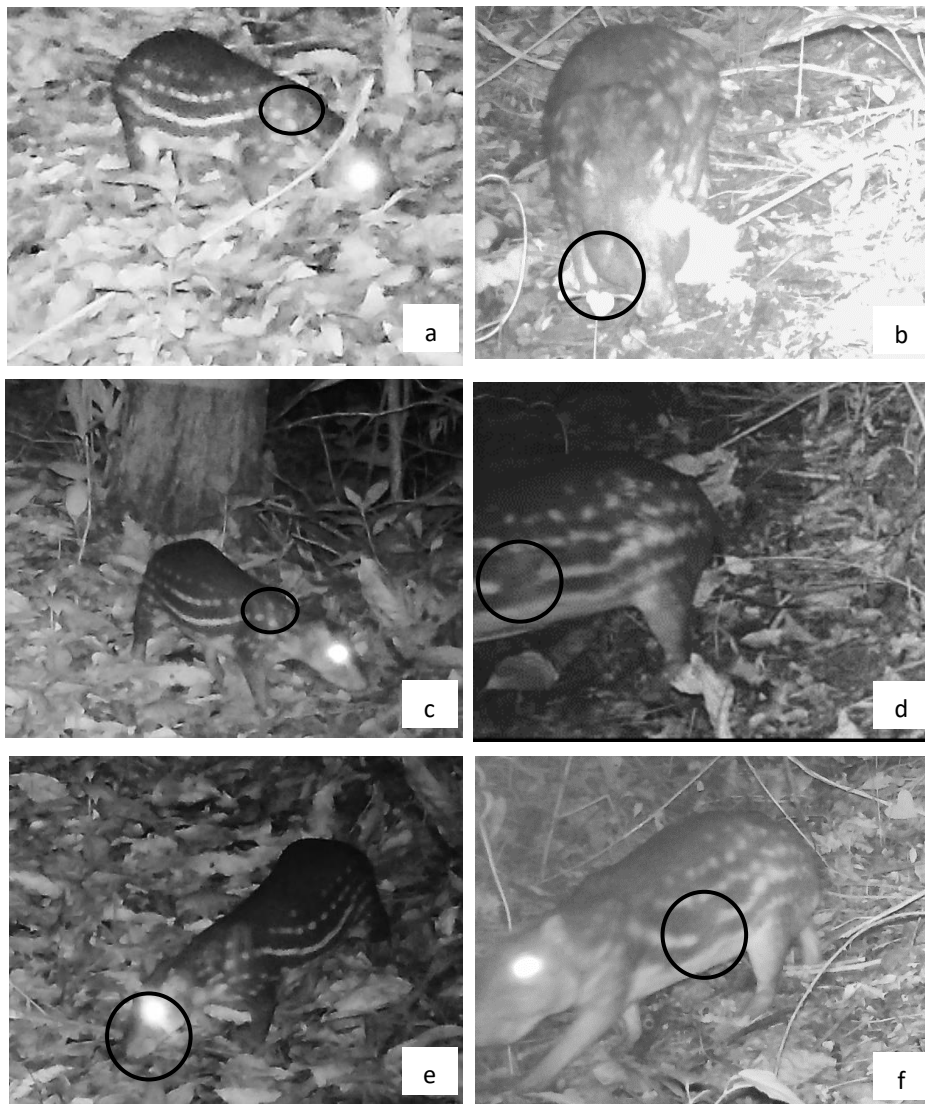


Figura 3. Identificación individual de tepezcuintle. Fotografías de una hembra (a, c y e), y fotografías de un macho (b, d y f) en el sitio de estudio, los individuos se identificaron por sus patrones de manchas y rasgos individuales.

Debido a que el muestreo se llevó a cabo durante dos años, se esperaba que la población de tepezcuintles presentara ganancias y pérdidas de individuos entre temporadas climáticas, por lo que el tamaño poblacional se estimó con base en modelos para poblaciones demográficamente abiertas. El modelo más comúnmente utilizado para poblaciones abiertas es el de Jolly-Seber (J-S) (Jolly, 1965; Seber, 1965). Sin embargo, una de sus suposiciones es que todos los animales tienen la misma probabilidad de ser capturados a lo largo del estudio. Dado que este supuesto a menudo es poco realista en las poblaciones de vida silvestre la aplicación del modelo puede llevar a un sesgo en las estimaciones, especialmente en el tamaño de la población (Nichols et al., 1984). Una manera de modelar la heterogeneidad en la probabilidad de captura es mediante modelos para poblaciones cerradas que evalúan en al menos una de las tres formas siguientes la variación en la probabilidad de captura: (1) heterogeneidad entre individuos (2) respuesta de captura (comportamiento) y (3) variación temporal entre los períodos de muestreo (Otis et al. 1978). Uno modelo que combina las características de los estudios de población tanto cerradas como abiertas es el modelo robusto (Pollock, 1982), que tiene la ventaja potencial de reducir el sesgo y permite la estimación de algunos parámetros adicionales (probabilidad de recaptura, emigración temporal y probabilidad de mezcla) a los del modelo J-S (Pollock et al., 1990; Kendall et al., 1995).

Las historias de captura y recaptura de tepezcuintle se analizaron mediante el modelo robusto (Pollock 1982; Kendall et al., 1995, 1997). Bajo este modelo se distinguen entre k períodos de muestreo primario, cada uno consiste en l_i (donde $l_i \geq 2$, $i = 1, 2, \dots, k$) muestras secundarias (Figura 4). Los períodos de muestreo primario consecutivos se separan entre sí por el tiempo suficiente para esperar que la población muestreada cambie a través de ganancias (nacimientos e inmigración) y pérdidas (muertes y emigración). Cada período primario incluye períodos de muestreo secundarios separados entre sí por intervalos de tiempo suficientemente cortos para suponer que la población está cerrada a adiciones y pérdidas dentro de ellos (Kendall et al., 1997). En este diseño se aplica el modelo para poblaciones cerradas a los datos de los periodos secundarios dentro de cada período primario para estimar el tamaño de la población y después se aplica el modelo JS a los datos agrupados en los períodos primarios para estimar la supervivencia.

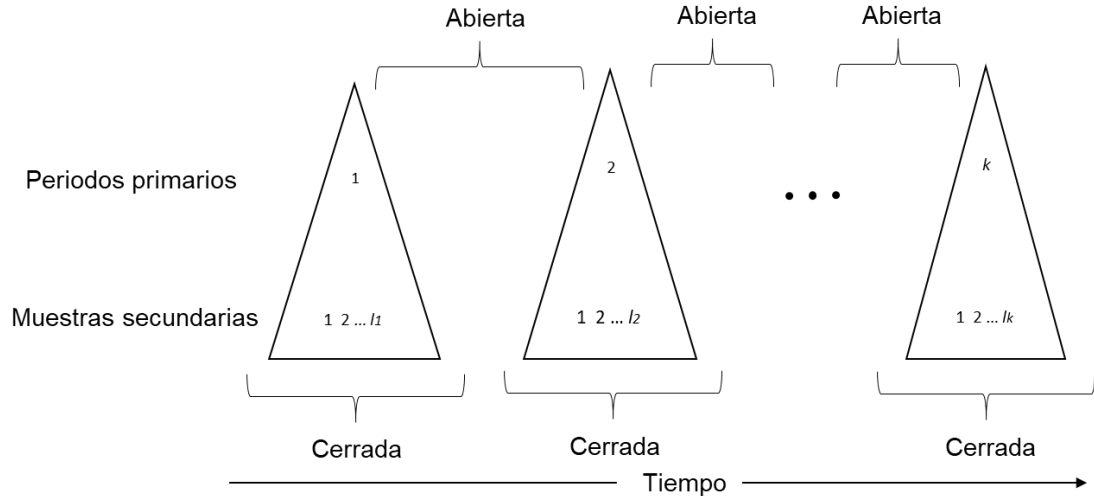


Figura 4. Representación del modelo Robusto de Pollock. Cada periodo primario está conformado por múltiples periodos secundarios.

En el análisis se consideraron 4 periodos primarios, las cuatro temporadas climáticas de los dos años de muestreo, que abarcaron la temporada de lluvias 2016 (a partir de ahora LI2016), temporada de sequía 2017 (S2017), lluvias 2017 (LI2017) y sequía 2018 (S2018). Así mismo dentro de cada periodo primario había múltiples periodos secundarios que correspondieron al número de meses que conformaban cada temporada climática, LI2016 (7 meses), S2017 (5), LI2017 (7) y S2018 (5). En los análisis se agruparon a todos los tepezcuintles en una sola clase demográfica debido a la dificultad para poder diferenciar con certeza las diferentes clases de edad.

Mediante la prueba de Stanley y Burnham, (1999) implementada en el programa CloseTest se evaluó el supuesto de población demográficamente cerrada y mediante el programa CAPTURE se compararon los modelos utilizando el procedimiento de selección de modelos del programa para estimar la abundancia en cada periodo primario (White et al., 1982). Se evaluaron los cuatro modelos más probables para poblaciones demográficamente cerradas: M_0 (probabilidad de captura constante), M_h (probabilidad de captura heterogénea entre individuos), M_{bh} (respuesta conductual en la probabilidad de captura con heterogeneidad entre individuos) y M_{tbh} (probabilidad de captura afectada por el período de muestreo secundario, respuesta al trampeo y heterogeneidad).

Posteriormente los datos de las historias de captura de los periodos secundarios dentro de cada período primario se unieron para formar un historial de captura recaptura de población abierta que indica si un animal se había detectado al menos una vez o no durante un período primario. Estos datos se analizaron mediante pruebas de bondad de ajuste (Pollock et al., 1985) utilizando el programa RELEASE. El componente TEST3.SR de la prueba de bondad de ajuste permite inferencias acerca de la existencia de individuos transitorios, determinados por diferentes probabilidades de supervivencia para los animales que se capturaron previamente frente a los animales capturados por primera vez.

El modelo robusto estima un conjunto de parámetros demográficos que incluyen tanto la variación de tiempo, como la respuesta de captura en la probabilidad de detección dentro de cada período primario. La heterogeneidad se modeló usando un modelo de mezcla finita con dos grupos de animales, considerando que se tienen al menos dos grupos en la población, ya que los animales capturados pertenecen a diferentes categorías de edad sin embargo, debido a la dificultad para identificarlos se consideraron como una sola categoría. La supervivencia (S) se modeló como constante a lo largo del tiempo e igual para todos los animales $S(\cdot)$, como diferente entre cada periodo primario $S(t+a)$ y como diferente entre temporadas $S(t)$. Por otro lado, también se estima la probabilidad de ser un emigrante temporal. Otro parámetro que estima el modelo es el de emigración temporal γ la cual denota la probabilidad de que un individuo emigre del área de estudio entre las ocasiones de muestreo primarias (Kendall et al., 1995). La emigración temporal consta de dos parámetros de emigración: γ_i' denota la probabilidad de que un individuo no esté disponible para la captura en la ocasión de muestreo primaria (i), dado que el individuo no estaba disponible para la captura en la ocasión de muestreo $i-1$, y sobrevive a la ocasión de captura (i); y γ_i'' denota la probabilidad un individuo no está disponible para la captura en la ocasión de muestreo (i), dado que estaba presente durante ocasión de muestreo $i-1$ y ha sobrevivido hasta la ocasión de captura (i). La emigración temporal γ_i'' se modelo como constante entre periodos $\gamma_i''(\cdot)$, ya que se asume que la probabilidad de emigrar temporalmente de la muestra entre las ocasiones de muestreo ($i-1$) y (i) es la misma, principalmente porqué la población no presenta una transitoriedad significativa, mientras que el parámetro γ_i' que representa la probabilidad de permanecer fuera de la muestra, se modelo como constante entre periodos $\gamma_i'(\cdot)$ y como diferente a través del tiempo $\gamma_i'(t)$, por lo tanto, $(1 - \gamma_i')$ es la probabilidad de que

un individuo que estuvo fuera de la muestra en el momento $(i - 1)$ ingrese a la muestra entre el tiempo $(i - 1)$ y el tiempo (i) , es decir, la tasa de retorno de los emigrantes temporales.

La probabilidad de captura incluye un parámetro inicial, π , cuando se incluye heterogeneidad en el modelo. Este es el parámetro de mezcla de los modelos de mezcla finita (Pledger, 2000) e indica la proporción de la población en uno de los dos grupos de individuos. La proporción de animales en el otro grupo se denota como $1 - \pi$, y los dos grupos tienen diferentes probabilidades de captura que también se estiman. Este parámetro se modeló como el mismo para todos los periodos primarios $\pi(\cdot)$, ya que se consideró que cada periodo primario tenía la misma probabilidad de tener más de un grupo de individuos dentro de la población. La ausencia de un parámetro π indica un modelo sin heterogeneidad de probabilidades de captura.

El modelo también incluye la probabilidad de captura (p) es decir capturas iniciales, aplicada a animales que no han sido capturados previamente en un periodo anterior y la probabilidad de recaptura (c), animales que han sido previamente capturados. La probabilidad de captura inicial se modeló como un parámetro único para todos los periodos primarios $p(\cdot)$, como un parámetro diferente para cada período primario $p(t+a)$, o como diferente entre temporadas $p(t)$, estos mismos modelos se emplearon para la probabilidad de recaptura; $c(\cdot)$, $c(t+a)$ y $c(t)$.

Para la construcción y análisis de los modelos se utilizó el programa MARK 8.2 (Cooch y White, 2012). La selección del mejor modelo se realizó por medio del Criterio de Información Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc, Johnson y Omland, 2004).

Para estimar la densidad con modelos de captura-recaptura, es necesario estimar el área efectiva de muestreo, que deriva del área del polígono muestreado por las trampas cámara más un buffer con el área de la mitad de la distancia máxima media que se mueve un animal (por sus siglas en inglés: $\frac{1}{2}$ MMDM) entre encuentros fotográficos para cada individuo capturado al menos en dos sitios diferentes de fototrampeo (Karanth y Nichols 1998; Trolle y Kéry, 2005; Zimmermann y Foresti, 2016). El área efectiva se calculó en ArcGIS 10.1, finalmente la densidad de tepezcuintles se obtuvo dividiendo el número de individuos estimados entre el área efectiva de muestreo.

Proporción de sexos y tiempo de residencia.- La proporción de sexos se expresa como el número de machos por hembra (M:H) y se aplicó una prueba de proporciones basada en coeficientes binomiales para ver si ésta es diferente significativamente de una proporción 1 a 1, con un nivel de significancia $p < 0.05$ (Zar, 1999). El tiempo de residencia se cuantificó como el número de meses en que se registra a un individuo desde la primera observación hasta la última, independientemente de que los registros fueran continuos o no.

Patrón de Actividad.- El nivel de actividad de las especies de mamíferos, es decir, la proporción de tiempo que los animales están activos, varía con una amplia variedad de factores que incluyen la estación, temperatura, humedad (Enright, 1970; Chappell, 1980; Donati y Borgognini-Tarli, 2006), iluminación de la luna (Michalski y Norris, 2011), competencia, depredación, disponibilidad de recursos (Neiswenter et al., 2010; Foster et al., 2013; Monterroso et al., 2014; Ávila-Nájera et al., 2016), fragmentación del hábitat y perturbación antropogénica (Norris et al., 2010). Conocer los niveles de actividad de la especie brinda información importante acerca de su ecología y comportamiento (Suselbeek et al., 2014).

Se hizo una selección de los registros fotográficos para las especies que se consideraron como competidoras y depredadoras. Las especies registradas fueron identificadas mediante literatura especializada (Ceballos, 2005). El periodo de actividad se consideró como el intervalo de tiempo en el que se obtuvieron los registros fotográficos mientras que el periodo de inactividad es el tiempo en el que no se obtuvo ninguno. Los registros obtenidos se ordenaron por intervalos de una hora (Di Bitetti et al., 2010). El patrón de actividad se determinó para aquellas especies de las que se obtuvo al menos 11 registros fotográficos independientes, ya que se ha considerado como el número mínimo para describir el patrón de actividad (Maffei et al., 2002, Monroy-Vilchis et al., 2011).

Las especies fueron clasificadas de acuerdo con las horas en que se registraron los máximos de actividad (i.e., mayor frecuencia de registros), las categorías consideradas fueron: diurno (8:00 – 18:00), nocturno (20:00 – 6:00) y crepuscular (6:00-08:00 y 18:00-20:00), otra categoría considerada fue catemeral (individuos que se encuentran intermitentemente activos tanto de día como de noche) (Monroy Vilchis, 2011).

Se utilizó el coeficiente de traslape (Δ_1) para cuantificar las diferencias en los patrones de actividad de tepezcuittle, sus depredadores y competidores durante el muestreo. Este

coeficiente varía de 0 (sin traslape) a 1 (traslape completo) (Ridout y Linkie 2009). $\Delta_1 = \int_0^1 \min\{\hat{f}(t), \hat{g}(t)\}dt$, donde $\hat{f}(t)$ y $\hat{g}(t)$ son las estimaciones de las dos funciones de actividad en el tiempo t que se comparan. Se calcularon los intervalos de confianza al 95 % para Δ_1 con 10000 pseudomuestras de *bootstrap* (Rovero y Zimmermann, 2016). El análisis estadístico se realizó con el paquete *Overlap* (Meredith y Ridout, 2014) del programa estadístico R (versión 3.3.2).

Ya que los datos de actividad son generados por una distribución de probabilidad circular (i. e. datos cíclicos); se compararon los patrones de actividad entre pares de especies a través de la prueba estadística no paramétrica de Watson y Wheeler (Zar 1999). El estadístico de prueba W sigue, asintóticamente, una distribución χ^2 con dos grados de libertad y se usó un nivel de significancia $\alpha = 0.05$ para probar la hipótesis nula de igualdad en patrones de actividad. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa R.

Caracterización del microhábitat.- Para cada variable del microhábitat se realizó el análisis descriptivo y exploratorio con gráficos de cajas con bigotes para identificar la tendencia central y la simetría de la distribución. Se realizó un análisis de Componentes Principales (ACP), para analizar la asociación entre las variables del hábitat y la abundancia de tepezcuintle, para observar el peso relativo que contribuye cada una de las variables a la varianza de los componentes principales. Se realizó el análisis con las variables estandarizadas (matriz de correlaciones). El análisis se realizó en R (versión 3.3.2).

Resultados

Abundancia y densidad

El esfuerzo de muestreo fue de 7,993 días/trampa. Se obtuvo un total de 2,164 registros de tepezcuintle; y mediante el patrón de manchas se identificó a 48 individuos: 21 machos, 19 hembras y 8 individuos en los que no se pudo identificar el sexo.

Evaluación de los supuestos de modelos para poblaciones demográficamente cerrados y estimación del tamaño poblacional.

Tres de los cuatro periodos primarios se comportaron estadísticamente como poblaciones demográficamente cerradas ($X^2_{L2016} = 9.04$, $gl=8$, $p=0.33$; $X^2_{S2017}=1.35$, $gl=3$, $p=0.71$; $X^2_{L2017}=10.63$, $gl=6$, $p=0.10$), en donde no se observaron adiciones ($p_{L2016}=0.06$, $p_{S2017}=1$,

$p_{L2017}=1$), o pérdidas ($p_{L2016}=0.34$, $p_{S2017}=1$, $p_{L2017}=1$), sin embargo el periodo 4 no se comportó como una población cerrada ($X^2_{S2018}=11.42$, $gl=4$, $p=0.02$), en éste si se registraron adiciones ($p_{S2018}=0.01$), aunque no pérdidas ($p_{S2018}=0.38$). Ya que la mayoría de los periodos se comportaron como poblaciones cerradas, cada periodo primario se analizó con los modelos para poblaciones cerradas.

Entre los cuatro mejores modelos para poblaciones cerradas aplicados a los datos de los periodos secundarios de cada periodo primario, el mejor modelo de acuerdo al algoritmo CAPTURE en tres de los cuatro periodos primarios fue el M_0 , es decir el modelo nulo, en el que ninguna fuente de variación es significativa, sin embargo debido a que las suposiciones de este modelo son en la mayoría de los casos poco realistas y se sabe es poco robusto a la variación en las probabilidades de captura causadas por la respuesta conductual y la heterogeneidad, este estimador es en general de uso limitado (Otis et al., 1978), por ello se consideraron como mejores modelos los que incluían heterogeneidad en la probabilidad de captura que fue el segundo mejor modelo excluyendo la respuesta conductual y variación en el tiempo en periodos primarios (Cuadro 2).

La abundancia estimada en CAPTURE para cada periodo primario con el estimador de Jackknife para los modelos M_h y el estimador generalizado para el modelo M_{bh} para P_{LL2016} fue de 28 individuos (EE= 3.71, intervalo del 95% de confianza IC=26-42), para P_{S2017} 22 (EE=4.00, IC =18-35), para P_{LL2017} 27 (EE=2.17, IC =27-38), para P_{S2018} 36 (EE=7.18, IC =28-57). El área de muestreo fue de 2.49 km², y el área efectiva de muestreo estimada con ½ MMDM fue de 3.17 km². Por lo tanto, la densidad poblacional en el área de muestreo va de los 8.84 ind/km² en el periodo S2017 a 14.46 ind/km² en el periodo S2018, mientras que la densidad poblacional estimada en el área efectiva de muestreo vario de 6.94 ind/km² (S2017) a 11.35 ind/km² (S2018).

Cuadro 2. Prueba de cerrazón demográfica, selección del modelo estadístico basado en datos de historias de captura-recaptura, abundancia estimada a partir del modelo y densidad de tepezcuintle en una selva mediana de la Sierra Norte de Oaxaca, 2016-2018.

Periodo primario	No. de periodos secundarios	Closure Test <i>P</i>	Mejor modelo	Valor del criterio de selección	Abundancia estimada (No. Ind)	Densidad ind/km ² (Área muestreo)	Densidad ind/km ² (Área efectiva)
------------------	-----------------------------	-----------------------	--------------	---------------------------------	-------------------------------	--	--

				del modelo			
1 (LI2016)	7	0.33	Mh	0.75	28	11.25	8.84
2 (S2017)	5	0.71	Mh	0.86	22	8.84	6.94
3 (LI2017)	7	0.1	Mbh	1	27	10.85	8.52
4 (S2018)	5	0.02	Mh	0.86	36	14.46	11.36

Evaluación de los supuestos de modelos para poblaciones demográficamente abiertas y estimación de la supervivencia, emigración temporal, probabilidad de captura, probabilidad de recaptura y probabilidad de mezcla.

La estadística de la prueba de bondad de ajuste del programa RELEASE indicó un ajuste adecuado del modelo de Cormack-Jolly-Seber a los datos ($X^2 = 2.46$, $p = 0.48$). El TEST 3.SR mostró que no existe evidencia de transitoriedad significativa ($X^2 = 1.33$, $p = 0.24$).

Se realizaron un total de 54 modelos para la estimación de los parámetros demográficos (Anexo 2), el mejor modelo apoyado por un 39% de los datos fue $\{S(\cdot), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(\cdot), \pi(\cdot), p(\cdot), c(t+a)\}$, la probabilidad de supervivencia fue constante: $S = 0.96$ (E. E. = 56.27), el parámetro de emigración temporal γ_i'' constante (0.39, E.E. 35.25), mientras que el parámetro γ_i' fue diferente entre temporadas $\gamma_i' = 0.09$ (186.94) y $\gamma_i' = 1$ (0.63), la probabilidad de mezcla fue constante $\pi = 0.45$ (459.06), la probabilidad de captura fue constante $p = 0.21$ (0.04), y la probabilidad de recaptura vario entre periodos primarios $c_{LL2016} = 0.30$ (0.04), $c_{S2017} = 0.27$ (0.07), $c_{LL2017} = 0.12$ (0.03) y $c_{S2018} = 0.26$ (0.06).

Proporción de sexos y tiempo de residencia

La proporción de sexos para el tepezcuintle fue 1:1 (M:H), sin diferencias significativas ($Z = 0.15$, $gl = 1$, $p = 0.87$). El tiempo de residencia media fue 8.08 meses (desviación estándar D.E. = 7.17), más del 50 % de los individuos ($n = 37$) permanecieron por más de un mes en la zona, el periodo más prolongado fue de 23 meses para un macho.

Patrón de actividad

Se obtuvo un total de 511 registros independientes de tepezcuintle, adicionalmente se tienen 2,510 pertenecientes a sus posibles competidores y depredadores, de 15 especies (seis depredadores y nueve competidores). Las especies consideradas como depredadores fueron *Leopardus pardalis*, *L. wiedii*, *Eira barbara*, *Puma concolor*, *P. yagouaroundi* y *Panthera onca*. Mientras que entre las especies competidoras se encuentran *Dasyprocta mexicana*,

Crax rubra, *Nasua narica*, *Pecari tajacu*, *Mazama temama*, *Sciurus sp.*, *Didelphis sp.*, *Dasyopus novemcinctus* y *Sylvilagus sp.*

El tepezcuintle es principalmente nocturno (94.5% registros, n=511), con máximos de actividad entre las 1:00 y 4:00 h. (Figura 5). De las 9 especies consideradas con las que el tepezcuintle comparte espacio y alimento, seis fueron diurnas (*C. rubra*, *D. mexicana*, *M. temama*, *N. narica*, *P. tajacu* y *Sciurus sp.*) y tres nocturnas (*D. novemcinctus*, *Didelphis sp.* y *Sylvilagus sp.*) (Cuadro 3).

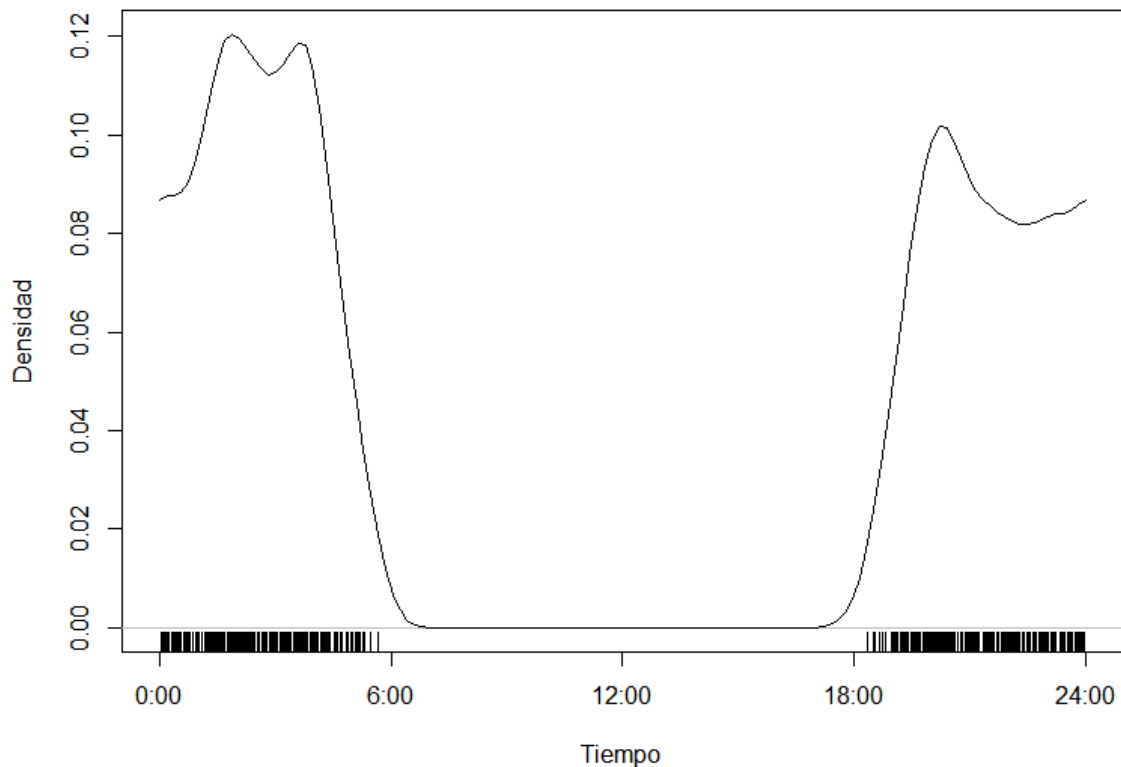


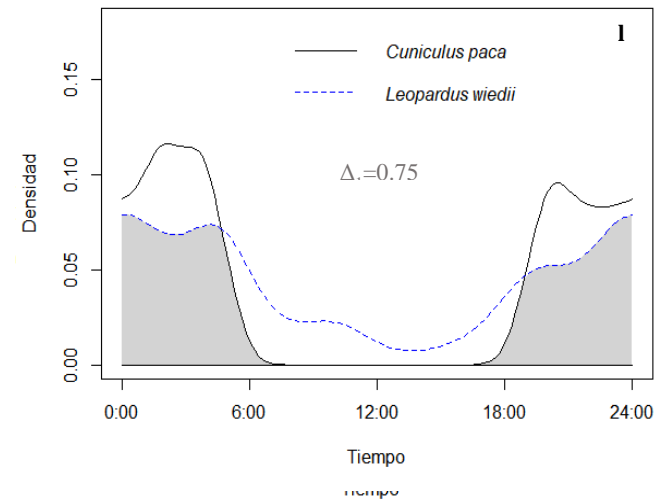
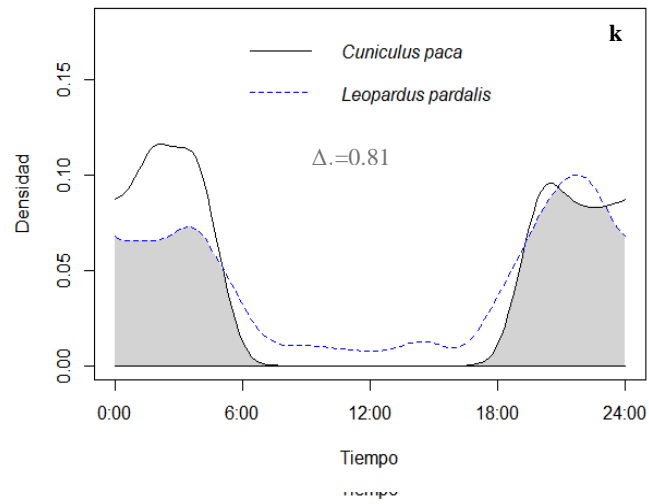
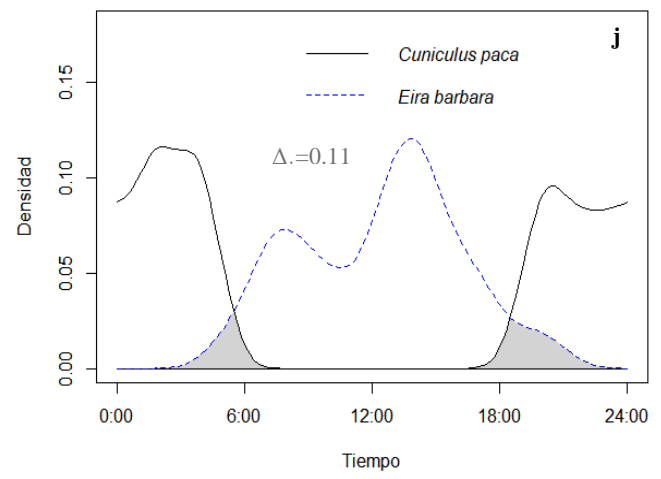
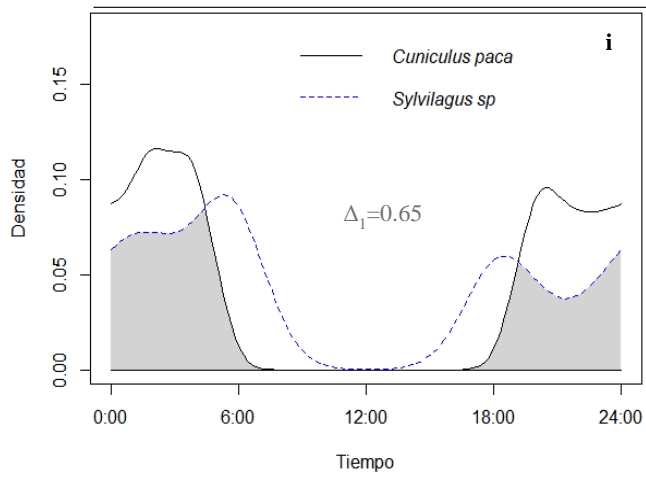
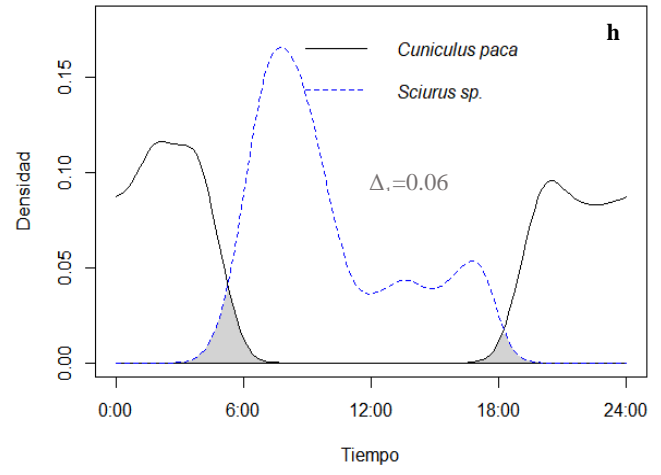
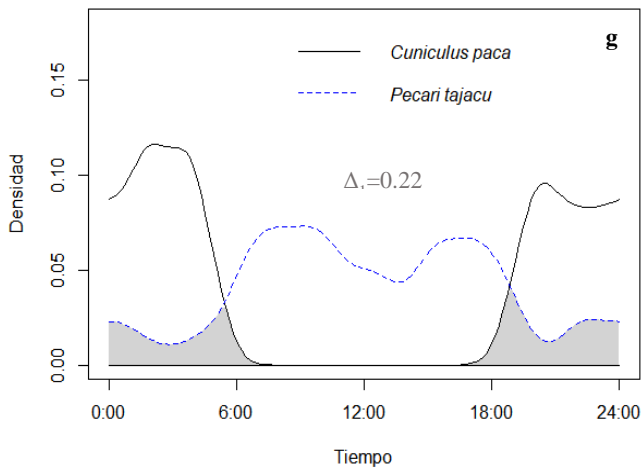
Figura 5. Patrón de actividad del tepezcuintle (*Cuniculus paca*) en una selva mediana de la Sierra Norte de Oaxaca.

Por otro lado de las 6 especies consideradas como depredadores potenciales, para dos de ellas (*P. yagouaroundi* y *P. onca*) no se contó con registros suficientes para comparar el patrón de actividad. *E. barbara* y *P. yagouaroundi* fueron consideradas diurnas, mientras que *L. pardalis*, *L. wiedii* y *P. concolor* fueron nocturnas, *P. onca* se considera catemeral, ya que se encuentra activa tanto de noche como de día.

Cuadro 3. Número de registros independientes, porcentaje de eventos por patrón de actividad y su clasificación para Tepezcuintle, así como depredadores y competidores potenciales obtenidos a partir de fototrampeo en la Sierra Norte de Oaxaca, México de Junio de 2016 a Junio de 2018.

Especie	Nombre común	No. registros independientes	% Eventos independientes			Clasificación
			Nocturnos	Diurnos	Crepusculares	
<i>Cuniculus paca</i>	Tepezcuintle	511	94.5	0.0	5.5	Nocturna
Competidores						
<i>Crax rubra</i>	Hocofaisán	392	0.5	75.0	24.5	Diurna
<i>Dasyprocta mexicana</i>	Serete	1097	0.5	77.2	22.3	Diurna
<i>Dasyopus novemcinctus</i>	Armadillo	55	92.7	1.8	5.5	Nocturna
<i>Didelphis sp</i>	Tlacuache	81	77.8	0.0	22.2	Nocturna
<i>Mazama temama</i>	Temazate	140	12.1	68.6	19.3	Diurna
<i>Nasua narica</i>	Tejón	123	0.8	84.6	14.6	Diurna
<i>Pecari tajacu</i>	Pecari de collar	106	16.0	65.1	18.9	Diurna
<i>Sciurus sp.</i>	Ardilla	68	0.0	67.6	32.4	Diurna
<i>Sylvilagus sp</i>	Conejo	44	54.5	2.3	43.2	Nocturna
Depredadores						
<i>Eira barbara</i>	Viejo de monte	61	4.9	80.3	14.8	Diurna
<i>Leopardus pardalis</i>	Ocelote	232	77.2	9.9	12.9	Nocturna
<i>Leopardus wiedii</i>	Tigrillo	75	68.0	16.0	16.0	Nocturna
<i>Panthera onca</i>	Jaguar	9	33.3	33.3	33.3	Catemeral
<i>Puma concolor</i>	Puma	21	66.7	9.5	23.8	Nocturna
<i>Puma yagouarundi</i>	Jaguarundi	6	0.0	66.7	33.3	Diurna

De las especies consideradas como competidoras, la asociación más alta, de acuerdo al coeficiente Δ_1 fue entre el tepezcuintle y *D. novemcinctus* ($\Delta_1 = 0.87$, Intervalo de confianza 95% IC=0.78-0.93), *Didelphis sp.* ($\Delta_1 = 0.83$, IC=0.75-0.89) y *Sylvilagus sp.* ($\Delta_1 = 0.65$, IC=0.53-0.77). Para el caso de los depredadores, la mayor asociación se encontró con *L. pardalis* ($\Delta_1 = 0.81$, IC=0.75-0.86), *L. wiedii* ($\Delta_1 = 0.75$, IC=0.66-0.83) y *P. concolor* ($\Delta_1 = 0.69$, IC=0.52-0.65) (Figura 6, Cuadro 4). La prueba de Watson y Wheeler mostró que no hay diferencias estadísticamente significativas en el patrón de actividad únicamente entre *C. paca* y *D. novemcinctus* ($W = 2.7431$, g.l. = 2, $p = 0.254$) (Cuadro 4).



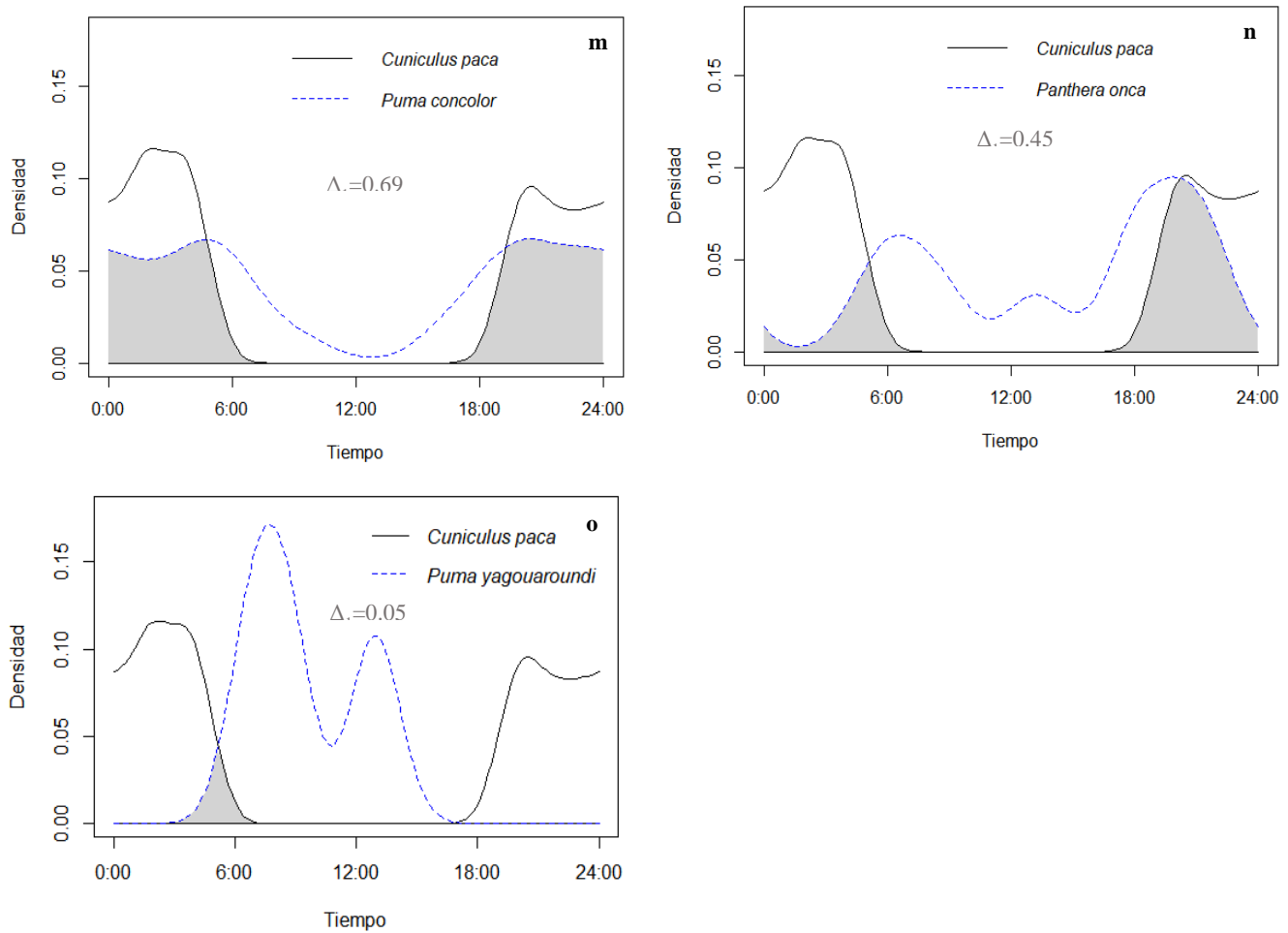


Figura 6. Coeficiente de traslape del patrón de actividad entre el tepezcuintle y sus potenciales competidores (a-i); a) *C. rubra*, b) *D. mexicana*, c) *D. novemcinctus*, d) *Didelphis sp.*, e) *M. temama*, f) *N. narica*, g) *P. tajacu*, h) *Sciurus sp.*, y i) *Sylvilagus sp.*, y sus depredadores (j-o); j) *E. barbara*, k) *L. pardalis*, l) *L. wiedii*, m) *P. concolor*, n) *P. onca*, y o) *P. yagouaroundi* en una selva media de la Sierra Norte de Oaxaca.

Cuadro 4. Coeficiente de traslape (Δ_1) y comparación por medio de la prueba de Watson y Wheeler (W) entre los patrones de actividad del tepezcuintle y sus competidores y depredadores potenciales durante Junio 2016 a Junio 2018, en una selva mediana de la Sierra Norte de Oaxaca.

	Coefficiente de traslape (Δ_1)	Intervalos de confianza 95%		W	g.l.	p
Competidores						
<i>Crax rubra</i>	0.06	0.04	0.07	704.83	2	< 2.2e-16
<i>Dasyprocta mexicana</i>	0.04	0.03	0.05	1055.1	2	< 2.2e-16
<i>Dasyopus novemcinctus</i>	0.87	0.78	0.93	2.7431	2	0.254
<i>Didelphis sp</i>	0.83	0.75	0.89	6.0725	2	0.048
<i>Mazama temama</i>	0.17	0.12	0.22	230.88	2	< 2.2e-16
<i>Nasua narica</i>	0.05	0.03	0.08	267.32	2	< 2.2e-16
<i>Pecari tajacu</i>	0.22	0.16	0.29	144.74	2	< 2.2e-16
<i>Sciurus sp.</i>	0.06	0.03	0.08	146.72	2	< 2.2e-16
<i>Sylvilagus sp</i>	0.65	0.53	0.77	12.524	2	0.002
Depredadores						
<i>Eira barbara</i>	0.11	0.07	0.17	126.73	2	< 2.2e-16
<i>Leopardus pardalis</i>	0.81	0.75	0.86	20.809	2	3.030E-05
<i>Leopardus wiedii</i>	0.75	0.66	0.83	9.978	2	0.007
<i>Panthera onca</i>	0.45	0.24	0.65			
<i>Puma concolor</i>	0.69	0.52	0.82	6.7884	2	0.034
<i>Puma yagouaroundi</i>	0.05	0.01	0.15			

Caracterización del microhábitat

El sitio de estudio presenta altitudes que van de 119 a 711 msnm, la exposición predominante es noreste, la fisiografía predominante es ladera, la cobertura de protección vertical promedio fue de 46% (D.E.=13.66), la pendiente promedio fue de 10% (D.E.=4.5), cobertura de dosel promedio de 81.5 % (D.E.=10.18), los sitios presentan un número de árboles promedio de 20.4 (D.E.=9.35), los cuales presenta alturas que van desde los 8 hasta los 16 metros. Se identificaron 32 especies arbóreas pertenecientes a 21 familias (Anexo 5), 12 de ellas están reportadas como especies consumidas por el tepezcuintle (Beck-King et al., 1999; Muñoz et al., 2002; Figueroa de León et al., 2017; Martínez-Ceceñas et al., 2018).

El Análisis de Componentes Principales (ACP) explicó en los primeros seis componentes el 91% de la varianza total (Figura 7), los dos primeros componentes explican en conjunto el 49.4% de la varianza. El análisis indicó, de acuerdo a los eigenvectores, que las variables de mayor peso en el primer componente fueron relativas al porcentaje de hierbas, cobertura de dosel, porcentaje de hojarasca, porcentaje de roca y cobertura de protección vertical, mientras que el segundo componente está relacionado con la cobertura

del suelo (porcentaje de gravas, piedras y otros), altura total de los árboles, altitud y porcentaje de hojarasca (Cuadro 5).

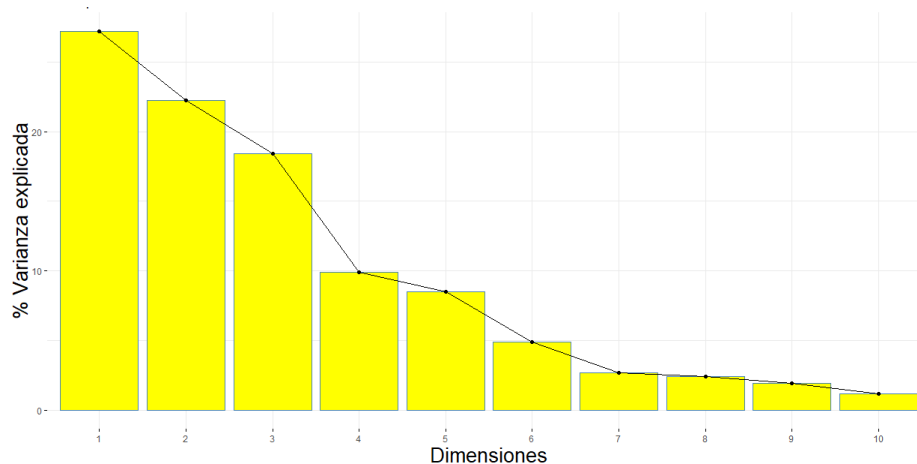


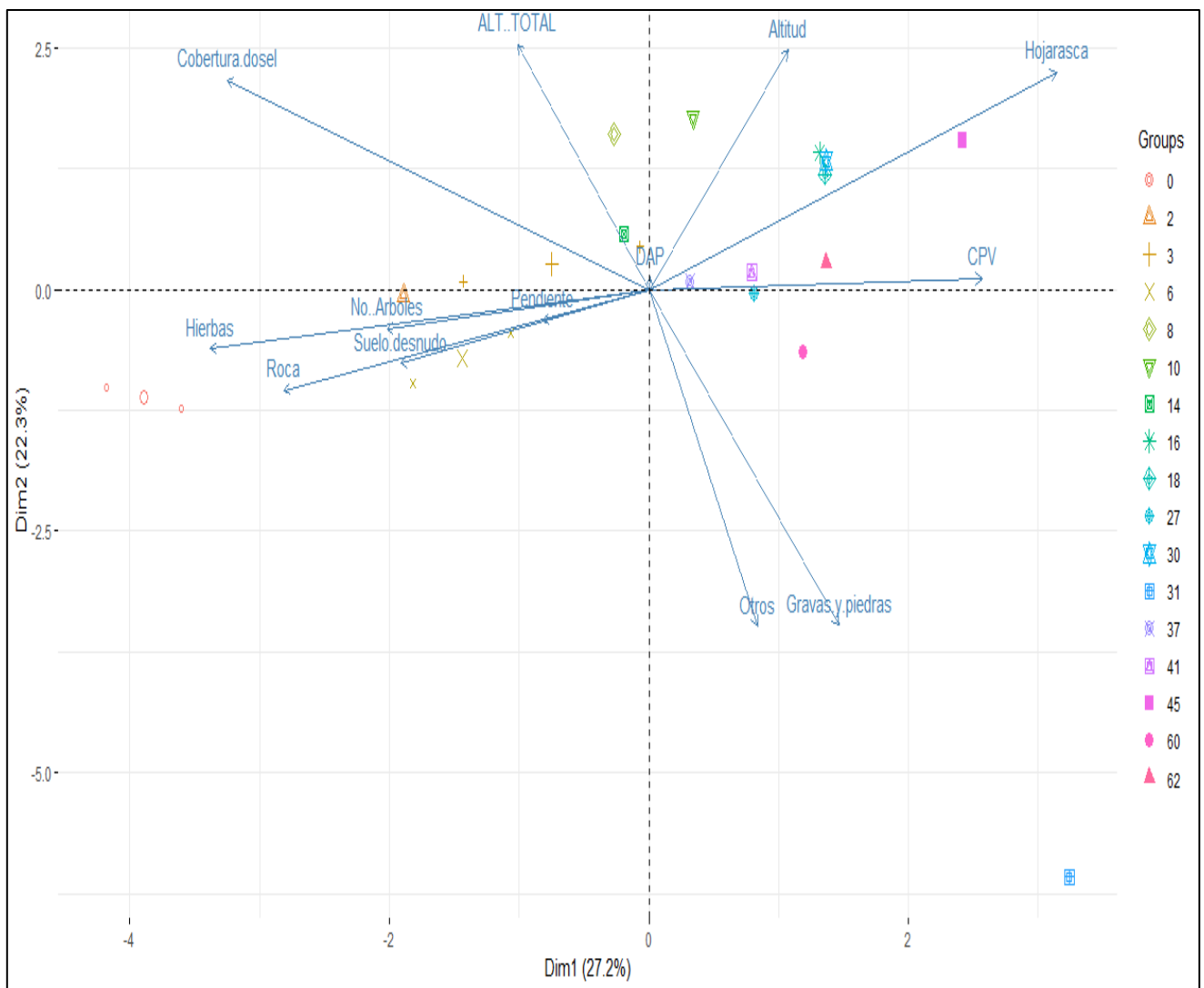
Figura 7. Porcentaje de varianza explicada por cada componente del ACP de las variables del microhábitat del tepezcuintle.

Cuadro 5. Resultados del Análisis de Componentes Principales de las variables del microhábitat del tepezcuintle, se presentan los eigenvectores; el peso de cada variable que contribuye en la formación de los primero seis componentes principales.

Componente	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
Desviación estándar	1.880	1.701	1.546	1.134	1.050	0.799
Varianza explicada	0.272	0.223	0.184	0.099	0.085	0.049
Varianza acumulada	0.272	0.494	0.678	0.777	0.862	0.911
Variable						
Altitud (msnm)	0.139	0.354	-0.384	-0.036	0.271	-0.080
CPV (%)	0.332	0.017	0.351	0.049	-0.378	-0.208
Pendiente (%)	-0.106	-0.046	0.142	0.755	-0.209	0.373
Cobertura de dosel (%)	-0.420	0.310	-0.120	-0.050	0.032	-0.196
Roca (%)	-0.364	-0.149	0.008	-0.019	-0.519	-0.255
Suelo desnudo (%)	-0.247	-0.110	0.194	-0.565	-0.160	0.537
Hojarasca (%)	0.407	0.322	-0.103	-0.049	-0.246	0.099
Gravas y piedras (%)	0.189	-0.497	-0.037	-0.104	0.182	-0.105
Hierbas (%)	-0.437	-0.088	0.123	0.214	0.369	-0.214
Otros (%)	0.108	-0.499	-0.121	0.019	0.214	0.223
No. De arboles	-0.261	-0.058	-0.433	-0.105	-0.326	0.029
DAP (cm)	0.002	0.018	0.554	-0.181	0.081	-0.371
Altura total (m)	-0.131	0.362	0.348	-0.036	0.234	0.406

Los sitios con un mayor número de registros independientes (>16 RI) de tepezcuintle se caracterizaron por presentar una cobertura de protección vertical más densa, la cobertura del suelo está representada principalmente por hojarasca y los sitios se encuentran a una mayor altitud sobre el nivel del mar, mientras que los sitios en donde hubo pocos registros independientes de tepezcuintle presentan un mayor porcentaje de hierbas, rocas y suelo desnudo en la cobertura del suelo, además el número de árboles y la cobertura de dosel son mayores. (Figura 8).

Figura 8. Gráfico de los componentes 1 y 2; explican el 49.4 % de la varianza total, asociados al número de registros independientes de tepezcuintle (0-62 RI).



Discusión

El método de fototrampeo en el estudio de la dinámica de tepezcuintle permitió generar historias de captura para 48 tepezcuintles individuales y produjo estimaciones de parámetros que resultan difíciles de obtener para especies elusivas (Kendall, 1995; Kendall, 2001). Este enfoque de muestreo eficiente y no invasivo es relevante para comprender la dinámica de la población de muchas especies en las que los individuos pueden identificarse inequívocamente a partir de fotografías o por otros medios (Karanth, et al., 2006).

Los modelos robustos estiman la tasa de supervivencia total para tepezcuintes en 96%, el complemento de esta estimación de supervivencia es del 4%, que incluye las muertes y la emigración permanente fuera del área de estudio. Aunque la mayor parte de esta pérdida probablemente se deba a la mortalidad, también incluye una fracción desconocida de animales que emigran permanentemente del área, como juveniles dispersos o como residentes expulsados, ya que los tepezcuintles son animales agresivos y territoriales (Pérez, 1992). La elevada tasa de supervivencia puede deberse por un lado a la disponibilidad de recursos que se mantiene constante, ya que, en ambientes tropicales la fructificación ocurre durante todo el año. Otra razón que explica porque la supervivencia es alta es que este parámetro se estimó solo para animales adultos y subadultos. Es común que las tasas de mortalidad más altas sean de los individuos jóvenes, por otra parte son los animales subadultos quienes típicamente efectúan el proceso de dispersión en busca de territorios propios.

La abundancia de tepezcuintles fluctuó muy poco de una temporada a otra y las estimaciones tienen varianzas relativamente amplias (Cuadro 2). Esto se debe a que el modelo incorporó explícitamente las incertidumbres derivadas de factores relacionados con la ecología del tepezcuintle (comportamiento), así como los problemas de muestreo (tamaño de la muestra).

La densidad poblacional estimada para el tepezcuintle varía de un lugar a otro de acuerdo a diferentes factores como la calidad del hábitat, disponibilidad de alimento, la competencia interespecífica y la presencia de depredadores (Beck-King et al., 1999; Santos-Moreno y Pérez-Irino, 2013; Harmsen et al., 2018). Sin embargo, no existe una metodología estandarizada para proporcionar información precisa acerca de su magnitud (Leuchtenberger et al., 2018). En este trabajo la densidad poblacional obtenida varió de 6 a 11 ind/km², sin

embargo este es el primer estudio que estima la densidad poblacional de tepezcuintle en el área efectiva de muestreo, por lo que no es comparable con otros estudios, por lo tanto, para hacer comparaciones se tomó en cuenta la densidad poblacional estimada en el área de muestreo, que vario de 8 a 14 ind/km². Esta densidad se encuentra dentro del intervalo observado a lo largo del área de distribución del tepezcuintle, que va de 3.5 ind/km² en Cocha Cashu, Perú (Emmons, 1987) a 93 ind/km² en Costa Rica (Beck- King et al., 1999). Esta considerable variabilidad se debe entre otras cosas al uso de diferentes técnicas de muestreo, los tipos de hábitat y las condiciones ambientales (Beck-King et al., 1999). La densidad poblacional conocida para México se encuentra entre los 22.5 ind/km² en Uxpanapa, Veracruz (Parroquín et al., 2010) que se estimó a partir de conteo de madrigueras, y los 54 ind/km² en la Selva Lacandona, Chiapas (Figueroa de León et al., 2017), estimada por fototrampeo. En este estudio se estimó la densidad más baja para México, lo que puede deberse a diferentes causas, como la calidad del hábitat, porque la zona de estudio se encuentra muy cercana a un poblado en donde ha cambiado el uso de suelo debido a la ganadería extensiva y la presencia de cultivos. Aunque existe evidencia de que el tepezcuintle es tolerante a la modificación del hábitat (Gallina et al., 2012), también se ha observado que esta especie puede ser vulnerable a los procesos de fragmentación (Ojasti, 1993; Rodríguez 1994). Por otro lado otra posible explicación a estas densidades es que el sitio de estudio se encuentra en los límites geográficos de la distribución del tepezcuintle (Rodríguez-Ruíz et al., 2012), la densidad de la mayoría de las especies disminuye de forma gradual hacia los límites ya que los requisitos de nicho de la especie se cumplen con menos frecuencia, es decir las condiciones del hábitat se acercan a los límites que la especie puede tolerar (Brown, 1984). No se presentaron diferencias del tamaño poblacional entre estaciones y años, posiblemente por el comportamiento oportunista de la especie que ajusta su dieta a la disponibilidad de alimento y época de fructificación (Gallina, 1981).

El modelo también identificó que un porcentaje tepezcuintles en la población muestreada son emigrantes temporales, es decir individuos que pueden no estar en el área muestreada durante algunos períodos primarios, aunque todavía se encuentran en la superpoblación. La migración temporal estimada fue de 0.39, es decir, aproximadamente 39% de los tepezcuintles en el área muestreada de una temporada a otra no estaban

disponibles para capturar en las fotografías, ya que se encontraban fuera del área muestreada durante el periodo de estudio.

Por otra parte el modelo de mezcla de dos grupos es un enfoque basado en la verosimilitud para tratar las probabilidades de captura heterogénea entre individuos, la probabilidad de mezcla del tepezcuintle fue del 45% es decir que la proporción de que los individuos pertenezcan a otro grupo es de $1-\pi=55\%$, la pertenencia a un grupo no se conoce para ningún animal en particular, y el modelo es una aproximación simple de un realidad en la que cada individuo tiene una probabilidad de detección diferente (Karanth, et al., 2006). Este modelo y las estimaciones asociadas sugieren que no hay un comportamiento de respuesta a las trampas, las probabilidades de recaptura no son tan variables con respecto a las probabilidades de captura inicial, sin embargo la probabilidad de recaptura varía entre periodos primarios, esto es, entre temporadas.

La proporción de machos y hembras fue estadísticamente igual a 1:1, esta proporción es similar a lo reportado en Perú (Aquino et al., 2009), aunque para México en Lacandona reportaron más hembras que machos (Figuroa de León et al., 2016) lo que probablemente se deba a la a las diferencias en la ubicación de sitios. En este estudio se encontró un macho por cada hembra, lo que puede deberse principalmente a que estos organismos viven en pareja, ocupando el mismo territorio (Pérez, 1992). Por otro lado, las hembras se distribuyen de acuerdo a la disponibilidad de alimento y espacios libres de depredadores, mientras que los machos están distribuidos de acuerdo a las hembras (Harmsen et al., 2018).

La mayor parte de los individuos son residentes (77%), debido a que el tepezcuintle es territorial es probable que los individuos residentes excluyan a los individuos transitorios como ocurre con otros mamíferos con este tipo de comportamiento (Yahner, 1983). Aunque el ámbito hogareño de estos animales es reducido y suelen ser más tolerantes con sus conespecíficos mientras buscan alimento (Beck-King et al. 1999; Harmsen et al., 2018) es posible que los individuos transitorios eviten a los residentes. En animales territoriales los transitorios intentan reducir los encuentros agresivos restringiendo sus movimientos a áreas entre los ámbitos hogareños de los individuos residentes (Kamler y Gipson, 2000).

Los patrones de actividad del tepezcuintle fueron muy similares a los observados en otras zonas a lo largo de su área de distribución (Gómez et al. 2005; Blake et al. 2011;

Michalski y Norris, 2011; Blake et al., 2012; Santos-Moreno y Pérez-Irinea, 2013; Rowcliffe et al., 2014). En el área de estudio el tepezcuintle comparte espacio y alimento con diferentes especies (Cuadro 3), en donde la mayor parte presentó actividad diurna, esta diferencia temporal propia de cada especie les permite compartir recursos y coexistir dentro del mismo espacio (Kronfeld-Schor y Dayan, T., 2003). Se ha mencionado que probablemente la competencia por recursos más fuerte ocurra con el serete debido a que este roedor presenta hábitos similares a los del tepezcuintle (Santos-Moreno y Pérez-Irinea, 2013), sin embargo la partición de recursos es evidente para estos dos roedores caviomorfos, donde se evita la competencia directa a través de una separación temporal de sus patrones de actividad (Wallace et al., 2000; Gómez et al., 2005; Tobler et al., 2009; Blake et al., 2011), pues el tepezcuintle presenta hábitos nocturnos, mientras que el serete es de actividad diurna, no obstante una comprensión clara de tales patrones requiere un conocimiento más detallado de sus dietas y patrones de uso del hábitat (Blake et al 2011).

Por otra parte se obtuvo un coeficiente de traslape mayor a 0.5 con el patrón de actividad de *D. novemcinctus*, *Didelphis sp.* y *Sylvilagus sp.*, pero al realizar la prueba de Watson y Wheeler se observó que únicamente *D. novemcinctus* presenta un patrón de actividad estadísticamente igual al del tepezcuintle. Aunque *Didelphis sp.* y *Sylvilagus sp.* presentan actividad nocturna, estas especies presentan máximos de actividad distintos, lo que hace posible su coexistencia. Por el contrario, *D. novemcinctus* sí puede estar compartiendo los mismos recursos al mismo tiempo, sin embargo esta especie no es tan abundante en la zona de estudio (n=55) y no está presente en todos los sitios en los que se encuentra el tepezcuintle: *D. novemcinctus* se registró solo en 11, mientras que el tepezcuintle estuvo en 18, lo que puede indicar un uso de espacio diferente.

Por otro lado, en cuanto a los depredadores, el mayor coeficiente de traslape se obtuvo con *L. pardalis*, *L. wiedii* y *P. concolor*, sin embargo sus patrones de actividad son estadísticamente diferentes, pues aunque sus depredadores son nocturnos, al igual que los competidores presentan máximos de actividad diferentes, probablemente como mecanismo de evasión (Blake et al., 2012), lo que minimiza el riesgo de depredación y maximiza la presencia del tepezcuintle (Santos-Moreno y Pérez-Irinea, 2013).

La distribución espacial del tepezcuintle responde a factores como la estructura del hábitat (Harmsen et al., 2018). Con relación con las características del microhábitat se observó una amplia variabilidad asociada al componente 1, lo que indica que el hábitat es heterogéneo. Se presentó un mayor número de registros independientes en sitios donde el porcentaje de cobertura de protección vertical era mayor. Esta cobertura de protección vertical está determinada principalmente por el estrato arbustivo. Aunque estos animales evitan las áreas abiertas y expuestas, como los senderos anchos y reducen la actividad durante las noches brillantes de luna llena (Harmsen et al., 2018), una preferencia por el dosel del sotobosque, como se encuentra en este estudio, puede ser una adaptación para evitar a los depredadores mientras están activos (Ecke et al., 2002; Ortiz-Martínez et al., 2005).

Por otra parte, el terreno accidentado tampoco favorece la presencia de estos animales, lo que puede deberse a que no les permite escapar de sus depredadores, variables de la cobertura del suelo como el porcentaje de hierbas, suelo desnudo y rocas tampoco favorecen la presencia de tepezcuintle, cabe mencionar que los sitios en donde se registran el mayor número de registros independientes de tepezcuintles es cerca de cuerpos de agua. Se ha observado que este recurso es esencial para los tepezcuintles, pues representa una alternativa de escape ante sus depredadores (Pérez, 1992; Trujillo et al., 2005; Goulart et al., 2009; Parroquín et al., 2010; Figueroa de León et al., 2016; Harmsen et al., 2018).

Limitaciones del estudio

A pesar de que el uso de cámaras trampa presenta numerosas ventajas para el estudio del comportamiento y ecología de la vida silvestre como en el presente trabajo, también existen algunas limitantes. Se logró realizar el reconocimiento de manera individual de los tepezcuintles e identificar el sexo, sin embargo no fue posible identificar clases de edad debido a que el tamaño no es un indicador confiable de la edad de los organismos, y la calidad de las fotos no es suficiente para reconocer estructuras reproductivas. Por otro lado, el modelado de algunos parámetros de la población de tepezcuintles requiere un estudio más prolongado para obtener datos más precisos y numerosos, aunque el tamaño de la muestra es bueno y es lo mínimo que se ha recomendado para la aplicación del modelo robusto (Kendall et al., 1995; Kendall et al., 1997), se encontró poca precisión en la estimación de algunos parámetros. Por otro lado se obtuvieron datos acerca del hábitat del tepezcuintle que brindan

información importante sobre sus requerimientos, sin embargo se recomienda evaluar otras variables como la densidad de arbustos, regeneración de árboles, biomasa, fructificación de árboles, variables que también pueden estar muy relacionadas con la presencia del tepezcuintle (Beck-King et al., 1999; Martínez-Ceceñas et al., 2018).

Conclusiones

Es importante conocer la dinámica de las poblaciones de tepezcuintle para saber en qué estado se encuentra la población y cómo cambia a través del tiempo y de esta manera realizar acciones que aseguren la presencia de estos animales. Los datos de captura-recaptura del tepezcuintle permitieron realizar estimaciones precisas de la abundancia y densidad, así mismo estos modelos permitieron estimar parámetros como la supervivencia, emigración temporal, probabilidad de captura, probabilidad de recaptura y probabilidad de mezcla incluyendo heterogeneidad individual en las probabilidades de captura.

La densidad obtenida en la zona de estudio es la más baja reportada para México, fluctuó muy poco entre temporadas, la supervivencia es alta y permaneció constante a lo largo del estudio, la mayor parte de los individuos son residentes sin diferencias estadísticamente significativas en la proporción de sexos.

Los factores que determinan la presencia de tepezcuintle están relacionados con la presencia de depredadores y la estructura del hábitat. En el sitio de estudio los principales depredadores fueron *L. pardalis*, *L. wiiedi* y *P. concolor*, por otra parte las variables del hábitat más relacionadas con la presencia del tepezcuintle fueron la cobertura de protección vertical, la cual está asociada con la protección contra los depredadores, y la cercanía a los cuerpos de agua. Por otro lado, los cambios en la abundancia de tepezcuintles están determinados por diferentes factores, la disponibilidad de alimento es probablemente el factor principal que limita su abundancia en el área de estudio.

Literatura citada.

- Aliaga-Rossel, E., Kays, R. W., y Fragoso, J. M. (2008). Home-range use by the Central American agouti (*Dasyprocta mexicana*) on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Tropical Ecology*. 24(04): 367-374.
- Alibhai, S., Jewell, Z., y Evans, J. (2017). The challenge of monitoring elusive large carnivores: An accurate and cost-effective tool to identify and sex pumas (*Puma concolor*) from footprints. *PloS one*, 12(3), e0172065.

- Altrichter, M. (1999). Importancia de los mamíferos silvestres en la dieta de los pobladores de la Península de Osa, Costa Rica. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 4(1): 95-103.
- Amstrup, S. C., McDonald, T. L., y Manly, B. F. (Eds.). (2010). Handbook of capture-recapture analysis. Princeton University Press.
- Aquino, R., Gil, D., y Pezo, E. (2009). Aspectos ecológicos y sostenibilidad de la caza del majás (*Cuniculus paca*) en la cuenca del río Itaya, Amazonía peruana. *Revista peruana de biología*. 16(1): 67-72.
- Aquino, R., Meléndez, G., Pezo, E., y Gil, D. (2012). Tipos y formas de ambientes de dormir de majás (*Cuniculus paca*) en la cuenca alta del río Itaya. *Revista Peruana de Biología*. 19(1): 27-34.
- Aranda Sánchez, J. M. (2012). Manual para el rastreo de mamíferos silvestres en México (No. 599 A7.).
- Aranda, M. (2000). Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 212 p.
- Arnemo, J. M., Ahlqvist, P., Andersen, R., Berntsen, F., Ericsson, G., Odden, J., y Swenson, J. E. (2006). Risk of capture-related mortality in large free-ranging mammals: experiences from Scandinavia. *Wildlife Biology*, 12(1): 109-113.
- Ávila-Nájera, D. M., Chávez, C., Lazcano-Barrero, M. A., Mendoza, G. D., y Pérez-Elizalde, S. (2016). Traslape en patrones de actividad entre grandes felinos y sus principales presas en el norte de Quintana Roo, México. *Therya*. 7(3): 439-448.
- Barquero Rodríguez, M. A., y Barquero Arroyo, M. D. (2008). Efecto de diferentes dietas sobre la ganancia de peso de individuos en cautiverio de *Agouti paca* (Rodentia: Agoutidae). *Revista Mexicana de Mastozoología*. 12(1): 6-16.
- Beck-King, H., Von Helversen, O., y Beck-King, R. (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.
- Begon, M., Townsend, C. R., y Harper, J. L. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*.
- Belaunde, S. A., Angulo, A. S., y Ramírez, C. R. (2008). Determinación de parámetros productivos y reproductivos en la zoocria del “jochi pintado”, *Cuniculus Paca* (Prov.

- Obispo Santisteban –Departamento de Santa Cruz). Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma Gabriel René Moreno, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 95pp.
- Blake, J. G., Mosquera, D., Guerra, J., Loiselle, B. A., Romo, D., y Swing, K. (2011). Mineral licks as diversity hotspots in lowland forest of eastern Ecuador. *Diversity*, 3(2): 217-234.
- Blake, J. G., Mosquera, D., Loiselle, B. A., Swing, K., Guerra, J., y Romo, D. (2012). Temporal activity patterns of terrestrial mammals in lowland rainforest of Eastern Ecuador. *Ecotropica*. 18:137-146.
- Bonilla-Morales, M., Rodríguez Pulido, J., y Murillo Pacheco, R. (2013). Biología de la lapa (*Cuniculus paca* Brisson): una perspectiva para la zootecnia. *Revista CES Medicina Veterinaria y Zootecnia*, 8(1).
- Botello, F., Illoldi, P., Linaje, M., Monroy, G., y Sánchez-Cordero, V. (2005). Nuevos registros del tepezcuintle (*Agouti paca*) para el norte del estado de Oaxaca México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 76:103–105.
- Brown, J. H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *The american naturalist*, 124(2): 255-279.
- Camargo-Sanabria, A. A., y Mendoza, E. (2016). Interactions between terrestrial mammals and the fruits of two neotropical rainforest tree species. *Acta Oecologica*. 73: 45-52.
- Cartaya, S., Anchundia, C., y Mantuano, R. (2016). Distribución geográfica potencial de la especie *Cuniculus paca* en el occidente de Ecuador. *La Granja: Revista de Ciencias de la Vida*. 24(2):134-149.
- Cavalcanti, S. M., y Gese, E. M. (2009). Spatial ecology and social interactions of jaguars (*Panthera onca*) in the southern Pantanal, Brazil. *Journal of Mammalogy*. 90(4): 935-945.
- Chappell, M. A. (1980). Thermal energetics and thermoregulatory costs of small arctic mammals. *Journal of Mammalogy*, 61(2): 278-291.
- Charles-Dominique, P., Atramentowics, M., Charles-Dominique, M., Gérard, H., Hladik, A., Hladik, C. M., y Prévost, M. F. (1981). Les mammifères frugivores arboricoles nocturnes d'une forêt guyanaise: inter-relations plantes animaux. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*. 35:341-435.

- Contreras-Díaz, R. B., Santos-Moreno, A., Alfaro, A. M., y Pérez-Lustre, M. (2009). Identificación individual de tepezcuintle (*Cuniculus paca*) mediante el uso de huellas. *Revista Mexicana de Mastozoología*. 13:34-45.
- Delfín-Alfonso, C. A., Gallina-Tessaro, S. A., y López-González, C. A. (2013). El hábitat: definición, dimensiones y escalas de evaluación para la fauna silvestre. *Fauna silvestre de México: uso, manejo y legislación*, 285-288.
- De Osma Vargas- Machuca, A., Ramírez, P., Roldán, M., Ortiz, L., y Soledispa, Y. (2014). Patrones de actividad de tres especies terrestres de mamíferos cinegéticos en remanentes de bosques, Manabí, Ecuador. *Hippocampus*. 4: 3-7.
- Di Bitetti, M. S., De Angelo, C. D., Di Blanco, Y. E., y Paviolo, A. (2010). Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica*. 36(4): 403-412.
- Donati, G., y Borgognini-Tarli, S. M. (2006). Influence of abiotic factors on cathemeral activity: the case of *Eulemur fulvus collaris* in the littoral forest of Madagascar. *Folia Primatologica*, 77(1-2): 104-122.
- Dubost, G., y Henry, O. (2006). Comparison of diets of the acouchy, agouti and paca, the three largest terrestrial rodents of French Guianan forests. *Journal of Tropical Ecology*, 22(6): 641-651.
- Dueser, R. D., y Shugart, H. H. (1978). Microhabitat sels in a Forest-Floor Small Mammal Fauna. *Ecology*. 59(1): 89-98.
- Ecke, F., Löfgren, O., y Sörlin, D. (2002). Population dynamics of small mammals in relation to forest age and structural habitat factors in northern Sweden. *Journal of Applied Ecology*, 39(5): 781-792.
- Eisenberg, J. F., y Thorington Jr, R. W. (1973). A preliminary analysis of a neotropical mammal fauna. *Biotropica*. 5(3): 150-161.
- Emmons, L. H. (1987). Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behavioral ecology and sociobiology*. 20(4): 271-283.
- Emmons, L. H. (2016). *Cuniculus paca*. The IUCN Red List of Threatened Species. 2016.
- Emmons, L. H., y Feer, F. (1999). Mamíferos de los bosques húmedos de América tropical: una guía de campo. In: Wallace, RBH Gómez, ZR Porcel y DI Rumiz (eds.). *Mamíferos de Bolivia: Distribución, Ecología y Conservación de los Mamíferos*

- Medianos y Grandes de Bolivia. Centro de Ecología y Difusión, Simón I. Patiño, Santa Cruz, 731-761.
- Enright, J. T. (1970). Ecological aspects of endogenous rhythmicity. *Annual review of ecology and systematics*, 1(1): 221-238.
- Figuroa de León, A., Naranjo, E. J., Perales, H., Santos-Moreno, A., y Lorenzo, C. (2017). Abundance, density and habitat use of lowland paca (*Cuniculus paca*, Rodentia: Cuniculidae) in the Lacandon Rainforest, Chiapas, Mexico. *Therya*. 8(3): 199-208.
- Figuroa de León, A., Naranjo, E. J., Perales, H., Santos-Moreno, A., y Lorenzo, C. (2016). Cavity occupancy by lowland paca (*Cuniculus paca*) in the Lacandon Rainforest, Chiapas, Mexico. *Tropical Conservation Science*. 9(1): 246-263.
- Foster, R. J., y Harmsen, B. J. (2012). A critique of density estimation from camera-trap data. *The Journal of Wildlife Management*. 76(2): 224-236.
- Foster, V. C., Sarmiento, P., Sollmann, R., Tôrres, N., Jácomo, A. T., Negrões, N. y Silveira, L. (2013). Jaguar and puma activity patterns and predator-prey interactions in four Brazilian biomes. *Biotropica*, 45(3): 373-379.
- Fragoso, J. M., Levi, T., Oliveira, L. F., Luzar, J. B., Overman, H., Read, J. M. y Silvius, K. M. (2016). Line transect surveys underdetect terrestrial mammals: Implications for the sustainability of subsistence hunting. *PloS one*, 11(4), e0152659.
- Fryxell, J. M., Sinclair, A. R., y Caughley, G. (2014). *Wildlife ecology, conservation, and management*. John Wiley & Sons.
- Galetti, M., Donatti, C. I., Pires, A. S., Guimarães, P. R., y Jordano, P. (2006). Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic forest palm: the combined effects of defaunation and forest fragmentation. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 151(1): 141-149.
- Gallina, S. (1981). Contribución al conocimiento de los hábitos alimenticios del tepezcuintle (*Agouti paca*) en Lacanjá-Chansayab, Chiapas. In: Reyes Castillo, P. (Ed.), Estudios Ecológicos en el Trópico Mexicano (pp. 58–67). México, D. F.: Instituto de Ecología, A. C
- Gallina, S., Pérez-Torres, J., y Guzmán-Aguirre, C. C. (2012). Use of the paca, *Cuniculus paca* (Rodentia: Agoutidae) in the Sierra de Tabasco State Park, Mexico. *Revista de biología tropical*. 60(3): 1345-1355.

- Geier, A. R., y Best, L. B. (1980). Habitat selection by small mammals of riparian communities: evaluating effects of habitat alterations. *The Journal of Wildlife Management*, 16-24
- 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.
- Gómez, H., Wallace, R. B., Ayala, G., y Tejada, R. (2005). Dry season activity periods of some Amazonian mammals. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 40(2): 91-95.
- González-Maya, J. F. (2007). Densidad, uso de hábitat y presas del jaguar (*Panthera onca*) y el conflicto con humanos en la región de Talamanca, Costa Rica. Tesis de Magister Scientiae. CATIE.
- Goulart, F. V. B., Cáceres, N. C., Graipel, M. E., Tortato, M. A., Ghizoni, I. R., y Oliveira-Santos, L. G. R. (2009). Habitat selection by large mammals in a southern Brazilian Atlantic Forest. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*. 74(3): 182-190.
- Griffith, B., y Youtie, B. A. (1988). Two devices for estimating foliage density and deer hiding cover. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)*. 16(2): 206-210.
- Grigione, M. M., Burman, P., Bleich, V. C., y Pierce, B. M. (1999). Identifying individual mountain lions *Felis concolor* by their tracks: refinement of an innovative technique. *Biological conservation*. 88(1): 25-32.
- Gutierrez, S. M., Harmsen, B. J., Doncaster, C. P., Kay, E., y Foster, R. J. (2017). Ranging behavior and habitat selection of pacas (*Cuniculus paca*) in central Belize. *Journal of Mammalogy*. 98(2): 542-550.
- Gutiérrez-González, C. E., Gómez-Ramírez, M. Á., y López-González, C. A. (2012). Estimation of the density of the near threatened jaguar *Panthera onca* in Sonora, Mexico, using camera trapping and an open population model. *Oryx*. 46(3): 431-437.
- Guzmán-Aguirre, C. (2008). Uso, preferencia de hábitat y aprovechamiento del tepezcuintle, *Cuniculus paca* (Linneo, 1766) en el parque estatal de la Sierra de Tabasco, México. Tesis de maestría. Instituto de Ecología, A. C.

- Harmsen, B. J., Wooldridge, R. L., Gutierrez, S. M., Doncaster, C. P., y Foster, R. J. (2018). Spatial and temporal interactions of free-ranging pacas (*Cuniculus paca*). *Mammal Research*, 63(2): 161-172.
- Heilbrun, R. D., Silvy, N. J., Peterson, M. J., y Tewes, M. E. (2006). Estimating bobcat abundance using automatically triggered cameras. *Wildlife Society Bulletin*. 34(1): 69-73.
- Higgins, K. F., Oldemeyer, J. L., Jenkins, K. J., Clambey, G. K., y Harlow, R. F. (1996). Vegetation sampling and measurement. *Research and management techniques for wildlife and habitats*. 5: 567-591.
- Huanca-Huarachi, G., Herrera, J. y Noss, A. (2011). Densidad poblacional y uso de hábitat del jochi pintado (*Cuniculus paca*) en la zona norte de la unidad de conservación Amboró-Carrasco. *Ecología en Bolivia*. 46:4-13.
- Hutchinson, G. E. (1978). An introduction to population ecology. Yale University Press, New Haven, CT.
- Hutchinson, J. M. y Waser, P. M. (2007). Use, misuse and extensions of “ideal gas” models of animal encounter. *Biological Reviews*, 82(3): 335-359.
- Jenkins J.H. y Marchington, R. K. 1969. Problems in censusing the White-tailed deer. Pages 115-118. In: Silvy, N. J. (ed.). (2012). *The Wildlife Techniques Manual: Research*. Volume 1. JHU Press.
- Jewell, Z. C., Alibhai, S. K., y Law, P. R. (2001). Censusing and monitoring black rhino (*Diceros bicornis*) using an objective spoor (footprint) identification technique. *Journal of Zoology*. 254(1): 1-16.
- Johnson, J. B., y Omland, K. S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution*, 19(2): 101-108.
- Jolly, G. M. (1965). Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika*, 52(1/2): 225-247.
- Jorge, M. L. S., y Howe, H. F. (2009). Can forest fragmentation disrupt a conditional mutualism? A case from central Amazon. *Oecologia*. 161(4): 709-718.
- Kamler, J. F., y Gipson, P. S. (2000). Space and habitat use by resident and transient coyotes. *Canadian Journal of Zoology*, 78(12): 2106-2111.

- Karanth, K. U. (1995). Estimating tiger *Panthera tigris* populations from camera trap data using capture–recapture models. *Biological Conservation* 71:333–338. In: O’Connell, A. F., Nichols, J. D., y Karanth, K. U. (Eds.). 2010. Camera traps in animal ecology: methods and analyses. Springer Science & Business Media.
- Karanth, K. U., y Nichols, J. D. (1998). Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology*. 79(8): 2852-2862.
- Karanth, K. U., Nichols, J. D., Kumar, N. S., y Hines, J. E. (2006). Assessing tiger population dynamics using photographic capture–recapture sampling. *Ecology*, 87(11): 2925-2937.
- Kendall, W. L. (2001). The robust design for capture-recapture studies: analysis using program MARK. *International Wildlife Management Congress* 357-360.
- Kendall, W. L., Nichols, J. D., y Hines, J. E. (1997). Estimating temporary emigration using capture–recapture data with Pollock’s robust design. *Ecology*. 78(2): 563-578.
- Kendall, W. L., Pollock, K. H., y Brownie, C. (1995). A likelihood-based approach to capture-recapture estimation of demographic parameters under the robust design. *Biometrics*. 293-308.
- Krebs, C. J. (1966). Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus*. *Ecological monographs*, 36(3): 239-273.
- Kronfeld-Schor, N., y Dayan, T. (2003). Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1): 153-181.
- Laska, M., Baltazar, J. L., y Luna, E. R. (2003). Food preferences and nutrient composition in captive pacas, *Agouti paca* (Rodentia, Dasyproctidae). *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*. 68(1): 31-41.
- Leuchtenberger, C., de Oliveira, Ê. S., Cariolato, L. P., y Kasper, C. B. (2018). Activity pattern of medium and large sized mammals and density estimates of *Cuniculus paca* (Rodentia: Cuniculidae) in the Brazilian Pampa. *Brazilian Journal of Biology*, (AHEAD), 0-0.
- Long, R. A., MacKay, P., Ray, J. y Zielinski, W. (Eds.). (2012). Noninvasive survey methods for carnivores. Island Press.

- Long, R.A. y Zielinski, W. J. 2008. Designing effective noninvasive carnivore surveys. 8–44pp. In: Long, R.A., MacKay, P., Zielinski, W. J. and Ray, J. C. (eds.). *Noninvasive survey methods for carnivores*. Island Press, Washington, DC.
- Lyra-Jorge, M. C., Ciocheti, G., Pivello, V. R. y Meirelles, S. T. (2008). Comparing methods for sampling large-and medium-sized mammals: camera traps and track plots. *European Journal of Wildlife Research*, 54(4): 739.
- Martínez-Ceceñas, Y., Naranjo, E. J., Hénaut, Y., y Carrillo-Reyes, A. (2018). Ecología alimentaria del tepezcuintle (*Cuniculus paca*) en áreas conservadas y transformadas de la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89(2):507-515
- McCrea, R. S., y Morgan, B. J. (2014). Analysis of capture-recapture data. Chapman and Hall/CRC
- Medellín, R. A. (1994). Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology*, 8(3): 780-799.
- Medellín, R., Azuara, D., Maffei, L., Zarza, H., Bárcenas, H., Cruz, E., Legaria, R., Lira, I., Ramos Fernández, G., y Ávila, S. (2006). Censos y Monitoreo. In: Chávez, C., y Ceballos, G. (Eds.), *El Jaguar Mexicano en el Siglo XXI: Situación Actual y Manejo* (pp. 25-35). México. D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Alianza WWF Telcel-Universidad Nacional Autónoma de México.
- Meredith, M., y Ridout, M. (2014). Overlap: Estimates of coefficient of overlapping for animal activity patterns. R package version 0.2, 4.
- Michalski, F. y Norris, D. (2011). Activity pattern of *Cuniculus paca* (Rodentia: Cuniculidae) in relation to lunar illumination and other abiotic variables in the southern Brazilian Amazon. *Zoologia*. 28 (6): 701–708.
- Mills, L. S. y Johnson, H. E. (2013). Wildlife Population Dynamics. In: Krausman, P. R., y Cain III, J. W. (eds.). *Wildlife management and conservation: contemporary principles and practices*. JHU Press. 84-111.
- Monroy-Vilchis, O., Zarco-González, M. M., Rodríguez-Soto, C., Soria-Díaz, L., y Urios, V. (2011). Fototrampeo de mamíferos en la Sierra Nanchititla, México: abundancia relativa y patrón de actividad. *Revista de Biología Tropical*. 59(1): 373-383.

- Monterroso, P., Alves, P. C., y Ferreras, P. (2014). Plasticity in circadian activity patterns of mesocarnivores in Southwestern Europe: implications for species coexistence. *Behavioral ecology and sociobiology*, 68(9): 1403-1417.
- Montes, R. (2001). Caracterización de la actividad reproductiva del tepezcuintle (*Agouti paca*) bajo crianza controlada. Universidad Autónoma de Yucatán, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Mérida, Yucatán, México.
- Montes, R. (2005). El tepezcuintle, un recurso biológico importante. CONABIO. *Biodiversitas*. 63:6-11.
- Moreno-Valdez, A., Lavín-Murcio, P. A., y Hinojosa-Falcón, O. M. (1997). El tepezcuintle, *Agouti paca* (Rodentia: Agoutidae), en Tamaulipas, México. *Revista Mexicana de Mastozoología*. 2:129–131.
- Muñoz, J. B., Betancur, O, y Duque, M. (2002). Patrones de hábitat y de actividad nocturna de *Agouti paca* en el parque nacional natural Utría (Chocó, Colombia). *Actualidades Biológicas*. 24 (76):75-85.
- Naranjo, E. J., Guerra, M. M., Bodmer, R. E. y Bolaños, J. E. (2004). Subsistence hunting by three ethnic groups of the Lacandon Forest, Mexico. *Journal of Ethnobiology*. 24: 233-253.
- Neiswenter, S. A., Dowler, R. C., y Young, J. H. (2010). Activity patterns of two sympatric species of skunks (*Mephitis mephitis* and *Spilogale gracilis*) in Texas. *The Southwestern Naturalist*, 55(1): 16-21.
- Nichols, J. D., Hines, J. E., y Pollock, K. H. (1984). Effects of permanent trap response in capture probability on Jolly-Seber capture-recapture model estimates. *The Journal of wildlife management*, 48(1): 289-294.
- Nichols, J. D., y Pollock, K. H. (1990). Estimation of recruitment from immigration versus in situ reproduction using Pollock's robust design. *Ecology*, 71(1): 21-26.
- Norris, D., Michalski, F., y Peres, C. A. (2010). Habitat patch size modulates terrestrial mammal activity patterns in Amazonian forest fragments. *Journal of Mammalogy*, 91(3): 551-560.
- Nowak, R. M. (1991). Walker's mammals of the world, 5th edition, Vol. 2. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. Pp. 1629 In: Ceballos, G., y Oliva, G. (eds.) Los mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el

- Conocimiento y Uso de la Biodiversidad and Fondo de Cultura Económica, México. pp. 815.
- Ortega, R. y Arita, H. (2005). *Cuniculus paca* (Linnaeus, 1776). Tepezcuintle. In: Ceballos, G., y Oliva, G. (eds.) Los mamíferos silvestres de México. 1ª edición. México D.F: Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad and Fondo de Cultura Económica, México, Distrito Federal, México. pp. 816.
- Ortiz-Martínez, T., Gallina, S., Briones-Salas, M., y González, G. (2005). Densidad poblacional y caracterización del hábitat del venado cola blanca (*Odocoileus virginianus oaxacensis*, Goldman y Kellog, 1940) en un bosque templado de la sierra norte de Oaxaca, México. *Acta zoológica mexicana*. 21(3): 65-78.
- Otis, D. L., Burnham, K. P., White, G. C., y Anderson, D. R. (1978). Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife monographs*. (62): 3-135.
- Parroquín, J., Gallina, S., Aguirre-León, G., y Pérez-Torres, J. (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. In: Guerra, M., Calmé, S., Gallina, S. and Naranjo Piñera, E. (Eds.) Uso y Manejo de Fauna Silvestre en el Norte de Mesoamérica. Veracruz: Serie Hablemos de Ciencia y Tecnología, Secretaría de Educación de Veracruz. pp. 137-160.
- Pennington, T. D. (2005). *Árboles tropicales de México: manual para la identificación de las principales especies*. UNAM.
- Pérez, E. M. 1992. Agouti paca. *Mammalian Species*. 404:1-7.
- Pérez-Irineo, G., y Santos-Moreno, A. (2013). Riqueza de especies y gremios tróficos de mamíferos carnívoros en una selva alta del sureste de México. *Therya*. 4(3): 551-564.
- Plant List, T. (2013). Version 1.1. Published on the Internet.
- Pledger, S. (2000). Unified maximum likelihood estimates for closed capture–recapture models using mixtures. *Biometrics*, 56(2): 434-442.
- Pollock, K. H. (1982). A capture-recapture design robust to unequal probability of capture. *The Journal of Wildlife Management*. 46(3): 752-757.
- Pollock, K. H., Hines, J. E., y Nichols, J. D. (1985). Goodness-of-fit tests for open capture-recapture models. *Biometrics*, 399-410.

- Pollock, K. H., Nichols, J. D., Brownie, C., y Hines, J. E. (1990). Statistical inference for capture-recapture experiments. *Wildlife monographs*. 3-97.
- Pollock, K. H., Nichols, J. D., Simons, T. R., Farnsworth, G. L., Bailey, L. L. y Sauer, J. R. (2002). Large scale wildlife monitoring studies: statistical methods for design and analysis. *Environmetrics: The official journal of the International Environmetrics Society*, 13(2): 105-119.
- Ramírez-Pulido, J., Galindo-Galindo, C., Sánchez Q, A., y Castro-Campillo, A. (2001). New records of *Agouti paca* (Linnaeus) from the Mexican state of Puebla. *Texas Journal of Science*. 53:285–288.
- Ridout, M. S., y Linkie, M. (2009). Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*. 14(3): 322-337.
- Roberts, N. J. (2011). Investigation into survey techniques of large mammals: surveyor competence and camera-trapping vs. transect-sampling. *Bioscience Horizons*, 4(1): 40-49.
- Rodríguez Girón, M., y Girón, L. (2013). No solo los felinos tienen manchas: una idea para el estudio poblacional de tepezcuintle (*Cuniculus paca*) en El Parque Nacional El Imposible, Ahuachapán, El Salvador. *Bioma*. 1(3): 10-13.
- Rodríguez, D. (1994). Consecuencias de la fragmentación del bosque tropical y la presión de cacería sobre poblaciones de “guardatinaja” *Agouti paca* en el norte de Colombia. Informe Proyecto Guardatinaja. Fundación Pro-Sierra Nevada de Santa Marta, Santa Fé de Bogotá, Colombia.
- Rodríguez-Ruíz, E.R., Castro-Arellano, I., y Valencia-Herverth, J. (2012). New Records and Proposed Geographical Range of Pacas (*Cuniculus paca*) in Northeastern Mexico. *The Southwestern Naturalist*. 57(2):219-221.
- Rovero, F., y Zimmermann, F. (Eds.). (2016). *Camera trapping for wildlife research*. Pelagic Publishing Ltd.
- Rowcliffe, J. M., Field, J., Turvey, S. T. y Carbone, C. (2008). Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *Journal of Applied Ecology*, 45(4): 1228-1236.

- Rowcliffe, J. M., Kays, R., Kranstauber, B., Carbone, C., y Jansen, P. A. (2014). Quantifying levels of animal activity using camera trap data. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(11): 1170-1179.
- Rowcliffe, J. M., y Carbone, C. (2008). Surveys using camera traps: are we looking to a brighter future?. *Animal Conservation*. 11(3): 185-186.
- Santos-Moreno, A., Briones-Salas, M. Á., y López-Wilchis, R. (2007). Diferencias en algunos parámetros demográficos de *Oryzomys chapmani* (Rodentia: Muridae) asociadas a tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña en Oaxaca, México. *Acta zoológica mexicana*, 23(1): 123-137.
- Santos-Moreno, A., y Pérez-Irineo, G. (2013). Abundancia de tepezcuintle (*Cuniculus paca*) y relación de su presencia con la de competidores y depredadores en una selva tropical. *Therya*. 4(1): 89-98.
- Schwarz, C. J. (2001). The Jolly-Seber model: more than just abundance. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*. 6(2): 195-205.
- Seber, G. A. (1965). A note on the multiple-recapture census. *Biometrika*, 52(1/2): 249-259.
- Silver, S. C., Ostro, L. E., Marsh, L. K., Maffei, L., Noss, A. J., Kelly, M. J., y Ayala, G. (2004). The use of camera traps for estimating jaguar *Panthera onca* abundance and density using capture/recapture analysis. *Oryx*. 38(02): 148-154.
- Silvy, N. J. (Ed.). (2012). *The Wildlife Techniques Manual: Volume 1: Research*. Set (Vol. 1). JHU Press.
- Smythe, N. (1978). The natural history of the Central American Agouti (*Dasyprocta mexicana*). *Smithsonian Contributions to Zoology*. 257:1-52.
- Smythe, N. (1987). The paca (*Cuniculus paca*) as a domestic source of protein for the neotropical, humid lowlands. *Applied Animal Behaviour Science*, 17(1-2): 155-170.
- Smythe, N. y O. Brown de Guanti. (1995). *La domesticación y cría de pacas (Agouti paca): Guía de Conservación No. 26*: FAO Roma.
- Smythe, N., Glanz, W. E., y Leigh, Jr. E. G. (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 Windsor, D. M. eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, EE.UU.

- Stanley, T. R., y Burnham, K. P. (1999). A closure test for time-specific capture-recapture data. *Environmental and Ecological Statistics*, 6(2): 197-209.
- Suselbeek, L., Emsens, W. J., Hirsch, B. T., Kays, R., Rowcliffe, J. M., Zamora-Gutierrez, V., y Jansen, P. A. (2014). Food acquisition and predator avoidance in a Neotropical rodent. *Animal Behaviour*, 88: 41-48.
- Terborgh, J. 1983. Five New World primates: a study in comparative ecology. Princeton University Press.
- Terborgh, J., y Wright, S. J. (1994). Effects of mammalian herbivores on plant recruitment in two neotropical forests. *Ecology*. 75(6): 1829-1833.
- Tobler, M. W., Carrillo-Percastegui, S. E., y Powell, G. (2009). Habitat use, activity patterns and use of mineral licks by five species of ungulate in south-eastern Peru. *Journal of Tropical Ecology*, 25(3): 261-270.
- Torres-Colín R. (2004). Tipos de vegetación. Página 105-117. In: A. J. García-Mendoza, M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.), Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México. 605 p.
- Trolle, M., y Kéry, M. (2005). Camera-trap study of ocelot and other secretive mammals in the northern Pantanal. *Mammalia*. 69(3-4): 409-416.
- Trujillo, F., Rodríguez-Mahecha, J. V., Díaz, M. C., Tirira, D., y González, A. (2005). Mamíferos acuáticos relacionados con el agua Neotropicales. In: Wallace, RBH Gómez, ZR Porcel y DI Rumiz (eds.). Mamíferos de Bolivia: Distribución, Ecología y Conservación de los Mamíferos Medianos y Grandes de Bolivia. Centro de Ecología y Difusión, Simón I. Patiño, Santa Cruz, 731-761
- Valsecchi, J., El Bizri, H. R., y Figueira, J. E. C. (2014). Subsistence hunting of *Cuniculus pacain* the middle of the Solimões River, Amazonas, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*. 74(3): 560-568.
- Vázquez-Torres, M., Armenta-Montero, S., Campos-Jiménez, J. y Carvajal-Hernández, C. I. (2010). Árboles de la región de Los Tuxtlas.
- Velázquez, J. R., Colín, P. S., y García, G. J. (2009). Frutos y semillas de árboles tropicales de México.

- Walker, R. S., Novaro, A. J., y Nichols, J. D. (2000). Consideraciones para la estimación de abundancia de poblaciones de mamíferos. *Mastozoología Neotropical*. 7(2): 73-80.
- Wallace, R. B., Painter, R. L. E., Rumiz, D. I., y Herrera, J. C. (2000). La estacionalidad y el manejo de vida silvestre en los bosques de producción del oriente de Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*. 8:65 – 81.
- Wallace, R. B., Aliaga-Rossel, E., Viscarra, M., y Siles, T. (2010). Cuniculidae-Dasyproctidae Dinomyidae Myocastoridae. In: Wallace, RBH Gómez, ZR Porcel y DI Rumiz (eds.). Mamíferos de Bolivia: Distribución, Ecología y Conservación de los Mamíferos Medianos y Grandes de Bolivia. Centro de Ecología y Difusión, Simón I. Patiño, Santa Cruz, 731-761.
- Wallace, R. B., Gomez, H., Ayala, G., y Espinoza, F. (2003). Camera trapping for jaguar (*Panthera onca*) in the Tuichi Valley, Bolivia. *Mastozoología Neotropical*. 10(1): 133-139.
- White, G. C., Anderson, D. R., Burnham, K. P. y Otis, D. L. (1982). Capture-recapture and removal methods for sampling closed populations. Los Alamos National Laboratory.
- Woods, C. A., y C. W. Kilpatrick. (2005). Infraorder Hystriognathi. pp. 1538-1600 In: Wilson, D. E. y Reeder, D. A. M. (eds.). *Mammal Species of the World, a taxonomic and geographic reference*. J.H.U. Press. Baltimore, EE.UU. pp. 1559.
- Wright, S. J., Gompper, M. E., y De Leon, B. (1994). Are large predators keystone species in Neotropical forests? The evidence from Barro Colorado Island. *Oikos*. 71:279-294.
- Yahner, R. H. (1983). Population dynamics of small mammals in farmstead shelterbelts. *Journal of Mammalogy*, 64(3): 380-386.
- Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice-Hall. New Jersey. EE.UU.
- Zimmermann, F., y Foresti, D. (2016). Capture–recapture methods for density estimation. *Camera Trapping for Wildlife Research*, 95-141.
- Zeiger, J. (2013). Densidad y Abundancia de conejo Pintado (*Agouti paca*): Tres Métodos de Estimación de la Población.
- Zúñiga, J. A., Barrera, J. F., Williams, T., y Mora, J. V. (2002). Estimación de la población del Chacuatete a través de técnicas de captura-recaptura. Tres Plagas del café en Chiapas, ECOSUR.

Anexo 1. Ejemplo de la estructura de la matriz de historias de captura-recaptura de tepezcuintle realizadas mediante identificación individual de 20 individuos en 15 ocasiones de muestreo en una selva mediana de la Sierra Norte de Oaxaca, México.

ID	Ocasiones de muestreo														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
CP-01	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0
CP-02	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
CP-03	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
CP-04	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
CP-05	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1
CP-06	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CP-07	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
CP-08	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
CP-09	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0
CP-10	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
CP-11	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CP-12	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CP-13	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
CP-14	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
CP-15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CP-16	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
CP-17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
CP-18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CP-19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CP-20	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1

Anexo 2. Modelos candidatos para la obtención de parámetros demográficos de *Cuniculus paca* en una selva mediana subperennifolia, donde S=probabilidad de supervivencia, γ_i =probabilidad de emigración temporal, π =probabilidad de mezcla, p=probabilidad de captura, c=probabilidad de recaptura, AICc=Criterio de información de Akaike corregido, Delta AICc=diferencias entre AICc del modelo respectivo y el mejor modelo, Peso AICc=contribución relativa a AICc de cada modelo al AICc del total de modelos.

Modelo	AICc	Delta AICc	Peso AIC	Verosimilitud	No. Parámetros
{S(.), γ_i'' (.), γ_i' (t), π (.), p(.), c(t+a)}	361.78	0.00	0.39	1.00	9
{S(.), γ_i'' (.), γ_i' (t), π (.), p(t), c(t+a)}	363.99	2.21	0.13	0.33	10
{S(t), γ_i'' (.), γ_i' (t), π (.), p(.), c(t+a)}	364.01	2.23	0.12	0.32	10
{S(.), γ_i'' (.), γ_i' (t), π (.), p(.), c(.)}	365.86	4.07	0.05	0.13	6
{S(t), γ_i'' (.), γ_i' (t), π (.), p(t), c(t+a)}	366.29	4.51	0.04	0.10	11
{S(.), γ_i'' (.), γ_i' (.), π (.), p(.), c(t+a)}	366.46	4.68	0.03	0.09	9
{S(.), γ_i'' (.), γ_i' (t), π (.), p(.), c(t)}	366.88	5.09	0.03	0.07	7
{S(.), γ_i'' (.), γ_i' (t), π (.), p(t), c(.)}	367.98	6.19	0.01	0.04	7
{S(t), γ_i'' (.), γ_i' (t), π (.), p(.), c(.)}	368.00	6.21	0.01	0.04	7
{S(t), γ_i'' (.), γ_i' (.), π (.), p(.), c(t+a)}	368.25	6.46	0.01	0.03	10
{S(.), γ_i'' (.), γ_i' (t), π (.), p(t+a), c(t+a)}	368.47	6.69	0.01	0.03	12
{S(t+a), γ_i'' (.), γ_i' (t), π (.), p(.), c(t+a)}	368.49	6.70	0.01	0.03	12
{S(.), γ_i'' (.), γ_i' (.), π (.), p(t), c(t+a)}	368.62	6.83	0.01	0.03	10
{S(.), γ_i'' (.), γ_i' (t), π (.), p(t), c(t)}	369.03	7.24	0.01	0.02	8
{S(t), γ_i'' (.), γ_i' (t), π (.), p(.), c(t)}	369.05	7.26	0.01	0.02	8
{S(t+a), γ_i'' (.), γ_i' (.), π (.), p(.), c(t)}	369.61	7.82	0.00	0.02	9
{S(t+a), γ_i'' (.), γ_i' (.), π (.), p(.), c(t+a)}	370.10	8.31	0.00	0.01	11
{S(t), γ_i'' (.), γ_i' (t), π (.), p(t), c(.)}	370.18	8.39	0.00	0.01	8
{S(t), γ_i'' (.), γ_i' (.), π (.), p(t), c(t+a)}	370.30	8.52	0.00	0.01	11
{S(.), γ_i'' (.), γ_i' (.), π (.), p(.), c(.)}	370.54	8.76	0.00	0.01	6
{S(t), γ_i'' (.), γ_i' (t), π (.), p(t+a), c(t+a)}	370.81	9.02	0.00	0.01	13
{S(t+a), γ_i'' (.), γ_i' (t), π (.), p(t), c(t+a)}	370.82	9.02	0.00	0.01	13
{S(t), γ_i'' (.), γ_i' (t), π (.), p(t), c(t)}	371.26	9.47	0.00	0.00	9
{S(.), γ_i'' (.), γ_i' (.), π (.), p(.), c(t)}	371.56	9.77	0.00	0.00	7
{S(t), γ_i'' (.), γ_i' (.), π (.), p(.), c(.)}	372.23	10.45	0.00	0.00	7
{S(.), γ_i'' (.), γ_i' (t), π (.), p(t+a), c(.)}	372.26	10.47	0.00	0.00	9
{S(t+a), γ_i'' (.), γ_i' (t), π (.), p(.), c(.)}	372.27	10.49	0.00	0.00	9
{S(t+a), γ_i'' (.), γ_i' (.), π (.), p(t), c(t+a)}	372.31	10.53	0.00	0.00	12
{S(.), γ_i'' (.), γ_i' (.), π (.), p(t), c(.)}	372.60	10.82	0.00	0.00	7
{S(.), γ_i'' (.), γ_i' (.), π (.), p(t+a), c(t+a)}	372.77	10.99	0.00	0.00	12

$\{S(t), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(\cdot), \pi(\cdot), p(\cdot), c(t)\}$	373.28	11.50	0.00	0.00	8
$\{S(\cdot), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(t), \pi(\cdot), p(t+a), c(t)\}$	373.37	11.59	0.00	0.00	10
$\{S(t+a), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(t), \pi(\cdot), p(\cdot), c(t)\}$	373.39	11.60	0.00	0.00	10
$\{S(\cdot), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(\cdot), \pi(\cdot), p(t), c(t)\}$	373.65	11.87	0.00	0.00	8
$\{S(t+a), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(\cdot), \pi(\cdot), p(\cdot), c(\cdot)\}$	373.98	12.20	0.00	0.00	8
$\{S(t), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(\cdot), \pi(\cdot), p(t), c(\cdot)\}$	374.19	12.40	0.00	0.00	8
$\{S(t), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(\cdot), \pi(\cdot), p(t+a), c(t+a)\}$	374.42	12.63	0.00	0.00	13
$\{S(t), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(t), \pi(\cdot), p(t+a), c(\cdot)\}$	374.49	12.71	0.00	0.00	10
$\{S(t+a), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(t), \pi(\cdot), p(t), c(\cdot)\}$	374.49	12.71	0.00	0.00	10
$\{S(t), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(\cdot), \pi(\cdot), p(t), c(t)\}$	375.27	13.49	0.00	0.00	9
$\{S(t+a), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(t), \pi(\cdot), p(t+a), c(t+a)\}$	375.56	13.77	0.00	0.00	15
$\{S(t), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(t), \pi(\cdot), p(t+a), c(t)\}$	375.64	13.85	0.00	0.00	11
$\{S(t+a), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(t), \pi(\cdot), p(t), c(t)\}$	375.64	13.86	0.00	0.00	11
$\{S(t+a), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(\cdot), \pi(\cdot), p(t), c(\cdot)\}$	376.10	14.31	0.00	0.00	9
$\{S(t+a), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(\cdot), \pi(\cdot), p(t+a), c(t+a)\}$	376.30	14.52	0.00	0.00	14
$\{S(\cdot), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(\cdot), \pi(\cdot), p(t+a), c(\cdot)\}$	376.56	14.77	0.00	0.00	9
$\{S(t+a), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(\cdot), \pi(\cdot), p(t), c(t)\}$	377.21	15.43	0.00	0.00	10
$\{S(\cdot), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(\cdot), \pi(\cdot), p(t+a), c(t)\}$	377.67	15.89	0.00	0.00	10
$\{S(t), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(\cdot), \pi(\cdot), p(t+a), c(\cdot)\}$	378.10	16.32	0.00	0.00	10
$\{S(t+a), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(t), \pi(\cdot), p(t+a), c(\cdot)\}$	379.03	17.24	0.00	0.00	12
$\{S(t), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(\cdot), \pi(\cdot), p(t+a), c(t)\}$	379.25	17.47	0.00	0.00	11
$\{S(t+a), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(\cdot), \pi(\cdot), p(t+a), c(\cdot)\}$	379.88	18.10	0.00	0.00	11
$\{S(t+a), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(t), \pi(\cdot), p(t+a), c(t)\}$	380.24	18.46	0.00	0.00	13
$\{S(t+a), \gamma_i''(\cdot), \gamma_i'(\cdot), \pi(\cdot), p(t+a), c(t)\}$	381.07	19.28	0.00	0.00	12

Anexo 3. Lista de especies vegetales que caracterizan el microhábitat de *Cuniculus paca* en la Sierra Norte, Oaxaca, México, 2018.

Familia	Especie	Nombre local
Anacardiaceae	<i>Spondias radlkoferi</i> Donn. Sm. **	Jobo
Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i> L. **	Ciruelo de monte
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i> L. **	Mango
Annonaceae	<i>Rollinia mucosa</i> (Jacq.) Baill. **	Anona silvestre
Bixaceae	<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	Pochote
Bombacaceae	<i>Bernoullia flammea</i> Oliv.	Roble
Bombacaceae	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn. **	
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	Xochicuahuatl
Bursaceae	<i>Protium copal</i> (Schltdl. & Cham.) Engl.	Copal
Combretaceae	<i>Terminalia amazonia</i> (J. F. Gmel.) Exell.	Sombrerete
Fabaceae	<i>Inga vera</i> Willd. **	Chalahuite
Fabaceae	<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S.F. Blake	Picho
Fabaceae	<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit	Guaje
Fabaceae	<i>Andira galeottiana</i> Standl. **	Macayo
Fabaceae	<i>Lonchocarpus</i> sp	
Fagaceae	<i>Quercus</i> sp	Encino
Hamamelidaceae	<i>Liquidambar</i> sp	Liquidambar
Malvaceae	<i>Luehea speciosa</i> Willd.	Cuaultote
Malvaceae	<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	Jonote
Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp	
Meliaceae	<i>Swietenia humilis</i> Zucc	Caobilla
Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i> L.	Cedro
Moraceae	<i>Ficus insipida</i> Willd. **	Amate
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	
Musaceae	<i>Musa paradisiaca sapientum</i> L. **	Plátano
Rubiaceae	<i>Coffea arabica</i> L. **	Café
Rubiaceae	<i>Genipa americana</i> L.	
Sapotaceae	<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.E. Moore y Stearn **	Zapote
Sterculiaceae	<i>Theobroma cacao</i> L. **	Cacao
Urticaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	Guarumbo
Vochysiaceae	<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	Palo de agua
Zygophyllaceae	<i>Guaiacum sanctum</i> L.	Guayacán

** Frutos que potencialmente forman parte de la dieta de *Cuniculus paca*.