



El Colegio de la Frontera Sur

Hábitos alimenticios del tepezcuintle (*Cuniculus paca*) en la  
Selva Lacandona, Chiapas.

TESIS

Presentada como requisito parcial para optar al grado de  
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural  
Con orientación en Manejo y Conservación de los Recursos Naturales

Por

Yuriana Martínez Ceceñas

2017



# El Colegio de la Frontera Sur

San Cristóbal de Las Casas, a 24 de marzo de 2017.

Las personas abajo firmantes, miembros del jurado examinador de **Yuriana Martínez Ceceñas**, hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada: “**Hábitos alimenticios del tepezcuintle (*Cuniculus paca*) en la Selva Lacandona, Chiapas**”, para obtener el grado de **Maestra en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural**

Director Dr. Eduardo Jorge Naranjo Piñera

---

Asesor Dr. Yann Lucien Hénaut

---

Asesor Dr. Arturo Carrillo Reyes

---

Sinodal adicional Dr. Hugo Rafael Perales Rivera

---

Sinodal adicional Dr. Esteban Pineda Diez de Bonilla

---

Sinodal suplente Dra. Miriam Soria Barreto

---

## Dedicatoria

A mis padres, por enseñarme el amor y el respeto por todo ser viviente

A mis hermanos, por motivarme a ser mejor y a jamás rendirme

A mis amigos, por acompañarme por este camino

A la Selva, por mostrarme que lo que más vale

en su territorio es cómo enfrentas tus miedos

y sobre todo

Al enigmático y solitario tepezcuintle

por permitirme aprender de él

*"Abre bien tus ojos, todas las respuestas que buscas están a tu alrededor.*

*Cuando los cierres, continúa viendo con tu mente.*

*Abre bien tus manos, sostén bien todo lo que el mundo tiene para darte.*

*Cuando las cierres, continúa sosteniendo con tu corazón.*

*Abre bien tus pasos, el camino es largo en esta vida.*

*Cuando te detengas, utiliza tu imaginación para seguir viajando.*

*Abre bien tu corazón y deja fluir el amor de la naturaleza y de las personas.*

*Éste es el que te dará la energía que necesitas para avanzar y llegar lejos.*

*El corazón, mi querido hijo, nunca debes cerrarlo.*

*Las personas que cierran su corazón buscan su propia muerte.*

*Tú estás lleno de vida, mi vida.*

*Cuídala y llévala lejos". Chimalma (Topiltzin; B. Olvera)*

## **Agradecimientos**

A mi comité tutorial: Dres. Eduardo J. Naranjo, Yann Lucien Hénaut y Arturo Carrillo Reyes, por guiarme y por el conocimiento compartido. A mis sinodales, Hugo Perales, Esteban Pineda y Miriam Soria por sus sugerencias para la mejora de este trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada y a la dirección de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules anexa a la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el permiso otorgado para entrar a la reserva.

Al SIBE: Germán, Mercedes, Nancy, Milo y Mario, ¡gracias! ya que sin su ayuda no hubiera contado con recursos bibliográficos importantes para el desarrollo de esta tesis.

Al Herbario de ECOSUR, principalmente a Miguel Martínez Icó, Henry Castañeda Ocaña y Karen Gabriela Martínez por su valioso apoyo para la identificación y montaje de plantas. A Don Nico, que a través de su arte ha hecho este trabajo más emotivo.

Al Ejido Reforma Agraria por permitirme realizar esta investigación en su hogar, especialmente a aquellas personas que de manera directa o indirecta siempre me apoyaron: Irma, Benja, Yaz, Don Nacho, Don Víctor, Don José, Doña Jose, Sergio, Cele, David. A todos Gracias.

A los amigos: Manuel Carrillo, Ana Patricia Medrano, Avril Figueroa, Esteban Pineda, Sandra Chediack, Raúl Vázquez, Ruth Partida, Mayra Molina, Thali Guillén, Cristi Gordillo, L. Denise y Christian Figueroa. Gracias por su apoyo.

Quiero agradecer especialmente a Avril Figueroa de León y a Benjamín Hernández, ya que sin ustedes este trabajo no sería lo que es.

A todos, ¡Muchas Gracias!

## Tabla de contenido

|   |    |
|---|----|
| Resumen.....  | 8  |
| Capítulo 1. Introducción .....  | 9  |
| Estructura de la tesis .....  | 13 |
| Capítulo 2. Ecología alimentaria del tepezcuintle ( <i>Cuniculus paca</i> ) en áreas<br>conservadas y transformadas de la Selva Lacandona, Chiapas, México..... | 14 |
| Resumen.....  | 15 |
| Abstract.....   | 16 |
| Introducción .....  | 16 |
| Materiales y métodos.....   | 19 |
| Resultados .....  | 22 |
| Discusión .....   | 25 |
| Agradecimientos .....   | 31 |
| Referencias.....  | 31 |
| Tablas .....  | 37 |
| Figuras .....   | 43 |
| Capítulo 3. Conducta alimentaria del tepezcuintle ( <i>Cuniculus paca</i> ) en dos sitios con<br>distinto uso de suelo en la Selva Lacandona, Chiapas. ....     | 46 |
| Resumen.....  | 47 |
| Abstract.....   | 49 |
| Introducción .....  | 50 |
| Materiales y Métodos.....   | 52 |
| Resultados .....  | 56 |
| Discusión .....   | 65 |
| Agradecimientos .....   | 75 |

|  |     |
|--|-----|
| Referencias.....   | 75  |
| Tablas .....   | 81  |
| Figuras .....  | 85  |
| Capítulo 4. Conclusiones generales.....  | 94  |
| Recomendaciones para el manejo y conservación del tepezcuintle en vida silvestre...                                    | 95  |
| Literatura citada .....  | 98  |
| Anexo I. Lista de especies que conforman la dieta del tepezcuintle en vida silvestre reportadas en otros estudios..... | 103 |



“Para el que estudia la naturaleza, es una razón de continua admiración ver que aquella crea sus grandes obras sin infringir jamás sus propias leyes” K. Lorenz

## Resumen

En los últimos años, la pérdida de la cobertura forestal en bosques tropicales ha aumentado la vulnerabilidad de las poblaciones de mamíferos silvestres como las del tepezcuintle (*Cuniculus paca*). En este estudio se evaluó la composición de la dieta y la actividad de forrajeo del tepezcuintle y sus posibles variaciones en dos sitios con distinto uso de suelo en la Selva Lacandona, Chiapas. Se caracterizaron y monitorearon por fototrampeo 57 sitios de alimentación (“comederos”) del tepezcuintle, en 31 de los cuales se confirmó el consumo de frutos. Comparando los sitios se encontraron diferencias significativas en el estado de maduración y cantidad de frutos, y la cobertura del dosel. La dieta del tepezcuintle incluyó frutos de 20 especies de árboles, donde *Ceiba pentandra* y *Castilla elastica* fueron nuevos registros. Se encontró una semejanza del 40% en la composición de especies arbóreas consumidas entre sitios, por lo que el tepezcuintle diversifica su dieta aprovechando frutos cultivados. Estos roedores consumieron alimento estando de pie, sentados o echados, sujetando los frutos con sus manos para facilitar la ingestión. Se logró registrar a 584 hembras, 593 crías, 263 machos, 48 hembras con cría, 25 hembras con macho y 3 machos con cría. Se describieron las conductas *Neutra*, *Evasiva*, *Agonística* y *Sexual* del tepezcuintle. Cada sexo y grupo de ellos mostró tener distintas estrategias de forrajeo. Aunque todos los individuos fueron predominantemente nocturnos, existió una diferenciación de horarios. Es importante realizar estudios sobre la dieta y hábitos alimenticios del tepezcuintle en vida silvestre, principalmente en aquellos sitios donde la fragmentación del hábitat y las actividades humanas son acentuadas, ya que se aportaría información útil para un manejo integral de la especie y su hábitat.

**Palabras clave:** fragmentación, dieta, patrones de forrajeo



## Capítulo 1. Introducción

Se estima que cerca del 50% de la extensión original del bosque tropical en el mundo ha sido deforestada (Achard et al., 2010). A este fenómeno se le suman otras amenazas al bosque tropical remanente, como la tala selectiva, la invasión de especies exóticas y la cacería, entre otros (Camargo, 2016; Peres et al., 2006). Aunque estas actividades afectan a diversas especies de vertebrados, su efecto es mayor sobre aquellas que presentan mayor talla corporal, ya que se asocian con bajas abundancias poblacionales y tasas reproductivas (Naranjo et al., 2009). La deforestación y los cambios en la vegetación a causa de las actividades antrópicas también han influido en los procesos ecológicos y en las interacciones entre especies de flora y fauna silvestres como la competencia, depredación, herbívora y frugivoría. En respuesta a estas transformaciones del paisaje los animales presentan cambios en su distribución, abundancia, dieta, comportamiento y en sus estrategias de vida (Bridges y Noss, 2011; Michalski y Norris, 2011; Sih, 2013).

El 24% de los mamíferos de México se encuentra en la región de la Selva Lacandona, donde se han registrado 114 especies (Carabias et al., 2015), por ello se le considera uno de los refugios más importantes para las especies que se encuentran en peligro de extinción (Naranjo et al., 2014). Los mamíferos contribuyen a mantener la dinámica y el flujo de energía de los ecosistemas mediante diversas funciones ecológicas como el control de poblaciones de múltiples especies, la dispersión y depredación de semillas, entre otras (Aranda, 2000; Falconi, 2011; Naranjo et al., 2014). Se estima que los mamíferos dispersan entre el 51 y el 98% de las especies vegetales en los trópicos centroamericanos (Carabias et al., 2015).

La frugivoría y su consecuente dispersión de semillas contribuyen de manera muy relevante al mantenimiento y regeneración de los bosques tropicales, aunque ambos procesos dependen de la variedad y el volumen de frutos consumidos por los animales (Ríos-Blanco y Pérez-Torres, 2015) y de la movilidad de éstos (Boissier et al., 2014; Silvius y Fragoso, 2003). Los frugívoros requieren de mayores fragmentos de selva para forrajear en comparación con los herbívoros, ya que su alimento se encuentra distribuido de forma heterogénea en el bosque y se ve influido por la estacionalidad, la cual repercute en la cantidad y calidad de frutos disponibles (Chiarello, 1999). Además, se ha reconocido que existe una gran proporción de recursos no comestibles o de baja calidad en el ecosistema (Clark, 1980).

La dieta resulta de la selección del sitio donde los animales buscan los recursos (uso de hábitat) y la selección del alimento a consumir entre los que están disponibles (Brown y Morgan, 1995). Los animales requieren de mecanismos fisiológicos y conductuales para reconocer la calidad nutricional de los distintos alimentos que disponen (Kacelnik y Bernstein, 1994; Zhang y Hui, 2014). Los individuos pueden optar por distintas estrategias para sobrevivir a los periodos de escasez de alimento y a las modificaciones en su hábitat tales como: acumular fruta cuando es abundante, construir reservas de grasa, realizar cambios en su dieta, extender sus horarios de forrajeo o maximizar el uso del ámbito hogareño (Catanese et al., 2016; Silvius y Fragoso, 2003; Smythe, 1970). Desde el punto de vista de la Teoría del Forrajeo Óptimo, la elección de una determinada estrategia se basa en los requerimientos alimenticios del animal, de manera que el individuo buscará maximizar su tasa de ingestión energética (o su tasa de digestión; Kacelnik y Bernstein, 1994). Sin embargo, la explicación de las estrategias

alimenticias por las cuales optan los animales depende de un alto grado de sofisticación para detectar y discriminar el alimento a consumir (Kacelnik y Bernstein, 1994; Zhang y Hui, 2014).

El tepezcuintle (*Cuniculus paca*), al ser uno de los roedores más grandes del neotrópico, ocupa nichos que los artiodáctilos dominan en otros continentes (Dubost et al., 2005; Dubost y Henry, 2006; Sabatini y Paranhos da Costa, 2001), ya que depreda y dispersa frutos grandes y por otro lado, su posición en la cadena trófica permite la presencia de depredadores como el jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Puma concolor*), el ocelote (*Leopardus pardalis*), entre otros (Beck-King et al., 1999; Muñoz et al., 2002; Rodríguez-Ríos y Ortega, 2013; Santos Moreno y Pérez Irineo, 2013). El tepezcuintle también es una fuente importante de alimento para los habitantes del neotrópico, y aunque la dependencia del hombre hacia los animales silvestres ha disminuido en términos generales, este roedor sigue siendo fuertemente presionado por la cacería furtiva debido a la calidad de su carne (Aguirre y Fey, 1981; Naranjo, 2008; Naranjo et al., 2014; Ojasti, 2000).

El tepezcuintle se distribuye desde el sur de México hasta el norte de Argentina, incluyendo América Central, las Antillas Menores, Cuba, Colombia, Costa Rica, Venezuela, Guayanas, Ecuador, Perú, Bolivia, Paraguay y Argentina (Pérez, 1992). En México se distribuye en el sur y sureste del país hasta el Istmo de Tehuantepec, subiendo por la vertiente del Golfo de México hasta San Luis Potosí y se ha registrado en los estados de Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán y Puebla (Aranda Sánchez, 2012).

Para este roedor al igual que para muchos mamíferos tropicales, todavía no es posible responder a preguntas básicas sobre su historia natural (*i.e.* cuidado parental), ya que por lo general los estudios realizados en campo resultan parcializados e incompletos debido a que es un animal elusivo, tiende a evadir las trampas y tiene hábitos nocturnos (Beck-King et al., 1999). El conocimiento de la dieta y hábitos alimenticios del tepezcuintle se ha logrado en gran parte por observaciones realizadas en cautiverio (Beck-King et al., 1999; Smythe, 1997). Los estudios de la dieta del tepezcuintle en vida silvestre se han enfocado principalmente en realizar listados de las especies que consume y en algunos casos, a estimar la frecuencia de ocurrencia de las especies vegetales que se encuentran en las heces o estómagos en relación a su disponibilidad en el medio (Beck-King et al., 1999; Dubost y Henry, 2006; Figueroa de León, 2016; Gallina, 1981; Muñoz et al., 2002; Zucaratto et al., 2010; Anexo I). En vida silvestre, el tepezcuintle utiliza frutos de diferentes especies, aunque no se sabe si algunos de ellos son particularmente buscados o evitados por estos roedores (Dubost y Henry, 2006). Sin embargo, se ha observado que el tepezcuintle busca alimento en el mismo sitio donde lo encontró por última vez y utilizando los mismos senderos (Dubost y Henry, 2006; Muñoz et al. 2002).

Debido a la importancia ecológica y cinegética del tepezcuintle, es necesario llevar a cabo estudios sobre su ecología y comportamiento para comprender mejor su papel potencial como depredador y dispersor de semillas, identificar sus respuestas conductuales ante el cambio ambiental ocasionado por el ser humano, y desarrollar estrategias para su manejo sustentable y conservación. En este trabajo se describieron

los hábitos alimenticios y se determinó la dieta del tepezcuintle y sus posibles variaciones en dos sitios con distinto uso de suelo en la Selva Lacandona, Chiapas, México.

### **Estructura de la tesis**

El documento consta de un capítulo introductorio, dos capítulos centrales y un capítulo final o de conclusiones generales. En el primer capítulo se describe el planteamiento del problema, objetivo general y marco teórico de la tesis. En el capítulo dos denominado: **“Ecología alimentaria del tepezcuintle (*Cuniculus paca*) en áreas conservadas y transformadas de la Selva Lacandona, Chiapas, México”** (enviado a la Revista Mexicana de Biodiversidad) se presentan las especies que conforman la dieta del tepezcuintle en el sitio de estudio y se describe de manera breve sus hábitos alimenticios. El tercer capítulo **“Conducta alimentaria del tepezcuintle (*Cuniculus paca*) en dos sitios con distinto uso de suelo en la Selva Lacandona, Chiapas”** (próximo a enviarse para su revisión) se profundiza el tema de los hábitos alimenticios del tepezcuintle a partir de la descripción de sus horarios de actividad, la relación de algunas variables del hábitat y del alimento con el consumo y, la descripción de las conductas intra e interespecíficas del tepezcuintle. En el último capítulo se resumen los principales hallazgos de la investigación y se sugieren algunas recomendaciones para el manejo y conservación del tepezcuintle en vida silvestre.

**Capítulo 2. Ecología alimentaria del tepezcuintle (*Cuniculus paca*) en áreas conservadas y transformadas de la Selva Lacandona, Chiapas, México.**

Enviado a la Revista Mexicana de Biodiversidad

*“No torturo mi espíritu para defenderlo ni para que me comprendan,  
sé que las leyes elementales jamás piden perdón.  
Existo tal cual soy, eso me basta”.*

Walt Whitman

**Foraging ecology of lowland paca (*Cuniculus paca*) in preserved and transformed areas of the Lacandon rainforest, Chiapas, Mexico.**

**Martínez et al. Ecología alimentaria del tepezcuintle**

**Ecología alimentaria del tepezcuintle (*Cuniculus paca*) en áreas conservadas y transformadas de la Selva Lacandona, Chiapas, México.**

**Foraging ecology of lowland paca (*Cuniculus paca*) in preserved and transformed areas of the Lacandon rainforest, Chiapas, Mexico.**

Yuriana Martínez-Ceceñas<sup>\*a</sup>, Eduardo J. Naranjo<sup>a</sup> Yann Lucien Hénaut<sup>b</sup>, Arturo Carrillo-Reyes <sup>c</sup>

<sup>a</sup>El Colegio de la Frontera Sur. Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México; limbizkit\_07\_yr@hotmail.com\*; enaranjo@ecosur.mx;

<sup>b</sup>El Colegio de la Frontera Sur, Avenida Centenario Km 5.5, AP 424, 77014 Chetumal, Quintana Roo, México; yhenaut@ecosur.mx

<sup>c</sup>Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Libramiento Norte Poniente 47, Caleras Maciel, 29000 Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México; arturo.carrillo@unicach.mx.

## **Resumen**

Conocer el efecto de la fragmentación del hábitat y las perturbaciones antrópicas es primordial para comprender los procesos de adaptación de las especies y su persistencia en los ecosistemas. Una especie adaptable a ambientes transformados es el tepezcuintle (*Cuniculus paca*). En este trabajo se evaluó la actividad de forrajeo, la composición y las variaciones en la dieta del tepezcuintle en dos sitios: uno conservado y otro transformado en la Selva Lacandona, Chiapas, México. Se caracterizaron y monitorearon por fototrampeo 57 sitios de alimentación (“comederos”), en 31 de los cuales se confirmó el consumo de frutos. Comparando los sitios se encontraron diferencias significativas en el estado y cantidad de frutos, y la cobertura del dosel. La dieta del tepezcuintle incluyó frutos de 20 especies de árboles, donde *Ceiba pentandra* y

*Castilla elastica* fueron nuevos registros para la especie. Se encontró una semejanza del 40% en la composición de especies arbóreas consumidas entre sitios, por lo que el tepezcuintle diversifica su dieta aprovechando frutos de especies cultivadas. Estos roedores consumieron alimento estando de pie, sentados o echados, sujetando los frutos con sus patas anteriores para facilitar la ingestión. La información generada tiene impacto para el manejo de esta especie.

**Palabras clave:** dieta, frugívoro, fragmentación, paca

### **Abstract**

Recognizing the effect of habitat fragmentation and anthropic disturbances is crucial to understanding the processes of species adaptation and their persistence in ecosystems. One species adaptable to transformed environments is the paca (*Cuniculus paca*). We assessed the foraging activity, composition and variations in the paca diet in pristine and transformed sites in the Lacandon forest, Chiapas, Mexico. Fifty-seven feeding sites ("feeders") were characterized and monitored through camera-trapping in 31 of those sites, where fruit consumption by pacas was confirmed. A significant difference in fruit condition and quantity and canopy cover, were found when comparing sites. The paca diet included fruits of 20 tree species, where *Ceiba pentandra* and *Castilla elastica* were new records for the specie. A 40% similarity was found in the composition of tree species consumed between sites, so that the paca diversifies its diet taking advantage of fruits of cultivated species. These rodents consumed food while standing, sitting or lying down, holding the fruits with their hands to facilitate ingestion. The information generated has an impact on the management of this species.

**Keywords:** diet, frugivore, fragmentation, lowland paca

### **Introducción**

La deforestación y los cambios en la vegetación a causa de las actividades humanas han influido en los procesos ecológicos y en las interacciones entre especies de flora y fauna



silvestres como la competencia, depredación, herbívora y frugivoría (Rodríguez Rojas, 2005). Aunado a ello, el cambio de uso del suelo para la producción agropecuaria y la caza indiscriminada de especies han producido cambios importantes en las poblaciones de mamíferos y otras especies de fauna silvestre (Camargo y Mendoza, 2016; Ojasti, 2000). La fragmentación del hábitat y las perturbaciones de origen antrópico también influyen en la actividad de forrajeo de los mamíferos, ya sea restringiéndola o modificándola. Un ejemplo de ello, es cuando los organismos evitan alimentarse en áreas abiertas ya que se vuelven más propensos a ser depredados (Lima, 1998; Santos Moreno y Pérez Irineo, 2013; Schooley et al., 1996).

Una de las especies que puede adaptarse a los ambientes transformados es el tepezcuintle (*Cuniculus paca*). Este roedor juega un papel importante en la dinámica de los bosques tropicales, principalmente como consumidor y dispersor de semillas (Bonilla et al., 2013; Cuarón, 1985). El tepezcuintle transporta frutos grandes, tales como los del mamey (*Pouteria sapota*) o sonzapote (*Licania platypus*), lejos del árbol padre acumulándolos para consumirlos posteriormente, dispersando así sus semillas (Alvarado Hernández, 2010; Pérez-Apaico, 2010; Zeiger, 2013). Por ello, si la abundancia poblacional de este roedor disminuyera, probablemente también lo haga la diversidad y supervivencia de muchas especies vegetales en el neotrópico (Cuarón, 1985; Dirzo y Miranda, 1991). Además, el tepezcuintle es un eslabón importante en la cadena alimenticia al formar parte de la dieta de carnívoros, tales como el jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Puma concolor*) y el ocelote (*Leopardus pardalis*; Eisenberg y Redford, 1999; Rodríguez Rojas, 2005). Este roedor representa un recurso importante para los habitantes de los bosques tropicales, ya que es una de las fuentes de proteínas más apreciadas (Aguirre y Fey, 1981; Naranjo, 2000; Ojasti, 2000).

El tepezcuintle es un consumidor oportunista y su dieta cambia a lo largo de su área de distribución y de acuerdo a la variación estacional y producción de frutos (Dubost y Henry, 2006; Gallina, 1981). Sin embargo, este roedor no necesariamente consume frutos en proporción a su disponibilidad, por lo cual es difícil establecer una relación directa entre dicha disponibilidad y el uso de los recursos alimenticios. Se desconoce si algunos frutos son particularmente buscados o evitados por estos roedores (Dubost y Henry, 2006; Pérez, 1992). El conocimiento de la dieta y hábitos alimenticios del tepezcuintle se ha logrado en gran parte por observaciones realizadas en cautiverio (Beck King et al., 1999; Smythe, 1997). No obstante, en los estudios realizados en vida silvestre se han logrado registrar 75 especies de frutos, correspondientes a 63 familias que conforman la dieta del tepezcuintle (Beck King et al., 1999; Figueroa de León, 2016; Gallina, 1981; Muñoz et al., 2002; Zucaratto et al., 2010). En estos estudios, algunas de las especies que se han reportado con mayor frecuencia en la dieta del tepezcuintle son el jobo *Spondias mombin*, el sonzapote, aguacate *Persea americana*, plátano *Musa paradisiaca* y cacao *Theobroma cacao*.

En cuanto a los hábitos alimenticios del tepezcuintle en vida silvestre, se ha reportado que aunque viven en parejas monógamas, se alimentan en forma solitaria (Emmons, 1997). Sin embargo, también se ha sugerido que las hembras pueden estar acompañadas de su cría (Eisenberg, 1989). Muñoz et al. (2002) reportaron que los tepezcuintles buscan el alimento en el mismo sitio donde lo encontraron la última vez, o lo localizan olfateando y moviéndose en zigzag. De no encontrar alimento, se trasladan a otro comedero utilizando los mismos senderos, aunque si estos son alterados buscan otro camino. Así mismo, si escuchan ruidos fuertes o se sienten perturbados, los tepezcuintles se ponen en estado de alerta o huyen dando grandes saltos.

Para este roedor, al igual que para muchos mamíferos tropicales, todavía no es posible responder a algunos aspectos sobre su historia natural (*i. e.* hábitos alimenticios, conducta, cuidado

parental), ya que, por lo general, los resultados de estudios realizados en campo resultan parciales e incompletos. Lo anterior se debe a que el tepezcuintle es un animal elusivo, le teme a las trampas y tiene hábitos nocturnos (Beck King et al., 1999). Debido a la importancia ecológica y alimentaria que tiene del tepezcuintle, es necesario llevar a cabo estudios sobre su biología y ecología que aporten información útil para manejar y conservar las poblaciones silvestres y el hábitat de esta especie. Lo anterior con el fin de facilitar su aprovechamiento sustentable, comprender de mejor manera las funciones que desempeña en el ecosistema y cómo la fragmentación del paisaje, la cacería y la presencia de plantas exóticas influyen en sus poblaciones en el medio silvestre. Los objetivos de esta investigación consistieron en: 1) describir los hábitos alimenticios del tepezcuintle; 2) estimar la riqueza de especies vegetales que componen su dieta; y 3) comparar la composición de la dieta y la frecuencia de consumo del tepezcuintle en un sitio conservado y uno perturbado en la Selva Lacandona.

### **Materiales y métodos**

El área de estudio se ubicó en la sección sureste de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (REBIMA) y en el ejido aledaño Reforma Agraria, en la Selva Lacandona, Chiapas, México (Fig 1). Este ejido pertenece al municipio de Marqués de Comillas y sus pobladores originales provienen de la etnia Chinanteca del estado de Oaxaca. En dicho ejido se desarrollan el ecoturismo, en una reserva comunitaria de 1,795 ha de selva alta y mediana perennifolia; la agricultura, con 46.5 ha de cultivos anuales entre los que destacan el maíz y el frijol; la ganadería, con 370 ha de potreros y acahual joven y maduro con 339 y 160 ha, respectivamente (SEMARNAP, 1997). El ejido se ubica dentro de la cuenca del río Lacantún, el cual representa una barrera natural que lo divide de la REBIMA; y lo surcan de oeste a este, dos arroyos principales: el Venado hacia el norte y el Remolino hacia el sur del ejido (SEMARNAP, 1997).

La Reserva de Biosfera Montes Azules (REBIMA) cuenta con una superficie de 331,200 ha lo que corresponde al 34.6% de la superficie de la Selva Lacandona . Tiene un gradiente altitudinal que va desde los 200 msnm en el río Lacantún hasta los 1500 msnm en la región norte de la REBIMA (SEMARNAP, 2000). En cuanto a vertebrados se han registrado 112 especies de peces, 54 de reptiles, 23 de anfibios, 341 aves y 112 de mamíferos. En la REBIMA se encuentran representados todos los órdenes de mamíferos terrestres y 24.8% del total de mamíferos de México. De las 112 especies presentes, 17 son endémicas y algunas otras como el jaguar, el ocelote, el tapir *Tapirus bairdii*, el pecarí de collar *Pecari tajacu* y el pecarí de labios blancos *Tayassu pecari* se encuentran dentro de alguna categoría de protección (SEMARNAP, 2000). La flora predominante es la selva alta perennifolia, aunque también cuenta con zonas de selvas medianas, acahuals (vegetación secundaria) y áreas de cultivos (Naranjo, 2000). Algunas especies de árboles que se encuentran son: guapaque (*Dialium guianense*), ramón (*Brosimum alicastrum*), sonzapote (*Licania platypus*), bari (*Calophyllum brasiliense*), caoba (*Swietenia macrophylla*), palo mulato (*Bursera simaruba*), tinco (*Vatairea lundellii*; SEMARNAP, 2000).

Entre enero y junio de 2016 se llevaron a cabo 6 visitas al área de estudio con intervalos de 28 días aproximadamente entre cada una. En la REBIMA se realizaron solamente 5 visitas debido a las condiciones ambientales adversas como la creciente del río Lacantún y limitaciones de transporte para el acceso a la misma. En cada área se estableció una franja de ancho fijo de 50 x 3,000 m a lo largo del río Lacantún, lo que corresponde a la longitud territorial aproximada del Ejido Reforma Agraria.

En febrero, abril y junio de 2016 se realizó una búsqueda intensiva de comederos potencialmente utilizables por los tepezcuintles a lo largo de la franja previamente establecida. Lo anterior con la finalidad de tomar en cuenta aquellas especies vegetales con distinta fenología. Para

finés de este estudio, se consideró como comedero a aquel sitio donde se encontraban frutos transportados, amontonados y que presentaban mordidas recientes del tepezcuintle (marcas de incisivos  $\geq 4$  mm), así como el área bajo la copa de los árboles cuyos frutos pudieran ser potencialmente consumidos por este roedor (apoyándose en comentarios de la gente local). Se monitorearon un total de 57 comederos potencialmente utilizables por el tepezcuintle (23 en Reforma Agraria y 34 en la REBIMA), correspondientes a 24 especies distintas de árboles (12 en Reforma Agraria y 19 en la REBIMA). Durante la búsqueda de comederos, se encontraron frutos “solitarios” que presentaban las marcas de incisivos  $\geq 4$  mm, los cuales no se consideraron como comederos y por tanto no se monitorearon con fototrampeo, pero se registraron para estimar la riqueza de especies que conforman la dieta del tepezcuintle. A este tipo de registros se les denominó “Frutos solitarios con marcas de incisivos” (FSMI).

Una vez localizados los comederos, se caracterizaron a través de los atributos descritos en el Tabla 1. En cada comedero se establecieron de una a dos cámaras trampa Cuddeback Black Flash Modelo E3, las cuales se programaron para estar activas las 24 horas del día, registrando videos de 30 segundos de duración con intervalos de 15 segundos entre capturas. Estas cámaras se revisaron cada 28 días aproximadamente y su permanencia en el comedero dependió de la actividad de los tepezcuintles en el mismo, dejando las cámaras activas mientras dicho roedor visitara el comedero. Las especies arbóreas que resultaron ser compartidas en ambos sitios (mamey, ramón *Brosimum alicastrum* y corozo *Attalea butyracea*), se tomaron en cuenta para describir los hábitos alimenticios del tepezcuintle, ya que las otras dos especies (amate *Ficus insipida* y sonzapote) solo se registraron con fototrampeo en el ejido Reforma Agraria.

A partir de los datos obtenidos de las especies que consume el tepezcuintle (Tabla 1) y tomando en cuenta los FSMI, se estimó la riqueza de la dieta para cada sitio dentro del área de

estudio durante todo el periodo de muestreo. A partir de estos registros se obtuvo el coeficiente de similitud de Sorensen (Magurran, 1988), para determinar el grado de semejanza entre las comunidades de árboles cuyos frutos se encontraron en ambos sitios de muestreo.

También se registró el número de comederos por especie en los árboles monitoreados con cámaras-trampa, durante todo el periodo de muestreo y por cada mes, los cuales fueron comparados mediante la prueba de Chi Cuadrada y la Suma de rangos de Wilcoxon con corrección de continuidad (Crawley, 2005). Las mismas pruebas fueron utilizadas para comparar las frecuencias de consumo de cada especie en cada comedero (con fototrampeo y los FSMI) para cada sitio y mes. Para aquellas especies compartidas entre sitios y registradas mediante fototrampeo, se estimó la frecuencia de consumo para cada especie dividiendo el número de videos efectivos de una especie entre el total de noches-cámara. Un video efectivo fue aquel donde se registró el consumo de frutos por parte del tepezcuintle y el total de noches-cámara se consideraron como la sumatoria de días que permaneció activa la cámara en cada comedero de cada especie. Los análisis para determinar la dieta y frecuencia de consumo de frutos por parte del tepezcuintle se llevaron a cabo utilizando la plataforma R Studio 3.3.1 (R Studio Team, 2016).

## **Resultados**

De los 57 comederos monitoreados, en 16 de 11 especies arbóreas se registró el consumo de frutos por tepezcuintles en el Ejido Reforma Agraria. En la REBIMA se registró el consumo de frutos en 15 comederos de 7 especies (Tabla 2). El tipo de comedero que más se registró fue el denominado *Bajo el árbol que tira el fruto*, donde se encontraron frutos en su mayoría en estado maduro. La especie que presentó mayor número de comederos fue el mamey (n=11), seguido del amate, ramón y sonzapote con 6, 4 y 4 comederos respectivamente. Al realizar las comparaciones entre el sitio conservado y perturbado, solo se encontraron diferencias

significativas en las variables *estado del fruto* ( $X^2=3.84$ ;  $P=0.049$ ), la *cantidad de fruto* ( $X^2= 8.69$ ;  $P=0.012$ ) presentes en el comedero y *cobertura del dosel* ( $W= 43.5$ ;  $P=0.0026$ ). No se encontraron diferencias entre sitios para las variables de *distancia al agua* y *distancia al árbol que tira el fruto*. Por otro lado, en el total de comederos registrados por sitio donde hubo un consumo de frutos, tampoco se encontraron diferencias significativas entre sitios durante todo el periodo de muestreo. En cambio, en el mes de marzo si se encontraron diferencias significativas entre sitios ( $W=58$ ;  $P=0.006$ ).

La dieta del tepezcuintle registrada en el área de estudio incluyó frutos de 20 especies de árboles (Tabla 3), de las cuales 6 solo están presentes en la REBIMA, 9 solo en Reforma Agraria y 5 en ambos sitios. Se encontró que el 40% de las especies arbóreas consumidas por el tepezcuintle son las mismas en ambos sitios. El consumo de frutos de hule (*Castilla elastica*) y ceiba (*Ceiba pentandra*) son nuevos registros para la dieta del tepezcuintle en vida silvestre. De las 20 especies registradas, cuatro de ellas (plátano manzanita, *M. paradisiaca* var. *Musa sapientum*; ceiba, guatope cuajinicuil, *Inga inicuil*; calabaza, *Cucurbita* sp y jobo verde *Spondias radlkoferi*) fueron identificadas solo por las marcas de incisivos del tepezcuintle (Fig 2). Además, se registró el consumo de hojas en un comedero que se encontró bajo las raíces de *Bravaisia integerrima*. Sin embargo, no se tiene la certeza que las hojas consumidas fueran de esta especie, ya que al lado de dicho comedero se encontró una ceiba por lo que pudo haberse tratado de hojas de alguna de estas especies.

La frecuencia de consumo de frutos que se registró mediante los videos obtenidos no mostró diferencias significativas entre sitios para todo el periodo de muestreo ( $W=29$ ;  $P=0.39$ ). Sin embargo, se encontró una diferencia significativa entre sitios para el mes de febrero ( $W=16.5$ ;  $P=0.03$ ; Tabla 4). Al tomar en cuenta los registros del fototrampeo y los FSMI, las frecuencias de

consumo de las especies que conforman la dieta del tepezcuintle tampoco mostraron diferencias significativas durante el periodo de muestreo en su conjunto ( $W=47$ ;  $P=0.09$ ), pero sí en el mes de marzo ( $W=37.5$ ;  $P=0.02$ ; Tabla 4). En cuanto a las especies arbóreas presentes en ambos sitios, la frecuencia de consumo fue mayor en los comederos de corozo (0.915 videos/noches cámara) respecto a los de mamey y ramón con 0.637 y 0.175 videos/noches-cámara, respectivamente (Tabla 5).

El tepezcuintle visitó los comederos principalmente durante la noche, aunque ocasionalmente presentó actividad al amanecer y al atardecer, su rango de actividad en los comederos oscila de 19:00 a 7:00 h. El acarreo de frutos lo realizaron tanto adultos como crías, aunque estas últimas presentaron mayor dificultad al acarrear frutos grandes como los del mamey (Fig 3a). En caso de que hubiera alimento en el comedero, los tepezcuintles lo localizaron por medio del olfateo. En caso de encontrarse dos individuos juntos (principalmente cría y madre) éstos se alimentaron en el mismo comedero sin compartir los frutos (Fig 3b). Se detectaron individuos desplazándose de un lado a otro dentro del comedero con el alimento en el hocico (Fig 3c). Además, se observó que estos roedores manipularon los frutos con las patas anteriores para sujetarlos y consumirlos con mayor facilidad (Fig 3d).

Los tepezcuintles videograbados mordieron y masticaron los frutos en repetidas ocasiones antes de ingerirlos. Los movimientos de la masticación en general fueron muy rápidos y por lo tanto la ingesta no se logró apreciar con facilidad. Al encontrarse masticando, los tepezcuintles mantuvieron levantada la cabeza y en ocasiones comenzaron a olfatear al aire. Por momentos se observó individuos con erección pilosa al llegar al comedero o al estar alimentándose, o salían corriendo posiblemente al escuchar algún ruido (Muñoz et al., 2002). Los tepezcuintles rompieron semillas de mamey sujetándolas con las extremidades anteriores y



empujándolas contra el suelo para que no se movieran. Posteriormente inclinaban la parte anterior del cuerpo para rascar con los incisivos una y otra vez la testa hasta fracturarla (Fig 4a). En seguida rompían y arrancaban la testa de la semilla con los dientes y la soltaban para dejar descubierto el embrión. Después se levantaban y lo consumían (Fig 4b).

Al consumir mamey o corozo, estos roedores lo hicieron de pie, sentados o echados (Fig 5). En este último caso, detuvieron los frutos con sus manos para que no se movieran al momento de morderlos. El consumo de ramón solo lo hicieron de pie. Además, dos comederos uno en Reforma Agraria y el otro en la REBIMA, también fueron utilizados como refugio, ya que se registró el acarreo de alimento hacia el interior de la madriguera. En el comedero del ejido se registró el consumo de mamey y mango (*Mangifera indica*), mientras que en la REBIMA se observó el acarreo de mamey.

Por otra parte, se registró la visita de otras especies a los comederos del tepezcuintle tales como: el tlacuache común (*Didelphis* sp), tlacuache cuatro ojos (*Philander opossum*), guaqueques (*Dasyprocta* sp), mapaches (*Procyon lotor*), pecarí de collar, tapir y armadillos (*Dasybus novemcinctus*). De estos animales, solo al tlacuache cuatro ojos y al mapache no se les observó consumiendo frutos. Además, se registró el paso de algunos depredadores como el jaguar y el puma.

## **Discusión**

En estudios previos con tepezcuintles se ha mencionado que éstos pueden acarrear y acumular el alimento formando comederos, los cuales son relativamente sencillos de ubicar en medio de la selva (Álvarez del Toro, 1974; Gallina, 1981; Guzmán Aguirre, 2008). Sin embargo, el presente estudio es el primero en el que se caracterizan estos sitios y se estima la frecuencia de visitas y consumo de frutos que realiza el tepezcuintle en dichos espacios. Por otra parte, el formar

comederos es un comportamiento más característico del tepezcuintle que de otros roedores, ya que algunos como el guaqueque consumen el alimento donde lo encuentran o en ocasiones acarrear frutos y semillas que posteriormente entierran y luego abandonan (Eisenberg, 1989; Smythe, 1970, 1991a).

Guzmán Aguirre (2008) y Muñoz et al. (2002) han reportado que el tepezcuintle traslada los alimentos del lugar donde los encuentra a sitios más oscuros, donde la vegetación es densa y baja y le ofrece protección ante los depredadores. Sin embargo, en este estudio se registraron comederos con vegetación poco densa a baja altura, pero cercanos a cuerpos de agua perennes que podrían significar una ruta de escape en caso de una amenaza (Aquino et al., 2012; Contreras Díaz y Santos Moreno, 2009; Huanca et al., 2011; Zeiger, 2013), por lo que ambas observaciones se pueden considerar como estrategias antidepredatorias. Además, la mayoría de los comederos donde se registró consumo resultaron estar bajo el árbol que tira el fruto y no bajo raíces, entre vegetación densa o estructuras que le brinden protección. Esto podría deberse a que los frutos que se encuentran en estos sitios son relativamente pequeños y el tepezcuintle prefiere consumirlos inmediatamente en lugar de transportarlos. No se debería descartar que el tepezcuintle forma sus propios comederos. Sin embargo, puesto que en este estudio se observó una baja productividad de frutos, cabe la posibilidad de que este mamífero no presentara dicho comportamiento bajo la condición citada.

En cuanto al estado de maduración y la cantidad de frutos en los comederos, se encontraron diferencias entre la REBIMA y el Ejido Reforma Agraria. Esto posiblemente se debió a que en el ejido el tepezcuintle aprovechó frutos aún inmaduros ante su escasez, por su condición de oportunista (Figuroa de León, 2016). En cambio, la abundancia de árboles frutales en la

REBIMA en comparación con el ejido, proveería de mayor volumen de alimento al tepezcuintle, ya que se registraron 12 comederos con una cantidad media de frutos, muy superior a la del ejido.

También se detectó una diferencia significativa en la cobertura del dosel entre sitios, lo que podría explicarse considerando que en el ejido Reforma Agraria se han utilizado grandes extensiones de terreno para la ganadería y la agricultura, incluyendo algunas secciones de la ribera del río Lacantún, donde se encuentran pequeñas parcelas, huertos familiares y potreros. Los tepezcuintles pueden sobrevivir en pequeños fragmentos de bosque que quedan entre grandes extensiones de áreas agrícolas o en acahuales (Emmons, 1997; Gallina et al., 2012; Smythe, 1991). En estos sitios pueden encontrar alimento para sobrevivir, pero en el área de estudio también se observó que pueden desplazarse grandes distancias desde los fragmentos de bosque para buscar alimento, tal y como lo sugirieron Zucaratto et al. (2010). Sin embargo, se ha mencionado que los tepezcuintles prefieren las selvas para alimentarse y descansar, utilizando los acahuales para su desplazamiento entre fragmentos forestales (Guzmán Aguirre, 2008).

En lo que se refiere al número de comederos encontrados en cada sitio, solo se encontraron diferencias significativas en el mes de marzo, lo que podría deberse a características específicas del muestreo en dicho mes, ya que la baja densidad de cobertura vegetal a nivel del suelo, dada por la escasez de lluvias, facilita la detección de comederos y frutos roídos. Además, en febrero y marzo se observó una baja producción de frutos, lo que permitió discriminar más rápidamente áreas donde no hubiera alimento para el tepezcuintle.

En cuanto a la dieta, en el presente trabajo se registraron 20 especies distintas de frutos consumidos por el tepezcuintle, de las cuales dos son nuevos registros para este roedor. Este número de especies de frutos consumidos por el tepezcuintle es el segundo mayor registrado en la literatura, solo por debajo del de Beck King et al. (1999), quienes reportaron 33 especies utilizadas.

En cuanto al número de familias vegetales, en el presente estudio se observó una menor riqueza en comparación con los estudios de Beck King et al. (1999) con 19 familias, Gallina (1981) con 18; y Muñoz et al. (2002) con 15.

Se ha mencionado que las poblaciones de tepezcuintle pueden verse favorecidas por la flora inducida y manejada por los humanos, al aprovechar frutos de especies como el mango, el aguacate, el maíz, entre otros (Álvarez del Toro, 1974; Gallina, 1981; Zucaratto et al., 2010). En este estudio se confirmó lo anterior, reportándose el consumo de 8 especies introducidas por el ser humano en el área de estudio. Además, el árbol de mango también fue utilizado por los tepezcuintles como refugio, ya que aprovecharon las cavidades naturales bajo las raíces de esta especie para establecer sus madrigueras. Así mismo, en este estudio se observó el consumo de hojas por parte de los tepezcuintles, lo cual pudiera deberse a la escasez de frutos tal y como lo mencionaron Dubost y Henry (2006) y Michalski y Norris (2011).

Las frecuencias de consumo de frutos estimadas mediante el fototrampeo incluso añadiendo los registros de FSMI, no mostraron diferencias significativas durante todo el periodo de muestreo en ambos sitios, a excepción de febrero, ya que en este mes se registró mayor actividad donde hubo consumo de frutos. Esto posiblemente se debió a la disponibilidad y distribución del alimento en áreas restringidas tal y como lo mencionan Gallina (1981) y Guzmán Aguirre (2008), ya que se observaron pocos sitios con frutos disponibles, lo que permitiría el incremento de visitas de tepezcuintle estos sitios.

En cuanto a la frecuencia de consumo de aquellas especies compartidas entre sitios, el que el corozo presentara mayor frecuencia de consumo pudiera deberse a que en el ejido son muy escasos los depredadores naturales que pudieran restringir la actividad de forrajeo y el desplazamiento del tepezcuintle por áreas con escasa cobertura arbórea. En cambio, en los

comederos de corozo dentro de la REBIMA se registró la presencia de depredadores como el jaguar (Michalski y Norris, 2011). Además, el área del fragmento donde se encontraba el comedero en el ejido era mucho más pequeña en comparación con la REBIMA, por lo que estos roedores tenían menos espacio para dispersarse, lo que aumentó la probabilidad de que el comedero fuera visitado (Figuroa de León, 2016). Lo mismo pudo haber sucedido en los comederos de mamey y ramón, ya que, aunque en la REBIMA se observó el doble de comederos en comparación con el ejido, en este último se registró mayor frecuencia de consumo.

Otro factor importante pudo ser la cantidad de frutos que encontró el tepezcuintle en los comederos, ya que algunas especies como el amate (que fructifica todo el año) y el corozo producen una gran cantidad de frutos, lo que permite satisfacer la demanda de alimento de especies dispersoras como el tepezcuintle. Además, las semillas del corozo se conservan por mucho tiempo y pueden ser consumidas en periodos de mayor escasez, tal como lo sugirió Alvarado-Hernández (2010). En cuanto a las diferencias en la frecuencia de consumo del corozo entre la REBIMA y Reforma Agraria, éstas pudieron deberse a la condición de los frutos, ya que en trabajos realizados con tepezcuintles en cautiverio como el de Koyoc (2000), se observó que preferían los frutos frescos. En Reforma Agraria, el corozo se encontraba fresco, mientras que en la REBIMA los frutos encontrados durante el estudio ya eran viejos.

El acarreo de frutos y la formación de comederos son conductas características de los tepezcuintles. Sin embargo, el que se registrara el acarreo de frutos hacia el interior de las madrigueras pudo deberse a que las hembras no dejaban salir a las crías cuando éstas eran demasiado pequeñas, por lo que las hembras podrían llevar y pre-masticar el alimento para que fuera ingerido por las crías (Bonilla Morales et al., 2013). Al crecer, las crías transportaban su propio alimento hacia el comedero, lo cual fue registrado en este estudio. Además, se observó que

cada individuo consumía su propio alimento y no lo compartía con otros, contrario a lo que se ha encontrado en tepezcuintles cautivos (Koyoc, 2000).

Los tepezcuintles utilizaron las extremidades anteriores para manipular los alimentos, aunque no como lo hacen los guaqueques, ya que estos últimos levantan el alimento del piso y se lo llevan a la boca mientras que los tepezcuintles utilizaron las patas anteriores para evitar que se les resbalara el fruto al consumirlo, empujándolo contra el piso o atrapándolo entre sus patas. Además, ambas especies se sientan para comer y mantener la cabeza en alto, quizá para identificar la presencia de posibles depredadores (Smythe, 1991). Adicionalmente, en este estudio se observó que el tepezcuintle puede echarse para consumir el mamey o el corozo, lo que sugiere que el animal se encuentra descansando tal y como lo menciona Emmons (1997). También se detectó que algunos individuos presentaron erección pilosa al momento de estar en el comedero, lo que pudo deberse a que se sentían amenazados como lo sugirieron Pérez Apaico (2010) y Pérez (1992) o porque se encontraban congéneres cerca de ellos (Aguirre y Fey, 1981).

El tepezcuintle aprovechó varias partes de los frutos en distintas estaciones del año. Por ejemplo, en la temporada de fructificación del mamey consumió tanto la cáscara como la pulpa, contrario a lo que citaron Guzmán Aguirre (2008) y Muñoz et al. (2002), quienes notaron que el tepezcuintle retira la cáscara de los frutos para posteriormente consumirlos. En el área de estudio fue posible observar que este roedor almacenaba algunas semillas que comió cuando ya no había frutos. Además, cuando las semillas de mamey germinaron y las plántulas aún tenían adheridos los cotiledones, estos también fueron aprovechados. Las visitas de otras especies a los comederos del tepezcuintle podrían explicarse por el solapamiento parcial de la dieta con otros roedores, algunos didélfidos, ungulados, prociónidos y algunos primates. Sin embargo, el competidor más directo es el guaqueque (Pérez, 1992; Santos Moreno y Pérez Irineo, 2013).

En conclusión, en la Selva Lacandona los tepezcuintles diversifican su dieta aprovechando frutos de especies manejadas por el hombre. Estos roedores pueden sobrevivir en sitios muy fragmentados o desplazarse a otros para buscar alimento. Este mamífero aprovecha frutos en distintos estados de maduración, así como sus distintas partes (cáscara, pulpa, semillas), siendo capaces de utilizar alimento (principalmente semillas) de ciclos anteriores. Finalmente, este estudio permitió ampliar el conocimiento de la ecología alimentaria del tepezcuintle en vida silvestre en la Selva Lacandona registrándose dos nuevas especies vegetales en su dieta. Además, se describieron las distintas posiciones que toma el tepezcuintle al alimentarse, así como los horarios de actividad de forrajeo. Dicha información podría ser utilizada para planificar estrategias de manejo y conservación en este sitio, ya que es uno de los lugares donde más presión de cacería existe para este roedor y al mismo tiempo, aún hay disponibilidad de hábitat para que sus poblaciones puedan persistir.

### **Agradecimientos**

Gracias al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada al primer autor de este manuscrito. A los guías de campo del Ejido Reforma Agraria: Benjamín Hernández, David Hernández, Sergio Chan y Celedonio Chan. Al Herbario de El Colegio de la Frontera Sur ECOSUR, principalmente a Miguel Martínez Icó por la identificación de especies arbóreas. Gracias especialmente a Avril Figueroa de León, Karen Gabriela Martínez Ochoa y Henry Castañeda por su apoyo en diversas formas.

### **Referencias**

Aguirre, G. y Fey, E. (1981). Estudio preliminar del tepezcuintle (*Agouti paca nelson goldman*) en la Selva Lacandona, Chiapas. En Reyes Castillo, P. (Ed.), *Estudios Ecológicos en el Trópico Mexicano* (pp. 45-54). México, D. F.: Instituto de Ecología, A. C.

- Alvarado Hernández, A. (2010). *Caracterización florística de los hábitats utilizados por el tepezcuintle, Cuniculus paca (Linneo, 1766; Rodentia: Cuniculidae) en el piso basal del parque nacional Carara, Costa Rica*. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica-.
- Álvarez del Toro, M. (1974). Tepezcuintle (Tuza real) Agouti paca (Lineo). En Álvarez del Toro, M. (Ed.), *Los mamíferos de Chiapas* (pp. 65–66). Tuxtla Gutiérrez, Chiapas: Gobierno del Estado de Chiapas, Consejo Estatal de Fomento a la Investigación y Difusión de la Cultura, DIF-Chiapas/Instituto Chiapaneco de Cultura.
- 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, 27–34.
- Beck King, H., 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.
- Byrne, M., y Chamberlain, M. (2012). Using first-passage time to link behaviour and habitat in foraging paths of a terrestrial predator, the racoon. *Animal Behaviour*, 84, 593-601.
- 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, 83–96.
- Camargo Sanabria, A. y Mendoza, E. (2016). Interactions between terrestrial mammals and the fruits of two neotropical rainforest tree species. *Acta Oecologica*, 73, 45–52.



- Contreras Díaz, R. y Santos Moreno, A. (2009). Identificación individual de tepezcuintle (*Cuniculus paca*) mediante el uso de huellas. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 13, 34–45.
- Crawley, M. (2005). *Statistics An introduction using R*. Chichester, West Sussex, England.
- Cuarón, A. D. (1985). Crianza del tepezcuintle *Agouti paca* y los guaqueques *Dasyprocta* en Chiapas, México. En Libros INE (Eds.), *Memoria. Primer simposium Internacional de Fauna Silvestre* (pp. 811–822). México, D. F.: Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio.
- Dirzo, R. y Miranda, A. (1991). Altered patterns of herbivory and diversity in the forest understory: a case study of the possible consequences of contemporary defaunation. En Price, P., Lewinsohn, T., Fernandes, G., Benson, W.(Eds.), *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical an temperate regions* (pp. 273–287). New York:Wiley and sons publications.
- 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, 641–651.
- Eisenberg, F. y Redford, K. (1999). *Mammals of the Neotropics. The Central Neotropics. Ecuador, Perú, Bolivia, Brazil*. Chicago, Illinois: University of Chicago Press.
- Eisenberg, J. (1989). Family Agoutidae. En Eisenberg, J. (Ed.), *Mammals of the Neotropics. The Northern Neotropics (Vol. 1). Panamá, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana* (pp. 395–397). Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Emmons, H. (1997). Paca. *Agouti paca*. En Emmons, H. (Ed.), *Neotropical Rainforest Mammals. A Field Guide. Second Edition* (pp. 224–225). Chicago Illinois: University of Chicago Press.

- Figuroa de León, A. (2016). *Dinámica de ocupación de cavidades y uso de hábitat del tepezcuintle (Cuniculus paca) en la Selva Lacandona, Chiapas, México*. Tesis doctoral. El Colegio de la Frontera Sur. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.
- Gallina, S. (1981). Contribución al conocimiento de los hábitos alimenticios del tepezcuintle (Agouti paca Lin.) en Lacanjá-Chansayab, Chiapas. En 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. (2012). Use of the paca *Cuniculus paca* (Rodentia: Agoutidae) in the Sierra de Tabasco State Park, México. *Revista de Biología Tropical*, 60,1345–1355.
- 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.
- 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.
- Koyoc Cruz, M. (2000). *Rasgos conductuales del tepezcuintle (Agouti paca) en condiciones de cautiverio*. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma de Yucatán.
- Lima, S. L. (1998). Stress and decision making under the risk of predation: recent developments from behavioral reproductive, and ecological perspectives. *Advances in the Study of Behavior*, 27, 258–289.
- Magurran, A. (1988). A variety of diversities. En Magurran, A.(Ed.), *Ecological diversity and its measurement* (pp.81–100). Great Britain: Princeton University Press.

- 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. *Zoología*, 28,701–708.
- Muñoz, J., 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*, 24,75–85.
- Naranjo, E. J. (2000). Estimaciones de abundancia y densidad en poblaciones de fauna silvestre tropical. En: Cabrera, E., Mercolli, C., y Resquin, R. (Eds.), *Manejo de Fauna Silvestre en Amazonia y Latinoamérica*. (pp. 37–46). University of Florida.
- Ojasti, J. (2000). La fauna neotropical y su entorno. En Dallmeier, F. (Ed.), *Manejo de fauna silvestre neotropical* (pp. 15–23) Washington, D. C. Smith Lithograph Corporation.
- Pérez, E. (1992). Agouti paca. *Mammalian Species*, 404,1–7.
- Pérez Apaico, H. (2010). *Acompañamiento al manejo de ejemplares de jochi pintado (Cuniculus paca), acopiados en el zoológico del valle de sacta, durante los meses de octubre 2009 a enero 2010*. Tesis de licenciatura. Universidad Mayor de San Simón.
- R Studio Core Team Version 3.3.1. (2016). *A language and environment for statistical computing*. Boston, MA. R Foundation for Statistical Computing.
- Rodríguez Rojas, C. (2005). *Abundancia relativa de mamíferos en dos tipos de cobertura vegetal en la margen nor-oriental del santuario de flora y fauna Otún Quimbaya, Risaralda*. Tesis de licenciatura. Pontificia Universidad Javeriana.
- 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, 89–98.

- Schooley, R., Sharpe, P. y Van Horne, B. (1996). Can shrub cover increase predation risk for a desert rodent?. *Canadian Journal of Zoology*, 74, 157–163.
- SEMARNAP, (1997). *Propuesta técnica al programa de desarrollo regional sustentable del ejido Reforma Agraria, Marqués de Comillas, Chiapas*. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. El Colegio de la Frontera Sur.
- SEMARNAP, (2000). *Programa de Manejo Reserva de la Biosfera de Montes Azules México*. México, D. F. Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAP.
- Smythe, N. (1970). *Ecology and behavior of the agouti (Dasyprocta punctata) and related species on Barro Colorado Island, Panama*. Tesis doctoral. University of Maryland.
- Smythe, N. (1991). *Dasyprocta punctata y Agouti paca (Guatusa, Cherenga, Agouti, Tepezicuinte, Paca)*. En Janzen, D. (Ed.) *Historia Natural de Costa Rica* (pp. 477–499) San José, Costa Rica. Editorial de la Universidad de Costa Rica.
- Smythe, N. (1997). Hacia la domesticación de la paca (Agouti = Cuniculus paca) y perspectivas. En: Robinson, J. y Rabinovich, J. (Eds.), *Uso y Conservación de la Vida Silvestre Neotropical* (pp. 245–260). México, D. F. Fondo de Cultura Económica.
- Zeiger, J. (2013). Densidad y Abundancia de conejo Pintado (Agouti paca): Tres Métodos de Estimación de la Población. *Independent Study Project (ISP) Collection*, 1735,4–23.
- Zucaratto, R., Carrara, R. y Siqueira, B. (2010). Dieta da paca (Cuniculus paca) usando métodos indiretos numa área de cultura agrícola na Floresta Atlântica brasileira. *Biotemas*, 23, 235–239.

## Tablas

Tabla 1. Atributos estimados en comederos de *Cuniculus paca* el Ejido Reforma Agraria y la Reserva de la Biosfera de Montes Azules en el periodo enero-junio 2016.

| Variables                    | Unidades                         | Descripción  |
|------------------------------|----------------------------------|--|
| Especie registrada           | -                                | Corresponde a la especie vegetal del fruto que se encuentra en el comedero   |
| Características de frutos    |                                  |  |
| Estado del fruto             | 1. Inmaduro                      | 1) Inmaduro, cuando el fruto aún no está en su punto óptimo para ser consumido. 2) Maduro hace referencia al fruto que está en el estado ideal para ser consumido. 3) Podrido, es cuando el fruto ya paso su estado de madurez y presenta un estado de putrefacción.   |
|                              | 2. Maduro                        |  |
|                              | 3. Inmaduro                      |  |
| Cantidad de frutos           | 1. Escaso                        | Se registró al colocar la cámara-trampa en el comedero: 1) Escaso, cuando apenas se encuentra un par de frutos en el sitio y han sido manipulados por el tepezcuintle; 2) Medio, se refiere a una producción de fruto estándar o “normal” que se produce en cada ciclo y dependiendo de la especie vegetal a la cual se haga referencia; y 3) Abundante, es cuando la planta tiene una producción de frutos mayor a como se ha observado en años anteriores o incluso en comparación con otros árboles de la misma especie que estén fructificando al mismo tiempo                                 |
|                              | 2. Medio                         |  |
|                              | 3. Abundante                     |  |
| Características de comederos |                                  |  |
| Tipo de comedero             | 1. Bajo enredaderas              | 1). Bajo enredaderas, los cuales estaban protegidos con lianas y bejucos y eran de difícil acceso incluso para colocar la cámara-trampa; 2) Bajo raíces de árboles en pie, las raíces son numerosas y le brindan protección a este roedor permitiéndole comer entre estas estructuras; 3) Bajo construcciones humanas, el comedero fue establecido bajo estructuras de edificaciones humanas, por ejemplo bajo estufas de leña; y 4) Bajo el árbol que tira frutos, este tipo de comederos se refiere a el área bajo la copa del árbol y cuyos frutos son consumidos en el mismo sitio donde caen. |
|                              | 2. Bajo raíces de árboles en pie |  |
|                              | 3. Bajo construcciones humanas   |  |
|                              | 4. Bajo árboles que tiran frutos |  |
| Cobertura del dosel          | % de cobertura                   | Se tomaron cuatro medidas a partir del centro del comedero a 3m hacia los cuatro extremos del mismo utilizando un densitómetro. De dichas medidas se sacó un promedio y se multiplicó por 1.04. El resultado se le restó a 100 para sacar un porcentaje de cobertura (Byrne y Chamberlain, 2012).  |

|                                 |   |   |
|---------------------------------|---|---|
| Distancia al árbol tirando      | m | Se estimó la distancia en línea recta al árbol que estaba tirando el fruto  |
| Distancia al agua               | m | Se estimó la distancia perpendicular al cuerpo de agua más cercano al comedero,                                   |
| Distancia a actividades humanas | m | Se estimó la distancia perpendicular a actividades humanas (potreros, parcelas, asentamientos humanos o caminos). |

---

Tabla 2. Comederos monitoreados donde se registró el consumo de frutos por parte del tepezcuintle (*Cuniculus paca*) en el periodo enero-junio en la Selva Lacandona, Chiapas.

| Familia          | Nombre común     | Nombre científico                                   | Ejido Reforma Agraria |    | REBIMA |    |
|------------------|------------------|---|-----------------------|----|--------|----|
|                  |                  |   | CE                    | CM | CE     | CM |
| Anacardiaceae    | Mango            | <i>Mangifera indica</i> L.                          | 1                     | 1  | 0      | 0  |
|                  | Anona Cultivada  | Af. <i>Annona reticulata</i> L.                     | 2                     | 2  | 0      | 0  |
| Anonaceae        | Anona Silvestre  | <i>Annona scleroderma</i> Saff.                     | 0                     | 0  | 1      | 1  |
|                  | Anonillo         | <i>Cymbopetalum penduliflorum</i> (Dunal) Baill.    | 0                     | 0  | 2      | 3  |
| Arecaceae        | Corozo           | <i>Attalea butyracea</i> (Mutis ex L.f.) Wess.Boer  | 1                     | 1  | 1      | 2  |
| Chrysobalanaceae | Sunzapote        | <i>Licania platypus</i> (Hemsl.) Fritsch            | 1                     | 1  | 0      | 3  |
| Fabaceae         | Frijolillo       | <i>Cojoba arborea</i> L. Britton & Rose             | 0                     | 0  | 2      | 2  |
| Sapotaceae       | Mamey            | <i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H. E. Moore y Stearn | 3                     | 4  | 6      | 7  |
| Lauraceae        | Aguacate         | <i>Persea americana</i> Mill.                       | 2                     | 2  | 0      | 0  |
| Malvaceae        | Molinillo        | <i>Quararibea funebris</i> (La Llave) Vischer       | 0                     | 0  | 1      | 2  |
|                  | Amate grande     | <i>Ficus insipida</i> Wild.                         | 1                     | 5  | 0      | 1  |
| Moraceae         | Hule             | <i>Castilla elastica</i> Cerv.                      | 1                     | 1  | 0      | 0  |
|                  | Ramón            | <i>Brosimum alicastrum</i> Sw.                      | 1                     | 1  | 2      | 3  |
|                  | Plátano Majunche | var. <i>Musa paradisiaca</i> L.                     | 2                     | 2  | 0      | 0  |
| Musaceae         | Plátano morado   | var. <i>Musa paradisiaca</i> L.                     | 1                     | 1  | 0      | 0  |
| TOTAL            |                  |   | 16                    | 21 | 15     | 24 |

CE= Comederos Efectivos; CM= Comederos Monitoreados

Tabla 3. Lista de especies arbóreas que conforman la dieta del tepezcuintle (*Cuniculus paca*) en la Selva Lacandona, Chiapas en el periodo de enero- junio de 2016.

| Familia          | Nombre común    | Nombre científico                                | Tipo de fruto       | PFC     | MFC           | Tipo de registro | Ejido R. Agraria | REBIMA |
|------------------|-----------------|--|---------------------|---------|---------------|------------------|------------------|--------|
| Anacardiaceae    | Mango           | <i>Mangifera indica</i> L.                       | Drupa               | C,P     | May, Jun      | F, MI            | 1                | 0      |
|                  | Jobo verde      | <i>Spondias radlkoferi</i> Donn. Sm.             | Drupa               | C,P     | Ene, Feb,     | MI               | 0                | 1      |
| Anonaceae        | Anona Cultivada | Af. <i>Annona reticulata</i> L.                  | Sincárpico          | C,P     | Ene, Feb,     | F, MI            | 1                | 0      |
|                  | Anona Silvestre | <i>Annona scleroderma</i> Saff.                  | Sincárpico          | C,P     | Ene, Feb,     | F, MI            | 0                | 1      |
| Arecaceae        | Anonillo        | <i>Cymbopetalum penduliflorum</i> (Dunal) Baill. | Folículos agrupados | C,P     | Ene, Feb,     | F                | 0                | 1      |
|                  | Corozo          | <i>Attalea rostrata</i> Oerst.                   | Nueces              | C,P     | May, Jun, Jul | F                | 1                | 1      |
| Bombacaceae      | Ceiba           | <i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.              | Capsulas obovoides  | C,P,S   | Feb           | MI               | 0                | 1      |
| Chrysobalanaceae | Sunzapote       | <i>Licania platypus</i> (Hemsl.) Fritsch         | Drupa monospérmica  | C,P,CO* | Abr           | F, MI            | 1                | 1      |
| Cucurbitaceae    | Calabaza        | <i>Cucurbita</i> sp.                             | Baya                | C,P     | May           | MI               | 1                | 0      |
| Fabaceae         | Frijolillo      | <i>Cojoba arborea</i> L. Britton & Rose          | Vaina               | C,P,S   | Ene, Feb      | F, MI            | 0                | 1      |



|            |                        |  |                       |               |                     |       |   |   |
|------------|------------------------|--|-----------------------|---------------|---------------------|-------|---|---|
| Sapotaceae | Guatope<br>guajinicuil | <i>Inga inicuil</i> Schtdl. &<br>Cham. ex G. Don             | Vaina                 | C,P,S         | May,<br>Jun         | MI    | 1 | 0 |
|            | Mamey                  | <i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H.<br>E. Moore y Stearn       | Bayas                 | C,P,E,CO<br>* | Ene,<br>Feb,        | F, MI | 1 | 1 |
| Lauraceae  | Aguacate               | <i>Persea americana</i> Mill.                                | Drupa                 | C,P,S,CO*     | May,<br>Jun         | F, MI | 1 | 0 |
| Malvaceae  | Molinillo              | <i>Quararibea funebris</i> (La<br>Llave) Vischer             | Nuez                  | /             | Ene, Feb            | F     | 0 | 1 |
|            | Amate<br>grande        | <i>Ficus insipida</i> Wild.                                  | Siconos<br>solitarios | C,P,S         | Enero               | MI    | 1 | 1 |
| Moraceae   | Hule**                 | <i>Castilla elastica</i> Cerv.                               | Drupas<br>agregadas   | C,P,S         | May,<br>Jun         | F     | 0 | 0 |
|            | Ramón                  | <i>Brosimum alicastrum</i> Sw.                               | Bayas                 | C,P,S         | Abr,<br>May         | F, MI | 1 | 1 |
|            | Plátano<br>manzanita   | <i>Musa paradisiaca</i> var.<br><i>Musa sapientum</i> , Lin. | Bayas                 | C,P,S         | Enero               | MI    | 1 | 0 |
| Musaceae   | Plátano<br>Majunche    | var. <i>Musa paradisiaca</i> L.                              | Bayas                 | C,P,S         | Ene,<br>May,<br>Jun | F, MI | 1 | 0 |
|            | Plátano<br>morado      | var. <i>Musa paradisiaca</i> L.                              | Bayas                 | C,P,S         | May,<br>Jun         | F, MI | 1 | 0 |

\*Observación personal; \*\*Nueva especie reportada para la dieta de *C. paca*; E= Endospermo; P= Pulpa; C= Cáscara; S=Semilla; CO=Cotiledones; F=Fototrampeo; MI=Marcas de incisivos >4mm; PFC= Parte del Fruto Consumido; MFC=Mes de fructificación a partir de observaciones en campo.

Tabla 4. Frecuencia de consumo por mes para cada sitio obtenida a partir de registros de fototrampeo y FSMI.

| Variable           | Fototrampeo  |      |                    |        | Fototrampeo y FSMI |      |                    |        |
|--------------------|--------------|------|--------------------|--------|--------------------|------|--------------------|--------|
|                    | Ejido REBIMA |      | Prueba estadística |        | Ejido REBIMA       |      | Prueba estadística |        |
|                    | n=11         | n=7  | Wilcoxon           |        | n=14               | n=11 | Wilcoxon           |        |
|                    |              |      | W                  | P<0.05 |                    |      | W                  | P<0.05 |
| Febrero            | 0.36         | 1.14 | 16.5               | 0.0303 | 1.07               | 1.54 | 51.5               | 0.149  |
| Marzo              | 0.27         | 1    | 22.5               | 0.0918 | 0.78               | 1.72 | 37.5               | 0.0234 |
| Abril              | 0.27         | 0.28 | 35.5               | 0.755  | 0.92               | 1.36 | 58.5               | 0.283  |
| Mayo               | 0.54         | 1    | 42.5               | 0.722  | 1.92               | 1.81 | 94                 | 0.3431 |
| Junio              | -            | -    | -                  | -      | 1.07               | 0.63 | 94.5               | 0.3059 |
| Total de registros | 2.18         | 3.42 | 29                 | 0.3958 | 3.28               | 4.81 | 47                 | 0.9997 |

Tabla 5. Frecuencia de consumo de frutos de las especies compartidas por parte del tepezcuintle (*Cuniculus paca*) en la Selva Lacandona, Chiapas en el periodo enero-junio 2016.

| Fruto  | N° de Videos efectivos |        | N° Noches-Cámara |        | Frecuencia de consumo |        |       |
|--------|------------------------|--------|------------------|--------|-----------------------|--------|-------|
|        | Ejido                  | REBIMA | Ejido            | REBIMA | Ejido                 | REBIMA | TOTAL |
| Mamey  | 328                    | 155    | 238              | 520    | 1.378                 | 0.298  | 0.637 |
| Ramón  | 19                     | 5      | 36               | 101    | 0.527                 | 0.049  | 0.175 |
| Corozo | 72                     | 32     | 37               | 81     | 2.054                 | 0.395  | 0.915 |

## Figuras

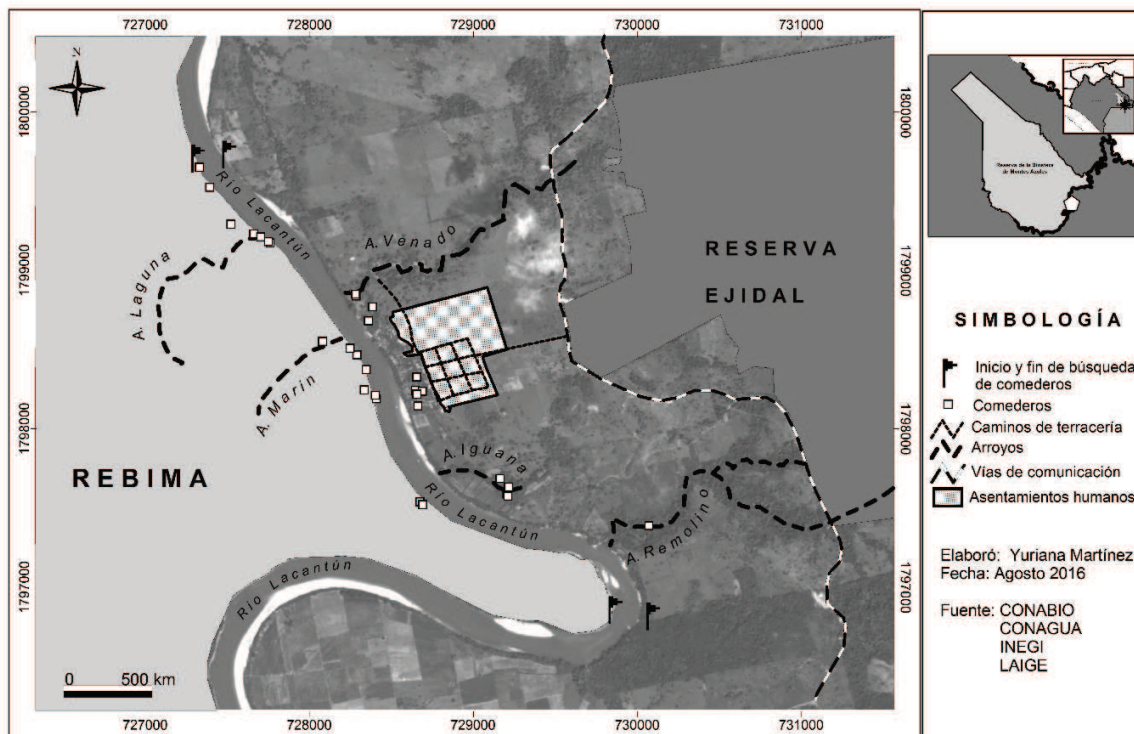


Figura 1. Mapa del área de estudio al sureste de Chiapas, México, derivada de imagen SPOT (2011).

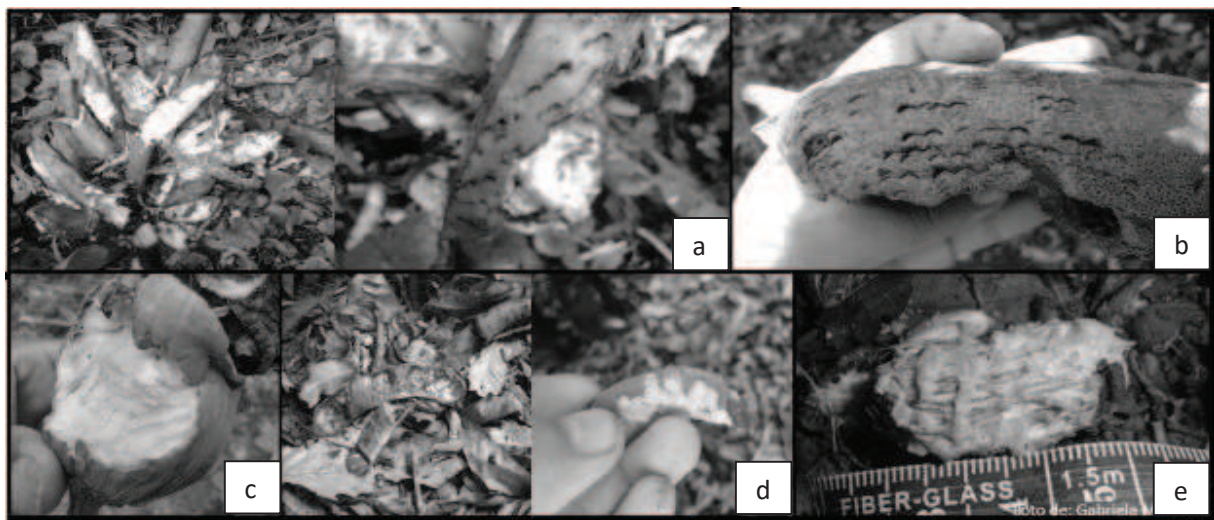


Figura 2. Especies que forman parte de la dieta de *Cuniculus paca* y que se registraron mediante la marca de incisivos. a=Plátano manzanita (*Musa paradisiaca* var. *Musa sapientum*); b= Ceiba (*Ceiba pentandra*); c=*Cucurbita* sp; d= Guatope guajinicuil (*Inga inicuil*); e= Jobo verde (*Spondias radlkoferi*).

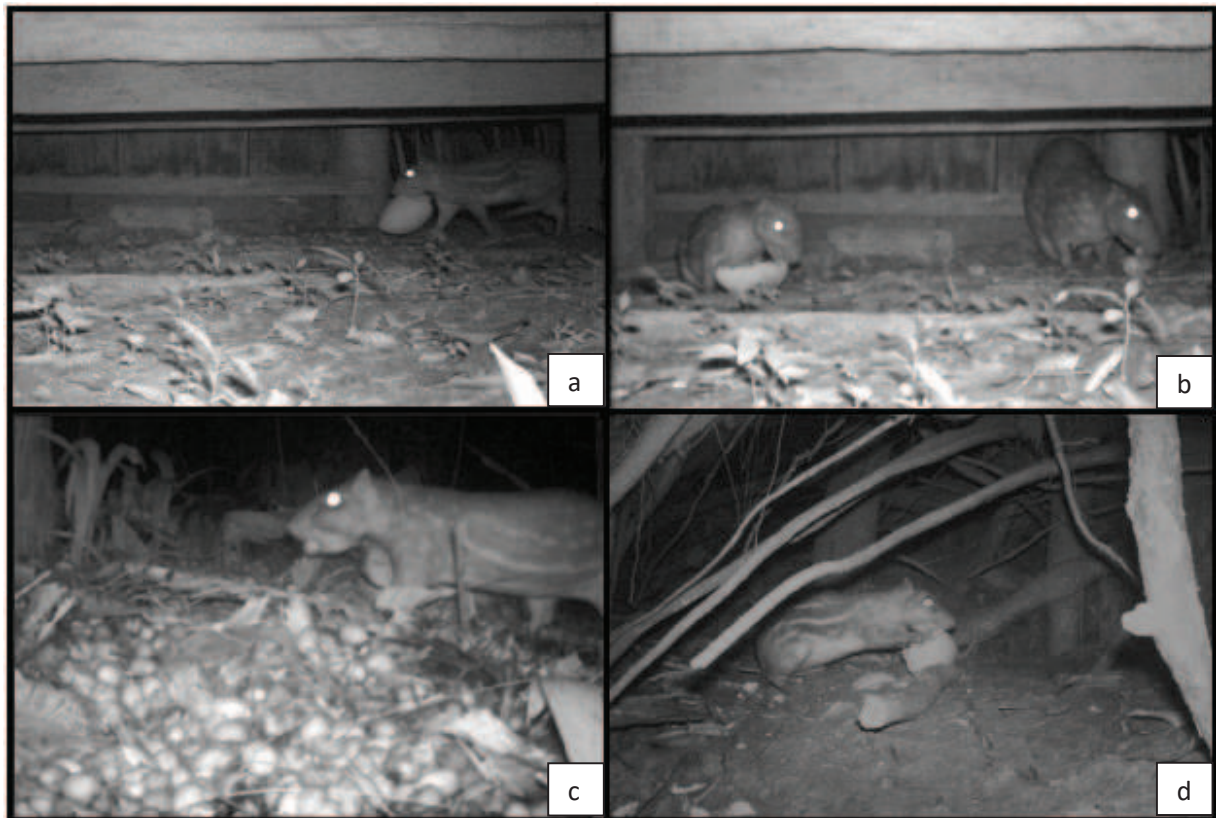


Figura 3. Hábitos de alimentación de *Cuniculus paca* en la Selva Lacandona, Chiapas. a=Acarreo de alimento; b= Madre y cría alimentándose en el mismo comedero, pero cada quien con su propio fruto; c= Acarreo de alimento en el mismo comedero y; d=Uso de extremidades anteriores para manipular el alimento.



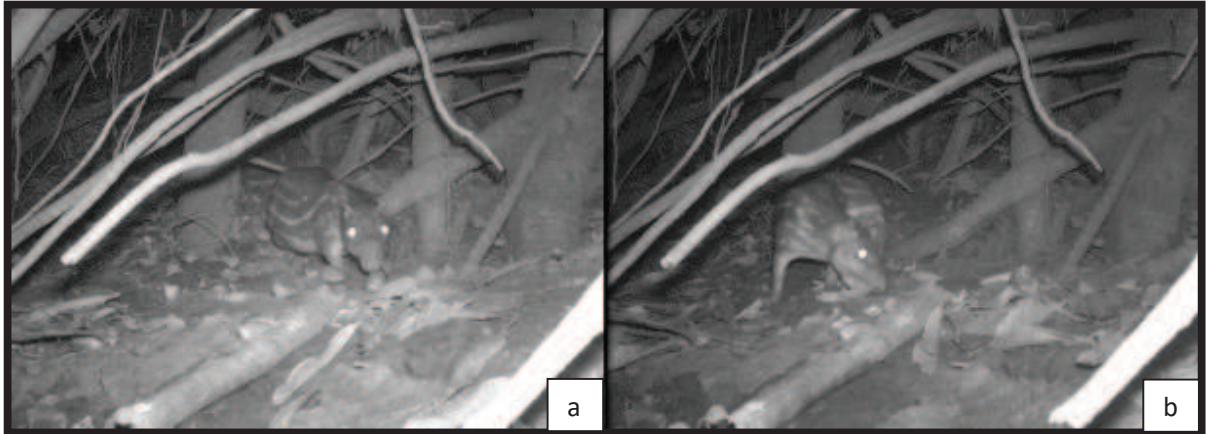


Figura 4. Tepezcuintle consumiendo semilla de mamey. a=El tepezcuintle flexiona la parte anterior del cuerpo o se echa para poder sujetar la semilla de mamey con las patas anteriores y romper la semilla. b= El animal se levanta para consumir el embrión.

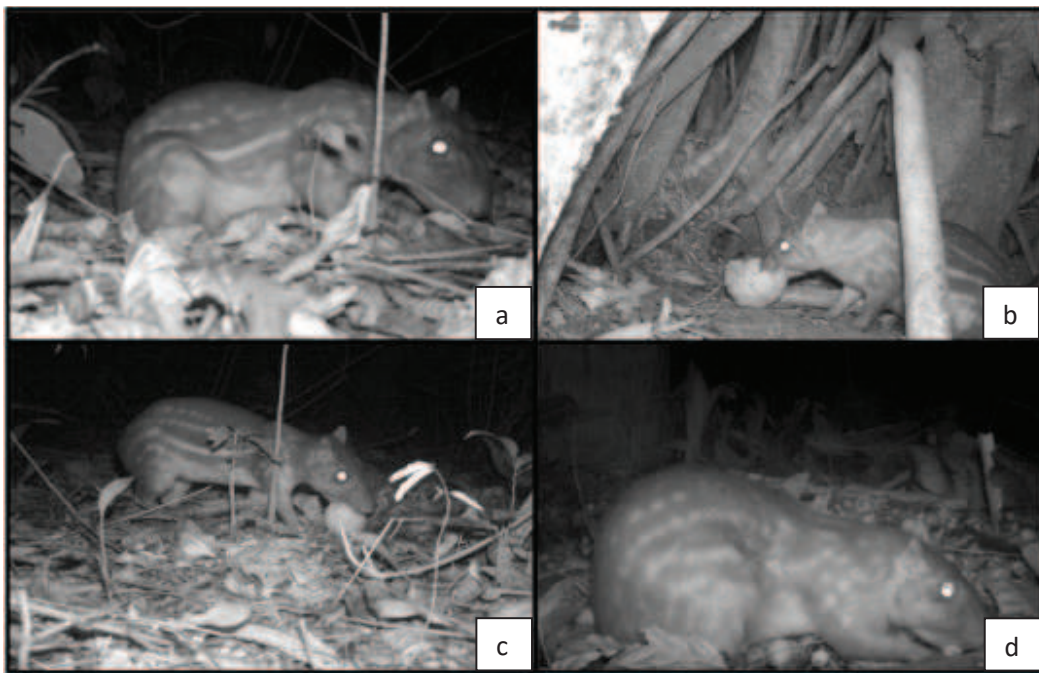


Figura 5. Distintas posturas que muestra el tepezcuintle al momento de alimentarse; a y b= sentado; c= de pie y; d= echado.

**Capítulo 3. Conducta alimentaria del tepezcuintle (*Cuniculus paca*) en dos sitios con distinto uso de suelo en la Selva Lacandona, Chiapas.**

Próximo a enviarse para publicación

*“Una respuesta óptima podría ser mostrar poca o ninguna respuesta aparente ante la presencia humana”.*

Andrew Sih

**Feeding behavior the lowland paca (*Cuniculus paca*) in two sites with different soil use in the Lancandon rainforest, Chiapas.**

**Conducta alimentaria del tepezcuintle (*Cuniculus paca*) en dos sitios con distinto uso de suelo en la Selva Lacandona, Chiapas.**

**Feeding behavior the lowland paca (*Cuniculus paca*) in two sites with different soil use in the Lancandon rainforest, Chiapas.**

Yuriana Martínez-Ceceñas<sup>a</sup>, Eduardo J. Naranjo<sup>b</sup>, Yann Lucien Hénaut<sup>c</sup>, Arturo Carrillo-Reyes<sup>d</sup>

<sup>a, b</sup> El Colegio de la Frontera Sur. Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México; [limbizkit\\_07\\_yr@hotmail.com](mailto:limbizkit_07_yr@hotmail.com); [enaranjo@ecosur.mx](mailto:enaranjo@ecosur.mx);

<sup>c</sup> El Colegio de la Frontera Sur, Avenida Centenario Km 5.5, AP 424, 77014 Chetumal, Quintana Roo, México; [yhenaut@ecosur.mx](mailto:yhenaut@ecosur.mx)

<sup>d</sup> Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Libramiento Norte Poniente 47, Caleras Maciel, 29000 Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México; [arturo.carrillo@unicach.mx](mailto:arturo.carrillo@unicach.mx)

Autor correspondiente: [limbizkit\\_07\\_yr@hotmail.com](mailto:limbizkit_07_yr@hotmail.com)

## **Resumen**

La transformación del hábitat es uno de los factores que puede intervenir y modificar los hábitos alimenticios de mamíferos como el tepezcuintle (*Cuniculus paca*). La elección de las especies consumidas es un aspecto importante relacionado con los requerimientos nutricionales del individuo y por ello el conocimiento de las estrategias de forrajeo relacionadas con la edad y el estado reproductivo de los individuos es fundamental para su manejo y conservación. Los objetivos del presente estudio consistieron en: 1) Evaluar el efecto de la presencia y actividad humana en la actividad de forrajeo del tepezcuintle

en un sitio conservado y otro transformado en la Selva Lacandona, Chiapas; 2) Documentar los hábitos solitarios de forrajeo de este roedor; y 3) Comprobar si existen diferencias entre las estrategias de forrajeo observadas para las hembras, machos y crías de tepezcuintle en el área de estudio. Para ello, por medio del fototrampeo y visitas mensuales se monitorearon y caracterizaron sitios de alimentación (“comederos”) del tepezcuintle bajo árboles de mamey (*Pouteria sapota*), ramón (*Brosimum alicastrum*) y corozo (*Attalea butyracea*). Para cada comedero se determinó la frecuencia de visita, horario de forrajeo y conducta alimentaria de los tepezcuintles, así como el sexo y categoría de edad de cada individuo. Utilizando Modelos Lineales Generalizados se determinó el efecto de las características de los comederos y de los individuos en el consumo de alimento. Además, se realizaron análisis de escalamiento multidimensional para caracterizar la actividad de forrajeo de los tepezcuintles. De enero a junio de 2016 se obtuvieron 1,743 registros de visitas de tepezcuintles, 584 correspondieron a hembras, 263 a machos, 593 a crías, 48 a hembras con cría, 25 a hembras con macho, 3 machos con cría y 227 sin determinar. Se describieron las conductas denominadas *Neutral*, *Evasión*, *Agonística* y *Sexual* del tepezcuintle. Cada sexo y tipo de grupo mostraron distintas estrategias de forrajeo. Aunque todos los individuos y grupos fueron predominantemente nocturnos, se encontró una diferenciación de horarios de forrajeo. Al amanecer, se registraron más visitas de crías, hembras con crías y hembras con machos; al atardecer, crías, machos, machos con cría; las hembras se registraron más en la noche respecto a los demás grupos.

**Palabras claves:** Estrategias de forrajeo, frugívoro, oportunista



## **Abstract**

Habitat transformation is one of the factors potentially foraging habits of mammals such as the lowland paca (*Cuniculus paca*). The choice of species consumed is an important aspect related to the nutritional requirements of wildlife species and for this reason, investigating foraging strategies related to age and reproductive state of individuals is fundamental for their management and conservation. The objectives of the present study were: 1) To evaluate the effect of human presence and activity on the foraging activity of lowland paca in a preserved site and a transformed site in the Lacandon rainforest, Chiapas; 2) To document the foraging habits of this rodent in the study sites; and 3) To verify if there are differences between foraging strategies observed for adult females, adult males and their offspring in the study area. Camera-trap sampling and monthly visits were carried out to monitor and characterize lowland paca feeding sites ("feeders") under *Pouteria sapota*, *Brosimum alicastrum* and *Attalea butyracea* trees. Visit frequency, foraging schedule, and feeding behavior of lowland paca, as well as sex and age category of each individual were estimated in each feeder. Using Generalized Linear Models, the effects of feeders and paca individuals in food consumption were assessed. In addition, multidimensional scale analyses were constructed to characterize paca foraging activity. Between January and June 2016 there were 1,743 records of paca visits to feeders. Of this total, 584 were females, 263 males, 593 females, 48 females with brood, 25 females with males, 3 males with brood, and 227 undetermined individuals. Lowland paca behaviors called Neutral, Avoidance, Agonistic and Sexual were described. Each sex and group type showed different foraging strategies. Although all individuals and groups were predominantly nocturnal, a variation of foraging schedules was found. There were more

visits of offspring females with offspring, and females with males at dawn. At dusk, more offspring, males, and males with offspring were recorded. Females were more frequently recorded at night than the other groups.

**Keywords:** Foraging strategies, frugivore, opportunistic

## **Introducción**

Existen múltiples factores que intervienen en el comportamiento alimentario de los animales silvestres, tales como los horarios de actividad (Kronfeld-Schor y Dayan, 2003; Lambert et al., 2009), la presencia de competidores y depredadores (Lima, 1998; Schooley et al., 1996) y la disponibilidad del alimento (Ríos-Blanco y Pérez-Torres, 2015), entre otros. Sin embargo, las transformaciones en el hábitat de la fauna silvestre a causa de las actividades antrópicas tales como la agricultura, ganadería extensiva y la cacería furtiva, pueden tener un efecto negativo sobre la abundancia, riqueza y distribución de las poblaciones (Naranjo, 2008). Estos factores también influyen de manera directa en las interacciones con otras especies y en última instancia, en la dinámica del bosque (Carabias et al., 2015).

Muchos mamíferos pueden modificar sus patrones conductuales para adaptarse y sobrevivir, como por ejemplo ocupar nuevos hábitats, modificar sus horarios de actividad y su dieta, entre otros (Sih, 2013). Sin embargo, la selección de los alimentos también se relaciona con los requerimientos nutricionales del individuo. Por ejemplo, los jóvenes requieren mayor cantidad de proteína en comparación con los adultos (Clark, 1980; Dubost et al., 2004); las crías son menos tolerantes a sustancias tóxicas por lo que no pueden ingerir algunos alimentos que consumen los adultos (Clark, 1980; Freeland y

Janzen, 1974). Por lo anterior, las estrategias de forrajeo de los individuos se relacionan con su edad y estado reproductivo.

Para el tepezcuintle (*Cuniculus paca*), los estudios referentes a su comportamiento alimentario son escasos y se han enfocado en documentar la dieta (Beck-King et al., 1999; Gallina, 1981) y las semejanzas de ésta con la de otros roedores (Dubost y Henry, 2006). También se han desarrollado otros estudios de tepezcuintle en vida silvestre respecto al uso de hábitat (Huanca et al., 2011), la caracterización de sus refugios (Figuroa de León et al., 2016; Parroquín et al., 2010) y sus patrones de actividad (Michalski y Norris, 2011; Muñoz et al., 2002). En estos estudios se ha determinado que algunos recursos como cuerpos de agua y la vegetación arbórea son esenciales para la permanencia de este roedor (Aquino et al., 2012; Figuroa de León et al., 2016). En el caso de los cuerpos de agua, estos representan una ruta de escape ante el ataque de depredadores y cazadores e interviene también, en el éxito reproductivo (la cópula se lleva a cabo en el agua) así como en el papel de esta especie en la dispersión de semillas al defecar en el agua (Matamoros et al., 1991; Parroquín et al., 2010; Sabatini y Paranhos da Costa, 2001). En el segundo caso, la disponibilidad de vegetación arbórea y troncos tirados permite el establecimiento de madrigueras y se asocia con la disponibilidad de alimento (Figuroa de León et al., 2016).

Por otra parte, se ha observado que los tepezcuintles en vida silvestre suelen tolerar poco a otros congéneres ya que se atacan entre ellos. Las hembras adultas pueden agredir a jóvenes de ambos sexos, mientras que los machos adultos atacan a los machos más jóvenes tratando de defender un territorio (Aguirre y Fey, 1981; Smythe, 1970). Sin embargo, en el medio silvestre se tiene poco conocimiento sobre el comportamiento

alimentario del tepezcuintle, sus interacciones intraespecíficas, su respuesta a las actividades humanas y a las transformaciones del hábitat.

Existen contradicciones respecto al efecto que tiene la fragmentación de las selvas en las poblaciones de tepezcuintles. Por un lado, se menciona que al ser oportunista, este mamífero puede ser tolerante a los cambios en el hábitat y mantener poblaciones viables en pequeños fragmentos de selvas que se encuentran entre áreas de cultivos y acahuales (Emmons, 1997; Gallina et al., 2012; Montes, 2005; Smythe, 1991). Sin embargo, también se ha citado que este roedor puede ser vulnerable a los procesos de fragmentación (Douterlungne y Ferguson, 2012; Gallina et al., 2012; Zucaratto et al., 2010). Los objetivos del presente estudio consistieron en: 1) Evaluar el efecto de la presencia y actividad humana en la actividad de forrajeo del tepezcuintle en un sitio conservado y otro transformado en la Selva lacandona, Chiapas; 2) Documentar los hábitos solitarios de forrajeo de este roedor; y 3) Comprobar si existen diferencias entre las estrategias de forrajeo observadas para las hembras, machos y crías de tepezcuintle en el área de estudio.

## **Materiales y Métodos**

El área de estudio se ubicó al sureste de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (REBIMA) y en el ejido aledaño Reforma Agraria, en la Selva Lacandona, Chiapas, México. La REBIMA se caracteriza por ser un área con poca o nula actividad humana mientras que el ejido cuenta con una actividad humana sostenida; por lo tanto, se consideró la REBIMA como un “sitio sin actividad humana” y al ejido como un “sitio con actividad humana”. La Reserva de Biosfera Montes Azules (331,200 ha) se encuentra en el sur de la Selva Lacandona (INE, 2000). Tiene un gradiente altitudinal que va desde los

200 msnm en el río Lacantún hasta los 1500 msnm en la región norte de la REBIMA. La temperatura media anual oscila entre 24° y 26°C y la precipitación media anual es de 220mm (Camargo Sanabria y Mendoza, 2016; INE, 2000). La vegetación característica es la selva alta perennifolia, encontrándose también zonas inundables y acahuales (INE, 2000).

Reforma Agraria pertenece al municipio de Marqués de Comillas y cuenta con una superficie total de 2,881 ha, existiendo una reserva comunitaria de 1,795 ha de selva alta y mediana perennifolia; 46 ha de cultivos anuales entre los que destacan el maíz y el frijol; 371 ha de potreros, y 340 y 160 ha de acahuales jóvenes y maduros, respectivamente (SEMARNAP, 1997). El ejido se ubica en la cuenca del río Lacantún, el cual representa una barrera natural que lo divide de la REBIMA; y lo surcan de oeste a este dos arroyos principales: el Venado hacia el norte y el Remolino hacia el sur (SEMARNAP, 1997).

Entre enero y junio de 2016 se realizaron seis visitas a Reforma Agraria y cinco a la REBIMA (debido a las dificultades de acceso) cada 28 días aproximadamente entre cada una. En cada sitio se estableció un área de ancho fijo de 50 x 3000 m a lo largo del Río Lacantún, donde se realizó una búsqueda intensiva de comederos en los meses de febrero, abril, y junio. Para fines de este estudio se consideraron como comederos a aquellos sitios donde se encontraron frutos transportados, amontonados y que presentaban mordidas recientes de tepezcuintle (marcas de incisivos >4 mm; Beck-King et al., 1999), así como las áreas bajo las copas de los árboles cuyos frutos pudieran ser potencialmente consumidos por el tepezcuintle (Camargo Sanabria y Mendoza, 2016).

Una vez localizados los comederos, se caracterizaron sus atributos descritos en la Tabla 1. En cada comedero se establecieron de una a dos cámaras-trampa Cuddeback Black Flash E3, las cuales se programaron para estar activas las 24 horas del día registrando videos de 30 segundos de duración con intervalos de 15 segundos entre capturas. Estas cámaras se revisaron cada 28 días aproximadamente y su permanencia en el comedero dependió de la continuidad de las visitas de tepezcuintles. Para aquellas especies de árboles presentes en ambos sitios (mamey *Pouteria sapota*, ramón *Brosimum alicastrum* y corozo *Attalea butyracea*), se identificaron los individuos de tepezcuintle que visitaron los comederos a partir del reconocimiento del patrón de manchas, así como marcas distintivas tales como los arcos cigomáticos protuberantes en los machos, reducidos en las hembras; mamas dilatadas en las hembras lactantes y cicatrices visibles. Los individuos identificados fueron ordenados de acuerdo a su sexo. Las crías fueron asignadas a una categoría distinta por la dificultad en la distinción del sexo. En los casos de presencia de dos o más individuos se utilizaron las siguientes categorías: Hembra con Cría (HC), Hembra con Macho (HM) y Macho con Cría (MC). Aquellos videos en los que no fue posible identificar a los individuos no fueron tomados en cuenta para los análisis.

El comportamiento del tepezcuintle ante la presencia de otros individuos se describió de manera general, ya fueran conespecíficos o de otras especies. Estas conductas fueron: *Neutral*, *Evasión*, *Agonística* y *Sexual*. La primera hace referencia a la ausencia de una reacción aparente ante la presencia de otros individuos de su misma especie. La conducta de *Evasión* se refiere a que, ante la presencia de otro individuo, uno de ellos evita el encuentro con el otro. La conducta *Agonística* se refiere cuando uno

de los individuos ataca a otro. La *Sexual*, la cual se registró entre machos y hembras, se definió cuando el macho intentaba montar a la hembra.

En cada video obtenido se observó si había consumo de frutos, el tipo de individuo o grupo (*i. e.*, M, H, C, HC) y la hora de visita. Para los horarios de actividad de forrajeo se establecieron cuatro categorías: *Amanecer*, el cual comprendió desde una hora antes y hasta una hora después de la salida del sol; *Atardecer*, una hora antes y después de la puesta de sol; *Noche*, desde el término del atardecer hasta antes del amanecer y; *Día* en el cual se tomaron en cuenta todas las horas que no se encontraron en las categorías anteriores. Las características obtenidas de los comederos (Tabla 1) se consideraron como variables para determinar diferencias en la frecuencia de visitas a los comederos o en los hábitos alimenticios del tepezcuintle entre sitios.

Para describir los hábitos alimenticios de los tepezcuintles, se estimó la frecuencia de visita a los comederos por cada sexo (H, M, C) y pares de individuos observados en los comederos (HC, HM y MC) en cada sitio (Ejido y REBIMA) y separadas por si hubo un consumo de frutos o no. A partir de las frecuencias obtenidas se estimó la proporción de cada sexo y pares de ellos respecto a cada una de las variables estimadas para los comederos y los horarios de actividad. De igual manera se separaron por sitio y si en las visitas se registró el consumo o no de frutos. Para estas estimaciones se utilizó el software IBM SPSS Statistics 21 (SPSS, 2012).

Para determinar si existía un efecto de la actividad humana en la frecuencia de visitas a los comederos por parte de los tepezcuintes y si existían estrategias diferentes de acuerdo a los sexos, se construyeron Modelos Lineales Generalizados (GLM) para cada sitio, donde se analizaron de manera simultánea los horarios de actividad, el sitio,

los sexos y pares de ellos, el tipo de fruto y la distancia del comedero respecto al agua. Luego se discriminaron estas variables con la selección por pasos para obtener los mejores modelos (Crawley, 2005). En todos los casos, se adoptó una distribución binominal logística con logaritmo como función de enlace. Los modelos con el mejor ajuste a los datos se eligieron de acuerdo al Criterio de Información de Akaike (AIC). Los datos de la pareja MC (n=3) no fueron tomados en cuenta para los GLM debido al reducido tamaño de muestra. Para la construcción de los GLM se utilizó la plataforma R Studio 3.3.1 (R Studio Team, 2016).

Por otra parte, se realizó un análisis de matriz de correlación con todas las variables de los comederos (*i. e.*, tipo de comedero, alimento) así como los horarios de actividad de los tepezcuintles observados, separados por sexo. Estos resultados se sometieron a un análisis de escalamiento multidimensional para caracterizar a cada sexo y grupo de ellos de acuerdo a cada variable, separándolos por sitio y por si hubo consumo o no de frutos. Para estos análisis se utilizó el programa STATISTICA 7 (StatSoft, 2008).

## **Resultados**

Se obtuvieron un total de 1,743 registros de visitas de tepezcuintles, 1,144 (65.6%) en el Ejido Reforma Agraria y 599 (34.4%) en la REBIMA. De los 1,743 registros, 584 correspondieron a hembras, 263 a machos, 593 a crías, 48 a hembras con crías, 25 a hembras con machos y 3 de machos con crías (Fig 2). Se obtuvieron 228 registros de tepezcuintles cuyo sexo y edad no fue posible determinar.

En el ejido se registraron 407 visitas de hembras, 83 de machos y 516 de crías. Además, se registraron 22 visitas de hembras con crías, 11 de hembras con machos y 2 de machos con crías. De estos individuos el 50.1% de las hembras, 48.12% de los



machos, 30.23% de las crías, 63.63% de las hembras con cría, 18.18% de las hembras con machos y 100% de los machos con cría se observaron alimentándose (Tabla 2). En la REBIMA se registraron 177 visitas de hembras, 179 de machos y 77 de crías. Así mismo, se registraron 26 visitas de hembras con crías, 14 de hembras con machos y 1 de macho con cría. De estas visitas, solo el 37.85% de las hembras, 41.89% de los machos, 23.37% de las crías, 34.61% de las hembras con crías y 64.28% de las hembras con machos se registraron alimentándose (Tabla 2).

En cuanto a los encuentros con otras especies, en el ejido se registraron dos encuentros de tepezcuintles con tlacuaches. Uno de un macho con un tlacuache cuatro ojos (*Philander opossum*) y otro de una hembra con un tlacuache común (*Didelphis sp.*). En el primero, el tlacuache cuatro ojos evadió al tepezcuintle macho que se encontraba consumiendo mamey, pues al percatarse de su presencia se alejó del comedero (Fig 3a). En el segundo caso, es la hembra la que se asustó con el tlacuache y huyó del comedero (Fig 3b). Por otra parte, en la REBIMA un macho de tepezcuintle lanzó una mordida a un murciélago que interrumpió su consumo de mamey (Fig 3c).

Por otra parte, se lograron identificar cuatro conductas cuando los tepezcuintles se encontraron con otros conoespecíficos en los comederos. Estas conductas fueron: *Neutra*, *Evasiva*, *Agonística* y *Sexual*. De los videos donde se registró algún tipo de conducta entre conoespecíficos (n=74), la conducta *neutra* fue la más frecuente (89.18%) con 66 registros. De estos registros, 30 se presentaron en el Ejido de los cuales 22 fueron de hembras con crías y 8 de hembras con machos. En la REBIMA se obtuvieron 36 registros de los cuales 25 fueron de hembras con crías y 11 de hembras con machos. La conducta *evasiva* tuvo una frecuencia de 5.4% con dos registros para cada sitio y se

observó solo en machos con cría. En cuanto a la conducta *agonística* solo se registró en una ocasión (1.3%) en donde el macho expulsó del comedero a la cría. La conducta *sexual* se registró en tres ocasiones (4%), dos en el ejido y una en la REBIMA (Fig 4; Tabla 3).

#### *Horarios de actividad*

La mayor frecuencia de visitas por parte de los tepezcuintles a los comederos donde se registró el consumo de frutos se dio principalmente durante la noche. Sin embargo, se observaron distintos horarios de actividad de acuerdo a su sexo. En el ejido las hembras se registraron principalmente en la noche (20:30-5:30 h), mientras que los machos y las crías visitaron los comederos al atardecer (18:30-20:29 h) además de la noche (Fig 5a). Sin embargo, las crías mostraron una proporción marcada de visitas al amanecer (Fig 5a). En cuanto a las hembras con crías, hembras con machos y machos con crías, todos registraron actividad solamente en la noche. En la REBIMA las hembras y machos registraron algunas visitas tanto al amanecer como al atardecer, pero la mayoría (83.28 y 88% respectivamente) se dieron en la noche. Las crías presentaron visitas solo al atardecer y en la noche en proporciones semejantes, y a diferencia de las crías del ejido, éstas no presentaron actividad al amanecer (Fig 5b). En cuanto a las hembras con crías, estas presentaron actividad al atardecer y en la noche, mientras que hembras con macho solo se registraron en la noche.

Las frecuencias de visitas de tepezcuintles a los comederos donde no se registró el consumo de frutos, presentaron un patrón similar en los horarios de actividad que cuando sí se registró consumo (Fig 6a). En el ejido, hembras y crías presentaron mayor actividad en la noche (76.85 y 85.28% respectivamente) seguida del atardecer (22.17 y

13.06 % respectivamente) y en menor proporción al amanecer. En el caso de los machos, estos solo presentaron actividad al atardecer y en la noche (Fig 6a). Las hembras con cría presentaron actividad principalmente nocturna, mientras que las hembras con machos se registraron al atardecer además de en la noche. En la REBIMA, cuando no se registró el consumo de alimento las hembras, machos y crías fueron predominantemente nocturnos, pero además las crías fueron las únicas que no registraron actividad al amanecer (Fig 6b). En cuanto a las hembras con cría y hembras con machos, se encontró el mismo patrón de actividad que cuando se registró el consumo de alimento. En cuanto a machos con crías, se obtuvo un registro con actividad nocturna.

#### *Frecuencia de visitas a comederos con distinto tipo de alimento*

Se registraron tres especies de frutos tanto en el ejido como en la REBIMA (mamey, ramón y corozo). Sin embargo, para el caso del mamey se encontró un comedero de plántulas en el que el tepezcuintle consumía los cotiledones y no la pulpa. En la figura 7a se muestran las frecuencias de visita por parte de los tepezcuintles a los comederos que se encontraban en el ejido y donde se registró el consumo de frutos. Los comederos de mamey fueron los más frecuentados (>65% en todos los casos) seguidos por los de corozo (9-25%) y en menor proporción los de ramón (8.02%). Para este sitio, solo se registró el consumo de ramón por parte de las hembras. Los machos y crías solo consumieron mamey y corozo. Las hembras con cría se registraron en comederos de corozo y mamey, mientras que las hembras con machos y machos con crías solo se registraron en comederos de mamey.

En la REBIMA (Fig 7b) cuando se registró el consumo de frutos, los comederos de mamey fueron los más visitados por parte de hembras y machos (68.66 y 50.67% respectivamente). Las crías frecuentaron más los comederos de corozo (88.9%). Todos los individuos visitaron los comederos de plántulas de mamey. Sin embargo, los machos lo hicieron con mayor frecuencia (42.67%) seguidos de las hembras y crías (16.42 y 5.56% respectivamente). Las hembras con cría visitaron los comederos de mamey, ramon y plántulas de mamey siendo éste último el que presentó mayor frecuencia de visitas. Las hembras con machos solo se registraron en comederos de mamey y plántulas de mamey, siendo los primeros los que mostraron mayor proporción.

En el ejido (Fig 8a) cuando no hubo consumo de frutos, se observaron los mismos patrones de frecuencias de visita en hembras y en crías. En este caso, los machos si se registraron en comederos de ramón a diferencia de cuando existió consumo. Las hembras con cría visitaron los comederos de mamey y corozo con una frecuencia semejante que cuando se presentó consumo de alimento. Las hembras con macho visitaron solamente los comederos de ramón y mamey, siendo este último el que presentó mayor frecuencia de visitas.

Cuando no se observó consumo de frutos en la REBIMA (Fig 8b), hembras y machos frecuentaron más los comederos de corozo y mantuvieron aparentemente el mismo patrón en los comederos de mamey, ramón y plántulas de mamey que cuando existió consumo de frutos. Las crías se registraron con mayor frecuencia en comederos de mamey a diferencia de cuando se observó consumo. Las crías no se registraron en los comederos de plántulas de mamey. Las hembras con cría visitaron más los comederos de corozo que los de mamey, mientras que las hembras con machos solo

visitaron los de mamey. Los machos con cría solo se registraron en los comederos de corozo.

#### *Frecuencia de visitas a comederos respecto a la distancia al agua*

Se registraron comederos a una distancia del cuerpo de agua más cercano en línea recta entre 0 y 80 m. Sin embargo, en el ejido no se registraron comederos dentro del rango de 20 a 60 m del agua. Independientemente del consumo de frutos, tanto en el ejido como en la REBIMA los comederos a 0-20 m del agua fueron visitados con mayor frecuencia por todos los individuos. Aquellos comederos a 60-80 m del agua, fueron los segundos más frecuentados cuando se registró el consumo de frutos en ambos sitios a excepción las crías de la REBIMA (Fig 9a y 9b).

Cuando no se observó el consumo de frutos, los comederos a 40-60 m fueron los segundos más visitados en el ejido, mientras que en la REBIMA aquellos comederos ubicados entre 40-80 m del agua fueron los segundos más visitados por H y M, mientras que las HC y MC visitaron aquellos a 60-80 y 0-20 m del agua respectivamente.

#### *Frecuencias de visitas de tepezcuintle por tipo de comedero*

Los tipos de comederos bajo construcciones humanas (encontrados solo en el ejido) y aquellos bajo enredaderas (registrados solo en la REBIMA), no se tomaron en cuenta para realizar las comparaciones de las frecuencias de visitas a estos comederos, ya que fueron únicos en cada sitio. En el ejido cuando existió consumo de frutos, los comederos bajo raíces de árboles en pie fueron visitados con mayor frecuencia por las hembras, mientras que los machos frecuentaron más que las crías los comederos bajo construcciones humanas. Las hembras con cría visitaron con mayor frecuencia los comederos bajo árboles que tiraban el fruto, y visitaron de manera semejante los

comederos bajo construcciones humanas y bajo raíces de árboles en pie. En cuanto a las hembras con machos, solo se detectaron visitas en los comederos bajo raíces de árboles en pie, mientras que los machos con crías solo se registraron en comederos bajo construcciones humanas. En la REBIMA cuando se registró consumo de frutos, los comederos que presentaron mayor frecuencia de visitas por parte de hembras y machos fueron aquellos bajo los árboles que tiraban el fruto, mientras que las crías visitaron más los comederos bajo enredaderas. El registro de hembras con cría se presentó con mayor frecuencia en los comederos bajo árboles que tiraban el fruto, seguido en aquellos bajo enredaderas y bajo raíces de árboles en pie. Las hembras con machos solo se registraron bajo árboles que tiraban el fruto.

Por otra parte, cuando en el ejido no se registró consumo de frutos los comederos visitados con mayor frecuencia por parte de hembras, machos y crías de tepezcuintles fueron aquellos bajo raíces de árboles en pie, seguidos de aquellos bajo construcciones humanas y bajo árboles que tiraban el fruto. Las hembras con cría presentaron el mismo patrón que cuando se observó consumo. Las hembras con macho frecuentaron más los comederos bajo raíces de árboles en pie que aquellos bajo árboles que tiraban frutos. Cuando no hubo consumo de alimento en la REBIMA, los comederos más frecuentados por las hembras fueron bajo árboles que tiraban los frutos, mientras que las crías frecuentaron más aquellos bajo enredaderas. Los machos por su parte, frecuentaron de manera similar los comederos bajo árboles que tiraban frutos y aquellos bajo enredaderas. Las hembras con cría frecuentaron más los comederos bajo enredaderas, mientras que las hembras con machos visitaron de manera semejante los comederos bajo árboles que tiraban frutos y entre troncos tirados, visitando en menor proporción

aquellos bajo enredaderas. Los machos con crías solo frecuentaron comederos bajo enredaderas.

#### *Caracterización de individuos respecto al forrajeo.*

Cuando se registró consumo de frutos en el ejido (Fig 11), las hembras se caracterizaron por forrajear en la noche y principalmente en los comederos de ramón. Las crías por su parte, se caracterizaron por forrajear al atardecer y al amanecer en comederos de mamey. Además, las crías procuraron mantenerse en comederos cercanos al agua y a los árboles que tiraban frutos. Los machos se distinguieron por forrajear al atardecer en comederos bajo construcciones humanas y cercanos a los árboles que tiraban frutos. Las hembras con cría se caracterizaron por forrajear principalmente al amanecer respecto a los otros horarios de actividad, y en los comederos de corozo (bajo árboles que tiraban frutos). Las hembras con machos visitaron al amanecer los comederos de ramón. Los machos con cría visitaron comederos de mamey al atardecer y los que se encontraron bajo construcciones humanas. En cuanto a la REBIMA cuando se registró consumo de frutos (Fig 12), las hembras se caracterizaron por visitar aquellos comederos bajo raíces de árboles en pie o entre troncos tirados y que eran de mamey. Las crías presentaron actividad al atardecer en comederos bajo enredaderas y aquellos de corozo. Los machos visitaron los comederos al amanecer bajo árboles que tiraban frutos y a una distancia entre 10 y 20 m de árboles que tiraban frutos. Las hembras con cría visitaron comederos a una distancia de entre 0 y 10 m de árboles que tiraban frutos. Las hembras con machos visitaron los comederos por la noche.

En el caso del ejido, los individuos mostraron un patrón similar independientemente del consumo o no de frutos (Fig 13). En la REBIMA, cuando no se registró consumo de alimento (Fig 14), las hembras, crías y hembras con machos presentaron un patrón similar que cuando sí hubo consumo. Los machos se caracterizaron por visitar de manera similar comederos a una distancia entre 40 y 80 m del agua. Las hembras con cría presentaron actividad al atardecer, visitando comederos bajo raíces de árboles en pie. En todas las demás variables presentaron un patrón similar con aquellas hembras con cría donde sí se registró consumo de frutos. Los machos con cría por su parte visitaron comederos cercanos a los árboles que tiraban frutos.

#### *Variables que influyen en el consumo de alimento por tepezcuintles (GLM)*

Los sitios resultaron tener una asociación significativa con el consumo de alimento por parte de las hembras, hembras con cría y hembras con machos de tepezcuintles, pero no para los machos y las crías (Tabla 3). La variable incluida en todos los mejores modelos de acuerdo al AIC que se asoció significativamente al consumo de alimento de los tepezcuintles fue el tipo de alimento. Sin embargo, el sitio también se asoció significativamente en cuatro de los cinco grupos analizados (Tabla 4).

Para el ejido, la variable que se asoció significativamente al consumo de frutos por parte machos, hembras y crías de tepezcuintle fue el tipo de alimento. Para los machos y las crías el tipo de comedero también presentó un efecto en el consumo. En el caso de las hembras con cría y hembras con machos ninguna variable mostró tener un efecto significativo en el consumo de alimento. En la REBIMA, el tipo de alimento fue la variable asociada significativamente al consumo de frutos a excepción de las hembras, ya que en este caso ninguna variable mostró tener un efecto (Tabla 5).



## Discusión

La diferencia en el número de registros obtenidos por sitio (ejido=1147, REBIMA=599) pudo deberse a que en el ejido los fragmentos de vegetación arbórea son muy reducidos y la movilidad de los tepezcuintles podría limitarse a esas áreas, lo que aumenta la probabilidad de foto-captura (Figueroa de León, 2016). Así mismo, este estudio se realizó durante la estación seca por lo que la cobertura vegetal fue menos densa que en lluvias y permite mayor visibilidad del tepezcuintle (Gallina et al., 2012). Esto pudo haber influido de igual manera en la tasa de captura. Sin embargo, estas diferencias no necesariamente reflejan una mayor actividad o número de individuos de un sitio sobre otro.

El que las hembras se hayan registrado con mayor frecuencia (n=584) pudo deberse a que éstas posiblemente centraron su actividad en el núcleo de su ámbito hogareño, que es donde encuentran alimento (Beck-King et al., 1999). Otra explicación posible es la que proporción de sexos que presentan los tepezcuintles pudo haber influido en el número de registros obtenidos, ya que hay dos hembras por cada macho (Wallace et al., 2010).

En el ejido las crías aparecieron con mayor frecuencia, lo que pudo deberse a que durante la búsqueda de alimento o después de forrajear, los animales descansarían, tal y como ocurre con el guaqueque centroamericano (*D. punctata*; Smythe, 1970; Wallace et al., 2010). En relación a lo anterior, uno de los comederos donde se registró un gran número de visitas por crías también fue utilizado como madriguera (entre las raíces de *Mangifera indica*), y cerca de este lugar se encontraron dos comederos más ( $\leq 50$  m)

donde se registró la visita de crías. Lo anterior sugiere que las crías pudieron visitar varios comederos y utilizarlos para descansar.

En el caso de la REBIMA el número de registros entre machos y hembras fue similar (n=177 y 179, respectivamente), mientras que las crías presentaron la menor frecuencia de visitas. Esto posiblemente se debió a la presencia de depredadores como el jaguar (*Panthera onca*) y el ocelote (*Leopardus pardalis*) en los comederos, lo cual limitaría la actividad de forrajeo en las crías que son más susceptibles a la depredación cuando son muy pequeñas, tal y como se ha observado con las crías del guaqueque centroamericano y el picure (*Dasyprocta leporina*; Silvius y Fragoso, 2003; Smythe, 1970).

#### *Encuentros con otras especies*

La superposición de la dieta del tepezcuintle con otras especies como los marsupiales o los dasypróctidos (Santos Moreno y Pérez Irineo, 2013; Pérez, 1992) podría explicar los registros que se obtuvieron de los tlacuaches en los comederos en el área de estudio. Asimismo, los animales pueden mostrar cambios en su sociabilidad y ámbito hogareño debido a la estacionalidad de los alimentos (Aliaga-Rossel et al., 2008; Beck-King et al., 1999). En el encuentro del tepezcuintle macho con el tlacuache cuatro ojos, se registró un comportamiento de huida por parte del tlacuache, ya que éste último por lo general evade a los tepezcuintles (Smythe, 1970). Sin embargo, en el caso del tlacuache común sucedió lo contrario, ya que fue la hembra de tepezcuintle la que huyó. Esto posiblemente se debió a que la hembra no se percató de quién se trataba, ya que los tepezcuintles suelen huir cuando se sienten amenazados por algún depredador (Muñoz et al., 2002) y los tlacuaches no suelen alimentarse de frutos (Camargo, 2016).

En la REBIMA no se registraron encuentros de tepezcuintles con otras especies, lo que quizá se debió a que los individuos se movieron en áreas más grandes, lo que permitiría una superposición con los ámbitos hogareños de otros animales, sobre todo si la cobertura forestal es densa ya que limita la visibilidad de intrusos y reduce el encuentro agresivo entre los individuos (Aliaga-Rossel et al., 2008). No obstante, se observó el forrajeo del guaqueque centroamericano en los mismos sitios que el tepezcuintle, lo cual sugiere una competencia indirecta por los recursos aunque se han observado diferencias en la cantidad de alimento consumida así como en el horario de actividad (Muñoz et al., 2002; Pérez, 1992; Santos Moreno y Pérez Irineo, 2013; Smythe, 1970). Al mismo tiempo, el tepezcuintle invierte mayor tiempo en el forrajeo y evita lugares donde se encuentra el guaqueque (Santos Moreno y Pérez Irineo, 2013; Smythe, 1970). Por ello, es posible que la competencia por los recursos sea reducida entre ambas especies y permita su coexistencia.

#### *Conducta con congéneres*

Aunque el tepezcuintle se considera nocturno y solitario, en ocasiones se le ha observado en parejas o hembras acompañadas de sus crías (Eisenberg, 1989; Emmons, 1997; Pérez, 1992). En este estudio se observó que el tepezcuintle estuvo junto a otros individuos, contrario a lo mencionado en otros trabajos (Aguirre y Fey, 1981; Emmons, 1997). En un comedero se llegaron a encontrar de dos a tres individuos sin compartir el alimento. No obstante, en las interacciones macho-cría (n=2) se logró registrar una conducta agonística del macho hacia la cría, por lo que esta última huyó del comedero llevándose el fruto en el hocico, lo que sugiere que existe una competencia intraespecífica por el alimento, sobre todo en la estación seca tal como lo sugirieron

Pérez (1992) y Sabatini et al. (2001). En cambio, en estudios realizados en cautiverio se ha observado que si el macho no es agresivo, se pueden mantener grupos familiares e incluso pueden proteger a las crías. Además, los machos dejan que las crías tomen su alimento o lo consuman primero (Bonilla-Morales et al., 2013; Sabatini y Paranhos da Costa, 2001).

Otra explicación posible de la conducta agonística del macho hacia la cría es que el adulto tiende a defender su territorio. Por ello, el macho puede tener poca tolerancia hacia otros individuos jóvenes y se enfrentan en combates donde alguno puede resultar seriamente herido (Smythe, 1991), contrario a lo que se ha observado en poblaciones de guaqueque en vida silvestre, donde los machos pueden ser tolerantes a la presencia de hembras y juveniles pero no a la de otros machos (Smythe, 1970).

En cuanto al comportamiento sexual, se ha descrito en estudios realizados en cautiverio que el macho hace varios intentos de monta antes de lograr la cópula con la hembra (Matamoras, 1980; Sabatini y Paranhos da Costa, 2001). Para ello el macho se levanta en sus patas traseras llevando el cuerpo hacia adelante e intenta copular con la hembra, lo cual coincide con lo observado en este estudio. Lo anterior sugiere que los comederos pueden ser un punto de encuentro de machos y hembras, aunque esto solo se registró en un par de ocasiones.

#### *Frecuencia de visitas respecto al horario de actividad*

En este estudio se observó que los tepezcuintles visitaron los comederos predominantemente en la noche tal y como lo sugirió Smythe (1991), aunque también mostraron actividad al atardecer y amanecer, registrándose visitas de 19:00 a 7:00 h que coincide con los rangos de horarios observados en otros estudios (Michalski y Norris,

2011; Muñoz et al., 2002; Santos Moreno y Pérez Irineo, 2013; Zucaratto et al., 2010). Muñoz et al. (2002) mencionaron que posiblemente el que este roedor presente actividad poco antes o después del anochecer se deba a que requiere tiempo suficiente para beber agua, defecar y principalmente buscar alimento.

La partición en los horarios de actividad observados en el tepezcuintle permitiría disminuir la competencia inter e intraespecífica por los recursos. En el primer caso, Dubost y Henry (2006) observaron que otros caviomorfos como el guaunque y el acouchy (*Myoprocta acouchy*) aunque utilizan distintos hábitats, compiten con el tepezcuintle por los recursos cuando el alimento es abundante, ya que las dietas son muy similares bajo esas condiciones. Por ello, la diferenciación de horarios de actividad puede significar una disminución en la competencia. La partición temporal también puede deberse a la presencia de depredadores, por lo que las presas disminuyen el tiempo de forrajeo o se alimentan en sitios más seguros (Kronfeld-Schor y Dayan, 2003).

Las diferencias en los horarios de actividad entre los individuos de tepezcuintle pudo deberse a que utilizaron distintos recursos o a la susceptibilidad que tienen a la depredación (Kronfeld-Schor y Dayan, 2003). Por ejemplo, las crías evitaron los comederos en la noche probablemente porque depredadores como el ocelote pueden acecharlos, por lo que optan por forrajear al atardecer o al amanecer. Mientras tanto, los adultos posiblemente cuentan con mejores estrategias para evitar los ataques de los depredadores. Lo anterior es apoyado por Santos Moreno y Pérez Irineo (2013), quienes observaron una relación inversa entre la presencia del tepezcuintle y sus depredadores.

*Frecuencia de visitas respecto al tipo de alimento*

Los comederos de mamey fueron los más frecuentados por los tepezcuintles seguidos de los de corozo y ramón, respectivamente, lo que posiblemente se debió a la temporada de fructificación y a la recompensa del alimento. El mamey pudo representar un recurso importante debido al alto contenido de carbohidratos y por ende, una recompensa inmediata tal y como se observó en el trabajo de Camargo-Sanabria y Mendoza (2016) y Henry (1999). Asimismo, en este estudio se observó la fructificación del mamey durante todo el periodo de muestreo, pero en menor proporción que en ciclos anteriores. El corozo por su parte, produjo abundantes frutos, en cuyos comederos se encontraron semillas de ciclos anteriores, las cuales fueron aprovechadas por el tepezcuintle.

En el ejido, las crías presentaron mayor frecuencia de visitas en los comederos de mamey sin consumir frutos, lo que pudo tratarse de patrullajes que permitirían la familiarización de las crías con el medio y en su caso, realizar el marcaje de territorio tal y como se ha observado con otros roedores (Aliaga-Rossel et al., 2008). En el caso de la REBIMA, los machos y hembras aumentaron su frecuencia de visitas a los comederos de corozo, pero no realizaron un consumo. Esto pudo deberse a patrullajes similares a los arriba citados o bien a que el estado del fruto (en descomposición) influyó en que no hubiera consumo de frutos. En cautiverio se ha observado que los tepezcuintles prefieren frutos frescos y con altos contenidos de grasa (Bonilla-Morales et al., 2013; Laska et al., 2003).

Las crías por su parte, aumentaron la frecuencia de visitas a comederos de mamey a diferencia de cuando si existió un consumo de frutos. Esto posiblemente se debió a que las crías aun no pueden consumir el mamey o alguna de sus estructuras

(cáscara, semilla o pulpa) debido a que no lo pueden manipular (*i.e.* romper semillas) o al estado inmaduro de los frutos, pues se ha observado en otros roedores que los juveniles no pueden aprovechar alimentos que los adultos ingieren, ya que son más vulnerables a metabolitos secundarios (Clark, 1980; Sabatini y Paranhos da Costa, 2001). Es importante mencionar que en este estudio se registró el consumo de cotiledones de mamey, los cuales aún se encontraban adheridos a las plántulas lo que sugiere que el tepezcuintle también aprovecha estas estructuras y no solo hojas, flores o plántulas como se ha mencionado en otros estudios (Emmons, 1997; Smythe, 1970).

#### *Frecuencia de visitas respecto a la distancia al agua*

En ambos sitios, el tepezcuintle frecuentó más aquellos comederos que se encontraron cercanos al agua, independientemente del consumo de frutos. Esto pudo deberse a que los tepezcuintles habitan en sitios cercanos al agua, que utilizan como ruta de escape ante los depredadores naturales y los cazadores (Aquino et al., 2012; Figueroa de León, 2016; Huanca et al., 2011; Pérez, 1992). Además, el tepezcuintle requiere del agua para realizar otras actividades como defecar, orinar (Matamoros, 1980; Sabatini y Paranhos da Costa, 2001) e hidratarse (Muñoz et al., 2002). Sin embargo, como lo menciona Emmons (1997), en ocasiones se puede observar a los tepezcuintles alejados del agua (hasta 80 m en este estudio).

#### *Frecuencia de visitas respecto al tipo de comedero*

En el ejido, los tepezcuintles visitaron con mayor frecuencia los comederos que les brindaban cierta protección, posiblemente ante los seres humanos o sus perros ya que los depredadores naturales son escasos en este sitio (Smythe, 1970; Vélez-García y Pérez-Torres, 2010). El establecimiento de comederos bajo construcciones humanas

o bajo las raíces de árboles en pie, pudo deberse a que en el ejido queda poca cobertura vegetal a baja altura que brinde protección, ya que cada mes se lleva a cabo la limpieza de solares. En el caso de las hembras con cría que visitaron con mayor frecuencia los comederos que se encontraron bajo árboles que tiraban frutos, puede ser consecuencia de la disponibilidad de alimento, ya que este tipo de comederos correspondieron al corozo, el cual tuvo una alta productividad de frutos y se encontraba en corredores riparios donde los depredadores naturales y la presencia humana fueron escasos.

En contraste, en la REBIMA los tepezcuintles adultos visitaron con mayor frecuencia aquellos comederos bajo árboles que tiraban frutos, aunque estos comederos no estuvieran bajo alguna estructura específica, ni cobertura vegetal (sobre todo plántulas) que les brindara protección ante los depredadores (Smythe, 1970; Vélez-García y Pérez-Torres, 2010). En poblaciones de picure en Brasil, se observó que los sitios de alimentación se encontraban siempre cerca de refugios como troncos tirados (Silvius y Fragoso, 2003). Además, se registró un comedero de plántulas de mamey, en el que el tepezcuintle consumió los cotiledones y las mismas plantas lo protegían de ser visto.

#### *Caracterización de individuos respecto al forrajeo.*

El conocimiento de la actividad de forrajeo del tepezcuintle en vida libre es escaso, ya que gran parte de los estudios de la especie se han realizado en cautiverio (Barquero et al., 2008; Laska et al., 2003), y aquellas investigaciones en campo se han realizado a partir de descripciones no sistemáticas de conducta (Sabatini y Paranhos da Costa, 2006). Eso convierte a este trabajo en el primer esfuerzo por conocer el comportamiento



de forrajeo del tepezcuintle en vida silvestre de manera sistemática y tratar de dilucidar cómo influye la actividad humana en dicho comportamiento.

A pesar de ser considerado una especie oportunista, en este estudio se observó que los tepezcuintles mostraron diferentes estrategias de forrajeo. Las hembras forrajearon más de noche, los machos al atardecer y las crías al atardecer y amanecer, y aprovecharon en distintas proporciones los alimentos disponibles. Lo anterior puede ser consecuencia de los diferentes requerimientos nutricionales de cada grupo, por ejemplo, las crías en comparación con los adultos, requieren más proteínas para su crecimiento y/o son susceptibles a metabolitos secundarios contenidos en los frutos. Además, las crías pueden ser más vulnerables ante la presencia de competidores y depredadores ya que no poseen una capacidad de respuesta para enfrentarlos como lo haría un adulto.

Otro factor importante fue el tipo de alimento disponible y la actividad humana en el sitio de estudio, ya que estas variables mostraron tener un efecto significativo en el consumo de frutos por parte de los tepezcuintles. El tipo de alimento influyó en el consumo debido posiblemente a que éste es seleccionado dependiendo del tiempo invertido para su manipulación, el aporte energético y nutricional que otorga a los tepezcuintles y la disponibilidad del mismo (fenología de las plantas). Las crías, por ejemplo, utilizaron con mayor frecuencia las extremidades (en comparación con los adultos) para sujetar los alimentos y no se observó que éstas pudieran romper semillas de mamey o corozo para consumirlas. Lo anterior se traduce en mayor tiempo en la manipulación del alimento. Las hembras por su parte, visitaron con mayor frecuencia los comederos de ramón donde no se realizó un acarreo sino que consumieron

inmediatamente los frutos. Lo anterior probablemente se debió a que se trató de un alimento poco redituable y de menor tamaño, ya que se ha observado en otros roedores que solo acarrear y almacenan aquellos alimentos (principalmente semillas) que representan un mayor aporte energético (Wang y Yang, 2015).

En cuanto al efecto de los sitios (con y sin actividad humana) en el consumo de alimento por el tepezcuintle, probablemente se debió a que en el ejido estos roedores contaron con menor cobertura vegetal (a baja altura) de protección ante los depredadores. En cambio, en la REBIMA los tepezcuintles consumieron el alimento incluso bajo los árboles que tiraban frutos, ya que en dichos sitios existían enredaderas y plántulas que les brindaban cierta protección. Sin embargo, cabe destacar que la mayoría de los comederos visitados por hembras y crías se encontraron relativamente cerca del agua. Esto pudo deberse a que, al no ser animales sociales al momento de forrajear los tepezcuintles deben contar con estrategias (formar comederos, búsqueda intensiva de alimento) que les faciliten el mayor tiempo de consumo en los sitios más rentables, ya que la vigilancia antidepredatoria reduce la eficiencia en el forrajeo (Beisiegel y Mantovani, 2006; Byrne y Chamberlain, 2012). En los dasypróctidos se ha observado que utilizan áreas de su ámbito hogareño que parecían marginales cuando la disponibilidad de frutos aumentaba y generalmente cerca de sus refugios (Dubost et al., 2005; Silvius y Fragoso, 2003; Wallace et al., 2010).

En conclusión, la actividad humana y el tipo de alimento en el área de estudio influyeron en la frecuencia de consumo por parte de los tepezcuintles. Estos roedores no son exclusivamente solitarios al alimentarse, ya que se observaron parejas e incluso hasta tres individuos visitando los comederos, aunque no compartieran el alimento entre

ellos. Lo anterior pudo deberse a que los tepezcuintles cuentan con distintas estrategias de forrajeo y requerimientos nutricionales que les permitirían reducir la competencia intra e intraespecífica por el alimento.

Finalmente, es importante llevar a cabo estudios más detallados sobre la dieta y hábitos alimenticios del tepezcuintle en vida silvestre, principalmente en aquellos sitios donde la fragmentación del hábitat y las actividades humanas son acentuadas. Será importante analizar la manera en que los tepezcuintles utilizan su territorio durante la actividad de forrajeo y su relación de la fenología de las plantas, la presencia de competidores y depredadores. Dichos estudios aportarán información útil para un manejo integral de la especie y su hábitat que aseguren la supervivencia de sus poblaciones en sitios fuera de las áreas naturales protegidas.

### **Agradecimientos**

Gracias al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada al primer autor de este manuscrito. A la dirección de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules anexa a la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el permiso otorgado para entrar a la reserva. Al Ejido Reforma Agraria y sus guías de campo: Benjamín Hernández, David Hernández, Sergio y Celedonio Chan. Gracias especialmente a Avril Figueroa de León por su apoyo en distintas formas.

### **Referencias**

- Aguirre, G. y Fey, E., 1981. Estudio preliminar del tepezcuintle (*Agouti paca nelson goldman*) en la Selva Lacandona, Chiapas. En: P. Reyes-Castillo, ed., *Estudios Ecológicos en el Trópico Mexicano*. México, D. F.: Instituto de Ecología, A. C., pp.45–54.
- Aliaga Rossel, E., Kays, R.W. y Fragoso, J.M. V., 2008. Home-range use by the central American agouti (*Dasyprocta punctata*) on Barro Colorado Island, Panama.

- Journal of Tropical Ecology*, 24(4), pp.367–374.
- 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), pp.27–34.
- Barquero, M. a, Marco, R.Y., Arroyo, D.B., Limón, P. y Rica, C., 2008. Efecto de la dieta sobre la ganancia de peso en individuos de *Agouti paca* (Rodentia: Agoutidae) en cautiverio. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 12, pp.6–16.
- Beck King, H., 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(4), pp.675–685.
- Beisiegel, B.M. y Mantovani, W., 2006. Habitat use, home range and foraging preferences of the coati *Nasua nasua* in a pluvial tropical Atlantic forest area. *Journal of Zoology*, 269, pp.77–87.
- Bonilla Morales, M., Rodríguez Pulido, J. y Pacheco Murillo, R., 2013. Biología de la lapa (*Cuniculus paca* Brisson): una perspectiva para la zootecnia. *Revista CES Medicina Veterinaria y Zootecnia*, 8(1), pp.83–96.
- Byrne, M.E. y Chamberlain, M.J., 2012. Using first-passage time to link behaviour and habitat in foraging paths of a terrestrial predator, the racoon. *Animal Behaviour*, 84(3), pp.593–601.
- Camargo, A.A., 2016. *Relevancia ecológica de las interacciones planta- mamífero para la diversidad del bosque húmedo tropical*. Tesis doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Camargo Sanabria, A.A. y Mendoza, E., 2016. Interactions between terrestrial mammals and the fruits of two neotropical rainforest tree species. *Acta Oecologica*, 73, pp.45–52.
- Carabias, J., De la Maza, J. y Cadena, R., 2015. *Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias*. Primera ed ed. México, D. F.: Natura y Ecosistemas Mexicanos.
- Clark, D. A., 1980. Age and sex-dependent foraging strategies of a small mammalian omnivore. *Journal of Animal Ecology*, 49, pp.549–563.

- Crawley, M. (2005). *Statistics An introduction using R*. Chichester, West Sussex, England.
- Douterlungne, D. y Ferguson, B., 2012. *Manual de restauración ecológica campesina para la Selva Lacandona*. Primera Ed ed. San Cristóbal de las Casas, Chiapas: El Colegio de la Frontera Sur.
- 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(October 2006), pp.641–651.
- Dubost, G., Henry, O. y Comizzoli, P., 2004. Seasonality of reproduction in the three largest terrestrial rodents of French Guiana forest. *Mammalian Biology*, 70, pp.93–109.
- Eisenberg, J., 1989. Family Agoutidae. En: *Mammals of the Neotropics. The Northern Neotropics (Vol. 1). Panamá, Colombia, Venezuela, Guyana, Suriname, French Guiana*. Chicago, IL.: University of Chicago Press, pp.395–397.
- Emmons, H., 1997. Paca. *Agouti paca*. En: *Neotropical Rainforest Mammals. A Field Guide.*, Segunda Ed. University of Chicago Press, pp.224–225.
- Figueroa de León, A., 2016. *Dinámica de ocupación de cavidades y uso de hábitat del tepezcuintle (Cuniculus paca) en la Selva Lacandona, Chiapas, México*. Tesis de doctorado. El Colegio de la Frontera Sur.
- Figueroa 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, pp.246–263.
- Figueroa de León, A., Naranjo, E.J., Perales, H., Santos Moreno, A. y Lorenzo, C., 2016. Availability and characterization of cavities used by pacas (*Cuniculus paca*) in the Lacandon Rainforest, Chiapas, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87, pp.1062–1068.
- Freeland, W. y Janzen, D., 1974. Strategies in herbivory by Mammals : The role of plant secondary compounds. 108 (961), pp.269–289.
- Gallina, S., 1981. Contribución al conocimiento de los hábitos alimenticios del tepezcuintle (*Agouti paca* Lin.) en Lacanjá-Chansayab, Chiapas. En: P. Reyes-Castillo, ed., *Estudios Ecológicos en el Trópico Mexicano*. México, D. F.: Instituto

- de Ecología, A. C., pp.58–67.
- 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), pp.1345–1355.
- Henry, O., 1999. Frugivory and the importance of seeds in the diet of the Orange-Rumped Agouti (*Dasyprocta leporina*) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology*, 15(3), pp.291–300.
- Huanca Huarachi, G., Herrera, J.C. y Noss, A.J., 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(1), pp.4–13.
- Instituto Nacional de Ecología (INE) 2000. *Programa de Manejo Reserva de la Biosfera de Montes Azules México*. Primera ed. México, D. F.: Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAP.
- Kronfeld-Schor, N. y Dayan, T., 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, pp.153–181.
- Lambert, T.D., Kays, R.W., Jansen, P.A., Aliaga-Rossel, E. y Wikelski, M., 2009. Nocturnal activity by the primarily diurnal Central American agouti (*Dasyprocta punctata*) in relation to environmental conditions, resource abundance and predation risk. *Journal of Tropical Ecology*, 25, pp.211–215.
- Laska, M., Luna Baltazar, J.M. y Rodriguez Luna, E., 2003. Food preferences and nutrient composition in captive pacas, *Agouti paca* (Rodentia, Dasyproctidae). *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, 68(1), pp.31–41.
- Lima, S.L., 1998. Stress and decision making under the risk of preation: recent developments from behavioral reproductive, and ecological perspectives. En: *Advances in the Study of Behavior*. pp.215–257.
- Matamoras, Y., 1980. *Contribucion al estudio de la biología del tepezcuintle (Cuniculus paca) en cauitverio*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Costa Rica, Facultad de Ciencias, Escuela de Biología.
- Matamoras, Y., Velázquez, J. y Pashov, B., 1991. Parásitos intestinales del tepezcuinte, *Agouti paca* (Rodentia: Dasyproctidae) en Costa Rica. *Revista de biología tropical*, 39(1), pp.173–176.

- 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), pp.701–708.
- Montes, M., 2005. El tepezcuintle, un recurso biológico importante. CONABIO. Biodiversitas. *BioDIVERSITAS*, 63, pp.6–10.
- Muñoz, J., Betancur, O. y Duque, M., 2002. Patrones de hábitat y de actividad nocturna de *Agouti paca* en el Parque Nacional Natural Utría (Chocó, Colombia). *Actual Biol*, 24 (76), pp.75–85.
- Naranjo, E.J., 2008. Uso y conservación de mamíferos en la Selva Lacandona, Chiapas, México. En: C. Lorenzo, E. Espinoza y J. Ortega, eds., *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Asociación Mexicana de Mastozoología, pp.675–692.
- Parroquín, J., Gallina-Tessaró, S., Aguirre, 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. En: M. Guerra-Roa, S. Calmé, S. Gallina-Tessaró y E.J. Naranjo, eds., *Uso y manejo de fauna silvestre en el norte de Mesoamérica*. México, D. F., pp.137–160.
- Pérez, E., 1992. *Agouti paca*. *Mammalian Species*, (404), pp.1–7.
- R Core Team, 2016. *A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Ríos-Blanco, M. y Pérez-Torres, J., 2015. Dieta de las especies dominantes del ensamblaje de murciélagos frugívoros en un bosque seco tropical (Colombia). *Mastozoología Neotropical*, 22, pp.103–111.
- Sabatini, V. y Paranhos da Costa, M., 2001. Etograma da paca (*Agouti paca*, Linnaeus, 1766) em cativeiro. *Revista de Etologia*, 3, pp.3–14.
- Sabatini, V. y Paranhos da Costa, M., 2006. Straw collecting behaviour by pacas (*Agouti paca*) in captivity. *Applied Animal Behaviour Science*, 97, pp.284–292.
- 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), pp.89–98.
- Schooley, R.L., Sharpe, P.B. y Van Horne, B., 1996. Can shrub cover increase predation risk for a desert rodent? *Canadian Journal of Zoology*, 74, pp.157–163.



- Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP) 1997. *Propuesta técnica al programa de desarrollo regional sustentable del ejido Reforma Agraria, Marqués de Comillas, Chiapas*. El Colegio de la Frontera Sur.
- Sih, A., 2013. Understanding variation in behavioural responses to human-induced rapid environmental change: a conceptual overview. *Animal Behaviour*, 85(5), pp.1077–1088.
- Silvius, K. y Fragoso, J., 2003. Red-rumped Agouti (*Dasyprocta leporina*) Home range use in a Amazon Forest: Implications of the aggregated distribution of forest trees. *Biotropica*, 35(1), pp.74–83.
- Smythe, N., 1970. *Ecology and behavior of the agouti (Dasyprocta punctata) and related species on Barro Colorado Island, Panama*. Tesis de Doctorado. University of Maryland.
- Smythe, N., 1991. *Dasyprocta punctata* y Agouti paca (Guatusa, C herenga, Agouti, Tepeizcuinte, Paca). En: D. Janzen, ed., *Historia Natural de Costa Rica*, Primera ed. San José, Costa Rica: Editorial de la Universidad de Costa Rica, pp.477–499.
- Statistical Package for Social Sciences (SPSS) 2012. *IBM SPSS Statistics*.
- StatSoft, I., 2008. *STATISTICA (Data analysis software system)*.
- Vélez-García, F. y Pérez-Torres, J., 2010. Remoción de semillas por roedores en un fragmento de bosque seco tropical (Risaralda-Colombia). *Revista MVZ Córdoba*, 15(3), pp.2223–2233.
- Wallace, R., Aliaga-Rossel, E., Viscarra, M.E. y Siles, T., 2010. Cuniculidae, Dasyproctidae, Dinomyidae y Myocastoridae. En: R. Wallace, ed., *Distribución, ecología y conservación de los mamíferos medianos y grandes de Bolivia*. pp.731–761.
- Wang, B. y Yang, X., 2015. Seed removal by scatter-hoarding rodents: The effects of tannin and nutrient concentration. *Behavioural Processes*, 113, pp.94–98.
- Zucaratto, R., Carrara, R. y Siqueira, B., 2010. Dieta da paca (*Cuniculus paca*) usando métodos indiretos numa área de cultura agrícola na Floresta Atlântica brasileira. *Biotemas*, 23(1), pp.235–239.



## Tablas

Tabla 1. Atributos estimados en comederos de *Cuniculus paca* el Ejido Reforma Agraria y la Reserva de la Biosfera de Montes Azules en el periodo enero-junio 2016.

| Variables                       | Unidades  | Descripción   |
|---------------------------------|---|---|
| Especie registrada              | -   | Corresponde a la especie vegetal del fruto que se encuentra en el comedero  |
| Estado de fruto                 | Categorías<br>1. Inmaduro<br>2. Maduro<br>3. Podrido  | 1) Inmaduro, cuando el fruto aún no está en su punto óptimo para ser consumido. 2) Maduro hace referencia al fruto que está en el estado ideal para ser consumido. 3) Podrido, es cuando el fruto ya paso su estado de madurez y presenta un estado de putrefacción.  |
| Cantidad de fruto               | Categorías<br>1. Escaso<br>2. Medio<br>3. Abundante   | Se registró al colocar la cámara-trampa en el comedero: 1) Escaso, cuando apenas se encuentra un par de frutos en el sitio y han sido manipulados por el tepezcuinte; 2) Medio, se refiere a una producción de fruto estándar o “normal” que se produce en cada ciclo y dependiendo de la especie vegetal a la cual se haga referencia; y 3) Abundante, es cuando la planta tiene una producción de frutos mayor a como se ha observado en años anteriores o incluso en comparación con otros árboles de la misma especie que estén fructificando al mismo tiempo                                 |
| Tipo de comedero                | Categorías<br>1. Bajo enredaderas<br>2. Bajo raíces de árboles en pie<br>3. Bajo construcciones humanas<br>4. Bajo árboles que tiran frutos | 1) Bajo enredaderas, los cuales estaban protegidos con lianas y bejucos y eran de difícil acceso incluso para colocar la cámara-trampa; 2) Bajo raíces de árboles en pie, las raíces son numerosas y le brindan protección a este roedor permitiéndole comer entre estas estructuras; 3) Bajo construcciones humanas, el comedero fue establecido bajo estructuras de edificaciones humanas, por ejemplo bajo estufas de leña; y 4) Bajo el árbol que tira frutos, este tipo de comederos se refiere a el área bajo la copa del árbol y cuyos frutos son consumidos en el mismo sitio donde caen. |
| Cobertura del dosel             | % de cobertura  | Se tomaron cuatro medidas a partir del centro del comedero a 3m hacia los cuatro extremos del mismo utilizando un densitómetro. De dichas medidas se sacó un promedio y se multiplicó por 1.04. El resultado se le restó a 100 para sacar un porcentaje de cobertura (Byrne y Chamberlain, 2012).   |
| Distancia al árbol tirando      | m   | Se estimó la distancia en línea recta al árbol que estaba tirando el fruto  |
| Distancia al agua               | m   | Se estimó la distancia perpendicular al cuerpo de agua más cercano al comedero,   |
| Distancia a actividades humanas | m   | Se estimó la distancia perpendicular a actividades humanas (potreros, parcelas, asentamientos humanos o caminos).   |

Tabla 2. Frecuencia de visitas de tepezcuintles a los comederos en la Selva Lacandona Chiapas, en el periodo enero-junio de 2016.

| Individuos         | Ejido Reforma Agraria |             | REBIMA  |             | TOTAL |
|--------------------|-----------------------|-------------|---------|-------------|-------|
|                    | Consumo               | Sin consumo | Consumo | Sin consumo |       |
| Hembras            | 204                   | 203         | 67      | 110         | 584   |
| Machos             | 40                    | 43          | 75      | 104         | 262   |
| Crías              | 156                   | 360         | 18      | 59          | 593   |
| Hembras con crías  | 14                    | 8           | 9       | 17          | 48    |
| Hembras con machos | 2                     | 9           | 9       | 5           | 25    |
| Machos con crías   | 2                     | 0           | 0       | 1           | 3     |
| TOTAL              | 418                   | 623         | 178     | 296         | 1515  |

Tabla 3. Frecuencia de conductas observadas entre tepezcuintles en los comederos en la Selva Lacandona, Chiapas en el periodo enero-junio 2016.

| Conductas  | Consumo de alimento | Ejido Reforma Agraria |       |       | REBIMA |       |       |
|------------|---------------------|-----------------------|-------|-------|--------|-------|-------|
|            |                     | ♀ y C                 | ♀ y ♂ | ♂ y C | ♀ y C  | ♀ y ♂ | ♂ y C |
| Neutra     | Consumo             | 14                    | 1     | 0     | 9      | 7     | 0     |
|            | Sin consumo         | 8                     | 7     | 0     | 16     | 4     | 0     |
|            | TOTAL               | 22                    | 8     | 0     | 25     | 11    | 0     |
| Evasiva    | Consumo             | 0                     | 0     | 2     | 0      | 0     | 2     |
|            | Sin consumo         | 0                     | 0     | 0     | 0      | 0     | 0     |
|            | TOTAL               | 0                     | 0     | 2     | 0      | 0     | 2     |
| Agonística | Consumo             | 0                     | 0     | 0     | 0      | 0     | 0     |
|            | Sin consumo         | 0                     | 0     | 0     | 0      | 0     | 1     |
|            | TOTAL               | 0                     | 0     | 0     | 0      | 0     | 1     |
| Sexual     | Consumo             | 0                     | 1     | 0     | 0      | 0     | 0     |
|            | Sin consumo         | 0                     | 1     | 0     | 0      | 1     | 0     |
|            | TOTAL               | 0                     | 2     | 0     | 0      | 1     | 0     |

Tabla 4. Efecto del sitio en el consumo de alimento por parte de *C. paca* en la Selva Lacandona, Chiapas en el periodo enero-junio 2016 estimado por mediante GLM.

| Sexo             | N   | Coficiente | P      | AIC    |
|------------------|-----|------------|--------|--------|
| Hembras          | 584 | -0.5007    | 0.0065 | 803.04 |
| Machos           | 262 | -0.2546    | 0.34   | 362.38 |
| Crías            | 593 | -0.3509    | 0.22   | 720.18 |
| Hembra con cría  | 48  | -1.1956    | 0.0482 | 66.383 |
| Hembra con macho | 25  | 2.0919     | 0.0294 | 32.68  |

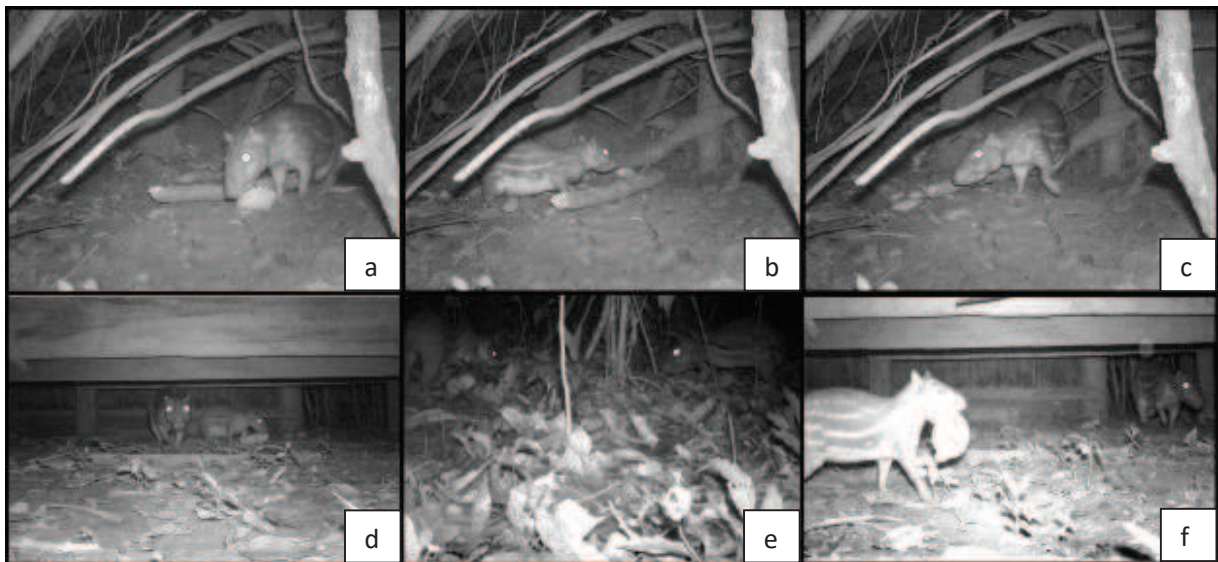
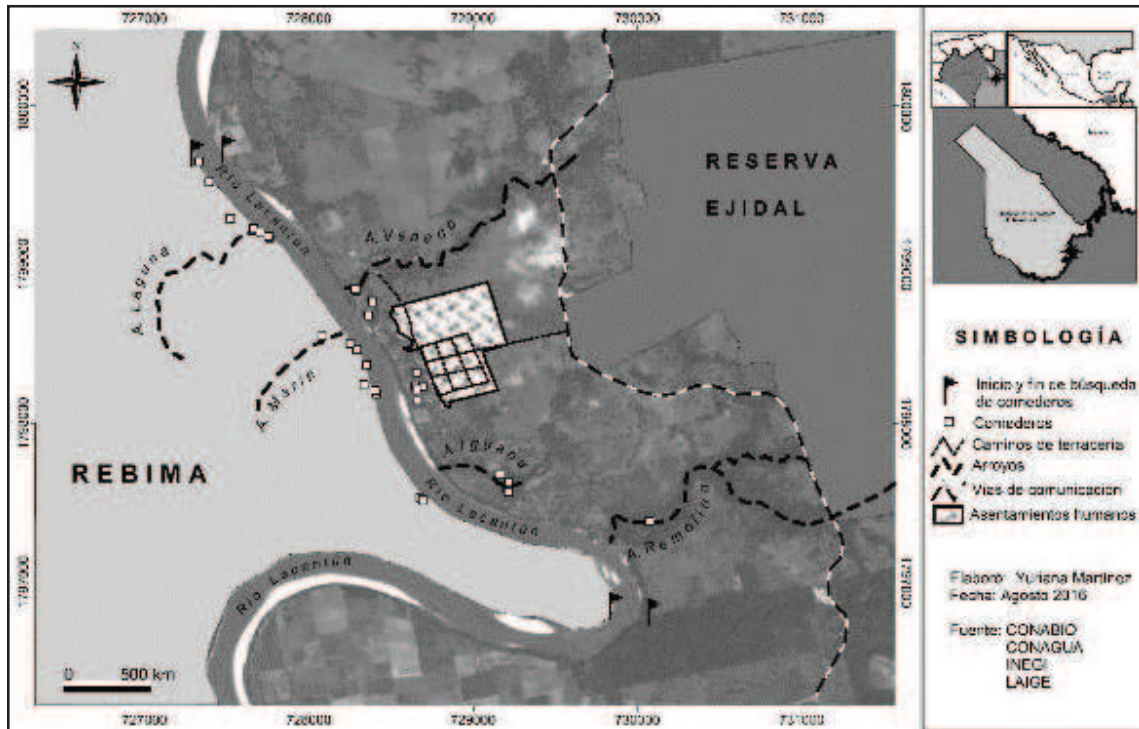
Tabla 5. Selección de los Modelos Lineales Generalizados compuestos por distintos conjuntos de variables significativamente asociadas al consumo de alimento de acuerdo a l sexo de los tepezcuintles en la Selva Lacandona, Chiapas en el periodo enero-junio 2016.

| Sexo              | N   | Modelo  | F     | P        | AIC    |
|-------------------|-----|---|-------|----------|--------|
| Hembras           | 584 | Sitio+Horario de actividad+Alimento+Distancia al agua |       |          | 757.84 |
|                   |     | Horario de actividad                                  | 7.54  | 0.0062   |        |
|                   |     | Distancia al agua                                     | 14.76 | 0.0001   |        |
|                   |     | Alimento  | 15.21 | 0.0001   |        |
|                   |     | Sitio   | 15.7  | 8.31E-05 |        |
| Machos            | 262 | Sitio+Tipo de comedero+Alimento                       |       |          | 338.81 |
|                   |     | Alimento  | 1.66  | 0.1983   |        |
|                   |     | Sitio   | 4     | 0.0462   |        |
|                   |     | Tipo de comedero                                      | 15.49 | 0.0001   |        |
| Crías             | 593 | Sitio+Horario de actividad+Tipo de comedero+Alimento  |       |          | 593.72 |
|                   |     | Alimento  | 6.92  | 0.0087   |        |
|                   |     | Horario de actividad                                  | 9.26  | 0.0024   |        |
|                   |     | Sitio   | 19.03 | 1.52E-05 |        |
|                   |     | Tipo de comedero                                      | 80.3  | <2.2e-16 |        |
| Hembras con cría  | 48  | Sitio+Alimento  |       |          | 54.72  |
|                   |     | Sitio   | 12.11 | 0.0011   |        |
|                   |     | Alimento  | 12.61 | 0.0009   |        |
| Hembras con macho | 25  | Alimento+Distancia al agua                            |       |          | 30.59  |
|                   |     | Alimento  | 3.73  | 0.0661   |        |
|                   |     | Distancia al agua                                     | 7.51  | 0.0119   |        |

Tabla 6. Selección de los GLM compuestos por distintos conjuntos de variables significativamente asociadas al consumo de alimento del tepezcuintle por sitio en el periodo enero-junio 2016 en la Selva Lacandona, Chiapas.

| Sexo             | Sitio  | N                    | Modelo  | F        | P        | AIC    |
|------------------|--------|----------------------|---|----------|----------|--------|
| Hembras          | Ejido  | 407                  | Horario de actividad+Alimento+Distancia al agua         |          |          | 514.91 |
|                  |        |                      | Alimento  | 4.73     | 0.0301   |        |
|                  |        |                      | Distancia al agua                                       | 6.63     | 0.0103   |        |
|                  |        | Horario de actividad | 12.03   | 0.0005   |          |        |
|                  | REBIMA | 177                  | Ninguna variable resulto tener un efecto significativo. | -        | -        | -      |
| Machos           | Ejido  | 83                   | Tipo de comedero + Alimento                             |          |          | 89.39  |
|                  |        |                      | Alimento  | 16.16    | 0.0001   |        |
|                  | REBIMA | 179                  | Tipo de comedero  | 29.37    | 6.14E-07 |        |
|                  |        |                      | Tipo de comedero + Alimento                             |          |          | 228.5  |
|                  |        |                      | Alimento  | 3.03     | 0.0832   |        |
|                  |        | Tipo de comedero     | 9.56  | 0.0023   |          |        |
| Crías            | Ejido  | 516                  | Horario de actividad+Tipo de comedero+Alimento          |          |          | 506.95 |
|                  |        |                      | Alimento  | 8.58     | 0.0035   |        |
|                  |        |                      | Horario de actividad                                    | 8.69     | 0.0033   |        |
|                  |        | Tipo de comedero     | 79.02   | <2.2e-16 |          |        |
|                  | REBIMA | 77                   | Alimento + Distancia al agua                            |          |          | 83.27  |
|                  |        | Alimento             | 3.37  | 0.0701   |          |        |
|                  |        | Distancia al agua    | 5.39  | 0.0229   |          |        |
| Hembra con cría  | Ejido  | 22                   | Ninguna variable resulto tener un efecto significativo. | -        | -        | -      |
|                  | REBIMA | 26                   | Alimento  |          |          | 23.75  |
|                  |        |                      | Alimento  | 16.75    | 0.0004   |        |
| Hembra con macho | Ejido  | 11                   | Ninguna variable resulto tener un efecto significativo. | -        | -        | -      |
|                  |        | 14                   | Alimento+Distancia al agua                              |          |          | 15.53  |
|                  | REBIMA |                      | Distancia al agua                                       | 7.8      | 0.0174   |        |
|                  |        |                      | Alimento  | 8.95     | 0.0122   |        |

## Figuras





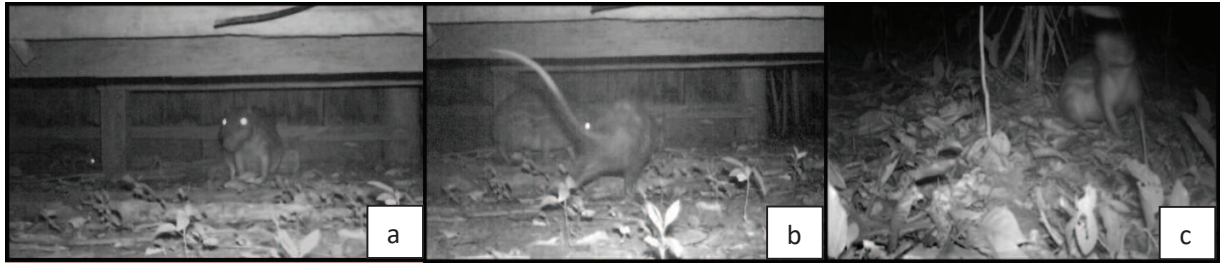


Figura 3. Encuentro de tepezcuintles con otras especies en los comederos en la Selva Lacandona Chiapas en el periodo enero-junio 2016. La figura **a** es de un tepezcuintle macho con *Philander opossum*, la **b** es de la hembra (se observa al fondo) con *Didelphis sp.*, y la imagen **c** el macho lanza una mordida a un murciélago que interrumpe su consumo de mamey.

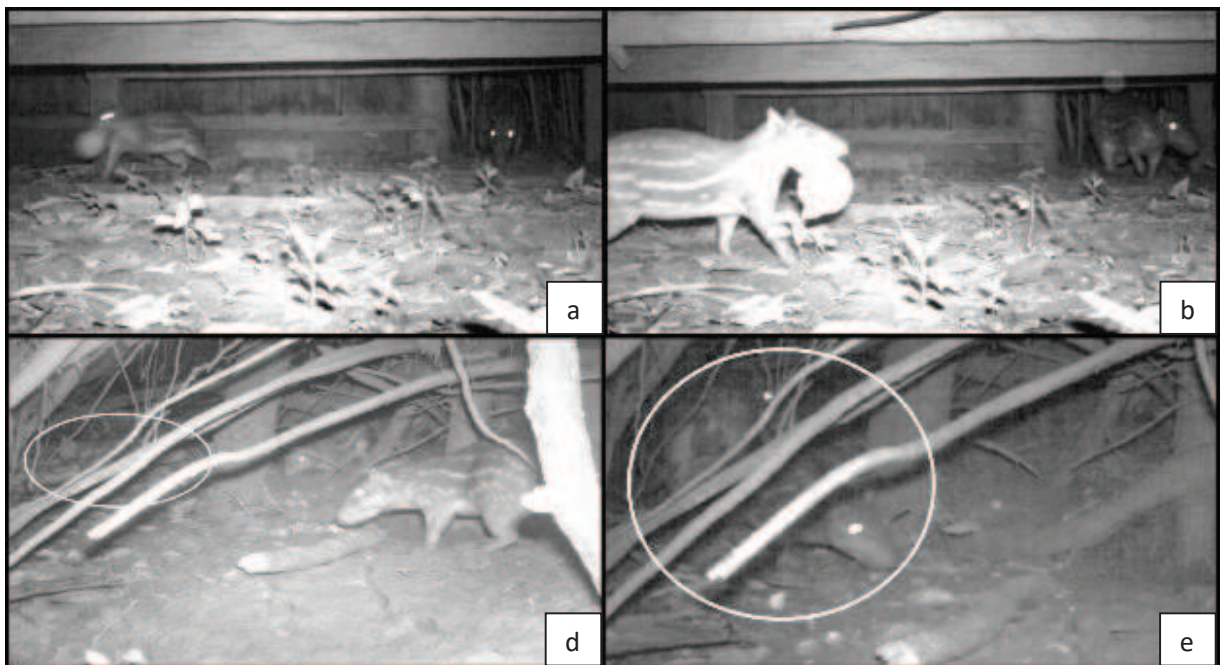


Figura 4. Conductas de tepezcuintles registradas en los comederos en la Selva Lacandona, Chiapas en el periodo enero-junio 2016. a y b= Conducta Evasiva, c= Conducta Neutra y d=Conducta Sexual.

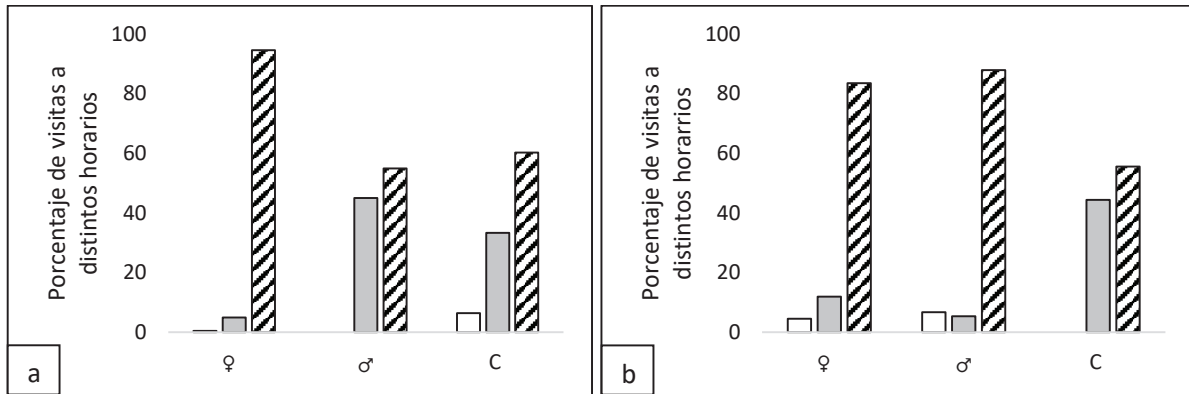


Figura 5. Porcentajes de visitas de tepezcuintles a diferentes horarios donde se registró el consumo de alimento en la Selva Lacandona, Chiapas, en el periodo enero-junio 2016. En blanco se representa al *Amanecer*, en gris al *Atardecer* y en rayas a la *Noche*. La figura a representa al ejido y la figura b a la REBIMA.

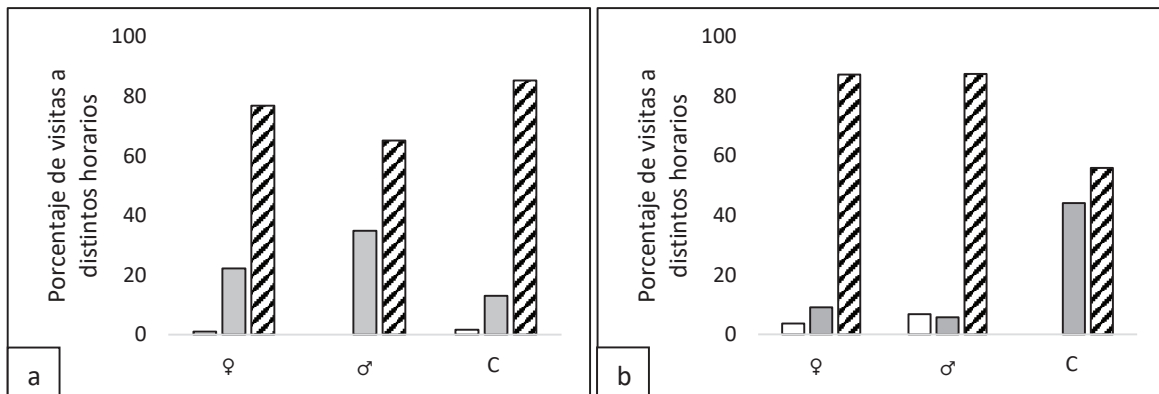


Figura 6. Porcentaje de visitas de tepezcuintles a distintos horarios donde no se registró el consumo de alimentos en la Selva Lacandona, Chiapas, en el periodo enero-junio 2016. En blanco se representa al *Amanecer*, en gris al *Atardecer* y en rayas a la *Noche*. La figura a representa al ejido mientras que la figura b corresponde a la REBIMA.

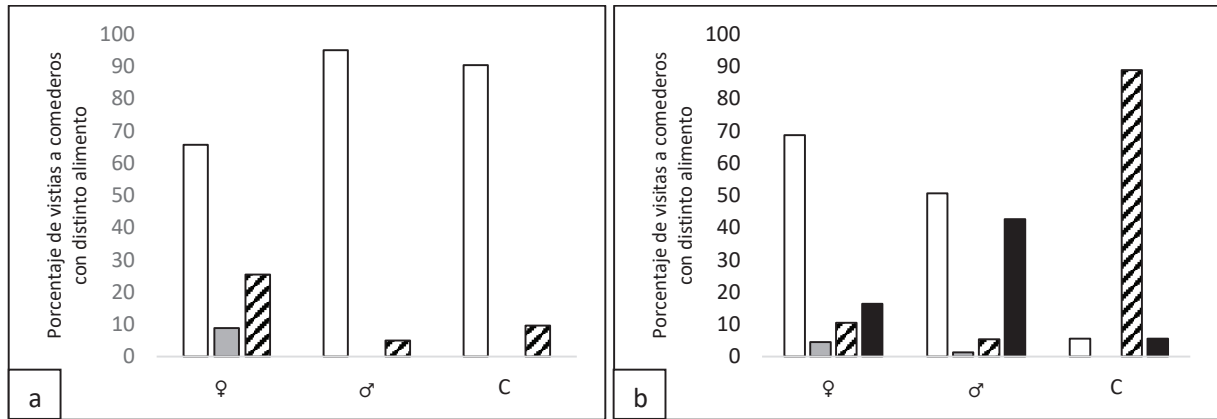


Figura 7. Porcentaje de visitas de tepezcuintles a comederos con distinto tipo de alimento donde se registró el consumo en la Selva Lacandona, Chiapas, en el periodo enero-junio 2016. En blanco se representa al mamey, en gris al ramón, en negro las plántulas de mamey y en rayas al corozo. La figura a corresponde al ejido mientras que la figura b corresponde a la REBIMA.

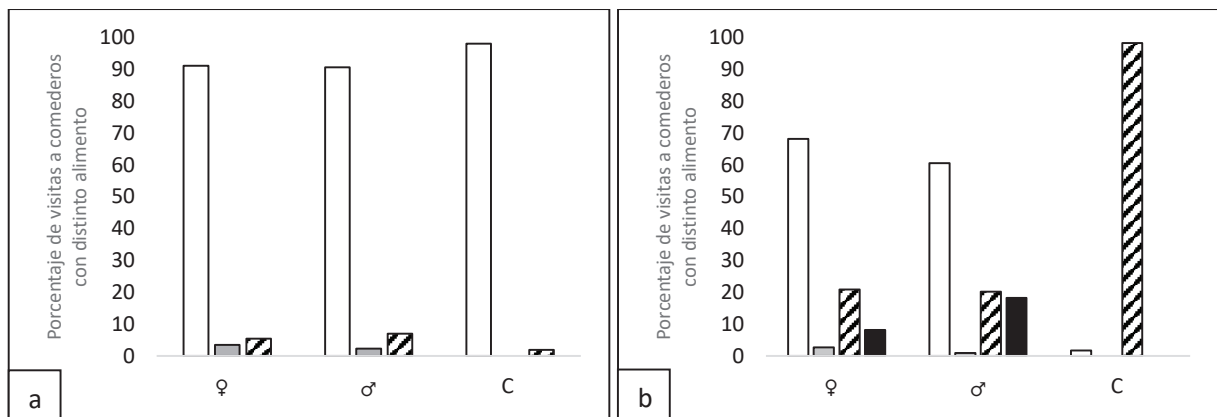


Figura 8. Porcentaje de visitas de tepezcuintles a comederos con distinto tipo de alimento donde no se registró el consumo en la Selva Lacandona, Chiapas en el periodo enero-junio 2016. En blanco se representa al mamey, en gris al ramón, en negro a las plántulas de mamey y en rayas al corozo. En la figura a se representa al ejido y en la figura b a la REBIMA.



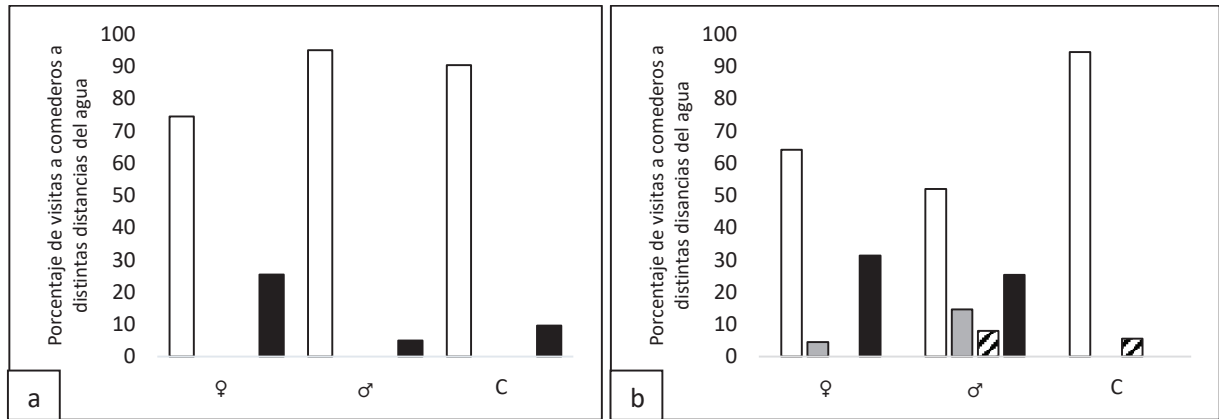


Figura 9. Porcentaje de visitas de los tepezcuintles a comederos donde se registró consumo y que están a distintas distancias del agua en la Selva Lacandona, Chiapas, en el periodo enero-junio. En blanco se representa una distancia al agua de 0-20 m, en gris de 20-40 m, en rayas de 40-60 m, en negro de 60-80 m. La figura a representa al ejido y la figura b a la REBIMA.

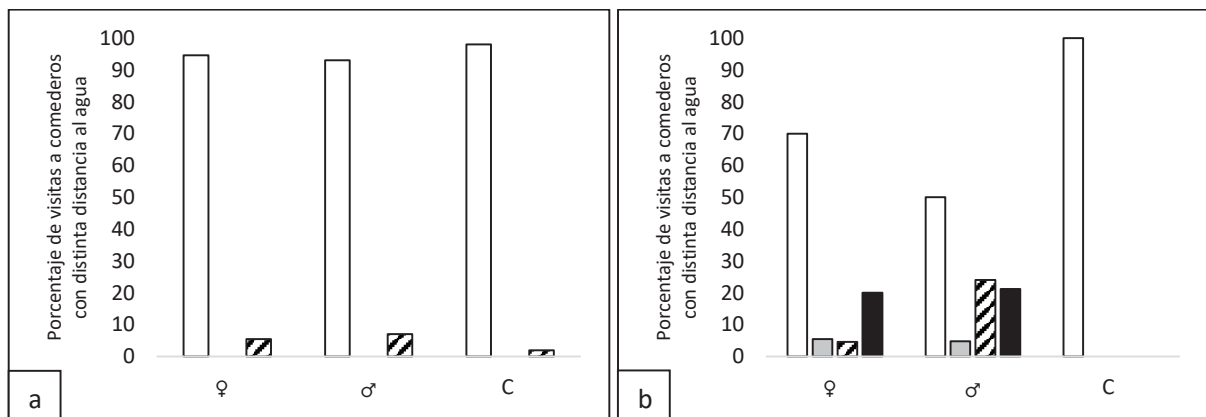


Figura 10. Porcentaje de visitas de los tepezcuintles a comederos donde no se registró consumo y que están a distintas distancias del agua en la Selva Lacandona, Chiapas en el periodo enero-junio 2016. En blanco se representa una distancia al agua de 0-20m, en gris de 20-40m, en rayas de 40-60m, en negro de 60-80m. La figura a representa al ejido y la figura b a la REBIMA.

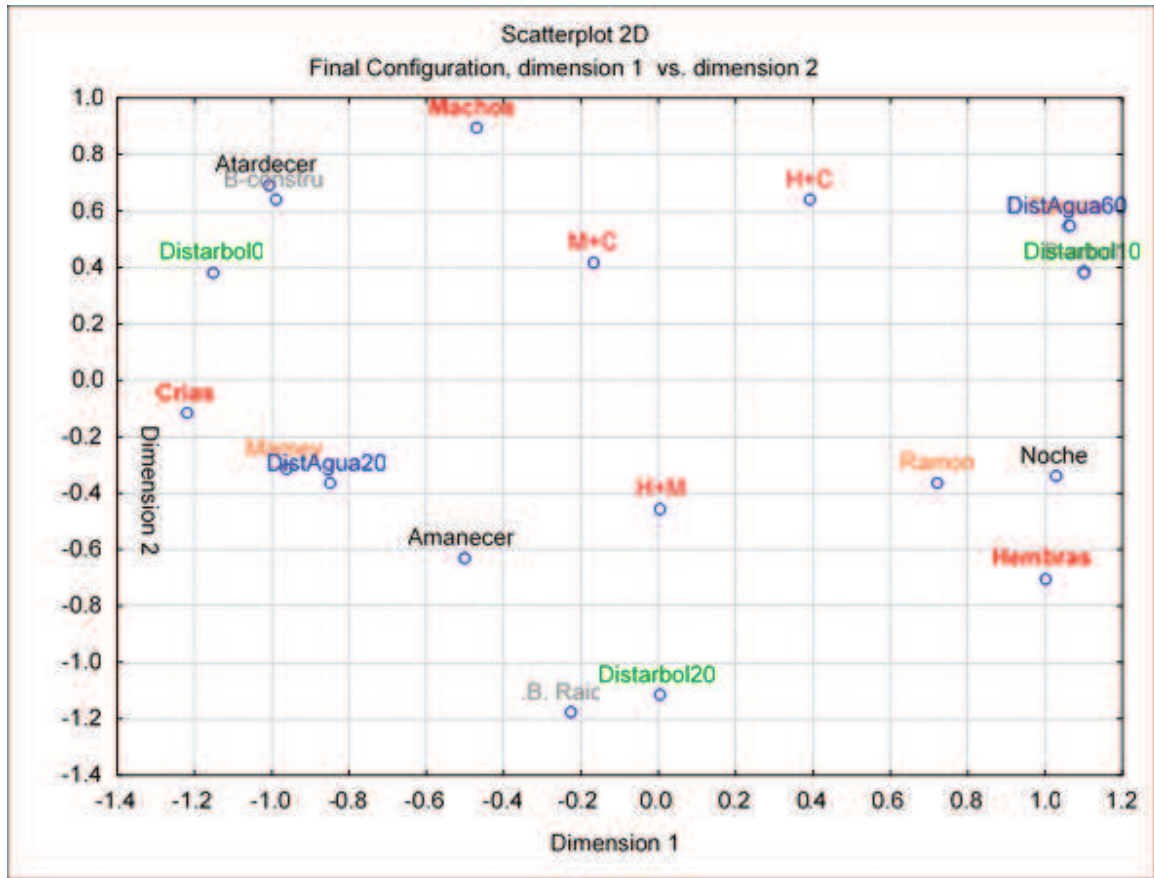


Figura 11. Análisis de escalamiento multidimensional para el ejido donde se registró consumo en la Selva Lacandona, Chiapas en el periodo enero-junio 2016. Se eliminaron las variables donde no se tenían datos, tales como la distancia de los comederos al agua de 20-40 m y de 40-60 m; los comederos que se encontraban bajo raíces y aquellos que eran de plántulas de mamey.

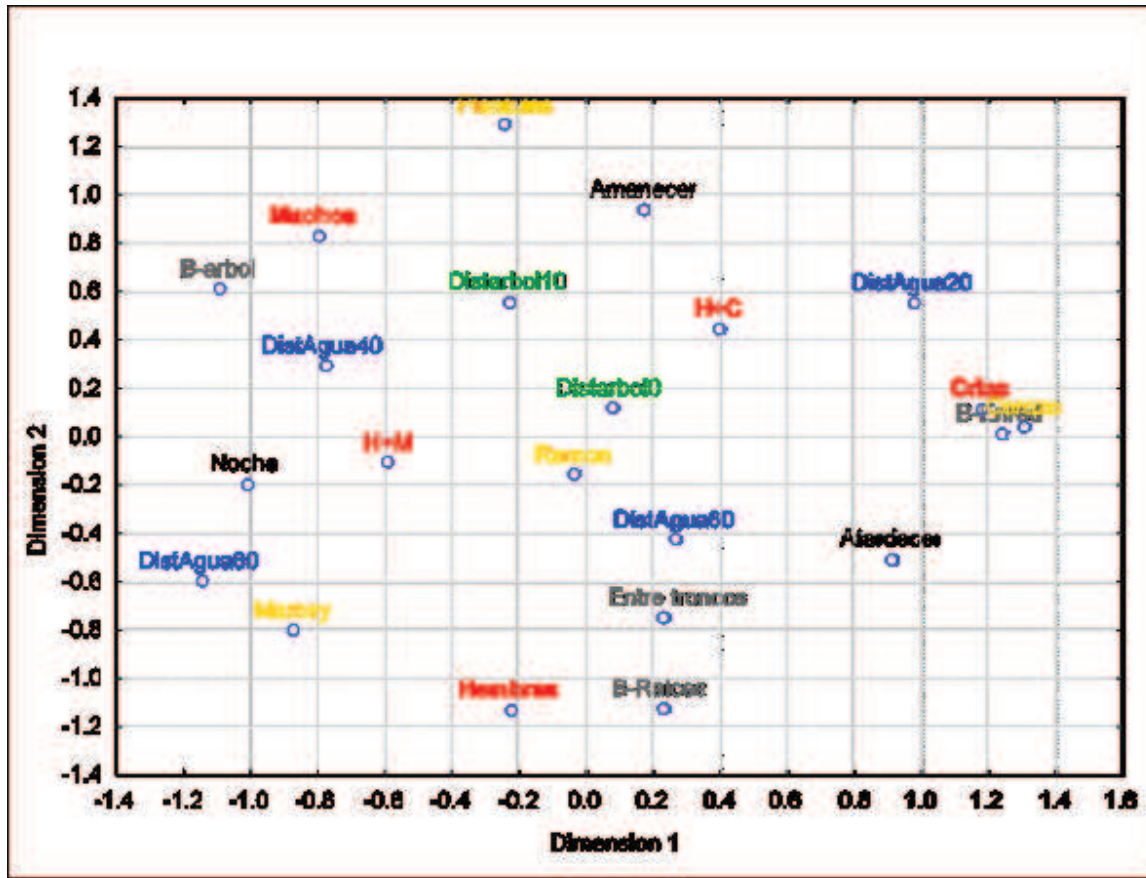


Figura 12. Análisis de escalamiento multidimensional para la REBIMA donde se registró consumo en la Selva Lacandona, Chiapas en el periodo enero-junio 2016. Se eliminaron las variables donde no se tenían datos, tales como la distancia de los comederos al árbol 20-40 m, comederos que estaban bajo construcciones humanas y los encuentros de machos con crías.

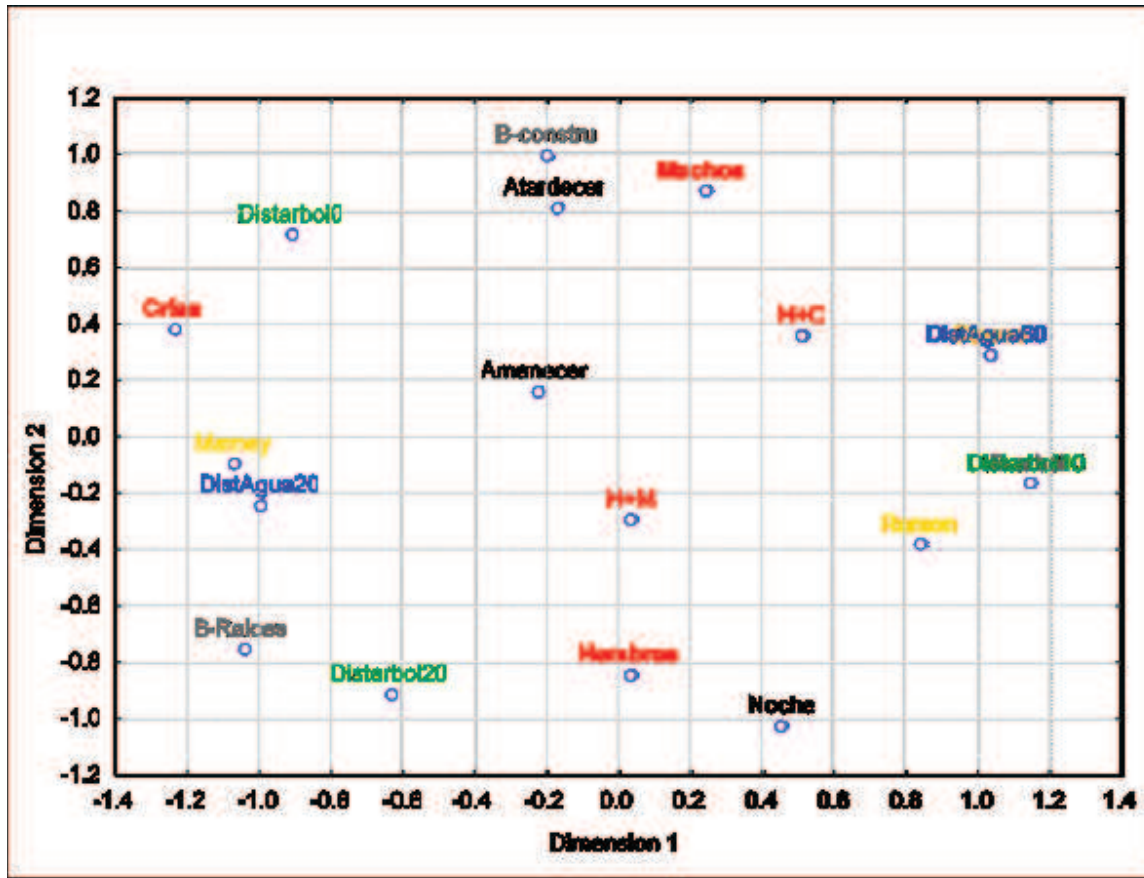


Figura 13. Análisis de escalamiento multidimensional para el ejido donde no se registró consumo de frutos por tepezcuintles en la Selva Lacandona, Chiapas en el periodo enero-junio 2016. Se eliminaron las variables donde no se tenían datos, tales como los encuentros de machos con cría, los comederos que se encontraban bajo enredaderas y aquellos que eran de plántulas de mamey y que se encontraban del agua a una distancia de 40-60 y 60-80 m.

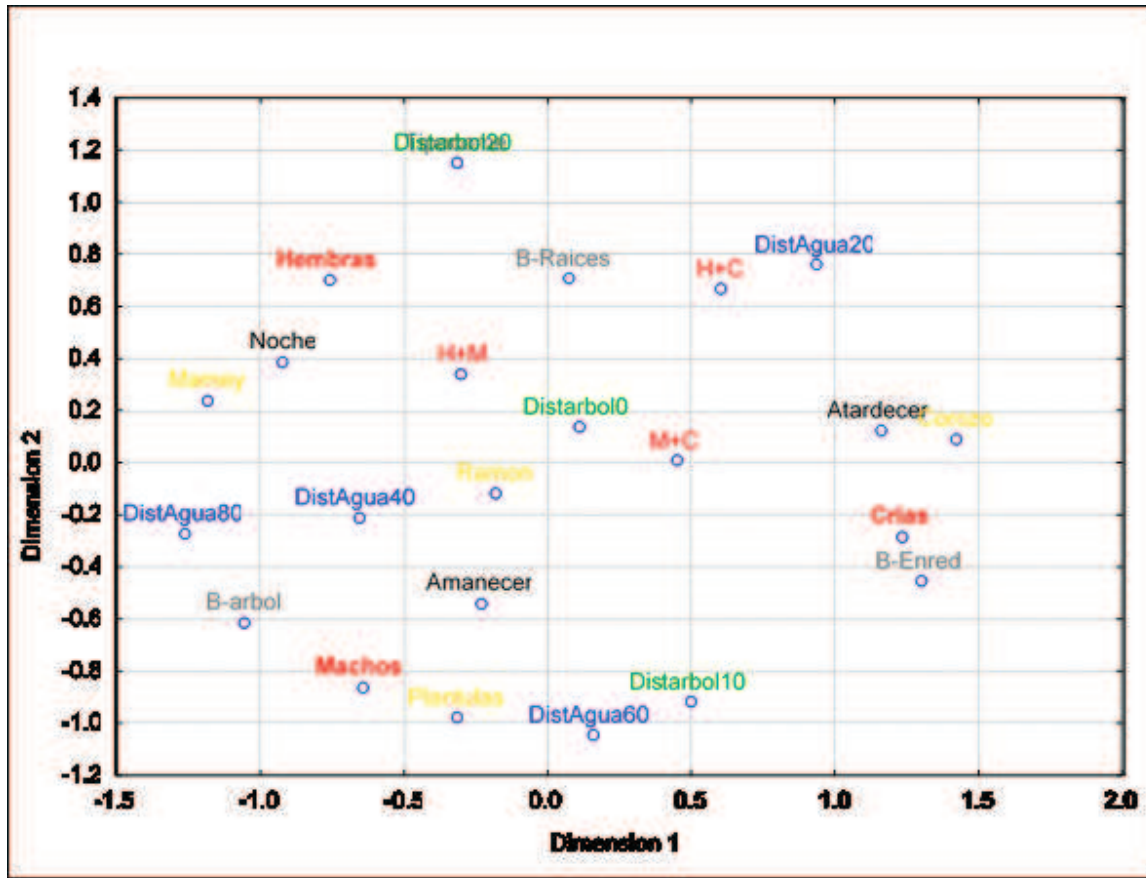


Figura 14. Análisis de escalamiento multidimensional para la REBIMA donde no se registró consumo en la Selva Lacandona, Chiapas en el periodo enero-junio 2016. Se eliminaron las variables donde no se tenían datos, tales como los comederos que se encontraron bajo construcciones humanas y que se encontraban a una distancia de 20-40m del árbol que tira el fruto.

#### **Capítulo 4. Conclusiones generales**

La actividad humana mostró tener un efecto en la dieta y actividad de forrajeo del tepezcuintle en la Selva Lacandona, Chiapas, aunque no fue posible determinar con certeza si dicho efecto es fundamentalmente positivo o negativo. En este estudio se registró que el tepezcuintle puede desplazarse grandes distancias para buscar alimento, pero también es capaz de establecerse en áreas antrópicas. Este roedor estableció sus comederos bajo enredaderas, bajo raíces de árboles en pie, bajo construcciones humanas y bajo árboles en fructificación, siendo estos últimos los registrados con mayor frecuencia.

En el área de estudio, el tepezcuintle diversificó su dieta aprovechando seis especies (y dos variedades) de frutos manejados por el ser humano, lo cual representó el 35% de las especies consumidas en el área de estudio, y se obtuvieron dos nuevos registros para la dieta de este roedor en vida silvestre. También se logró determinar que los tepezcuintles aprovechan diferentes estructuras de los frutos (cáscara, pulpa, semilla, cotiledones) y con diferente temporalidad (de ciclos anteriores, principalmente semillas) que manipulan con las extremidades anteriores y en diferentes posturas. Al realizar las comparaciones entre sitios, se encontraron diferencias significativas en el estado de maduración, la cantidad de frutos y la cobertura del dosel. En el mes de marzo se encontró una diferencia significativa entre sitios en el consumo de frutos. El corozo mostró mayor frecuencia de consumo con respecto al mamey y al ramón con 0.915, 0.637 y 0.175 noches-cámara, respectivamente.

La actividad humana y el tipo de alimento fueron las variables que se asociaron significativamente al consumo de frutos de aquellas especies presentes en ambos sitios.

Se comprobó que los tepezcuintles no son exclusivamente solitarios al forrajear, ya que se registraron hembras con cría, machos con hembras, y machos con cría en el mismo comedero. Los individuos mostraron distintas estrategias de forrajeo de acuerdo a su edad y sexo. Aunque todos son predominantemente nocturnos, las hembras que se encontraron en el ejido tendieron a forrajear durante la noche mientras que las crías lo hicieron al amanecer o atardecer y los machos al atardecer. En la REBIMA en cambio, las crías forrajearon con mayor tendencia al atardecer y los machos al amanecer. Las hembras mantuvieron su patrón predominantemente nocturno.

Las diferencias observadas en las estrategias de forrajeo del tepezcuintle pueden significar una disminución en la competencia inter e intraespecífica, y una respuesta ante la presencia de depredadores y la actividad humana. La selección de la dieta es dependiente de los requerimientos nutricionales, la edad y el estado reproductivo de los individuos. Lo anterior sugiere la necesidad de llevar a cabo estudios sobre los hábitos alimenticios y el comportamiento de los animales que utilizan áreas antrópicas, lo que a su vez permitirá comprender de mejor forma sus respuestas ante el cambio ambiental.

### **Recomendaciones para el manejo y conservación del tepezcuintle en vida silvestre.**

Es importante realizar estudios de las poblaciones de tepezcuintle que se encuentran inmersos en sitios con actividad humana, pero no solo desde el punto de vista ecológico (*i.e.* estimación de abundancias y densidades, uso de hábitat) sino también conductual para evaluar posibles efectos negativos. Dichos estudios deberán desarrollarse mediante técnicas indirectas como el fototrampeo, búsqueda de rastros y huellas (*i.e.* marcas de

incisivos en frutos, presencia y uso de madrigueras y cuerpos de agua) para no influir en el comportamiento de este roedor.

Esta información permitirá realizar un diagnóstico sólido de los efectos de la presencia humana sobre el estado de las poblaciones silvestres del tepezcuintle y comprender mejor su papel funcional en el ecosistema. A partir de esta información se puede proponer el manejo integral de la especie *in situ* partiendo de los siguientes puntos:

1. Uso de hábitat: se reconoce la importancia de la disponibilidad de refugios para su sobrevivencia y reproducción (Figuroa de León, 2016) así como la disponibilidad de alimento (Dubost y Henry, 2006; Gallina, 1981).
2. Comportamiento reproductivo: el cual se vincula al punto anterior, ya que se ha mencionado la importancia de la disponibilidad de recursos como las cavidades y agua para su reproducción. Además, debe tomarse en cuenta la tasa reproductiva de la especie así como su comportamiento referente al cuidado parental.
3. Comportamiento de forrajeo: ya que los individuos podrían aprovechar de manera diferenciada los recursos de acuerdo a su sexo y edad como lo registramos en este estudio.

Los tepezcuintles pueden verse beneficiados en su dieta al consumir frutos cultivados. Sin embargo, es importante manejar el hábitat de tal manera que este roedor pueda aprovechar especies manejadas y silvestres con diferente fenología. Lo anterior contribuiría a que estos roedores cuenten con alimento durante cualquier época del año y que los individuos dispongan de diferentes recursos aprovechables bajo las distintas estrategias de forrajeo de cada uno de ellos Finalmente, se propone realizar un manejo diferenciado de los tepezcuintles de acuerdo a su sexo y edad, lo que facilitará el



incremento de sus poblaciones y con ello la regeneración de los bosques tropicales a través de la dispersión y depredación de semillas realizadas por este roedor.

### Literatura citada

- Achard, F., Eva, H., Stibig, H., Mayaux, P., Gallegos, J., Richards, T. y Malingreau, J., 2010. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science*, 297(5583), pp.999–1002.
- Aguirre, G. y Fey, E., 1981. Estudio preliminar del tepezcuintle (*Agouti paca* nelson goldman) en la Selva Lacandona, Chiapas. En: P. Reyes-Castillo, ed., *Estudios Ecológicos en el Trópico Mexicano*. México, D. F.: Instituto de Ecología, A. C., pp.45–54.
- Aranda, M., 2012. Tepezcuintle Familia *Cuniculidae*. En: M. Aranda Sánchez, ed., *Manual para el rastreo de mamíferos silvestres de México*. México, D. F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), p. 219-221.
- Aranda, M., 2000. Usos prácticos de los rastros/ Hábitos alimenticios. En: M. Aranda, ed., *Huellas y otros rastros de mamíferos grandes y medianos de México*. Xalapa, Veracruz: Instituto de Ecología, A. C., p.21.24.
- Beck King, H., 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(4), pp.675–685.
- Boissier, O., Bouiges, A., Mendoza, I., Feer, F. y Forget, P., 2014. Rapid assessment of seed removal and frugivore activity as a tool for monitoring the health status of tropical forests. *Biotropica*, 46(5), pp.633–641.
- Bridges, A. y Noss, A.J., 2011. Behavior and Activity Patterns. En: A.F. Connel, J.D. Nichols y U.K. Karanth, eds., *Camera Traps in Animal Ecology Methods and*

- Analyses*. Springer, pp.57–70.
- Brown, J. y Morgan, R., 1995. Effects of foraging behavior and spatial scale on diet selectivity: A test with fox squirrels. *Oikos*, 74(1), pp.122–136.
- Camargo, A.A., 2016. *Relevancia ecológica de las interacciones planta-mamífero para la diversidad del bosque húmedo tropical*. Tesis doctoral. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Carabias, J., De la Maza, J. y Cadena, R., 2015. *Conservación y desarrollo sustentable en la Selva Lacandona. 25 años de actividades y experiencias*. Primera ed ed. México, D. F.: Natura y Ecosistemas Mexicanos.
- Catanese, F., Distel, R.A., Fernández, P. y Villalba, J.J., 2016. How the foraging decisions of a small ruminant are influenced by past feeding experiences with low-quality food. *Behavioural Processes*, 126, pp.12–20.
- Chiarello, A., 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in south-eastern Brazil. *Biological Conservation*, 89, pp.71–82.
- Clark, D.A., 1980. Age and sex-dependent foraging strategies of a small mammalian omnivore. *Journal of Animal Ecology*, 49(2), pp.549–563.
- 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), pp.641–651.
- Dubost, G., Henry, O. y Comizzoli, P., 2005. Seasonality of reproduction in the three largest terrestrial rodents of French Guiana forest. *Mammalian Biology*, 70(2), pp.93–109.
- Falconi, F.A., 2011. *Densidad y abundancia relativa de aves y mamíferos en el sector sur*

de la Reserva de la Biosfera Montes Azules y comunidades adyacentes de la Selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis de Licenciatura. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.

Figueroa de León, A., 2016. *Dinámica de ocupación de cavidades y uso de hábitat del tepezcuintle (Cuniculus paca) en la Selva Lacandona, Chiapas, México*. Tesis de doctorado. El Colegio de la Frontera Sur.

Gallina, S., 1981. Contribución al conocimiento de los hábitos alimenticios del tepezcuintle (*Agouti paca* Lin.) en Lacanjá-Chansayab, Chiapas. En: P. Reyes-Castillo, ed., *Estudios Ecológicos en el Trópico Mexicano*. México, D. F.: Instituto de Ecología, A. C., pp.58–67.

Kacelnik, A. y Bernstein, C., 1994. Modelos de optimalidad en etología. En: J. Carranza, ed., *Etología Introducción a la ciencia del comportamiento*, Primera Ed. Cáceres, España: Universidad de Extremadura, pp.153–179.

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. *Zoología*, 28(6), pp.701–708.

Muñoz, J., Betancur, O. y Duque, M., 2002. Patrones de hábitat y de actividad nocturna de *Agouti paca* en el Parque Nacional Natural Utría (Chocó, Colombia). *Actual Biol*, 24(76), pp.75–85.

Naranjo, E.J., 2008. Uso y conservación de mamíferos en la Selva Lacandona, Chiapas, México. En: C. Lorenzo, E. Espinoza y J. Ortega, eds., *Avances en el estudio de los mamíferos de México*. Asociación Mexicana de Mastozoología, pp.675–692.

Naranjo, E.J., Dirzo, R., López, J.C., Rendón-von Osten, J., Reuter, A. y Sosa-Nishizaki,

- O., 2009. Impacto de los factores antropogénicos de afectación directa a las poblaciones silvestres de flora y fauna. En: *Capital Natural de México Vol. II Estado de conservación y tendencias de cambio*. México, D. F.: CONABIO, pp.247–276.
- Naranjo, E.J., Rangel, J.L. y Tejeda, C., 2014. El manejo comunitario de fauna silvestre como instrumento para la conservación en Marqués de Comillas, Selva Lacandona, Chiapas. En: L. Medina, C. Tejeda, A. Carrillo y T. Rioja, eds., *Gestión territorial y manejo de recursos naturales . Fauna Silvestre y sistemas agropecuarios*. Tuxtla Gutiérrez: Universidad Autónoma de Chiapas, pp.151–173.
- Ojasti, J., 2000. La fauna neotropical y su entorno. En: F. Dallmeier, ed., *Manejo de fauna silvestre neotropical*. Washington, D. C.: Smith Lithograph Corporation, pp.15–23.
- Peres, C., Barlow, J. y Laurance, W., 2006. Detecting anthropogenic disturbance in tropical forests. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(5), pp.227–229.
- Pérez, E., 1992. *Agouti paca*. *Mammalian Species*, (404), pp.1–7.
- Ríos-Blanco, M. y Pérez-Torres, J., 2015. Dieta de las especies dominantes del ensamblaje de murciélagos frugívoros en un bosque seco tropical (Colombia). *Mastozoología Neotropical*, 22(1), pp.103–111.
- Rodríguez Ríos, E. y Ortega, A.M., 2013. *Valoración de unidades suministradoras de servicios de los ecosistemas . El caso de la Guanta Cuniculus paca*.
- Sabatini, V. y Paranhos da Costa, M., 2001. Etograma da paca (*Agouti paca*, Linnaeus, 1766) em cativeiro. *Revista de Etologia*, 3(1), pp.3–14.
- 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), pp.89–98.

- Sih, A., 2013. Understanding variation in behavioural responses to human-induced rapid environmental change: a conceptual overview. *Animal Behaviour*, 85(5), pp.1077–1088.
- Silvius, K. y Fragoso, J., 2003. Red-rumped Agouti (*Dasyprocta leporina*) Home range use in a Amazon Forest: Implications of the aggregated distribution of forest trees. *Biotropica*, 35(1), pp.74–83.
- Smythe, N., 1970. *Ecology and behavior of the agouti (Dasyprocta punctata) and related species on Barro Colorado Island, Panama*. Tesis de Doctorado. University of Maryland.
- Smythe, N., 1997. Hacia la domesticación de la paca (Agouti=*Cuniculus paca*) y perspectivas. En: J.G. Robinson y J.E. Rabinovich, eds., *Uso y Conservación de la Vida Silvestre Neotropical*, Primera en. México, D. F.: Fondo de Cultura Económica, pp.245–260.
- Zhang, F. y Hui, C., 2014. Recent experience-driven behaviour optimizes foraging. *Animal Behaviour*, 88, pp.13–19.
- Zucaratto, R., Carrara, R. y Siqueira, B., 2010. Dieta da paca (*Cuniculus paca*) usando métodos indiretos numa área de cultura agrícola na Floresta Atlântica brasileira. *Biotemas*, 23(1), pp.235–239.

**Anexo I. Lista de especies que conforman la dieta del tepezcuintle en vida silvestre reportadas en otros estudios.**

| Familia          | Nombre Común              | Nombre Científico                                    | Tipo de fruto           | PFC         | AUTOR   |
|------------------|---------------------------|--|-------------------------|-------------|---|
| Anacardiaceae    | Mango                     | <i>Mangifera indica</i> L.                           | Drupa                   | C,F, S,P    | Beck-King, et al., 1999   |
|                  | Jobo, Hobo, Cajá-mirim    | <i>Spondias mombin</i> L.                            | Drupas ovoides          | C,F,S, P, E | Gallina, S. 1981; Beck-King, et al., 1999; Muñoz, J. et al., 2002; Zucaratto,R. et al., 2010; Figueroa-de León, 2016. |
|                  | Jocote                    | <i>Spondias purpurea</i> L.                          | Drupas ovoides          | C,F         | Beck-King, et al., 1999   |
|                  | Jobo verde                | <i>Spondias radlkoferi</i> Donn. Sm.                 | Drupas ovoides          | E,M         | Figueroa-de León, 2016  |
| Arecaceae        | Corozo                    | <i>Attalea sp.</i>                                   | Nueces                  | M           | Figueroa-de León, 2016  |
| Annonaceae       | Guanabillo                | <i>Annona sp.</i>                                    | Agregado indehiscente   | F           | Muñoz, J. et al., 2002  |
|                  | Anona silvestre           | <i>Annona scleroderma</i> Saff.                      | Agregado indehiscente   | E,M,S       | Figueroa-de León, 2016  |
|                  | Anonillo                  | <i>Cymbopetalum penduliflorum</i> (Dunal) Baill.     | Folículos agrupados     | E,M,S       | Figueroa-de León, 2016  |
|                  | Orejuelo                  | <i>Cymbopetalum penduliflorum</i> (Dunal) Baill.     | Folículos agrupados     |             | Gallina, S. 1981  |
| Arecaceae        | Guatapil                  | <i>Chamaedorea tepejilote</i> Liebm                  |                         |             | Gallina, S. 1981  |
|                  | Táparo                    | <i>Attalea allenii</i> H. E. Moore                   |                         | M           | Muñoz, J. et al., 2002  |
|                  | Pejivalle, Chontaduro     | <i>Bactris gasipaes</i> Kunth                        |                         | F, S        | Beck-king, et al., 1999; Muñoz, J. et al., 2002   |
|                  | Coco                      | <i>Cocos nucifera</i> L.                             | Drupa                   | En          | Muñoz, J. et al., 2002  |
|                  | Tagua                     | <i>Phytelephas seemanni</i> O. F. Cook*              |                         | F           | Muñoz, J. et al., 2002  |
| Bignoniaceae     | Totumillo                 | <i>Amphitecna latifolia</i> (Mill.) A. Gentry *      |                         | F           | Muñoz, J. et al., 2002  |
| Bombaceae        | Molinillo                 | <i>Quararibea asterolepis</i> Pittier                | Nuez                    | C,S         | Beck-King, et.al., 1999   |
| Burseraceae      | Tostado                   | <i>Protium panamense</i> (Rose) I.M.Johnst.          | Cápsula con 3o 4 valvas | S           | Beck-King, et al., 1999   |
| Celastraceae     | Wo'che                    | <i>Salacia aff. belizensis</i> Standl.               |                         |             | Gallina, S. 1981  |
| Chrysobalanaceae | Cabeza de mico, Sonsapote | <i>Licania platypus</i> (Hemsl.) Fritsch             | Drupa monospermica      | F,S         | Gallina, S. 1981; Beck-King, et al., 1999; Figueroa-de León, 2016.  |
|                  | Camarón                   | <i>Licania operculipetala</i> Standl. & L.O.Williams | Drupa                   | S           | Beck-King, et al., 1999   |
|                  |                           | <i>Licania sp.</i>                                   |                         | F,S         | Beck-King, et al., 1999   |
| Clusiaceae       | Barí                      | <i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.              | Drupa                   |             | Gallina, S. 1981  |
| Convolvulacaceae | Tapa dulce                | <i>Maripa nicaraguensis</i> Hemsl.                   | Cápsula elipsoide       | F,S         | Beck-king, et al., 1999   |
| Ehuporbiaceae    | Javillo                   | <i>Hura crepitans</i> L.                             | Cápsula                 | C,S         | Beck-king, et al., 1999   |
|                  | Arrediabo                 | <i>Cnidocolus pubescens</i> Pohl                     | Cápsula trigonada       | S           | Zucaratto,R. et al., 2010   |

|                                |                               |  |                           |                |  |
|--------------------------------|-------------------------------|--|---------------------------|----------------|--|
| Flacourtiaceae;<br>Achariaceae | Sapucainha                    | <i>Carpotroche brasiliensis</i> (Raddi)<br>A.Gray              | Cápsula<br>dehiscente     | S              | Zucaratto,R. et al., 2010  |
| Fabaceae                       | Cohiba                        | <i>Dipteryx panamensis</i> (Pittier) Record<br>& Mell          | Drupas<br>ovovadas *      | S              | Muñoz, J. et al., 2002   |
| Lauraceae                      |                               | <i>Licaria capitata</i> (Cham. & Schltdl.)<br>Kosterm.         |                           |                | Gallina, S. 1981   |
|                                | Aguacate,<br>Abacate          | <i>Persea americana</i> Mill.                                  | Drupa                     | F,S, M,<br>END | Beck-king, et al., 1999<br>;Muñoz, J. et al.,<br>2002;Zucaratto,R. et al.,<br>2010 |
|                                | Aguacate<br>silvestre         | <i>Beilschmiedia anay</i> (Blake) Kosterm.                     | Drupa                     | M,S            | Figuerola-de León, 2016  |
|                                | Quizarra                      | <i>Nectandra</i> sp.   |                           | S              | Beck-king, et al., 1999  |
| Lecythidaceae                  | Sapucaia                      | <i>Lecythis lanceolata</i> Poir.                               |                           | S              | Zucaratto,R. et al., 2010  |
|                                | Membrillo                     | <i>Gustavia</i> sp.  |                           | S              | Muñoz, J. et al., 2002   |
| Leguminosae                    | Guapaque                      | <i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith                      | Vaina globosa<br>u ovoide |                | Gallina, S. 1981   |
|                                | Guajiniquil<br>negro          | <i>Inga marginata</i> Willd.                                   |                           | F,S            | Beck-king, et al., 1999  |
|                                | Guaba                         | <i>Inga</i> sp   |                           | S              | Beck-king, et al., 1999  |
| Malvaceae                      | Molinillo                     | <i>Quararibea funebris</i> (La Llave)<br>Vischer               | Nuez                      | M,E,S,         | Figuerola-de León, 2016  |
| Marantaceae                    | Hoja blanca                   | <i>Calathea lutea</i> (Aubl.) E.Mey. ex<br>Schult.             | Aquenio*                  |                | Gallina, S. 1981   |
| Meliaceae                      | Cedrillo                      | <i>Guarea glabra</i> Vahl                                      | Cápsula                   |                | Gallina, S. 1981   |
| Melastomataceae                |                               | <i>Bellucia</i> sp   |                           | F,S            | Beck-king, et al., 1999  |
| Monimiaceae                    |                               | <i>Mollinedia guatemalensis</i> Perkins                        |                           |                | Gallina, S. 1981   |
| Moraceae                       | Ramón,<br>ojoche              | <i>Brosimum alicastrum</i> Sw.                                 | Baya                      | F,S            | Gallina, S. 1981; Beck-<br>king, et al., 1999                                      |
|                                | Lechillo,<br>Lechero          | <i>Batocarpus aff. Costaricensis</i> Standl.<br>& L.O.Williams |                           | F,S            | Beck-king, et al., 1999;<br>Muñoz, J. et al., 2002                                 |
|                                | Lechosos                      | <i>Brosimum utile</i> (Kunth) Oken                             |                           | C,F,S, E,      | Beck-king, et al., 1999  |
|                                | Higuerón                      | <i>Ficus</i> sp.   |                           | C,F,S          | Beck-king, et al., 1999  |
|                                | Amate                         | <i>Ficus insipida</i> Will.                                    | Siconos                   | M,E,S,         | Figuerola-de León, 2016  |
|                                | Jaca                          | <i>Artocarpus heterophyllus</i> Lam.                           | Sincarpo                  | END,S          | Zucaratto,R. et al., 2010  |
|                                | Árbol del<br>pan              | <i>Artocarpus communis</i> J.R.Forst. &<br>G.Forst.            | Sincarpo                  | S              | Muñoz, J. et al., 2002   |
| Musaceae                       | Plátano,<br>Banana,<br>banano | <i>Musa paradisiaca</i> L.                                     | Baya                      | END,F          | Gallina, S. 1981; Muñoz,<br>J. et al., 2002;<br>Zucaratto,R. et al., 2010          |
|                                | Platanillo                    | <i>Musa</i> sp.  | Baya                      | F,FL           | Beck-king, et al., 1999  |
| Myristicaceae                  | Fruta<br>dorada               | <i>Virola guatemalensis</i> (Hemsl.) Warb.                     | Cápsula                   | F              | Gallina, S. 1981; Beck-<br>king, et al., 1999                                      |
| Myrtaceae                      | Guayabillo,<br>guayaba        | <i>Psidium guajava</i> L.                                      | Baya                      | F,S            | Muñoz, J. et al., 2002   |
|                                | Canastilla                    | <i>Eugenia uliginosa</i> Lundell                               |                           |                | Gallina, S. 1981   |
| Oxalidaceae                    | Carambola                     | <i>Averrhoa carambola</i> L.                                   |                           | F,S            | Beck-king, et al., 1999  |



|                |                  |   |             |        |  |
|----------------|------------------|---|-------------|--------|--|
| Palmae         | Palma real       | <i>Scheelea rostrata</i> (Oerst.) Burret            | Nuez        | C,S    | Beck-king, et al., 1999  |
| Passifloraceae | Granadilla       | <i>Passiflora vitifolia</i> *                       |             | C,F,S  | Beck-king, et al., 1999  |
|                | Granadilla       | <i>Passiflora coccinea</i> Aubl.                    | Baya*       | C,F,S  | Beck-king, et al., 1999  |
|                | Maracujá do mato | <i>Passiflora</i> sp.                               |             | S      | Zucaratto,R. et al., 2010  |
|                | Badea, barea     | <i>Passiflora</i> sp.                               |             | F,E    | Muñoz, J. et al., 2002   |
| Pellicieraceae | Mangle piñuelo   | <i>Pelliciera rhizophorae</i> Planch. & Triana      |             | P      | Muñoz, J. et al., 2002   |
| Rubiaceae      |                  | <i>Tocoyena aff pittieri</i> (Standl.) Standl.      |             | F      | Beck-king, et al., 1999  |
| Rutaceae       | Laranja          | <i>Citrus x sinensis</i> L.                         | Hesperidios | END, S | Zucaratto,R. et al., 2010  |
|                | Limao            | <i>Citrus limon</i> (L.) Osbeck                     | Hesperidios | END, S | Zucaratto,R. et al., 2010  |
|                | Mexirica         | <i>Citrus deliciosa</i> Ten.                        | Hesperidios | END, S | Zucaratto,R. et al., 2010  |
| Sapotaceae     | Zapote           | <i>Pouteria aff. foelata</i>                        | Baya*       | S      | Beck-king, et al., 1999  |
|                | Chicozapote      | <i>Manilkara zapota</i> (L.) P.Royen                | Baya        |        | Gallina, S. 1981   |
|                | Mamey            | <i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H. E. Moore y Stearn | Baya        |        | Gallina, S. 1981;<br>Figuroa- de León, 2016                                      |
|                | Caimito de popa  | <i>Pouteria</i> sp.                                 | Baya*       | F,S    | Muñoz, J. et al., 2002   |
|                | Zapote           | <i>Pouteria</i> sp.                                 | Baya*       | F,S    | Beck-king, et al., 1999  |
| Simaroubaceae  | Cederrón         | <i>Simaba cedron</i> Planch.                        |             | F      | Muñoz, J. et al., 2002   |
| Sterculiaceae  | Cacao, cacau     | <i>Theobroma cacao</i> L.                           | Vaina       | F,S    | Beck-king, et al., 1999;<br>Muñoz, J. et al., 2002;<br>Zucaratto,R. et al., 2010 |
|                | Cacao silvestre  | <i>Theobroma</i> sp.                                | Vaina*      | F,S    | Beck-king, et al., 1999  |
|                | Cacao de mico    | <i>Herrania purpurea</i> (Pittier) R.E. Schult.     | Vaina       | F,S    | Beck-king, et al., 1999  |
| Tiliaceae      | Peine de mico    | <i>Apeiba tibourbou</i> Aubl.                       | Cápsula     | F,S    | Beck-king, et al., 1999  |
|                | Rubín            | <i>Coussera</i> sp.                                 |             |        | Gallina, S. 1981   |

PFC=Parte del Fruto Consumida; F=Fruto completo, S=semilla, P=plántula, En=endospermo, E=epicarpio, M=mesocarpio; FL=flor; END=Endocarpo