



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MÉXICO

**MAESTRÍA Y DOCTORADO EN CIENCIAS
AGROPECUARIAS Y RECURSOS NATURALES**

**EVALUACIÓN DEL NICHU ECOLÓGICO EN UN
GREMIO DE CARNÍVOROS DEL PARQUE NATURAL
SIERRA NANCHITITLA, MÉXICO**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTORA EN CIENCIAS
AGROPECUARIAS Y RECURSOS NATURALES**

PRESENTA:

YURIANA GÓMEZ ORTIZ

El Cerrillo Piedras Blancas, Toluca, Estado de México. Abril 2014



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MÉXICO

**MAESTRÍA Y DOCTORADO EN CIENCIAS
AGROPECUARIAS Y RECURSOS NATURALES**

**EVALUACIÓN DEL NICHU ECOLÓGICO EN UN
GREMIO DE CARNÍVOROS DEL PARQUE NATURAL
SIERRA NANCHITITLA, MÉXICO**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE DOCTORA EN CIENCIAS
AGROPECUARIAS Y RECURSOS NATURALES**

PRESENTA:

YURIANA GÓMEZ ORTIZ

COMITÉ DE TUTORES

Dr. Víctor M. Fajardo Guadarrama. Tutor Académico

Dr. Octavio Monroy Vilchis. Tutor Adjunto

Dr. Germán D. Mendoza Martínez. Tutor Adjunto

El Cerrillo Piedras Blancas, Toluca, Estado de México. Abril 2014

A Emiliano Atecaltzin
A Hublester

Resumen

La evaluación de las relaciones entre depredadores, sus presas, el ambiente y los recursos usados es importante para entender los mecanismos que influyen en la estructura de la comunidad. Es común realizar éstos análisis congregando especies dentro de grupos que explotan el mismo tipo de recursos de forma similar, conocidos como gremios. De esta manera, los organismos sobreviven a través del tiempo tanto como puedan competir exitosamente por recursos y lleven a cabo estrategias de repartición. De acuerdo a la estrategia de repartición de recursos entre especies para coexistir y al tamaño corporal como un factor importante en el uso de recursos, en este estudio se prueba la hipótesis de que existirá una mayor sobreposición de los recursos utilizados, entre especies de tamaño y hábitos similares, manteniendo 3 subgrupos: depredadores tope (*Puma concolor* y *Panthera onca*), mesodepredadores carnívoros (*Leopardus pardalis*, *Leopardus wiedii* y *Puma yagouaroundi*) y mesodepredadores omnívoros (*Nasua narica* y *Urocyon cinereoargenteus*). En este estudio, se analizaron las tres dimensiones del nicho ecológico (trófica, espacial y temporal), para lo cual, se colectaron excrementos de manera oportuna a lo largo de diferentes trayectos (30 km), y fueron identificados a través de perfiles de ácidos biliares. Se ubicaron trampas cámara para registrar la actividad de las especies y determinar su asociación con diferentes eco-variables (vegetación, pendiente, distancia a ríos, caminos, poblados etc.) que explican el hábitat usado. Los resultados demuestran la existencia de tres grupos de depredadores. Lo cual indica una repartición estratégica de los recursos usados que disminuye la competencia y favorece la coexistencia de estos depredadores. El análisis en conjunto de las dimensiones del nicho permite obtener una evaluación más completa del nicho ecológico, más aún cuando se aborda a nivel de gremios.

Abstract

The evaluation of the relationship between predators, prey, the environment and the resources used is important for understanding the mechanisms that influence community structure. It is common to perform these analyzes within groups congregating species that exploit the same type of resources, identified as guilds. Thus, organisms survive through time much as they can successfully to compete for resources and implement segregation strategies. According to strategy of resource partitioning among species to coexist and body size as an important factor in the use of resources, in this study we evaluate the hypothesis that there will be a upper overlap of resource use (food, space and time) between species with similar body size and behaviors, recognize 3 subgroups: top predators (*Puma concolor* and *Panthera onca*), carnivores mesopredators (*Leopardus pardalis*, *Leopardus wiedii* and *Puma yagouaroundi*) and mesopredators omnivores (*Nasua narica* and *Urocyon cinereoargenteus*). In this study, three dimensions of ecological niche were evaluated (trophic, spatial and temporal). We collected scats along different trails (30 km) and were identified through profiles of bile acids. We placed camera traps to record the activity of the species and to determine their association with different eco-variables (vegetation, slope, distance to rivers, roads, etc.) that explain the used habitat. The results show the existence of three groups of predators. Indicating a strategy involve with segregation of used resources to competition decreases and favors the coexistence. The whole analysis of the dimensions of niche allows a complete assessment of the ecological niche, especially when explore at the level of guilds.

Agradecimientos

Esta tesis es el producto del trabajo en equipo con diversas personas tanto del medio académico como social, así que quiero expresar a través de estas líneas, mi agradecimiento a los miembros de mi comité de tutores: Dr. Víctor M. Fajardo Guadarrama, Dr. Octavio Monroy Vilchis y Dr. Germán D. Mendoza Martínez, quienes guiaron este trabajo a lo largo de poco más de tres años. Así mismo, agradezco enormemente a otros investigadores que desinteresadamente me brindaron su apoyo y conocimientos para mejorar cada capítulo: Dr. Arturo Salame Méndez, Dr. Iván Castro-Arellano, Dra. Clarita Rodríguez Soto, Dr. Hublester Domínguez Vega, Dr. Leroy Soria Díaz y mis revisores que fortalecieron la parte final de este proceso: Dr. Javier Manjarrez Silva, Dra. Carmen Zepeda Gómez, Dr. Ulises Aguilera Reyes y Dr. Arturo Venebra Muñoz.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por su apoyo económico a través del financiamiento del proyecto 105254 y la beca nacional de posgrado 255868.

A PROMEP, por su apoyo a través del financiamiento del proyecto 103.5/10/0942.

A la Universidad Autónoma del Estado de México, la Estación Biológica Sierra Nanchititla y la Comisión Estatal de Parques Naturales y de la Fauna (CEPANAF), por permitirnos trabajar en la el Parque Natural Sierra Nanchititla, México y al Zoológico de Zacango, en el Estado de México y al ZOOMAT en Chiapas, por facilitarnos la colecta de muestras.

A todos mis amigos, compañeros y alumnos que brindaron su granito de arena, a todas las personas de la Sierra Nanchititla que nos ofrecieron su apoyo incondicional y nos permitieron entrar en sus familias y sin duda nos enseñaron muchas cosas que sólo se aprenden con ellos.

A mi familia “*Domínguez Vega y Gómez Ortiz*”, por apoyarme a cada día, a cada minuto y sin vacilar, *GRACIAS*.

Lista de tablas y figuras

Tabla 1 Principales sistemas cromatográficos y reveladores analizados para la separación de ácidos biliares y colesterol (Salame-Méndez *et al.* 2012)

Tabla 2 Perfil de ácidos biliares encontrados en tres especies de felinos mexicanos (Johnson *et al.* 1984, Fernández *et al.* 1997, Cazón *et al.* 2009)

Tabla 3 Perfil de ácidos biliares de carnívoros en cautiverio

Tabla 4 Frecuencia de aparición de spots de ácidos biliares de los carnívoros en cautiverio

Tabla 5 Guía dicotómica para la identificación de las especies mediante los ácidos biliares

Tabla 6 Diet of carnivore assemblage in central Mexico

Tabla 7 Niche overlap and niche breadth in carnivore assemblage in central Mexico

Tabla 8 Variables used to analyzed the habitat by carnivores in Sierra Nanchititla Natural Park, Mexico

Tabla 9 Species of carnivores captured in Sierra Nanchititla Natural Park, Mexico

Tabla 10 Habitat variables and inter-specific relationships associated with the presence of carnivores in Sierra Nanchititla Natural Park, Mexico

Tabla 11 Three best performing habitat models (GLM) that explain the success trap of carnivores in Sierra Nanchititla Natural Park, Mexico

Tabla 12 Results of ROSARIO algorithm null model analyses of temporal niche overlap in the carnivore assemblage from Sierra Nanchititla Natural Park, Mexico, using Czekanowski overlap index. P values are two-tailed probabilities of finding non-random assemblage-wide temporal niche overlap. Tail (T) indicates if empirical overlap occurs in the left-hand (L) or right-hand (R) of the simulated distribution. Values in extreme left indicated segregated activities and in the extreme right coincident activity patterns. S is number of species in the analyses. N is number of photographic registers. All significant results in bold and standard deviation between parentheses (SD).

Tabla 13 Pairwise interespecific comparisons of activity patterns using a full diel domain (24 hrs) and 1 hour intervals, among carnivores from Sierra Nanchititla Natural Park, Mexico. Values above the diagonal correspond to p-value of Kolmogorov-Smirnov two-sample tests. Values under the diagonal correspond to pairwise observed niche overlap measured with Czekanowski index. All significative results in bold.

Tabla 14 Pairwise interespecific comparisons of activity patterns using the diurnal domain (0700-2100) and 1 hour intervals, among carnivores from Sierra Nanchititla Natural Park, Mexico. Values above the diagonal correspond to p-value of Kolmogorov-Smirnov two-sample tests. Values under the diagonal correspond to pairwise observed niche overlap measured with Czekanowski index

Tabla 15 Pairwise interespecific comparisons of activity patterns using the nocturnal domain (1900-0900 h) and 1 hour intervals, among carnivores from Sierra Nanchititla Natural Park, Mexico. Values above the diagonal correspond to p-value of Kolmogorov-Smirnov two-sample tests. Values under the diagonal correspond to pairwise observed niche overlap measured with Czekanowski index.

Figure 1 Sierra Nanchititla Natural Park (SNNP), Mexico

Figure 2 Predators: Po, *Panthera onca*; Pc, *Puma concolor*; Lw, *Leopardus wiedii*; Lp, *Leopardus pardalis*; Py, *Puma yagouaroundi*; Nn, *Nasua narica* and Uc, *Urocyon cinereoargenteus*. Prey: big mammals (>6.13 kg), medium mammals (1kg < 6.13kg), small mammals (<1kg), arthropods, birds, plants and reptiles

Figure 3 Location of camera-trap stations in the different surveys in Sierra Nanchititla Natural Park (SNNP), central Mexico

Figure 4 Percentage of activity of a carnivore assemblage through four time intervals, central Mexico

Figure 5 Activity of each carnivore species through diel day, central México

Figure 6 Peaks of activity of carnivore assemblage during diel day, central México

CONTENIDO

Agradecimientos

Resumen

Abstract

Introducción general

Justificación

Hipótesis

Objetivos

Resultados

Capítulo I *Técnicas para el estudio de la dieta de carnívoros*

Capítulo II *Guía de identificación de excrementos de carnívoros mediante ácidos biliares*

Capítulo III *Feeding interactions in an assemblage of terrestrial carnivores in central Mexico*

Capítulo IV *Spatial niche partitioning in an assemblage of carnivores in central Mexico*

Capítulo V *Activity patterns in an assemblage of carnivores in Sierra Nanchititla Natural Park, central Mexico*

Discusión general

Conclusión general

Referencias bibliográficas

Apéndices

Introducción general

La constante disminución de los bosques tropicales y el cambio en las condiciones ambientales han modificado la estructura y composición de las comunidades animales (Morin 2011). La pérdida de hábitat, la tala y la cacería han generado cambios en la disponibilidad de alimento, lo cual altera la dinámica de las interacciones competitivas. Los depredadores tope han sufrido un decline a nivel mundial debido a la pérdida de hábitat y fragmentación, la sobreexplotación y las persecuciones por humanos. Los grandes mamíferos terrestres se han reducido en un 95 a 99% en muchas regiones del mundo (Berger et al. 2001), lo que puede tener grandes consecuencias en las dinámicas tróficas, el hábitat usado y la organización de las comunidades. Debido a su amplia diversidad ecológica, morfológica y conductual, los mamíferos del orden Carnívora han sido útiles para el monitoreo de estas modificaciones a largo plazo, debido a que residen en diferentes hábitat (bosques, matorrales, pastizales abiertos o vegetación acuática), con diferentes especializaciones de dietas (carnívoras, insectívoras, frugívoras, piscívoras y omnívoras), de hábitos terrestres, arborícolas y acuáticos y con una variedad de tallas y pesos corporales (Gittleman et al. 2001).

Los depredadores tope ocupan la posición trófica más alta en una comunidad, a menudo son corporalmente grandes y cazadores especialistas. Aquellas especies que ocupan la posición trófica que sigue son referidas como “mesodepredadores” (Ritchie y Johnson 2009). Algunas de estas especies son reconocidas como determinantes de la estructuración de las comunidades cuando juegan un papel de depredadores, centrándose en el control de las poblaciones presa (Gittleman y Gompper 2005), o cuando funcionan como competidores, afectando la dinámica de especies. Una forma de analizar la estructura de la comunidad es a través de la diversidad de gremios, donde un

gremio está conformado por especies que hacen uso del mismo recurso de una manera similar (Simberloff y Dayan 1991), dicho enfoque permite conocer la forma en que las especies hacen uso de los recursos, incluso a través del tiempo (Pianka 1980).

La estructura del hábitat y la disponibilidad de alimento, así como los recursos en general pueden combinarse de diferentes formas, para favorecer la coexistencia entre especies. Los depredadores tope a menudo tienen fuerte efecto sobre la dinámica trófica y diversidad de los sistemas donde ocurren. La desaparición de depredadores tope puede facilitar la incursión de depredadores invasivos o la liberación de la población de mesodepredadores nativos (Palomares y Caro 1999, Terborgh et al. 2001, Moreno et al. 2006). De manera que, los gremios de carnívoros formados por especies de gran peso ecológico como: jaguar (*Panthera onca*), puma (*Puma concolor*) y ocelote (*Leopardus pardalis*), ejercen una fuerte presión en la estructura de las comunidades neotropicales. El jaguar ha sido considerado como especie sombrilla y considerado como clave para las iniciativas de conservación para preservar comunidades enteras (Davis et al. 2011). Sin embargo se ha documentado, que la protección simultánea de múltiples carnívoros no ha sido una tarea sencilla, puesto que la competencia interespecífica puede dar lugar a relaciones negativas entre especies dominantes "depredador tope" y especies más pequeñas "mesodepredador". La competencia puede causar la repartición del nicho y permitir que los competidores dominantes exploten los recursos preferidos y forzar a las especies subordinadas a evitar localidades usadas por los carnívoros más grandes (Schoener 1974, Caro y Stoner 2003). En este sentido, la competencia intragremio es más intensa, cuando las especies están más emparentadas, tienen mayor sobreposición de dietas y similitudes en el tamaño corporal (Donadio y Buskirk 2006). De tal forma, que el enfoque a nivel de gremio es importante para entender las estrategias de la

asociación de especies (Jaksic 1981), la estructura ecológica y la dinámica de las comunidades, así como el funcionamiento del mismo ecosistema. Las interacciones ecológicas y los mecanismos que permiten la coexistencia han sido estudiados y debatidos desde hace varias décadas (MacArthur y Levins 1967; Schoener 1974). El enfoque tradicional ha sido que las especies simpátricas se dividen los recursos (Schoener 1974), especialmente en los ejes: dieta, espacio y tiempo (Azevedo 2008). Sin embargo, el análisis en conjunto de dichos ejes ayuda a entender con mayor claridad las estrategias que rigen la estructura de la comunidad.

Justificación

El análisis del uso de recursos por las especies que habitan las comunidades, proporciona información para la conservación de múltiples especies. Por lo que es necesario conocer cómo se relacionan las especies en un mismo espacio. Es decir, si la conservación de puma está encaminada a la conservación de jaguar o viceversa y se asume que conservando a éstas “especies sombrilla” conservamos a todas las especies por debajo de éstas, es importante evaluar a nivel de gremios si los depredadores tope funcionan verdaderamente como especies sombrilla en el ecosistema o si en su defecto están desplazando a las especies subordinadas. Dichas evaluaciones ayudan a delinear las decisiones, estrategias y acciones a tomar en el manejo y conservación de especies en el ecosistema completo.

Hipótesis

Debido a la gran diversidad ecológica, morfológica y conductual de los carnívoros. El tamaño del depredador ha sido sugerido como importante para determinar la repartición de recursos. De tal forma que los pequeños carnívoros pueden evitar a los grandes carnívoros y entrar en conflicto con la preferencia del hábitat más óptimo, evasión temporal o el tipo y tamaño de presas consumidas. En relación con el comportamiento ordinario de las especies, en este estudio se espera la identificación de 3 grupos: depredadores tope (*Puma concolor* y *Panthera onca*), mesodepredadores carnívoros (*Leopardus pardalis*, *Leopardus wiedii* y *Puma yagouaroundi*) y mesodepredadores omnívoros (*Nasua narica* y *Urocyon cinereoargenteus*), en relación a las tres dimensiones del nicho a evaluar (alimento, espacio y tiempo).

Objetivos

Evaluar el uso de recursos en un gremio de depredadores potencialmente competitivos (*Panthera onca*, *Puma concolor*, *P. yagouaroundi*, *Leopardus wiedii*, *L. pardalis*, *Urocyon cinereoargenteus* y *Nasua narica*) para reconocer las estrategias de coexistencia que rigen su permanencia en el Parque Natural Sierra Nanchititla, México.

Objetivos específicos

Describir las técnicas empleadas para analizar el nicho trófico de carnívoros silvestres y obtener un panorama más completo.

Determinar los perfiles de ácidos biliares de especies de carnívoros en cautiverio para identificar excrementos colectados en campo y obtener mayor certidumbre en los datos.

Determinar y comparar la composición del nicho trófico para cada especie del gremio de depredadores.

Determinar y comparar el hábitat usado entre los diferentes depredadores, para conocer las características asociadas al uso y repartición espacial.

Describir y comparar el patrón de actividad entre los miembros del gremio de depredadores, para conocer el grado de asociación o evasión temporal.

Resultados

Capítulo I *Técnicas para el estudio de la dieta de carnívoros*

Yuriana Gómez-Ortiz, Ricardo Rubio-Rodríguez, Octavio Monroy-Vilchis y Arturo Salame-

Méndez **Publicado en: *Ecología de Puma concolor en la Sierra Nanchititla, México (2013).***

ISBN 978-607-422-413-9. En español.

INTRODUCCIÓN

Los hábitos alimentarios al igual que la abundancia, uso de hábitat y ámbito hogareño es uno de los parámetros ecológicos más importante dentro de la biología de los grandes felinos y una pieza fundamental en los planes de manejo de este tipo de animales (Monroy-Vilchis *et al.* 2009).

El análisis de la dieta por medio de la identificación de los componentes encontrados en los excrementos, ha sido uno de los métodos indirectos más usado, debido a la relativa facilidad de su colecta (Litvaitis 2000) lo que constituye ser un método tanto no-destructivo como no-invasivo (Valdespino *et al.* 2007). La colecta de excrementos nos permite identificar núcleos de actividad, hábitos alimentarios, cambios estacionales de alimentación, inventarios de especies presa, el papel que se juega en la dispersión, salud y enteroparásitos potenciales (Chame 2003). Además de ser un método confiable cuando se hace una correcta identificación de la especie presa, así como de la procedencia del excremento.

Históricamente ha existido controversia respecto a la forma en que se identifican los excrementos en campo, debido a que se utilizan solo características morfológicas que suelen ocasionar confusión, que no son estrictamente constantes o bien que se consideran subjetivas ya que la correcta identificación depende de la experiencia del investigador (Salame-Méndez *et al.* 2012). Sin embargo, en este estudio además de considerar características tales como el

diámetro, longitud, color y peso, entre otras *sensu* Aranda (2000), se recomienda asociar los excrementos colectados con otros rastros como las huellas o fotografías tomadas con trampa-cámara que son ubicadas a lo largo de los trayectos de colecta que aseguran el tránsito del animal. Otro método utilizado ha sido la obtención de perfiles de ácidos biliares especie-específica de animales cautivos y compararlos con el perfil obtenido para excrementos colectados en campo, lo cual ha permitido tener más certidumbre en la identificación (Salame-Méndez *et al.* 2012). Otros métodos analíticos han sido utilizados para la identificación de excrementos siendo uno de estos el de tipo molecular. Este permite hacer más precisa la identificación a partir de analizar secuencias de genes especie-específica (Valdespino *et al.* 2007).

Otra de las complicaciones en los estudios de dieta, está enfocada a la identificación de las especies presa. En este sentido, son pocos los trabajos que se han apoyado en la identificación sistemática del pelo encontrado en las heces para poder diferenciar entre especies presa. Lo anterior es importante de considerar ya que en muchas ocasiones se reduce y generaliza notablemente el listado de especies que conforman la dieta del carnívoro en cuestión.

Este capítulo tiene como finalidad, detallar las técnicas necesarias para un mejor análisis e interpretación de la dieta de especies de fauna silvestre, incluyendo la identificación de los excrementos colectados en campo, la identificación de los restos presentes en éstos, y el análisis de resultados.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizó una revisión de las metodologías empleadas y más recomendadas para el análisis de los hábitos alimentarios de especies de fauna silvestre.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Identificación interespecífica de excrementos

Para realizar la identificación interespecífica de los excrementos colectados en campo es necesario realizar una identificación sistemática y comparativa. Para lo cual recomendamos el uso del método de identificación por medio del análisis diferencial de ácidos biliares (AB) en los excrementos. Para ello es necesario inicialmente obtener los perfiles de AB de especies conocidas (cautiverio) a partir de comparar el perfil con el de AB puros utilizados como referencia. Posteriormente, se realizan las evaluaciones de los perfiles de AB de los excrementos de campo comparándolas con el perfil de AB particular de cada especie en cautiverio.

Se requiere de la colecta de excrementos de individuos en cautiverio de menos de dos días de evacuación (tanto de machos como de hembras) y que no hayan iniciado ningún proceso de descomposición por hongos o bacterias. Para lo cual se recomienda introducir la parte del excremento a usar (0.500 a 1 gramo), en etanol al 70% o 96% y etiquetar registrando la especie, fecha y nombre del lugar (localidad).

Los ácidos biliares que generalmente se utilizan como estándares de referencia son: taurocólico, taurodeoxicólico, glicocólico, cólico, deoxicólico, quenodeoxicólico, ursocólico, litocólico y dehidrocólico, así como de colesterol (Co) (Sigma-Aldrich®, Co., USA). Los procedimientos para la preparación de los estándares, la evaluación cromatográfica, el revelado y el cálculo para obtener el Rf, se sugieren como lo descrito por Salame-Méndez *et al.* (2012), en su método optimizado. Brevemente, cada estándar de AB y Co se prepara con etanol absoluto a una concentración final de 10 mg/mL. La separación cromatográfica de los estándares de AB y Co, así como el perfil de los excrementos correspondientes a las especies

conocidas y de campo se desarrollan en cromatoplasmas de vidrio (20 x 20 cm) cubiertas con gel de sílice e indicador para absorción UV a 254 nm (Merck®). De cada estándar como en conjunto de estos, así como de la solución de extracción realizada al excremento o de la solución etanólica en donde se preservaban los excrementos, se toma una alícuota de 1-2 µL y se deposita en el punto de aplicación marcado previamente en la base de la cromatoplasma. La separación entre cada punto de aplicación es de 2 cm. Posteriormente las cromatoplasmas se introducen en el interior de la cámara cromatográfica, la cual es saturada previamente con el sistema cromatográfico elegido (Tabla 1). La placa se extrae de la cámara cuando el sistema de disolventes llega hasta la línea de paro que generalmente es 2 cm antes del final de la cromatoplasma. Se deja que se evaporen los disolventes orgánicos teniendo la precaución de que sea en un lugar aireado o en una campana de extracción. Una vez secas las cromatoplasmas se rocían con el revelador y luego se introducen a una estufa durante 15-20 minutos a una temperatura de 150°C. Enseguida, se visualizan las manchas obtenidas. Del centro de cada una de estas se registra la distancia que se desplazó a partir del punto de aplicación y se divide entre la distancia que se desplazó la fase móvil (sistema cromatográfico). El resultado obtenido denominado R_f es específico para cada sustancia analizada bajo condiciones de temperatura, humedad relativa y sistema cromatográfico de disolventes utilizado. Cabe resaltar que los sistemas cromatográficos y el revelador a ser usados para evaluar el perfil de AB en los excrementos deben ser estandarizados previamente (Salame-Méndez *et al.* 2012).

Tabla 1. Principales sistemas cromatográficos y reveladores analizados para la separación de ácidos biliares y colesterol (Salame-Méndez *et al.* 2012).

Sistemas cromatográficos	Reveladores
Solución de Petcoff: Hexano: metil-etilcetona: ácido acético (56:36:8 v/v, Chávez, 1979).	Solución de ácido sulfúrico al 50% (Cazón y Sührling, 1998).
Tolueno: ácido acético: agua (5:5:1 v/v, Roscoe y Fahrenbach, 1963).	Anisaldehído: ácido acético glacial: ácido sulfúrico concentrado (0.5:50:1 v/v, Kritchevsky <i>et al.</i> 1963).
Cloroformo: metanol: ácido acético (80:12:3 v/v, Siegfried y Elliott, 1968).	P-dimetil-amino-bensaldehído: ácido acético glacial: ácido sulfúrico concentrado (0.5:50:1 w/v/v).
Tolueno:metanol: ácido acético glacial (60:20:3 v/v)	Ácido fosfomolibdico en solución de etanol al 10% (Siegfried y Elliott, 1968).
	Vainillina: ácido acético glacial: ácido sulfúrico concentrado (0.5:50:1 w/v/v).
	β-resorcialdehído: ácido acético glacial: ácido sulfúrico concentrado (0.5:50:1 w/v/v).
	Piperonal:ácido acético glacial: ácido sulfúrico concentrado (0.5:50:1 w/v/v).
	Yodo (durante 1 hora).

Identificación de especies presa por medio del pelo

Para la elaboración de una guía de identificación de mamíferos a través del pelo, es necesario que los individuos de los cuales se toman las muestras de pelo estén clasificados y depositados en colecciones científicas *ad hoc* y museos, procurando que los organismos sean de la región o al menos el lugar de colecta tenga condiciones similares al lugar de estudio. Una vez obtenidas las muestras de pelo, se procede a analizar 10 pelos de la parte dorsal de cada especie de los cuales se toman datos de longitud, patrón de tonalidad y forma, con la ayuda de microscopio estereoscópico (Apéndice 1).

Posteriormente, los pelos se preparan usando el método propuesto por Monroy-Vilchis y Rubio-Rodríguez (2003), donde primero se limpian los pelos con detergente anti grasa

durante 24 horas, para posteriormente ser colocados en xilol el cual sirve como removedor de melanina. Dependiendo del grosor del pelo, es el tiempo que dura en esta sustancia, siendo de 1 día para la mayoría de los roedores y hasta de 1 semana para algunos carnívoros. Teniendo certeza de la aclaración de los pelos, se realiza su montaje en portaobjetos usando bálsamo de Canadá como fijador, de esta manera se obtienen las preparaciones permanentes de los pelos.

Cuando las preparaciones quedan fijadas, se caracteriza el tipo de médula bajo el microscopio óptico y se miden el diámetro total y el diámetro de la médula (Apéndice 2), con ocular con reglilla en 400 aumentos para todos los casos. Así mismo, la coloración del pelo es abordada a partir de un patrón de tonalidad, compuesto por bandas oscuras o claras que evita la identificación subjetiva de colores. Con las características anteriormente descritas, se desarrolla una guía dicotómica de identificación.

De los excrementos colectados en campo se extraen 10 pelos de cada una de las especies presas encontradas por excremento. Como no se tiene certeza del tipo de pelo que se toma, se recomienda que se busquen aquellos que sean más largos, con un patrón de tonalidad constante y que estén completos de la base a la punta. Cabe mencionar que en ocasiones el pelo encontrado en los excrementos está muy deteriorado a causa del proceso digestivo sin embargo; frecuentemente se puede realizar la identificación de la presa con solo determinar el tipo de médula (aunque los pelos no estén completos).

Análisis del aporte de las especies presa en la dieta de carnívoros

Una vez que se encuentra un excremento en campo, éste es georeferenciado y se le toman algunos parámetros como peso (gr), longitud (mm) y diámetro (mm). Se registran e identifican los rastros asociados como las huellas, pelo del depredador y en ocasiones la presencia de restos vegetales que cubren el excremento. Se toma un pequeño fragmento del

excremento y se coloca dentro de un recipiente y se le agrega alcohol al 70% o 96% para su posterior identificación por medio de la técnica de ácidos biliares.

Los excrementos se llevan al laboratorio y siguiendo la metodología propuesta por Monroy-Vilchis *et al.* (2009) se secan a temperatura ambiente por un periodo de 3 a 5 días para evitar la proliferación de hongos u otros microorganismos y enseguida se colocan en una malla fina para ser lavados con agua corriente y detergente, y evitar la pérdida de material, y nuevamente se dejan secar. Después se colocan en cajas de Petri y con ayuda de pinzas y agujas de disección, se separan los componentes para ser identificados. Los restos de huesos son identificados con ayuda de colecciones de esqueletos y la identificación del pelo se realiza a nivel macroscópico mediante la comparación con colecciones de pieles y a nivel microscópico con ayuda de la guía de identificación de mamíferos terrestres del Estado de México (Monroy-Vilchis y Rubio-Rodríguez 2003).

Cada una de las presas identificadas en los excrementos reciben el nombre de componentes y éstos son clasificados generalmente en clases, ordenes, géneros y especies, los datos son analizados a través de frecuencia absoluta (FA), que indica las veces que aparece un componente en el total de los excrementos y por medio de frecuencia de ocurrencia (FO), que representa el porcentaje de los excrementos en que aparece un componente, mediante la siguiente fórmula:

$$FO = (FA / N) * 100$$

Dónde:

FA= Frecuencia absoluta del componente.

N= Número total de excrementos analizados (Aranda 2000).

Por otra parte, los componentes también pueden ser analizados a partir del porcentaje de aparición (PA), el cual indica el porcentaje en que aparece un componente respecto al total de los componentes identificados:

$$PA = (FA / Ft) * 100$$

Dónde:

FA= Frecuencia absoluta del componente.

Ft= Suma de todas las apariciones (Aranda 2000).

Debido a que con los cálculos anteriores se llega a sobrestimar la importancia de presas grandes o bien se subestima la importancia de especies pequeñas se realiza un análisis de biomasa relativa consumida (BRC) utilizando la siguiente fórmula:

$$BRC = (FA * Y) / \sum(FA * Y)$$

Dónde:

BRC= Biomasa relativa consumida (%).

FA= Frecuencia absoluta.

Y= Factor de corrección de Ackerman *et al.* (1984).

El factor de corrección de Ackerman *et al.* (1984) se calcula a partir de la siguiente fórmula:

$$Y = 1.980 + 0.035X$$

Dónde:

Y= Peso del alimento consumido para generar un excremento por especie presa.

X= Peso total de la presa viva (kg).

Con ayuda de la BRC y el peso promedio de las presas se calcula el número relativo de organismos consumidos:

$$\text{NROC} = (\text{BRC} / p) / \sum(\text{BRC} / p)$$

Dónde:

NROC= Número relativo de organismos consumidos (%).

BRC= Biomasa relativa consumida (%).

p= Peso promedio de la presa (kg).

Además, como medio de comparación se puede emplear el factor de Monroy-Vilchis *et al.* (enviado) para determinar el número mínimo de organismos consumidos, el cual considera la biomasa máxima ingerida por pumas cautivos (6.13kg/puma/día), lo cual evita la subestimación del número de presas grandes consumidas:

$$\text{NMOC} = \text{FA} / Y'$$

Dónde:

NMOC= Número mínimo de organismos consumidos.

FA= Frecuencia absoluta.

Y' = Número de excrementos depositados (Monroy-Vilchis *et al.* enviado).

El número de excrementos depositados es determinado con el factor de Monroy-Vilchis *et al.* (enviado):

$$Y' = (0.60538) X^{(0.30555)}$$

Dónde:

Y' = Número de excrementos.

X = Biomasa ingerida (gr).

Con base en los requerimientos de biomasa consumida por puma (447.5-2226.5 kg/año Monroy-Vilchis *et al.* enviado), se puede calcular el número de organismos consumidos por puma al año:

$$\text{NOC} = R * pp / P$$

Dónde:

NOC = Número de organismos consumidos (puma/año).

R = Requerimiento de biomasa por puma (kg).

pp = Número mínimo de organismos consumidos dividido entre la suma del número mínimo de organismos consumidos total.

P = Peso promedio de la presa (kg).

Identificación interespecífica de los excrementos colectados

Los excrementos de carnívoros proveen una valiosa información, pero donde habitan varios carnívoros de talla y hábitos similares, la confiabilidad en la identificación de la especie que deposita el excremento ha sido un impedimento fundamental para su análisis (Farrell *et al.* 2000).

En la mayoría de los estudios que se basan en el análisis de excrementos, se consideran características tales como el tamaño, forma, olor y color; además de la asociación con rastros específicos como huellas o rascaderos para identificar los excrementos (Figura 1).

Sin embargo, esta clase de evidencia frecuentemente no está presente, debido a que varias de las características son sensibles a las condiciones del ambiente. Además, las características externas de los excrementos pueden ser afectados por factores como la salud, la composición de la dieta, la talla y la edad de los individuos. Del mismo modo, diferentes especies de carnívoros pueden producir excrementos similares en forma y tamaño (Fernández *et al.* 1997, Cazón *et al.* 2009).



Figura 1. A) Huella; B) excremento de *Puma concolor* encontrados en la Reserva Natural Sierra Nanchititla

La identificación de excrementos más certera se ha realizado por medio de técnicas moleculares como la extracción de ADN mitocondrial (Ernest *et al.* 2000) o de ácidos biliares en los excrementos (Cazón *et al.* 2009). Sin embargo; estos métodos requieren de la inversión de tiempo y sugieren un gasto económico mayor. De los dos anteriores, el enfoque más reciente es utilizar la información del ADN mitocondrial de células epiteliales que se adhieren de los intestinos del animal que defeca o regurgita (Litvaitis 2000). No obstante, al llevar a cabo esta técnica en campo, para carnívoros grandes han surgido dos limitantes potenciales: ubicar las muestras de excrementos intactos y recuperar las secuencias de ADN de los excrementos colectados en la estación húmeda. Además al utilizar primers para carnívoros la

dieta puede influir al amplificar el ADN, algunos componentes vegetales pueden inhibir la extracción de ADN y las reacciones de la PCR, aunque el problema más común es la poca recuperación de ADN (Farrell *et al.* 2000).

Identificar excrementos por medio de cromatografía en capa fina a partir de ácidos biliares ha sido una técnica satisfactoria y práctica para distinguir excrementos de varias especies de carnívoros, ya que existen marcadas diferencias entre los ácidos biliares que hay entre especies (Capurro *et al.* 1997, Salame-Méndez *et al.* 2012; Tabla 2). Así mismo, es importante mencionar que es necesario realizar la determinación de perfiles de AB para otros félidos (*i.e.* *Leopardus wiedii*, *L. pardalis*, *Puma yagouaroundi*). Debido a que la falta de métodos para diferenciar las heces de estas especies en simpatria ha limitado principalmente los estudios de dieta.

Los ácidos biliares son moléculas anfipáticas de la bilis cuya función digestiva es la emulsión de grasas en el duodeno, por lo que son comunes como parte de los excrementos. Los ácidos biliares son notablemente estables por lo que es posible su identificación en excrementos (Major *et al.* 1980). Actualmente los perfiles de ácidos biliares fecales, establecidos mediante cromatografía en capa fina han resultado ser especie-específicos e invariantes tanto dentro de excrementos de un mismo individuo como entre excrementos de diferentes individuos de una misma especie (Guerrero *et al.* 2006).

Tabla 2. Perfil de ácidos biliares encontrados en tres especies de felinos mexicanos (Johnson *et al.* 1984, Fernández *et al.* 1997, Cazón *et al.* 2009).

Especie	Col	Deox	Quen	Lit	Hiod	Hyoc
<i>P. concolor</i>	X	X	X	X	--	X
<i>P. onca</i>	X	X	--	X	--	X
<i>L. rufus</i>	X	X	X	X	X	--

Col= Cólico, Deox= Deoxicólico, Quen= Quenodeoxicólico, Lit= Litocólico, Hiod= Hiodeoxicólico, Hyoc= Hyocólico, X= presencia.

Identificación de especies presa a través del pelo

En muchos estudios el análisis de la dieta de *Puma concolor* se ha realizado a través de la colecta y análisis de excrementos, por ser métodos no destructivos (Litvaitis 2000), los excrementos son fáciles de coleccionar y principalmente debido a que las oportunidades para observarlo de manera silvestre son extremadamente raras ya que se trata de individuos crípticos, crepusculares, nocturnos y que normalmente evaden a los humanos (Logan y Sweaner 2001).

En los excrementos analizados, los individuos consumidos son identificados a través de restos de huesos, garras, pezuñas, fragmentos de caparzones, plumas, dientes, escamas, materia vegetal y pelo principalmente, que son encontrados en los excrementos. Las referencias utilizadas para la identificación son colecciones de animales, que incluyen pieles o esqueletos y guías o manuales de identificación de mamíferos a través del pelo (Monroy-Vilchis y Rubio-Rodríguez 2003).

El pelo es una característica distintiva de los mamíferos, tiene una composición y una estructura tan característica que permite afirmar que constituye un carácter exclusivo entre los miembros de la clase Mammalia y útil en la identificación taxonómica de las especies (Moore *et al.* 1974, Weichert y Presh 1981, Arita y Aranda 1987, Kitsos *et al.* 1995).

Dentro del concepto de rastro, los pelos quedarían incluidos en la categoría de restos orgánicos, sirviendo como parte de un método indirecto en el estudio de los mamíferos silvestres. De esta manera, una muestra de pelo encontrada en cierto lugar y correctamente identificada constituye una prueba de la presencia de la especie determinada en ese sitio, contribuyendo así a los datos sobre la distribución de la especie y enriqueciendo o completando la lista faunística de la zona (Arita 1985). La aplicación más frecuente de la identificación de los pelos ha sido en el estudio de hábitos alimentarios en carnívoros. Son muy conocidos los trabajos de dieta de especies de carnívoros por medio del análisis de excrementos, sin embargo debido a la diversidad de especies presa; es necesaria la elaboración de guías de identificación de mamíferos por región que ayuden a elaborar un listado más completo de las especies que forman parte de la dieta del carnívoro en cuestión (Monroy-Vilchis y Rubio-Rodríguez 2003, Monroy-Vilchis *et al.* 2009).

Lo importante en esta técnica es tratar de medir y analizar las características menos complicadas, para poder obtener una guía de identificación lo más fácil y práctica de usar, por lo que no se contemplan características de las escamas externas, pues eso hace más complicada la determinación. Arita (1985) y Wallis (1992) aseguran que estas carecen de valor para la clasificación del pelo de mamíferos terrestres, siendo útil únicamente para el caso de organismos voladores. Existen trabajos en los que se toma en cuenta el color del pelo (Moore *et al.* 1974), el cual podría interpretarse de manera subjetiva, pues todo dependerá de la intensidad de luz que se use para su observación (Tumilson 1983), por lo que se recomienda

que la intensidad de pigmento y su distribución sea una característica práctica y libre de interpretaciones; y se considere únicamente como bandas claras u oscuras.

La identificación de algunas especies puede llegar a ser sencilla si en la zona de estudio existen familias y/o géneros monoespecíficos, por lo que en muchos casos, con la simple observación del tipo de medula se puede identificar la especie de procedencia. Ésta técnica, además de la observación de restos óseos, es la más confiable, utilizada y económicamente más rentable en los últimos 10 años para determinar dietas de carnívoros. Otra aplicación de este tipo de trabajos puede dirigirse a la caracterización de la dieta de búhos por medio de las egagrópilas.

Bekoff (1992) y Dixon (1992) han reportado diferencias del pelo de coyote, lobo, lince y puma, respectivamente en relación a diferencias geográficas. Por otro lado, Moen y Severinghaus (1984) al comparar entre individuos el pelaje de venado cola blanca, no encontraron diferencias significativas en longitud y diámetro entre sexos ni entre edades, sin embargo, hacen falta trabajos para otras especies y determinar si estas propiedades se pueden generalizar para cualquier especie de mamíferos.

Evaluación del aporte de las presas en la dieta de carnívoros

En la mayoría de los estudios de hábitos alimentarios el aporte de las presas es evaluado del valor obtenido a partir de la frecuencia absoluta en la que aparece cada presa del total de los excrementos colectados o del total de las especies identificadas. Para un análisis más completo, Ackerman *et al.* (1984) proponen analizar la composición de la dieta a partir de la biomasa relativa consumida, así como el número de individuos relativos consumidos y formulan un factor de corrección que obedece a una relación lineal $Y = 1.980 + 0.035X$. Con la misma finalidad, Monroy-Vilchis *et al.* (enviado) proponen un factor de corrección para estudios de dieta de puma, en donde la relación entre la biomasa ingerida y el número de

excrementos expulsados obedece al siguiente modelo potencial $Y = 0.60538 X^{(0.30555)}$. Adicionalmente, con el primero se calcula el aporte en biomasa de la presa ingerida así como el número relativo de individuos consumidos y el segundo permite el cálculo del número mínimo de individuos ingeridos. Ambos cálculos permiten evitar sobrestimaciones o subestimaciones de presas en relación a la biomasa ingerida y particularmente el segundo evita la subestimación de presas grandes al considerar un máximo de biomasa ingerida por puma. Debido a que las presas grandes no son consumidas en su totalidad por un solo puma aun cuando este regrese en los días subsecuentes a alimentarse de la presa (Monroy-Vilchis *et al.* enviado, Núñez *et al.* 2000, Logan y Swenor 2001).

Por otra parte, con fines de una evaluación de hábitos alimenticios se ha recomendado considerar la demanda energética del depredador (Kcal/día), respecto al aporte energético de la presa consumida (Kcal/kg). Lo que permite hacer aproximaciones de la capacidad de carga nutricional del área de estudio y una descripción de la dieta más completa (Gómez-Ortiz *et al.* 2011).

REFERENCIAS

- Ackerman B. B., F. Lindsey y T. P. Hemker. 1984. Cougar food habits in Southern Utah. *Journal of Wildlife Management* 48: 147-155
- Aranda M. 2000. Huellas y rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz.
- Arita H. 1985. Identificación de los pelos de Guardia de mamíferos del Valle de México. Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Arita H. y M. Aranda. 1987. Técnicas para el estudio y clasificación de pelos. Cuadernos de Divulgación. INIREB, Xalapa, Veracruz.

- Bekoff M. 1992. Coyote: *Canis latrans*. In: Wild Mammals of North America. Chapman A. y G.A. Fieldhamer (eds.). 5ª ed. The Johns Hopkins, University Press, USA. 447-459 pp.
- Capurro. A. F, A. J. Novaro, A. Travaini y M. S. Romero. 1997. Improved Bile-Acid Thin-Layer Chromatography to Identify Feces of Neotropical Carnivores. *The Journal of Wildlife Management* 61 (4): 1424-1427
- Cazón A. y S. Sühring. 1998. A technique for extraction and thin layer chromatography visualization of fecal bile acids applied to neotropical felid scats. *Revista de Biología Tropical* 47 (1-2): 245-249
- Cazón, A. V., V. D. Juárez, J. A. Monjeau y M. Lilienfeld. 2009. Discriminación de heces de Puma (*Puma concolor*) y Jaguar (*Panthera onca*) por identificación de sus ácidos biliares: Una técnica para el monitoreo de carnívoros silvestres. *Mastozoología Neotropical* 16(2):449-453.
- Chame M. 2003. Terrestrial Mammal Feces: a Morphometric Summary and Description. *Memorias del Instituto Oswaldo Cruz. Río de Janeiro, Brasil. Vol. 98 (1). 71-94*
- Chavez M. N. 1979. Thin-layer chromatography separation of keto derivatives of free bile acids. *Journal of Chromatography* 162: 71-75
- Dixon K. R. 1992. Mountain Lion: *Felis concolor*. In: Wild Mammals of North America.
- Ernest H., M. Penedo, B. May, S. Sywanen y W. Boyce. 2000. Molecular tracking of mountain lions in the Yosemite Valley region in California: Genetic analysis using microsatellites and fecal DNA. *Molecular Ecology* 9: 433-441
- Farrell L. E., J. Roman y M. Sunquist. 2000. Dietary separation of sympatric carnivores identified by molecular analysis of scats. *Molecular Ecology* 9: 1583-1590

- Fernández G. J., J. C. Corley y A. F. Capurro. 1997. Identification of cougar and jaguar feces through bile acid Chromatography. *Journal of Wildlife Management* 61 (2): 506-510
- Gómez-Ortiz Y., O. Monroy-Vilchis, V. Fajardo, y V. Urios. 2011. Is food quality important for carnivores? The case of *Puma concolor*. *Animal biology* 61: 277-288
- Guerrero C., L. Espinoza, H. M. Niemeyer y J. A. Simonetti. 2006. Using fecal profiles of bile acids to assess habitat use by threatened carnivores in the Maulino forest of central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 79: 89-95
- Johnson M. K., R. Belden y D. R. Aldred. 1984. Differentiating mountain lion and bobcat scats. *Journal of Wildlife Management* 48:239-244.
- Kitsos A., L. Hunter, J. Sabnis y A. Metha. 1995. A guide to identification of some Indian mammals hairs. In: *Wildlife research and management Asian and American approaches*.
- Kritchevsky, D., D. S. Martak y G. H. Rothblat. 1963. Detection of bile acids in Thin-layer chromatography. *Analytical Biochemistry* 5:388-392
- Litvaitis J. A. 2000. Investigating food habits of terrestrial vertebrates. In: *Research Techniques in Animal Ecology*. Boitani L. y T. K. Fuller (eds.). Columbia University Press. New York, USA. 165-190 pp.
- Logan K. A. y L. L. Swenar. 2001. *Desert Puma*. Island press, Washington. USA.
- Major M., M. K. Johnson y T. F. Kellogg. 1980. Identifying scats by recovery of bile acids. *Journal of Wildlife Management* 44 (1): 290-293
- Moen A. N. y C. W. Severinghaus. 1984. Hair depths of the winter coat of white-tailed deer. *Journal Mammals* 65 (3): 497-499

- Monroy-Vilchis O. y R. Rubio-Rodríguez. 2003. Guía de identificación de mamíferos terrestres del Estado de México, a través del pelo de guardia. Universidad Autónoma del Estado de México, México.
- Monroy-Vilchis O., Y. Gómez, M. Janczur y V. Urios. 2009. Food niche of *Puma concolor* in Central México. *Wildlife Biology* 15 (1): 97-105
- Moore T.D., L. E. Spence, C. E. Dugnolle y W.G. Hepworth. 1974. Identification of the dorsal guard hair of some mammals of Wyoming. Bulletin 14. Wyoming, Game Fish Department.
- Núñez R., B. Miller y F. Lindsey. 2000. Food habits of jaguars and pumas in Jalisco, Mexico. *Journal of Zoology* 252: 373-379.
- Roscoe, H. G. y M. J. Fahrenbach. 1963. Removal of fecal pigments and its application to the determination of fecal bile acids in the rat. *Analytical Biochemistry* 6: 520-529.
- Salame-Méndez, A., M. Andrade-Herrera, L. Zamora-Torres, H. Serrano, S. Soto-Mendoza, A. Castro-Campillo, J. Ramírez-Pulido y J. Haro-Castellanos. 2012. Método optimizado para evaluar ácidos biliarés de muestras fecales secas o preservadas en etanol como herramienta para identificar carnívoros silvestres. *Acta Zoológica Mexicana* 28(2): 305-320.
- Siegfried, C. M. y W. H. Elliott. 1968. Separation of bile acid of rat bile by thin-layer chromatography. *Journal of Lipid Research* 9: 294–295
- Tumilson R. 1983. An Annotated Key to the Dorsal Guard Hairs of Arkansas Game Mammals and Furbearers. *The Southwestern Naturalist*. 28 (3): 315-323.

Valdespino, C., R. Martínez-Mota, L. M. García-Feria y L. E. Martínez-Romero. 2007. Evaluación de eventos reproductivos y estrés fisiológico en vertebrados silvestres a partir de sus excretas: Evolución de una metodología no invasiva. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 23(3):151-180.

Wallis R. L. 1992. A Key for the identification of guard hairs of some Ontario mammals. *Canadian Journal of Zoology* 71: 587-591

Weichert C. K. y W. Presh. 1981. *Elementos de anatomía de los cordados*. 4ª edición. Mc. Graw-Hill, México.

Capítulo II *Guía de identificación de excrementos de carnívoros*

mediante ácidos biliares

Yuriana Gómez-Ortiz¹, Belén G. Herrera-Flores², Octavio Monroy-Vilchis¹ y Víctor M. Fajardo¹. **En preparación: *Acta Zoológica Mexicana***

¹Estación Biológica Sierra Nanchititla, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México, Instituto Literario 100, Centro, 50000, Toluca, México.

²Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de Yucatán. Carretera Mérida-Xmatkuil Km. 15.5, Apdo. Postal: 4-116 Itzimná, C.P: 97100. Mérida, Yucatán, México.

Resumen

La identificación morfológica de excrementos de carnívoros silvestres puede llevar a una caracterización errónea, especialmente cuando se trata de especies simpátricas que comparten dieta y tamaño corporales similares, o cuando las condiciones ambientales modifican dichas características. El perfil de ácidos biliares fecales para la identificación de las especies ha sido una técnica práctica para reducir dicha incertidumbre. En este trabajo se obtuvo el perfil de ácidos biliares de excrementos de carnívoros en cautiverio a través de la técnica de cromatografía en capa fina (TLC). Ocho ácidos biliares conocidos y cuatro desconocidos fueron detectados en las especies de estudio. El colesterol, el ácido cólico y el deoxicólico/quenodeoxicólico estuvieron presentes en todas las muestras. El ácido dehidrocólico estuvo ausente en las muestras de mesodepredadores. El ácido glicocólico y un spot desconocido entre el cólico y el deoxicólico/quenodeoxicólico en las muestras de puma (*Puma concolor*) lo distinguen de jaguar (*Panthera onca*). Los resultados de este estudio ayudan a realizar análisis de

dieta, abundancias y confirmar la presencia de especies, particularmente entre felinos pequeños pues no existía antecedente para diferenciar sus excrementos interespecíficamente.

Palabras clave: Ácidos biliares fecales, carnívoros, mesocarnívoros, cromatografía, excrementos.

Abstract

Morphological analysis of the stool sample may lead to misidentification, especially when it comes to sharing diet sympatric species and size, or when environmental conditions change their characteristics. One solution is the use of the fecal bile acid profile for species identification. The objective of this study was to characterize the droppings of carnivores by identifying bile acids. Eight known bile acids and four unknown species were detected in the study. The frequency of appearance of bile acid spots ranged between 60 and 100 percent. Cholesterol, cholic acid and deoxycholic / chenodeoxycholic were present in all samples. Dehydrocholic acid was absent in samples mesopredator therefore was considered as reference for the distinction between top predators and mesopredators. Glycolic acid and a spot between colic and deoxicolic/quenodeoxicolic acids in scats of puma (*P. concolor*) differentiated them from jaguar (*Panthera onca*). This results strength studies about diet, abundance and help to confirmed species presence specifically in small felids species.

Keywords: Bile acids, carnivores, mesocarnivores, chromatography, scats

Introducción

La identificación de rastros ha sido utilizada como un método de muestreo no invasivo para mamíferos, que constituye una herramienta para el estudio de especies difíciles de observar y capturar, o para aquellos animales de hábitos crípticos (Chame 2003). Sin embargo, este tipo de identificación puede llevar a datos erróneos, especialmente cuando se trata de especies simpátricas que comparten una dieta y tamaño similares, o cuando por el paso del tiempo o las condiciones ambientales modifican las características de los excrementos (Capurro *et al.* 1997; Cazón y Sühling 1998).

El perfil de ácidos biliares fecales y su concentración relativa son específicos para cada especie (Cazón y Sühling 1998). El perfil de ácidos biliares es caracterizado por medio de la cromatografía en capa fina (TLC), la cual ofrece ventajas prácticas como equipo relativamente económico, facilidad de operación, tiempo de análisis corto y una alta eficiencia al analizar simultáneamente un gran número de muestras (Salame *et al.* 2012). Por lo que se ha sugerido como un técnica practica para la identificación de especies a partir de excrementos (Cazón *et al.* 2009) y ha sido aplicada para varias especies de mamíferos, principalmente carnívoros y especies difíciles de avistar como los felinos, ya que estas especies contienen una baja concentración de pigmentos vegetales que pudieran interferir en la identificación (Major *et al.* 1980; Cazón *et al.* 2009). En la actualidad no existen reportes en los que se incluyan especies de felinos pequeños (*Puma yagouaroundi*, *Leopardus wiedii* y *L. pardalis*), lo cual ha limitado su estudio biológico (dietas, abundancias, presencia). En este estudio se obtuvieron los perfiles de ácidos biliares a partir de excrementos de carnívoros en cautiverio y a través de la técnica de cromatografía en capa fina (TLC), para obtener una guía que ayude a diferenciar especies morfológicamente similares y simpátricas.

De mayo a julio del 2012 se colectaron excrementos de carnívoros en cautiverio en varios sitios del país. En Tekax, Yucatán y San Cristóbal de las Casas y el Zoológico Miguel Álvarez del Toro (ZOOMAT), Chiapas. En el primero, se colectaron excrementos de ocelote (*L. pardalis*), tigrillo (*L. wiedii*) y jaguarundi (*P. yagouaroundi*) y en los últimos, se colectaron muestras de jaguar (*P. onca*), puma (*P. concolor*), zorra (*U. cinereoargenteus*), coyote (*C. latrans*) y mapache (*P. lotor*).

Los excrementos fueron procesados en el Centro de Investigación en Recursos Bióticos de la Universidad Autónoma del Estado de México (UAEMex). Todas las muestras fueron preservadas en alcohol al 96% o 70%. El perfil de ácidos biliares se obtuvo mediante la técnica de cromatografía en capa fina (TLC).

Los ácidos biliares estándares que se utilizaron como referencia fueron: cólico, deoxicólico, dehidrocólico, taurocólico, taurodeoxicólico, quenodeoxicólico, litocólico y glicocólico (Sigma Aldrich Chemical Co), así como el colesterol (Co; Sigma Aldrich Chemical® Co), mismos que fueron diluidos en la siguiente proporción: ácidos biliares 10 mg/mL en etanol absoluto= 0.1% y colesterol 10 mg/mL en cloroformo= 0.1%. La separación cromatográfica de los ácidos biliares y colesterol se realizó en cromatoplasmas de aluminio (10 x 10 cm) cubiertas con gel de sílice e indicador para absorción de radiación ultravioleta de 254 nm (Merck). De cada estándar de los ácidos biliares, colesterol y de las muestras, se aplicó en la cromatoplasma una alícuota de 0.7 µL a una distancia de 1 cm de la base; siendo el recorrido del sistema cromatográfico (frente del disolvente) de 8 cm y se introdujeron en una cámara cromatográfica de vidrio. Se aplicaron dos sistemas cromatográficos modificados de Salame *et al.* (2012), cloroformo, metanol y ácido acético (80:12:3 v/v) y cloroformo, etanol y ácido acético (80:45:3 v/v). Con la finalidad de separar los spots con menor distancia de

desplazamiento, el segundo sistema cromatográfico se dejó correr tres centímetros de la cromatoplaça. Cada muestra fue evaluada por triplicado y previa evaporación de los disolventes orgánicos, a cada placa se le aplicó el revelador de vainilla por aspersion (vainillina: ácido acético glacial: ácido sulfúrico concentrado 0.5:50:1 w/v/), y fueron secadas en un horno (Riossa-HS[®]) a 120°C durante seis minutos aproximadamente. Los spots se observaron bajo luz blanca y luz ultravioleta y se calculó el Rf (distancia recorrida por el compuesto/distancia recorrida por el disolvente) promedio de cada spot presente en el perfil obtenido.

Se identificaron ocho ácidos biliares conocidos y cuatro desconocidos en las especies de estudio (Tabla 3). La frecuencia de aparición de los spots de ácidos biliares osciló entre el 60 y 100 por ciento, aquellos spots con una frecuencia de aparición menor al 60% no fueron considerados para determinar un perfil. El colesterol, el ácido cólico y el deoxicólico/quenodeoxicólico estuvieron presentes en todas las muestras. Considerando el porcentaje de aparición de cada spot se generó el perfil de ácidos biliares para cada especie y una guía dicotómica para facilitar la identificación de las especies de este estudio (Tabla 4).

A diferencia de otros trabajos, en este estudio no fue posible separar el ácido quenodeoxicólico y deoxicólico, aun cuando se empleó doble sistema cromatografico para aumentar la separación (Salame *et al.* 2012). De manera que, ambos ácidos fueron considerados con el mismo Rf y la presencia del ácido dehidrocólico, fue importante para distinguir entre especies. El ácido dehidrocólico estuvo ausente en las muestras de mesodepredadores, por lo que se consideró como referencia para la distinción entre éstos y los depredadores tope (Tabla 3 y 4).

Tabla 3. Perfil de ácidos biliares de carnívoros en cautiverio

Spot	AB	Tigrillo	Ocelote	Jaguarundi	Coatí	Zorra	Mapache	Coyote	Puma	Jaguar	RF	Color
13	*		x	x							0.84	Rosado
12	Col	x	x	x	x	x	x	x	x	x	0.71	Morado
11	*		x								0.6	Azul
10	Dehi								x	x	0.54	Naranja
9	Lit		x	x				x	x	x	0.5	Morado-café
8	Deox	x	x	x	x	x	x	x	x	x	0.4	Verde oscuro
7	Quen	x	x	x	x	x	x	x	x	x	0.39	Café
6	*	x		x	x				x		0.31	Amarillo
5	Coli	x	x	x	x	x	x	x	x	x	0.28	Azul verdoso
4	Gly		x	x		x	x		x		0.15	Azul fuerte
3	*						x	x			0.12	Naranja
2	Td		x	x		x	x				0.1	Morado
1	Tc	x		x				x			0.07	Azul

AB: ácidos biliares, Col: colesterol, Dehi: dehidrocólico, Lit: litocólico, Deox: deoxicólico, Quen: quenodeoxicólico, Coli: cólico, Gly: glicólico, Td: taurodeoxicólico, Tc: taurocólico, *ácido biliar no identificado,

Para el caso de los depredadores tope, la diferencia entre el perfil de ácidos biliares de puma (*P. concolor*) y jaguar (*P. onca*) se debe a la presencia del ácido glicocólico y un spot desconocido entre el cólico y el deoxicólico/quenodeoxicólico en las muestras de puma (*P. concolor*).

Tabla 4 Frecuencia de aparición de los spots de ácidos biliares de los carnívoros en cautiverio

Spot	AB	Tigrillo	Ocelote	Jaguarundi	Coatí	Zorra	Mapache	Coyote	Puma	Jaguar
13	*		0.70	0.80						
12	Col	1.00	0.99	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	0.89
11	*		0.83							
10	Dehi								0.84	0.67
9	Lit		0.50	0.62				0.60	0.73	0.60
8	Deox	0.80	0.83	0.75	1.00	1.00	1.00	1.00	0.83	0.83
7	Quen	0.80	0.83	0.75	1.00	1.00	1.00	1.00	0.83	0.83
6	*	0.78		0.89	1.00				0.83	
5	Coli	0.71	0.60	0.80	1.00	0.75	1.00	0.75	0.83	0.78
4	Gly		0.60	0.92		0.75	0.60		0.94	
3	*						1.00	1.00		
2	Td		0.60	0.63		0.60	0.50			
1	Tc	0.80		0.76				1.00		

AB: ácidos biliares, *: AB no identificado

En el caso de los mesodepredadores, los excrementos de felinos pequeños fueron diferenciados como se indica: ocelote (*L. pardalis*) con la presencia de litocólico, un

spot desconocido sobre colesterol y un spot entre dehidrocólico y colesterol. Jaguarundi (*P. yagouaroundi*) con ácido litocólico, un spot sobre colesterol y un spot entre cólico y deoxicólico. Tigrillo (*L. wiedii*) con la presencia de un spot entre deoxicólico y cólico y la presencia de taurocólico (Tabla 5).

Para el resto de los mesodepredadores los excrementos fueron distinguibles entre ellos de la siguiente manera: coatí, (*N. narica*) con un spot entre deoxicólico y cólico. Zorra gris (*U. cinereoargenteus*) con cólico, glicólico y taurodeoxicólico. Mapache (*P. lotor*) con glicólico, taurodeoxicólico y un spot entre estos dos; y el coyote (*C. latrans*) con litocólico, un spot entre glicólico y taurodeoxicólico y la presencia de taurocólico (Tabla 5).

El uso de la técnica de TLC, permitió visualizar y determinar los ácidos biliares de los excrementos de las especies de interés de este estudio. Esta técnica supone que los ácidos biliares fecales siguen un patrón determinado para cada especie.

Quinn y Jackman (1994) sugieren que la dieta puede ser un factor que afecte la concentración de los ácidos biliares, debido a que los altos niveles de fibra en los excrementos pueden disminuir la detección de éstos. Sin embargo, hay que tener en cuenta que los felinos son principales consumidores de carne, la proporción de muestras fecales de campo con material fibroso es baja, por lo que el error causado por pigmentos vegetales es mínimo o nulo (Capurro *et al.*, 1997). Respecto a las muestras de omnívoros analizadas hay que tener en cuenta dicho factor y quizá sea necesario ser más estricto en el porcentaje de aparición considerado para generar cada perfil, aunque en este estudio sí pudieron ser identificadas.

Tabla 5. Guía dicotómica para la identificación de las especies mediante los ácidos biliares.

Perfiles de ácidos biliares de carnívoros en cautiverio:

- 1) Con dehidrocólico _____ depredadores tope
- 2) Sin dehidrocólico _____ mesodepredadores

Perfil de ácidos biliares depredadores tope:

- 1 a) Con colesterol, dehidrocólico, litocólico, quenodeoxicólico, deoxicólico y cólico_2
- b) Sin colesterol _____ NI
- 2 a) Con glicocólico y spot entre cólico y quenodeoxicólico _____ *Puma concolor*
- b) Sin glicocólico y spot entre cólico y quenodeoxicólico _____ *Panthera onca*

Perfil de ácidos biliares para mesodepredadores:

- 1 a) Con colesterol, deoxicólico/quenodeoxicólico y cólico _____ 2
- b) Sin colesterol _____ NI
- 2 a) Con taurodeoxicólico y glicólico _____ 3
- b) Sin taurodeoxicólico y glicólico _____ 6
- 3 a) Con litocólico y spot sobre colesterol _____ 4
- b) Sin litocólico y sin spot sobre colesterol _____ 5
- 4 a) Con spot entre dehidrocólico y colesterol _____ *Leopardus pardalis*
- b) Con spot entre cólico y deoxicólico _____ *Puma yagouaroundi*
- 5 a) Con spot naranja entre taurodeoxicólico y glicocólico _____ *Procyon lotor*
- b) Sin spot naranja entre taurodeoxicólico y glicocólico _____ *Urocyon cinereoargenteus*
- 6 a) Con taurocólico _____ 7
- b) Sin taurocólico _____ *Nasua narica*
- 7 a) Con litocólico _____ *Canis latrans*
- b) Sin litocólico y spot entre cólico y deoxicólico _____ *Leopardus wiedii*

En este estudio, aunque hubo algunas variaciones entre las muestras de la misma especie, se pudo obtener el perfil de ácidos biliares de todas las especies estudiadas, ya que los ácidos biliares estuvieron presentes más de un 60%, siendo *N. narica* la especie con el menor número de ácidos biliares en su perfil (cinco), y *P. yagouaroundi* la especie con el mayor número (10), el resto de las especies tenía entre seis y nueve. El color observado durante el revelado de las placas, permitió identificar los ácidos biliares en los perfiles aun teniendo el R_f muy parecido, exceptuando el quenodeoxicólico y deoxicólico, que no se separaron con el uso de nuestro sistema de disolventes orgánicos. Lo anterior debe ser tomado con precaución pues se ha sugerido evitar el uso de variables como el color o la concentración que resultan poco objetivas (Salame *et al.*, 2012), sin embargo pueden ser utilizadas como apoyo para la identificación cuando las diferencias no son muy evidentes.

En general, los perfiles de ácidos biliares fueron similares a los de otros carnívoros reportados, ya que el ácido deoxicólico estuvo presente en todas las especies de nuestro estudio y las especies de estudio reportadas por Major *et al.* (1980) para América del Norte. La presencia del ácido cólico en todas las especies de estudio fue similar a lo reportado por Guerrero *et al.* (2006) en el centro de Chile, pero difiere de las especies de estudio de Capurro *et al.* (1997) en el Neotrópico en donde solo seis de las nueve especies lo presentaron.

La ausencia del ácido dehidrocólico en los mesocarnívoros de nuestro estudio es similar a lo reportado en los estudios de Capurro *et al.* (1997) y Guerrero *et al.* (2006), quienes también estudiaron especies de talla mediana y pequeña. Esta característica permitió distinguir a los mesodepredadores felinos de los depredadores tope, pues

Fernández *et al.* (1997), Cazón *et al.* (2009) y Salame *et al.* (2012), registraron este ácido en muestras de puma y jaguar.

Para el caso de los depredadores tope (*P. concolor* y *P. onca*), ambos fueron distinguibles por la presencia del ácido glicocólico y un spot desconocido entre el cólico y el deoxicólico/quenodeoxicólico. En contraste con lo reportado por Fernández *et al.* (1997) y Cazón *et al.* (2009), quienes encontraron que la diferencia entre los excrementos de estas especies se debía a la presencia de quenodeoxicólico en las muestras de puma (*P. concolor*). Sin embargo en sus resultados no fue clara la separación entre el quenodeoxicólico y deoxicólico. La presencia del spot desconocido en puma (*P. concolor*) había sido reportado por Cazón *et al.* (2009), sin embargo la presencia de glicólico solo en puma (*P. concolor*), difiere de Cazón *et al.* (2009), y de Salame *et al.* (2012), quienes lo reportan también para jaguar (*P. onca*). Varios estudios se han apoyado en los ácidos quenodeoxicólico y deoxicólico (Fernández *et al.*, 1997; Taber *et al.*, 1997; Cazón *et al.*, 2009; Salame *et al.*, 2012) para diferenciar entre puma y jaguar, sin embargo la distancia entre ellos es muy corta (R_f Quenodeoxicólico 0.43 y R_f deoxicólico 0.42) aun empleando diferentes sistemas cromatográficos. Por lo cual la identificación por medio de ácidos biliares puede ser criticada como poco precisa.

El perfil de ácidos biliares del coyote (*C. latrans*), difiere de Salame *et al.* (2012), quienes a pesar de que reportan la presencia de un ácido entre el glicocólico y el taurodeoxicólico para esta especie, no reportan al litocólico como en nuestros resultados. Para el mapache (*P. lotor*) y la zorra gris (*U. cinereoargenteus*) se reportó la presencia del taurodeoxicólico, lo cual difiere del trabajo de Major *et al.* (1980). Para el coatí (*N. narica*), no se encontró literatura relacionada a la identificación mediante ácidos biliares.

Aunque el uso de la técnica de TLC ofrece varias ventajas prácticas como la facilidad de operación, al igual que muchas técnicas de laboratorio necesita gran parte del conocimiento práctico y las habilidades (Khorozyan *et al.*, 2007), además de requerir un análisis cuidadoso y detallado por parte del investigador. Los resultados del uso de esta técnica no siempre han sido satisfactorios (Johnson *et al.*, 1984), incluso algunos autores consideran que otro método, como la cromatografía gas-líquido, puede ser más preciso para la identificación de los excrementos. Sin embargo hay que tener en cuenta varias características de los spots de ácidos biliares, como el color, el R_f , e incluso algunos autores sugiere el uso de la intensidad de éstas (Cazón, 2009), para la identificación de los perfiles de cada especie. Sin embargo este último no es del todo adecuado y mucho menos se debe considerar que la intensidad del color permita tener una distinción semicuantitativa de los ácidos biliares, como se ha reportado en la literatura especializada (Major *et al.*, 1980; Quinn y Jackman, 1994; Khorozyan *et al.*, 2007; Cazón *et al.*, 2009), ya que tanto las condiciones específicas del revelador como de las fases móviles pueden variar de laboratorio a laboratorio, haciendo que la distinción entre ácidos biliares que se superponen sea subjetiva y no esté relacionada con su concentración (Salame *et al.*, 2012).

En nuestro estudio se mostró que el análisis de TLC es un método suficiente para la identificación de carnívoros. Por último, teniendo en cuenta la poca información disponible acerca de algunos aspectos ecológicos y biológicos de los felinos pequeños, estos resultados, como un primer aporte de la aplicación de la TLC para la identificación de sus excrementos, son muy importantes para futuros estudios acerca de la conservación, distribución y ecología de estas especies y otros carnívoros. Ya que facilita la correcta identificación de las especies en estudios relacionados con la dieta, en

donde el método utilizado para la identificación es con base en las medidas morfométricas de los excrementos, lo que muchas veces está asociado a errores en los resultados y a limitaciones en las investigaciones.

Agradecimientos

A los zoológicos de Zacango, en el estado de México, al CIVS en San Cristóbal de las casas y al ZOOMAT, en Chiapas, al Centro de Investigación de Recursos Bióticos por permitir hacer uso de sus instalaciones y equipo de laboratorio para realizar la técnica. Al Dr. Arturo Salame-Méndez, por compartir su conocimiento y enseñanzas.

Literatura citada

Capurro A. F., A. J. Novaro, A. Travaini y M. Romero. 1997. Improved bile acid thin layer chromatography to identify feces of Neotropical carnivores. *Journal. Wildlife Managment*, 61:1424-1427.

Cazón A. y S. S. Sühling. 1998. A technique for extraction and thin layer chromatography visualization of fecal bile acids applied to Neotropical felids scats. *Revista. Biología. Tropical* 47:245-249.

Cazón A. V., V. D. Juárez, J. A. Monjeau y M. Lilienfeld. 2009. Discriminación de excrementos de puma (*puma concolor*) y jaguar (*Phantera onca*) por identificación de sus ácidos biliares: una técnica para el monitoreo de carnívoros silvestres. *Mastozoología Neotropical*, 16(2): 449-453.

Chame M. 2003. Terrestrial Mammal feces: a morphometric summary and description. *Men. Inst. Oswaldo Cruz, Rio Janeiro*, 98(1): 71-94

- Fernández G. J., J. C. Corley y A. F. Capurro. 1997.** Identification of cougar and jaguar feces through bile acid chromatography. *Journal. Wildlife Managment.*, 61:506-510.
- Guerrero, C., L. Espinosa, H. M. Niemeyer y J. A. Simonetti. 2006.** Using fecal profiles of bile acids to assess habitat use by threatened carnivores in the Maulino forest of central Chile. *Rev. Chilena De Historia Natural*, 79:89-95.
- Johnson M. K., R. Belden y D. R. Aldred. 1984.** Differentiating mountain lion and bobcat scats. *Journal. Wildlife. Managment.*, 48:239-244.
- Khorozyan I. G., A. Cazon, A. G. Malkhasyan y A. V. Abramov. 2007.** Using Thin-Layer Chromatography of Fecal Bile Acids to Study the Leopard (*Panthera pardus ciscaucasica*) Population. *Biology Bulletin*, 34(4): 361-366
- Major M., M. K. Johnson, W. S. Davis y T. F. Kellog. 1980.** Identifying scats by recovery of bile acids. *Journal. Wildlife Managment .*, 44:290-293.
- Quinn, T. & Jackman, W. R. 1994.** Influence of diet on detection of fecal bile acids by thin layer chromatography. *Journal of Wildlife Management* 58: 295-299.
- Salame-Méndez A., M. Andrade-Herrera, L. Zamora-Torres, H. Serrano, S. Soto-Mendoza, A. Castro-Campillo y J. Haro-Castellanos. 2012.** Identificación de carnívoros silvestres utilizando un método cromatográfico simple y optimizado para obtener el perfil diferencial de ácidos biliares en excrementos. *Acta Zoológica Mexicana*. (n. s.) 20(2):197-205.
- Taber A. B., A. J. Novaro, N. Neris y F. H. Colman. 1997.** The food habits of sympatric jaguar and puma in the Paraguayan Chaco. *Biotrópica*, 29(2): 204-213

**Capítulo III *Feeding interactions in an assemblage of terrestrial
carnivores in central Mexico***

Yuriana Gómez-Ortiz^{*}, Octavio Monroy-Vilchis^{*1}, Germán D. Mendoza-Martínez⁺ and
Víctor M. Fajardo^{*}. **En revisión: *Journal of Tropical Ecology***

^{*}Estación Biológica Sierra Nanchititla, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del
Estado de México, Instituto Literario 100, Colonia Centro, CP 50000, Toluca, México.
ygo_19@yahoo.com.mx, tavomonroyvilchis@gmail.com

⁺Departamento de Producción Agrícola y Animal, Universidad Autónoma
Metropolitana, Xochimilco, Calzada del Hueso 1100, Distrito Federal, 04960, México.
gmendoza@correo.xoc.uam.mx

Running title: Dietary overlap in a carnivore assemblage

Key Words: diet, overlap, breadth, community, coexistence, niche.

Abstract

Evaluation of the feeding relationships between predators, prey and their environment is important to understand the mechanisms influencing community structure. Ecological interactions and the mechanisms involved in resources partitioning and species coexistence have been studied in relation to food, space or time segregation. We tested the hypothesis that there will be more dietary overlap between *Puma concolor* and *Panthera onca*, between *Leopardus pardalis*, *L. wiedii* and *Puma yagouaroundi* and between *Nasua narica* and *Urocyon cinereoargenteus*. We identified 263 carnivore scats with 45 prey items. Our results show a common consumption of mammals in the

assemblage (51.10%) and correspondence analysis identified three guilds: top predators associated with the use of medium-sized mammals and the exclusive consumption of large mammals. Carnivore mesopredators associated with consumption of small mammals and birds. Omnivore mesopredators associated with consumption of arthropods and plants. Dietary overlap analysis indicated a significant similarity in the assemblage, but there is an inter-guild feeding partitioning, this suggests a community organization according to body size and prey segregation. *D. novemcinctus* was identified as keystone species and important for the persistence of assemblage. This study is the first to analyse the diet of small felids by species with an accurate identification their scats.

INTRODUCTION

The evaluation of feeding relationships between predators, prey and their environment is important to understand the mechanisms influencing community structure (Carvalho & Gomes 2004). In order to reach these objectives it is necessary to analyze food webs between species that exploit similar resources, namely guilds (Jaksic 1981, Root 1967). The guild approach is important for understanding the association strategies among species, the ecological structure and community dynamics (Carvalho & Gomes 2004, Zapata *et al.* 2007). Ecological interactions and the mechanisms involved in resources partitioning and species coexistence had been studied in relation to food, space or time segregation (MacArthur & Levins 1967, Schoener 1974). The study of trophic structure of carnivore assemblages is essential for understanding the management and conservation needs (Carvalho & Gomes 2004, Guerrero *et al.* 2002, Ray & Sunquist 2001). The predation theory predicts a convergence of trophic niches when the resources are abundant (Schoener 1982) such that the dietary overlap between species

can suggest a high abundance of resources in the environment and moderate competition (Silva-Pereira *et al.* 2011). Thus, organisms survive because of successful competition and food partitioning strategies (Scognamillo *et al.* 2003, Taber *et al.* 1997). The presence of generalist predators in an ecosystem encourages the exploitation of a wide range of prey by other carnivores (Pianka 1973). Likewise, the opportunistic ability of some species represents an advantage in the use of resources (Guerrero *et al.* 2002) and favors coexistence on the guild (Jaksic *et al.* 1996).

We adopted the definition of top predators as species which occupy the apex trophic position in a community (large-bodied) and mesopredators as species occupying trophic positions below them (medium-bodied, Ritchie & Johnson 2009). Besides we considered that body size had an important role in community structure as a strategy of resource sharing between species (Hayward *et al.* 2006, Simberloff & Dayan 1991). In this study, we tested the hypothesis that there will be more dietary overlap between *Puma concolor* and *Panthera onca* (top predators), between *Leopardus pardalis*, *Leopardus wiedii* and *Puma yagouaroundi* (carnivore mesopredators) and between *Nasua narica* and *Urocyon cinereoargenteus* (omnivore mesopredators), by describing diet composition, niche overlap and breadth and identifying strategies resource partitioning among species.

MATERIALS AND METHODS

Study area

Sierra Nanchititla Natural Park (SNNP) is located in Central Mexico, between extreme coordinates 100° 36' 49'' - 100° 16' 03'' west longitude and 18° 45' 13'' - 19° 04' 22'' north latitude. It is found from 410 to 2080 m a.s.l. and covers 663.87 km² (Figure 1).

The vegetation types are oak forest (30%), induced grasslands (30%), deciduous tropical forest (18%), pine-oak forest (17%), and cultivations (4%, Monroy-Vilchis *et al.* 2008). It has been recorded 53 species of mammals belonging to six orders, 17 families and 38 genera of which 14 species are carnivores, 11 are endemics and nine are endangered or rare (Monroy-Vilchis *et al.* 2011).

Diet composition

From September 2009 to March 2012, carnivore scats were collected over different paths distributed throughout the SNNP. The scats were identified considering the diameter, associated traces (tracks or scrapes) and using thin layer chromatography of bile acids (Salame-Méndez *et al.* 2012). We used a portion (1 g approximately) of each scat collected and preserved in ethanol, it was mixed and 1 μ l of the supernatants was taken to the extraction of bile acids. Each bile acid profile obtained from scats collected in field was compared with bile acids profiles of carnivores from zoos.

The scat analysis was based on the standard methodology reported by Monroy-Vilchis *et al.* (2009) and Gómez-Ortiz *et al.* (2011). Prey items were identified considering remains in scats (hair, bones, claws, scales, teeth, seeds, feathers, etc.). Mammal's identifications were done through hair using the guide of Monroy-Vilchis & Rubio-Rodríguez (2003). Birds, reptiles, arthropods and fruits were compared with specimen collections and experts consult.

The contribution of each prey item was presented as the frequency of occurrence (FO) defined as the percentage of presences of a given prey item in the total number of scat and percentage of occurrence (PO) obtained as the number of occurrences of a given prey item divided by the total prey items identified. The trophic interactions among predators were evaluated using an ordination procedure that permits the arrangement of

similar species (Ray & Sunquist 2001). We used a correspondence analysis using the frequency of occurrence of each prey item. A matrix was constructed by grouping mammals (commonly consumed in the assemblage) in three groups according to body size: large mammals (> 6.13 kg, maximum biomass ingested by puma/day Monroy-Vilchis et al. in press), medium-sized mammals (> 1 kg and <6.13 kg) and small mammals (<1kg), birds, reptiles, arthropods and plants. The niche estimates were calculated from frequency of occurrence. Niche breadth was calculated using Levins' index (B') which range from 0 (specialist foraging) to 1 (generalist foraging). Dietary overlap was measured using Pianka's index, this ranges from 0 (total separation) to 1 (total overlap). To determine the statistical significance of overlap in the assemblage, the observed niche overlaps were compared with expected values generated by software EcoSim 7.0 (Gotelli & Entsminger 2001). So it is assumed that if observed mean is greater than the expected one a high overlap exists between species. To determinate this probability, 10,000 interaction were randomly generated with a level of significance of 0.05. The RA3 algorithm was used because it preserves specialization of each species, but allow for potential use of other resources (Winemiller & Pianka 1990).

RESULTS

We recovered 263 carnivore scats containing 45 prey items, 51.10% belonging to mammals, 24.40% plants, 12% arthropods, 8.10% birds and 4.40% reptiles. One mammal, one bird and two plants were not identified.

Jaguar (*Panthera onca*)

The 16 scats contained nine prey items, 91.3% mammals. The main prey was the nine-banded armadillo (*Dasypus novemcinctus*, 39.13%), followed by domestic goat (*Capra*

hircus), white-nosed coati (*Nasua narica*) and eastern cottontail (*Sylvilagus floridanus*). It was identified the occasional ingest of black iguana (*Ctenosaura pectinata*) and one not identified bird.

Puma (*Puma concolor*)

Fifty-two scats were analyzed and 12 prey items were identified. The mammals were the most important (98.34%). *D. novemcinctus* was the main prey (38.33%), followed by *N. narica* (25%) and *S. floridanus* (16.67%), *C. pectinata* (1.67%) and *C. hircus* (3.33%) both were occasionally recorded.

Margay (*Leopardus wiedii*)

The 16 scats contained nine prey items, and the mammals represent the bulk. The main prey was spiny mouse (*Liomys irroratus*, 33%), followed by golden squirrel (*Sciurus aureogaster*, 13.33%) and lagomorphs (*Sylvilagus spp.* 13.33%).

Ocelot (*Leopardus pardalis*)

We identified 15 prey items from 21 scats; again mammals presented the most contribution in the diet (59.25%). *L. irroratus* (22.22%) and orthopterans (18.52%) were the most important items.

Jaguaroundi (*Puma yagouaroundi*)

It was analyzed 42 scats and 25 prey items were present. The mayor percentage of occurrence corresponds to mammals (75.03%). The main prey were *L. irroratus* (16.07%) and lagomorphs (23.22%). As groups, the rodents (39.31%) and birds (10.72%) result whit more contribution that in the others predators diet.

White-nosed coati (*Nasua narica*)

In 20 scats, 11 prey items were present. In this case, the arthropods (61.11%) were the most represented, and the orthopterans were important (36.11%).

Grey fox (*Urocyon cinereoargenteus*)

The 90 scats contained 26 prey items. Overall, fruits (42.92%) and arthropods (34.46%) were the bulk and the more consumed items were wild guava (*Psidium sp.* 23.73%) and orthopterans (24.86%). In this case, occasional ingest of corn (*Zea mays*, 3.39%) was recorded.

Trophic structure of carnivore assemblage

It was observed that all members of this carnivore assemblage consumed mammals, but these were more frequently occurring in felids diet (>50%), with differences in the body size and species consumed. Correspondence analysis generated two axes that explain approximately 90% of total variation in diet. Axis I (68.27% of variance), represents a clear separation of top predators (*Panthera onca* and *Puma concolor*), characterized by large and medium size mammals consumption. Axis II (19.81%) clearly separates mesopredators, in two guilds: 1) carnivore mesopredators (*Puma yagouaroundi*, *Leopardus wiedii* and *L. pardalis*) associated to small mammals and birds consume, and 2) omnivore mesopredators (*Nasua narica* and *Urocyon cinereoargenteus*) associated with arthropods and plants consumption (fruits). Reptiles and birds were occasionally consumed in this carnivore assemblage (Table 6 and Figure 2). On the assemblage it is evident a common consumption of lagomorphs, while felids present an association with *D. novemcinctus*.

The dietary overlap showed a significant similarity in this assemblage ($P=0.0002$, Table 7). The highest overlap ($B'=0.86-0.99$), occurred within guilds, which is consistent with the correspondence analysis results. In contrast, the lowest overlap was between guilds of top predators and omnivores mesopredators ($B'=0.05-0.09$), and both were more similar to carnivore mesopredators guild.

The diet niche breadth calculated in this assemblage places top predators (*P. concolor* and *P. onca*) with tendencies specialist and carnivore mesopredators (*L. wiedii*, *L. pardalis* and *P. yagouaroundi*) with tendencies generalist. Finally, omnivore mesopredators (*N. narica* and *U. cinereoargenteus*) had intermediate trends between both guilds. Specifically *P. concolor* and *P. onca* present a specialist foraging and *L. wiedii* a generalist one (Table 7).

DISCUSSION

Trophic structure of carnivore assemblage

It is important to mention that this is the first study that describes the diet of small felids (*L. pardalis*, *L. wiedii* and *P. yagouaroundi*) with the bile acids analysis. This study is the first to include accuracy in scats identification, specifically in relation to small felids. This makes inferences and results closer to reality and may shows different feeding patterns especially for mesopredators. The theory of community structure established that species tend to organize according to body size and in prey consume correspondence (Hayward *et al.* 2006). The difference in body size of species may influence the ability to hunt large size prey; this favors top predators on its consumption, but limited mesopredators to consume small size prey (Bianchi *et al.* 2011, Konecny 1989).

Our results indicate a similar pattern, the guild of top predators (*P. onca* and *P. concolor*) was associated whit medium and large mammals' consumption, and this is similar to reports from other sites of sympatry of these species (Harmsen *et al.* 2009, Núñez *et al.* 2000, Scognamillo *et al.* 2003). The diet of carnivore mesopredators guild (*L. wiedii*, *L. pardalis* and *P. yagouaroundi*) is not different to other records were

consumes small size prey (Abreu *et al.* 2008, Bianchi *et al.* 2011, Guerrero *et al.* 2002, Wang 2002). Omnivore mesopredators guild (*N. narica* and *U. cinereoargenteus*) has been characterized by consumption of fruits and arthropods (Fedriani *et al.* 1999, Guerrero *et al.* 2002, Valenzuela 1998).

Our results suggest an organization of species in the community sampled can be explained by body size, because this parameter separates top predators from mesopredators, favors a differential use of feeding resources and potentially reduce intra-guild competition (Davies *et al.* 2007). The mesopredators are a morphologically similar group that exploits different resources. Although, the similarity in body size increases the likelihood to hunt similar prey, in this study the coexistence of mesopredators can be explained by ecological foraging separation. This hypothesis is supported by the fact that opportunistic have developed feeding strategies to reduce the convergence in the use of similar resources (Guerrero *et al.* 2002), such as their ability to exploit a wide range of prey and switching to other prey items in relation to their availability (Carvalho & Gomes 2004, Fedriani *et al.* 1999). Therefore, dietary plasticity and opportunism of some mesocarnivores supports the idea that the guilds are constructed by opportunistic convergence on abundant and energetically rewarding resources (Zapata *et al.* 2007). The existence of three guilds, suggest the presence of a prey base with enough abundance and richness in SNNP, although this not guarantee their survival. The management and conservation of biodiversity must be maintained for the persistence of carnivores, specifically those species that have a key role as *D. novemcinctus*.

Dietary breadth and overlap between guilds

The study of resources use by different species let us understand the structure and functioning of mammalian carnivores communities and identify interspecific differences in dietary breadth and overlap between species that converge in similar habits (Azevedo *et al.* 2006, Carvalho & Gomes 2004). Our data show significant diet overlap in the assemblage but partitioning of feeding resources intra-guild. The high overlap between species with similar morphology and dietary habits has been reported in most of the studies where these species are sympatric (Gómez-Ortiz & Monroy-Vilchis 2013, Guerrero *et al.* 2002, Núñez *et al.* 2000, Scognamillo *et al.* 2003, Silva-Pereira *et al.* 2011), because along their distribution share an alike prey base. So the overlap can occur in assemblages without competition when the resources are sufficient (Pianka 1980), highlighting the importance to maintain an adequate prey base. In SNNP, competition between top predators should be taken with caution because to low abundance of jaguar in this site (Soria-Díaz *et al.* 2010), however there are insufficient data to corroborate competition so it is necessary to evaluate carefully resource availability, seasonal variations and requirements of predators. It has been observed that the absence of top predator (like jaguar) lets competitive release of subordinate predators and the expansion of their niches by changing predation patterns (Moreno *et al.* 2006). In this case such release is not observed, maybe due to low diversity of large size prey (*Odocoileus virginianus*) and the existence of a variety of small and medium prey size (Monroy-Vilchis *et al.* 2011). In contrast, the lower overlap occurs among top predators and omnivore mesopredators, which is explained by behavioral and taxonomical differences that separate them ecologically and a dietary plasticity that

distinguishes omnivores and allow them to exploit various resources (Guerrero *et al.* 2002, Sunquist & Sunquist 2002).

In carnivore mesopredators guild there is a high overlap that is supported by an adequate availability of small rodents. In SNNP, rodents are represented by a high species richness (Muridae: 13 spp., Heteromidae: 1 sp., Monroy-Vilchis *et al.* 2011), that may favor the coexistence as reported in Brazil (Silva-Pereira *et al.* 2011). Omnivore mesopredators guild also have a high overlap, however *N. narica* eat more orthopterans than *Psidium sp.* in contrast to *U. cinereoargenteus*.

Although the ecological role of species is difficult to define, the feeding ecology identifies such role in terms of their function as prey (Novaro & Walker 2005). Niche breadth is a parameter to reference the dominance of species, so that the dominant species have the opportunity to choose the time or places in which their main prey occur. However, subordinate species are confined to time or space in which the dominant species do not occur, becoming more generalist, also when the dominant species co-occur they tend to reduce their niche (Caro & Stoner 2003, Morse 1974). The niche breadth in this assemblage supports the permanence of predators and the community structure, placing top predators guild (*P. concolor* and *P. onca*) as the most specialist, carnivore mesopredators guild (*L. pardalis*, *L. wiedii* and *P. yagouaroundi*) as the most generalist and opportunistic mesopredators guild with intermediate trends. Carnivore coexistence is possible due to differences in body size, morphology and behavior that reduce the overlap niches (Pianka 1973).

Occasional consumption of birds, reptiles and some domestic species has been reported in the diet of mesopredators (Abreu *et al.* 2008, Bianchi & Mendes 2007, Emmons 1987, Wang 2002). Our data suggests occasionally consumption on domestic goat (*C.*

hircus) and corn (*Zea mays*). In SNNR, human-wildlife conflicts has been recorded and individuals of *P. concolor* have been killed (Zarco-González *et al.* 2012), also unjustified hunting of mesopredators occurs (*P. yagouaroundi*, *N. narica* and *U. cinereoargenteus*) for its supposed relation with predation on poultry and corn crops (Romero-Balderas 2006, personal communication).

ACKNOWLEDGEMENTS

We appreciate the Mexicans and the “Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología” for economic support for this study through project funding (105254) and scholarship (255868). To “Programa de Mejoramiento del Profesorado” for funding the project 103.5/10/0942. We thank all students and rangers of Sierra Nanchititla Biological Station (Universidad Autónoma del Estado de México) for their support in field. The “Comisión Estatal de Parques Naturales y de la Fauna” foro provide us carnivores scats to identification by bile acids. We express thank A. Salame-Méndez and H. Dominguez-Vega for their great support in this study. We thank Jan Schipper for reviewing the English translation.

LITERATURE CITED

- ABREU, K. C., MORO-RIOS, F., SILVA-PEREIRA, J. E., MIRANDA, J. M. D., JABLONSKI, E. F. J. & PASSOS, F. C. 2008. Feeding habits of ocelot (*Leopardus pardalis*) in Southern Brazil. *Mammalian Biology* 73: 407-411.
- AZEVEDO, F. C. C., LESTER, V., GORSUCH, W., LARIVIERE, S., WIRSING, A. J. & MURRAY, D. L. 2006. Dietary breadth and overlap among five sympatric prairie carnivores. *Journal of Zoology* 269: 127-135.

- BIANCHI, R. C., ROSA, A. F., GATTI, A. & MENDEZ, S.L. 2011. Diet of margay, *Leopardus wiedii*, and jaguarondi, *Puma yagouarondi*, (Carnivora: Felidae) in Atlantic Rainforest, Brazil. *Zoología* 28: 127-132.
- CARO, T. M. & STONER, C. J. 2003. The potential for interspecific competition among African carnivores. *Biological Conservation* 110: 67-75.
- CARVALHO, J. C. & GOMES, P. 2004. Feeding resources partitioning among four sympatric carnivores in the Peneda-Gerês national Park (Portugal). *Journal of Zoology* 263: 275-283.
- DAVIES, T. J., MEIRI, S., BARRACLOUGH, T. G. & GITTLEMAN, J. L. 2007. Species co-existence and character divergence across carnivores. *Ecology Letters* 10: 146-152.
- EMMONS, L. H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a tropical rainforest. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20: 271-283.
- FEDRIANI, J. M., PALOMARES, F. & DELIBES, M. 1999. Niche relations among three sympatric Mediterranean carnivores. *Oecologia* 121: 138-148.
- GÓMEZ-ORTIZ, Y. & MONROY-VILCHIS, O. 2013. Feeding ecology of puma *Puma concolor* in Mexican montane forests with comments about jaguar *Panthera onca*. *Wildlife Biology* 19: 179-187.
- GÓMEZ-ORTIZ, Y., MONROY-VILCHIS, O., FAJARDO, V., MENDOZA, G. D. & URIOS, V. 2011. Is food quality important for carnivores? The case of *Puma concolor*. *Animal Biology* 61: 277-288.
- GOTELLI, N. J. & ENTSMINGER, G. L. 2001. Swap and fill algorithms in null model analysis: rethinking the knight's tour. *Oecologia* 129: 281-291.

- GUERRERO, S., BADI, M. H., ZALAPA, S.S. & FLORES, A.E. 2002. Dieta y nicho de alimentación del coyote, zorra gris, mapache y jaguarundi en un bosque tropical caducifolio de la costa sur del estado de Jalisco, México. *Acta Zoologica Mexicana* 86: 119-137.
- HARMSSEN, B. J., FOSTER, R.J., SILVER, S. C., OSTRO, L. E. T. & DONCASTER, P. 2009. Spatial and temporal interactions of sympatric jaguars (*Panthera onca*) and (*Puma concolor*) in a neotropical forest. *Journal of Mammalogy* 90: 612-620.
- HAYWARD, M. W., HENSCHER, P., O'BRIEN, J., HOFMEYER, M., BALME, G. & KERLEY, G. I. H. 2006. Prey preferences of the leopard (*Panthera pardus*). *Journal of Zoology* 270: 298-313.
- JAKSIC, F. M. 1981. Abuse and misuse of the term "guild" in ecological studies. *Oikos* 37: 397-400.
- JAKSIC, F. M., FEINSINGER, P. & JIMÉNEZ, J. E. 1996. Ecological redundancy and long-term dynamics of vertebrates predators in semiarid Chile. *Conservation Biology* 10: 252-262.
- KONECNY, M. J. 1989. Movement Patterns and Food Habitats of Four Sympatric Carnivore Species in Belize, Central America. Pp. 243-264 in REDFORD, K. H. & EISENBERG, J. F. (eds.). *Advances in Neotropical Mammalogy*. Sathill Crane Press, Florida.
- MACARTHUR, R. H. & LEVINS, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377-385.
- MONROY-VILCHIS, O. & RUBIO-RODRÍGUEZ, R. 2003. *Guía de identificación de mamíferos terrestres del Estado de México, a través del pelo de guardia*. Universidad Autónoma del Estado de México, México. 115 pp.

- MONROY-VILCHIS, O., GÓMEZ, Y., JANCZUR, M. & URIOS, V. 2009. Food niche of *Puma concolor* in Central Mexico. *Wildlife Biology* 15: 97-105.
- MONROY-VILCHIS, O., ZARCO-GONZÁLEZ, M., RODRÍGUEZ-SOTO, C., SUÁREZ, P. & URIOS, V. 2008. Uso tradicional de vertebrados silvestres en la Sierra Nanchititla, México. *Interciencia* 33: 308-313.
- MONROY-VILCHIS, O., ZARCO-GONZÁLEZ, M. M., RAMÍREZ-PULIDO, J. & AGUILERA-REYES, U. 2011. Diversidad de mamíferos de la Reserva Natural Sierra Nanchititla, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82: 237-248.
- MORENO, R. S., KAYS, R. W. & SAMUDIO, R. 2006. Competitive release in diets of ocelot (*Leopardus pardalis*) and puma (*Puma concolor*) after jaguar (*Panthera onca*) decline. *Journal of Mammalogy* 87: 808-816.
- MORSE, D. H. 1974. Niche breadth as a function of social dominance. *American Naturalist* 108: 818-830.
- NOVARO, A. J. & WALKER, R. S. 2005. Human-induced changes in the effect of top carnivores on biodiversity in Patagonia. Pp. 268-288 in RAY, J. C., BERGER, J., REDFORD, K. H. & STENECK, R. (eds.). *Large Carnivores and the Conservation of Biodiversity: Does Conserving One Save the Other?* Island Press, Washington.
- NÚÑEZ, R., MILLER, B. & LINDZEY, F. 2000. Food habits of jaguars and pumas in Jalisco, Mexico. *Journal of Zoology* 252: 373-379.
- PIANKA, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecological Systems* 4: 53-74.
- PIANKA, E. R. 1980. Guild structure in desert lizards. *Oikos* 35: 194-201.
- QUINN, T. & JACKMAN, W. R. 1994. Influence of diet on detection of fecal bile acids by thin layer chromatography. *Journal of Wildlife Management* 58: 295-299.

- RAY, J.C. & SUNQUIST, M. E. 2001. Trophic relations in a community of African rainforest carnivores. *Oecologia* 127: 395-408.
- RITCHIE, E. G. & JOHNSON, C. N. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters* 12: 982-998.
- ROMERO-BALDERAS, K. G., NARANJO, E. J., MORALES, H. H. & NIGH, R. B. 2006. Daños ocasionados por vertebrados silvestres al cultivo de maíz en la selva lacandona, Chiapas, México. *Interciencia* 31: 276-283.
- ROOT, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317-350.
- SALAME-MÉNDEZ, A., ANDRADE-HERRERA, M., ZAMORA-TORRES, L., SERRANO, H., SOTO-MENDOZA, S., CASTRO-CAMPILLO, A., RAMÍREZ-PULIDO, J. & HARO-CASTELLANOS, J. 2012. Método optimizado para evaluar ácidos biliares de muestras fecales secas o preservadas en etanol como herramienta para identificar carnívoros silvestres. *Acta Zoológica Mexicana* 28: 305-320.
- SCHOENER, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 2739.
- SCHOENER, T. W. 1982. The controversy over interspecific competition. *American Scientist* 70: 27-39.
- SCOGNAMILLO, D., MAXIT, I., SUNQUIST, M. & POLISAR, J. 2003. Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. *Journal of Zoology* 259: 269-279.
- SILVA-PEREIRA, J. E., MORO-RIOS, R. F., BILSKI, D. R. & PASSOS, F. C. 2011. Diets of three sympatric Neotropical small cats: Food niche overlap and interspecies differences in prey consumption. *Mammalian Biology* 76: 308-312.

- SIMBERLOFF, D. & DAYAN, T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecological Systems* 22: 115-143.
- SORIA-DÍAZ, L., MONROY-VILCHIS, O., RODRÍGUEZ-SOTO, C., ZARCO-GONZÁLEZ, M. M. & URIOS, V. 2010. Variation of abundance and density of *Puma concolor* in zones of high and low concentration of camera traps in central Mexico. *Animal Biology* 60: 361-371.
- SUNQUIST, M. E. & SUNQUIST, F. 2002. *Wild Cats of the World*, University of Chicago Press, London. 452 pp.
- TABER, A., NOVARO, A., NERIS, N. & COLMAN, F. 1997. The food habits of sympatric jaguar and puma in the Paraguayan Chaco. *Biotropica* 29: 204-213.
- VALENZUELA, D. 1998. Natural history of the white-nosed coati, *Nasua narica*, in a tropical dry forest of western México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 3: 26-44.
- WANG, E. 2002. Diets of ocelots (*Leopardus pardalis*), margays (*L. wiedii*), and oncillas (*L. tigrinus*) in the Atlantic rainforest in southeast Brazil. *Studies in Neotropical Fauna and Environment* 37: 207-212.
- WINEMILLER, K. O. & PIANKA, E. R. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs* 60: 27-55.
- ZAPATA, S. C., TRAVAINI, A., FERRERAS, P. & DELIBES, M. 2007. Analysis of trophic structure of two carnivore assemblages by means of guild identification. *European Journal of Wildlife Research* 53: 276-286.
- ZARCO-GONZÁLEZ, M. M., MONROY-VILCHIS, O., RODRÍGUEZ-SOTO, C. & URIOS, V. 2012. Spatial factors and management associated with livestock predations by *Puma concolor* in Central Mexico. *Human Ecology* 40: 631-638.

Tabla 6. Diet of carnivore assemblage in central Mexico

	<i>Puma concolor</i> (n=54)		<i>Panthera onca</i> (n=16)		<i>Leopardus wiedii</i> (n=16)		<i>Leopardus pardalis</i> (n=21)		<i>Puma yagouaroundi</i> (n=42)		<i>Nasua narica</i> (n=20)		<i>Urocyon cinereoargenteus</i> (n=90)	
	PA	FO	PA	FO	PA	FO	PA	FO	PA	FO	PA	FO	PA	FO
Mammals														
<i>Baiomys musculus</i>	-	-	-	-	-	-	7.41	9.52	-	-	-	-	-	-
<i>Bassariscus astutus</i>	-	-	-	-	6.67	6.25	-	-	1.78	2.38	-	-	-	-
<i>Capra hircus</i>	3.33	3.7	13.04	18.75	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Conepatus leuconotus</i>	-	-	4.35	6.25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dasyurus novemcinctus</i>	38.33	42.59	39.13	56.25	6.67	6.25	7.41	9.52	5.36	7.14	-	-	-	-
<i>Didelphis virginiana</i>	1.67	1.85	-	-	6.67	6.25	3.7	4.76	-	-	-	-	-	-
Geomydae	-	-	-	-	-	-	-	-	1.79	2.38	-	-	-	-
<i>Liomys irroratus</i>	1.67	1.85	-	-	33.33	31.25	22.22	28.57	16.07	21.43	11.11	20	8.47	16.67
<i>Nasua narica</i>	25	27.78	13.04	18.75	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Odocoileus virginianus</i>	5	5.56	4.35	6.25	-	-	-	-	5.36	7.14	-	-	-	-
<i>Peromyscus maniculatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.79	2.38	-	-	0.56	1.11
<i>Peromyscus melanotis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.79	2.38	-	-	-	-
<i>Peromyscus aztecus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	3.57	4.76	-	-	0.56	1.11
<i>Peromyscus melanophrys</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	3.57	4.76	2.78	5	0.56	1.11
<i>Peromyscus sp.</i>	-	-	-	-	-	-	7.41	9.52	-	-	-	-	1.69	3.33
<i>Procyon lotor</i>	1.67	1.85	4.35	6.25	-	-	-	-	5.36	7.14	2.78	5	-	-
<i>Sciurus aureogaster</i>	-	-	-	-	13.33	12.5	-	-	1.79	2.38	-	-	0.56	1.11
<i>Sylvilagus cunicularius</i>	6.67	7.41	-	-	6.67	6.25	3.7	4.76	1.79	2.38	-	-	1.13	2.22
<i>Sylvilagus floridanus</i>	6.67	7.41	13.04	18.75	-	-	3.7	4.76	8.93	11.9	2.78	5	1.69	3.33
<i>Sylvilagus spp.</i>	3.33	3.7	-	-	6.67	6.25	3.7	4.76	12.5	16.67	-	-	1.13	2.22
<i>Spermophilus variegatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.79	2.38	-	-	1.13	2.22

<i>Reitrodonthomys sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.79	2.38	-	-	-	-
Unidentified mammal	5	5.56	-	-	-	-	-	-	1.79	2.38	-	-	-	-
Reptiles														
<i>Ctenosaura pectinata</i>	1.67	1.85	4.35	6.25	-	-	-	-	-	-	-	-	0.56	1.11
<i>Sceloporus sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.56	1.11
Arthropods														
Coleoptera	-	-	-	-	-	-	-	-	3.57	4.76	13.89	25	5.65	11.11
Crustacea	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.56	1.11
Formicidae	-	-	-	-	-	-	3.7	4.76	1.79	2.38	11.11	20	3.39	6.67
Hemiptera	-	-	-	-	-	-	-	-	1.79	2.38	-	-	-	-
Orthoptera	-	-	-	-	13.33	12.5	18.52	23.81	3.57	4.76	36.11	65	24.86	48.89
Plants														
<i>Byrsonima crassifolia</i>	-	-	-	-	-	-	3.7	4.76	1.79	2.38	2.78	5	1.13	2.22
<i>Capsicum sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2.78	5	-	-
<i>Crescienta sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5.08	10
<i>Ficus sp.</i>	-	-	-	-	-	-	3.7	4.76	-	-	2.78	5	5.08	10
<i>Lysiloma sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.13	2.22
<i>Myrmeleon sp.</i>	-	-	-	-	6.67	6.25	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Physalis sp.</i>	-	-	-	-	-	-	3.7	4.76	-	-	-	-	0.56	1.11
<i>Psidium sp.</i>	-	-	-	-	-	-	3.7	4.76	1.79	3.7	11.11	20	23.73	46.67
<i>Zea mays</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.39	6.67
Unidentified plant 1 (seeds)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.69	3.33
Unidentified plant 2 (shells)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.13	2.22
Birds														
<i>Buteogallus anthracincus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.79	2.38	-	-	-	-
<i>Seiurus sp.</i>	-	-	-	-	-	-	3.7	4.76	-	-	-	-	-	-
Strigidae	-	-	-	-	-	-	-	-	1.79	2.38	-	-	-	-
Unidentified bird	-	-	4.35	6.25	-	-	-	-	7.14	9.52	-	-	3.95	7.78

Tabla 7. Niche overlap and niche breadth in carnivore assemblage in central Mexico

Overlap	<i>Puma concolor</i>	<i>Panthera onca</i>	<i>Leopardus wiedii</i>	<i>Leopardus pardalis</i>	<i>Puma yagoaroundsi</i>	<i>Nasua narica</i>	<i>Urocyon cinereoargenteus</i>
<i>P. concolor</i>	1	0.99	0.56	0.45	0.62	0.05	0.09
<i>P. onca</i>		1	0.53	0.43	0.61	0.04	0.09
<i>L. wiedii</i>			1	0.94	0.96	0.47	0.42
<i>L. pardalis</i>				1	0.92	0.67	0.69
<i>P. yagoaroundsi</i>					1	0.39	0.41
<i>N. narica</i>						1	0.86
<i>U. cinereoargenteus</i>							1
Breadth	0.1	0.24	0.86	0.71	0.54	0.42	0.42

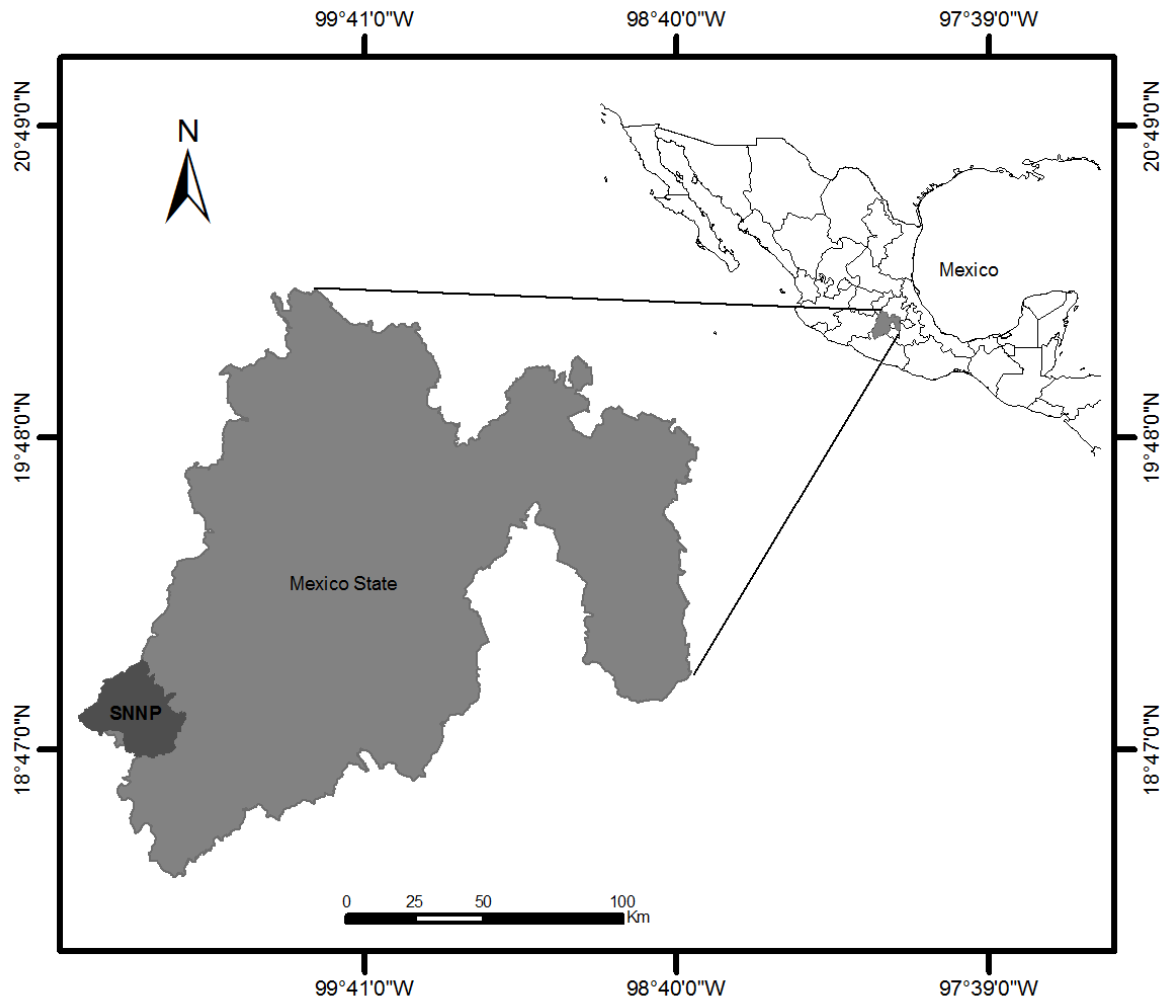


Figure 1. Sierra Nanchititla Natural Park (SNNP), Mexico

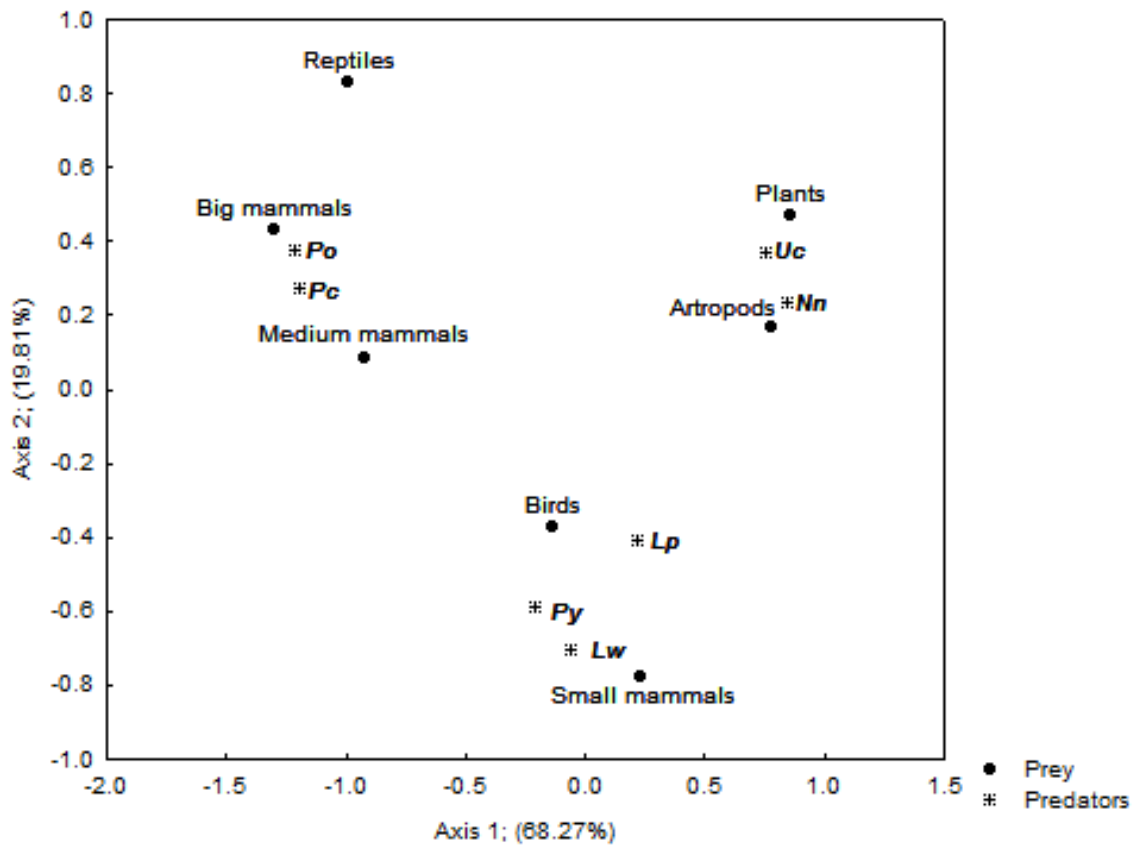


Figure 2. Predators: *Po*, *Panthera onca*; *Pc*, *Puma concolor*; *Lw*, *Leopardus wiedii*; *Lp*, *Leopardus pardalis*; *Py*, *Puma yagouaroundi*; *Nn*, *Nasua narica* and *Uc*, *Urocyon cinereoargenteus*. Prey: big mammals (>6.13 kg), medium mammals (1kg < 6.13kg), small mammals (<1kg), arthropods, birds, plants and reptiles

Capítulo IV *Spatial niche partitioning in an assemblage of carnivores in central Mexico*

Yuriana Gómez-Ortiz, Octavio Monroy-Vilchis and Víctor M. Fajardo. **En revisión:**

Integrative Zoology

¹Estación Biológica Sierra Nanchititla, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México, Instituto Literario 100, Colonia Centro, CP 50000, Toluca, México.

ygo_19@yahoo.com.mx, tavomonroyvilchis@gmail.com

Corresponding author: victorfajardogadarrama@gmail.com, Phone number: 52

7222965556 Universidad Autónoma del Estado de México, Instituto Literario 100, Colonia Centro, CP 50000, Toluca, México.

Running title: habitat used by mammal carnivores

Abstract:

The presence, abundance, behavior and distribution of carnivores can be molded by competitive interactions that generate niche segregation and allow dominant species to exploit preferred resources. We describe used habitat and inter-specific relationships in an assemblage of carnivores from Sierra Nanchititla Natural Park in central Mexico. The research is based on four consecutive camera-trap surveys. We determined the relationship between ten eco-geographical variables and photographic trap success of carnivores. Distance to rivers, slope and distance to human settlements were frequently important variables among the best models. Distance to rivers was found in all five models generated and the remaining variables in three of them. Negative interactions between cougar (*Puma*

concolor) and mesocarnívoros (white-nosed coati *Nasua narica*; margay *Leopardus wiedii*) were identified, and also between grey fox (*Urocyon cinereoargenteus*) and *N. narica*. These results expose the different eco-geographical variables that influence and define the presence of each species, its function and the interactions that shape this assemblage and suggest that management and conservation actions should focus to level assemblage to include the requirements of multiple species.

Key words: cameras trap, carnívoros, coexistence, habitat.

INTRODUCTION

The presence, abundance, behavior and distribution of carnívoros can be modeled by competitive interactions (Macdonald *et al.* 2010), that are more intense between sympatric species phylogenetically closer and with similar morphological characteristics (Di Bitetti *et al.* 2010; Schoener 1974). The presence of felids within ecosystems is often used as an indicator of their quality (Miller & Rabinowitz 2002; Rodríguez-Soto *et al.* 2011). Different felid species are geographically sympatric; eleven species coexist in the Neotropical and six in the Nearctic regions (Macdonald *et al.* 2010). In Sierra Nanchititla Natural Park (SNNP), converges six species from both regions: cougar (*Puma concolor* Linneo, 1771), jaguar (*Panthera onca*), margay (*Leopardus wiedii* Schinz, 1821), ocelot (*L. pardalis* Linnaeus, 1758) and yagouarundi (*P. yagouarundi*), along with other abundant carnívoros such as gray fox (*Urocyon cinereoargenteus* Schreber, 1775) and white-nosed coati (*Nasua narica* Linnaeus, 1766), which formed an important assemblage of carnívoros in this ecosystem. In these assemblages exists the potential for interspecific competition

due to their similar size and diets (Pianka *et al.* 1974; Sunquist & Sunquist 2002). Interactions between species generate niche segregation and allow dominant species to exploit preferred resources forcing subordinate species to use others with minor quality (Caro & Stoner 2003; Schoener 1974). Although several factors such as body size, morphology, physiology, distribution and predation risk influence in coexistence (Jaslow 1987; Johnson *et al.* 1996; Konecny 1989; Sunquist *et al.* 1989). Food, space and time are the most important dimensions of niche and their partitioning facilitate species coexistence (Pianka 1969; Schoener 1974). In some assemblages of carnivores have been observed that species with large body sizes tend to occur in more protected habitat compared to the smaller size species (Davis *et al.* 2011; Di Bitetti *et al.* 2010). The understanding of the role of species in ecosystems is essential to develop appropriate conservation strategies and management (Rabinowitz & Walker 1991). This study aim was to identify ecogeographical variables (topographical, ecological and anthropic activities) associated with the presence of the species and to recognize the effect of the presence of one species over another; and finally describe habitat characteristics used by carnivores in SNNP.

MATERIALS AND METHODS

Study area

Sierra Nanchititla Natural Park (SNNP), is located between the extreme coordinates 100° 36' 49''; 100° 16' 03''W and 18° 45' 13''; 19°04' 22''N, covers an extension of 63,388 ha, with altitudes ranging from 410 to 2080 m (Fig. 1). There are two mainly ecosystems, 1) temperate forest (1200-2080 m.a.s.l.), containing pine-oak and oak forests and 2) dry

tropical forest (410-1200 m.a.s.l. Rodríguez-Soto 2013). There are reports of 53 mammal species of which 14 belong to order Carnivora (Monroy-Vilchis *et al.* 2011a; Monroy-Vilchis *et al.* 2011b).

We conducted four camera-trap surveys, between December 2003 and January 2012 in SNNP, with different number of active sampling stations, area surveyed and sampling effort. In the first survey, 13 camera-trap were used (December 2003- December 2005), 16 in the second (January 2006 - February 2008), 18 in the third (October 2008 - September 2009) and 14 in the fourth (January 2011- January 2012, Fig. 1). Each sampling station was integrated by a remote camera placed on trails or roads where previously we recorded traces of carnivores. The cameras were fixed at approximately 50 cm height and separated 2 to 3 km from each other. Each sampling station was monitored monthly to save data and verify its operation.

Habitat variables (eco-geographical)

We quantified habitat used by each species for all sampling stations using digital surfaces available (INEGI 2003; SEMARNAP *et al.* 2001). We selected ten eco-geographical variables as predictors to quantify used habitat: aspect (as moisture indicator), slope, altitude, distance to rivers, distance to pronounced slopes (greater than 60°), percentage of vegetation cover of trees, shrubs and herbs, distance to roads and distance to human settlements (Table 8). Digital surfaces were worked at 30m of resolution and we generated a buffer of 200m around each sampling station to extract the average data for each variable.

Analysis of used habitat

We assumed that all species have the same accessibility to habitat and considered each sampling station as independent, because their separation in straight line. We defined as capture event all consecutive photographic registers within a period of 24 hours and as an absence if the species was no photographed in the same lapse. We calculated trap success (TS) for each carnivore; it represents the number of capture events of each species in a sampling station per 100 trap-days (Dillon & Kelly 2007).

To characterize used habitat by each species respect to eco-geographical variables and other carnivores, we applied Pearson's correlation tests. All possible combinations were tested looking for highly correlated variables which might be discarded.

We used generalized linear models (GLM); due to the dichotomous nature of the response variable (presence / absence), an error of binomial distribution was assumed (Fedriani *et al.* 1999). This distribution has been used to analyze over-dispersed data caused by absences or rarity of species, what is common in wildlife counts. Besides, given the length of the study and because of mentioned differences between surveys, we used the log (x) of trap-days in each sampling station as offset variable in the generated models (Davis *et al.* 2011). Estimated values and standard error for all variables were calculated. Those variables that were statistically significant ($p < 0.10$) were selected to generate the models. The Akaike's Information Criterion (AIC) was used to select the best performing models. Afterwards, we described the most important eco-geographical variables for all models and species.

RESULTS

We established 60 sampling stations which were active 13, 752 days, with an average of 3,438 days by survey. We registered 13 species of carnivores belonging to four families (Canidae, Felidae, Mephitidae and Procyonidae). *Nasua narica*, *U. cinereoargenteus* and *P. concolor* were more frequently captured, *L. wiedii*, and *P. onca* were occasionally captured and the others rarely captured, so were not considered in analysis. *Nasua narica* was recorded in most of the sampling stations and *P. onca* was recorded in less sampling stations (Table 9).

Variables related to used habitat

Of the ten eco-geographical variables used as predictors of the presence of carnivores, none were highly correlated with each other ($p > 0.05$). According to parameter estimates from GLM, eight variables were significantly related to the presence of carnivores (Table 10, $p < 0.10$), and these were used to run habitat models.

Top carnivores showed similar habitat associations, both were negatively associated with the slope and positively associated with altitude and distance to roads. *Puma concolor* showed a positive association with percentage of tree cover. In mesocarnivores, *L. wiedii* was positively associated to percentage of shrub cover and *N. narica* was negatively associated to percentage of herbaceous cover. The presence of *U. cinereoargenteus* was negatively associated to slope, altitude and distance to rivers and showed a positive relationship and marginal significance with distance to human settlement (Table 10).

We selected the three best-fitted models from GLM analysis to explain the presence of carnivores ($p < 0.05$; and the lowest AIC) and used their related variables to describe the species-habitat associations. The models associated with the presence of *P. onca* were not estimated due to the limited capture events, so inter-specific interactions generated should be considered with caution. The model that best explains the presence of *P. concolor* resulted from the combination of four variables but the distance to rivers and human settlements were also important in the second and third models. In the case of *U. cinereoargenteus*, the best model was developed with three variables. The percentage of herbaceous cover and distance to rivers were also important in the others models. *N. narica* was significantly associated with four variables, distance to roads and the percentages of tree cover were also important.

In the case of *L. wiedii*, the important habitat variable to its presence was the percentage of shrub cover. Variables such as the percentage of herbaceous cover and distance to rivers were important in the formation of the others models. In the formation of the best models for these species of carnivorous variables as: distance rivers, slope and distance to human settlements were often relevant. The first variable was found in all the models used for the assemblage and the remaining two in three of them (except *L. wiedii*, Table 11).

Inter-specific relationships of used habitat

Regarding the competitive interactions in the assemblage of carnivores, the presence of *P. onca* was positively associated to the presence of *P. concolor*. Otherwise, *L. wiedii* and *N. narica* showed a negative relationship with the presence of *P. concolor* and *P. onca*.

Among mesocarnivores, a negative relationship between *U. cinereoargenteus* and *N. narica* was found (Table 10).

DISCUSSION

The coexistence of carnivores depends mainly on the differential use of food resources, the selection of different habitats, different activity patterns or a specific combination of niche dimensions in relation to environmental conditions (Karanth & Sunquist 2000; Pianka 1974; Rosenzweig 1966; Sunquist *et al.* 1989;). Thus, the organization of the community is mainly determined by the ecological preference of dominant species which relegate the subordinate species to secondary habitats in which their fitness is at risk (Guthrie & Moorhead 2002). Our results expose this behavior, top carnivores use areas where human encounters are less probable and where vegetation cover is more conserved (pine-oak and oak forest, 1200-2080 m.a.s.l) and displace mesocarnivores to secondary habitat as tropical dry forest, grasslands and crops lands (410-1200 m.a.s.l), where human activities may reduce their fitness by high hunting frequency and low prey availability (Monroy-Vilchis *et al.* 2012; Robinson 1996). Temporal and spatial segregation between assemblages has been reported as form of coexistence, in response to high trophic overlap between species with similar body sizes and similar foraging behavior (Chen *et al.* 2009; Gomez-Ortiz *et al.* unpubl. data; Silva-Pereira *et al.* 2011).

Top carnivores

In different regions of its distribution, *P. onca* and *P. concolor* used a variety of habitats in similar occurrences. Both species are associated with the use of similar ecological niche in relation to their potential of trophic overlap (Crawshaw & Quigley 2002; Gómez-Ortiz & Monroy-Vilchis 2013; Scognamillo *et al.* 2003; Taber *et al.* 1997), their activity patterns and their use of similar habitat (Harmsen *et al.* 2009a; Scognamillo *et al.* 2003).

They have been associated to habitat with streams and width roads, although the use of width roads should be taken with caution because they are generally used in sites without human disturbance or not transited. Both variables may facilitate movement through dense vegetation and foraging activities (Davis *et al.* 2011; Di Bitetti *et al.* 2010; Emmons 1987; Harmsen *et al.* 2009b; Núñez *et al.* 2000; Sunquist & Sunquist 2002). In this study temperate forests (pine and oak forest) are directly related to the presence of top carnivores (PTC). In recent decades, forests have been drastically disturbed by agriculture, grazing, logging, farming, hunting; this affects the occurrence and survival of these species (Monroy-Vilchis *et al.* 2007). It has been documented that species occurrence increases with the level of protection and altitude; in SNNP the higher altitudes correspond to oak and pine-oak forests that are relatively conserved and inaccessible to people (Di Bitetti *et al.* 2010; Rodríguez-Soto 2013). Additionally, these sites offer shelter, facilitate foraging, rest and safety for young (Logan & Sweanor 2001; Sunquist & Sunquist 2002). In SNNP, probably the coexistence between top predators depends on the differential use in temporal niche or the low abundance of *P. onca* in the area, as there is a high spatial and trophic

overlap (Gomez-Ortiz & Monroy-Vilchis 2013; Monroy-Vilchis *et al.* 2009; Soria-Díaz *et al.* 2010).

Mesocarnívoros

Traditionally, conservation efforts to carnivores have been focused on a single species. This approach to conservation is criticized and it has been suggested to include ecosystems as a whole or several species regardless of body sizes; considering that the role of mesocarnívoros is crucial for ecosystems conservation and cannot be completely include by conserving just dominant species (Estes 1996; Gese 2001; Terborgh *et al.* 2001). The role of the umbrella species or top carnivores in ecosystems is questionable because of small body size species avoid areas where the dominant species occurred to reduce negative interactions; implying that management and conservation actions should focus to level assemblage to include the requirements of multiple species (Davis *et al.* 2011; Di Bitetti *et al.* 2010). In relation to body size, mesocarnívoros are slightly favored by sites with dense shrub and herbaceous cover that provide them shelter and small prey availability (St-Pierre *et al.* 2006; Virgós 2001).

For many species, space dimension is the most common mode of resources repartitioning; but daily activity is more important because there is a dependency on the peaks of activity in relation to their prey (Schoener 1974), so that the food availability also influences the habitat used (Litvaitis *et al.* 1986). In small felids guilds it has been suggested that coexistence along its distribution is primarily related to behavioral differences and their opportunistic ability (Di Bitetti *et al.* 2010). Reduction of native prey increase negative

interactions and vulnerability intra-guild in relation to anthropogenic disturbances (Palacios *et al.* 2012, Silva-Pereira *et al.* 2011).

Margay (*L. wiedii*) is a felid commonly associated with dense forests, but has also been found in disturbed forest and near human settlements (Oliveira 1998). In this study, was associated with dense shrub cover sites, this can be explained by body size that lets it move across dense vegetation and by its ability to hunt among these sites (Di Bitetti *et al.* 2010). Deforestation, fragmentation and hunting threaten their populations in the study area, as elsewhere (Vanderhoff *et al.* 2011).

Grey fox (*U. cinereoargenteus*) was negatively associated with slope, high altitude and proximity to rivers, which located it in dry tropical forests and in the lowest areas (410-1200 m.a.s.l) in SNNP. This species is distinguished by its ability to select habitats in relation to the availability of small mammals (Chamberlain & Leopold 2000) and by its tolerance to human activities and its attraction to anthropogenic food resources (Crooks 2002; Fritzell & Haroldson 1982); this explain its positive relationship with the proximity to human settlements. Moreover, a strategy of evasion of space used by dominant species, in SNNP this evasion occurs with respect to *P. concolor* and *P. onca*, and it has been reported in other studies (Chamberlain & Leopold 2005).

In Mexico, in areas with marked seasonality as temperate and tropical forests, the white-nosed coati (*N. narica*) has been associated with moist habitats where it ensures the availability of resources (Valenzuela & Ceballos 2000). In SNNP, this species has been relatively associated with dense shrub cover sites and shows evasion to presence of top

predators. Due to by several years *N. narica* has been an important part of the diet of top carnivores (Gomez- Ortiz & Monroy-Vilchis 2013; Monroy-Vilchis *et al.* 2009). Such evasion arises due to the pressure exerted by the dominant carnivores (Mills 2005). In response, the species can change its niche regardless of seasonality, to increase their security (Mao *et al.* 2005; Riley 2006).

Some studies have shown that the camera -traps can be biased in detectability of species because of several behavioral factors (Weckel *et al.* 2006). For example, it has been verified that medium-sized mammals prefer sites with dense vegetation and large mammals choose open roads (Harmsen *et al.* 2009a). In this regard, it has been recommended to assess the relationship between the probability of capture and environmental variables for each sampling station for greater validity (Harmsen *et al.* 2009b). Although it has been verified its effectiveness in monitoring even in small areas and with low detectability species, to realized systematic monitoring programs is recommended (Sarmiento *et al.* 2009; Sarmiento *et al.* 2011).

ACKNOWLEDGMENTS

We appreciate the Mexicans and CONACYT for economic support for this study through project funding (105254) and scholarship (255868). To PROMEP for funding the project 103.5/10/0942. We thank all students and rangers of Sierra Nanchititla Biological Station (UAEMex) and CEPANAF for their support in field. We express thanks to Clarita Rodríguez-Soto and Hublester Domínguez-Vega for help us with data analysis.

REFERENCES

- Caro TM, Stoner C (2003). The potential for interspecific competition among African carnivores. *Biological Conservation* **110**, 67–75.
- Chamberlain MJ, Leopold BD (2000). Spatial use patterns, seasonal habitat selection, and interactions among adult gray foxes in Mississippi. *Journal of Wildlife Management* **64**, (3) 742–751.
- Chamberlain MJ, Leopold BD (2005). Overlap in space use among bobcats (*Lynx rufus*), coyotes (*Canis latrans*) and gray foxes (*Urocyon cinereoargenteus*). *American Midland Naturalist* **153**(1), 171–179.
- Chen M, Tewes ME, Pei KJ, Grassman, LI (2009). Activity patterns and habitat use of sympatric small carnivores in southern Taiwan. *Mammalia* **73**, 20–26.
- Crawshaw PG, Quigley HB (2002). Jaguar and puma feeding habits. In: Medellín RA, Chetkiewicz C, Rabinowitz A *et al.*, Eds. *El jaguar en el nuevo milenio. Una evaluación de su estado, detección de prioridades y recomendaciones para la conservación de los jaguares en América*. Fondo de cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México and Wildlife Conservation Society, Mexico, pp. 223–235.
- Crooks KR (2002). Relative Sensitivities of Mammalian Carnivores to Habitat Fragmentation. *Conservation Biology* **16**(1), 488–502.
- Davis ML, Kelly MJ, Stauffer DF (2011). Carnivore co-existence and habitat use in the Mountain Pine Ridge Forest Reserve, Belize. *Animal Conservation* **14**(1), 56–65.
- Di Bitetti MS, De Angelo CD, Di Blanco YE, Paviolo A (2010). Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica* **36**, 403–412.

Emmons LH (1987). Comparative feeding ecology of felids in a tropical rainforest. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **20**, 271–283.

Estes JA (1996). Predators and ecosystem management. *Wildlife Society Bulletin* **24**, 390–396.

Fedriani JM, Palomares F, Delibes M 1999. Niche relations among three sympatric Mediterranean carnivores. *Oecologia* **121**, 138–148.

Gómez-Ortiz Y, Monroy-Vilchis O (2013). Feeding ecology of puma *Puma concolor* in Mexican montane forests with comments about jaguar *Panthera onca*. *Wildlife Biology* **19**, 179–187.

Harmsen BJ, Foster RJ, Silver SC, Ostro LET, Doncaster, CP (2009a). Spatial and temporal interactions of sympatric jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) in a Neotropical forest. *Journal of Mammalogy* **90**, 612–620.

Harmsen BJ, Foster RJ, Silver S, Ostro LET, Doncaster CP (2009b). Differential use of trail by forest mammals and the implications for camera-trap studies: As case study from Belize. *Biotropica* **42**, 126–133.

Jaslow CR (1987). Morphology and digestive efficiency of red foxes and gray foxes in relation to diet. *Canadian Journal of Zoology* **65**, 72–79.

Johnson WE, Fuller TK, Franklin WL (1996). Sympatry in canids: a review and assessment. In: Gittleman JL, ed. *Carnivore behavior, ecology, and evolution*. Cornell University Press, New York, pp. 189–218.

Karanth KU, Sunquist ME (2000). Behavioural correlates of predation by tiger (*Panthera tigris*), leopard (*Panthera pardus*) and dhole (*Cuon alpinus*) in Nagarahole, India. *Journal of Zoology of London* **250**, 255–265.

Konecny MJ (1989). Movement patterns and food habits of four sympatric carnivore species in Belize, Central America. In: Redford KH, Eisenberg JF, eds. *Advances in Neotropical Mammalogy*. Sandhill Crane Press, Gainesville, pp. 243–264.

Litvaitis JA, Sherburne JA, Bissonette JA (1986). Bobcat habitat use and home range size in relation to prey density. *Journal of Wildlife Management* **50**, 110–17.

Logan KA, Sweanor LL (2001). *Desert Puma: Evolutionary Ecology and Conservation of an Enduring Carnivore*, Island Press, Washington, USA.

Macdonald DW, Loveridge AJ, Nowell K (2010). Dramatis personae: an introduction to the wild felids. In: Macdonald DW, Loveridge AJ, eds. *Biology and Conservation of Wild Felids*. Oxford University Press Inc., New York, pp. 3–58.

Mao JS, Boyce MS, Smith DW *et al.* (2005). Habitat selection by elk before and after wolf reintroduction in Yellowstone National Park. *Journal of Wildlife Management* **69**, 1691–1707.

Miller B, Rabinowitz A (2002). ¿Por qué conservar al jaguar? In: Medellín RA, Equihua C, Chetkiewicz CLB *et al.*, eds. *El Jaguar en el Nuevo Milenio. Fondo de cultura Económica*. Universidad Nacional Autónoma de México and Wildlife Conservation Society, Mexico, pp. 303–315.

Mills MGL (2005). Large carnivores and biodiversity in African savanna ecosystems. In: Ray JC, Redford KH, Steneck RS, Berger J, eds. *Large carnivores and the conservation of biodiversity*. Island Press, Washington, D.C., pp. 208–229.

Monroy-Vilchis O, Rodríguez-Soto C, Zarco-González M, Urios V (2007). Distribución, uso de hábitat y patrones de actividad del puma y jaguar en el estado de México. In: Ceballos G, Chávez C, List R, Zarza H, eds. *Conservación y manejo de jaguar en México:*

estudios de caso y perspectivas. Conabio-Alianza WWF/Telcel-Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 59–69.

Monroy-Vilchis O, Gómez Y, Janczur M, Urios V (2009). Food niche of *Puma concolor* in Central Mexico. *Wildlife Biology* **15**, 97–105.

Monroy-Vilchis O, Zarco-González M, Rodríguez-Soto C, Soria-Díaz L, Urios V (2011a). Fototrampeo de mamíferos en la Sierra Nanchititla, México: Abundancia relativa y patrón de actividad. *Revista de Biología Tropical* **59**, 373–383.

Monroy-Vilchis O, Zarco-González MM, Ramírez-Pulido J, Aguilera-Reyes U (2011b). Diversidad de mamíferos de la Reserva Natural Sierra Nanchititla, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **82**, 237–248.

Monroy-Vilchis O, Balderas M, Rubio R, Castro J, Rodríguez C, Zarco M, Soria L, Luna O, Aguilera U (2012). *Programa de Conservación y Manejo del Parque Natural Sierra Nanchititla*, Secretaria de Estudios Avanzados, Universidad Autónoma del Estado de México, Mexico.

Núñez R, Miller B, Lindzey F (2000). Food habits of jaguars and pumas in Jalisco, Mexico. *Journal of Zoology* **252**, 373–379.

Oliveira TG (1998). *Leopardus wiedii*. *Mammal Species* **579**, 1–6.

Palacios R, Walker RS, Novaro AJ (2012). Differences in diet and trophic interactions of Patagonian carnivores between areas with mostly native or exotic prey. *Mammalian Biology* **77**, 183–189.

Pianka ER (1969). Sympatry of desert lizards (*Ctenotus*) in western Australia. *Ecology* **50**, 1012–1030.

Pianka, ER (1974). Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **71**(5), 2141–2145.

Rabinowitz AR, Walker RS (1991). The carnivore community in a dry tropical forest mosaic in Huai Kha Khaeng Wildlife Sanctuary, Thailand. *Journal of Tropical Ecology* **7**, 37–47.

Riley SPD (2006). Spatial ecology of bobcats and gray foxes in urban and rural zones of a national park. *Journal of Wildlife Management* **70**, 1425–1435.

Robinson JG (1996). Hunting wildlife in forest patches: An ephemeral resources. In: J Schelhas J, Greenberg R, eds. *Forest patches in tropical landscapes*. Island press, Washington, pp. 111–130.

Rodríguez-Soto C (2013). Descripción ambiental y social de la Reserva Natural Sierra Nanchititla. In: Monroy-Vilchis O, Soria-Díaz L (Eds.), *Ecología de Puma concolor en la Sierra Nanchititla, México*. Universidad Autónoma del Estado de México, México, pp.27–44.

Rosenzweig ML (1966). Community structure in sympatric Carnivora. *Journal of Mammalogy* **47**(4), 602–612.

Sarmiento P, Cruz J, Eira C, Fonseca C (2009). Evaluation of camera trapping for estimating red fox abundance. *Journal of Wildlife Management* **73**(7), 1207–1212.

Sarmiento PB, Cruz J, Eira C, Fonseca C (2011). Modeling the occupancy of sympatric carnivorans in a Mediterranean ecosystem. *European Journal of Wildlife Research* **57**, 119–131.

Schoener TW (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, **185**, 27–39.

- Scognamillo D, Maxit I, Sunquist M, Polisar J (2003). Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. *Journal of Zoology* **259**, 269–279.
- Silva-Pereira JE, Moro-Rios RF, Bilski DR, Passos FC (2011). Diets of three sympatric Neotropical small cats: Food niche overlap and interspecies differences in prey consumption. *Mammalian Biology* **76**, 308–312.
- Soria-Díaz L, Monroy-Vilchis O, Rodríguez-Soto C, Zarco-González MM, Urios V (2010). Variation of abundance and density of *Puma concolor* in zones of high and low concentration of camera traps in central Mexico. *Animal Biology* **60**, 361–371.
- St-Pierre C, Ouellet JP, Crête M (2006). Do competitive intraguild interactions affect space and habitat use by small carnivores in a forested landscape? *Ecography* **29**, 487–496.
- Sunquist ME, Sunquist F (2002). *Wild Cats of the World*, University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Sunquist ME, Sunquist F, Daneke DE (1989). Ecological separation in a Venezuelan llanos carnivore community. In: Redford KH, Eisenberg JF, eds. *Advances in Neotropical Mammalogy*. Sandhill Crane Press, Gainesville, FL. pp. 197–232.
- Taber A, Novaro A, Neris N, Colman F (1997). The food habits of sympatric jaguar and puma in the Paraguayan Chaco. *Biotropica* **29**, 204–213.
- Terborgh J, Lopez L, Nunez VP *et al.* (2001). Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* **294**, 1923–1926.
- Valenzuela D, Ceballos G (2000). Habitat selection, Home range, and activity of the White-nosed coati (*Nasua narica*) in a mexican tropical dry forest. *Journal of Mammalogy* **81**(3), 810–819.

Vanderhoff NE, Hodge A, Arbogast BS, Nilsson J, Knowles TW (2011). Abundance and activity patterns of the margay (*Leopardus wiedii*) at a mid-elevation site in the eastern andes of ecuador. *Mastozoología Neotropical* **18**(2), 271–279.

Virgós E (2001). Relative value of riparian woodlands in landscapes with different forest cover for medium-sized Iberian carnivores. *Biodiversity and Conservation* **10**, 1039–1049.

Weckel M, Giuliano W, Silver S (2006). Jaguar (*Panthera onca*) feeding ecology: distribution of predator and prey through time and space. *Journal of Zoology* **270**, 25–3.

Tabla 8 Variables used to analyzed the use habitat by carnivores in Sierra Nanchititla Natural Park, Mexico

Variable	Abbreviation	Description
Altitude	ALT	digital elevation model of SNNR (m)
Aspect	ASP	we considered this parameter as moisture indicator (orientation respect to North)
Distance to human Settlements	DHS	distance to the settlements with more than 300 habitants (m)
Distance to pronounced slopes	DPS	distance to slopes >60°
Distance to rivers	DRI	distance to rivers using cartographical and hydrological information (m)
Distance to roads	DRO	distance to roads using topographical information (m)
Percentage of herb cover	PHC	the vegetation continuous fields collection (Global Land Cover Facility)
Percentage of shrub cover	PSC	the vegetation continuous fields collection (Global Land Cover Facility)
Percentage of tree cover	PTC	the vegetation continuous fields collection (Global Land Cover Facility)
Slope	SLO	calculated using the digital elevation model of SNNP

Table 9 Species of carnivores captured in Sierra Nanchititla Natural Park, Mexico.

	<i>Panthera onca</i>	<i>Puma concolor</i>	<i>Leopardus wiedii</i>	<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	<i>Nasua narica</i>
Photographic events	26	175	45	212	996
Captures	21	120	35	94	731
TS average [†]	0.09	0.91	0.24	1.01	3.45
Stations with detections (%)	13.43	43.28	20.9	38.81	82.09

[†]Trap success

Table 10 Habitat variables and inter-specific relationships associated with the presence of carnivores in Sierra Nanchititla Natural Park, Mexico.

	<i>P. onca</i>		<i>P. concolor</i>		<i>L. wiedii</i>		<i>U. cinereoargenteus</i>		<i>N. narica</i>	
	<i>Estimate</i>	<i>SE</i> [†]	<i>Estimate</i>	<i>SE</i>	<i>Estimate</i>	<i>SE</i>	<i>Estimate</i>	<i>SE</i>	<i>Estimate</i>	<i>SE</i>
Eco-geographical variables										
ASP	-0.00628	0.0075	-0.00298	0.00813	0.00171	0.00724	-0.01165	0.00926	0.00738	0.01233
ALT	0.00166	0.00105	0.00136	0.00058**	0.0005	0.00055	-0.00153	0.00070**	-0.00043	0.00113
DRO	0.0003	0.00014**	0.00038	0.00014***	-0.00006	0.00012	-0.00008	0.00013	0.00016	0.00025
DHS	-0.00009	0.0001	0.00002	0.0001	0.00001	0.00009	0.00015	0.0001	-0.00015	0.00018
DPS	-0.00003	0.00019	-0.00024	0.0002	0.00007	0.00019	0.00006	0.00021	0.00004	0.00039
DRI	0.00001	0.00021	-0.00025	0.00022	0.0002	0.00021	-0.00053	0.00022**	-0.00051	0.00037
PHC	0.00806	0.01946	0.00171	0.0196	-0.00145	0.01845	0.01866	0.01997	-0.08275	0.03756**
PSC	-0.01809	0.01966	-0.02137	0.01932	0.03918	0.01863**	0.00129	0.01901	0.05208	0.03453
PTC	-0.00122	0.0167	0.04023	0.01665**	0.01576	0.01562	-0.02374	0.01749	0.01685	0.02889
SLO	-0.03981	0.02054*	-0.0312	0.01337**	0.00386	0.01221	-0.02335	0.01318*	0.03758	0.03092
Inter-specific relationships										
TS <i>P. onca</i>	-	-	NE [‡]	NE	NE	NE	-0.27597	0.508378	-1.20801	0.560186**
TS <i>P. concolor</i>	0.32139	0.107248***	-	-	-0.31718	0.205807	-0.0952	0.122928	-0.295763	0.134623**
TS <i>L. wiedii</i>	-7.60006	5.79152	-0.378	0.277899	-	-	-0.14976	0.41878	13.01118	1.652933
TS <i>U. cinereoargenteus</i>	-0.1588	0.198981	-0.04913	0.079642	-0.14169	0.134294	-	-	-0.027491	0.134923

[†]Standard error, [‡]Not estimable, *p=0.10, **p=0.05, ***p=0.01. In bold= variables with marginal differences to p=0.10

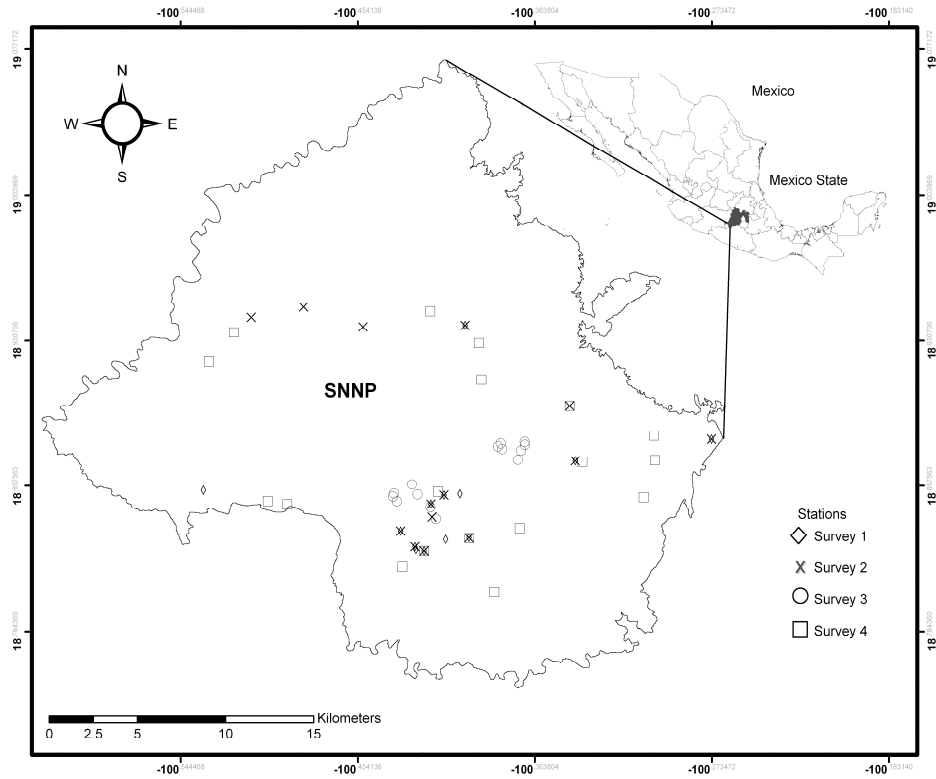
Table 11 Three best performing habitat models (GLM) that explain the success trap of carnivores in Sierra Nanchititla Natural Park, Mexico

Carnivores	Best models group	AIC	P-value
<i>Panthera onca</i>			
	NE [†]	NE	NE
<i>Puma concolor</i>			
	SLO, ALT, DRO, PTC,	72.53	0.00001
	SLO, DRI, ALT, DRO, PTC	72.58	0.00001
	SLO, DHS, ALT, DRO, PTC	73.05	0.00001
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>			
	SLO, DHS, ALT	74.41	0.0007
	SLO, DHS, ALT, PHC	75.24	0.00114
	SLO, DRI, DHS, ALT	75.39	0.00122
<i>Nasua narica</i>			
	SLO, DRI, DHS, PHC	38.94	0.00582
	SLO, DRI, DHS, DRO, PHC	39.3	0.00642
	SLO, DRI, DHS, DRO, PTC, PHC	39.91	0.00748
<i>Leopardus wiedii</i>			
	PSC	63.78	0.05117
	PSC, PHC	64.29	0.07108
	DRI, PSC	65.1	0.10631

[†]Not estimable

Figure legends

Figure 3. Location of camera-trap stations in the different surveys in Sierra Nanchititla Natural Park (SNNP), central Mexico.



Capítulo V *Activity patterns in an assemblage of carnivores in Sierra Nanchititla Natural Park, central Mexico*

Yuriana Gómez-Ortiz, Octavio Monroy-Vilchis, Iván Castro-Arellano, and Víctor M.

Fajardo. **En preparación:** *Journal of Tropical Ecology*.

Estación Biológica Sierra Nanchititla, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México, Instituto Literario 100, Colonia Centro, CP 50000, Toluca, México.

ygo_19@yahoo.com.mx, tavomonroyvilchis@gmail.com

Corresponding author: tavomonroyvilchis@gmail.com, Phone number: 52 7222965556

Abstract

Coexistence in inter-species relationships generally implies use segregation in one of the three main niche dimensions: spatial, trophic or temporal. Activity patterns of species are ecologically important because expose how they exploit their habitat. We evaluated daily activity in an assemblage of carnivores from Sierra Nanchititla Natural Park, in central Mexico; using photographic records from 67 sampling stations. We characterized and described activity patterns for each species. We analyzed temporal overlapping by pairs of species and level to assemblage. We compare seasonal activity patterns by species and by assemblage. The analysis of assemblage were made using Rosario algorithm from TimeOverlap software for temporal data. Several species concentrated their activity at night except for *Nasua narica*. Our results showed a significant temporal overlapping in the assemblage and between species. No found interspecific differences in activity patterns by seasons. *Nasua narica* was the species subordinate in this assemblage due to play an important role in diet of *Panthera onca* y *Puma concolor* and showed strategies of temporal evasion. These observations support

the idea of trophic or spatial segregation to allow coexistence and tolerance between carnivores.

INTRODUCTION

Species coexistence implies variation or segregation in one of the three main dimensions of ecological niche: spatial, trophic or temporal (Schoener 1974) so that, resources partitioning in assemblage level and intra-assemblage coexistence is essential for biodiversity to exist (Linnell & Strand 2000). When resources used by more than one species are limited, coexistence can occur if they are different in morphology or behavior (Davies *et al.* 2007, Di Bitetti *et al.* 2009). Niche segregation in the spatial or trophic dimensions has been considered as the most important strategy that allows species coexistence, whilst temporal dimension has received low attention (Schoener 1974, 1983, Castro-Arellano *et al.* 2010, De Oliveira-Santos *et al.* 2013). Activity patterns and their ecological implications on community dynamics has been scarcely evaluated (Morgan 2004, Kronfeld-Schor & Dayan 2003, Castro-Arellano *et al.* 2010, Norris *et al.* 2010); nonetheless, its importance relies in the fact that changes in activity patterns can alter relationships between species and the community composition (Morgan 2004). Temporal segregation can occur in large (i.e. seasons, years) or short periods of time (i.e. daily activity periods, Carothers & Jaksic 1984, Castro-Arellano & Lacher 2009), and each species is able to get exclusive access to space or food, allowing coexistence to occur (Schoener 1983). So that, activity patterns of species are ecologically important and show how they exploit their environment (Pianka 1973, Kronfeld-Schor & Dayan 2003). The role of top carnivores and meso-carnivores in community structuration is more important in terrestrial ecosystems conservation context and this is exacerbated when top predators participate shaping assemblages in the same ecosystem (Davis *et al.* 2011, Terborgh *et al.* 2001). By this, the mammalian

conservation efforts had changed in sense of use a single species and actually these efforts are intending to impact in entire ecosystem (Estes 1996, Linnell & Strand 2000). So, there is a need by assess the ecological role of mammalian carnivores in general more than only of largest species (Roemer *et al.* 2009). There are several studies that identify mechanisms of coexistence between top predators, through analysis of spatial and temporal partitioning and differences in food habits (Azevedo 2008, Harmsen *et al.* 2009, Núñez *et al.* 2000, Scognamillo *et al.* 2003, Taber *et al.* 1997). In contrast there are few studies that include several levels trophic or assemblages (Davis *et al.* 2011, Di Bitetti *et al.* 2010, Guerrero *et al.* 2002). The assemblages contained top predators are considered by present strong interactions among species, so we described activity patterns and analyzed temporal niche partitioning strategies in one group of carnivores integrated by top predators (*i.e.* *Panthera onca* and *Puma concolor*) and mesopredators (*Leopardus wiedii*, *Nasua narica* and *Urocyon cinereoargenteus*) from a mountainous area in central Mexico to enlarge knowledge on their ecological niche and to understand persistence of assemblages and local biodiversity.

METHODS

Study area

Our study was realized in Sierra Nanchititla Natural Park (SNNP), in central Mexico, between extreme coordinates: 100° 36' 49''; 100° 16' 03''W and 18° 45' 13''; 19°04' 22''N. It has an extension of 663.87 km² and ranges from 410 to 2080 m.a.s.l. There are five vegetation types: oak forest (30%), grassland (30%), tropical dry forest (18%), pine-oak forest (17%) and crops (4%). Mammals richness is composed by 53 species, chiropterans, rodents and carnivores are the most representatives with 15, 17 and 14 species respectively (Monroy-Vilchis *et al.* 2011a, b).

We analyzed data collected in five camera-trapping surveys in SNNP that varied in time and sampling effort. From December 2003 to January 2012, we located 67 sampling stations in sites where signs of carnivores were previously recorded (foot-prints, scrapes, scats, etc.) and distributed them among all available habitat types. Each sampling station consisted of a camera fixed to trees at 40 to 60 cm from ground and programmed to record species activity 24hrs/day, getting hour and date for each record. Cameras were checked once a month to change batteries, memory cards and verify its correct operation. We defined as a single capture all photography records from a single species take in the same station within one hour period except when different individuals were identified through morphology characteristics or take in couples and groups cases.

Data analysis

Activity pattern

We generated a species (rows) and time intervals (columns) matrix; independent captures were grouped in four time intervals: day (9:00 to 18:59 hrs.), dusk (19:00 to 20:59 hrs.) night (21:00 to 6:59 hrs.) and dawn (7:00 to 8:59 hrs.). To decrease the effect of differences in parameters of populations, activity patterns for each species was quantified through capture percentage in each time interval. Species were classified as diurnal if less than 10% of their captures occurred at night, nocturnal if less than 10% of their captures occurred at day, mainly diurnal if 10 to 30% of their captures occurred at night, mainly nocturnal if 10 to 30% of their captures occurred at day and crepuscular if 50% of their captures occurred during dusk or dawn; all other species were classified as cathemeral (Gómez *et al.* 2005). We evaluated activity patterns differences by species in relation to habitat seasonality grouping captures in two classes: dry season (from

November to May) and wet season (from June to October) with Kolmogorov-Smirnov test ($\alpha=0.05$).

Niche overlap

Temporal overlapping of the assemblage was estimated as the overlapping mean for all possible combinations of pairs of species using Pianka's index (Pianka 1973), in TimeOverlap software. This program uses the Rosario algorithm, which has been specifically designed to analyze temporal or ordinated data. It uses simulations of Monte Carlo and in each interaction (10000) species activity patterns are randomized and then the assemblage overlap can be estimated, while empiric structure of data is maintained. This allows keeping its temporal auto-correlation and at the same time creates a null space that can be considered biologically significant (Castro-Arellano *et al.* 2009, Presley *et al.* 2009). A temporal overlap is interpreted when species overlap is greater than that from randomized assemblages. In contrast, temporal segregation is designed by a smaller species overlap than that from random. We also assessed temporal overlap among each possible pair of species. All pairwise differences in temporal activity patterns between species were evaluated with Kolmogorov-Smirnov ($\alpha=0.05$).

RESULTS

We obtained 1,489 photographs of five species of carnivores at SNNP, included in three families (Felidae, Canidae and Procyonidae). Total sampling effort was 14,608 camera-trap days.

Most species of carnivores were nocturnal; except *Nasua narica* which was mostly diurnal (58.25%) and *P. concolor* that showed cathemeral activity. In relation to crepuscular activity, *Puma concolor* (22.31%) followed by *N. narica* (10.57%) and *U.*

cinereoargenteus (10.23%) were the species with more activity at dusk. All species showed similar percentages of activity at dawn. *P. onca* had no activity to diurnal (Figure 4).

We detected different activity peaks between species. *N. narica* was more active during day period and less active during night (Figure 5). But there were not statistically significant differences in the pattern of activity of carnivores between seasons ($p>0.05$).

All carnivores species analyzed have activity between 21:00-1:00 h and 5:00-7:00 h. *P.onca* exhibited not activity between 10:00-20:00h and *L. wiedii* between 8:00-19:00 (Figure 6).

The analysis of temporal niche overlap resulted significantly upper than expected into diurnal domain (coincident activities patterns), with all species and excluding *P. onca*. In contrast, temporal niche overlap calculated to nocturnal domain indicated not significantly differences (temporal segregation) to both groups all species and excluding *P. onca* (Table 12).

In comparison by pairwise of carnivore species the majority of pairs showed different temporal patterns in relation to diel day ($p<0.05$, Table 13). In diurnal domain Rosario all comparisons showed differences in temporal patterns too ($p<0.05$; Table 14). In contrast, in nocturnal domain Rosario, all pairs exhibited temporal overlapping ($p>0.05$; Table 15).

DISCUSSION

Temporal overlapping

Morphological disparity between species is an important factor for their coexistence that rule resources using among species that occupying similar niches (Davies *et al.* 2007,

Harmsen *et al.* 2009). When the differences in body sizes of sympatric species is not an enough parameter to coexistence occurring, a change in habitat use and activity can reduce competition (Rabinowitz & Walker 1991). Between species competing for space, the segregation in temporal activity or in use of key food can arise in response to interference (Carothers & Jaksic 1984; De Almeida *et al.* 2004). Activity pattern of species that form this assemble is consistent with frequently reported (Di Bitetti *et al.* 2010, Lucherini *et al.* 2009). *Panthera onca* resulted mostly nocturnal as in Venezuelan llanos, western and central regions of Mexico (Monroy-Vilchis *et al.* 2009, Núñez *et al.* 2000, Scognamillo *et al.* 2003). *Puma concolor* has been reported as cathemeral in the northwest of Bolivia and Northeast of Argentina, and a region of high Andes (Di Bitetti *et al.* 2010, Gómez *et al.* 2005, Lucherini *et al.* 2009). *Leopardus wiedii* has been also reported as nocturnal species in North of Argentina, northwest of Bolivia, in the eastern Andes of Ecuador (Di Bitetti *et al.* 2010, Gómez *et al.* 2005, Vanderhoff *et al.* 2011). Activity patterns of *Urocyon cinereoargenteus* and *Nasua narica* are more variables depending of seasonal changes in resources availability but in north America are been reported with activity nocturnal and diurnal respectively (Lira-Torres & Briones-Salas 2012, Valenzuela & Ceballos 2000, Farias *et al.* 2012). Though, no significant segregation was found to level assemblage during nocturnal domain, because most carnivores have high percentages of nocturnal activity, excluding to *N. narica*.

Competition between sympatric species may be indirect as explorative competition by resources that not imply preying on a competing species or direct that involve aggressive interactions as exclusion or killing (Hunter & Caro 2008, Linnell & Strand 2000, St-Pierre *et al.* 2006). Traditionally in SNNP, *N. narica* has been important part of diet of top predators (Gómez-Ortiz & Monroy-Vilchis 2013, Gómez-Ortiz *et al.* 2011, Monroy-Vilchis *et al.* 2009). Consequently it prey has development different

strategies to advantage its coexistence, as the spatial (Gómez-Ortiz *et al.* in preparation) and temporal (this study) evasion. This behavioral is agreement with proposed by Davies *et al.* 2007, suggesting that selection by activity patterns is a trait that distinguished to Procyonids. This let them to reduce negative encounters with their potential predators, who usually behave as terrestrial and nocturnal.

This supports the idea that the activity patterns of species can change in relation to different selection forces, subordinate species (*N. narica*) change their activity to minimize overlap with dominant species (*P. onca* and *P. concolor*) and reduce negative interactions with potential intra-guild competitors (*U. cinereoargenteus* and *L. wiedii*, Di Bitetti *et al.* 2009, Donadio & Buskirk 2006, Hayward & Slotow 2009, Linnell & Strand 2000, Palomares & Caro 1999). In contrast, in this study the dominance of top predators does not affect activity patterns of *U. cinereoargenteus*, probably because it is not part of their diet, also likely its smaller body size and in general predators occur in low densities in SNNP (Donadio & Buskirk 2006, Davis *et al.* 2011, Monroy-Vilchis *et al.* 2011b). This strengthens the idea that Procyonids significantly avoid to potential predators, through selection by different strata or habitat types and activity patterns compared with canids and felids (Hunter & Caro 2008). So, the largest felids have significant impact on carnivores, in particular by their negative interaction of competition by interference (Oliveira & Pereira 2013).

Although diverse environmental factors may influence activity patterns of wildlife, not significant differences between seasons (wet and dry) were identified in assemblage. Nonetheless was evident a reduction of number of captures obtained in wet season. Probably in relation with feeding resources availability, due to the consumer of foods available seasonally that implicates less search effort and in consequence less activity of

species (González *et al.* 1992, Patterson *et al.* 1999, Scognamillo *et al.* 2003) but not a change in their activity patterns.

Assemblage coexistence

Number of species that considered in this analysis was determinate by their abundance and capture exit rate. So, we have as a base of grouping those species that use similar resources, interact between them and form the assemblage (Jaksic 1981, Presley *et al.* 2009). Due to importance ecological of *P. onca* in ecosystems, was include in analysis but because its low abundance in SNNP (Soria-Díaz *et al.* 2010) this interpretations should be considered with caution.

Evaluation of use of resources between sympatric species is a part of the information need to understand their coexistence. However, long-term researches reinforce the understanding above ecological dynamics (Carvalho & Gomes 2004). In SNNP, wildlife has been monitored by more than ten years, which has led to a more complete analysis use of resources and interactions between carnivores. To assemblage level has identified a significant overlap in trophic dimension but a feeding segregation inter-guild rule by body sized (Gómez-Ortiz *et al.* in preparation). In spatial dimension differential habitat use and some negative interactions were identified in the assemblage (Gómez-Ortiz & Monroy-Vilchis in preparation). This favors the existence of a upper temporal overlapping, where coexistence is rule by segregation strategies in use of resources that reduce direct and indirect competition between species.

In inter-specific relationships, the coexistence between top predator (*P. concolor* and *P. onca*) can be determined by exploitative competition through food partitioning. Because in some regions *P. concolor* has similar activity patterns to *P. onca* (Emmons 1987; Scognamillo *et al.* 2003), but in others regions they use similar habitat but in different

time (Harmsen *et al.* 2009). In SNNP, these species have a similar use of trophic and spatial dimensions but in this study are evident small differences in activity patterns. Between large felids and small felids and canids the use of different habitat strata facility the coexistence, in addition to food partitioning (Gómez-Ortiz & Monroy-Vilchis in revision, Gómez-Ortiz *et al.* in revision). It is agreed with the idea that to smaller carnivores can be expected a segregation ecological with the larger carnivores, to reduce predation risk (Lucherini *et al.* 2009) as occurred with *N. narica*.

Finally, the complete analysis involving three dimensions help us to understand the ecological niche of each species and develop strategies of management and conservation target to vulnerable species.

ACKNOWLEDGEMENTS

We appreciate the Mexicans who through of CONACYT for economic support for this study through project funding (105254) and scholarship (255868). To PROMEP for funding the project 103.5/10/0942. We thank all students and rangers of Sierra Nanchititla Biological Station (UAEMex) and CEPANAF for their support in field. We express thanks to Iván Castro-Arellano for help us with analysis.

LITERATURE CITED

- AZEVEDO, F. C. 2008. Food habits and livestock depredation of sympatric jaguars and pumas in the Iguaçú National Park Area, South Brazil. *Biotropica* 40:494-500.
- CAROTHERS, J. H. & JAKSIC, F. M. 1984. Time as a niche difference: the role of interference competition. *Oikos* 42:403-406.

CARVALHO, J. C. & GOMES, P. 2004. Feeding resources partitioning among four sympatric carnivores in the Peneda-Gerés national Park (Portugal). *Journal of Zoology* 263:275-283.

CASTRO-ARELLANO, I. & LACHER, T. E. 2009. Temporal niche segregation in two rodent assemblages of subtropical Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 25:593-603.

CASTRO-ARELLANO, I., LACHER, T. E., WILLIG, M. R. & RANGEL, T. F. 2010. Assessment of assemblage-wide temporal niche segregation using null models. *Methods in Ecology and Evolution* 1:311-318.

CASTRO-ARELLANO, I., PRESLEY, S. J., WILLIG, M. R., WUNDERLE, J. M. & SALDANHA, L. N. 2009. Reduced-impact logging and temporal activity of understory bats in lowland Amazonia. *Biological Conservation* 142:2131-2139.

DAVIES, T. J., MEIRI, S., BARRACLOUGH, T. G. & GITTLEMAN, J. L. 2007. Species co-existence and character divergence across. *Carnivores Ecology Letters* 10:146-152.

DAVIS, M. L., KELLY, M. J. & STAUFFER, D. F. 2011. Carnivore co-existence and habitat use in the Mountain Pine Ridge Forest Reserve, Belize. *Animal conservation* 14:56-65.

DI BITETTI, M. S., DE ANGELO, C. D., DI BLANCO, Y. E. & PAVIOLO, A. 2010. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica* 36:403-412.

DI BITETTI, M. S., DI BLANCO, Y. E., PEREIRA, J. A., PAVIOLO, A. & JIMÉNEZ, I. 2009. Time Partitioning Favors the Coexistence of Sympatric Crab-Eating Foxes (*Cerdocyon thous*) and Pampas Foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *Journal of Mammalogy* 90:479-490.

- DONADIO, E. & BUSKIRK, S. W. 2006. Diet, morphology, and interspecific killing in Carnivora. *American Naturalist* 167:524-536.
- EMMONS, L. H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a tropical rainforest. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20:271-283.
- ESTES, J. A. 1996. Predators and ecosystem management. *Wildlife Society Bulletin*, 24:390-396.
- FARÍAS, V. FULLER, T. K. & SAUVAJOT, R. M. 2012. Activity and Distribution of Gray Foxes (*Urocyon cinereoargenteus*) in Southern California. *The Southwestern Naturalist* 57:176-181.
- GÓMEZ, H., WALLACE, ROBERT, B, AYALA, G. & TEJADA, R. 2005. Dry season activity periods of some Amazonian mammals. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40:91-95.
- GÓMEZ-ORTIZ, Y., MONROY-VILCHIS, O. FAJARDO, V., MENDOZA, G. D. & URIOS, V. 2011. Is food quality important for carnivores? The case of *Puma concolor*. *Animal Biology* 61:277-288.
- GÓMEZ-ORTIZ, Y. & MONROY-VILCHIS, O. 2013. Feeding ecology of puma *Puma concolor* in Mexican montane forests with comments about jaguar *Panthera onca*. *Wildlife Biology* 19:179-187.
- GONZÁLEZ, G., SÁNCHEZ, V., ÍÑIGUEZ, L., SANTANA, E. & FULLER, T. 1992. Activity patterns of coyote (*Canis latrans*), grey fox (*Urocyon cinereoargenteus*) and opossum (*Didelphis virginiana*) in Serra of Manantlán, Jalisco. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México Serie Zoología*. 63:293-299.
- GUERRERO, S., BADI, M. H., ZALAPA, S.S. & FLORES, A. E. 2002. Diet and feeding niche of coyote, gray fox, raccoon and jaguarondi in tropical deciduous forest, southern coast of the state of Jalisco, Mexico. *Acta Zoologica Mexicana* 86:119-137.

HARMSSEN, B. J., FOSTER, R. J. SILVER, S. C. OSTRO, L. E. T. & DONCASTER, C. P. 2009. Spatial and temporal interactions of sympatric jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) in a Neotropical forest. *Journal of Mammalogy* 90:612-620.

FARÍAS, V., FULLER, T. K. & SAUVAJOT, R. M. 2012. Activity and distribution of gray foxes (*Urocyon cinereoargenteus*) in southern California. *The Southwestern Naturalist* 57:176-181.

HAYWARD, M. W. & SLOTOW, R. 2009. Temporal Partitioning of Activity in Large African Carnivores: Tests of Multiple Hypotheses. *South African Journal of Wildlife Research* 39:109-125.

HUNTER, J. & CARO, T. 2008. Interspecific competition and predation in American carnivore families. *Ethology Ecology & Evolution* 20:295-324.

DE ALMEIDA A. T., SILVEIRA, L. & DINIZ-FILHO, J. A. F. 2004. Niche separation between the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*), the crab-eating fox (*Dusicyon thous*) and the hoary fox (*Dusicyon vetulus*) in central Brazil. *Journal of Zoology* 262: 99-106.

JAKSIC F. M. 1981. Abuse and misuse of the term "guild" in ecological studies. *Oikos* 37:397-400.

KRONFELD-SCHOR, N. & DAYAN, T. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 153-181.

LINNELL, J. C. D., & STRAND, O. 2000. Interference interactions, co-existence and conservation of mammalian carnivores. *Diversity and Distributions* 6:169-176.

LIRA-TORRES, I. & BRIONES-SALAS, M. 2012. Relative abundance and activity patterns of mammals at Chimalapa's forest, Oaxaca, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana* 28:566-585.

- LUCHERINI, M., REPPUCCI, J., WALKER, R. S., VILLALBA, M., WURSTTEN, A., GALLARDO, G., IRIARTE, A., VILLALOBOS, R. & PEROVIC, P. 2009. Activity pattern segregation of carnivores in the High Andes. *Journal of Mammalogy* 90:1404-1409.
- MONROY-VILCHIS, O., GÓMEZ, Y., JANCZUR, M., & URIOS, V. 2009. Food niche of *Puma concolor* in Central Mexico. *Wildlife Biology* 15:97-105.
- MONROY-VILCHIS, O., ZARCO-GONZÁLEZ, M. M., RAMÍREZ-PULIDO, J., & AGUILERA-REYES, U. 2011a. Diversity of mammals in the Natural Reserve Sierra Nanchititla, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:237-248.
- MORGAN, E. 2004. Ecological significance of biological clocks. *Biological Rhythm Research* 35:3-12.
- MONROY-VILCHIS, O., ZARCO-GONZÁLEZ, M., RODRÍGUEZ-SOTO, C., SORIA-DÍAZ, L. & URIOS, V. 2011b. Mammals' camera-trapping in Sierra Nanchititla, Mexico: relative abundance and activity patterns. *Revista de Biología Tropical* 59:373-383.
- NORRIS, D., MICHALSKI, F. & PERES, C. A. 2010. Habitat patch size modulates terrestrial mammal activity patterns in Amazonian forest fragments. *Journal of Mammalogy* 91:551-560.
- NÚÑEZ, R., MILLER, B. & LINDZEY, F. 2000. Food habits of jaguars and pumas in Jalisco, Mexico. *Journal of Zoology (London)* 252:373-379.
- OLIVEIRA, T. G. & PEREIRA, J. A. 2013. Intraguild predation and interspecific killing as structuring forces of carnivoran communities in South America. *Journal of Mammalian Evolution* DOI 10.1007/s10914-013-9251-4.

- OLIVEIRA-SANTOS, L. G. R., ZUCCO, C. A. & AGOSTINELLI, C. 2013. Using conditional circular kernel density functions to test hypotheses on animal circadian activity. *Animal Behaviour* 85:269-280.
- PALOMARES, F. & CARO, T. M. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *American Naturalist*, 154:492-508.
- PATTERSON, B. R., BONDRUP-NIELSEN, S. & MESSIER, F. 1999. Activity patterns and daily movements of the eastern coyote, *Canis latrans*, in Nova Scotia. *Canadian Field Naturalist* 113:251-257.
- PIANKA, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:53-74.
- PRESLEY, S.J., WILLIG, M.R., CASTRO-ARELLANO, I. & WEAVER, S.C. 2009. Effects on habitat conversion on temporal activity patterns of phyllostomid bats in lowland Amazonian rainforest. *Journal of Mammalogy* 90:210-221.
- RABINOWITZ, A. R. & WALKER, S. R. 1991. The carnivore community in a dry tropical forest mosaic in Huai Kha Khaeng Wildlife Sanctuary, Thailand. *Journal of Tropical Ecology* 7:37-47.
- ROEMER G. W. GOMPPER M. E. & VALKENBURGH B. V. 2009. The ecological role of the mammalian mesocarnivores. *BioScience* 59:165-173
- SCHOENER, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- SCHOENER, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *American Naturalist* 122:240-285.
- SCOGNAMILLO, D., MAXIT, I., SUNQUIST, M. & POLISAR, J. 2003. Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. *Journal of Zoology (London)* 259:269-279.

- SORIA-DÍAZ, L., MONROY-VILCHIS, O., RODRÍGUEZ-SOTO, C., ZARCO-GONZÁLEZ, M. M. & URIOS, V. 2010. Variation of abundance and density of *Puma concolor* in zones of high and low concentration of camera traps in central Mexico. *Animal Biology* 60:361-371.
- ST-PIERRE, C., JEAN-PIERRE, O. & CRÊTE, M. 2006. Do competitive intraguild interactions space and habitat use by small carnivores in a forested landscape? *Ecography* 29:487-496.
- TABER, A., NOVARO, A., NERIS, N. & COLMAN, F. 1997. The food habits of sympatric jaguar and puma in the Paraguayan Chaco. *Biotropica* 29:204-213.
- TERBORGH, J., LOPEZ, L., NUNEZ, V.P., RAO, M., SHAHABUDDIN, G., ORIHUELA, G., RIVEROS, M., ASCANIO, R., ADLER, G.H., LAMBERT, T.D. & BALBAS, L. 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. *Science* 294:1923-1926.
- VALENZUELA, D. & CEBALLOS, G. 2000. Habitat selection, Home range, and activity of the white-nosed coati (*Nasua narica*) in a mexican tropical dry forest. *Journal of Mammalogy* 81:810-819.
- VANDERHOFF, E. N., HODGE, A., ARBOGAST, B. S., NILSSON, J. & KNOWLES, W. T. 2011. Abundance and activity patterns of the margay (*Leopardus wiedii*) at a mid-elevation site in the eastern Andes of Ecuador. *Mastozoología Neotropical* 18:271-279.

Tabla 12. Results of ROSARIO algorithm null model analyses of temporal niche overlap in the carnivore assemblage from Sierra Nanchititla Natural Park, Mexico, using Czekanowski overlap index. P values are two-tailed probabilities of finding non-random assemblage-wide temporal niche overlap. Tail (T) indicates if empirical overlap occurs in the left-hand (L) or right-hand (R) of the simulated distribution. Values in extreme left indicated segregated activities and in the extreme right coincident activity patterns. S is number of species in the analyses. N is number of photographic registers. All significant results in bold and standard deviation between parentheses (SD).

Tested group	S	Time intervals	Total captures (N)	Observed overlap	ROSARIO		
					Simulation overlap (SD)	P-value	T
All species, diel domain Rosario (24h)	5	1 h	856	0.5	0.41 (0.04)	0.03	R
	5	2 h	856	0.6	0.48 (0.05)	0.04	R
All species, diurnal domain Rosario (7:00-21:00h)	5	1 h	508	0.35	0.23 (0.03)	0.02	R
	5	2 h	508	0.5	0.31 (0.05)	0.02	R
All species, nocturnal domain Rosario (19:00-9:00h)	5	1 h	507	0.62	0.58 (0.02)	0.07	R
	5	2 h	507	0.71	0.69 (0.03)	0.20	R
Excluding jaguar, diel domain Rosario (24h)	4	1 h	856	0.53	0.45 (0.05)	0.15	R
	4	2 h	856	0.56	0.47 (0.05)	0.22	R
Excluding jaguar, diurnal domain Rosario (7:00-21:00h)	4	1 h	508	0.45	0.33 (0.04)	0.02	R
	4	2 h	508	0.53	0.41 (0.05)	0.05	R
Excluding jaguar, nocturnal domain Rosario (19:00-9:00h)	4	1 h	507	0.66	0.65 (0.03)	0.37	R
	4	2 h	507	0.68	0.68 (0.03)	0.60	L

Table 13. Pairwise interespecific comparisons of activity patterns using a full diel domain (24 hrs) and 1 hour intervals, among carnivores from Sierra Nanchititla Natural Park, Mexico. Values above the diagonal correspond to p-value of Kolmogorov-Smirnov two-sample tests. Values under the diagonal correspond to pairwise observe niche overlap measured with Czekanowski index. All significative results in bold.

	<i>P. concolor</i>	<i>N. narica</i>	<i>U. cinereoargenteus</i>	<i>P. onca</i>	<i>L. wiedii</i>
<i>Puma concolor</i>		>0.05	>0.05	<0.05	<0.05
<i>Nasua narica</i>	0.52		<0.05	<0.05	<0.05
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	0.64	0.39		<0.05	<0.05
<i>Panthera onca</i>	0.42	0.26	0.56		<0.05
<i>Leopardus wiedii</i>	0.57	0.32	0.72	0.63	

Table 14 Pairwise interespecific comparisons of activity patterns using the diurnal domain (0700-2100) and 1 hour intervals, among carnivores from Sierra Nanchititla Natural Park, Mexico. Values above the diagonal correspond to p-value of Kolmogorov-Smirnov two-sample tests. Values under the diagonal correspond to pairwise observed niche overlap measured with Czekanowski index

	<i>P.</i> <i>concolor</i>	<i>N.</i> <i>narica</i>	<i>U.</i> <i>cinereoargenteus</i>	<i>P.</i> <i>onca</i>	<i>L.</i> <i>wiedii</i>
<i>Puma concolor</i>		<0.05	>0.05	<0.05	<0.05
<i>Nasua narica</i>	0.47		<0.05	<0.05	<0.05
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	0.58	0.48		<0.05	<0.05
<i>Panthera onca</i>	0.25	0.11	0.34		<0.05
<i>Leopardus wiedii</i>	0.57	0.26	0.33	0.12	

Table 15. Pairwise interspecific comparisons of activity patterns using the nocturnal domain (1900-0900 h) and 1 hour intervals, among carnivores from Sierra Nanchititla Natural Park, Mexico. Values above the diagonal correspond to p-value of Kolmogorov-Smirnov two-sample tests. Values under the diagonal correspond to pairwise observed niche overlap measured with Czekanowski index

	<i>P.</i> <i>concolor</i>	<i>N.</i> <i>narica</i>	<i>U.</i> <i>cinereoargenteus</i>	<i>P.</i> <i>onca</i>	<i>L.</i> <i>wiedii</i>
<i>Puma concolor</i>		>0.05	>0.05	>0.05	>0.05
<i>Nasua narica</i>	0.76		>0.05	>0.05	>0.05
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	0.7	0.61		>0.05	>0.05
<i>Panthera onca</i>	0.51	0.49	0.58		>0.05
<i>Leopardus wiedii</i>	0.56	0.52	0.79	0.66	

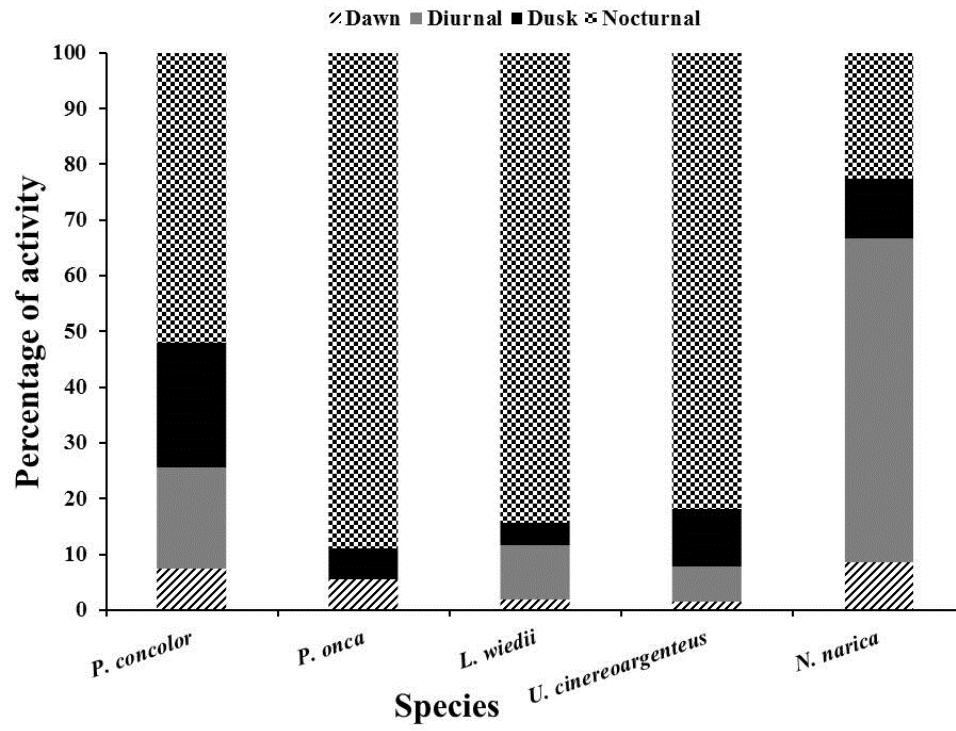


Figure 4. Percentage of activity of a carnivore assemblage through four time intervals, central Mexico

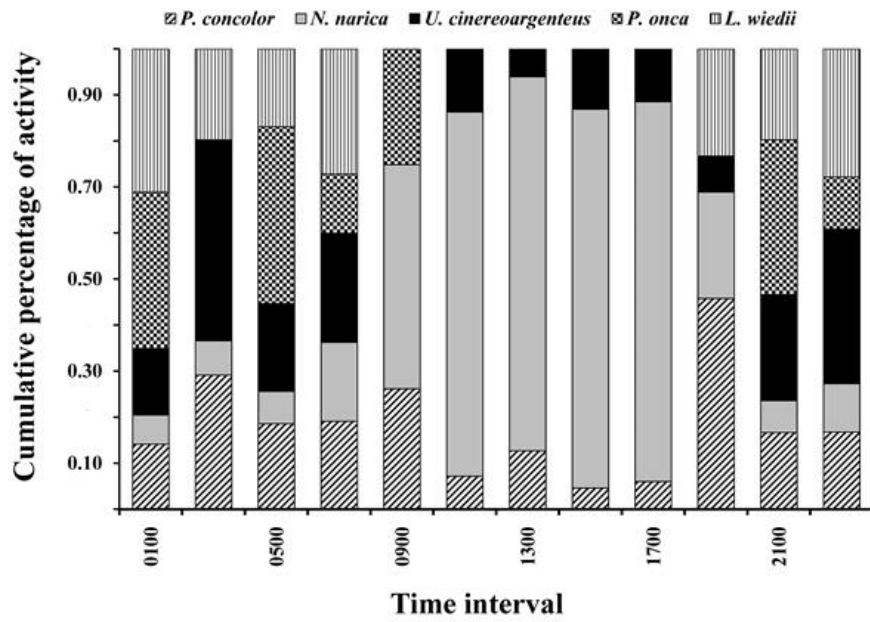


Figure 5. Activity of each carnivore species through diel day, central México.

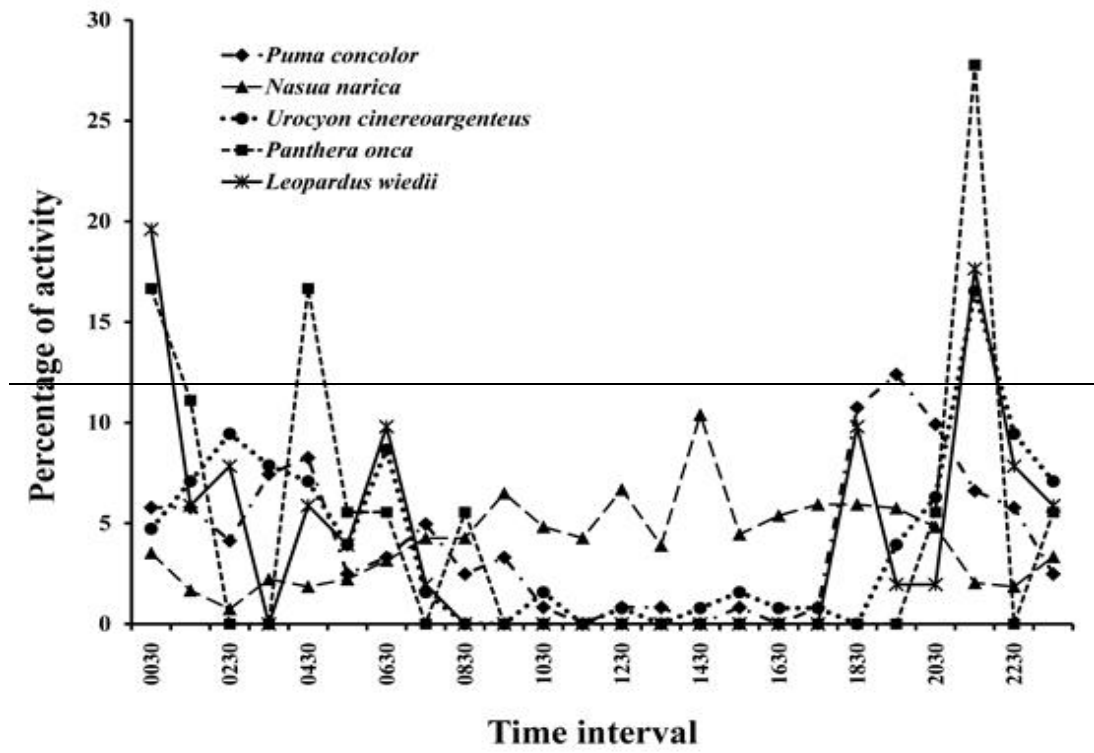


Figure 6. Peaks of activity of carnivore assemblage during diel day, central México.

Discusión general

La identificación de rastros ha sido utilizada como un método de muestreo no invasivo para mamíferos y constituye una herramienta para el estudio de especies difíciles de observar (Chame 2003). Actualmente se realizan varios estudios complementarios como las aproximaciones nutricionales para una evaluación más completa de hábitos alimentarios (Gómez-Ortiz *et al.* 2011). En muchos estudios el análisis de dietas se ha realizado a través de la colecta y análisis de excrementos, por ser métodos no destructivos, fáciles de coleccionar y por facilitar el monitoreo de individuos crípticos, crepusculares y nocturnos que normalmente evaden a los humanos (Litvaitis 2000, Logan y Sweanor 2001). La importancia de la descripción de perfiles de ácidos biliares que se presenta en este trabajo, se destaca por ser el primer estudio que se apoya en una identificación precisa de los excrementos colectados en campo. Particularmente apoya el estudio con felinos pequeños (*L. pardalis*, *L. wiedii* y *P. yagouaroundi*), pues la alta similitud entre sus excrementos ha limitado su estudio y las inferencias a nivel de especie y ha orillado a los investigadores a descartarlos de los análisis o bien a agrupar sus resultados y a hacer inferencia a nivel de grupo (felinos pequeños).

La identificación de excrementos se ha realizado por medio de técnicas moleculares como la extracción de ADN mitocondrial (Ernest *et al.* 2000) o de ácidos biliares en los excrementos (Cazón *et al.* 2009). El uso de esta última en este estudio permitió visualizar y determinar los perfiles de ácidos biliares de los excrementos de las especies de interés. Esta técnica supone que los ácidos biliares fecales siguen un patrón determinado para cada especie, y aunque se ha sugerido que la dieta puede afectar la concentración de ácidos

biliares, debido a que los altos niveles de fibra en los excrementos pueden disminuir la detección de éstos (Quinn y Jackman 1994), hay que tener en cuenta que los felinos son principales consumidores de carne, la proporción de muestras fecales de campo con material fibroso es baja, por lo que el error causado por pigmentos vegetales es mínimo o nulo (Capurro et al. 1997). Sin embargo en muestras de omnívoros, hay que tener en cuenta dicho factor y quizá sea necesario ser más estricto en el porcentaje de aparición de AB, considerado para generar cada perfil. En general, los perfiles de ácidos biliares fueron similares a los de otros carnívoros reportados (Major et al. 1980, Guerrero et al. 2006).

La teoría de la estructura de la comunidad establece que las especies tienden a asociarse conforme a su tamaño corporal, consumiendo presas de tallas relacionadas (Hayward et al. 2006). La diferencia en el tamaño corporal de las especies puede influir en la habilidad para cazar presas de tallas grandes, favoreciendo a los depredadores tope en el consumo de éstas y limitando a los mesodepredadores al consumo de presas de tallas pequeñas (Mondolfi 1986, Konecny 1989, Bianchi et al. 2011).

La evaluación del uso de los recursos entre especies simpátricas es una parte de la información necesaria para entender su coexistencia, sin embargo, las investigaciones a largo plazo vienen a reforzar el conocimiento de la dinámica del nicho ecológico (Carvalho and Gomes et al. 2004). En el PNSN, se ha monitoreado por más de diez años a la fauna silvestre, lo que ha llevado a un análisis más completo del uso de los recursos y las interacciones entre los carnívoros. A nivel de ensamble se ha identificado un solapamiento significativo en la dimensión trófica pero una repartición alimentaria inter-gremio regida por el tamaño corporal (Gómez-Ortiz et al. en revisión). En la dimensión espacial se

encontró un uso diferencial del hábitat en el ensamble y se identificaron algunas interacciones negativas inter e intra-gremio. Lo cual, favorece la existencia de un alto solapamiento temporal nocturno en el gremio estudiado, cuya coexistencia es regida por estrategias de segregación en el uso de recursos, que reducen la competencia directa e indirecta entre las especies. Los resultados sugieren que la organización de especies de carnívoros en el PNSN, puede ser explicada por la segregación en los recursos usados, como la selección de diferentes alimentos, hábitats, patrones de actividad o una combinación específica del uso de estas dimensiones en relación a las condiciones ambientales (Karanth y Sunquist 2000, Pianka 1974, Rosenzweig 1966; Sunquist et al. 1989). De tal forma que la organización de la comunidad es determinada por las preferencias ecológicas de las especies dominantes las cuales pueden relegar a las especies subordinadas a recursos secundarios en donde su adecuación puede estar en riesgo (Guthrie y Moorhead 2002).

Conclusión general

El análisis en conjunto de las tres dimensiones del nicho ecológico ayuda a entender el papel ecológico de cada especie dentro de las comunidades, así como a identificar las interacciones entre las especies, para poder desarrollar estrategias de manejo y conservación de especies vulnerables. En el PNSN, el grupo de carnívoros coexiste a través de una segregación estratégica de los recursos usados, como alimentos, espacios y tiempos. Se destaca a las presas de talla mediana como el armadillo, como las presas usadas de forma común y a los sitios menos perturbados como el bosque de pino-encino y densos en vegetación como recursos clave para la persistencia de las especies analizadas.

Referencias bibliográficas

Azevedo F. C. 2008. Food habits and livestock depredation of sympatric jaguars and pumas in the Iguazu National Park Area, South Brazil. *Biotropica* 40:494-500.

Berger J., Stacey P.B., Bellis L. and Johnson M.P. 2001. A mammalian predator-prey imbalance: grizzly bear and wolf extinction affect avian neotropical migrants. *Ecological Issues in Conservation* 11: 947–960 pp.

Caro T. M. and Stoner, C. 2003. The potential for interspecific competition among African carnivores. *Biology Conservation* 110, 67–75.

Davis M. L., Kelly M. J. and Stauffer D. F. 2011. Carnivore co-existence and habitat use in the Mountain Pine Ridge Forest Reserve, Belize. *Animal conservation* 14:56-65.

Donadio E. and S. W. Buskirk. 2006. Diet, Morphology, and interspecific killing in Carnivora. *The American Naturalist*, 167: 1-13.

Gittleman J. L. and Gomper M. E. 2005. The importance of carnivores for understanding patterns of biodiversity and extinction risk, p 370-388. In P. Barbosay I. Castellanos (Eds). *Ecology of predator-prey interactions*. Oxford, Oxford University Press.

Gittleman J. L., S. M. Funk D. W. Macdonald and R. K. Wayne. 2001. Why carnivore conservation? En: *Carnivore Conservation* (Gittleman, J. L., S. M: Funk, D. Macdonald y R. K. Wayne, eds.). Cambridge University Press. United Kingdom. 675pp.

Jaksic F. M., H. W. Greene and J. L. Yañez. 1981. The guild structure of a community of predatory vertebrates in central Chile. *Oecología*, 49: 21-28.

Konecny M.J. 1989. Movement patterns and food habits of four sympatric carnivore species in Belize, Central America. Pp. 243-264. En: *Advances in Neotropical*

Mammalogy, Redford K.H. y J.F. Eisenberg (Eds.). The Sandhill Crane Press, INC. Estados Unidos.

Macarthur R. H. and Levins R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377-385.

Moreno R. S., R.W. Kays and R. Samudio Jr. 2006. Competitive release in diets of ocelot (*Leopardus pardalis*) and puma (*Puma concolor*) after jaguar (*Panthera onca*) decline. *Journal of Mammalogy*, 87:808-816.

Morin P. J. 1999. Community Ecology. Blackwell Science, Malden, Massachusetts.

Palomares F. and T. M. Caro. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *The American Naturalist*, 153:492-508.

Pianka E. R. 1980. Guild structure in desert lizards. *Oikos* 35: 194-201.

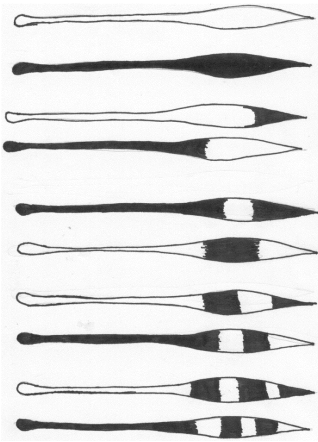
Ritchie E. G. and Johnson C. N. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters* 12: 982-998.

Schoener T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 2739.

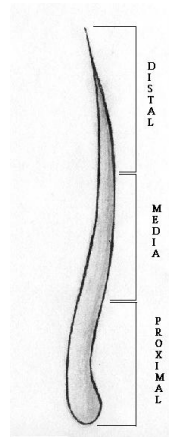
Simberloff D., L. Stone and T. Dayan. 1999. Ruling a community assembly rule: the method of favored states. Pág. 58-74. En: Ecological assembly rules. Perspectives, advances, retreats (Weiher, E. y P. Keddy, eds). Cambridge University Press Reino Unido. 418 pp.

Apéndices

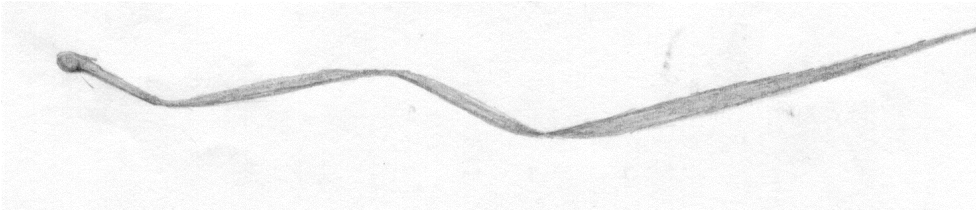
Apéndice 1 Características externas del pelo. A) Diferentes tipos de tonalidades; Regionalización del pelo; c) Constricciones que puede presentar el pelo; d) Parte de donde se mide el pelo (Monroy-Vilchis y Rubio-Rodríguez 2003).



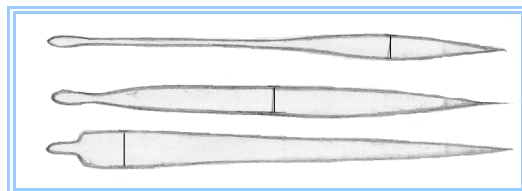
A



B



C



D

Apéndice 2 Tipos de médula encontradas en mamíferos terrestres (Monroy-Vilchis y Rubio-Rodríguez 2003).

