



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**

**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN PARA EL**

**DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL**

**UNIDAD OAXACA**

**ANÁLISIS DEL USO DE RECURSOS E INTERACCIONES EN  
UN ENSAMBLAJE DE MAMÍFEROS CARNÍVOROS**

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

**DOCTOR EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO  
DE RECURSOS NATURALES**

PRESENTA:

**GABRIELA PÉREZ IRINEO**

DIRECTOR:

**Dr. José Antonio Santos Moreno**

Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México

Junio de 2014





**16 INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL**  
**SECRETARIA DE INVESTIGACION Y POSGRADO**

*ACTA DE REVISION DE TESIS*

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez siendo las 13:00 horas del día 09 del mes de marzo del 2014 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación del **Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca (CIIDIR-OAXACA)** para examinar la tesis de grado titulada: "Análisis del uso de recursos e interacciones en un ensamblaje de mamíferos carnívoros"

Presentada por el alumno:

**Pérez**

Apellido paterno

**Irineo**

materno

**Gabriela**

nombre(s)

Con registro: 

|   |   |   |   |   |   |   |
|---|---|---|---|---|---|---|
| A | 1 | 0 | 0 | 3 | 0 | 9 |
|---|---|---|---|---|---|---|

aspirante al grado de: **DOCTOR EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES**

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

LA COMISION REVISORA  
Director de tesis

Dr. José Antonio Santos Moreno

Dr. Gabriel Ramos Fernández

Dr. Marcelo Ulises García Guerrero

Dr. Aniceto Rodolfo Solano Gomez

Dr. Rafael Felipe del Castillo Sánchez

LA PRESIDENTA DEL COLEGIO

Dr. Rafael Pérez Pacheco



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



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

*CARTA CESION DE DERECHOS*

En la Ciudad de Oaxaca de Juárez el día 14 del mes mayo del año 2014, el (la) que suscribe Pérez Irineo Gabriela alumno (a) del Programa de **DOCTORADO EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS NATURALES** con número de registro A100309, adscrito al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del Dr. José Antonio Santos Moreno y cede los derechos del trabajo titulado: **“ANÁLISIS DEL USO DE RECURSOS E INTERACCIONES EN UN ENSAMBLAJE DE MAMÍFEROS CARNIVOROS”**. Al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección **Calle Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca**, e-mail: [posgradoax@ipn.mx](mailto:posgradoax@ipn.mx) ó [gabyirineo@yahoo.com.mx](mailto:gabyirineo@yahoo.com.mx), Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

*Gabriela Pérez Irineo*

**Gabriela Pérez Irineo**



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

## AGRADECIMIENTOS

El desarrollo de esta tesis no hubiera sido posible sin el apoyo de distintas instituciones y personas. En la parte logística y financiera agradezco a los Proyectos SIP-20110395, SIP-20120962 y SIP-20131154, del Instituto Politécnico Nacional, otorgados a A. Santos-Moreno, a IDEA WILD por la donación de trampas cámara, a R. Rivera, del Laboratorio de Análisis Geoespacial del CIIDIR-IPN unidad Oaxaca, por la ayuda con la información geográfica y al Laboratorio de Ecología Animal del CIIDIR por las facilidades otorgadas durante mi estancia en este doctorado.

Agradezco a la comunidad de San Antonio Nuevo Paraíso, Municipio de Santa María Chimalapa por permitirme trabajar dentro de su territorio; a F. Hernández, a los señores Ramírez, D. García, G. Caballero por el apoyo otorgado dentro de la selva y por sus consejos para el desarrollo de este trabajo en campo; a Don L. Caballero-O. y S. García-H. por recibirme en su casa; y a las demás personas que me ayudaron durante mi traslado y estancia en esta comunidad.

Doy gracias por el apoyo y compañía durante la fase de campo a J.L. García-García, E. Ventura-Cristóbal, L. Gregorio-Andrés., W. Ibáñez-Ramírez, S. Vásquez-Vásquez. R., Apolinar-Flores, R. Pablo, y G. Galindo-González.

Agradezco al programa de becas del CONACyT, México, por otorgarme una beca de estudio. Como con otros estudiantes, este apoyo fue de ayuda fundamental para el desarrollo del doctorado. Muchas gracias.

Agradezco a los miembros del comité tutorial: Dr. Rafael F. del Castillo Sánchez, Dr. Gabriel Ramos Fernández, Dr. Rodolfo Solano Gómez, Dr. Marcelo U. García Guerrero y Dr. José Antonio Santos Moreno por las observaciones y sugerencias durante la construcción de esta tesis y el desarrollo de mi formación académica. Gracias por su paciencia y su trato siempre amable durante estos años. También agradezco a los otros profesores del posgrado que han participado de una u otra manera durante mi estancia.

## DEDICATORIA

Esta tesis es la parte final de mi ciclo como estudiante de doctorado. He construido estas páginas durante mucho tiempo, cada dato, análisis y texto implicaron tiempo, esfuerzo y paciencia. Su terminación implica desprenderme de aquello en lo que he trabajado durante parte de mi vida.

Para poder seguir el camino en mi formación académica he dejado de lado momentos agradables con mi familia. Este estudio es para ellos, no la parte técnica, sino el esfuerzo y cariño que dediqué a este trabajo.

Gracias por apoyarme y estar conmigo en los momentos buenos y malos, pero sobre todo en los peores.

*¿Quién más, sino ustedes?*

Agradezco de manera particular al director de tesis Dr. José Antonio Santos Moreno por guiarme a lo largo de mi trayectoria académica y en el desarrollo de esta tesis, pero sobre todo por compartir conmigo parte de su tiempo y amistad sincera. Reconozco que aún queda mucho por aprender, pero durante mi estancia bajo su tutela he aprendido que hay una diversidad de posibilidades para el estudio de los mamíferos y en particular de los Carnívora. Me ha enseñado a plasmar y desarrollar mi interés personal por estos animales en forma escrita en revistas científicas y de divulgación, lo cual implica un proceso continuo y paralelo al de esta tesis. Su enseñanza siempre ha estado rodeada de respeto, amabilidad y paciencia, aun en situaciones donde me ha costado entender el funcionamiento y solución de un problema. Bueno, de muchos.

Gracias a los compañeros de campo y del laboratorio por todas las pláticas amenas y por todas las situaciones de campo, muchas de ellas servirán como sobremesa. Espero haber contribuido con un grano de arena en el desarrollo de su trabajo, pero sobre todo espero haber formado los inicios de lazos sinceros y duraderos de amistad.

Este ciclo se cierra, quizá para dar cabida a otro nuevo con sus propios esfuerzos, pato aventuras y cosas por aprender. Espero poder seguir disfrutando de la naturaleza y de tener la capacidad de admirarme de ella, con sus seres, sonidos y secretos.

Gracias.

# CONTENIDO

|   |           |
|---|-----------|
| <b>RESUMEN GENERAL .....</b>  | <b>1</b>  |
| <b>GENERAL ABSTRACT.....</b>  | <b>2</b>  |
| <b>CAPÍTULO I. COEXISTENCIA ENTRE LOS CARNIVORA .....</b>   | <b>4</b>  |
| <b>Introducción.....</b>  | <b>4</b>  |
| <b>Coexistencia entre Carnivora .....</b>   | <b>5</b>  |
| <b>Carnivora en el sureste de México.....</b>   | <b>7</b>  |
| <b>Estructura de la tesis .....</b>   | <b>8</b>  |
| <b>CAPITULO II RIQUEZA DE ESPECIES Y GREMIOS TRÓFICOS DE MAMÍFEROS<br/>CARNÍVOROS EN UNA SELVA ALTA DEL SURESTE DE MÉXICO .....</b> | <b>14</b> |
| <b>CAPÍTULO III. ABUNDANCIA Y OTROS PARÁMETROS POBLACIONALES DE LAS<br/>ESPECIES DE CARNIVORA.....</b>                              | <b>31</b> |
| <b>Introducción.....</b>  | <b>32</b> |
| <b>Materiales y métodos .....</b>   | <b>34</b> |
| <b>Resultados .....</b>   | <b>36</b> |
| <b>Discusión .....</b>  | <b>38</b> |
| <b>Figuras y Cuadros.....</b>   | <b>47</b> |
| <b>CAPITULO IV. PATRÓN DE ACTIVIDAD Y HÁBITAT DE LOS CARNIVORA EN LOS<br/>CHIMALAPAS .....</b>                                      | <b>52</b> |
| <b>Introducción.....</b>  | <b>53</b> |
| <b>Materiales y métodos .....</b>   | <b>54</b> |
| <b>Resultados .....</b>   | <b>55</b> |
| <b>Discusión .....</b>  | <b>57</b> |

**Figuras y Cuadros..... 64**

**CAPÍTULO V. CO-OCCURRENCE AND ACTIVITY PATTERN OF FELIDS IN  
SOUTHEAST MEXICAN RAINFORESTS ..... 69**

**CAPÍTULO VI. DISCUSIÓN GENERAL ..... 87**

**Recomendaciones finales ..... 89**

**APÉNDICE 1. DENSITY, DISTRIBUTION, AND ACTIVITY OF THE OCELOT  
*LEOPARDUS PARDALIS* (CARNIVORA: FELIDAE) IN SOUTHEAST MEXICAN  
RAINFORESTS ..... 93**

## RESUMEN GENERAL

Las especies simpátricas de talla corporal similar pueden utilizar recursos similares, por lo que han desarrollado distintas estrategias para su coexistencia. Estas estrategias se centran en la diferencia de tres ejes principales: alimento, espacio y tiempo de actividad. Los Carnívora presentan estas estrategias, pero en muchas regiones aún no se tienen datos de estos mecanismos. Este estudio se enfocó a conocer la estructura de los Carnívora y del uso de recursos, en dos ejes: espacio y tiempo de actividad. Se utilizó el método de trampas cámara para el registro de las especies durante dos años (2011-2013) en la selva alta en Los Chimalapas, sureste de México. El ensamblaje estuvo compuesto por 12 especies y con cinco gremios tróficos. El gremio carnívoro (5 especies) y omnívoro (4) presentaron mayor cantidad de especies, mientras que los gremios frugívoro, insectívoro y el consumidor de especies acuáticas fueron menos abundantes (una especie cada uno; Capítulo II). El patrón de abundancia relativa fue similar al de otras regiones, pero la densidad de las especies, estimada por Modelos de Captura-Recaptura, fue alta para *L. wiedii* (30 a 95 individuos/100 km<sup>2</sup>), *L. pardalis* (38 individuos/100 km<sup>2</sup>), *P. concolor* (18 individuos/100 km<sup>2</sup>) y *P. onca* (9 individuos/100 km<sup>2</sup>; Capítulo III). *N. narica* presentó actividad diurna, *C. semistriatus* y *L. wiedii* fue nocturna, mientras *L. pardalis*, *P. concolor* y *P. onca* presentaron actividad catemérica (Capítulo IV). La co-ocurrencia de las especies, analizada por Modelos de Ocupación, fue de manera independiente y coexisten utilizando sitios similares. Probablemente, esto se relacione con la heterogeneidad del ambiente y abundancia de presas. Sin embargo, la especie de talla menor, *L. wiedii*, mostró una selección más específica de recursos, probablemente como resultado de interferencia competitiva por parte de las de talla mayor (Capítulo V). Esta tesis proporciona información que difiere en algunos aspectos con lo registrado en otros estudios conducidos en un ambiente similar. La región de Los Chimalapas es importante para la conservación y estudios de los Carnívora, por lo que es adecuado continuar con los estudios sobre este grupo.

**Palabras clave:** abundancia, Chimalapas, coexistencia, Modelos de Captura-Recaptura, Modelos de Ocupación, patrón de actividad, selva alta.



## GENERAL ABSTRACT

The sympatric species can use similar resource, so they have developed different strategies for coexistence. These strategies focus on the difference in three areas: food, space and time. The Carnivora have these strategies, but many regions still do not have detail of these mechanisms. This study focused on understanding the structure of Carnivora and the use of resources in two areas: space and time. Camera trap was used for recording species, for two years (2011-2013), in a rainforest in Los Chimalapas, southeast Mexico. The assemblage was composed of 12 species and five trophic guilds. The carnivore (5 species) and omnivore (4) guild presented more species, whereas the frugivorous, insectivorous, and consumer of aquatic species were less abundant (one species each; Chapter II). The relative abundance pattern was similar to the other regions, but the density, estimated by Capture-Recapture Models, of the species was high for *L. wiedii* (30 a 95 individuals/100 km<sup>2</sup>), *L. pardalis* (38 individuals/100 km<sup>2</sup>), *P. concolor* (18 individuals/100 km<sup>2</sup>) y *P. onca* (9 individuals/100 km<sup>2</sup>; Chapter III). *N. narica* presented diurnal activity, *C. semistriatus* and *L. wiedii* was nocturnal activity, whereas *L. pardalis*, *P. concolor*, and *P. onca* presented cathemeral activity (Chapter IV). Species co-occurrence, analyzed by Occupancy Models, was independently and coexist using similar sites. This is probably related to the heterogeneity of the environment and prey abundance. However, small-size species, *L. wiedii*, showed a specific selection of resources. Probably, this is a result of competitive interference by larger-size felid (Chapter V). This thesis provides information that differs in some respects with those reported in other studies conducted in a similar environment. The importance for conservation of Los Chimalapas is confirmed. Therefore appropriate to continue studies on this group.

**Keywords:** abundance, activity pattern, Capture-Recapture Models, Chimalapas, coexistence, Occupancy Models, rainforest.

**CAPÍTULO I**  
**COEXISTENCIA ENTRE LOS CARNIVORA**



*Leopardus pardalis*

Ocelote

# **CAPÍTULO I. COEXISTENCIA ENTRE LOS CARNIVORA**

## **Introducción**

Uno de los puntos que aborda la ecología es el patrón de coexistencia entre las especies y sus causas; en teoría, dos especies semejantes en forma y que utilizan recursos similares, no pueden existir en un mismo espacio por mucho tiempo sin ejercer una competencia fuerte entre ambas (Morin, 2011; Krebs, 2009). Sin embargo, en diferentes regiones están presentes especies semejantes y que tienen más probabilidades de usar un mismo tipo de recurso, lo que aumenta la posibilidad de interacciones competitivas (Davies et al., 2007).

Se han propuesto diversos mecanismos para explicar por qué estas especies permanecen en un mismo espacio, como el desplazamiento de caracteres, la estructura del hábitat o la diferencia de nichos. El desplazamiento de caracteres se refiere a una característica morfológica, como el tamaño corporal, que es diferente en una especie cuando se encuentran en simpatria con otra similar en comparación de cuando están separadas. Este desplazamiento es reconocido como consecuencia de la competencia y es una estrategia que permite la coexistencia de especies de un mismo nivel trófico a través del reparto de recursos (Dayan y Simberloff, 1998; 2005). La estructura del hábitat, particularmente de uno heterogéneo, facilita la diversidad y coexistencia de especies debido a que hay mayor disponibilidad de refugios, recursos alimenticios y zonas de forrajeo (Kelt y Brown, 1999; Tews et al., 2004). La diferencia de nichos supone que la coexistencia de especies similares es a través de la diferenciación de al menos una parte o dimensión del nicho; esta diferenciación evita o disminuye la competencia, especialmente cuando los recursos son escasos (Schoener, 1974).

Se entiende por nicho al espacio o hipervolumen n-dimensional definido por ciertos valores de un conjunto de variables, dentro de las cuales una especie puede sobrevivir y reproducirse en ausencia de interacciones (Leibold, 1995). Como el nicho está definido dentro de un número infinito de dimensiones o ejes, no es posible conocerlo completamente y sólo puede ser cuantificado a través de una porción de ejes. En esta porción se toma en cuenta las interacciones entre especies y es conocido como nicho realizado (Krebs, 2009).

Las dimensiones utilizadas son el alimento (tipos o tamaño de presa y frecuencia de consumo), el espacio (distribución horizontal y vertical) y el tiempo (tiempo de actividad;

Schoener, 1974). En algunos casos, las especies similares difieren en la estructura del hábitat que ocupan o del alimento consumido. En otras la diferencia es en el tiempo o periodo en que están activas, lo que les permite utilizar los mismos recursos (hábitat o tipo de presa) pero en diferente momento (Kronfeld-Schor y Dayan, 2003). Cuando la diferenciación de nichos entre especies es escasa o inexistente, la azarocidad ha sido propuesta como una alternativa para la explicación de la coexistencia (Leibold y Geddes, 2005).

La coexistencia está relacionada con la composición y estructura de la comunidad, la disponibilidad de recursos y de las interacciones entre especies. La estructura (abundancia de cada especie, formas de vida, gremios tróficos o diversidad) y composición (identidad de cada especie) varían entre regiones y determinan el tipo de relación que se va a presentar. Las interacciones varían dependiendo de qué especies y en qué cantidad se encuentren en la comunidad y son más intensas entre especies morfológicamente similares, de un mismo grupo taxonómico o de un mismo gremio en comparación de las que no están relacionadas o que no usan los mismos recursos (Kelt y Brown, 1999). El grado de interacción depende de la cantidad de recursos disponibles (e.g., las interrelaciones se intensifican cuando el recurso es escaso), así como de la abundancia de los competidores (e.g., una de las especies puede ser poco abundante y no influye en la disminución del recurso; Gotelli y Graves, 1996).

Los factores que permiten la coexistencia entre especie son complejas, diversas y en ocasiones contradictorias, por lo que es conveniente continuar con su estudio en diferentes grupos y regiones. Un grupo que puede contribuir en este tema son los mamíferos del orden Carnivora, ya que varias de estas especies son simpátricas a lo largo de su distribución y presentan similitud morfológica, así mismo los estudios en los mecanismos que permiten su coexistencia son pocos o inexistentes en diversas regiones.

### **Coexistencia entre Carnivora**

Los mamíferos pertenecientes al orden Carnivora se caracterizan por presentar los colmillos largos y cónicos y por los dientes denominados carnasiales o dientes especializados en forma de cuchillas para cortar y triturar, además de otras características morfo-esqueléticas (Vaughan, 2000). Este grupo presenta una considerable diversidad morfológica y conductual entre sus especies (Gittleman, 1989; Gittleman et al., 2001). Algunas son similares ecológica y

morfológicamente y se encuentran en simpatría en varias regiones (Davies et al., 2007; Wilson y Mittermeier, 2009).

Para este grupo, los mecanismos que se han propuesto para explicar su coexistencia incluyen principalmente el desplazamiento de caracteres y la separación de nichos. El primero incluye la diferenciación en el tamaño corporal, morfología de cráneo o dentición (Van Valkenburgh, 1988; Dayan y Simberloff, 1998; 2005; Davies et al., 2007; Zapata et al., 2008; Morales y Giannini, 2010). En la separación de nichos los ejes mejor conocidos son el alimenticio, el espacial y el tiempo de actividad, siendo el primer eje el más estudiado. Ambas estrategias son más evidentes entre especies relacionadas filogenéticamente, de un mismo gremio o con talla corporal similar. También son más intensas entre especies involucradas en una interacción negativa, como la competencia o depredación intragremio (Palomares y Caro, 1999; Hunter y Caro, 2008; Linnell y Strand, 2000).

En zonas con presencia de varias especies de depredadores, las que son solitarias, de talla corporal pequeña o de niveles tróficos intermedios, como los mesodepredadores, son los que optan por usar un recurso diferente y evitan activamente los encuentros con las especies competidoras, con conductas gregarias o que son depredadores tope (Palomares y Caro, 1999; Fedriani et al., 1999; Elmhagen y Rushton, 2007). Los depredadores tope o de alto nivel son generalmente de talla corporal grande y no tienen depredadores naturales, mientras que los mesodepredadores son de talla corporal media y ocupan posiciones debajo del nivel de los depredadores tope, posición que varía entre regiones. Estas especies están limitadas en abundancia y área de actividad por los depredadores tope, por lo que generalmente modifican parte de su nicho para coexistir (Fedriani et al., 1999; Palomares y Caro, 1999; Ritchie y Johnson, 2009). Esto se conoce como limitación de arriba hacia abajo (top-down), en donde las especies que ocupan la posición más alta en las interacciones tróficas regulan a las demás especies (Ritchie y Johnson, 2009).

Diversos estudios se han conducido para determinar cómo dos especies semejantes morfológicamente coexisten y cómo es la relación entre los depredadores tope y los mesodepredadores. En particular, en el ensamble de felinos en Centro y Sudamérica se ha documentado que la presencia del jaguar *Panthera onca*, un depredador tope, afecta el uso de recursos de otros felinos como el puma *Puma concolor* y el ocelote *Leopardus pardalis* (Emmons, 1987; Moreno et al., 2006). Este último, a su vez, afecta a los felinos de tallas más

pequeñas, como el margay *Leopardus wiedii*, la oncilla *Leopardus tigrinus* o el jaguarundi *Puma yagouaroundi* (de Oliveira et al., 2010). Estas especies tienden a utilizar un recurso diferente (tipo de presa, hábitat o periodo en que están activas) cuando el competidor de talla corporal grande está ausente o en baja abundancia en la región (de Oliveira et al., 2010; Oliveira-Santos et al., 2012).

Se registra algo similar con el ensamble de los canidos en Sudamérica (de Almeida Jácomo et al., 2004; Di Bitetti et al., 2009) y Norteamérica (Berger y Gese, 2007), y en mefitidos (Neiswenter et al., 2010). Sin embargo, otros estudios indican que las especies similares coexisten aun sin presentar diferencias en el nicho: consumen el mismo tipo de presa y utilizan las mismas zonas de forrajeo o descanso, en algunos casos a pesar de estar involucradas en relaciones antagonistas (Fasola et al., 2009; Davis et al., 2011). Por lo que son necesarios más estudios que confirmen el patrón dentro de los ensambles cuando están presentes dos o más especies similares, así como estudios en diversas regiones donde no se sabe si estos patrones son iguales.

### **Carnivora en el sureste de México**

El sureste de México presenta un alto grado de riqueza de especies de Carnivora, alberga más del 70% del total registrado en el país (Valenzuela Galván y Vázquez, 2007; Lorenzo et al., 2008) y aunque hay estudios en la región que describen los patrones de abundancia relativa y gremios tróficos de estas especies, pocos se enfocan en la coexistencia. Estos estudios se centran principalmente en las de talla corporal grande, como *P. onca* y *P. concolor*. Ambas especies se encuentran en simpatría en el sureste mexicano, presentan periodos de actividad similar y pueden consumir el mismo tipo de presa, aunque en diferente proporción (Chávez et al., 2007; Estrada Hernández, 2008). Para los mesodepredadores y otros gremios no se cuenta con este tipo de información.

Adicionalmente, pocas especies cuentan con datos de abundancia y densidad, excepto *P. onca* (Aranda, 1996; Chávez et al., 2007; Faller et al., 2007; de la Torre y Medellín, 2011) y *L. pardalis* (Torres Romero, 2009). En los casos donde se utilizan datos de captura-recaptura los análisis abarcan periodos cortos de tiempo (Torres Romero, 2009; de la Torre y Medellín, 2011). Para la mayoría de las especies sólo se cuenta con índices de abundancia (Azuara y Medellín,

2007), que se han utilizado en estudios de perturbación (Hernández-Díaz et al., 2012). Estos estudios fueron llevados a cabo en Campeche, Quintana Roo, Yucatán y en la Selva Lacandona en Chiapas y para el resto de la región no hay datos. Esto concuerda con la tendencia general de los estudios de Carnivora, donde un alto porcentaje de especies son poco estudiadas y el aspecto ecológico es poco abordado en la literatura científica, tanto en un contexto nacional (Pérez-Irineo y Santos-Moreno, 2011) como global (Pérez-Irineo y Santos-Moreno, 2013).

En el sureste de México se ubica la región conocida como Los Chimalapas, en el este del estado de Oaxaca, México, reconocida en ámbitos internacionales porque cerca del 60%, de las casi 600 000 ha de su territorio, está cubierta por selva con un grado alto de conservación (Salas Morales et al., 2001; Martínez Pacheco, 2012). La región alberga diversas especies endémicas de flora y fauna, entre el 20 y 40% de especies de vertebrados presentes en México (Navarro Sigüenza et al., 2008). En particular, alberga el 60% de los Carnivora presentes en el país (Olguín Monroy et al., 2008; Galindo-Leal y Lira Torres, 2012). En Los Chimalapas están presentes dos depredadores tope, *P. onca* y *P. concolor*, así como tres mesodepredadores, *L. wiedii*, *L. pardalis* y *P. yagouaroundi*. Adicionalmente, están presentes diversas especies de otros gremios tróficos como los omnívoros y frugívoros, con posibilidades de interactuar y competir por los recursos con las especies de su respectivo gremio.

Hay datos de abundancia relativa, patrón de actividad o distribución para mamíferos en Los Chimalapas (Olguín Monroy et al., 2008; Lira-Torres y Briones-Salas, 2012), pero no sobre datos básicos como la abundancia y densidad para las especies presentes, aún menos de otros aspectos poblacionales. Esta carencia de datos hace difícil determinar el estado actual de las poblaciones en la región, por lo que es un buen escenario para estudiar estos aspectos. Además, la presencia de especies similares permite abordar estudios en los mecanismos que contribuyen a la coexistencia de los Carnivora en estas condiciones regionales.

### **Estructura de la tesis**

Este estudio se enfocó a conocer la estructura del ensamblaje, del uso de recursos y de la coexistencia de mamíferos del orden Carnivora en esta región. Se entiende como ensamblaje al conjunto de especies que pertenecen a un mismo grupo taxonómico y que están presentes en un mismo lugar (Fauth et al., 1996). En este trabajo se espera que 1) el ensamblaje este compuesto

por una diversidad alta de gremios tróficos, pero cada uno de ellos compuesto de pocas especies, por lo que hay menos probabilidades de competencia por un mismo recurso; 2) la abundancia de las especies sea diferente entre aquellas de un mismo gremio, debido a los límites impuestos por las interacciones entre especies, como competencia o depredación intragremio; 3) las especies de talla corporal similar presenten una segregación en al menos un eje del nicho, para disminuir la frecuencia de interacciones negativas y 4) los depredadores tope limiten espacial o temporalmente a los mesodepredadores.

Para estudiar estos aspectos, se obtuvieron datos de diversas especies a través del método de trampas-cámara en una selva alta durante dos años (2011-2013) en Los Chimalapas. En el **Capítulo II: Riqueza de especies y gremios tróficos de mamíferos carnívoros en una selva alta del sureste de México** (*Therya*, 4:551-564) se describe la riqueza y estado de conservación de los Carnivora en la región de Los Chimalapas. En el **Capítulo III: Abundancia y otros parámetros poblacionales de las especies de Carnivora** se estima la abundancia por medio de Modelos de Captura-Recaptura, así como de otros parámetros para algunas especies. En el **Capítulo IV: patrón de actividad y hábitat de los Carnivora en Los Chimalapas** se comparan las especies en el patrón de actividad y hábitat mediante estadística circular y modelos de ocupación, respectivamente. En el **Capítulo V: Co-Occurrence and Activity Pattern of Felids in Southeast Mexican Rainforests** (sometido a *Biotropica*) se abordan tres aspectos que influyen en la co-ocurrencia de cuatro especies de felinos: dos depredadores tope y dos mesodepredadores. En el **Capítulo VI: Discusión general** se analiza la coexistencia del ensamblaje a través del uso de recursos y se plantean recomendaciones para la continuación de estudios.

En el **Apéndice 1. Density, distribution, and activity of the ocelot *Leopardus pardalis* (Carnivora: Felidae) in Southeast Mexican rainforests** (sometido en *Revista de Biología Tropical*) se integra la información obtenida sobre el uso de recursos y aspectos poblacionales de este mesodepredador, estudiado en otras regiones, pero poco abordado en el sureste de México. Este artículo es derivado de la información de los **Capítulos III y IV** correspondientes a esta especie.

Esta tesis utilizó en sus análisis a los Modelos de Captura-Recaptura y los de Ocupación, que presentan la ventaja de considerar que durante el muestreo en campo existe la posibilidad de no registrar una especie, aun cuando se presente en el área, lo que se conoce como detectabilidad



imperfecta (Mackenzie et al., 2006). La posibilidad de no detectar la presencia de la especie o individuo en un sitio en particular es un factor que no se toma en cuenta en los análisis convencionales, como los índices de co-ocurrencia. El considerar la detección imperfecta proporciona un análisis más realista y conveniente, en particular con los Carnivora dado sus hábitos crípticos o sus tamaños poblacionales bajos. Sin embargo, los estudios con Carnivora que abordan este factor son pocos en México.

## Referencias

- Aranda, M. 1996. Distribución y abundancia del jaguar *Panthera onca* (Carnivora; Felidae) en el estado de Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 68:45-52.
- Azuara, D. y R.A. Medellín. 2007. Fototrampeo como herramienta para el estudio del jaguar y otros mamíferos en la Selva Lacandona, Chiapas. Pp. 143-153. En: *Conservación y manejo del jaguar en México. Estudios de caso y perspectivas* (Ceballos, G., C. Chávez, R. List y H. Zarza, eds.). Alianza WWF/Telcel, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- Berger, K.M. y E.M. Gese. 2007. Does interference competition with wolves limit the distribution and abundance of coyotes? *Journal of Animal Ecology*, 76:1075-1085.
- Chávez, C., G. Ceballos y M. Amín. 2007. Ecología poblacional del jaguar y sus implicaciones para la conservación en la Península de Yucatán. Pp. 91-100. En: *Conservación y manejo del jaguar en México. Estudios de caso y perspectivas* (Ceballos, G., C. Chávez, R. List y H. Zarza, eds.). Alianza WWF/Telcel, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- Davies, T.J., S. Meiri, T.G. Barraclough y J.L. Gittleman. 2007. Species co-existence and character divergence across carnivores. *Ecology Letters*, 10:146-152.
- Davis, M.L., M.J. Kelly y D.F. Stauffer. 2011. Carnivore co-existence and habitat use in the Mountain Pine Ridge Forest Reserve, Belize. *Animal Conservation*, 14:56-65.
- Dayan, T. y D. Simberloff. 1998. Size patterns among competitors: ecological character displacement and character release in mammals, with special reference to island population. *Mammal Review*, 28:99-124.
- Dayan, T. y D. Simberloff. 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecology Letters*, 8:875-894.
- De Almeida Jácomo, A.T., L. Silveira, y J.A. Felizola. 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.
- De la Torre, J.A. y R.A. Medellín. 2011. Jaguar *Panthera onca* in the Greater Lacandona ecosystem, Chiapas, Mexico: population estimates and future prospects. *Oryx*, 45:546-553.
- De Oliveira, T.G., M.A. Tortato, L. Silveira, C.B. Kasper, F.D. Mazim, M. Lucherini, A.T. Jácomo, J.B. Soares, R.V. Marquez y M. Sunquist. 2010. Ocelot ecology and its effect on the small-felid guild in the lowland neotropics. Pp. 559- 596. En: *Biology and conservation of wild Felids* (Macdonald D.W. y A.J. Loveridge, eds.). Oxford University, Nueva York, EE.UU.
- Di Bitetti, M.S., Y.E. Di Blanco, J.A. Pereira, A. Paviolo y I. Jiménez Pérez. 2009. Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) and Pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *Journal of Mammalogy*, 90:479-490.
- Durant, S.M. 1998. Competition refuges and coexistence: an example from Serengeti carnivores. *Journal of Animal Ecology*, 67:370-386.
- Elmhagen B. y S.P. Rushton. 2007. Trophic control of mesopredators in terrestrial ecosystems: top-down or bottom-up? *Ecology Letters*, 10:197-206.
- Emmons, L.H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a Neotropical rainforest. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 20:271-283.
- Estrada Hernández, C.G. 2008. Dieta, uso de hábitat y patrones de actividad del puma (*Puma concolor*) y el jaguar (*Panthera onca*) en la selva maya, Centroamérica. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 12:113-130.
- Faller, J.C., C. Chávez, S. Johnson y G. Ceballos. 2007. Densidad y tamaño de la población de jaguar en el noreste de la Península de Yucatán. Pp. 111-122. En: *Conservación y manejo del jaguar en México. Estudios de caso y perspectivas* (Ceballos, G., C. Chávez, R. List y H. Zarza, eds.). Alianza WWF/Telcel, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.

- Fasola L., C. Chehébar, D.W. Macdonald, G. Porro y M.H. Cassini. 2009. Do alien North American mink compete for resources with native South American river otter in Argentinean Patagonia? *Journal of Zoology*, 277:187-195.
- Fedriani, J.M., F. Palomares y M. Delibes. 1999. Niche relations among three sympatric Mediterranean carnivores. *Oecología*, 121:138-148.
- Fauth, J.E., J. Bernardo, M. Camara, W.J. Resetarits Jr., J. Van Buskirk y S.A. McCollum. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist*, 147:282-286.
- Galindo-Leal, C. y I. Lira Torres. 2012. Los mamíferos de la Selva Zoque: riqueza. Pp. 209-219. En: Una mirada en el corazón de la jícara de oro. Experiencias de conservación en la Selva Zoque de Los Chimalapas (Ortega del Valle, D., T. Carranza López y J. Martínez Pérez, eds.). WWF-México, Oaxaca, México.
- Gittleman, J.L. 1989. Carnivore behavior, ecology, and evolution. Cornell University Press, Nueva York, EE.UU.
- Gittleman, J.L., S.M. Funk, D.W. Macdonald y R.K. Wayne. 2001. Why “carnivore conservation”? Pp. 1-8. En: Carnivore conservation (Gittleman, J.L., S.M. Funk, D.W. Macdonald y R.K. Wayne, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Gotelli, N.J. y G.R. Graves. 1996. Null models in ecology. Smithsonian Institution Press, Washington, EE.UU.
- Hernández-Díaz, M., P.J. Ramírez-Barajas, C. Chávez, B. Schmook y S. Calmé. 2012. Presencia y abundancia relativa de carnívoros en una selva dañada por el huracán Dean (2007). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83:790-801.
- Hunter, J. y T. Caro. 2008. Interspecific competition and predation in American carnivores families. *Ethology, Ecology y Evolution*, 20:295-324.
- Kelt, D.A. y J.H. Brown. 1999. Community structure and assembly rules: confronting conceptual and statistical issues with data on desert rodents. Pp. 75-107. En: Ecological assembly rules. Perspectives, advances, retreats (Weiher, E. y P. Keddy, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Krebs, C.J. 2009. Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. Pearson Education, EE.UU.
- Kronfeld-Schor, N. y T. Dayan. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review Ecological, Evolution and Systematics*, 34:153-181.
- Leibold, M.A. 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, 76:1371-1382.
- Leibold, M.A. y P. Geddes. 2005. El concepto de nicho en las metacomunidades. *Ecología Austral*, 15:117-129.
- Lorenzo, C., E.E. Espinoza, E.J. Naranjo y J.E. Bolaños. 2008. Mamíferos terrestres de la frontera sur de México. Pp.147-164. En: Avances en el estudio de los mamíferos de México (Lorenzo, C., E. Espinoza, y J. Ortega, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., Ciudad de México, México.
- Linnell, J.D. y O. Strand. 2000. Interference interaction, co-existence and conservation of mammalian carnivores. *Diversity and Distributions*, 6:169-176.
- Lira-Torres, I. y M. Briones-Salas. 2012. Abundancia relativa y patrones de actividad de los mamíferos de Los Chimalapas, Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 28:566-585.
- Mackenzie, D.I., J.D. Nichols, J.A. Royle, K.H. Pollock, L.L. Bailey, J.E. Hines. 2006. Occupancy estimation and modeling. Inferring patterns and dynamics of species occurrence. Elsevier, California, EE.UU.
- Martínez-Pacheco, A. I. 2012. Monitoreo del cambio de uso de suelo en Los Chimalapas 2000-2003. Pp. 86-94. En: Una mirada desde el corazón de la jícara de oro. Experiencias de conservación en la

- Selva Zoque de Los Chimalapas (Ortega del Valle D., T. Carranza López y J. Martínez Pérez, eds.). WWF-México. Oaxaca, México.
- Morales, M.M. y N.P. Giannini. 2010. Morphofunctional patterns in Neotropical felids: species co-existence and historical assembly. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100:711-724.
- Moreno, R.S., R.W. Kays y R. Samudio Jr. 2006. Competitive release in diets of ocelot (*Leopardus pardalis*) and puma (*Puma concolor*) after jaguar (*Panthera onca*) decline. *Journal of Mammalogy*, 87:808-816.
- Morin, P.J. 2011. *Community Ecology*. Wiley-Blackwell, Malasia.
- Navarro-Sigüenza, A.G., L. Canseco Márquez y H. Olguín Monroy. 2008. Vertebrados terrestres de Los Chimalapas: una prioridad de conservación. *Biodiversitas*, 77:10-15.
- Neiswenter, S.A., R.C. Dowler y J.H. Young. 2010. Activity patterns of two sympatric species of skunks (*Mephitis mephitis* and *Spilogale gracilis*) in Texas. *The Southwestern Naturalist*, 55:16-21.
- Olguín Monroy, H.C., L. León Paniagua, U. Melo Samper-Palacios y V. Sánchez-Cordero. 2008. Mastofauna de la región de Los Chimalapas, Oaxaca, México. Pp. 165-216. En: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Lorenzo, C., E. Espinoza, y J. Ortega, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., Ciudad de México, México.
- Oliveira-Santos, L.G., M.E. Graipel, M.A. Tortato, C.A. Zucco, N.C. Cáceres y F.V.B. Goulart. 2012. Abundance changes and activity flexibility of the oncilla, *Leopardus tigrinus* (Carnivora: Felidae), appear to reflect avoidance of conflict. *Zoologia*, 29:115-120.
- Palomares, F. y M. Caro. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *The American Naturalist*, 153:492-508.
- Pérez-Irineo, G. y A. Santos-Moreno. 2011. El estudio de los Carnivora (Mammalia) en Oaxaca, México. *Naturaleza y Desarrollo*, 9:26-36.
- Pérez-Irineo, G. y A. Santos-Moreno. 2013. Trends in research on terrestrial species of the order Carnivora. *Mastozoología Neotropical*, 20:113-121.
- Ritchie, E.G. y C.N. Johnson. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters*, 12:982-998.
- Salas Morales, S.H., L. Schibli y E. Torres Bahena. 2001. La importancia ecológica y biológica. Pp. 29-41. En *Chimalapas. La última oportunidad*. World Wildlife Fund Programa México y Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, Ciudad de México, México.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39.
- Torres Romero, E.J. 2009. Densidad, abundancia, uso de hábitat y patrones de actividad del ocelote (*Leopardus pardalis*) en la zona noreste del Estado de Quintana Roo: estudio usando cámaras trampa. Tesis de Maestría, Colegio de la Frontera Sur.
- Tews, J.U. Brose, V. Grimm, K. Tielborger, M.C. Wichmann, M. Schwager y F. Jeltsch. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31:79-92.
- Valenzuela Galván, D. y L.B. Vázquez. 2007. Consideraciones para priorizar la conservación de carnívoros mexicanos. Pp. 197-214. En: *Tópicos en sistemática, biogeografía, ecología y conservación de mamíferos* (Sánchez-Rojas, G. y A. Rojas-Martínez, eds.). Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Hidalgo, México.
- Van Valkenburgh, B. 1988. Trophic diversity in past and present guilds of large predatory mammals. *Paleobiology*, 14:155-173.
- Vaughn, R.C. 2000. *Mammalogy*. Thomson Learning, EE.UU.
- Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier. 2009. *Handbook of the mammals of the world*. Vol. 1. Carnivores. Lynx editions, Barcelona, España.
- Zapata, S.C., A. Travaini, M. Delibes y R. Martínez-Peck. 2008. Identificación de morfogremios como aproximación al estudio de reparto de recursos en ensamblajes de carnívoros terrestres. *Mastozoología Neotropical*, 15:85-101.

# **CAPITULO II RIQUEZA DE ESPECIES Y GREMIOS TRÓFICOS DE MAMÍFEROS CARNÍVOROS EN UNA SELVA ALTA DEL SURESTE DE MÉXICO**

Gabriela Pérez-Irineo y Antonio Santos-Moreno

Publicado en *Therya* 4:551-564, 2013



*Eira barbara*  
**Viejo de monte**

# Riqueza de especies y gremios tróficos de mamíferos carnívoros en una selva alta del sureste de México

Gabriela Pérez-Irineo<sup>1</sup> y Antonio Santos-Moreno<sup>1\*</sup>

## Abstract

The region of Los Chimalapas, in the southeastern Mexico has a high biodiversity, but it faces problems of habitat loss, primarily by livestock and agricultural activities. A group that can provide data on these changes is that of the mammals of the order Carnivora, because its members have a variety of size classes, trophic guild or ecological function and respond differently to changes in habitat. This study characterizes the species richness and composition of trophic guilds of the assemblage of the order Carnivora, 29 trapping stations with phototraps were established within the rainforest, from March 2011 to June 2013. There was a collection effort of 8,529 days-trap and it were obtained 543 photographic records of 10 species of the order Carnivora, as well as two additional species recorded by direct observation, so the assemblage was composed of 12 species. Trophic guilds were five: carnivore (5 species), omnivore (4), insectivore (1), frugivorous (1), and the consumer aquatic species (1). The assemblage consist of two species of large size predators, three mesopredators, one species that is considered indicative of good water quality (*Lontra longicaudis*), and three generalist species (*Urocyon cinereoargenteus*, *Puma yagouaroundi*, and *Procyon lotor*), that prefer open areas and that are adapted to zones with disturbance, but with low abundance in the area. Also, 66% of species are in any risk category according to Mexican laws, confirming the importance of the Los Chimalapas for the conservation of Carnivora.

**Keywords:** Camera-trap, Chimalapas, conservation, Oaxaca.

## Resumen

La región de Los Chimalapas, en el sureste de México presenta una biodiversidad alta, pero enfrenta problemas de pérdida de hábitat, principalmente por actividades agrícolas y ganaderas. Un grupo que puede proporcionar datos de estos cambios es el de los mamíferos del orden Carnivora, ya que sus integrantes presentan una considerable diversidad respecto de su tamaño, gremio trófico o función ecológica y responden de forma distinta ante los cambios en el hábitat. Este estudio caracteriza la riqueza de especies y composición de gremios tróficos del ensamblaje del orden Carnivora por

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología Animal. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional. Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, 71230, México. E-mail: gabyirineo@yahoo.com.mx (GPI), asantasm90@hotmail.com (AS-M)

\*Corresponding author



lo que se establecieron 29 estaciones con fototampas dentro de la selva alta, desde marzo de 2011 hasta junio de 2013. Se realizó un esfuerzo de 8,529 días-trampa y se obtuvieron 543 registros fotográficos de 10 especies del orden Carnivora, dos más fueron observadas por lo que el ensamblaje estuvo compuesto de 12 especies. Se registraron cinco gremios tróficos: carnívoro (5 especies), omnívoro (4), insectívoro (1), frugívoro (1) y el de consumo de especies acuáticas (1). El ensamblaje está integrado por dos especies de depredadores de talla grande, tres mesodepredadores, una especie que es considerada indicadora de buena calidad de agua (*Lontra longicaudis*) y tres especies de hábitos generalistas, que prefieren áreas abiertas y que se adaptan a zonas con perturbación (*Urocyon cinereoargenteus*, *Puma yagouaroundi* y *Procyon lotor*), pero con una baja abundancia en la zona. El 66% de las especies se encuentra en alguna categoría de riesgo según la legislación mexicana, confirmando la importancia de Los Chimalapas para la conservación de los Carnívora.

**Palabras clave:** Cámaras-trampa, Chimalapas, conservación, Oaxaca.

## Introducción

La constante disminución de los bosques tropicales y el cambio en las condiciones ambientales pueden provocar también cambios en la estructura y composición de las comunidades animales (Morin 2011). Un grupo que puede ser útil para el monitoreo de estas modificaciones a largo plazo son los mamíferos del orden Carnivora que presentan una amplia diversidad ecológica, morfológica y conductual (Gittleman *et al.* 2001): se les encuentra en bosques, matorrales, pastizales abiertos o vegetación acuática; dietas especializadas carnívoras, insectívoras, frugívoras/folívoras, piscívoras y omnívoras; de hábitos terrestres, arborícolas y acuáticos; con una variedad de tallas y pesos corporales que van desde 3 hasta 800 kg (Gittleman *et al.* 2001).

Algunas de estas especies son reconocidas como determinantes de la estructuración de las comunidades como depredadores, centrándose en el control de las poblaciones presa (Gittleman y Gompper 2005), o como competidores, afectando la dinámica de especies dentro y fuera del Orden (Steneck 2005; Elmhagen *et al.* 2010). Se ha documentado que la presencia y abundancia del depredador de alto nivel afecta la dieta de carroñeros (Wilmers *et al.* 2003) o herbívoros (McShea 2005) y su remoción puede conducir a la sobreabundancia de algunas especies y la disminución de otras, generando cambios estructurales en los ecosistemas terrestres (Gittleman y Gompper 2005; McShea 2005; pero ver Wrigth *et al.* 1994)

Una manera simple de evaluar los cambios en el hábitat es a través de la riqueza de especies (Magurran 1988; Morin 2011). Otra característica que también puede reflejar estos cambios es la diversidad de gremios tróficos, donde un gremio está conformado por especies que hacen uso del mismo recurso de una manera similar (Simberloff y Dayan 1991), como el alimenticio. El estudio de ambas características es una manera de describir la estructura de las comunidades, pero también proporciona información de la forma en que las especies hacen uso de los recursos, incluso a través del tiempo (Pianka 1980; Van Valkenburgh 1988). En ocasiones es preferible enfocarse en gremios en lugar de grupos taxonómicos donde hay diferentes especies con papeles ecológicos no relacionados (Simberloff y Dayan 1991), como en el caso de los Carnívora, que presentan

una diversidad morfológica y ecológica. Se ha documentado que la diversidad de los gremios es un indicativo de la diversidad de la comunidad, por lo que es útil para realizar comparaciones entre diversas regiones (Pianka 1980; Van Valkenburgh 1989; Dalerum *et al.* 2009).

Una región reconocida por su biodiversidad alta y por su buen estado de conservación es la conocida como Los Chimalapas, ubicado en el este del Estado de Oaxaca, en el sureste de México, incluye los municipios de Santa María Chimalapa y San Miguel Chimalapa y es parte de la Selva Zoque, junto con la Selva del Ocote y la Sepultura en Chiapas. Esta región abarca casi 600 mil hectáreas de las cuales el 64% están cubiertas por selva alta y mediana (Morales Salas *et al.* 2001; Martínez-Pacheco 2013). Están presentes 41 especies de mamíferos terrestres de talla media y grande, que representan el 54% de riqueza a nivel nacional de este grupo, y de éstas, 20 pertenecen al orden Carnívora (66% de la riqueza nacional, Olguín Monroy *et al.* 2008; Galindo-Leal y Lira Torres 2012).

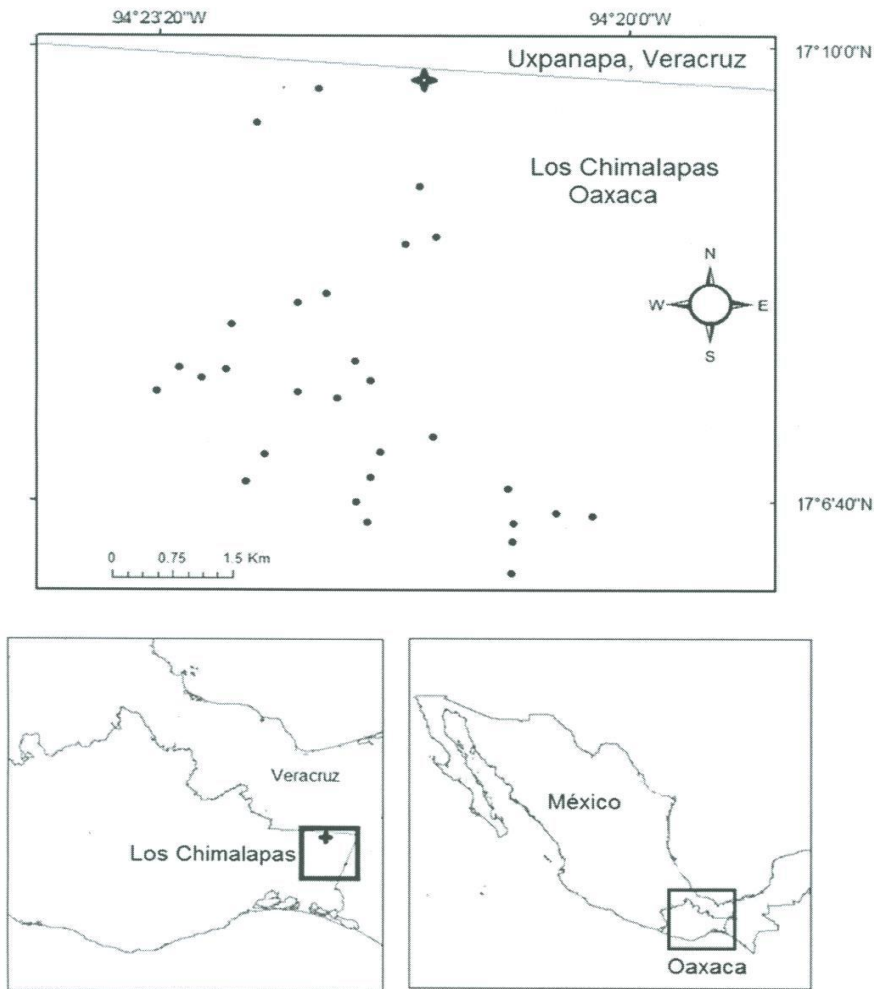
A pesar de su biodiversidad, Los Chimalapas enfrentan problemas graves de conservación como la extracción no regulada de recursos como la madera y fauna, pero sobre todo, cambios en el uso de suelo. Esta pérdida de vegetación ha sido causada por la expansión de las actividades ganadera y agrícola (Navarro-Sigüenza *et al.* 2008). La región norte de Los Chimalapas colinda con la selva del Uxpanapa, Veracruz, con una historia de deforestación de varias décadas, en donde la pérdida de la selva está calculada en un 80% (Arriaga Cabrera *et al.* 2000), por lo que este cambio de uso de suelo puede afectar negativamente y de forma significativa la estructura de las comunidades aledañas. Aunque para la zona de Los Chimalapas la deforestación aún es considerada baja (0.3%, INECC 2011), la tasa de pérdida anual de selva alta es de 1.9 % (Martínez-Pacheco 2012), por lo que es conveniente continuar con los inventarios de fauna en diferentes regiones aún no exploradas de esta área extensa, como la Sierra de Tres Picos, la Sierra Atravesada o la Sierra del Espinazo del Diablo (Navarro-Sigüenza *et al.* 2008). Por ello, este estudio se enfoca a la riqueza de especies y de gremios tróficos de los Carnívora en una selva alta del norte de Los Chimalapas y evaluar su estado de conservación a partir de las características biológicas y ecológicas de estas especies.

## Material y Métodos

**Área de estudio.** Se ubica en la región norte de Los Chimalapas, en la comunidad de San Antonio Nuevo Paraíso (17.1536° N, -94.3537° W), municipio de Santa María Chimalapa, distrito de Juchitán de Zaragoza, Oaxaca, México (Fig. 1). El clima en la región es cálido húmedo, con una temperatura media anual que fluctúa entre los 22 y 26°C y una precipitación que va de 2,000 a 2,500 mm (Trejo 2004). La comunidad está constituida por menos de 140 habitantes. El tipo de vegetación es selva alta con algunas áreas de selva mediana. Los estratos arbóreos de estos tipos de vegetación están constituidos por especies de los géneros *Bursera*, *Cordia*, *Dialium*, *Elaeagia*, *Gutteria* y *Ficus*, entre otras. Otros elementos importantes son la presencia de palmas de los géneros *Astrocaryum*, *Desmoncus* y *Chamaedorea*, bejucos del género *Discorea*, así como una amplia diversidad de epífitas y helechos. La zona está inmersa en la región norte de La Sierra de Tres picos, con elevaciones que van desde 800 m hasta los 1,200



m en la zona de estudio pero al interior de Los Chimalapas van de los 500 hasta 2,550, por lo que la relieve topográfica no es plana (Salas Morales *et al.* 2001).



**Figura 1.** Zona de muestreo en Santa María Chimalapa, Oaxaca, México. Los puntos indican la ubicación de las trampas y la cruz el del pueblo más cercano.

*Muestreo en campo.* El estudio se realizó de marzo de 2011 a junio del 2013 y se utilizó el método de trampas-cámara para el registro de especies. Se colocaron 29 trampas dentro de la selva, 22 con una sola trampa, y 7 con trampas dobles escogidas al azar. El modelo inicial utilizado fue Wildgame modelo digital game scouting camera IR4 de 4 MP, y las trampas descompuestas fueron sustituidas con los modelos ScoutGuard SG550/SG550V, de 5 MP y Bushnell Trophy Cam, de 5 MP. Las trampas fueron colocadas de manera permanente en zonas aledañas a potreros y ríos, sobre senderos y bordes de los cerros, todas en el interior de la selva, sin atrayentes y a una altura alrededor de los 30

cm. La distancia entre trampas osciló entre 0.5 y 1.5 km, cubriendo un área de 22 km<sup>2</sup>, formada por la ubicación externa de las trampas (Figura 1). Cada trampa permaneció activa las 24 horas del día, con un intervalo mínimo de retraso entre fotografías de 0.3 y 1 minuto.

Para la identificación de las especies fotografiadas se consultó literatura especializada (Reid 1997). Sólo para complementar el inventario y la riqueza de gremios, se tomaron en cuenta los registros de observaciones directas y registros indirectos recolectados durante los recorridos de revisión de las trampas-cámara; en los demás análisis se utilizaron sólo los datos obtenidos del fototrampeo. La identificación de rastros se llevó a cabo mediante guías de identificación (Aranda Sánchez 2012). En el caso de las huellas, se les tomó un registro fotográfico y, para aquellas que se observaron bien preservadas, se obtuvo un molde de yeso dental. Los moldes y los registros fotográficos se depositaron en la Colección de Referencia de Mamíferos, Laboratorio de Ecología Animal del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional (ECOAN-MAM). La nomenclatura y clasificación de las especies se realizó de acuerdo a Wilson y Mittermeier (2009).

*Análisis de datos.* El esfuerzo de colecta se expresó como el número de trampas colocadas multiplicado por el total de días que estuvieron activas (trampas \* día). El éxito de captura se calculó con el número total de capturas entre el esfuerzo de colecta multiplicado por 100, para ser expresado como porcentaje. La riqueza específica se determinó como el número total de especies registradas, independientemente del método por el que se obtuvo. Para evaluar qué tan completo estuvo la estimación de la riqueza de especies obtenida por las trampas cámara se evaluaron dos modelos asintóticos de acumulación de especies (Clench y Dependencia Lineal) y el más adecuado se eligió con el criterio de Máxima Verosimilitud con el programa *Species Accumulation* (Díaz-Francés y Soberón 2005). Para ello, se construyeron curvas de acumulación partir de una matriz de presencia-ausencia de especies a partir de muestras (Gotelli y Collwel 2001), en este caso a través de esfuerzo acumulado expresado en días-trampa. Para disminuir el sesgo del orden de entrada de datos, la matriz se aleatorizó 100 veces bajo el programa *StimateS* versión 9.0.0 (Colwell 2013).

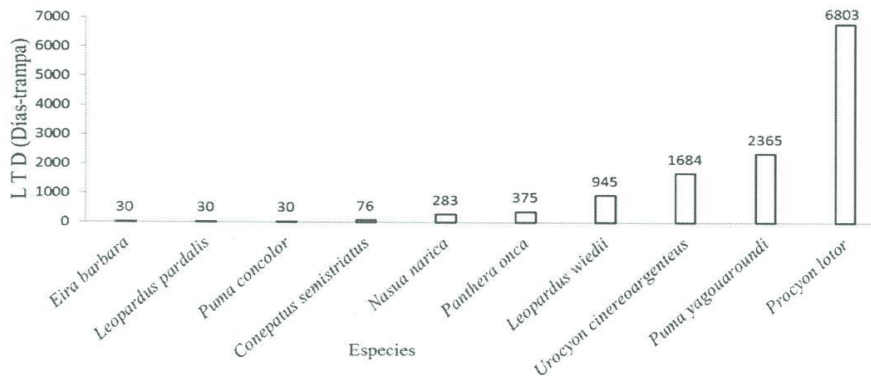
Con base en la revisión de los Carnívora que hacen Wilson y Mittermeier (2009), cada especie registrada se clasificó en diferentes gremios tróficos de acuerdo a la categoría alimenticia más frecuentemente consumida y se cuantificó la riqueza de cada uno de ellos dentro del ensamblaje. En la clasificación de los gremios sólo se consideraron aspectos generales debido a que hay variaciones en el tipo de alimento y en la proporción de consumo a lo largo de la distribución de algunas especies, mientras que para otras no hay datos específicos de la amplitud, preferencia o categorías de consumo en la dieta. Para establecer las categorías se tomó la propuesta por Van Valkenburgh (1989) y Dalerum *et al.* (2009), pero con adecuaciones: carnívoros, que consumen principalmente vertebrados terrestres vivos; frugívoros, que consumen principalmente frutos; omnívoros, que no tienden a consumir un tipo alimenticio específico; insectívoro, que consumen insectos y otros invertebrados terrestres, o carroñeros, que consume restos de animales muertos, pero pueden incluir otros tipos de alimentos. Para evaluar la eficiencia de las trampas en el registro de cada especie se calculó el Tiempo de Latencia para la

Primera Detección (LTD, por sus siglas en inglés) expresado como el esfuerzo de colecta desplegado (días-trampa) antes de obtener el primer registro (Gompper *et al.* 2006).

## Resultados

El esfuerzo de muestreo fue de 8,529 días-trampa y se obtuvieron 543 registros fotográficos, que corresponden a un éxito de captura de 6.2%. Se registró un total de 12 especies del orden Carnivora, representantes de 5 familias. Los resultados de los modelos de acumulación de especies indican que el mejor modelo fue el de Clench (19,799 veces más probable que el de Dependencia Lineal), con una estimación de 10.17 especies (parámetros del modelo de Clench:  $a = 11.92$  y  $b = 1.172$ , Fig. 3).

Dos de las 12 especies registradas, la nutria de río *Lontra longicaudis* y la martucha, *Potos flavus*, sólo fueron observadas (Tabla 1). Las especies fotografiadas fueron el mustélido *Eira barbara* (viejo de monte), el mefítico *Conepatus semistriatus* (zorrito), los felinos *Leopardus pardalis* (ocelote), *L. wiedii* (tigrillo), *Panthera onca* (jaguar), *Puma concolor* (puma) y *P. yagouaroundi* (yaguarundi), los prociónidos *Nasua narica* (tejón), *Procyon lotor* (mapache), y finalmente, el cánido *Urocyon cinereoargenteus* (zorra gris). Adicionalmente se registraron 14 especies de mamíferos de talla mediana y grande que no pertenecen a este orden. Para cuatro especies de Carnivora el LTD fue bajo (menor a 100 días-trampa) y para tres fue mayor 1,600 días-trampa (Fig. 2).



**Figura 2.** Tiempo de Latencia para la Primera Detección (LTD, expresado en días-trampa) de las especies del orden Carnivora registradas por trampacámaras en la selva alta de Santa María Chimalapa, Oaxaca, México.

Se registraron cinco gremios tróficos del ensamblaje Carnivora. El gremio carnívoro fue el que registró más especies, con cinco, seguido del omnívoro con cuatro y sólo una especie para los gremio insectívoro (*C. semistriatus*), frugívoro (*P. flavus*) y una especie cuyo principal alimento son los vertebrados e invertebrados acuáticos (*L. longicaudis*), por lo que fue considerado como otro gremio (Tabla 1). De las 12 especies registradas, ocho (66%) se encuentran en alguna categoría de riesgo de acuerdo a la Noma Mexicana (SEMARNAT 2010): cuatro están en Peligro de Extinción (*L. pardalis*, *L. wiedii*, *P. onca* y *E. barbara*), dos se encuentran Amenazadas (*P. yagouaroundi* y *L. longicaudis*) y dos más en Protección Especial (*C. semistriatus* y *P. flavus*; Tabla 1).



## Discusión

La composición del ensamblaje del grupo Carnivora estuvo constituida por 12 especies, con un éxito de colecta del 6%, en donde el 50% de ellas (seis especies) se obtuvieron con menos de 400 días-trampa, y el 83% (10) con casi 6,800 días-trampa. Este valor de esfuerzo es similar a lo registrado en otros estudios con alrededor de 1,000 días-trampa para registrar a la mayoría de especies (Kelly y Holub 2008) o hasta 2,340 días-trampa para alcanzar el 86% (Tobler *et al.* 2008). El éxito de captura y el esfuerzo requerido para registrar una proporción alta de la riqueza de especies están relacionados con las características de las especies y del ambiente (Kelly y Holub 2008), en este caso algunos de los Carnivora son especies raras y elusivas por naturaleza, mientras que otras son de tamaño corporal grande pero con abundancia baja, por lo que en comparación con otros grupos taxonómicos presentan un número de registro bajo (Tobler *et al.* 2008).

**Tabla 1.** Riqueza de especies, gremios tróficos y estado de conservación de las especies del orden Carnivora presentes en la selva alta en Santa María Chimalapa, México. El estado de conservación fue de acuerdo a la NOM-059-SEMARNAT-2010.

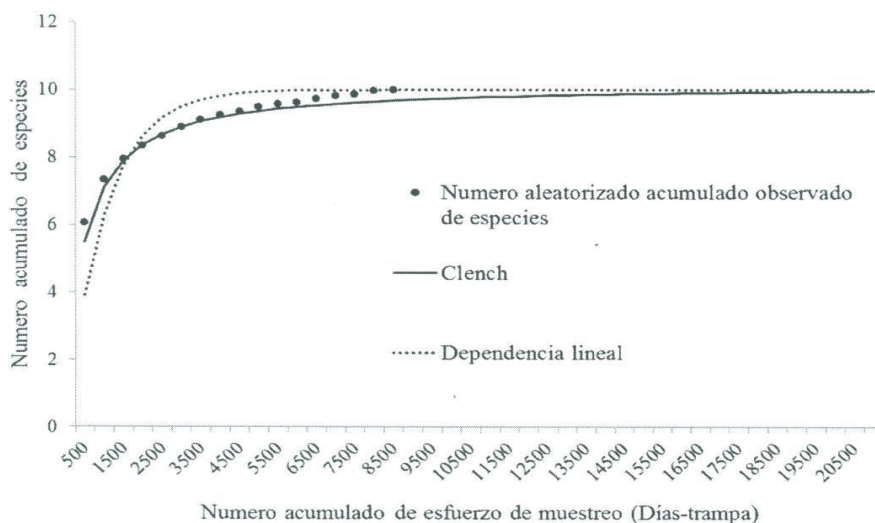
| Familia     | Especie                         | Nombre común   | Método de registro | Gremio trófico | Estado de conservación |
|-------------|---------------------------------|----------------|--------------------|----------------|------------------------|
| Mephitidae  | <i>Conepatus semistriatus</i>   | zorrillo       | F                  | I              | Protección especial    |
| Mustelidae  | <i>Eira barbara</i>             | viejo de monte | F                  | O              | Peligro de extinción   |
| Felidae     | <i>Leopardus pardalis</i>       | ocelote        | F, H               | C              | Peligro de extinción   |
| Felidae     | <i>Leopardus wiedii</i>         | tigrillo       | F                  | C              | Peligro de extinción   |
| Mustelidae  | <i>Lontra longicaudis</i>       | nutria de río  | Ob                 | A              | Amenazada              |
| Procyonidae | <i>Nasua narica</i>             | tejón          | F, Ob              | O              |                        |
| Felidae     | <i>Panthera onca</i>            | jaguar         | F, H               | C              | Peligro de extinción   |
| Procyonidae | <i>Potos flavus</i>             | martucha       | Ob                 | F              | Protección especial    |
| Felidae     | <i>Puma concolor</i>            | puma           | F                  | C              |                        |
| Felidae     | <i>Puma yagouaroundi</i>        | jaguarundi     | F                  | C              | Amenazada              |
| Canidae     | <i>Urocyon cinereoargenteus</i> | zorra gris     | F, Ob              | O              |                        |
| Procyonidae | <i>Procyon lotor</i>            | mapache        | F                  | O              |                        |

F=fototrampeo,  
H=huellas,  
Ob=observación,  
I=insectívoro,  
O=omnívoro,  
C=carnívoro,  
A=vertebrados e  
invertebrados acuáticos,  
F=frugívoro.

El método utilizado en este estudio estuvo dirigido hacia especies que pasan al menos un cierto tiempo a nivel del sotobosque, por lo que no se registraron aquellas de hábitos arborícolas o acuáticos. Por ejemplo, el registro de *P. flavus*, especie arborícola y de *L. longicaudis*, especie semiacuática, fue sólo a través de observaciones y aunque las trampas permanecieron dos años en campo, activas las 24 horas del día, no se obtuvo ningún registro fotográfico de ellas. Otras especies como *Galictis vittata* (el grisón), quizá no se registró debido a su talla corporal pequeña, ya que este tipo de especies suelen no ser registradas por este método (Tobler *et al.* 2008), además de que frecuente zonas cercanas a ríos, arroyos y humedales (Yensen y Tarifa 2003).

Las 12 especies de Carnivora en la zona equivalen al 36 % de la riqueza del grupo a nivel nacional, al 55% en todo el estado de Oaxaca y al 60% presentes en la Selva Zoque (Olguín Monroy *et al.* 2008; Galindo-Leal y Lira Torres 2012). Esta riqueza fue mayor o similar a otras regiones con hábitat similar dentro del Estado, de entre cuatro a 12 especies en Tuxtepec y la Chinantla Baja (Alfaro *et al.* 2006; Pérez-Irineo y Santos-Moreno 2010). Comparado con otras selvas altas y medianas del sureste de México,

la riqueza es similar e incluso más alta a lo registrado en otras selvas protegidas, como la reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, con 13 especies (Pozo de la Tijera y Escobedo Cabrera 1999), o en Laguna Bélgica, Chiapas con 5 (Riechers Pérez 2004), pero está por debajo de otras como la Selva Lacandona, con 15 especies (March y Aranda 1992), El Triunfo, con 14 (Espinoza Medinilla *et al.* 1998) y La Sepultura, con 17 especies (Espinoza Medinilla *et al.* 2004), todas en el estado de Chiapas. Esta última presenta conexión física con Los Chimalapas.



**Figura 3.** Curva de acumulación de especies del orden Carnívora en Los Chimalapas, Oaxaca, México. Las estimaciones de los modelos de Dependencia Lineal y de Clench han sido extrapoladas a un esfuerzo mayor al realizado para ilustrar mejor sus tendencias.

El fototrampeo permitió registrar el 98.3% de las especies que se estima están presentes en el área según el modelo de acumulación de especies de Clench. El inventario previo en la Selva Zoque indica la presencia de 20 especies (Galindo-Leal y Lira Torres 2012), pero debido a que fue realizado en diversos tipos de hábitat, algunas de las especies que no son típicas de selva alta, como los zorrillos *Spilogale pygmaea* y *S. gracilis* propios de selva baja, matorrales xerófilo o bosque espinoso (Medellín *et al.* 1998; Verts *et al.* 2001), no se esperaban en este estudio, conducido en selva alta. Dado que se registró la mayoría de especies nativas de selvas alta y mediana, con excepción de *Bassariscus sumichrasti* (cacomixtle), se considera que ésta es la especie que falta en el muestreo, ya que es una de las registradas como típicas de selvas y cuya distribución se restringe a este tipo hábitat (Kays 2009).

El ensamblaje de los Carnívora integrada por cinco gremios, dos de ellos, el carnívoro con cinco especies y el omnívoro con cuatro, fueron los que presentaron más especies. En el caso del gremio frugívoro, con solo una especie, quizá no se registró en mayor cantidad debido a que las especies que integran el gremio son principalmente arborícolas, como *B. sumichrasti*, por lo que su registro es difícil. No se registró ninguna especie para el gremio carroñero, aunque *E. barbara* incluye carroña en su dieta, su principal alimento se concentra en frutos y vertebrados (Presley 2000), por lo que se incluyó dentro de los omnívoros. Este patrón de diversidad de gremio concuerda con

la riqueza es similar e incluso más alta a lo registrado en otras selvas protegidas, como la reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, con 13 especies (Pozo de la Tijera y Escobedo Cabrera 1999), o en Laguna Bélgica, Chiapas con 5 (Riechers Pérez 2004), pero está por debajo de otras como la Selva Lacandona, con 15 especies (March y Aranda 1992), El Triunfo, con 14 (Espinoza Medinilla *et al.* 1998) y La Sepultura, con 17 especies (Espinoza Medinilla *et al.* 2004), todas en el estado de Chiapas. Esta última presenta conexión física con Los Chimalapas.

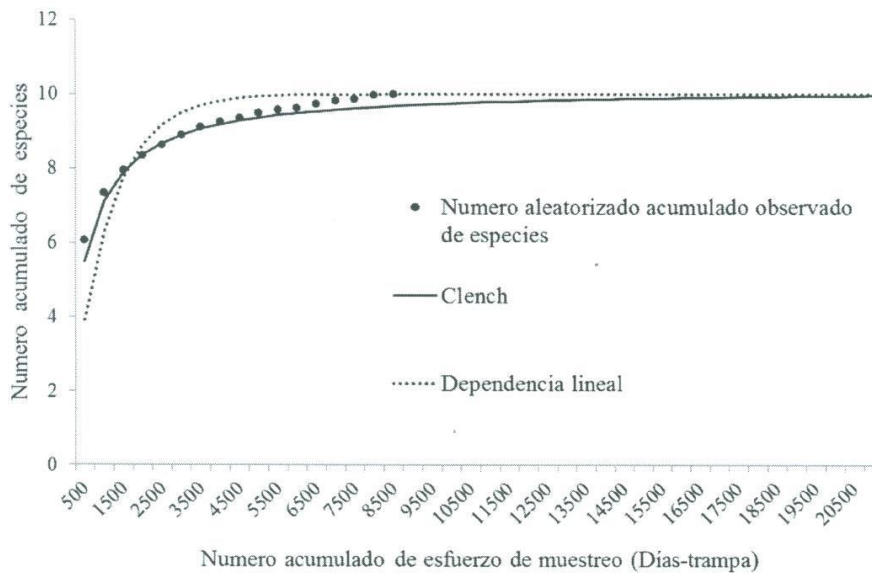


Figura 3. Curva de acumulación de especies del orden Carnívora en Los Chimalapas, Oaxaca, México. Las estimaciones de los modelos de Dependencia Lineal y de Clench han sido extrapoladas a un esfuerzo mayor al realizado para ilustrar mejor sus tendencias.

El fototrampeo permitió registrar el 98.3% de las especies que se estima están presentes en el área según el modelo de acumulación de especies de Clench. El inventario previo en la Selva Zoque indica la presencia de 20 especies (Galindo-Leal y Lira Torres 2012), pero debido a que fue realizado en diversos tipos de hábitat, algunas de las especies que no son típicas de selva alta, como los zorrillos *Spilogale pygmaea* y *S. gracilis* propios de selva baja, matorrales xerófilo o bosque espinoso (Medellín *et al.* 1998; Verts *et al.* 2001), no se esperaban en este estudio, conducido en selva alta. Dado que se registró la mayoría de especies nativas de selvas alta y mediana, con excepción de *Bassariscus sumichrasti* (cacomixtle), se considera que ésta es la especie que falta en el muestreo, ya que es una de las registradas como típicas de selvas y cuya distribución se restringe a este tipo hábitat (Kays 2009).

El ensamblaje de los Carnívora integrada por cinco gremios, dos de ellos, el carnívoro con cinco especies y el omnívoro con cuatro, fueron los que presentaron más especies. En el caso del gremio frugívoro, con solo una especie, quizá no se registró en mayor cantidad debido a que las especies que integran el gremio son principalmente arborícolas, como *B. sumichrasti*, por lo que su registro es difícil. No se registró ninguna especie para el gremio carroñero, aunque *E. barbara* incluye carroña en su dieta, su principal alimento se concentra en frutos y vertebrados (Presley 2000), por lo que se incluyó dentro de los omnívoros. Este patrón de diversidad de gremio concuerda con



lo observado para los Carnívora: mayor diversidad para el gremio carnívoro y omnívoro, con dos a seis especies (Van Valkenburgh 1989; Zapata *et al.* 2008) y menos abundante para los gremios herbívoro, frugívoro e insectívoro, con uno o tres especies (Zapata *et al.* 2008; Dalerum *et al.* 2009). La abundancia del gremio carnívoro en Los Chimalapas puede estar asociada a un ambiente diverso en términos de presas, ya que la riqueza más alta del gremio carnívoro se asocia a zonas diversas que exhiben niveles altos de biomasa de herbívoros (Van Valkenburgh 1989; Zapata *et al.* 2008).

La composición del ensamblaje está integrado por dos depredadores de talla grande considerados como depredadores tope dentro de los ecosistemas, *P. onca* y *P. concolor* y tres especies de depredadores de talla media o mesodepredadores, *L. wiedii*, *L. pardalis* y *P. yagouaroundi*. Cabe destacar que aunque estas especies se colocaron dentro de un mismo gremio, como carnívoros, cada especie utiliza diferentes recursos, por ejemplo, *L. wiedii* consume presas de tamaño pequeño principalmente arborícolas (<100 g) mientras que *L. pardalis* consume las de sotobosque, de tamaño pequeño pero también incluye de hasta 10 kg (de Oliveira 1998; de Oliveira *et al.* 2010). La presencia y la co-existencia de estos depredadores depende de una base adecuada de presas de distintos tamaños (López-González y Miller 2002; Silva-Pereira *et al.* 2011). Información preliminar sobre la abundancia de estos depredadores indica que es similar a lo documentado en otras zonas conservadas (Pérez-Irineo y Santos Moreno sometido). Otras especies registradas en Los Chimalapas tienen hábitos conductuales y alimenticios específicos y fuertemente asociados con los recursos de la selva, como *P. flavus*, cuyo alimento principal son los frutos de los árboles tropicales, y *L. longicaudis* cuyo forrajeo se concentra en los ríos de la zona, su presencia y abundancia depende de la calidad del agua, ya que su dieta está constituida por especies sensibles a la contaminación (Gallo 1997; Casariego *et al.* 2008; pero ver Monroy-Vilchis *et al.* 2009). Otras especies que toleran ambientes perturbados, como *C. semistriatus* que se alimenta de insectos y *E. barbara*, un omnívoro oportunista, pero con una dieta con un porcentaje alto de frutos y pequeños vertebrados arborícolas (Presley 2000), también dependen de los recursos de la selva y de áreas con cobertura vegetal densa.

Otro elemento que indica que el ensamblaje de Carnívora en Los Chimalapas se encuentra en buenas condiciones de conservación es que las especies de hábitos generalistas, que prefieren áreas abiertas y que se adaptan a zonas con perturbación como *U. cinereoargenteus*, *P. yagouaroundi* y *P. lotor* (Valenzuela Galván 2005; Servín y Chacón 2005; Aranda 2005), presentaron valores de LTD altos en comparación de otras especies, con 1,684, 2,365 y 6,803 trampas-día, respectivamente, por lo que pueden ser consideradas como raras. Aunque estas especies aún son escasas en la zona, de continuar la transformación de la selva hacia potreros o zonas agrícolas, quizá su presencia aumente en el área de Los Chimalapas. En otras regiones donde la selva ha perdido una parte significativa de su cobertura original, algunas especies de hábitos generalistas se han dispersado hacia zonas donde no se había registrado su presencia, como en el caso de *Canis latrans* (coyote) en el sureste de México y Centroamérica (Hidalgo-Mihart *et al.* 2004; 2013).

Este estudio confirma que la región de Los Chimalapas presenta una comunidad de mamíferos carnívoros en buen estado de conservación y de considerable diversidad en su composición de especies y del uso que hacen de sus recursos alimenticios. La

riqueza de especies en la región es similar a la de otras áreas protegidas, cuenta con más del 50% de la riqueza de carnívoros de Oaxaca y más del 30% para México. Adicionalmente, el 66% de las especies se encuentra en alguna categoría de riesgo. Algunas especies se verán más afectadas si se incrementan los cambios en el hábitat, como las que dependen de hábitat bien conservados, o las especies clave, como los depredadores de tallas grandes o los mesodepredadores, por lo que es adecuada la conservación de la zona como un refugio de mamíferos carnívoros.

### Agradecimientos

Los autores agradecen a la comunidad de San Antonio Nuevo Paraíso, al CONACYT, al IPN (apoyos SIP20110395, SIP-20120962 y SIP-20110395 a A. Santos-Moreno), a IDEAWILD y las personas que colaboraron en el trabajo de campo, por los apoyos otorgados en la realización de este trabajo.

### Literatura citada

- ALFARO, A. M., J. L. GARCÍA-GARCÍA, Y A. SANTOS-MORENO. 2006. Mamíferos de los municipios Santiago Jocotepec y Ayotzintepec, Chinantla Baja, Oaxaca. *Naturaleza y Desarrollo* 4:19-23.
- ARANDA SÁNCHEZ, M. J. 2012. Manual para el rastreo de mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Instituto de Ecología, A. C. Ciudad de México, México.
- ARANDA, M. 2005. *Herpailurus yagouaroundi*. Pp. 358-359 in Los mamíferos silvestres de México (Ceballos, G., y G. Oliva, eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Fondo de la Cultura Económica, Ciudad de México, México.
- ARRIAGA CABRERA, L., J. M. ESPINOZA, C. AGUILAR, E. MARTÍNEZ, L. GÓMEZ, Y E. LOA (eds.). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, México.
- CASARIEGO, M. A., R. LIST, Y G. CEBALLOS. 2008. Tamaño poblacional y alimentación de la nutria de río (*Lontra longicaudis annectens*) en la costa de Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 24:179-199.
- COLWELL, R. K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. URL permanente <[purl.oclc.org/estimates](http://purl.oclc.org/estimates)>
- DALERUM, F., E. Z. CAMERON, K. KUNKEL, Y M. J. SOMERS. 2009. Diversity and depletions in continental carnivore guilds: implications for prioritizing global carnivore conservation. *Biology Letters* 5:35-38.
- DE OLIVEIRA, T. G. 1998. *Leopardus wiedii*. *Mammalian Species* 579:1-6.
- DE OLIVEIRA, T. G., M. A. TORTATO, L. SILVEIRA, C. B. KASPER, F. D. MAZIM, M. LUCHERINI, A. T. JÁCOMO, J. B. SOARES, R. V. MARQUEZ, Y M. SUNQUIST. 2010. Ocelot ecology and its effect on the small-felid guild in the lowland neotropics. Pp. 559-596 in *Biology and conservation of wild felids* (Macdonald, D. W., y A. J. Loveridge, eds.). Oxford University. Nueva York, EE.UU.
- DÍAZ-FRANCÉS, E., Y J. SOBERÓN. 2005. Statistical estimation and model selection of species-accumulation functions. *Conservation Biology* 19:569-573.
- ELMHAGEN, B., G. LUDWIG, S. P. RUSHTON, P. HELLE, Y H. LINDÉN. 2010. Top predators,



- mesopredators and their prey: interference ecosystems along bioclimatic productivity gradients. *Journal of Animal Ecology* 79:785-794.
- ESPIÑOZA MEDINILLA, E., A. ANZURES DADDA, Y E. CRUZ ALDAN.** 1998. Mamíferos de la reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas. *Revista Mexicana de Mastozoología* 3:79-94.
- ESPIÑOZA MEDINILLA, E., E. CRUZ, I. LIRA, Y I. SÁNCHEZ.** 2004. Mamíferos de la Reserva de la Biosfera "La Sepultura", Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical* 52:249-259.
- FERGUSON, S. H., Y S. LARIVIÈRE.** 2002. Can comparing life histories help conserve carnivores? *Animal Conservation* 5:1-12.
- GALINDO-LEAL, C., Y I. LIRA TORRES.** 2012. Los mamíferos de la Selva Zoque: riqueza. Pp. 209-219 in *Una mirada desde el corazón de la jícara de oro. Experiencias de conservación en la Selva Zoque de los Chimalapas* (Ortega del Valle, D., T. Carranza López, y J. Martínez Pérez, eds.). Word Wildlife Fund Programa México. Oaxaca, México.
- GALLO, J. P.** 1997. Situación y distribución de las nutrias en México, con énfasis en *Lontra longicaudis annectens*, 1897. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 2:10-32.
- GITTLEMAN, J. L., Y M. E. GOMPPER.** 2005. The importance of carnivores for understanding patterns of biodiversity and extinction risk. Pp. 330-388 in *Ecology of predator-prey interactions* (Barbosa, P. y I. Castellanos, eds.). Oxford University Press, Nueva York, EE.UU.
- GITTLEMAN, J. L., S. M. FUNK, D. W. MACDONALD, Y R. K. WAYNE.** 2001. Why "carnivore conservation"? Pp. 1-8 in *Carnivore conservation* (Gittleman, J. L., S. M. Funk, D. W. Macdonald, y R. K. Wayne, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- GOMPPER, M. E., R. W. KAYS, J. C. RAY, S. D. LAPINT, D. A. BOGAN, Y J. R. CRYAN.** 2006. A comparison of noninvasive techniques to survey carnivore communities in Northeastern North America. *Wildlife Society Bulletin* 34:1142-1151.
- GOTELLI, N. J., Y R. K. COLLWEL.** 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4:379-391.
- HERNÁNDEZ-DÍAZ, M., P. J. RAMÍREZ-BARAJAS, C. CHÁVEZ, B. SCHMOOK, Y S. CALMÉ.** 2012. Presencia y abundancia relativa de carnívoros en una selva dañada por el huracán Dean (2007). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:790-801.
- HIDALGO-MIHART, M. G., L. CANTÚ-SALAZAR, A. GONZÁLEZ-ROMERO, Y C. A. LÓPEZ-GONZÁLEZ.** 2004. Historical and present distribution of coyote (*Canis latrans*) in Mexico and Central America. *Journal of Biogeography* 31:2025-2038.
- HIDALGO-MIHART, M. G., F. M. CONTRERAS-MORENO, L. A. PÉREZ-SOLANO, Y C. HERNÁNDEZ-LARA.** 2013. Primeros registros de coyote (*Canis latrans*) en Campeche, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84:1012-1017.
- INECC.** 2011. Índice de riesgo de deforestación. <http://www.inecc.gob.mx/irdef-mapas> Fecha de consulta: 31 de octubre de 2013.
- KAYS, R.** 2009. Family Procyonidae (raccoons). Pp. 504-523 in *Handbook of the mammals of the world. Carnivores*. Lynx editions, Barcelona, España.
- KELLY, M. J., Y E. L. HOLUB.** 2008. Camera trapping of carnivores: trap success among camera types and across species, and habitat selection by species, on Salt Pond Mountain, Giles County, Virginia. *Northeastern Naturalist* 15:249-262.

- LÓPEZ-GONZÁLEZ C. A., y B. J. MILLER. 2002. Do jaguars (*Panthera onca*) depend on large prey? *Western North American Naturalist* 62:218-222.
- McSHEA, W. J. 2005. Forest ecosystems without carnivores: when ungulates rule the world. Pp. 138-153 in *Large carnivores and the conservation of biodiversity* (Ray, J. C., K. H. Redford, R. S. Steneck, y J. Berger, eds.). Island Press, Washington, EE.UU.
- MAGURRAN, A. E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. Nueva Jersey, EE.UU.
- MARCH, I. J., y M. ARANDA. 1992. Mamíferos de la Selva Lacandona, Chiapas. Pp. 201-220 in *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: investigaciones para su conservación* (Vásquez Sánchez, M. A., y M. A. Ramos Olmos, eds.). Publicaciones Especiales Ecosfera. Chiapas, México.
- MARTÍNEZ-PACHECO, A. I. 2012. Monitoreo del cambio de uso de suelo en Los Chimalapas 2000-2003. Pp. 86-94 in *Una mirada desde el corazón de la jícara de oro. Experiencias de conservación en la Selva Zoque de Los Chimalapas* (Ortega del Valle D., T. Carranza López, y J. Martínez Pérez, eds.). WWF-México, Oaxaca, México.
- MEDELLÍN, R. A., G. CEBALLOS, y H. ZARZA. 1998. *Spilogale pygmaea*. *Mammalian Species* 600:1-3.
- MORIN, P. J. 2011. *Community Ecology*, segunda edición. Wiley-Blackwell. Nueva Jersey, EE.UU.
- MONROY-VILCHIS, O., y V. MUNDO. 2009. Nicho trófico de la nutria neotropical (*Lontra longicaudis*) en un ambiente modificado, Temascaltepec, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:801-806.
- NAVARRO-SIGÜENZA, A. G., L. CANSECO MÁRQUEZ, y H. OLGUÍN MONROY. 2008. Vertebrados terrestres de los Chimalapas: una prioridad de conservación. *Biodiversitas* 77:10-15.
- OLGUÍN MONROY, H. C., L. LEÓN PANIAGUA, U. MELO SAMPER-PALACIOS, y V. SÁNCHEZ-CORDERO. 2008. Mastofauna de la región de Los Chimalapas, Oaxaca, México. Pp. 165-216 in *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (Lorenzo, C., E. Espinoza, y J. Ortega, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C. Ciudad de México, México.
- PÉREZ-IRINEO, G., y A. SANTOS-MORENO. 2010. Diversidad de una comunidad de mamíferos carnívoros en una selva mediana del noreste de Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 26:721-736.
- PÉREZ-IRINEO, G., y A. SANTOS-MORENO. Sometido. Ecology of the ocelot (*Leopardus pardalis*, Carnivora: Felidae) in rainforests of southeast Mexico. *Revista de Biología Tropical*.
- PIANKA, E. R. 1980. Guild structure in desert lizards. *Oikos* 35:194-201.
- POZO DE LA TIJERA, C., y J. E. ESCOBEDO CABRERA. 1999. Mamíferos terrestres de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México. *Revista de Biología Tropical* 47:251-262.
- PRESLEY, S. J. 2000. *Eira barbara*. *Mammalian Species* 636:1-6.
- REID, F. A. 1997. *A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico*. Oxford University Press. Nueva York, EE.UU.



- RIECHERS PÉREZ, A.** 2004. Análisis mastofaunístico de la zona sujeta a conservación ecológica Laguna Bélgica, Chiapas, México. *Anales del Instituto de Biología, Serie Zoológica* 75:363-382.
- SALAS MORALES, S. H., L. SCHIBLI, Y E. TORRES BAHENA.** 2001. La importancia ecológica y biológica. Pp. 29-41 in Chimalapas. La última oportunidad (Aparicio Cid, R, ed.). World Wildlife Fund Programa México y Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. Ciudad de México, México.
- SEMARNAT.** 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categoría de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación.
- SERVIN, J., Y E. CHACÓN.** 2005. *Urocyon cinereoargenteus*. Pp. 354-355 in Los mamíferos silvestres de México (Ceballos, G., y G. Oliva, eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Fondo de la Cultura Económica. Ciudad de México, México.
- SILVA PEREIRA, J. E., R. F. MORO-RIOS, D. R. BILSKI, Y F. C. PASSOS.** 2011. Diets of three sympatric Neotropical small cats: food niche overlap and interspecific differences in prey consumption. *Mammalian Biology* 76:308-312.
- SIMBERLOFF, D., Y T. DAYAN.** 1991. The guild concept and the ecological communities. *Annual Reviews Ecology and Systematics* 22:115-143.
- STENECK, R. S.** 2005. An ecological context for the role of large carnivores in conserving biodiversity. Pp. 9-33 in Large carnivores and the conservation of biodiversity (Ray, J. C., K. H. Redford, R. S. Steneck, y J. Berger, eds.). Island Press. Washington, EE.UU.
- SOBERÓN, J., Y J. B. LLORENTE.** 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7:480-488.
- TOBLER, M. W., S. E. CARRILLO-PERCASTEGUI, R. LEITE PITMAN, R. MARES, Y G. POWELL.** 2008. An evaluation of camera traps for inventorying large-and medium-sized rainforest mammals. *Animal Conservation* 11:169-178.
- TREJO, I.** 2004. Clima. Pp. 67-85 in Biodiversidad de Oaxaca (García-Mendoza, A. J., M. J. Ordoñez, y M. Briones-Salas, eds.). Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund. Ciudad de México, México.
- VALENZUELA GALVÁN, D.** 2005. *Procyon lotor*. Pp. 415-417 in Los mamíferos silvestres de México (Ceballos, G., y G. Oliva, eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Fondo de la Cultura Económica. Ciudad de México, México.
- VAN VALKENBURGH, B.** 1988. Trophic diversity in past and present guilds of large predatory mammals. *Paleobiology* 14:155-173.
- VAN VALKENBURGH, B.** 1989. Carnivore dental adaptations and diet: a study of trophic diversity within guilds. Pp. 410-436 in Carnivore, behavior, ecology, and evolution (Gittleman, J.L., ed.). Cornell University Press. Nueva York, EE.UU.
- VERTS, B. J., L. N. CARRAWAY, Y A. KINLAW.** 2001. *Spilogale gracilis*. *Mammalian Species* 674:1-10.

- WILMERS, C. C., R. L. CRABTREE, D. W. SMITH, K. M. MURPHY, Y W. M. GETZ.** 2003. Trophic facilitation by introduced top predators: grey wolf subsidies to scavengers in Yellowstone National Park. *Journal of Animal Ecology* 72:909-916.
- WILSON, D. E., Y R. A. MITTERMEIER.** 2009. Handbook of the mammals of the world. Volume 1. Carnivores. Lynx editions, Barcelona, España.
- WRIGTH, S. J., M. E. GOMPPER, Y B. DELEON.** 1994. Are large predators keystone species in Neotropical forests? The evidence from Barro Colorado Island. *Oikos* 71:279-294.
- YENSEN, E., Y T. TARIFA.** 2003. *Galictis vittata*. *Mammalian Species* 727:1-8.
- ZAPATA, S. C., A. TRAVAINI, M. DELIBES, Y R. MARTÍNEZ-PECK.** 2008. Identificación de morfogramas como aproximación al estudio de reparto de recursos en ensambles de carnívoros terrestres. *Mastozoología Neotropical* 15:85-101.

---

*Sometido: 23 de agosto de 2013*

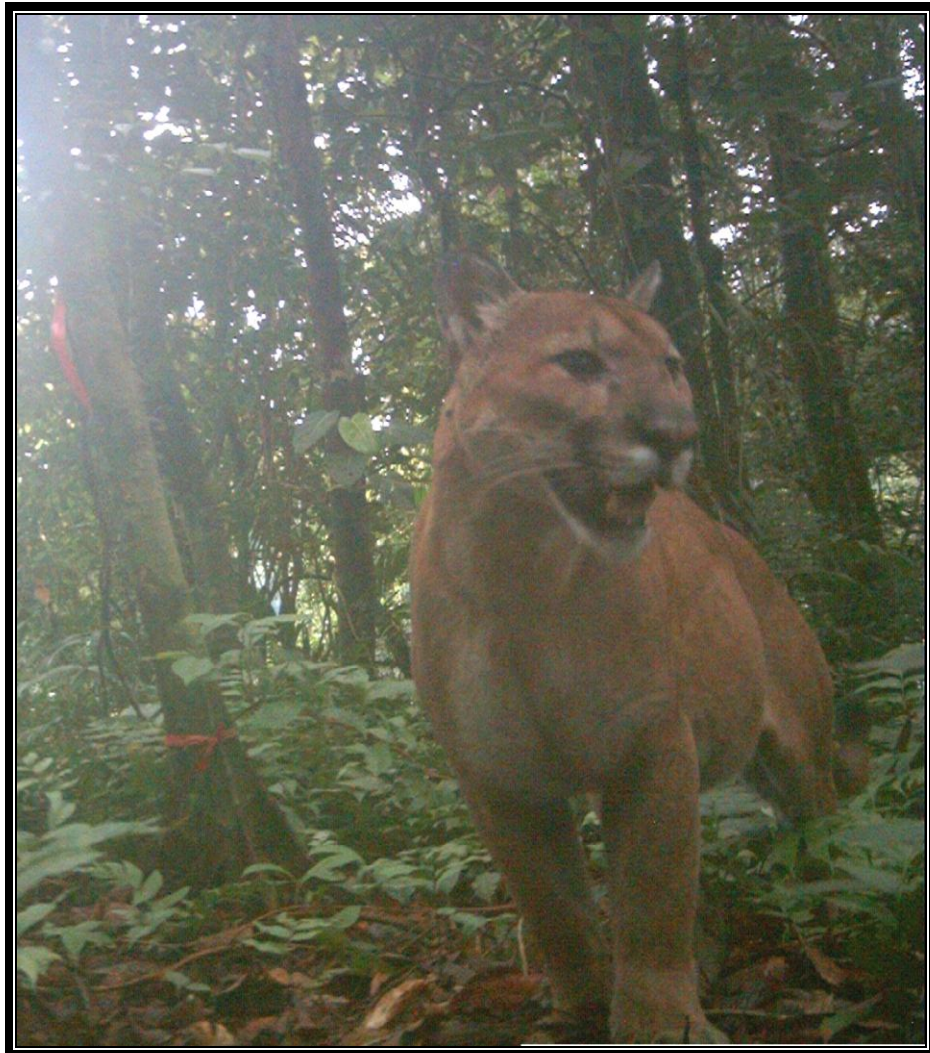
*Revisado: 27 de octubre de 2013*

*Aceptado: 13 de noviembre de 2013*

*Editor asociado: Jorge Servin*

*Diseño gráfico editorial: Gerardo Hernández*

**CAPÍTULO III**  
**ABUNDANCIA Y OTROS PARÁMETROS**  
**POBLACIONALES DE LAS ESPECIES DE CARNIVORA**



*Puma concolor*

**Puma**

### CAPÍTULO III. ABUNDANCIA Y OTROS PARÁMETROS POBLACIONALES DE LAS ESPECIES DE CARNIVORA

**Resumen.-** El tamaño de las poblaciones de las especies es información básica para determinar el grado de conservación. En los Chimalapas no hay datos sobre la abundancia, densidad y otros parámetros poblacionales para muchos de los Carnivora. Por ello, este capítulo se enfocó a estimar la abundancia, densidad, la probabilidad de supervivencia, la proporción de sexos y el tiempo de residencia. Dentro de la selva alta se colocaron 22 estaciones de trampeo equipadas cada una con una trampa-cámara, además de siete estaciones con dos trampas cámara para el registro de las especies durante dos años (2011-2013). Se obtuvo la abundancia relativa para todas las especies y sólo para algunas, cuyos individuos se logró identificar a través del patrón de manchas, se estimó la abundancia por medio de Modelos de Captura-Recaptura para poblaciones cerradas y abiertas El patrón de abundancia relativa fue similar al registrado para otras regiones: teniendo a especies de talla media, como *N. narica* y *L. pardalis*, con mayor proporción de registros. Sólo para cuatro especies fue posible obtener datos de los parámetros poblacionales: *L. wiedii* sobresalió por su densidad (30-95 individuos/100 km<sup>2</sup>), seguido de *L. pardalis* (38 individuos/100 km<sup>2</sup>) y *P. concolor* presentó mayor densidad que *P. onca* (18 vs 9 individuos/100 km<sup>2</sup>, respectivamente). La proporción de sexos (1:1) y el tiempo de residencia fueron similares a otros estudios. Entre el 25 y 50% de los individuos permanecieron en el área por un mes. Los Chimalapas albergan especies cuya abundancia fue superior o similar a otras zonas conservadas.

**Palabras clave:** Captura-Recaptura, Corman-Jolly-Seber, densidad, Felidae, proporción de sexos, tiempo de residencia.

## Introducción

La presencia y abundancia de especies pertenecientes al orden Carnivora afecta de manera significativa la estructura de las comunidades terrestres. Algunas de estas especies afectan como depredadores, donde el impacto es directo sobre las poblaciones de especies presa, o como competidores, donde el impacto involucra a otras especies dentro y fuera del orden (Elmhagen y Rushton, 2007; Ritchie y Johnson, 2008).

El patrón de abundancia de este grupo está relacionado a las características biológicas de cada especie, que determinan la capacidad de las especies para adaptarse. En general, las especies de talla corporal media, que se adaptan a los cambios en el ambiente o que presentan una tasa reproductiva alta suelen ser las más abundantes, mientras que las de talla corporal grande, que tienen una tasa reproductiva baja y con crecimiento lento, están presentes en proporción baja (Ferguson y Larivière, 2002). Estas características también determinan cuáles especies pueden llegar a disminuir su tamaño poblacional (e.g., especialistas en dieta o en hábitat), o beneficiarse debido a cambios ambientales (e.g., con dietas amplias o que se adaptan a diversos tipos de hábitat; Sunquist y Sunquist, 2001; Michalski y Peres, 2005).

La abundancia en los Carnivora también se ve influida por la presencia de otras especies, del tipo de relación interespecífica y del papel que represente dentro de la interacción (Palomares y Caro, 1999; Creel et al., 2001; Elmhagen y Rushton, 2007). Estas interacciones provocan efectos en aspectos conductuales, de distribución, de la tasa de mortalidad y supervivencia de la especie de menor talla (Berger y Gese, 2007), e inclusive modelar la estructura del ensamblaje. Sin embargo, estos efectos se atenúan si la abundancia de la especie dominante (e.g., de mayor tamaño corporal, con conductas grupales) es baja (Durant, 1998).

Por ejemplo en Sudamérica, los felinos pequeños como *L. tigrinus*, *L. wiedii*, *P. yagouaroundi* y *L. geoffroyi* presentan una abundancia de 3.5 en promedio menor a lo esperado dado su talla corporal en áreas donde el felino de talla corporal mayor, *L. pardalis*, es abundante. Esta situación es conocida como “efecto pardalis” (de Oliveira et al., 2010; Di Bitetti et al., 2010). Mientras que en una región de los Andes Ecuatorianos, donde *L. pardalis* es escasa, *L. wiedii* presentó una abundancia alta (Vanderhoff et al., 2011). Se desconoce si este patrón se presenta en otras regiones.



En recientes años las estimaciones se llevan a cabo con la técnica de fototrampeo y, aunque hay un debate sobre la relación de los índices de abundancia proporcionada por una tasa de registro fotográfico y la abundancia de las especies (Carbone et al., 2001; Jannelle et al., 2002), diversos estudios utilizan estos índices como una manera rápida de evaluar el estado de las poblaciones (Lyra-Jorge et al., 2008; Tobler et al., 2008; Hernández-Díaz, 2012). Estos índices son útiles principalmente para las especies cuyos individuos no pueden identificarse a través de los registros fotográficos o para las que es difícil registrarlas por otros métodos debido a su conducta criptica, su abundancia baja o a las condiciones ambientales.

En los últimos años, la mayoría de las estimaciones de abundancia se han obtenido por Modelos de Captura-Recaptura, particularmente los de poblaciones demográficamente cerradas. Estos modelos se aplican a datos obtenidos durante un tiempo breve y suponen que no hay entradas o salidas de individuos a la población. Los modelos estiman principalmente dos parámetros: probabilidad de captura ( $p$ ) y abundancia ( $N$ ) (Otis et al., 1978). En Centro y Sudamérica, estos modelos han sido aplicados para diversas especies, como *P. onca* (Maffei et al., 2004; Silver et al., 2004), *L. pardalis* (Trolle y Kéry, 2003; Di Bitetti et al., 2008; Dillon y Kelly, 2008), el oso de anteojos *Tremarctos ornatus* (Ríos-Uzeda et al., 2007), el lobo de crin *Chrysocyon brachyurus* (Trolle et al., 2007), o *P. concolor* (Kelly et al., 2008; Negrões et al., 2010).

Pero para estudios más prolongados en tiempo, es conveniente utilizar modelos para poblaciones demográficamente abiertas. En particular, el conjunto de los modelos probabilísticos para poblaciones abiertas de Cormann-Jolly Seber (JCS) permite entradas y salidas de individuos a la población e incluye sólo dos parámetros: probabilidad de supervivencia ( $\Phi$ ) y probabilidad de captura ( $p$ ) (Lebreton et al., 1992). La abundancia poblacional ( $N$ ) se estima de manera indirecta a partir de la probabilidad de captura y el número de animales capturados (Lindenmayer et al., 1998). Estos modelos han sido aplicados en pocas ocasiones para el estudio de Carnívora, como en *P. onca* (Gutiérrez-González et al., 2012) y el lobo gris *Canis lupus* (Marruco et al., 2009).

A pesar de estos estudios todavía falta información sobre la abundancia de diversas especies en varias regiones, incluyendo a Los Chimalapas, reconocido por su grado alto de biodiversidad (Navarro- Sigüenza et al., 2008). Para esta región no se cuenta con datos sobre la estructura poblacional de la mayoría de las especies, con excepción de *P. onca* (Carrillo et al.,



2006) y *L. pardalis* (Pérez-Irineo y Santos-Moreno, sometido), aún menos sobre de otros aspectos de la población, como proporción de sexos, el tiempo de residencia, estructura de edades, épocas de reproducción.

Esta información es básica para evaluar el estado actual de las poblaciones en la región, conocer los efectos del cambio de uso de suelo a corto y largo plazo en las poblaciones animales, y, en caso de requerirse, establecer y evaluar estrategias de conservación adecuadas para este tipo de hábitat, la selva alta. Por ello, este capítulo se enfoca a estimar la abundancia y densidad, así como la probabilidad de supervivencia, la proporción de sexos y el tiempo de residencia de las especies de Carnivora presentes en la región de Los Chimalapas, México.

### **Materiales y métodos**

La descripción del área y del diseño de muestreo en campo se encuentra descrita en el capítulo previo (Pérez-Irineo y Santos-Moreno, 2013). Los análisis se llevaron a cabo únicamente con los datos de las trampas-cámara.

**Análisis de datos.**- Para evitar duplicación de datos se hizo una selección de los registros fotográficos y se consideró como un registro a 1) todas las fotografías que pertenecieran a una especie tomadas dentro de un ciclo de 24 h en cada trampa; 2) cada individuo observado dentro de un registro fotográfico en el caso de especies grupales (Sanderson, 2004; Monroy-Vilchis et al., 2011).

**Abundancia y densidad.**- La abundancia relativa (AR) de cada especie se calculó como número de registros fotográficos en 100 días trampa (Monroy-Vilchis et al., 2011). Para el caso de especies que presentaran un patrón corporal de manchas, la identificación de individuos fue de acuerdo a Trolle y Kéry (2003) y para *P. concolor* a Kelly et al. (2008). Se construyeron historias de captura-recaptura de los individuos identificados con datos del flanco con más registros. Se estableció la presencia de la especie de manera mensual, por lo que cada mes fue considerado una ocasión de muestreo. Los supuestos de una población cerrada se evaluaron con el programa CloseTest (Stanley y Richards, 1999) y los del modelo de CJS con U-CARE (Choquet et al., 2009).

Debido a la posibilidad de dependencia entre las capturas dada la cercanía de las trampas, se evaluó la auto correlación espacial entre las capturas a través del Índice de Moran (I) (Sokal y Oden 1978). El Índice de Moran tiene un valor esperado aproximado a cero en ausencia de auto correlación y los valores positivos o negativos indican positiva o negativa auto correlación, respectivamente. Las pruebas se realizaron con el programa ArcGis 9.3 y la distancia inversa fue usada en los cálculos (ESRI, 2008). En caso de encontrar dependencia en las capturas se eliminaron los datos correspondientes a una o más trampas hasta encontrar independencia en los datos.

En el caso en que la población se comportó como demográficamente cerrada, el tamaño poblacional se obtuvo a través de los modelos propuestos por Otis et al. (1978):  $M_o$ ,  $M_b$ ,  $M_t$ ,  $M_h$ ,  $M_{th}$ ,  $M_{bh}$  y  $M_{tb}$  en donde la probabilidad de captura variaba con la conducta (b), el tiempo (t), la heterogeneidad (h) o una combinación entre éstas. Se empleó el programa CAPTURE para construir los modelos y se seleccionó el más adecuado a través de una función discriminante implementada en el programa (Otis et al., 1978).

En caso de que la población se comportara como demográficamente abierta, el tamaño poblacional ( $N$ ) se estimó de manera indirecta, como  $N=n/p$  (Lindenmayer *et al.* 1998), donde  $n$  es el número de individuos registrados y  $p$  es la probabilidad de captura estimada a partir del modelo CJS (Lebreton et al., 1992). Los modelos se construyeron considerando si la probabilidad de supervivencia ( $\Phi$ ) y la probabilidad de captura ( $p$ ) variaban con el tiempo, en este caso expresado en años 2011, 2012 y 2013, o bien permanecieron constantes a lo largo de todo el estudio. Se ajustaron los parámetros del modelo para minimizar la sobredispersión con un factor de corrección ( $\hat{c}$ ), obtenido a partir de 1000 pseudo-muestras generadas con el método de *bootstrap* paramétrico (Santos-Moreno et al., 2007). La selección del mejor modelo candidato se llevó a cabo por medio del quasi-Criterio de Información de Akaike (QAIC, Burnham y Anderson 2002). Para la construcción y análisis de los modelos se utilizó el programa MARK 6.0 (Cooch y White, 2012).

Para cada especie se estimó el área efectiva de muestreo como la superficie del polígono definido por todas las estaciones de muestreo más el área de una franja igual a la mitad del promedio de la distancia máxima recorrida ( $\frac{1}{2}$ MMDM, por sus siglas en inglés). Aunque hay debate en la estimación del área total de muestreo, el  $\frac{1}{2}$ MMDM se ha utilizado en diversos

estudios con Carnivora (Karanth y Nichols, 1998, Trolle y Kéry 2003, Maffei et al., 2005, Dillon y Kelly, 2008; pero ver Trolle y Kéry, 2005; Soisalo y Cavalcanti, 2006). La densidad fue calculada dividiendo el número de individuos estimados entre el área efectiva de muestreo, extrapolada a 100 km<sup>2</sup>.

**Proporción de sexos y tiempo de residencia.**- La proporción de sexos se expresó como el número de machos por hembra (M:H) y se aplicó una prueba de proporciones basada en coeficientes binomiales para ver si ésta era diferente significativamente de una proporción 1 a 1 (Zar, 1999). El tiempo de residencia se cuantificó como el número de meses en que se registró a un individuo desde la primera observación hasta la última registrada. Ambos parámetros sólo se calcularon para las poblaciones cuyos individuos se pudieron identificar.

## Resultados

Se obtuvieron 543 registros fotográficos, 347 registros únicos y 10 especies fotografiadas del orden Carnivora. Dos especies más fueron observadas directamente: la nutria de río *Lontra longicaudis* con dos individuos observados y la martucha *Potos flavus* con uno.

**Abundancia relativa.**- Los valores altos de la abundancia relativa (AR) fueron para el tejón *Nasua narica* con AR=1.50 registros/100 días-trampa y *L. pardalis* con 1.18, mientras que para el mapache *Procyon lotor*, el yaguarundi *Puma yagouaroundi* y la zorra gris *Urocyon cinereoargenteus* fueron bajos: 0.04, 0.05 y 0.09, respectivamente (Figura 1).

Se observaron individuos solitarios y grupos de dos a nueve individuos de *N. narica* y, se observó por única vez a una pareja de individuos de la tayra *Eira barbara*. El resto de las especies se registraron de manera solitaria. No se observaron crías o subadultos para las especies, excepto para *N. narica*, de quién se registraron de dos a cuatro durante la época de lluvias.

**Selección de modelos.**- Se obtuvieron 73 registros para *L. wiedii* y 40 se utilizaron en la identificación de 11 individuos. Para *L. pardalis* se obtuvieron 103 registros y 57 se utilizaron en la identificación de 9 individuos. Se obtuvieron 39 registros para *P. concolor* y 15 se utilizaron en la identificación de 4 individuos, mientras que para *P. onca* se obtuvieron 40 registros y 24 se utilizaron en la identificación de 4 individuos.

Las capturas fueron espacialmente independientes para *L. pardalis* (Moran  $I_{2011}=-0.015$ ,  $p=0.95$ ;  $I_{2012}=0.062$ ,  $p=0.75$ ;  $I_{2013}=-0.475$ ,  $p=0.23$ ;  $I_{Total}=-0.024$ ,  $p=0.97$ ), y *P. concolor* ( $I_{2011}=-0.109$ ,  $p=0.84$ ;  $I_{2012}=-0.023$ ,  $p=0.97$ ;  $I_{2013}=-0.71$ ,  $p=0.08$ ;  $I_{Total}=-0.149$ ,  $p=0.71$ ). Después de eliminar datos de una trampa, las capturas fueron independientes para *L. wiedii* ( $I_{2011}=0.015$ ,  $p=0.84$ ;  $I_{2012}=0.125$ ,  $p=0.64$ ;  $I_{2013}=-0.012$ ;  $I_{Total}=0.095$ ,  $p=0.66$ ) y para *P. onca* ( $I_{2011}=0.205$ ,  $p=0.54$ ;  $I_{2012}=-0.10$ ,  $p=0.86$ ;  $I_{Total}=0.068$ ,  $p=0.78$ ).

Tres de las cuatro poblaciones fueron demográficamente abiertas: *L. wiedii* ( $X^2=31.07$ ,  $gl=13$ ,  $p=0.00$ ), *L. pardalis* ( $X^2=223.47$ ,  $gl=20$ ,  $p=0.00$ ), y *P. concolor* ( $X^2=38.4$ ,  $gl=7$ ,  $p=0.00$ ). No se registraron adiciones ( $p=0.99$ ), pero si perdidas en las dos poblaciones ( $p=0.00$ ). La población demográficamente cerrada fue *P. onca* ( $X^2=12.25$ ,  $gl=10$ ,  $p=0.2$ ), en donde no se registraron adiciones ( $p=0.99$ ) o perdidas ( $p=0.26$ ). No hubo diferencias significativas debidas a individuos transitorios o a la dependencia del método de captura para *L. pardalis* (individuos transitorios:  $X^2=0.68$ ,  $p=0.24$ ; método:  $X^2=-1.03$ ,  $p=0.30$ ) o *L. wiedii* (individuos transitorios:  $X^2=0.68$ ,  $p=0.24$ ; método:  $X^2=0.48$ ,  $p=0.62$ ).

El mejor modelo seleccionado para *L. wiedii*  $\Phi_{ip_t}$  fue apoyado por 44% de los datos, mientras que el segundo modelo  $\Phi_p$  fue apoyado por un 26%. Tanto la probabilidad de supervivencia como de captura variaron con los años:  $\Phi_{2011}=0.96$  (E.E.=0.04),  $\Phi_{2012}=0.83$  (0.15),  $\Phi_{2013}=0.34$  (0.11), y  $p_{2011}=0.71$  (0.18),  $p_{2012}=0.31$  (0.07),  $p_{2013}=0.99$  (0.0) (Cuadro 1). El mejor modelo para *L. pardalis*  $\Phi_{ip}$  fue apoyado por el 75% de los datos, mientras que el segundo modelo  $\Phi_{ip_t}$  fue apoyado por un 16%, con la probabilidad de supervivencia diferente en cada año:  $\Phi_{2011}=0.65$  (0.14),  $\Phi_{2012}=0.99$  (0.02), y  $\Phi_{2013}=0.78$  (0.16), mientras que la de captura fue constante  $p=0.44$  (0.07) (Cuadro 1). El mejor modelo para *P. concolor*  $\Phi_p$  fue apoyado por el 94% de los datos; ambas probabilidades fueron constantes:  $\Phi=0.96$  (0.05) y  $p=0.37$  (0.11).

Para el caso de *P. onca*, el mejor modelo fue  $M_o$  (1.0) seguido del  $M_h$  (0.80) (Cuadro 1); sin embargo, se ha observado que la estimación de  $N$  con el modelo  $M_o$  con datos simulados es menos robusto en comparación del  $M_h$  (Otis et al., 1978), por lo que se eligió al segundo como el mejor.

**Abundancia y densidad.**- La abundancia estimada para *L. wiedii* fue 11 a 35 individuos y la densidad fue 30 a 95 individuos/100 km<sup>2</sup>; para *L. pardalis* 20 y 38 individuos/100 km<sup>2</sup>; para *P.*

*concolor* 10 y 18 individuos/100 km<sup>2</sup> y para *P. onca* 5 y 9 individuos/100 km<sup>2</sup>, respectivamente (Cuadro 2).

**Proporción de sexos y residencia.**- La proporción de sexos para *L. wiedii* fue 0.29:1 (M:H) sin diferencias significativas ( $Z=1.33$ ,  $gl=1$ ,  $p=0.17$ ), para *L. pardalis* 1.6:1 sin diferencias significativas ( $Z=0.35$ ,  $gl=1$ ,  $p=0.72$ ), para *P. concolor* 1:1 pero sin diferencias significativas ( $Z=-0.5$ ,  $gl=1$ ,  $p=0.61$ ) y para *P. onca* fue 2:1 sin diferencias significativas ( $Z=0.00$ ,  $gl=1$ ,  $p=0.99$ ). No se pudieron catalogar a 4 individuos identificados: uno de *L. pardalis*, uno de *P. onca* y dos de *L. wiedii*.

Poco más del 50% de los individuos de *L. wiedii* ( $n=5$ ) y *L. pardalis* ( $n=5$ ) permanecieron por un mes en la zona, mientras que para *P. concolor* y *P. onca* fue el 25% ( $n=1$ , cada uno). El tiempo de residencia media para *L. wiedii* fue 6.16 meses (Desviación estándar D.E.=5.27) y el periodo más prolongado fue de 14 meses para una hembra; para *L. pardalis* el tiempo de residencia media fue 7.33 meses (D.E.=7.83) y el más prolongado de 23 meses para un macho; para *P. concolor* el tiempo de residencia media fue 12 meses (D.E.=9.84) y el más prolongado de 21 meses para un macho; y para *P. onca* la residencia media fue 10.8 meses (D.E.=7.93) y la más prolongada fue 19 meses para un macho (Figura 2).

## Discusión

El patrón de abundancia relativa del ensamblaje de Carnívora en Los Chimalapas fue similar al registrado en otras regiones: teniendo a especies de talla media, como *N. narica* y *L. pardalis*, con un registro alto. En otras localidades del sureste mexicano y en Centroamérica se registra a *N. narica* entre las más abundantes de los Carnívora (Gompper, 1997; González-Maya et al., 2009; Hernández-Díaz et al., 2012).

Otro subconjunto de especies integrado por *C. semistriatus*, *E. barbara*, *P. yagouaroundi*, *U. cinereoargenteus* y *P. lotor* registraron una abundancia relativa baja en la zona. En estudios conducidos en el sureste de México, Centro y Sudamérica, la abundancia relativa de estas especies es baja (Lyra-Jorge et al., 2008; González-Maya et al., 2009; Hernández -Díaz et al., 2012), pero en otras áreas son consideradas comunes y con presencia en zonas perturbadas (Presley, 2000; Michalski y Peres, 2005; Cavalcanti 2010). Quizá la abundancia baja de *C.*

*semistriatus* o *E. barbara*, se deba a que el fototrampeo tiende a no registrar especies de talla corporal pequeña (Tobler et al., 2008) o bien que en esta zona, las especies presentan un tamaño poblacional bajo. Tanto *U. cinereoargenteus* y *P. lotor* son comunes en zonas urbanas y son consideradas de hábitos generalistas (Lotze y Anderson 1979; Fritzell y Haroldson, 1982). En Los Chimalapas aún hay pocas zonas abiertas y perturbadas mientras que el área con cobertura vegetal densa es mayor. Estas áreas de selva quizá no sean el hábitat adecuado para las especies generalistas por lo tuvieron un registro poco frecuente.

Del subconjunto de especies del que fue posible estimar la densidad, el patrón indica que las especies presentan valores similares a los registrados en otras zonas de conservación, con excepción de *L. wiedii* y *P. concolor* que sobresalen en densidad. En Los Chimalapas no se registró el “efecto pardalis”, ya que la abundancia y densidad de *L. wiedii* no fue menor a la de *L. pardalis* como se ha registrado en otras zonas donde ambas co-existen (de Oliveira et al., 2010). No hay muchos datos sobre densidad de *L. wiedii*, sin embargo, el número de registros suele ser menor en comparación con *L. pardalis* en diversas regiones (Di Bitetti et al., 2010; Hernández-Díaz et al., 2012). En contraste, en los Andes Ecuatoriales, donde *L. pardalis* fue poco frecuente, la abundancia fue mayor para el felino pequeño (Vanderhoff et al., 2011). En el bosque tropical seco en Bolivia la densidad de *L. wiedii* fue 19 individuos/100 km<sup>2</sup> (Cuellar et al., 2006), esta zona presenta actividad alta de ganadería a diferencia de Los Chimalapas donde es aun baja, pero en aumento (Salas Morales et al., 2001; Martínez-Pacheco, 2012).

La densidad de *L. pardalis* en Los Chimalapas (38 individuos/100 km<sup>2</sup>) se encuentra dentro del intervalo registrado en diversas zonas de Centro y Sudamérica, de 3-100 individuos/100 km<sup>2</sup> (Sunquist y Sunquist, 2002; Di Bitetti et al., 2008; 2010; de Oliveira et al., 2010). Al igual que en esas regiones, esta especie fue la más abundante dentro del ensamble de felinos.

Se esperaba una densidad baja para *P. onca* y *P. concolor* debido a su talla corporal grande y a que en otras zonas tropicales se han registrado con abundancias bajas en comparación con otros felinos de menor talla (Davis et al., 2011; Di Bitetti et al., 2010). En regiones con bosque tropical seco, zonas inundables o selva alta, la densidad de *P. onca* es de 1.7 a 16 individuos/100 km<sup>2</sup> (Paviolo et al., 2008; Harmsen et al., 2010) y para *P. concolor* de 1 a 7 individuos/100 km<sup>2</sup> (Kelly et al., 2008; Negrões et al., 2010).

También se esperaba que *P. onca* presentará mayor abundancia que *P. concolor* como se ha sugerido para ambientes tropicales húmedos (Noss et al., 2006; Harmsen et al., 2010). Sin embargo en los Chimalapas se presentó un patrón inverso (mayor para *P. concolor*). El principal problema para conocer el patrón de abundancia de ambas especies en simpatria es la estimación del tamaño poblacional de *P. concolor* y su comparación con *P. onca*, debido a la incertidumbre de la identificación a nivel individual para la primera. Ante esto, no se tiene certeza de que *P. onca* sea más abundante en ambientes tropicales (Haines, 2006), incluso en el Bosque Atlántico, Argentina los registros fotográficos de *P. concolor* son mayores a los de *P. onca* (Di Bitetti et al., 2010; pero ver Harmsen et al., 2010). Sin embargo, se ha mencionado que pocos individuos pueden ser registrados en muchas ocasiones y que muchos individuos son registrados en pocas ocasiones (Harmsen et al., 2010).

Quizá el valor alto de la densidad se relacionó al tamaño del área muestreada que fue pequeño en comparación con lo utilizado para estas especies, mayor a 100 km<sup>2</sup>. Sin embargo, tomando en cuenta sólo a los individuos identificados, los datos indican que hay 4 individuos/22 km<sup>2</sup> para ambas especies, lo cual es una cantidad considerable.

Dentro del gremio de los carnívoros, no se registró evidencia de que las especies de mayor talla corporal presentaran una limitación en el tamaño poblacional sobre las pequeñas. Esto se observa en la abundancia sobresaliente de *P. concolor* y de *L. wiedii* dentro de Los Chimalapas. Una posible razón que puede conducir a la abundancia alta de las especies es la calidad en Los Chimalapas. La región cuenta con casi 600 000 ha con un relieve heterogéneo, con diversos tipos de vegetación y cerca del 90% de conservación (Salas Morales et al., 2001; Martínez-Pacheco, 2012), que permite la disponibilidad de recursos y condiciones adecuadas para diversas especies de carnívoros. Hay una estructura arbórea con un grado con perturbación bajo adecuado para *L. wiedii*, con cobertura vegetal densa apropiado para *L. pardalis* y áreas extensas de selva para los grandes felinos. En la zona de estudio aún no hay rutas de circulación vehicular que mermen la supervivencia de los felinos como en otras regiones (Haines et al., 2005) por lo que las probabilidades de supervivencia fueron altas para las especies (>60%). En esta región la principal causa de deterioro es el incremento de las áreas de pastoreo que puede modificar este patrón.

En la zona hay una intensidad baja de cacería y, las especies preferidas son el tepezcuintle *Cuniculus paca*, el venado temazate *Mazama temama* y los pecaríes *Tayassu pecari* y *Pecari*

*tajacu*. Sin embargo, y datos preliminares no publicados indican abundancias relativas altas, principalmente para *C. paca* y el guaqueque *Dasyprocta mexicana*. También *T. pecari*, *P. tajacu* y el tapir *Tapirus bairdii* presentaron registros sobresalientes. La región cuenta con una diversidad de especies consideradas presa de estos depredadores y en otros estudios se ha demostrado la correlación positiva entre la abundancia de presas y depredadores (Karanth et al., 2004; Carbone et al., 2011), por lo que es de esperarse que la presencia y abundancia de las presas influya en la de los depredadores en esta región.

En Los Chimalapas las especies presentaron un patrón en la proporción de sexos similar a lo observado en otras partes de la distribución. En estos, la proporción es de 1:1 para *L. pardalis* (Haines et al., 2005; Moreno y Bustamante, 2009), *L. wiedii* (de Oliveira, 1998; Vanderhoff et al., 2011) y *P. onca* (Salom-Pérez et al., 2007), aunque en algunos casos se registraron más machos que hembras, sobre todo para *P. onca* (Silver et al., 2004; Maffei et al., 2004) y *P. concolor* (Negrões et al., 2010). Esta tendencia tiene que ver con los movimientos diarios de los machos, mayores que en hembras, por lo que son registrados con mayor frecuencia (Soisalo y Cavalcanti, 2006; Salom-Pérez et al., 2007; Dillon y Kelly, 2008).

En Los Chimalapas un porcentaje alto de los individuos permaneció por poco tiempo en el área de estudio, mayor en *L. pardalis* y *L. wiedii*. Aunque hay diversos estudios para *L. pardalis*, *P. concolor* y *P. onca* pocos son prolongados en tiempo. En estos trabajos un porcentaje alto de individuos, principalmente machos, fueron registrados por poco tiempo y se pueden catalogar como transitorios: de 22 a 100% para *L. pardalis* (Emmons, 1988; Laak, 1991; Haines et al., 2005), 55% para *L. wiedii* (Vanderhoff et al., 2011), 80% para *P. concolor* (Sweanor et al., 2000) y 40% *P. onca* (Gutiérrez-González et al., 2012). Quizá esta diferencia en los registros se deba a que las hembras son más filopátricas que los machos por lo que permanecen cerca del ámbito hogareño natal (Laak, 1991), en contraste los machos se dispersan más ampliamente, por lo que la permanencia es más baja (Soisalo y Cavalcanti, 2006; Dillon y Kelly, 2008).

Debido a la duración del muestreo (27 meses) no hay certeza en la clasificación de los individuos como transeúntes o residentes, ya que en *L. pardalis* y *P. onca* se ha registrado de 14 a 35 meses para la dispersión y establecimiento de nuevos ámbitos hogareños y cerca de ocho meses en que los organismos entran y salen del ámbito hogareño materno hasta establecer su



territorio (Laak, 1991; Sunquist y Sunquist, 2002; Haines et al., 2005). Sin embargo estos datos proveen un panorama sobre el tiempo de residencia de estas especies en la región.

En términos generales, el patrón de la estructura poblacional de las especies en Los Chimalapas coincide con lo registrado en otras regiones con un esquema de conservación. Este lugar alberga especies que son consideradas importantes como modeladores de la estructura de la comunidad, como *P. onca* y *P. concolor*, así como de mesodepredadores, los cuales parecen tener una abundancia sobresaliente, como *L. wiedii* y *P. concolor*. Sin embargo el constante avance de la frontera agrícola y ganadera va a modificar la supervivencia de las especies en la zona. Por ello es necesario conservar esta región para garantizar la permanencia de los Carnívora en Los Chimalapas.

## Referencias

- Berger, K.M. y E.M. Gese. 2007. Does interference competition with wolves limit the distribution and abundance of coyotes? *Journal of Animal Ecology*, 76:1075-1085.
- Burnham, K.P. y D.R. Anderson. 2002. *Model Selection and Inference. A Practical Information - Theoretic Approach*. Springer-Verlag, Nueva York, EE.UU.
- Carbone, C., S. Christie, K. Conforti, T. Coulson, N. Franklin, J.R. Ginsberg, M. Griffiths, K. Kawanishi, M. Kinnaird, R. Laidlaw, A. Lynam, D.W. Macdonald, D. Martyr, L. Nath, T.O'Brien, J. Seidensticker, D.J.L. Smith, M. Sunquist, R. Tilson, J. Holden, C. McDougal y W.N. Wan Shahrudin. 2001. The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals. *Animal Conservation*, 4:75-79.
- Carbone, C., N. Pettorellie y P.A. Stephens. 2011. The bigger they come, the harder they fall: body size and prey abundance influence predator-prey ratios. *Biology Letters*, 7:312-315.
- Carrillo, L., G. Ceballos, C. Chávez, J. Cornejo, J.C. Faller, R. List y H. Harza. 2007. Análisis de viabilidad de poblaciones y del hábitat del jaguar en México. Pp. 187-223. En: *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas* (Ceballos, G., C. Chávez, R. List y H. Zarza, eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Alianza Word Wildlife Found-Telcel, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- Cavalcanti, G.N. 2010. *Biología comportamental de Conepatus semistriatus* (Carnivora, Mephitidae) em Cerrado do Brasil Central. Tesis de Maestría, Universidad Federal de Minas Gerais. Brasil.
- Choquet, R., J.D. Lebreton, O. Giménez, A.M. Reboulet y R. Pradel. 2009. U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating Capture-Recapture data. *Ecography*, 32:1071-1074.
- Cooch, E. y G. White. 2012. Program MARK. A gentle introduction. Disponible en <http://warnercnr.colostate.edu/~gwhite/mark/mark.htm>
- Creel, S., G. Spong y N. Creel. 2001. Interspecific competition and the population biology of extinction-prone carnivores. Pp. 35-60. En: *Carnivore conservation* (Gittleman, J.L., S.M. Funk, D.W. Macdonald y R.K. Wayne, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Cuellar, E., L. Maffei, R. Arispe y A. Noss. 2006. Geoffroy's cats at the northern limit of their range: activity patterns and density estimates from camera trapping in Bolivian dry forest. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 41:169-177.
- Davis, M.L., M.J. Kelly y D.F. Stauffer. 2011. Carnivore co-existence and habitat use in the Mountain pine Ridge Forest Reserve, Belize. *Animal Conservation*, 14:56-65.
- De Oliveira, T.G. 1998. *Leopardus wiedii*. *Mammalian Species*, 579:1-6.
- De Oliveira, T.G., M.A. Tortato, L. Silveira, C.B. Kasper, F.D. Mazim, M. Lucherini. A.T. Jácomo, J.B. Soares, R.V. Marquez y M. Sunquist. 2010. Ocelot ecology and its effect on the small-felid guild in the lowland neotropics. Pp. 559-596. En: *Biology and conservation of wild Felids* (Macdonald D.W. y A.J. Loveridge (eds.). Universidad de Oxford, Nueva York, EE.UU.
- Di Bitetti M.S., C.D. De Angelo, Y.E. Di Blanco, A. Paviolo. 2010. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica*, 36:403-412.
- Di Bitetti, M.S., A. Paviolo, C.D. De Angelo, y Y.E. Di Blanco. 2008. Local and continental correlates of the abundance of a Neotropical cat, the ocelot (*Leopardus pardalis*). *Journal of Tropical Ecology*, 24:189-200.
- Dillon, A. y M.J. Kelly. 2008. Ocelot home range, overlap and density: comparing radio telemetry with camera trapping. *Journal of Zoology*, 275:391-398.

- Durant, S.M. 1998. Competition refuges and coexistence: an example from Serengeti carnivores. *Journal of Animal Ecology*, 67:370-386.
- Elmhagen B. y S.P. Rushton. 2007. Trophic control of mesopredators in terrestrial ecosystems: top-down or bottom-up? *Ecology Letters*, 10:197-206.
- Emmons, L.H. 1988. A field study of ocelots (*Felis pardalis*) in Peru. *Review d'Ecologie (Terre Vie)*, 43:133-157.
- ESRI. 2008. ArcGis version 9.3. <http://www.esri.com/software/arcgis>
- Ferguson, S.H. y S. Larivière. 2002. Can comparing life histories help conserve carnivores? *Animal Conservation*, 5:1-12.
- Fritzell, E.K. y K.J. Haroldson. 1982. *Urocyon cinereoargenteus*. *Mammalian Species*, 189:1-8.
- Gompper, M.E. 1997. Population ecology of the white-nosed coati (*Nasua narica*) on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Zoology*, 241:441-455.
- González-Maya, J.F. J. Schipper y A. Benítez. 2009. Activity patterns and community ecology of small carnivores in the Talamanca region, Costa Rica. *Small Carnivore Conservation*, 41:9-14.
- Gutiérrez-González, C.E., M.Á. Gómez-Ramírez y C.A. López-González. 2012. Estimation of the density of the near threatened jaguar *Panthera onca* in Sonora, Mexico, using camera trapping and an open population model. *Oryx*, 46:431-437.
- Haines, A.M., M.E. Tewes, L.L. Laack, W.E. Grant y J. Young. 2005. Evaluating recovery strategies for an ocelot (*Leopardus pardalis*) population in the United States. *Biological Conservation*, 126:512-522.
- Harmsen, B.J., R.J. Foster, S.C. Silver, L.E.T. Ostro y C.P. Doncaster. 2010. The ecology of jaguars in the Cockscomb Basin Wildlife Sanctuary, Belize. Pp. 403-416. En: *Biology and conservation of wild Felids* (Macdonald, D.W. y A.J. Loveridge, eds.). Oxford University Press, Nueva York, EE.UU.
- Hernández-Díaz, M., P.J. Ramírez-Barajas, C. Chávez, B. Schmook y S. Calmé. 2012. Presencia y abundancia relativa de carnívoros en una selva dañada por el huracán Dean (2007). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83:790-801.
- Jennelle, C.S. M.C. Runge y D.I. MacKenzie. 2002. The use of photographic rates to estimate densities of tigers and other cryptic mammals: a comment on misleading conclusions. *Animal Conservation*, 5:119-120.
- Karanth, K.U. y J.D. Nichols. 1998. Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology*, 79:2852-2862.
- Karanth, K.U., J.D. Nichols, N.S. Kumar, W.A. Link y J. E. Hines. 2004. Tigers and their prey: predicting carnivore densities from prey abundance. *Proceeding of the National Academy of Science of the United States of America*, 101:4854-4858.
- Kelly, M.J., A.J. Noss, M.S. Di Bitteti, L. Maffei, R.L. Arispe, A. Paviolo, C. De Angelo y Y.E. Di Blanco. 2008. Estimating puma densities from camera trapping across three study sites: Bolivia, Argentina, and Belize. *Journal of Mammalogy*, 89:408-418.
- Laak, L.L. 1991. Ecology of the ocelot (*Felis pardalis*) in south Texas. Tesis de Maestría, Universidad de Texas, Kingsville.
- Lebreton, J.D., K.P. Burnham, J. Clobert y D.R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animal: A unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62:67-118.
- Lindenmayer, D.B., R.C. Lacy y K.L. Viggers. 1998. Modeling survival and capture probabilities of the mountain brushtail possum (*Trichosurus caninus*) in the forests of southeastern Australia using trap-recapture data. *Journal of Zoology*, 245:1-13.
- Lotze, J. y S. Anderson. 1979. *Procyon lotor*. *Mammalian Species*, 119:1-8.
- Lyra-Jorge, M.C., G. Ciocheti, y V.R. Pivello. 2008. Carnivore mammals in a fragments landscape in northeast of Sao Paulo State, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 17:1573-1580.

- Marruco, F., D.H. Pletscher, L. Boitani, M.K. Schwrtz, K.L. Pilgrim y J. Lebreton. 2009. Wolf survival and population trend using non-invasive capture-recapture techniques in the Western Alps. *Journal of Applied Ecology*, 46:1003-1010.
- Martínez-Pacheco, A. I. 2012. Monitoreo del cambio de uso de suelo en Los Chimalapas 2000-2003. Pp. 86-94. En: Una mirada desde el corazón de la jícara de oro. Experiencias de conservación en la Selva Zoque de Los Chimalapas (Ortega del Valle D., T. Carranza López y J. Martínez Pérez, eds.). WWF-México. Oaxaca, México.
- Maffei, L., A.J. Noss, E. Cuéllar y D.I. Rumiz. 2005. Ocelot (*Felis pardalis*) population densities, activity, and ranging behavior in dry forest of Eastern Bolivia: data from camera trapping. *Journal of Tropical Ecology*, 21:1-6.
- Maffei, L., E. Cuéllar y A. Noss. 2004. One thousand jaguar (*Panthera onca*) in Bolivia's Chaco? Camera trapping in the Kaa-Iya National Park. *Journal of Zoology*, 262:295-304.
- Michalski, F. y C.A. Peres. 2005. Anthropogenic determinants of a primate and carnivore local extinctions in a fragmented forest landscape of southern Amazonia. *Biological Conservation*, 124:383-396.
- Monroy-Vilchis, O., M.M. Zarco-González, C. Rodríguez-Soto, L. Soria-Díaz y V. Urios. 2011. Fototrampeo de mamíferos en la Sierra Nanchititla, México: abundancia relativa y patrón de actividad. *Revista de Biología Tropical*, 59:373-383.
- Moreno, R. y A. Bustamante. 2009. Datos ecológicos del ocelote (*Leopardus pardalis*) en Cana, Parque Nacional Darién, Panamá; utilizando el método de cámaras trampa. *Tecnociencia*, 11:91-102.
- Navarro-Sigüenza, A.G., L. Canseco Márquez y H. Olguín Monroy. 2008. Vertebrados terrestres de Los Chimalapas: una prioridad de conservación. *Biodiversitas*, 77:10-15.
- Negrões, N., P. Sarmiento, J. Cruz, C. Eira. E. Revilla, C. Fonseca, R. Sollmann, N.M. Torres, M.M. Furtado, A.T.A. Jácomo y L. Silveira. 2010. Use of camera-trapping to estimate puma density and influencing factors in Central Brazil. *Journal of Wildlife Management*, 74:1195-1203.
- Otis, D.L., K.P. Burnham, G.C. White, y D.R. Anderson. 1978. Statistical Inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monographs*, 62:1-135.
- Palomares, F. y M. Caro. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *The American Naturalist*, 153:492-508.
- Paviolo, A., C.D. De Angelo, Y.E. Di Blanco y M.S. Di Bitetti. 2008. Jaguar *Panthera onca* population decline in the Upper Paraná Atlantic Forest of Argentina and Brazil. *Oryx*, 42:554-561.
- Pérez-Irineo, G. y A. Santos-Moreno. Sometido. Density, distribution, and activity of the ocelot *Leopardus pardalis* (Carnivora: Felidae) in Southeast Mexican rainforests. *Revista de Biología Tropical*.
- Pérez-Irineo, G. y A. Santos-Moreno. 2013. Riqueza de especies y gremios tróficos de mamíferos carnívoros en una selva alta del sureste de México. *Therya*, 4:551-564.
- Presley, J. 2000. *Eira barbara*. *Mammalian Species*, 636:1-6.
- Ríos-Uzeda, B., H. Gómez y R.B. Wallace. 2007. A preliminary density estimate for Andean bear using camera-trapping methods. *Ursus*, 18:124-128.
- Ritchie, E.G. y C. N. Johnson. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters*, 12:982-998.
- Salas Morales, S., L. Schibli y E. Torres Bahena. 2001. La importancia biológica y ecológica. Pp. 29- 41. En: Chimalapas. La última oportunidad (Aparicio Cid, R. ed.). World Wildlife Fund y Secretaria de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, Ciudad de México, México.
- Santos-Moreno, A., M.A. Briones-Salas y R. López-Wilchis. 2007. Diferencias en algunos parámetros demográficos de *Oryzomys chapmani* (Rodentia: Muridae) asociadas a tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña en Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 23:123-137.
- Salom-Pérez, R., E. Carrillo, J.C. Sáenz y J.M. Mora. 2007. Critical condition of the jaguar *Panthera onca* population in Corcovado National Park, Costa Rica. *Oryx*, 41:51-56.

- Sanderson, G. 2004. Tropical ecology, assessment and monitoring initiative. Camera phototrapping monitoring protocol. Research Scientist, TEAM Initiative.
- Silver, S.C., L.E.T. Ostro, L.K. Marsh, L. Maffei, A.J. Noss, M.K. Kelly, R.B. Wallace, H. Gómez y G. Ayala. 2004. The use of camera traps for estimating jaguar *Panthera onca* abundance and density using capture/recapture analysis. *Oryx*, 38:148-154.
- Soisalo, M.K. y S.M.C. Cavalcanti. 2006. Estimating the density of a jaguar population in the Brazilian Pantanal using camera-traps and capture-recapture sampling in combination with radio-telemetry. *Biological Conservation*, 129:487-496.
- Sokal, R.R. y N.L. Oden. 1978. Spatial autocorrelation in biology. 1. Methodology. *Biological Journal of the Linnean Society*, 10:199-228.
- Solom-Pérez, R., E. Carrillo, J.C. Sáenz y J.M. Mora. 2007. Critical condition of the jaguar *Panthera onca* populations in Corcovado National Park, Costa Rica. *Oryx*, 41: 51-56.
- Stanley, T.R. y K.P. Burnham. 1999. A closure test for time-specific capture-recapture data. *Environmental and Ecological Statistics*, 6:197-209.
- Sunquist, M.E. y F. Sunquist. 2001. Changing landscape: consequences for carnivores. Pp. 399-418. En: *Carnivore conservation* (Gittleman, J.L., S.M. Funk, D.W. Macdonald y R.K. Wayne, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Sweanor, L.L., K.A. Logan y M.G. Hornocker. 2000. Cougar dispersal patterns, metapopulation dynamics, and conservation. *Conservation Biology*, 14:798-808.
- Tobler, M.W., S.E. Carrillo-Percastegui, R.L. Pitman, R. Mares y G. Powell. 2008. An evaluation of camera traps for inventorying large- and medium-size terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation*, 11:169-178.
- Trolle, M., A.J. Noss, E.D.S. Lima, y J.C. Dalponte. 2007. Camera-trap studies of maned wolf density in the Cerrado and the Pantanal of Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 16:1197-1204.
- Trolle, M. y M. Kéry. 2003. Estimation of ocelot density in the Pantanal using capture-recapture analysis of camera-trapping data. *Journal of Mammalogy*, 84:607-614.
- Trolle, M. y M. Kéry. 2005. Camera-trap study of ocelot and other secretive mammals in the northern Pantanal. *Mammalia*, 69:405-412.
- Vanderhoff, E.N., A.M. Hodge, B.S. Arbogast, J. Nilsson y T.W. Knowles. 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.

## Figuras y Cuadros

Figura 1. Abundancia relativa (AR, barra blanca) y abundancia estimada (barra rellena con valor en la base de la barra) para las especies presentes en Los Chimalapas, México.

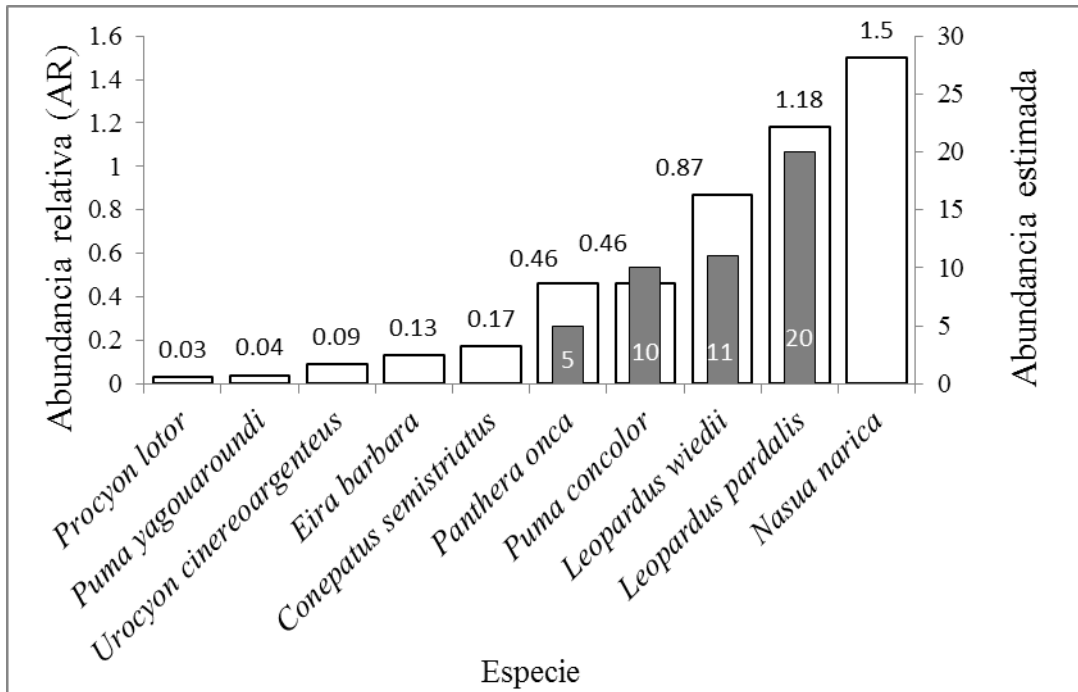
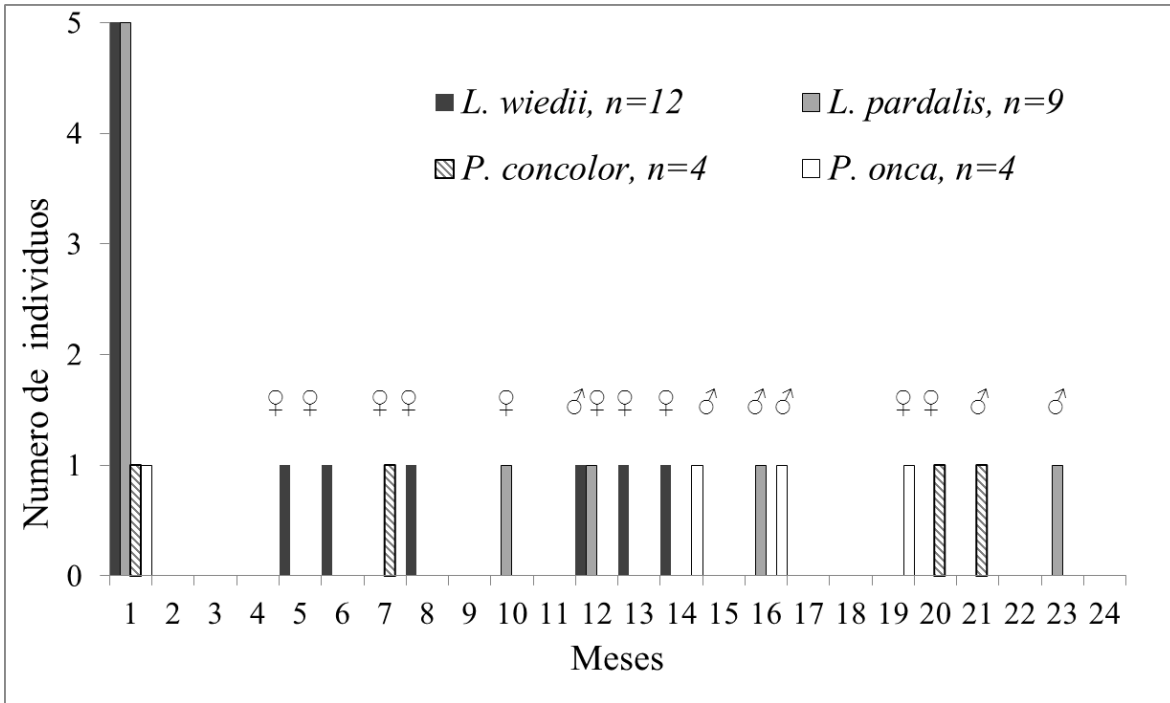


Figura 2. Tiempo de residencia de cuatro especies presentes en Los Chimalapas, México.  
 n=número de individuos identificados.





Cuadro 1. Modelos para poblaciones demográficamente abiertas y cerrada de tres especies de Carnívora.  $\phi$ =probabilidad de supervivencia;  $p$ =probabilidad de captura;  $t$ =tiempo; QAICc=Cuasi-Criterio de información de Akaike; Delta QAICc= las diferencias entre el modelo respectivo y el mejor modelo; Peso QAICc=contribución relativa de cada modelo respecto de la suma de todos los modelos; Fc=factor de corrección.

| Especie                        | Modelo     | QAICc  | Delta QAICc | Peso QAICc | Verosimilitud | Número de parámetros |
|--------------------------------|------------|--------|-------------|------------|---------------|----------------------|
| <i>L. wiedii</i><br>Fc=0.61    | $\phi p_t$ | 131.90 | 0.00        | 0.44       | 1.00          | 6                    |
|                                | $\phi p$   | 132.92 | 1.02        | 0.26       | 0.60          | 2                    |
|                                | $\phi p$   | 133.71 | 1.81        | 10.18      | 0.41          | 4                    |
|                                | $\phi p_t$ | 134.48 | 2.59        | 0.12       | 0.27          | 4                    |
| <i>L. pardalis</i><br>Fc=0.883 | $\phi p$   | 120.7  | 0           | 0.75       | 1             | 4                    |
|                                | $\phi p_t$ | 123.8  | 3.10        | 0.159      | 0.21          | 6                    |
|                                | $\phi p$   | 125.3  | 4.63        | 0.074      | 0.09          | 2                    |
|                                | $\phi p_t$ | 128.4  | 7.70        | 0.015      | 0.02          | 4                    |
| <i>P. concolor</i><br>Fc=1.04  | $\phi p$   | 44.36  | 0           | 0.94       | 1             | 2                    |
|                                | $\phi p_t$ | 51.12  | 6.76        | 0.032      | 0.03          | 4                    |
|                                | $\phi p$   | 52.05  | 7.69        | 0.02       | 0.02          | 4                    |
|                                | $\phi p_t$ | 63.98  | 63.61       | 0.00       | 0.00          | 6                    |
| Criterio                       |            |        |             |            |               |                      |
| <i>P. onca</i>                 | $M_o$      | 1      |             |            |               |                      |
|                                | $M_h$      | 0.8    |             |            |               |                      |
|                                | $M_{tbh}$  | 0.67   |             |            |               |                      |
|                                | $M_{bh}$   | 0.64   |             |            |               |                      |
|                                | $M_{th}$   | 0.41   |             |            |               |                      |
|                                | $M_b$      | 0.36   |             |            |               |                      |
|                                | $M_{tb}$   | 0.3    |             |            |               |                      |
|                                | $M_t$      | 0      |             |            |               |                      |

Cuadro 2. Abundancia, densidad y parámetros asociados de cuatro especies de Carnivora presentes en Los Chimalapas, México.

D=número estimado de individuos/100 km<sup>2</sup>;  $\varphi$ =probabilidad de supervivencia;  $p$ =probabilidad de captura; t=tiempo; EE=error estándar.

| Especie            | Individuos identificados | Abundancia (E.E) | D     | Modelo        | $p$ (E.E.)            | $\varphi$ (E.E)  | Área total | ½MMDM |
|--------------------|--------------------------|------------------|-------|---------------|-----------------------|--|------------|-------|
| <i>L. wiedii</i>   | 11                       | 15(0.18)         | 41.3  | $\varphi p_t$ | $p_{2011}=0.71(0.18)$ | $\varphi_{2011}=0.96(0.04)$  | 37         | 0.7   |
|                    |                          | 35 (0.31)        | 95.5  |               | $p_{2012}=0.31(0.07)$ | $\varphi_{2012}=0.83(0.15)$  |            |       |
|                    |                          | 11(0.00)         | 30.03 |               | $p_{2013}=0.99(0.0)$  | $\varphi_{2013}=0.34(0.11)$  |            |       |
| <i>L. pardalis</i> | 9                        | 20(0.08)         | 38.71 | $\varphi p$   | 0.44(0.07)            | $\varphi_{2011}0.65(0.15)$<br>$\varphi_{2012}0.99(0.03)$<br>$\varphi_{2013}0.78(0.17)$ | 52         | 1.3   |
| <i>P. concolor</i> | 4                        | 10(0.11)         | 18.6  | $\varphi p$   | 0.36(0.11)            | 0.95 (0.03)  | 58         | 1.5   |
| <i>P. onca</i>     | 4                        | 5 (1.48)         | 9.2   | $M_h$         |                       |  | 54         | 1.3   |

**CAPÍTULO IV**  
**PATRÓN DE ACTIVIDAD Y HÁBITAT DE LOS**  
**CARNIVORA EN LOS CHIMALAPAS**



*Leopardus pardalis*

**Tigrillo**

## CAPITULO IV. PATRÓN DE ACTIVIDAD Y HÁBITAT DE LOS CARNIVORA EN LOS CHIMALAPAS

**Resumen.-** Se obtuvo el patrón de actividad y hábitat de las especies de Carnivora presentes en Los Chimalapas. Se comparó el patrón de actividad de las especies entre la época seca y lluviosa por medio de técnicas de estadística circular y se utilizaron Modelos de Ocupación para ver la ocupación de las especies de acuerdo las variables ambientales: altitud, distancia al poblado más cercano, distancia al potrero más cercano, distancia al cuerpo de agua más cercano, cantidad de presas y hábitat (potreros, senderos, ríos y selva alta). Por la cantidad baja de datos, sólo se analizaron seis especies para el patrón de actividad. *L. wiedii* fue principalmente nocturna (80%) y no varió significativamente entre la época seca y lluviosa ( $W=2.34$ ,  $p=0.3$ ). *L. pardalis*, *P. concolor* y *P. onca* fueron cateméricas, con variaciones en la actividad nocturna entre épocas para las dos últimas ( $U^2=0.23$ ,  $p<0.02$ ,  $U^2=0.22$ ,  $p<0.05$ , respectivamente). *N. narica* fue diurna sin diferencias significativas entre épocas ( $W=0.58$ ,  $p=0.7$ ), mientras que *C. semistriatus* fue nocturna. El hábitat fue analizado solo en cinco especies y los modelos seleccionados de tres de ellas estuvieron relacionados con la presencia de presas: *L. wiedii*, *L. pardalis* y *P. onca*. Para *N. narica* la probabilidad de ocupación se relacionó con la presencia del puma y la del puma con el hábitat. Posiblemente, el patrón de actividad de los depredadores se relacione con el de sus presas y con el grado de conservación de la región que permite a las especies una actividad amplia en comparación de otras regiones. Este grado de conservación también explica, en parte, el soporte bajo de los modelos relativos a variables físicas. Además en Los Chimalapas hay disponibilidad de recursos durante el año, como el agua o alimentos, por lo que no parecen determinar la ocupación de las especies de Carnivora.

**Palabras clave:** actividad catemérica, conservación, épocas, Modelos de Ocupación.

## Introducción

El patrón de actividad describe el tiempo en que los organismos se mantienen en movimiento para alimentarse, reproducirse, mantener su territorio o dispersarse (Kronfeld-Schor y Davan, 2003), mientras que el hábitat es definido como el espacio ocupado actualmente por una especie o individuo (Jones, 2001). Los estudios sobre el patrón de actividad de las especies pueden contribuir al entendimiento del tiempo como un recurso ecológico (Kronfeld-Schor y Davan, 2003), complementan información sobre los ciclos temporales de actividad e incluso se ha mencionado que pueden contribuir en el conocimiento de los patrones emergentes de las zoonosis (Kronfeld-Schor y Dayan, 2003; Neiswenter et al., 2010). Por su lado, los estudios sobre la forma en que los individuos usan su hábitat ayudan a conocer sus requerimientos ecológicos, lo que contribuye a establecer mejores estrategias de conservación con base en las necesidades de hábitat de las especies. Por lo que tomar en cuenta estas dos características permite el desarrollo e implementación de programas adecuados para la conservación de las especies en diversos lugares.

En particular entre los Carnivora, el patrón de actividad de las especies varía con la época del año (Ludlow y Sunquist, 1987; Neiswenter et al., 2010), la disponibilidad de recursos alimenticios, particularmente en áreas con estacionalidad marcada (Valenzuela y Macdonald, 2002; Pereira, 2010; Harmsen et al., 2011), el grado de perturbación (Di Bitetti et al., 2008; Paviolo et al., 2009), o la presencia de otras especies. Por ejemplo, las especies depredadoras presentan actividad en los mismos periodos que la de sus presas (Lucherini et al., 2009; Casia Bianchi et al., 2011; Foster et al., 2013), mientras que las especies subordinadas (e.i., de talla corporal menor o solitarias) evitan actividad al mismo tiempo que las dominantes (e.i. de mayor talla corporal o de conductas grupales), debido al riesgo de una confrontación directa (Saleni et al., 2007; Di Bitetti et al., 2009; Harrington et al., 2009). Así mismo, el patrón de actividad de algunos depredadores suele ser limitado en sitios con actividad humana intensa en comparación con aquellas donde es menor o nula (Ngoprasert et al., 2007; Di Bitetti et al., 2008; Paviolo et al., 2009).

Por otro lado, las especies de Carnivora están presentes con mayor frecuencia en hábitat con disponibilidad de alimento y agua (Valenzuela y Macdonald, 2002), con cobertura vegetal

densa que faciliten los movimientos diarios, cazar sin ser vistos o dispersarse (Sunquist y Sunquist, 2002), o con un grado bajo de perturbación (Zarza et al., 2007). Por ejemplo, los estudios sobre el hábitat de *P. onca* indican que prefiere ocupar áreas cercanas a los cuerpos de agua en ambientes desérticos (Hatten et al., 2003; Rosas-Rosas et al., 2008), mientras que en bosque tropicales ocupa áreas lejanas a los poblados y carreteras (Zarza et al., 2007). También el uso de hábitat de las especies está influenciado por la presencia y abundancia de otras en la misma región (Durant, 1998).

En los Chimalapas hay estudios sobre los patrones de actividad y distribución de especies (Olguín-Monroy et al., 2008; Lira-Torres et al., 2012), aunque no de una manera particular con los Carnívora. Esta información es complementaria al conocimiento del estado de las poblaciones y de la manera que usan el hábitat para establecer estrategias de conservación adecuadas en la región, en caso de requerirse. Por lo tanto, este capítulo tiene como objetivo conocer el patrón de actividad y hábitat de las especies de Carnívora presentes en Los Chimalapas.

## **Materiales y métodos**

**Área de estudio.**- Las características de la zona de muestreo, así como el diseño del muestreo en campo se encuentran descritas en el Capítulo II.

**Patrones de actividad.**- El periodo de actividad se tomó como el lapso de tiempo en que se obtuvieron los registros fotográficos, mientras el periodo de inactividad o descanso se consideró como el tiempo en que no se obtuvo ninguno. Las 24 h del día fueron divididas en intervalos de una hora y cada registro fotográfico fue clasificado dentro de estos intervalos (Di Bitetti et al., 2010).

Las especies fueron clasificadas en diurnas, nocturnas o crepusculares de acuerdo a la hora u horas en que se registraron los máximos de actividad (i. e., mayor frecuencia de registros). El crepúsculo se consideró de 6:00 a 8:00 y de 18:00 a 20:00, el día abarcó de 8:00 a 18:00 y la noche de 20:00 a 6:00. Sólo se analizaron las especies cuyo número de registros fotográficos fuera superior a 11 (Monroy-Vilchis, 2011). Se comparó el patrón de actividad de las especies entre la época seca y lluviosa por medio de técnicas de estadística circular (Romero-Muñoz et

al., 2010), específicamente con la prueba no paramétrica de Mardia-Watson-Wheeler (W) y en el caso de que el número de datos fuera menor a 10 se utilizó la prueba de Watson (U2; Zar, 1999). Las pruebas estadísticas fueron realizadas con el programa *Oriana* versión 4 (Kovach Computing Services, 2011), las pruebas fueron significativas a una  $p < 0.05$ .

**Hábitat.**- Para evaluar el grado de presencia de las especies en los hábitat se construyeron modelos de ocupación tomando en cuenta que la probabilidad de ocupación ( $\psi$ ) se ha relacionado con la presencia de otras especies y con características ambientales. Se construyeron modelos donde  $\psi$  estaban en función de una característica ambiental, como altitud, proximidad al poblado más cercano, al potrero más cercano, o al cuerpo de agua más cercano, cantidad de presas y hábitat; esto es  $\psi_{altitud}$ ,  $\psi_{poblado}$ ,  $\psi_{potrero}$ ,  $\psi_{agua}$ ,  $\psi_{presas}$   $\psi_{habitat}$ , respectivamente, o no ( $\psi$ ). Los hábitat analizados fueron potreros, senderos, ríos y selva alta. La variable presas fue el número de registros de las presas <1 kg para *L. wiedii*, <10 kg para *L. pardalis* y de ente 1 a >10 kg para *P. concolor* y *P. onca*. Solo en el caso de *N. narica* se evaluó la presencia del depredador en lugar de presas, en específico con *P. onca* y *P. concolor*. La altitud varió de 130 a 680 msnm. La proximidad de la trampa hacia el cuerpo de agua fue 0.1 a 3 km, para el poblado más cercano fue 0.3 a 8.2 km y para la de potrero fue 0.2 a 3.1 km. Los valores de las variables ambientales se calcularon con el programa ArcGis versión 9.3 (ESRI, 2008; INEGI, 2000) y cada variable fue estandarizada como su diferencia con respecto la media de la variable, dividido entre su desviación estándar. Los análisis se llevaron a cabo para cada especie y para la construcción y evaluación de los modelos se utilizó el programa *Presence* versión 5.8 (Hines, 2006). La sección del mejor modelo fue por medio del Criterio de Información de Akaike (AIC).

## Resultados

Se obtuvieron en total 359 registros independientes. De las 10 especies fotografiadas sólo se analizó el patrón de actividad de seis: los felinos *L. pardalis*, *L. wiedii*, *P. onca*, *P. concolor*, el tejón *N. narica* y el zorrillo *Conepatus semistriatus*. Las especies registradas pero para quienes no se presenta una descripción de la actividad en este documento por presentar un número bajo de registros, fueron cuatro: el viejo de monte *E. barbara* (10 registros), el yaguarundi *P.*



*yagouaroundi* (4), la zorra gris *U. cinereoargenteus* (8) y el mapache *P. lotor* (1). Estas especies, con excepción de *P. lotor*, se registraron sólo durante el día.

**Patrón de actividad.-** La actividad nocturna y diurna fue diferente significativamente para las cuatro especies de felinos ( $p < 0.001$  para *L. wiedii*, *L. pardalis* y *P. concolor*, y  $p < 0.005$  para *P. onca*); así que se hizo un análisis separado para ambos periodos. *L. wiedii* presentó mayor actividad nocturna (80%) que diurna (20%), con máximos de actividad de 01:00 a 2:00 (Figura 1). Dentro de cada época, la actividad nocturna no varió significativamente entre años ( $U^2_{\text{año-secas}} = 0.085$ ,  $p > 0.2$ ;  $U^2_{\text{año-lluvia}} = 0.028$ ,  $p > 0.5$ ), por lo que los datos fueron usados como una sola muestra. La actividad nocturna no varió significativamente entre la época seca y lluviosa ( $W = 2.34$ ,  $p = 0.3$ ), mientras que la actividad diurna difirió entre épocas ( $U^2 = 0.2$ ,  $p < 0.05$ ): más crepuscular durante la época seca y a medio día durante la lluviosa (Figura 1).

*L. pardalis* presentó actividad diurna (49%) y nocturna (51%), con un máximo de 01:00 a 06:00 (Figura 1). Dentro de cada época, la actividad nocturna no varió significativamente entre años ( $U^2_{\text{lluvias}} = 0.051$ ,  $p > 0.5$ ;  $U^2_{\text{secas}} = 0.138$ ,  $p > 0.1$ ), ni en la diurna ( $U^2_{\text{lluvias}} = 0.057$ ,  $p > 0.5$ ;  $U^2_{\text{secas}} = 0.029$ ,  $p > 0.5$ ). La actividad en la época seca y lluviosa no varió significativamente durante la noche ( $W = 1.04$ ,  $p = 0.59$ ) o en el día ( $W = 0.37$ ,  $p = 0.83$ ).

*P. concolor* registró actividad diurna (54%) y nocturna (46%), con máximos de actividad de 17:00 a 21:00 (Figura 1). Debido a la cantidad baja de datos, los datos en cada año se utilizaron como una sola muestra en cada época. La actividad entre la época seca (39%) y lluviosa (61%) fue diferente durante la noche ( $U^2 = 0.23$ ,  $p < 0.02$ ) pero no en el día ( $U^2 = 0.15$ ,  $p > 0.05$ ).

*P. onca* presentó mayor actividad nocturna (57%) que diurna (43%), con máximos de actividad de 21:00 a 00:00 (Figura 1). Debido a la cantidad baja de datos, los datos entre años se utilizaron como una sola muestra para cada época. La diferencia de la actividad entre época seca (32%) y lluviosa (68%) fue significativa durante la noche ( $U^2 = 0.22$ ,  $p < 0.05$ ) pero no durante el día ( $U^2 = 0.08$ ,  $p > 0.2$ ).

Por su parte, el prociónido *N. narica* se registró sólo durante el día, con dos máximos de actividad de 9:00 a 11:00 y de 16:00 a 17:00 h (Figura 1). Debido a la cantidad baja de datos, los datos entre años se utilizaron como una sola muestra para cada época. La diferencia entre la época seca y lluviosa no fue significativa ( $W = 0.58$ ,  $p = 0.7$ ). En contraparte, el zorrillo *Conepatus*

*semistriatus* presentó actividad nocturna (86%) con máximos de 02:00 a 3:00 (Figura 1). Debido a la cantidad baja de datos (<5 datos en algunas muestras) los análisis entre temporadas no se llevaron a cabo.

**Hábitat.-** Debido a la cantidad de datos, solo la ocupación de cinco especies fue analizada: *L. wiedii*, *L. pardalis*, *P. concolor*, *P. onca* y *N. narica*. Los modelos seleccionados de tres especies estuvieron relacionados con la presencia de presas (Figura 2). El mejor modelo de *L. wiedii*  $\psi_{presas < 1P}$  fue apoyado por 74% de los datos, el de *L. pardalis*  $\psi_{presas < 1P}$  fue apoyado por 36% y el de *P. onca*  $\psi_{presas < 10 kgP}$  fue apoyado por 20%. Para el caso de *N. narica* el mejor modelo  $\psi_{pumaP}$  fue apoyado por 76% de los datos y el de *P. concolor*  $\psi_{habitatP}$  fue apoyado por 28% de los datos (Cuadro 1).

La probabilidad de ocupación de *L. wiedii*, *L. pardalis* y *P. onca* variaron positivamente con la cantidad de presas pero no de manera significativa (beta=4.3, E.E.=2.39, beta=4.9, E.E.=6.3 y beta=0.86, E.E.=0.87, respectivamente). La de *P. concolor* fue alta en la selva ( $\psi=0.78$ , E.E.=0.15) en comparación con los potreros ( $\psi=0.29$ , E.E.=0.19), aunque no de manera significativa. La de *N. narica* fue menor en sitios sin registros de *P. concolor* (0.24, E.E.=0.12) en comparación de los sitios con 3 a 10 registros ( $\psi=0.92$ , E.E.=0.92. E.E.=0.12; Figura 2).

## Discusión

Las especies de Carnívora en Los Chimalapas, compuesto por 10 especies registradas por las trampas cámara, presentaron distintos patrones de actividad: *C. semistriatus* y *L. wiedii* fueron nocturnas, mientras que *N. narica* fue diurna. Tanto *L. pardalis*, *P. concolor* y *P. onca* fueron cateméricas (i.e., animales que su actividad se distribuye a lo largo del periodo de 24 h), con tendencia a la actividad nocturna para *L. pardalis* y *P. onca* y a la diurna para *P. concolor*.

El patrón de actividad concuerda con lo observado en otros estudios, principalmente en las especies de talla pequeña. La actividad de *C. semistriatus* fue nocturna en otras zonas tropicales con máximos de 20:00 a 06:00 (González-Maya et al., 2009; Cavalcanti, 2010). *N. narica* es diurna pero, en regiones más secas, los machos suelen presentar actividad durante la noche (Caso, 1994; Valenzuela y Ceballos, 2000), sobre todo en áreas donde se ejerce la cacería (Gompper, 1995). Por su parte *L. wiedii* fue principalmente nocturna con poca actividad diurna

en la época lluviosa. Esta especie se considera de hábitos nocturnos (Konecni, 1989; Tewes y Schmidly, 1987; Di Bitetti et al., 2010; Vanderhoff et al., 2011), pero en algunas áreas conservadas en Sudamérica hay registros durante el día, como sucedió en Los Chimalapas (Sunquist y Sunquist, 2002).

La actividad catemérica de *L. pardalis*, *P. onca* y *P. concolor* contrasta con lo registrado en otras zonas de ambientes similares donde las especies son nocturnas o crepusculares (Estrada Hernández, 2008; Foster et al., 2013). Sin embargo, en otras regiones estas especies son cateméricas con tendencia a la noche para las dos primeras o por la mañana para la última (Di Bitetti et al., 2010), lo que concuerda con lo registrado en Los Chimalapas.

La actividad de las especies de tallas medianas no se modificó entre la época seca y lluviosa. En contraste, los dos depredadores de talla grande, *P. concolor* y *P. onca*, presentaron cambios en el patrón de acuerdo a la época, con mayor actividad en la lluviosa (Figura 1). Posiblemente, ambas especies estuvieron más activas porque hay mayor actividad de algunas especies de presas, en particular durante esta época (observaciones personales). Por ejemplo, *L. wiedii* presentó mayor actividad después de la media noche y las presas <1kg presentaron actividad de 22:00-04:00 (datos no publicados). La mayor actividad de *L. pardalis* (1:00 a 6:00) y de *P. onca* (3:00 a 6:00) coincidió con mayor actividad de la paca *Cuniculus paca* (1:00 a 5:00; Gregorio Andrés, 2012). En el Neotrópico, la actividad de diversas especies de felinos, como el gato de los Andes *Leopardus jacobita* (Lucherini et al., 2009), *L. wiedii* (Cassia Bianchi et al., 2011), *P. onca* y *P. concolor* (Harmsen et al., 2011; Foster et al., 2013) se relacionó con la de sus presas, por lo que es de esperarse que esto ocurra en Los Chimalapas.

Posiblemente la amplitud en el horario de actividad, principalmente para los felinos puede deberse al buen estado de conservación de la región y a la cantidad baja de cacería en la zona. En otras áreas conservadas los periodos de actividad de depredadores y presas tienden a una mayor amplitud en comparación con aquellas donde hay perturbación, como la cacería intensa (Di Bitetti et al., 2008; Paviolo et al., 2009), o donde hay tráfico humano (Ngoprasert et al., 2007).

**Hábitat.** - De las 10 especies registradas, cinco no fueron analizadas en su hábitat. Éstas se presentaron en los distintos hábitat: *C. semistriatus* y *E. barbara* utilizaron principalmente la selva conservada y, en algunas ocasiones, las áreas cercanas a los potreros. *P. yagouaroundi* sólo

se registró en el interior de la selva, mientras que *P. lotor* sólo en la zona cercana a un río y *U. cinereoargenteus* en la zona de potreros. Este patrón de hábitat concuerda con observaciones previas en Centro y Sudamérica, donde las especies están presentes en diversos tipos de hábitat, incluyendo áreas conservadas y perturbadas (Koneckni, 1989; Michalski y Peres, 2005; Lyra-Jorge et al., 2008).

Este estudio registró distintos usos de hábitat: todas transitaron por los filos de los cerros y los senderos, *P. onca* y *L. wiedii* descansaron en la parte alta de los cerros (arriba de 550 msnm). *N. narica* forrajeo en los sitios llanos. *P. concolor* fue captado en la inspección de diversos árboles en los senderos y llanos, probablemente en la búsqueda de presas. Además se registró a *P. onca* consumiendo a un tapir macho *Tapirus bairdii* a orillas del río. Esta especie usa sitios cercanos a cuerpos de agua para la captura de presas en la selva de Perú (Emmons, 1987) y en regiones semiáridas del norte de México (Rosas-Rosas et al., 2008).

La ocupación de las especies se relaciona con las características ambientales y con la presencia de otras especies (Mackenzie et al., 2006), y en Los Chimalapas, la probabilidad de ocupación de las especies estuvo influida por el número de registros de presas o depredadores más que con las características ambientales. En otros estudios, *P. onca* se encuentra con mayor frecuencia en las zonas donde las presas están presentes (Emmons 1987; Rosas-Rosas et al., 2008), por lo que también puede ocurrir en esta región.

Posiblemente el soporte bajo de los modelos relativos a variables físicas como la proximidad al agua, altitud o los relativos a perturbación como la proximidad al poblado o potrero, se deba a dos razones. Por un lado, en Los Chimalapas los recursos, como el agua, no están limitados en tiempo y espacio, pues hay disponibilidad en los diversos arroyos durante todo el año (observaciones personales). En contraste, en las selvas secas o en las regiones semiáridas, la disponibilidad de recursos, como el agua, varía dependiendo de la época del año, lo que determina las zonas que ocupan las especies (Valenzuela y Macdonald, 2002; Hatten et al., 2003).

Por otro lado, en algunas regiones en la Península de Yucatán, el hábitat de *P. onca* está determinado por el grado de perturbación, pues ocupa las áreas ubicadas a distancias mayores a 4.5 km de las carreteras y a 6.5 km del poblado (Harza et al., 2007). En contraste, en Los

Chimalapas el grado de perturbación en la zona aun no es alto, pero en continuo aumento. Por ejemplo, los potreros y el poblado analizados se encuentran rodeados de selva alta.

El grado de conservación de esta región permite que las especies de Carnivora presenten mayor amplitud en los horarios de actividad, como en otras regiones conservadas. La ocupación de estas especies en los Chimalapas no dependió de la ubicación del agua o grado de perturbación, pero sí de la presencia de otras especies, presa o depredadores. Por lo que las interacciones de los Carnivora con otras especies de la comunidad contribuyen a los patrones de actividad y distribución a esta escala.

## Referencias

- Caso, A. 1994. Home range and habitat use of three neotropical carnivores in northeast Mexico. Tesis de Maestría. Universidad de Texas. 87 pp.
- Cassia Bianchi, R., A.F.A. Gati y S.L. Mendes. 2011. Diet of margay, *Leopardus wiedii*, and jaguarundi, *Puma yagouaroundi*, (Carnivora: Felidae) in Atlantic Rainforest, Brazil. *Zoología*, 28:127-133.
- Cavalcanti, G.N. 2010. Biología comportamental de *Conepatus semistriatus* (Carnivora, Mephitidae) em Cerrado do Brasil central. Tesis de Maestría Universidad Federal de Minas Gerais. Brasil.
- Di Bitetti, M.S., C. De Angelo, Y.E. Di Blanco y A. Paviolo. 2010. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica*, 403-412.
- Di Bitetti, M.S., Y.E. Di Blanco, J.A. Pereira, A. Paviolo y I. Jiménez Pérez. 2009. Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) and pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *Journal of Mammalogy*, 90:479-490.
- Di Bitetti, M.S., A. Paviolo, C.A. Ferrari, C. De Angelo y Y. Di Blanco. 2008. Differential responses to hunting in two sympatric species of brocket deer (*Mazama americana* and *M. nana*). *Biotropica*, 40:636-645.
- Durant, S.M. 1998. Competition refuges and coexistence: an example from Serengeti carnivores. *Journal of Animal Ecology*, 67:370-386.
- ESRI. 2008. ArcGis version 9.3. <http://www.esri.com/software/arcgis>
- Emmons, L.H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 20:271-283.
- Estrada Hernández, C.G. 2008. Dieta, uso de hábitat y patrones de actividad del puma (*Puma concolor*) y el jaguar (*Panthera onca*) en la selva maya, Centroamérica. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 12:113-130.
- Foster, V.C., P. Sarmiento, R. Sollmann, N. Torres, A. T.A. Jácomo, N. Negroes, C. Fonseca y L. Silveira. 2013. Jaguar and puma activity patterns and predator-prey interactions in four Brazilian biomes. *Biotropica*, 45:373-379.
- González-Maya, J.F., J. Schipper y A. Benítez. 2009. Activity patterns and community ecology of small carnivores in the Talamanca region, Costa Rica. *Small Carnivore Conservation*, 41:9-14.
- Gregorio Andrés, L.C. 2012. Estimación de algunos parámetros demográficos poblacionales de tepezcuintles (Rodentia: *Cuniculus paca*) en San Antonio Nuevo Paraíso, Santa María Chimalapa, Oaxaca. Informe técnico de residencia profesional, Instituto Tecnológico del Valle de Oaxaca. Oaxaca, México.
- Hatten, J.R., A. Averrill-Murray y W.E. Van Pelt. 2003. Characterizing and mapping potential jaguar habitat in Arizona. Nongame and Endangered Wildlife Program Technical Report 203. Arizona, EE.UU. 28 pp.
- Harmsen, B.J., R.J. Foster, S.C. Silver, L.E.T. Ostro y C.P. Doncaster. 2011. Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. *Mammalian Biology*, 76:320-324.
- Harrington, L.A., A.L. Harrinton, N. Yamaguchi, M.D. Thom. P. Ferreras, T. R. Windham y D. Macdonald. 2009. The impact of native competitors on an alien invasive: temporal niche shifts to avoid interspecific aggression. *Ecology*, 90:1207-1216.
- Hines, J.E. 2006. PRESENCE. Software to estimate patch occupancy and related parameters. <http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software.html>
- Jones, J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. *The Auk*, 118:557-562.
- INEGI. 2000. Red hidrológica escala 1:50 000 y modelo digital de elevación 1:50 000, <http://www.inegi.org.mx>

- Konecni, 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, ciudad, EE.UU.
- Kovach Computing Services 2011. Software Oriana version 4.  
<http://www.kovcomp.co.uk/oriana/oribroc.html>
- Lucherini, M., J.I. Reppucci, R.S. Walker, M.L. Villalba, A. Wurstten, G. Gallardo, A. Iriarte, R. Villalobos y P. Perovic. 2009. Activity pattern segregation of carnivores in the high Andes. *Journal of Mammalogy*, 90:1404-1409.
- Lira-Torres, I., Galindo-Leal, C. y M. Briones-Salas. 2012. Mamíferos de la selva Zoque, México: riqueza, uso y conservación. *Revista de Biología Tropical*, 60:781-797.
- Ludlow, M.E. y M.E. Sunquist. 1987. Ecology and Behavior of ocelots in Venezuela. *National Geographic Research*, 3:447-461.
- Lyra-Jorge, M.C., G. Ciocheti y V.R. Pivello. 2008. Carnivore mammals in a fragmented landscape in northeast of Sao Paula State, Brazil. *Biodiversity and Conservation*, 17:1573-1580.
- Mackenzie, D.I., J.D. Nichols, J.A. Royle, K.H. Pollock, L.L. Bailey, J.E. Hines. 2006. Occupancy estimation and modeling. Inferring patterns and dynamics of species occurrence. Elsevier, EE.UU.
- Michalski F. y C.A. Peres. 2005. Anthropogenic determinants of primate and carnivore local extinctions in a fragmented forest landscape of southern Amazonia. *Biological Conservation*, 124:383-396.
- Monroy-Vilchis, O., M.M. Zarco-González, C. Rodríguez-Soto, L. Soria-Díaz y V. Urios. 2011. Fototrampeo de mamíferos en la Sierra Nanchititla, México: abundancia relativa y patrón de actividad. *Revista de Biología Tropical*, 59:373-383.
- Neiswenter, S.A., R.C. Dowler y J.H. Young. 2010. Activity patterns of two sympatric species of skunks (*Mephitis mephitis* and *Spilogale gracilis*) in Texas. *The Southwestern Naturalist*, 55:16-21.
- Ngoprasert, D., A.J. Lynam y G.A. Gale. 2007. Human disturbance affects habitat use and behaviour of Asiatic leopard *Panthera pardus* in Kaeng Krachan National Park, Thailand. *Oryx*, 41:343-351.
- Olguín Monroy, H.C., L. León Paniagua, U. Melo Samper-Palacios y V. Sánchez-Cordero. 2008. Mastofauna de la región de Los Chimalapas, Oaxaca, México. Pp. 165- 216. En: Avances en el estudio de los mamíferos de México (Lorenzo, C., E. Espinoza, y J. Ortega, eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., Ciudad de México, México.
- Paviolo, A., Y.E. Di Blanco, C.D. De Angelo y M.S Di Bitetti. 2009. Protection affects the abundance and activity patterns of pumas in the Atlantic forest. *Journal of Mammalogy*, 90, 926-934.
- Pereira, J.A. 2010. Activity pattern of Geoffroy's cats (*Leopardus geoffroyi*) during a period of food shortage. *Journal of Arid Environments*, 74:1106-1109.
- Romero-Muñoz, A., L. Maffei, E. Cuéllar y A.J. Noss. 2010. Temporal separation between jaguar and puma in the dry forests of southern Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, 26: 303-311.
- Rosas-Rosas, O.C., L.C. Bender y R. Valdez. 2008. Jaguar and puma predation on cattle calves in Northeastern Sonora, Mexico. *Rangeland Ecology and Management*, 61:554-560.
- Saleni, P., M. Gusset, J.A. Graf. M. Szykman. M. Walters y M.J. Somers. 2007. Refuges in time: temporal avoidance of interference competition in endangered wild dogs *Lycaon pictus*. *Cats News* 10:1-5.
- Sunquist, M. y F. Sunquist. 2002. Wild cats of the world. The University of Chicago Press, China.
- Tewes, M.E. y D.J. Schmidly. 1987. The neotropical felids: jaguar, ocelot, margay, and jaguarundi. Pp. 697-711. En: Wild Furbearer Management and Conservation in North America. Ministry of Natural Resources (Novak, M. y J. Baker, eds). Ontario, Canada.
- Valenzuela D. y G. Ceballos. 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.



- Valenzuela, D. y D.W. Macdonald. 2002. Home-range use by White-nosed coatis (*Nasua narica*): limited water and a test of the resource dispersion hypothesis. *Journal of Zoology*, 258:247-256.
- Vanderhoff, E.N., A. Hodge, B.A. Arbogast, J. Nilsson y T.W. Knowles. 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.
- Zarza, H., C. Chávez y G. Ceballos. 2007. Uso de hábitat del jaguar a escala regional en un paisaje dominado por actividades humanas en el sur de la Península de Yucatán. Pp. 101-110. En: *Conservación y manejo del jaguar en México. Estudios de caso y perspectivas* (Ceballos, G. C. Chávez, R. List y H. Zarza, eds.). CONABIO-Alianza WWF/Telcel, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México, México.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall. Nueva Jersey, EE.UU.

## Figuras y Cuadros

Figura 1. Patrón de actividad de las especies de mamíferos carnívoros presentes en Los Chimalapas, Oaxaca, México.

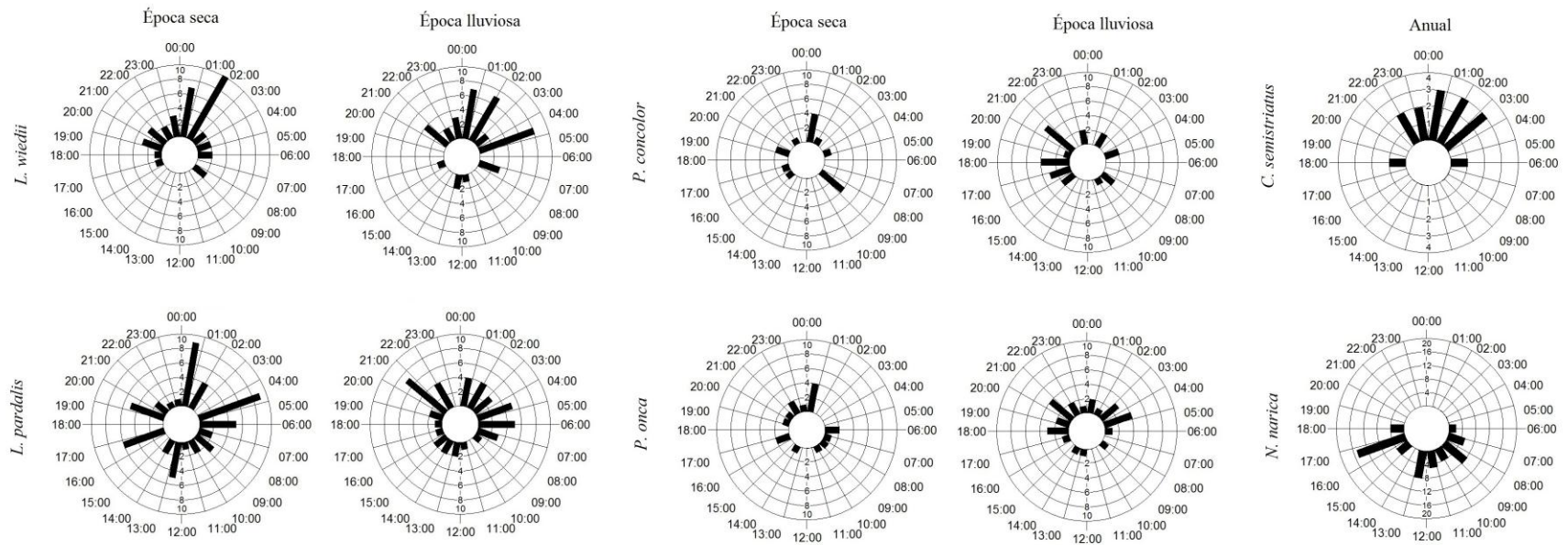
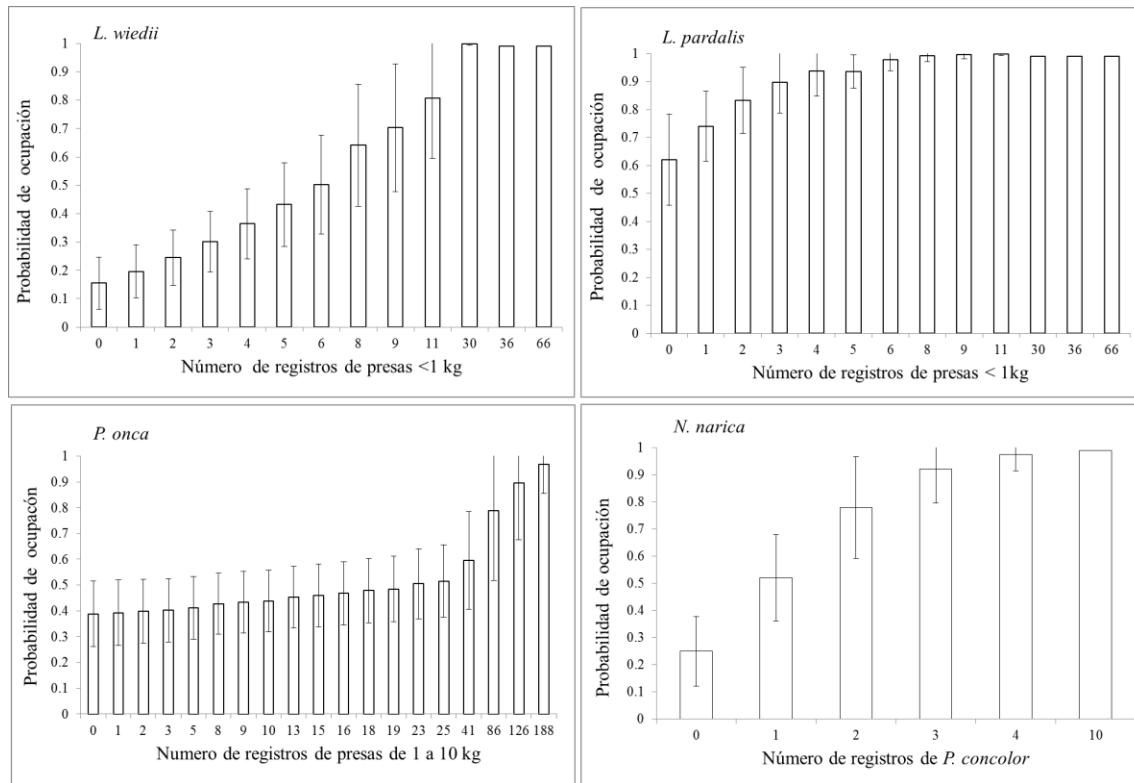


Figura 2. Probabilidad de ocupación de cuatro especies de Carnivora analizadas Carnivora en Los Chimalapas y su relación con el número de registros de presas y depredadores.



Cuadro 1. Modelos de ocupación para las especies del ensamblaje de Carnivora en Los Chimalapas, México.  $\psi$ =probabilidad de ocupación;  $p$ =probabilidad de detección; AIC=Criterio de Información de Akaike; Peso del AIC=contribución relativa de cada modelo; Delta AIC=diferencia de cada modelo respecto de mejor modelo.

| Especie            | Modelo            | AIC    | Delta AIC | Peso AIC | Número de parámetros |
|--------------------|-------------------|--------|-----------|----------|----------------------|
| <i>L. wiedii</i>   | $\psi_{presas}P$  | 106.89 | 0         | 0.748    | 3                    |
|                    | $\psi_{Altitud}P$ | 109.83 | 2.94      | 0.170    | 3                    |
|                    | $\psi_{Agua}P$    | 111.58 | 4.69      | 0.071    | 3                    |
|                    | $\psi_{Poblado}P$ | 116.25 | 9.36      | 0.006    | 3                    |
|                    | $\psi P$          | 117.05 | 10.16     | 0.004    | 2                    |
|                    | $\psi_{Potrero}P$ | 118.89 | 12        | 0.001    | 3                    |
|                    | $\psi_{Habitat}P$ | 118.92 | 12.03     | 0.001    | 3                    |
| <i>L. pardalis</i> | $\psi_{presas}P$  | 174.26 | 0         | 0.368    | 3                    |
|                    | $\Psi_{presas}P$  | 175.72 | 1.46      | 0.177    | 3                    |
|                    | $\psi_{Poblado}P$ | 175.8  | 1.54      | 0.170    | 3                    |
|                    | $\psi P$          | 177.27 | 3.01      | 0.081    | 2                    |
|                    | $\psi_{Potrero}P$ | 177.41 | 3.15      | 0.076    | 3                    |
|                    | $\psi_{Habitat}P$ | 178.43 | 4.17      | 0.045    | 3                    |
|                    | $\psi_{Altitud}P$ | 178.44 | 4.18      | 0.045    | 3                    |
|                    | $\psi_{Agua}P$    | 179.1  | 4.84      | 0.032    | 3                    |
| <i>P. concolor</i> | $\psi_{Habitat}P$ | 135.11 | 0         | 0.28     | 3                    |
|                    | $\psi P$          | 136.1  | 0.99      | 0.170    | 2                    |
|                    | $\psi_{presas}P$  | 136.8  | 1.69      | 0.120    | 2                    |
|                    | $\psi_{Altitud}P$ | 137.09 | 1.98      | 0.104    | 3                    |
|                    | $\psi_{Poblado}P$ | 137.41 | 2.3       | 0.088    | 3                    |
|                    | $\Psi_{presas}P$  | 137.57 | 2.46      | 0.081    | 3                    |
|                    | $\psi_{Agua}P$    | 137.61 | 2.5       | 0.080    | 3                    |
|                    | $\psi_{Potrero}P$ | 137.76 | 2.65      | 0.074    | 3                    |
| <i>P. onca</i>     | $\psi_{presas}P$  | 118.66 | 0         | 0.204    | 3                    |
|                    | $\psi P$          | 118.99 | 0.33      | 0.173    | 2                    |

|                  |                   |        |      |       |   |
|------------------|-------------------|--------|------|-------|---|
|                  | $\psi_{PotreroP}$ | 119.12 | 0.46 | 0.162 | 3 |
|                  | $\psi_{AltitudP}$ | 119.62 | 0.96 | 0.126 | 3 |
|                  | $\psi_{PresasP}$  | 119.87 | 1.21 | 0.111 | 3 |
|                  | $\psi_{HabitatP}$ | 120.19 | 1.53 | 0.094 | 3 |
|                  | $\psi_{PobladoP}$ | 120.97 | 2.31 | 0.064 | 3 |
|                  | $\psi_{AguaP}$    | 120.98 | 2.32 | 0.064 | 3 |
| <i>N. narica</i> | $\psi_{PumaP}$    | 118.51 | 0    | 0.765 | 3 |
|                  | $\psi_{PobladoP}$ | 122.2  | 3.69 | 0.121 | 3 |
|                  | $\psi_{AguaP}$    | 124.69 | 6.18 | 0.034 | 3 |
|                  | $\psi_{PotreroP}$ | 124.75 | 6.24 | 0.033 | 3 |
|                  | $\psi_{JaguarP}$  | 125.14 | 6.63 | 0.027 | 3 |
|                  | $\psi_{HabitatP}$ | 126.17 | 7.66 | 0.016 | 3 |

**CAPITULO V**  
**CO-OCURRENCIA Y PATRÓN DE ACTIVIDAD DE**  
**FELINOS EN UNA SELVA ALTA DEL SURESTE DE**  
**MÉXICO**

Pérez-Irineo, Gabriela y Antonio Santos-Moreno

Artículo sometido



*Panthera onca*

**Jaguar**



## CAPÍTULO V. Co-Occurrence and Activity Pattern of Felids in Southeast Mexican Rainforests

Gabriela Pérez-Irineo<sup>1\*</sup> & Antonio Santos-Moreno<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología Animal, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional (IPN), Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca 71230, México. gabyirineo@yahoo.com.mx; asantasm90@hotmail.com> \*correspondence

### ABSTRACT

A large number of neo-tropical felid species show sympatry in significant proportions in their distribution area. Some of these species also show considerable ecological and morphological similitude and use diverse coexistence strategies. In this study, we will analyze the use of space and time axes for similar-sized felid species, and between top predators and mesopredators. We used camera traps to record species in a rainforest in Los Chimalapas, SE Mexico. Occupancy Models were used for level co-occurrence, and circular statistics were used for temporal analysis. Relative abundance (RA) was calculated to complement the co-occurrence pattern. Between 2011 and 2013, we obtained 269 records from five felid species: *Leopardus wiedii*, *L. pardalis*, *Puma yagouaroundi*, *Puma concolor*, and *Panthera onca*; *P. yagouaroundi* was not analyzed because of low occurrence records. Species co-occurred independently, though they tended to be detected with other similar-sized species: *L. wiedii* with *L. pardalis*, and *P. concolor* with *P. onca*. We observed that *L. wiedii* showed the greatest restriction: principally nocturnal (80%), lower occupancy probability and a lower relative abundance ( $RA = 183$ ), probably as a result of competitive interference of larger species. *L. pardalis*'s activity did not vary with the larger species and showed the highest relative abundance ( $RA = 315$ ). *P. onca* and *P. concolor* occupied similar places and showed similar relative abundance ( $RA = 143$ , and  $RA = 140$ , respectively). In Los Chimalapas, large-sized species coexist using similar resources, which is probably related the good degree of conservation and heterogeneous environment.

*Key words:* camera traps; Chimalapas; *Leopardus wiedii*; sympatric species; Occupancy Model.

RESUMEN. Muchas especies de felinos neotropicales se encuentran en simpatria en porciones significativas de su área de distribución. Algunas de ellas muestran considerable similitud ecológica o morfológica y utilizan diversas estrategias para coexistir. En este estudio analizamos el uso de los ejes temporal y espacial de especies de felinos de talla similar y entre depredadores tope y mesodepredadores. Utilizamos el método de fototrampeo para el registro de las especies en una selva alta en Los Chimalapas, en el estado de Oaxaca, sureste de México. Los Modelos de Ocupación fueron usados para el nivel de co-ocurrencia y el análisis temporal se llevó a cabo por estadística circular. La Abundancia Relativa (AR) fue calculada para complementar el patrón de co-ocurrencia. Entre 2011 y 2013 se obtuvieron 269 registros de cinco especies de felinos: *Leopardus wiedii*, *Leopardus pardalis*, *Puma yagouaroundi*, *Puma concolor* y *Panthera onca*; *P. yagouaroundi* no fue analizada por el número bajo de registros. Las especies co-ocurrieron de manera independiente pero tendieron a ser detectadas con mayor frecuencia junto con la más cercana en tamaño, *L. wiedii* con *L. pardalis* y *P. concolor* con *P. onca*. *L. wiedii* fue la más restringida: principalmente nocturna (80%), probabilidad de ocupación baja y una abundancia relativa menor (AR = 183), probablemente como resultado de interferencia competitiva de las de talla mayor. La actividad de *L. pardalis* no varió con la de especies más grandes y presentó la mayor abundancia relativa (AR = 315). *P. onca* y *P. concolor* ocuparon sitios similares y mostraron una abundancia relativa similar (AR = 143, y AR = 140, respectivamente). En Los Chimalapas las especies de tamaño grande coexisten utilizando recursos similares, probablemente relacionado con el buen grado de conservación y la heterogeneidad del ambiente.

THROUGHOUT ITS DISTRIBUTION, SEVERAL FELID SPECIES EXHIBIT SYMPATRY and some of them show significant ecological and morphological similitudes (Davies *et al.* 2007). This situation increases the possibility of the species using the same resources, thus behaving competitively. Species show diverse strategies to ease their coexistence, such as niche differences, mainly along three axes: food, habitat and activity time (Schoener 1974, Donadio & Buskirk 2006). These strategies reduce the possibility of members of two or more species using the same resources simultaneously as well as any direct confrontation to obtain them (Palomares & Caro 1999).

Interactions between Carnivora are also involved with their coexistence and have a significant impact on the ensemble structure of which they form a part (Linnell & Strand 2000, Hunter & Caro 2008). The interactions involve interference competition or intra-guild predation, in which dominant species (*i.e.*, large-size species) limit the subordinates (*i.e.*, smaller-size species), thus affecting their abundance, distribution, behavior or use of resources (Palomares & Caro 1999, Linnell & Strand 2000, Ritchie & Johnson 2009). However, the effects are diminished if dominant species abundance is low, therefore facilitating the subordinate species permanence (Durant 1998).

Diverse felids with ecological or morphological similitudes are present in the Neotropical region, and several studies have been carried out to understand the strategies that allow them to coexist. For example, *Panthera onca* (74-104 kg) and *Puma concolor* (30-85 kg) are two species found in sympatry in several of distribution regions. Even though it is considered that both species mutually evade each other (Haines 2006), it is *P. concolor* that actively avoids areas predated by *P. onca*, a larger-sized body competitor (Emmons 1987). In other areas, both species show different activity patterns (Harmsen *et al.* 2009, Romero-Muñoz *et al.* 2010), or consume different prey (Scognamillo *et al.* 2003, Novack *et al.* 2005, Estrada 2008, Foster *et al.* 2010). Nonetheless, the pattern is not the same in other regions: *L. pardalis* and *P. concolor* occupy sites with high *P. onca* abundance, in the Belizean mountain pine forest (Davis *et al.* 2011), whereas *P. concolor* and *P. onca* are present at the same site and at the same time, in the Central American Mayan Forests (Estrada 2008).

For smaller-size species such as the oncilla *Leopardus tigrinus*, (2-4 kg), the margay *Leopardus wiedii* (3-5 kg), the jaguarondi *Puma yagouaroundi* (3-6 kg) and the ocelot *Leopardus pardalis* (11-16 kg), coexistence is easier due to the consumption of different preys (Cassia *et al.* 2011, Silva-Pereira *et al.* 2012) or the occupancy of different sites at different times (Oliveira-Santos *et al.* 2012, Di Bitetti *et al.* 2010). Within this group, *L. pardalis* is the most common species (Cuellar *et al.* 2006, Di Bitetti *et al.* 2010). It limits the abundance of smaller felids; this is known as the “pardalis effect” which has been

documented in South America (de Oliveira *et al.* 2010). However, there is no data of this phenomenon in other regions.

Six felid species inhabit Mexico: two large-size felids: *P. onca* and *P. concolor*, and four mesopredators: the bobcat *Lynx rufus*, *P. yagouaroundi*, *L. pardalis*, and *L. wiedii*. All of these species, with the exception of *L. rufus*, are present in Los Chimalapas region, State of Oaxaca, SE Mexico. 70 percent (23 species) of the total Carnivora species registered in Mexico inhabit in this region (Olguín-Monroy *et al.* 2008, Lira-Torres *et al.* 2012, Pérez-Irineo & Santos-Moreno 2013). 60 percent of its 600,000-ha territory is covered with preserved rainforests (Salas *et al.* 2001, Martínez 2012). The sum of these traits makes of Los Chimalapas a good site for the study of resources use species.

In this investigation we compare felid species on two axes: time (*i.e.*, activity pattern), and space (*i.e.*, habitat), between morphologically similar species, as well as between mesopredators and top predators. An activity pattern is understood as a description of activity and rest periods of individuals (Kronfeld-Schor & Dayan 2003), and habitat as the space usually occupied by a species or an individual (Jones 2001). It is expected that similar-size species will show a significantly low co-occurrence level in Los Chimalapas. In the case that the co-occurrence level is high, it is expected that species will have different activity patterns or different relative abundance. It is expected that mesopredators will show low levels of co-occurrence with top predators; or, contrarily, that activity patterns will be different. In both cases, the expectance of low co-occurrence level or temporal differences in the species suggests a niche separation that facilitates their coexistence (Schoener 1974).

The joint presence of species or co-occurrence is typically quantified through different measurements based on presence or absence records (Gotelli 2000, Gotelli & McCabe 2002). These measurements suppose all organisms are recorded with certainty. However it may be that, even when present in the area, these are not registered, known as a false absence. A false absence could be the consequence of a failure in the sampling device, cryptic conduct, or low species abundance (Mackenzie *et al.* 2004, 2006). This generates incorrect inferences about co-occurrence patterns (Mackenzie 2004), and is significant in the case of some species with cryptic habits or low population sizes, such as many carnivore species (Mackay *et al.* 2008).

An alternative that considers explicitly false absence is the Occupancy Models group. These models incorporate occupancy probability ( $\psi$ ), defined as the probability of a randomly selected site to be occupied by at least one individual of the species and detection probability ( $p$ ), the probability that a member of the population of interest is recorded, and is conditional on its presence. Probabilities are then calculated from all recorded detections and non-detections of organisms during repeated sampling

occasions (Mackenzie *et al.* 2006). It is also possible to model one occupancy species through the presence of the other; therefore, co-occurrence patterns can be evaluated (Mackenzie *et al.* 2004, Bailey *et al.* 2009). However, occupancy models have been applied on few occasions to the investigation of co-occurrence levels between felid species (Di Bitetti *et al.* 2010, Sollmann *et al.* 2012).

## MATERIALS AND METHODS

**STUDY AREA.**—San Antonio Nuevo Paraíso community (17° 9' 13" N, 94° 21' 13.6" W) is located in the eastern portion of Oaxaca, SE Mexico. The climate is hot and humid with a temperature ranging from 22 to 26°C and an annual precipitation of 2,000 to 2,500mm (Trejo 2004). The wet season lasts from June to December. Vegetation includes tropical rain forest and chaparral. The arboreal strata are constituted by the species of the genus *Bursera*, *Cordia*, *Dialium*, *Elaeagia*, *Guatteria*, *Spondias* and *Ficus*, among others. There is a broad and diverse presence of palm trees, lianas, epiphytes and ferns. Elevations range from 800 m up to 1,200 m (Salas *et al.* 2001).

**DATA COLLECTION.**—Camera traps were used to record the species from May 2011 to June 2013. Camera models used were: 4 MP Wildgame Game Scouting Camera IR4, 5MP ScotGuard SG550/SG550V and 5 MP Bushnell Trophy Cam. 29 stations were installed in the forest: 22 with only one trap, and seven with double traps. The selection was done randomly. Traps were installed inside the rainforest, in forest adjacent to livestock, and on trails. Because of the particular topographic conditions of Los Chimalapas and because the minimum home range is different between small and large species, the distance between traps was between 0.5 and 1.5 km. All traps remained active 24 hours, with a one-minute delay interval between photographs taken.

Occupancy models were used to evaluate co-occurrence significance through an Interaction Factor (*IF*). This factor indicates the ratio between the probability of co-occurrence between species within a site and the expected independent co-occurrence (Mackenzie *et al.* 2006). *IF* is calculated as:  $FI = \psi_{AB} / \psi_A * \psi_B$ , where:  $\psi_{AB}$  is the probability that both species are present;  $\psi_A$  is the probability species A is present independently from species B's presence; and  $\psi_B$  is the probability B is present, independently from A. When both species independently occupy sites (positive or negative non interaction between species), then  $\psi_{AB} = \psi_A * \psi_B$ . Lower FI values suggest occurrence is lower than expected under the independence hypothesis, whereas higher values suggest occurrence is higher than expected (Mackenzie *et al.* 2006, Bailey *et al.* 2009). Given that species occupancy vary between habitats, different models were

built when occupancy probability depended on habitat ( $\psi_{\text{livestock}}$ ,  $\psi_{\text{trail}}$ ,  $\psi_{\text{river}}$ , and  $\psi_{\text{rainforest}}$ ) or not ( $\psi$ ). Models were built and evaluated using Presence 5.8 software 8 (Hines 2006).

We considered the time lapse during which photographs were taken as a period of activity, whereas the time in which no records were taken was considered as a period of inactivity or rest. We divided the day into 24 one-hour interval, and each record was classified within these intervals (Di Bitetti *et al.* 2010). According to the hour of greatest registered activity, species were classified into diurnal, nocturnal or crepuscular. We considered twilight from 0600 to 0800 h and from 1800 to 2000 h; daytime from 0800 to 1800 h and nighttime from 2000 to 0600 h. We compared activity patterns of similar-sized species and large-sized against mesopredators in both dry and rainy seasons. The comparison was made using circular statistics (Romero-Muñoz *et al.* 2010), specifically the Mardia-Watson-Wheeler non-parametric test ( $W$ ; Zar 1999). We ran our statistical tests through Oriana version 4 (Kovach Computing Services 2011), and the significance of the test was  $p \leq 0.05$ .

In order to complement the co-occurrence pattern, we calculated the relative abundance ( $RA$ ) as number of records per species divided by detection probability of the occupancy model. All photographs of a species taken within an hour were considered as one record (Di Bitetti *et al.* 2010).

## RESULTS

In all the studied species associations,  $FI$  suggested species occur independently. In those cases in which the dependent model ( $FI \neq 1$ ) registered greater data support,  $FI$  confidence intervals showed a statistical value equal to zero (see Supporting Information: Table S1). In all species pairs, the model with greater data support was  $\psi_{pH}$  (supported in more than 38% by the data), except for *L. pardalis*-*P. onca*, where the best model was  $\psi_p$ , supported in 50 percent.

The occupation probability was lower for *L. wiedii* ( $\psi_{\text{rainforest}} = 0.37$  to  $\psi_{\text{livestock}} = 0.48$ ) and *P. onca* ( $\psi_{\text{livestock}} = 0.32$  to  $\psi_{\text{rainforest}} = 0.56$ ). In contrast, it was high for *L. pardalis* ( $\psi_{\text{rainforest}} = 0.8$  to  $\psi_{\text{livestock}} = 0.99$ ) and *P. concolor* ( $\psi_{\text{livestock}} = 0.29$  to  $\psi_{\text{rainforest}} = 0.78$ ) (Fig. 1). *L. wiedii* detection probability was significantly lower when the species was alone ( $p = 0.00$ ) then when *L. pardalis* was also present in all four habitats ( $r_{\text{livestock}} = 0.28$ ,  $r_{\text{trail}} = 0.26$ ,  $r_{\text{river}} = 0.31$ ,  $r_{\text{rainforest}} = 0.37$ ). In contrast, *L. pardalis* detection probabilities were independent from the presence or absence of larger species *P. concolor* and *P. onca* (Table S1). *P. concolor* detection probability was significantly lower for all four sites when it was alone than when *P. onca* was also present.

A total of 269 records for five felid species were obtained: *L. pardalis*, *L. wiedii*, *P. onca*, *P. concolor*, and *P. yagouaroundi*. *P. yagouaroundi* was not analyzed however because only 4 records were



obtained, all of them during daytime and within the forest. Highest relative abundance was found in *L. pardalis* (RA = 315), followed by *L. wiedii* (RA = 183), *P. onca* (RA = 143), and *P. concolor* (RA = 140).

Daytime and nighttime activity was significantly different for all four species of felids (*L. wiedii*, *L. pardalis* and *P. concolor* with  $p < 0.001$ ; and *P. onca* with  $p < 0.005$ ). *L. wiedii* was principally nocturnal (80%) whereas *L. pardalis*, *P. concolor*, and *P. onca* showed activity both during daytime and nighttime (Fig. 2). *L. wiedii* registered maximum activity between 0100-0200 h; *L. pardalis* between 0100-0600 h; *P. concolor* between 1700-2100 h; and *P. onca* between 1800 h-0000 h, and between 0300-0600 h (Fig. 2).

Significant differences among similar middle-size species between seasons were registered: *L. wiedii*-*L. pardalis* ( $W_{\text{dry}} = 8.6$ ,  $p = 0.01$ ;  $W_{\text{rainy}} = 8.3$ ,  $p = 0.01$ ). However, this was not the case for large-sized felids: *P. concolor*-*P. onca*, neither between seasons ( $W_{\text{dry}} = 1.1$ ,  $p = 0.5$ ;  $W_{\text{rainy}} = 2.5$ ,  $p = 0.2$ ) nor in the annual activity pattern ( $W = 1.1$ ,  $p = 0.57$ ). In regards to mesopredator activity in relation to larger predators, *L. wiedii* registered significant differences with *P. concolor* during rainy season ( $W = 15.11$ ,  $p = 0.00$ ), and with *P. onca* in annual pattern activity ( $W = 8.24$ ,  $p = 0.01$ ), but not between seasons ( $W_{\text{dry}} = 5.6$ ,  $p = 0.06$ ;  $W_{\text{rainy}} = 3.7$ ,  $p = 0.15$ ). *L. pardalis* registered significant differences with *P. concolor* during rainy season ( $W = 9.15$ ,  $p = 0.01$ ), but not with *P. onca* between seasons ( $W_{\text{dry}} = 0.85$ ,  $p = 0.65$ ;  $W_{\text{rainy}} = 5.46$ ,  $p = 0.06$ ), or with annual pattern activity ( $W = 4.1$ ,  $p = 0.12$ ).

## DISCUSSION

The felid ensemble in Los Chimalapas was composed of five species. The four analyzed species showed similitudes both in activity pattern and in presence in the different sites. According to the hypothesis that top predators control mesopredators through antagonistic interactions (Linnell & Strand 2000, Ritchie & Johnson *et al.* 2009) and the theory that morphologically similar species using the same resources coexist due to different strategies (Schoener 1974, Dayan & Simberloff 2005), it was expected that species would be present in different habitats, or, that when they occurred simultaneously, their activity periods would be different. However, the results show that this occurs only with mesopredators.

We found that the species co-occurred independently. However, species tended to be detected with more frequency with the species closer in size: *L. wiedii* to *L. pardalis*, and *P. concolor* to *P. onca* (Table S1). This is possible because similar adaptations between species cause co-occurrence in similar habitats (Sunquist & Sunquist 2002, Davies *et al.* 2007, Davis *et al.* 2011).

Mesopredators occurred independently from space; however, it seems that *L. pardalis* limits both the abundance and activity pattern of *L. wiedii*. In contrast, large-sized species co-occurred and did not present differences in activity or in abundance.

Within the ensemble, *L. wiedii* was affected by the presence of large-size felids. This confirms that the species presents a lower ecological plasticity than the rest of the felids (Sunquist & Sunquist 2002, Macdonald *et al.* 2010, de Oliveira *et al.* 2010). *L. wiedii* presents a strong association to wooded areas, and has low abundance particularly in disturbed zones (Sunquist & Sunquist 2002, Macdonald *et al.* 2010, but see Vanderhoff *et al.* 2011, Di Bitetti *et al.* 2010), or in areas where *L. pardalis* is abundant (De Oliveira *et al.* 2010). It is possible that this limitation is not a consequence of being the smallest species in the ensemble, but rather, is due to its arboreal habits (Sunquist & Sunquist 2002) and a physiological condition that determines activity periods (Kronfeld-Schor & Dayan 2003). Therefore, this species could be negatively affected by vegetation loss or by an abundance increase of large-sized felids, especially of *L. pardalis* (De Oliveira *et al.* 2010). This situation is similar to that of felid ensembles in Brazil, where the smallest species, *L. tigrinus*, presented a lower abundance and a different activity pattern when it is in sympatry with large felids such as *L. wiedii*, *L. pardalis* and *P. concolor* (Oliveira-Santos *et al.* 2012).

Conversely, in Los Chimalapas *L. pardalis* was not affected by the presence of larger felids, but differed only in the temporal axis with *P. concolor*. *L. pardalis* also showed a higher relative abundance compared to other species. Our results are consistent with observations made in the Mountain Pine Ridge Forest Reserve, Belize (Davis *et al.* 2010) and in Misiones, Argentina, where all three species occupied the same site and *L. pardalis* was also the most abundant. In Misiones, *L. pardalis* presented an activity pattern similar to that of *P. onca*, and different to that of *P. concolor* (Di Bitetti *et al.* 2010). Other studies indicate that *L. pardalis* is not affected by the presence of *P. onca* (de Oliveira *et al.* 2010); however there is a tendency to be affected by *P. concolor*. This is because *L. pardalis* tends to occupy the areas least frequented by *P. concolor* (Davis *et al.* 2010), and because its diet overlaps more with diet *P. concolor* than with diet *P. onca* (Emmons 1987, Moreno *et al.* 2006). Moreover, *L. pardalis* is a flexible species, both in conduct and in habitat, thus facilitating its coexistence with other felids (Emmons 1987, Di Bitetti *et al.* 2010).

*P. onca* and *P. concolor* occupied the same sites at the same time and showed similar relative abundances. This result indicates that there is no competitive effect between these species, at least on these axes and at this scale of study. In different tropical regions such as the Mayan Forest, Mexico (Estrada 2008) or the Venezuelan llanos (Scognamillo *et al.* 2003) and in four biomes in Brazil (Foster *et al.* 2013), segregation on the temporal axis does not appear to be a generalized mechanism that favors

coexistence between both species. This mechanism is probably more evident in temperate areas (Monroy-Vilchis *et al.* 2009) or in tropical areas of marked seasonality like the dry forests (Romero-Muñoz *et al.* 2010, but see Scognamillo *et al.* 2003). In some cases, the activity patterns of both species were similar, but differences were evident in activity peaks, which most likely contributes to their coexistence (Di Bitetti *et al.* 2010, Hernández-San Martín *et al.* 2013).

All four species are in sympatry in most of their distribution area (Sunquist & Sunquist 2002, Wilson & Mittermeier 2009) and in Los Chimalapas. Moreover, in addition to being sympatric, species were also syntopic. Several explanations exist to explain why these species coexist in the area: morphological divergence, heterogeneous environment, or perhaps a scale or axis that was not analyzed for the purposes of this work. For example, the difference in body sizes: *P. onca* is 0.85-2 times the size of *P. concolor*, and 3-6 times the size of *L. pardalis*, therefore their diets tend to differ (Emmons 1987, Moreno *et al.* 2006, de Oliveira *et al.* 2010). The difference in the third axis (diet) could be where these predators are separated, mainly the large sized species, because in other regions *P. concolor* and *P. onca* show low diet overlapping (Emmons 1987, Novack *et al.* 2005, Estrada 2008, Foster *et al.* 2010).

The diet of the analyzed felid species shows significant differences: *L. wiedii* consumes prey < 100 grams, arboreal and nocturnal; *L. pardalis* consumes terrestrial prey weighing around 1 kg, but with an important contribution of <100 g preys (Sunquist & Sunquist 2002); *P. concolor* and *P. onca* consume prey weighing between 1 to 15 kg, though the latter can also hunt semiaquatic prey of over 15 kg (Emmons 1987, Novack *et al.* 2005, Moreno *et al.* 2006, Foster *et al.* 2010). All varieties of prey sizes are registered in Los Chimalapas (Olguín-Monroy *et al.* 2008, Lira-Torres *et al.* 2012).

In Los Chimalapas, it is possible that species activity is related more to prey activity than to felid activity, especially in the case of large felids. Preliminary data suggests that the activity of predators coincides with that of their prey species. For example, the highest activity in *L. pardalis* (0100-0600 h) and *P. onca* (0300-0600 h) coincided with the period of highest activity of the paca *Cuniculus paca* (0100-0500 h; Gregorio 2012). In the Neotropic, activity in different felid species such as the Andean mountain cat *Leopardus jacobita* (Lucherini *et al.* 2009), *L. wiedii* (Cassia *et al.* 2011), *P. onca* and *P. concolor* (Harmsen *et al.* 2011, Foster *et al.* 2013) was associated to the prey activity. This would be expected to occur in Los Chimalapas as well.

On the other hand, Los Chimalapas presents a high conservation degree and environmental heterogeneity; it provides an availability of shelter, foraging areas or a wide area for dispersion. The region has more than 360,000-ha of forests, 90 percent is preserved (Salas *et al.* 2001, Martínez 2012). This preservation degree may favor the presence of cathemeral activity. In other preserved areas, predator

activity and prey tend to have greater amplitude in comparison to those areas where there are disturbances such as intense hunting (Di Bitetti *et al.* 2008, Paviolo *et al.* 2009).

It is noteworthy that in this study both the nearest town and local livestock are immersed in large forest areas with dense vegetation. There is no circulation of vehicles in the area, and there are only trails for transportation with pack animals. Thus, disturbances are relatively low but, nonetheless are constantly increasing, particularly livestock (Salas *et al.* 2001). These factors may account for the presence of felids in different areas, including those intended for livestock and their wide activity periods.

It is known that *P. concolor* and *P. onca* hunt these areas in search of cattle, and though their consumption is low in comparison to other regions (Rosas-Rosas *et al.* 2008), it is possible that it would increase due to an expansion of the livestock in Los Chimalapas (Salas *et al.* 2001). This transformation could have repercussions in the way species use resources and the subsequent relationships, and generate grave threats to the permanence of restricted habitat species such as *L. wiedii* and the large felids, as it has already happened in other regions of Mexico and South America (Michalski *et al.* 2006, Rosas-Rosas *et al.* 2008, Cavalcanti *et al.* 2010).

Of all five species with a presence in Los Chimalapas, three (*L. wiedii*, *L. pardalis* and *P. onca*) are in the categorized as Endangered by Mexican law (Anonymous 2010); *L. wiedii* and *P. onca* are considered as Almost Threatened by international organizations (IUCN 2013). Species coexist using similar resources, especially larger-size felids or those that use of resources differently such as *L. wiedii*. However, it is necessary to continue studying how species use resources in this biodiverse area, and how it is affected by anthropogenic change.

## **ACKNOWLEDGEMENTS**

The authors would like to thank the San Antonio Nuevo Paraíso community for the facilities provided; IDEA WILD for equipment donation; R. Rivera, of the Geospatial Analysis Lab at CIIDIR-IPN, Oaxaca unit, for geographical data; CONACyT provided a scholarship; IPN provided funds (Projects SIP-20110395, SIP-20120962 and SIP-20131154 granted to A. Santos-Moreno); those persons that collaborated with field work; and R. de Castillo-S., G. Ramos-F., R. Solano-G., and M. García-G. for comments and suggestions.

## **LITERATURE CITED**

- ANONYMOUS. 2010. NOM-059-SEMARNAT-2010. Diario Oficial de la Federación. 30 diciembre 2010.
- BAILEY, L. L., J. A. REID, E. D. FORESMAN AND J. D. NICHOLS. 2009. Modeling co-occurrence on northern spotted and barred owls: accounting for detection probability differences. *Biol. Conserv.* 142: 2983-2989.
- CASSIA, R., A. F. A. GATI AND S. L. MENDES. 2011. Diet of margay, *Leopardus wiedii*, and jaguarundi, *Puma yagouaroundi*, (Carnivora: Felidae) in Atlantic Rainforest, Brazil. *Zool.* 28: 127-133.
- CAVALCANTI, S. M. C., S. MARCHINI, A. ZIMMERMANN, E. M. GESE, AND D. W. MACDONALD. 2010. Jaguar, livestock, and people in Brazil: realities and perceptions behind the conflict. *In* D. W. Macdonald and A. J. Loveridge (Eds.). *Biology and conservation of wild Felids*, pp. 383-402. Oxford University, New York, EE.UU.
- CUELLAR, E. L. MAFFEI, R. ARISPE AND A. NOSS. 2006. Geoffroy's cats at the northern limit of their range: activity patterns and density estimates from camera trapping in Bolivian dry forest. *Stud. Neotrop. Fauna E.* 41: 169-177.
- DAVIS, M. L., M. J. KELLY AND D. F. STAUFFER. 2011. Carnivore co-existence and habitat use in the Mountain pine Ridge Forest Reserve, Belize. *Anim. Conserv.* 14: 56-65.
- DAVIES, T. J., S. MEIRI, T. G. BARRACLOUGH AND J. L. GITTLEMAN. 2007. Species co-existence and character divergence across carnivores. *Ecol. Lett.* 10: 146-152.
- DAYAN, T. AND D. SIMBERLOFF. 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecol. Lett.* 8: 875-894.
- DE OLIVEIRA, T. G., M. A. TORTATO, L. SILVEIRA, C. B. KASPER, F. D. MAZIM, M. LUCHERINI, A. T. JÁCOMO, J. B. SOARES, R. V. MARQUEZ AND M. SUNQUIST. 2010. Ocelot ecology and its effect on the small-Felid guild in the lowland neotropics. *In* D. W. Macdonald and A. J. Loveridge (Eds.). *Biology and conservation of wild Felids*, pp. 559-596. Oxford University, New York, EE.UU.
- DI BITETTI, M. S., C. DE ANGELO, Y. DI BLANCO AND A. PAVIOLO. 2010. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecol.* 36: 403-412.
- DI BITETTI, M. S., A. PAVIOLO, C. A. FERRARI, C. DE ANGELO AND Y. DI BLANCO. 2008. Differential responses to hunting in two sympatric species of brocket deer (*Mazama americana* and *M. nana*). *Biotropica* 40: 636-645.
- DONADIO, E. AND S. W. BUSKIRK. 2006. Diet, Morphology, and interspecific killing in Carnivora. *Diet, morphology, and interspecific killing in Carnivora.* *Am. Nat.* 167: 524-536.
- DURANT, S. M. 1998. Competition refuges and coexistence: an example from Serengeti carnivores. *J. Anim. Ecol.* 67: 370-386.
- EMMONS, L. H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20: 271-283.
- ESTRADA, C. G. 2008. Dieta, uso de hábitat y patrones de actividad del puma (*Puma concolor*) y el jaguar (*Panthera onca*) en la selva maya, Centroamérica. *Rev. Mex. Mastozool.* 12: 113-130.
- FOSTER, R. J., B. J. HARMSSEN, B. VALDES, C. POMILLA AND C. P. DONCASTER. 2010. Food habits of sympatric jaguars and pumas across a gradient of human disturbance. *J. Zool.* 280: 309-318.
- FOSTER, V. C., P. SARMIENTO, R. SOLLMANN, N. TORRES, A. T. A. JÁCOMO, N. NEGROES, C. FONSECA AND L. SILVEIRA. 2013. Jaguar and puma activity patterns and predator-prey interactions in four Brazilian biomes. *Biotropica* 45: 373-379.
- GOTELLI, N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81: 2606-26-21.
- GOTELLI, N. J. AND D. J. MCCABE. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83: 2091-2096.
- GREGORIO, L. C. 2012. Estimación de algunos parámetros demográficos poblacionales de tepezcutintles (Rodentia: *Cuniculus paca*) en San Antonio Nuevo Paraíso, Santa María Chimalapa, Oaxaca. Informe técnico de residencia profesional, Instituto Tecnológico del Valle de Oaxaca. Oaxaca, México.

- HAINES, A. M. 2006. Is there competition between sympatric jaguar *Panthera onca* and puma *Puma concolor*? *Acta Zool. Sinica* 52: 1142-1147.
- HERNÁNDEZ-SAN MARTÍN, A. D., O. C. ROSAS-ROSAS, J. PALACIO-NUÑEZ, L. A. TARANGO-ARÁMBULA, F. CLEMENTE-SÁNCHEZ AND A. L. HOOGESTEIJN. 2013. Activity patterns of jaguar, puma and their potential prey in San Luis Potosi, México. *Acta Zool. Mex.* 29: 520-533.
- HARMSSEN, B. J., R. J. FOSTER, S. C. SILVER, L. E. T. OSTRO AND C. P. DONCASTER. 2009. Spatial and temporal interactions of sympatric jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) in a Neotropical forest. *J. Mammal.* 90: 612-620.
- HARMSSEN, B. J., R. J. FOSTER, S. C. SILVER, L. E. T. OSTRO AND C. P. DONCASTER. 2011. Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. *Mamm. Biol.* 76: 320-324.
- HINES, J. E. 2006. PRESENCE. Software to estimate patch occupancy and related parameters. <http://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software.html>
- HUNTER, J. Y T. CARO. 2008. Interspecific competition and predation in American carnivores families. *Ethol. Ecol. Evol.* 20: 295-324.
- IUCN. 2013. IUCN Red List of Threatened Species. [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org) Version 2013.2. Fecha de consulta 26 de febrero de 2014.
- JONES, J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. *Auk* 118: 557-562.
- KOVACH COMPUTING SERVICES. 2011. Software Oriana version 4. <http://www.kovcomp.co.uk/oriana/oribroc.html>
- KRONFELS-SCHOR, N. AND T. DAYAN. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 153-81.
- LUCHERINI, M., J. I. REPPUCCI, R. S. WALKER, M. L. VILLALBA, A. WURSTTEN, G. GALLARDO, A. IRIARTE, R. VILLALOBOS AND P. PEROVIC. 2009. Activity pattern segregation of carnivores in the high Andes. *J. Mammal.* 90: 1404-1409.
- LINNELL, J. D. C. Y O. STRAND. 2000. Interference interactions, co-existence and conservation of mammalian carnivores. *Divers. Distrib.* 6: 169-176.
- LIRA-TORRES, I., GALINDO-LEAL, C. AND M. BRIONES-SALAS. 2012. Mamíferos de la selva Zoque, México: riqueza, uso y conservación. *Rev. Biol.Trop.* 60: 781-797.
- MACDONALD, D. W., A. J. LOVERIDGE AND K. NOWELL. 2010. Dramatis personae: an introduction to the wild felids. In D.W. Macdonald and A.J. Loveridge (Eds.). *Biology and conservation of wild felids*, pp. 3- 58. Oxford University, New York, EE.UU.
- MACKENZIE, D. I., L. L. BAILEY AND J. D. NICHOLS. 2004. Investigating species co-occurrence patterns when species are detected imperfectly. *J. Anim. Ecol.* 73: 546-555.
- MACKENZIE, D. I., J. D. NICHOLS, J. A. ROYLE, K. H. POLLOCK, L. L. BAILEY, AND J. E. HINES. 2006. Occupancy estimation and modeling. Inferring patterns and dynamics of species occurrence. Academic Press, Boston, EE.UU.
- MACKAY, P., W. J. ZIELINSKI, R. A. LONG AND J. C. RAY. 2008. Noninvasive research and carnivore conservation. In R. A. Long, P. Mackay, W. J. Zielinski, and J. C. Ray (Eds.). *Noninvasive survey methods for carnivores*, pp. 1-7. Island Press, Washington, EE.UU.
- MARTÍNEZ, A. I. 2012. Monitoreo del cambio de uso del suelo en Los Chimalapas 2000-2003. In D. Ortega del Valle, T. Carranza López and J. Martínez Pérez (Eds.). *Una mirada desde el corazón de la jícara de oro. Experiencias de conservación en la Selva Zoque de Los Chimalapas*, pp. 86-94. WWF-México, Oaxaca, México.
- MICHALSKI, F., R. L. P. BOULHOSA, A. FARIA AND C. A. PERES. 2006. Human-wildlife conflicts in a fragmented Amazonian forest landscape: determinants of large felid depredation on livestock. *Anim. Conserv.* 9: 179-188.
- MONROY-VILCHIS, O., C. RODRÍGUEZ-SOTO, M. ZARCO-GONZÁLEZ AND V. URIOS. 2009. Cougar and jaguar habitat use and activity patterns in central Mexico. *Anim. Biol.* 59: 149-157.

- 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. *J. Mammal.* 87: 808-816.
- NOVACK, A. J., M. B. MAIN, M. E. SUNQUIST AND R. F. LABISKY. 2005. Foraging ecology of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in hunted and non-hunted sites within the Maya Biosphere Reserve, Guatemala. *J. Zool.* 267: 167-178.
- OLIVEIRA-SANTOS, L. G. R., M. G. GRAIPEL, M. A. TORTATO, C. A. ZUCCO, N. C. CÁCERES AND F. V. B. GOULART. 2012. Abundance changes and activity flexibility of the oncilla, *Leopardus tigrinus* (Carnivora: Felidae), appear to reflect avoidance of conflict. *Zool.* 29: 115-120.
- OLGUÍN-MONROY, H. C., L. LEÓN PANIAGUA, U. MELO SAMPER-PALACIOS AND V. SÁNCHEZ-CORDERO. 2008. Mastofauna de la región de Los Chimalapas, Oaxaca, México. In C. Lorenzo, E. Espinoza, and J. Ortega (Eds.). *Avances en el estudio de los mamíferos de México*, pp. 165- 216. Asociación Mexicana de Mastozoología, Ciudad de México, México.
- PALOMARES E. AND T. M. CARO. 1999. Interspecific killing among Mammalian carnivores. *Am. Nat.* 153: 492-508.
- PAVIOLO, A., Y. E. DI BLANCO, C. D. DE ANGELO AND M. S DI BITETTI. 2009. Protection affects the abundance and activity patterns of pumas in the Atlantic forest. *J. Mammal.* 90: 926-934.
- PÉREZ-IRINEO, G. AND A. SANTOS-MORENO. 2013. Riqueza de especies y gremios tróficos de mamíferos carnívoros en una selva alta del sureste de México. *Therya* 4: 551-564.
- RITCHIE, E. G. AND C. N. JOHNSON. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecol. Lett.* 12: 982-998.
- ROMERO-MUÑOZ, L. MAFFEI, E. CUÉLLAR AND A. J. NOSS. 2010. Temporal separation between jaguar and puma in the dry forests of southern Bolivia. *J. Trop. Ecol.* 26: 303-311.
- ROSAS-ROSAS, O. C., L. C. BENDER AND R. VALDEZ. 2008. Jaguar and puma predation on cattle calves in Northeastern Sonora, Mexico. *Rangeland Ecol. Manag.* 61: 554-560.
- SALAS, S. H., L. SCHIBLI AND E. TORRES BAHENA. 2001. La importancia ecológica y biológica. In R. Aparicio (Ed.). *Chimalapas. La última oportunidad*, pp. 29-41. World Wildlife Fund Programa México and Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, Ciudad de México, México.
- SCOGNAMILLO, D., I. E. MAXIT, M. SUNQUIST AND J. POLISAR. 2003. Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. *J. Zool.* 259: 269-279.
- SCHOENER, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- SILVA-PEREIRA, J. E., R. F. MORO-RÍOS, D. R. BILSKI AND F. C. PASSOS. 2011. Diets of three sympatric Neotropical small cats: food niche overlap and interspecies differences in prey consumption. *Mamm. Biol.* 76: 308-312.
- SOLLMANN, R., M. MALZONI FURTADO, H. HOFER, A. T. A. JÁCOMO, N. MUNDIM TÔRRES AND L. SILVEIRA. 2012. Using occupancy models to investigate space partitioning between two sympatric large predators, the jaguar and puma in central Brazil. *Mamm. Biol.* 77: 41-46.
- SUNQUIST, M. AND F. SUNQUIST. 2002. *Wild cats of the world*. The University of Chicago Press, China.
- TREJO, I. 2004. Clima. In J. García-Mendoza, M.J. Ordoñez and M. Briones-Salas (Eds.). *Biodiversidad de Oaxaca*, pp. 67-85. Instituto de Biología, UNAM, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza and World Wildlife Fund, Ciudad de México, México.
- VANDERHOFF, E. N., A. HODGE, B. A. ARBOGAST, J. NILSSON AND T. W. KNOWLES. 2011. Abundance and activity patterns of the margay (*Leopardus wiedii*) at a mid-elevation site in the eastern Andes of Ecuador. *Mastozool. Neotrop.* 18: 271-279.
- WILSON, D. E. AND R. A. MITTERMEIER. 2009. *Handbook of the mammals of the world*. Vol. 1. Carnivores. Lynx editions, Barcelona, España.



ZAR, J. H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice-Hall. New Jersey, EE.UU.

## FIGURES

FIGURE 1. Occupancy probability between pairs of felid species present in Los Chimalapas. For each comparison, species A is smaller in size. L.w. = *Leopardus wiedii*; L. p. = *Leopardus pardalis*; P. c. = *Puma concolor*; P.o. = *Panthera onca*.

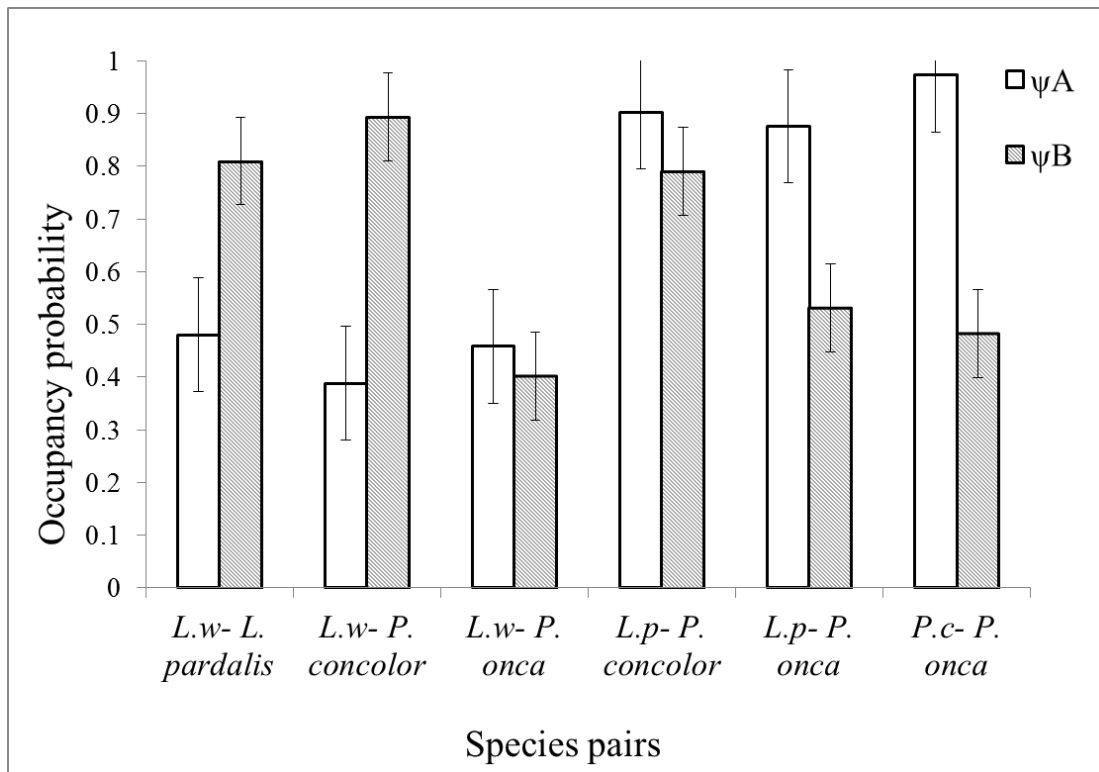
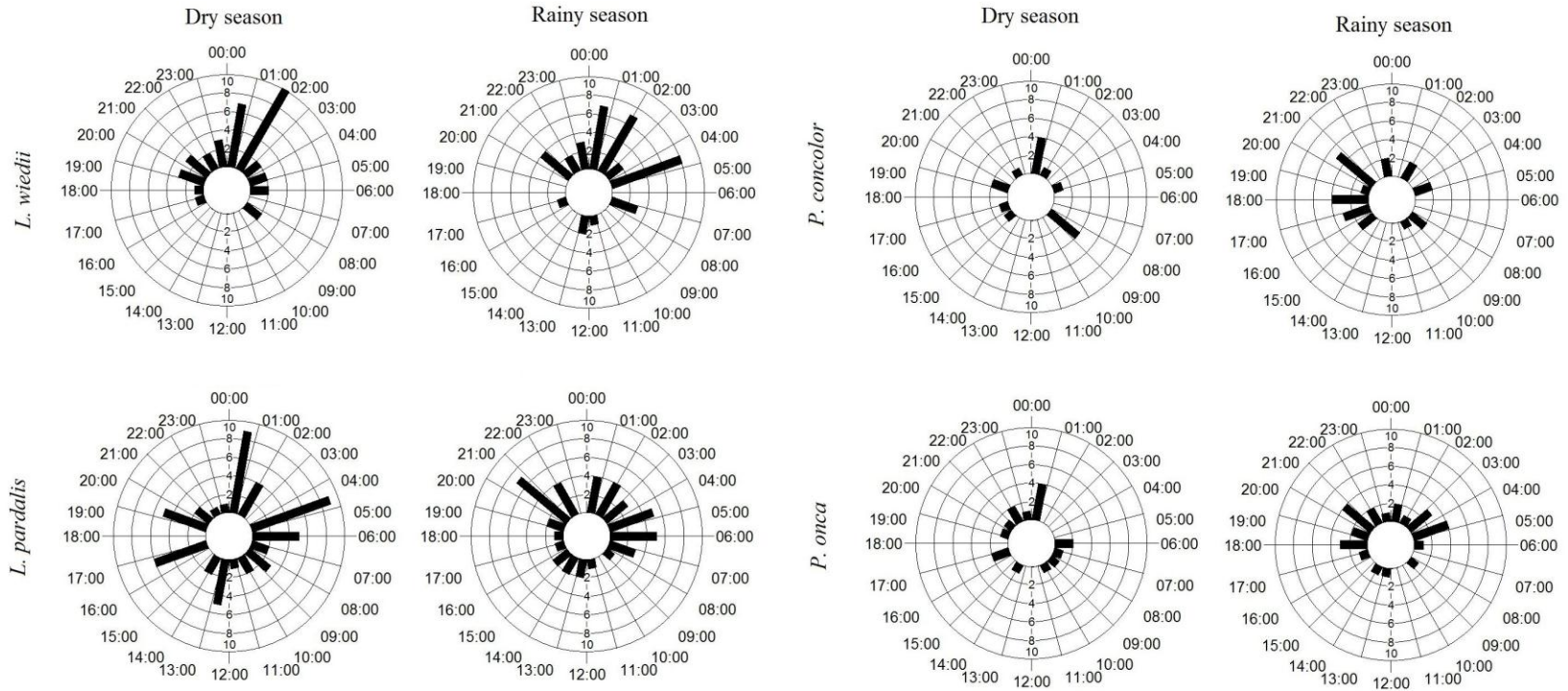


FIGURE 2. Activity pater of carnivore mammal species present in Los Chimalapas, Oaxaca, Mexico.2



SUPPORTING INFORMATION

TABLE S1. Values for occupancy and detection parameters between pairs of felid species present in Los Chimalapas, Oaxaca, in four different environments. FI = interaction factor;  $\psi$  = occupancy probability;  $p$  = species detection probability, given only one species present;  $r$  = species detection probability, given both species are present. Species A is smaller-size for all associations. The value in parenthesis is the parameter standard error.

| Species A          | Species B          | FI         | $\psi_A$   | $\psi_B$   | Livestock  |            | Trail      |            | River      |            | rainforest |            |
|--------------------|--------------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|
|                    |                    |            |            |            | $p_A$      | $r_A$      | $p_A$      | $r_A$      | $p_A$      | $r_A$      | $p_A$      | $r_A$      |
| <i>L. wiedii</i>   | <i>L. pardalis</i> | 1          | 0.48(0.11) | 0.81(0.08) | 0.00       | 0.28(0.04) | 0.00       | 0.34(0.07) | 0.00       | 0.40(0.07) | 0.00       | 0.46(0.07) |
|                    | <i>P. concolor</i> | 0.93(0.31) | 0.39(0.10) | 0.89(0.14) | 0.10(0.12) | 0.18(0.05) | 0.16(0.18) | 0.28(0.07) | 0.25(0.25) | 0.40(0.08) | 0.38(0.31) | 0.55(0.09) |
|                    | <i>P. onca</i>     | 1.62(0.44) | 0.46(0.16) | 0.40(0.10) | 0.24(0.14) | 0.47(0.06) | 0.21(0.13) | 0.43(0.98) | 0.18(0.12) | 0.39(0.09) | 0.16(0.10) | 0.35(0.10) |
| <i>L. pardalis</i> | <i>P. concolor</i> | 1.09(0.13) | 0.90(0.13) | 0.79(0.16) | 0.08(0.10) | 0.23(0.03) | 0.10(0.13) | 0.28(0.05) | 0.13(0.16) | 0.34(0.06) | 0.16(0.20) | 0.41(0.06) |
|                    | <i>P. onca</i>     | 1          | 0.88(0.14) | 0.53(0.15) | 0.22(0.09) | 0.38(0.07) | 0.22(0.09) | 0.38(0.07) | 0.22(0.09) | 0.38(0.07) | 0.22(0.09) | 0.38(0.07) |
| <i>P. concolor</i> | <i>P. onca</i>     | 1          | 0.97(0.08) | 0.48(0.12) | 0.03(0.01) | 0.12(0.03) | 0.04(0.02) | 0.17(0.04) | 0.06(0.03) | 0.24(0.06) | 0.09(0.04) | 0.33(0.07) |

**CAPÍTULO VI**  
**DISCUSIÓN GENERAL**



*Conepatus semistriatus*

**Zorrillo**

## CAPÍTULO VI. DISCUSIÓN GENERAL

Esta tesis aporta información sobre la estructura, uso de recurso y coexistencia de especies del orden Carnivora en Los Chimalapas, Oaxaca, México. A lo largo de los distintos capítulos se analizó el uso de recurso y la coexistencia de mamíferos del orden Carnivora y se respondió a las preguntas sobre si la diversidad de los gremios fue alta pero con pocas especies, si las especies similares presentaron abundancias distintas o segregación de nicho que indicara una estrategia para facilitar su coexistencia, y si hay una limitación por parte de las especies de talla grande sobre las de talla pequeña.

En Los Chimalapas se registraron cinco gremios tróficos que componen el ensamblaje y dos de ellos presentaron una abundancia alta mientras que los otros tres presentaron abundancia menor (Capítulo 2). Sin embargo, las especies dentro de los gremios más abundantes, carnívoro y omnívoro, consumen una diversidad de tipos alimenticios y en distinta frecuencia. Por ejemplo, las especies de hábitos carnívoros *P. onca* y *P. concolor* consumen presas similares, pero en proporción diferente, lo que favorece la presencia conjunta en distintas zonas (Sunquist y Sunquist, 2002; Haines, 2006).

Dentro del gremio carnívoro, cuatro de las cinco especies registradas fueron analizadas y dos de ellas presentaron abundancias más altas de lo observado en otros estudios, *L. wiedii* y *P. concolor*, mientras que las dos restantes, *L. pardalis* y *P. onca*, presentaron abundancias similares a las registradas en otras regiones con vegetación en buen estado de conservación (Kelly et al., 2008; Harmsen et al., 2010). Estos resultados indican que en los Chimalapas no parece presentarse el “efecto pardalis”, donde *L. pardalis* limita la abundancia de otros felinos simpátricos de talla pequeña (de Oliveira et al., 2010), en este caso de *L. wiedii*, pues ambas especies tuvieron una abundancia semejante, e incluso mayor para *L. wiedii* (capítulo III). Sin embargo el efecto limitante de *L. pardalis* sobre *L. wiedii* puede ser visible en otras variables analizadas. Por ejemplo, *L. wiedii* presentó una limitación en el eje temporal, pues su periodo de actividad fue principalmente nocturno, probablemente como resultado de interferencia competitiva de las especies de talla mayor, en particular por la de *L. pardalis*.

Por su parte, *L. pardalis* fue registrada en las mismas trampas cámara y en horarios similares al de las especies de talla grande, por lo que no hay evidencia de una limitación sobre ella, como se ha registrado en otros estudios (Davis et al., 2011; de Oliveira et al., 2010). Mientras, las dos especies de talla grande, *P. concolor* y *P. onca*, coexisten usando los mismos sitios al mismo tiempo (Capítulos IV y V).

Estos resultados sugieren que en Los Chimalapas hay una segregación de nicho de *L. wiedii* debida a la presencia de felinos de mayor talla, mientras que *L. pardalis*, *P. concolor* y *P. onca* coexisten utilizando recursos similares. No se encontró evidencia de una interacción negativa entre ellos, al menos con las variables analizadas.

Posiblemente, en Los Chimalapas otros mecanismos no analizados estén modulando el patrón de coexistencia entre *L. pardalis*, *P. concolor* y *P. onca*. Posiblemente, *L. pardalis* no es reconocido como un competidor para *P. onca* y *P. concolor* (Davis et al., 2011), debido a que hace uso de recursos distintos a los estos depredadores dada su plasticidad ecológica (Sunquist y Sunquist, 2002; de Oliveira et al, 2010). Para el caso de los dos depredadores tope, en distintos estudios sobre su coexistencia los resultados sugieren no hay un mecanismo único que lo posibilita, sino que son varios, entre ellos, el uso de distintos hábitat, periodos de actividad diferentes o dietas de distinta composición facilitan su coexistencia a lo largo de las diversas regiones donde son simpátricas (Emmons, 1987; Haines, 2006; Foster et al., 2013).

En el caso particular de la región de Los Chimalapas, una posible explicación de esta coexistencia, de la abundancia alta de algunas especies, e incluso del patrón de actividad de los Carnívora, es el grado de conservación, heterogeneidad y recursos disponibles de la región, lo que contribuye a que las especies encuentren zonas de refugio y disponibilidad de presas. Datos preliminares no publicados indican abundancias relativas altas para las especies consideradas presa de estos felinos (Sunquist y Sunquist, 2002; Moreno et al., 2006), principalmente de *C. paca*, *D. mexicana* y *T. pecari* y la actividad de algunas de ellas coincide con los máximos de actividad de sus depredadores (Capítulo IV).

Esta región se encuentra en cambio continuo debido a la expansión de la región ganadera y agrícola y del crecimiento de los asentamientos humanos (Salas-Morales et al., 2001). Los efectos de estos cambios repercuten de forma distinta en las especies de



Carnivora, dependiendo de sus características biológicas, de su adaptabilidad y del grado de perturbación (Ferguson y Larivière, 2002; Michalski y Peres, 2005). Dentro del conjunto de especies registradas en este estudio, *L. wiedii* podría ser la más afectada ante los cambios en Los Chimalapas, dado el uso limitado de recursos y por su dependencia arbórea, además de que la presencia de otras especies de felinos de mayor talla corporal limitan sus patrones ecológicos.

Los Chimalapas se encuentran ubicados en la región prioritaria de conservación, Selva Zoque (Arriaga Cabrera et al., 2000), pero también es parte del corredor biológico de *P. onca*, que conecta las poblaciones de la Península de Yucatán con las de la costa Pacífica (Rabinowitz y Zeller, 2010). Adicionalmente, la región de Los Chimalapas presenta conexión con la región de Uxpanapa, Veracruz, que es considerada de importancia biológica, aunque presenta un grado alto de deforestación (80%; Arriaga Cabrera et al., 2000). Así que Los Chimalapas pueden funcionar como un corredor para la dispersión de depredadores entre áreas conservadas y deforestadas.

Esta región alberga el 60% de los Carnivora en México y ocho especies de las 12 registradas en este trabajo se encuentran en alguna categoría de riesgo (Capítulo II). Además están presentes especies que son clave para la presencia de depredadores, pues son sus presas principales: *C. paca*, *D. mexicana*, *D. novemcinctus*, *P. tajacu*, *T. pecari*, *M. temama* o *T. bairdii*. Dos de las cuales, *T. pecari* y *T. bairdii* se encuentran en la categoría de En Peligro de extinción en México (Anónimo, 2010) y como Vulnerable y en Peligro, respectivamente, en el ámbito internacional (IUCN, 2010). Adicionalmente, dos de las cuatro especies más analizadas en este estudio están registradas como Casi Amenazada en el medio internacional, *L. wiedii* y *P. onca*, dos especies (IUCNA, 2010), y fueron estimados parámetros básicos para evaluar el estado de sus poblaciones en esta región. Por ello es conveniente continuar con los estudios de los Carnivora en esta región biodiversa.

### **Recomendaciones finales**

Este trabajo genera varias líneas de investigación con el grupo Carnivora en la región:

1. Este estudio proporciona los primeros datos poblacionales de cuatro especies, pero falta continuar los estudios sobre dinámica poblacional y uso de recursos de los mesodepredadores. Por ejemplo, en otras regiones *E. barbara* y *C. semistriatus* son consideradas comunes, sin embargo en Los Chimalapas se registraron en una proporción baja. Ambas especies se encuentran en alguna categoría de riesgo en la NOM-059 (Anónimo, 2010), además *C. semistriatus* es endémico de México.
2. Este trabajo plantea la posibilidad de que los individuos en dispersión se muevan entre el centro de Los Chimalapas y la región de Uxpanapa, en Veracruz, la cual es un área con tres décadas de pérdida de cobertura selvática. Por lo que es adecuado verificar rutas de dispersión de fauna entre ambas regiones, sobre todo por la importancia del flujo de individuos hacia la región del Uxpanapa.
3. En esta tesis se plantea la posibilidad de que la cantidad de presas sea el factor que determina la abundancia y facilita la coexistencia de depredadores, como sucede en otras regiones (Karanth et al., 2004; Carbone et al., 2011). Por ello es conveniente documentar la disponibilidad de este recurso en la zona, para verificar si la dieta es el eje en que las especies se segregan en Los Chimalapas.
4. La selva de Los Chimalapas se encuentra en cambio continuo, tanto por eventos naturales (e.g., incendios forestales) como por los de origen antropogénicos (e.g., expansión de las regiones ganadera y agrícola, apertura de caminos, etc.), por lo que es necesario continuar con los estudios que documenten los cambios en los tamaños poblacionales de los Carnivora y de sus efectos en otras especies dentro y fuera del orden, de la intensidad de sus interacciones, y como se ven afectadas por las actividades humanas en la región.

## Referencias

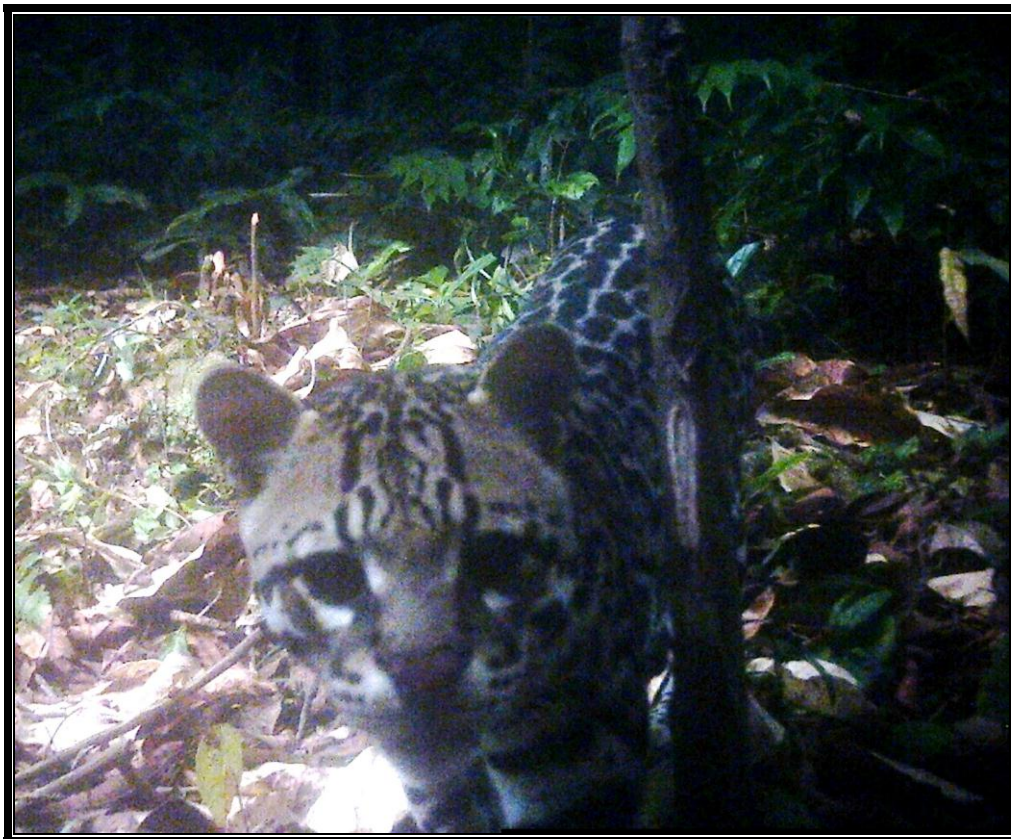
- Anónimo. 2010. NOM-059-SEMARNAT-2010. Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre de 2010. Pp.1-78.
- Arriaga Cabrera, L., J.M. Espinoza-Rodríguez, C. Aguilar-Zúñiga, E. Martínez-Romero, L. Gómez-Mendoza y E. Loza. 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Ciudad de México, México.
- Davis, M.L., M.J. Kelly y D.F. Stauffer. 2011. Carnivore co-existence and habitat use in the Mountain Pine Ridge Forest Reserve, Belize. *Animal Conservation*, 14:56-65.
- Carbone, C., N. Pettorellie y P.A. Stephens. 2011. The bigger they come, the harder they fall: body size and prey abundance influence predator-prey ratios. *Biology Letters*, 7:312-315.
- De Oliveira, T.G., M.A. Tortato, L. Silveira, C.B. Kasper, F.D. Mazim, M. Lucherini. A.T. Jácomo, J.B. Soares, R.V. Marquez y M. Sunquist. 2010. Ocelot ecology and its effect on the small-felid guild in the lowland neotropics. Pp. 559- 596. En: *Biology and conservation of wild Felids* (Macdonald D.W. y A.J. Loveridge, eds.). Oxford University, Nueva York, EE.UU.
- Emmons, L.H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a Neotropical rainforest. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 20:271-283.
- Ferguson, S.H. y S. Larivière. 2002. Can comparing life histories help conserve carnivores? *Animal Conservation*, 5:1-12.
- Foster, V.C., P. Sarmiento, R. Sollmann, N. Torres, A. T.A. Jácomo, N. Negroes, C. Fonseca y L. Silveira. 2013. Jaguar and puma activity patterns and predator-prey interactions in four Brazilian biomes. *Biotropica*, 45:373-379.
- Haines, A.M. 2006. Is there competition between sympatric jaguar *Panthera onca* and puma *Puma concolor*? *Acta Zoológica Sínica*, 52:1142-1147.
- Harmsen, B.J., R.J. Foster, S.C. Silver, L.E.T. Ostro y C.P. Doncaster. 2010. The ecology of jaguars in the Cockscomb Basin Wildlife Sanctuary, Belize. Pp. 403-416. En: *Biology and conservation of wild Felids* (Macdonald, D.W. y A.J. Loveridge, eds.). Oxford University Press, Nueva York, EE.UU.
- Karanth, K.U., J.D. Nichols, N.S. Kumar, W.A. Link y J.E. Hines. 2004. Tigers and their prey: predicting carnivore densities from prey abundance. *Proceeding of the National Academy of Science of the United States of America*, 101:4854-4858.
- Kelly, M.J., A.J. Noss, M.S. Di Bitteti, L. Maffei, R.L. Arispe, A. Paviolo, C. De Angelo y Y.E. Di Blanco. 2008. Estimating puma densities from camera trapping across three study sites: Bolivia, Argentina, and Belize. *Journal of Mammalogy*, 89:408-418.
- Michalski, F. y C.A. Peres. 2005. Anthropogenic determinants of a primate and carnivore local extinctions in a fragmented forest landscape of southern Amazonia. *Biological Conservation*, 124:383-396.
- Moreno, R.S., R.W. Kays y R. Samudio Jr. 2006. Competitive release in diets of ocelot (*Leopardus pardalis*) and puma (*Puma concolor*) after jaguar (*Panthera onca*) decline. *Journal of Mammalogy*, 87:808-816.
- Salas Morales, S.H., L. Schibli y E. Torres Bahena. 2001. La importancia ecológica y biológica. Pp. 29-41. En Chimalapas. La última oportunidad. World Wildlife Fund Programa México y Secretaría de Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, Ciudad de México, México.
- Sunquist, M. y F. Sunquist. 2002. *Wild cats of the world*. The University of Chicago Press, China.
- Rabinowitz, A. y H.A. Zeller. 2010. A range-wide model of landscape connectivity and conservation for the jaguar, *Panthera onca*. *Biological Conservation*, 143, 939-945.

**APÉNDICE 1**

**ECOLOGY OF THE OCELOT (*Leopardus pardalis*,  
CARNIVORA: FELIDAE) IN RAINFORESTS OF  
SOUTHEAST MEXICO**

Gabriela Pérez-Irineo & Antonio Santos-Moreno

Artículo sometido en *Revista de Biología Tropical*



*Leopardus pardalis*

Ocelote

APÉNDICE 1. **Density, distribution, and activity of the ocelot *Leopardus pardalis***  
**(Carnivora: Felidae) in Southeast Mexican rainforests**

Gabriela Pérez-Irineo<sup>1\*</sup> & Antonio Santos-Moreno<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología Animal, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional (IPN), Hornos 1003, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca 71230, México.

gabyirineo@yahoo.com.mx; asantosm90@hotmail.com

\*correspondence

**Abstract:** The ocelot *Leopardus pardalis* is of particular significance in terrestrial communities due to its ecological role within the group of small-sized felids and as a mesopredator. However, despite the reduction of ocelot habitat in Southeast Mexico, there are still very few ecological studies. The following research thus contributes to the literature on some of the ecological aspects of the species in this region. Population density, activity pattern, sex ratio, residence time, and spatial distribution were estimated. Camera trapping was used to conduct research in the region of Los Chimalapas, in the state of Oaxaca, Southeast Mexico. 29 camera stations were established in a rain forest and an area of 22km<sup>2</sup> was covered for two years (March 2011-June 2013). Population density was estimated using Capture-Recapture Models for demographically open populations, circular techniques were used to determine if nocturnal and diurnal activity varied significantly over the seasons, and Multiple Discriminant Analysis was used to determine which of the selected environmental variables best explained ocelot abundance in the region. 103 ocelot records were obtained, with a total sampling effort of 8 529 trap-days. Density of 22-38 individuals/100km<sup>2</sup> was estimated. Ocelot population had a high proportion of transient individuals in the zone (55%), and the sex ratio was statistically equal to 1:1. Ocelot activity was more frequent at night (1:00-6:00am), but it also exhibited diurnal activity throughout the study period. Ocelot spatial distribution was positively affected by the proximity to the village as well as by the amount of prey. The ocelot population here appears to be stable, with a density similar to other regions in Central and South America, which could be attributed to the diversity of prey species and a low degree of disturbance in Los Chimalapas.

**Key words:** camera-trapping, capture-recapture, Los Chimalapas, CJS Model.

Total word count: 7 165

Ocelot *Leopardus pardalis* (Linnaeus, 1758) distribution ranges from the Southern United States to Northern Argentina (Murray & Gardner, 1997; Sunquist & Sunquist, 2002). It is found in a wide variety of habitats where it coexists with other cats such as the jaguar *Panthera onca* (Linnaeus, 1758), the puma *Puma concolor* (Linnaeus, 1771), the margay *Leopardus wiedii* (Schinz, 1821), and the jaguarundi *Puma yagouaroundi* (Lacépède, 1809) (Murray & Gardner, 1997; Sunquist & Sunquist, 2002; de Oliveira et al., 2010). Within these habitats, the ocelot can impact other species due to its role as a mesopredator or through intraguild predation (Sunquist & Sunquist, 2002; de Oliveira et al., 2010). In areas where other large-size predators are absent, such as the jaguar and the puma, this species can become the primary predator.

Some studies indicate that ocelots prefer areas with closed canopy and avoid large open areas (López-González, Brown, & Gallo-Reynoso, 2003; Harveson, Tewes, Anderson, & Laak, 2004; Martínez-Calderas et al., 2011). The ocelot is mainly nocturnal, but in some areas exhibits day time activities (Ludlow & Sunquist, 1987; Caso, 1994). The birth rate is 1:1, the subadults occupy the natal area until sexual maturity is reached, and take several months to occupy the permanent area as adults (Laak, 1991; Caso, 1994; Haines, Tewes, Laack, Grant, & Young, 2005). Diet varies throughout its distribution: prey <100g are more frequent, however medium-sized prey provide greater biomass (de Oliveira et al., 2010).

Ocelot population density varies considerably across its distribution (de Oliveira et al., 2010) and presents a significant relationship with latitude and precipitation. This relationship has enabled the generation of a density model (Di Bitetti, Paviolo, De Angelo, & Di Blanco, 2008a). Ocelot density has been calculated using radio telemetry data (Dillon & Kelly, 2008) and camera trapping (Maffei, Noss, Cuéllar, & Rumiz, 2005; Di Bitetti et al., 2008a). In camera trapping studies, estimates were made using capture-recapture data and demographically closed population models (Trolle & Kéry, 2003; 2005; Kolowski & Alonso, 2010; Díaz-Pulido & Payan, 2011; González-Maya & Cardenal-Porras, 2011). Nonetheless, demographically open population models are the most appropriate for long term research (>3 months) as these models allow for individual entry and exit to the population of interest over time by birth, death, immigration and emigration (Lebreton, Burnham, Clobert, & Anderson, 1992). Although this approximation has been employed in studies of felid populations (Gutiérrez-González, Gómez-Ramírez, & López-González, 2012), it has not yet been applied to ocelots.

Ocelot studies have been conducted in the Southern United States and in Central and South America. In Mexico, studies have been carried out in the Northern, Western, and central parts of the country in several habitat types, including dry tropical forest, submontane matorral, xeric shrublands and deciduous forest. Studies of Carnivora species in Southeast Mexico are few (Ceballos, Chávez, List, & Zarza, 2007; Torres, 2009), even though this region has a high concentration of biodiversity in Carnivora (Valenzuela & Vázquez, 2007). Moreover, this region is also covered by rainforest, which is one of the most vulnerable habitats (Reyes, Mas, & Velázquez, 2010).

The region of Los Chimalapas is located in the Selva Zoque, Southeast Mexico, and it is one of the largest rainforest tracts in Mesoamerica (Salas, Schibli, & Torres, 2001). It stands out for having more than 300 000ha of semi-deciduous tropical forest and tropical

rain forest and more than 40% of Mexico's vertebrates, 9 (22%) of which are endemic to Mexico (Salas et al., 2001; Lira-Torres, Galindo-Leal, & Briones-Salas, 2012). Although the deforestation rate is low in Los Chimalapas, constant change in the forest cover is increasing, mainly in areas near water bodies and villages, but it is unknown if these areas are used by the species. Additionally, constant change can generate changes at the community or population levels. Given these changes, it is convenient to conduct studies on the abundance of species in these environments and their trends over time. Ocelots are particularly important due to their ecological role within the felid assemblage as a mesopredator, however their population status and spatial distribution in this region are unknown. This ocelot ecology study aims to contribute information on population density, activity patterns, sex ratio, residence, and spatial distribution in Los Chimalapas.

## MATERIALS AND METHODS

**Study Site:** San Antonio Nuevo Paraíso is located in the Northern part of the Los Chimalapas (94°21'20" N-17°09'42" W), in the municipality of Santa María Chimalapa. Its vegetation includes tropical rain forest and chaparral. The regional climate is hot and humid, with annual temperatures ranging from 22 to 26°C, and an annual precipitation of 2 000 to 2 500mm (Trejo, 2004). The wet season lasts from June to December and the dry season from January to May. San Antonio Nuevo Paraíso has 140 inhabitants with cornfield and livestock areas.

**Data Collection:** From March 2011 to June 2013, 29 sampling stations were installed, 22 of them equipped with one camera trap, and seven with two cameras operating independently. Traps were located on both sides of the trail in order to obtain images of both flanks of the animals so as to recognize them in subsequent shots (Trolle & Kéry, 2003; Di Bitteti, Paviolo, & De Angelo, 2006). Un-baited traps were placed at a height of 30cm above ground, in the rainforest adjacent to rivers (3 traps), inside the forest (14), on trails (four), and in areas adjacent to livestock (five). Because of the particular topographic conditions of Los Chimalapas, and as the minimum home range of a male (3.5km<sup>2</sup>) includes two or three females (Sunquist & Sunquist, 2002), traps were spaced from 0.5 to 1.5km apart. The initial model was Wildgame IR4 4MP Digital Game Scouting Camera, and traps that failed were replaced by a ScoutGuard SG550/SG550V 5MP and a Bushnell Trophy Cam 5MP. All traps were programmed to stay active 24h. The delay period between photographs was set to 1min.

A preliminary filter was applied to avoid data duplication (Di Bitteti et al., 2006; Monroy-Vilchis, Zarco-González, Rodríguez-Soto, Soria-Díaz, & Urios, 2011). For abundance calculations, all photographs taken by a trapping station during a 24h period constituted a single independent record. Individual identifications were made according to spot patterns (Trolle & Kéry, 2003). Due to a lack of photos of both flanks for each individual, analysis was based on the flank with the greater number of records. A capture-recapture history was built for each identified ocelot: their presence was established monthly and each month was considered a sampling occasion. Ocelot abundance was obtained using the Cormack-Jolly-Seber (CJS) open population model. Closed-population

assumptions were evaluated with CloseTest (Stanley & Richards, 1999) and the CJS model assumptions with U-CARE (Choquet, Lebreton, Gimenez, Reboulet, & Pradel, 2009).

The CJS model assumes that each capture is an independent event, that capture and survival probabilities at a single capture occasion are the same for all animals, that capture and survival probabilities are equal across time intervals, and that any emigration is permanent (Lebreton et al., 1992; Lindenmayer, Lacy, & Viggers, 1998). This model only includes two parameters: survival probability ( $\Phi$ ) and capture probability ( $p$ ), whereas the original Jolly-Seber model allowed for the estimation of apparent survival rates, capture rates, population sizes, and the number of new animals (Pollock, 1982), consequently the CJS model provides greater accuracy in the estimations (Lindenmayer et al., 1998). The survival probability and the capture probability can vary or remain constant over time. The candidate models were: (1) constant  $\Phi$  and  $p$ , [ $\Phi p$ ]; (2) constant  $\Phi$  and  $p$  varying through time (expressed in year: 2011, 2012, and 2013), [ $\Phi p_t$ ]; (3)  $\Phi$  varying over time and constant  $p$ , [ $\Phi_t p$ ]; and (4) both  $\Phi$  and  $p$  vary over time, [ $\Phi_t p_t$ ] (Lebreton et al., 1992). The best model was selected using the Quasi-Akaike Information Criterion (QAIC; Burnham & Anderson, 2002). Model parameters were adjusted to minimize overdispersion due to extrabinomial variation dividing the observed value of  $c$ -hat from the original data by the mean of the simulated values of  $c$ -hat from 1 000 pseudo-samples generated through the bootstrap parametric method (Santos-Moreno, Briones-Salas, & López-Wilchis, 2007). The program Mark 6.0 was used to run model construction and analysis (Cooch & White, 2012). Once the final model was selected, population size ( $N$ ) was calculated as the number of observed individuals divided by the capture probability (Lindenmayer et al., 1998).

In order to estimate the effective sampling area, we calculated the minimum convex polygon area defined by all trapping stations plus a buffer size. As there is still debate about the calculation of buffer size for an effective sampling area (Maffei et al., 2005; Trolle & Kéry, 2005; Dillon & Kelly, 2008; Maffei & Noss, 2008), both the mean maximum distance moved by ocelots caught on two or more occasions (MMDM), and half the MMDM ( $1/2$ MMDM) we used. The variance of area was estimated follow Karanth and Nichols (1998). Density was calculated as the estimated number of individuals by the CJS capture-recapture model divided by the effective sampling area, and extrapolated to a  $100\text{km}^2$  area.

Due to the close distance between the traps, it was important to evaluate whether the observed camera trap captures at one site was independent on the neighboring sites. So, we used Moran Index ( $I$ ) to evaluate spatial autocorrelation (Sokal & Oden, 1978) in the camera trap captures. Under the null hypothesis of no spatial autocorrelation, Moran's  $I$  has the expected value approaching zero in absence of autocorrelation, with positive and negative values indicating positive and negative autocorrelation, respectively. The tests were using ArcGis 9.3 (Esri, 2008); the inverse distance was used for the computations.

In order to describe activity patterns, all photographs taken by each sampling station within a 1h span were considered as a single record (Di Bitetti et al., 2006). The 24h were grouped into one-hour periods, and each photographic record was classified within those intervals. The diurnal activity lasted from 6:00am-20:00pm, and the nocturnal from 20:00pm-06:00am. Circular techniques (Zar, 1999) were used to analyze whether nocturnal and diurnal activity varied significantly through the seasons. We first tested if activity



differed from day and night for each season per year. The activity between dry and wet seasons was then compared. The Mardia-Watson-Wheeler test was used to test if activity varied between seasons, and the Watson  $U^2$  test was applied if the observations were less than 10. Statistical tests were performed with the software Oriana version 4 (Kovach Computing Services, 2011), and the significance of the test was  $p \leq 0.05$ .

To estimate the sex ratio, each identifiable individual was classified into male (testicle presence) and female (without testicle presence). The ratio was expressed as the number of males per female (male:female). A binomial test was performed to determine if the ratios differed significantly from a 1:1 ratio, and the test was significant at  $p < 0.05$ . We counted the period of residence of each individual as the number of months from the first capture to last re-capture.

A Multiple Discriminant Analysis was used to determine which of the selected environmental variables best explains ocelot abundance in the region. The response variable was the number of ocelot records, which were grouped into three record classes: 1=zero record; 2=from one to four records; and 3=more than five. The predictor variables were the following: distance from water bodies (DWB); distance from nearest village (DNV); distance to cornfields and livestock (DCP); altitude (ALT); number of prey records (PR) for each camera trap location; and, habitat (HAB). The habitat was classified as 1=livestock; 2=trail; 3=rivers; and 4=inside the forest. Distances were measured in kilometers, and altitude in meters. Prey species considered had a weight of  $\leq 10$ kg. All values were standardized by dividing each value by the respective variable's maximum. Spatial data from variables was calculated using ArcGis 9.3 (Esri, 2008; Inegi, 2000), and statistical analyses with Statistica 7 (Statsoft, 2005), and NCSS 2007 (Hintze, 2010).

## RESULTS

The total sampling effort was 8 529 trap-days; 543 pictures were of the order Carnivora, of which 128 were ocelots, representing 103 individual records. From the 103 ocelot photographs, 33 could not be identified to an individual level because of poor photograph quality, lighting or position of the animal. From the remaining 70, 34 were right-side pictures, enabling the identification of nine individuals (Table 1); 36 left-side pictures were obtained, with five identified individuals. Two individuals were identified from both sides. Thus, the capture-recapture history matrix was built with right-side picture data, but adding the data of identified individual for both sides, so that the number of records was 57.

The ocelot population was not closed ( $\chi^2=223.47$ ; d.f.=20;  $p=0.000$ ). There were no additions ( $p=0.99$ ), however there were population losses ( $p=0.00$ ). As for the CJS model assumptions, neither the presence of transiting individuals ( $p=0.24$ ) nor the camera trap effects in mark and capture history ( $p=0.30$ ) were significant. Camera-trap captures were spatially independent in total captures (Moran  $I=-0.024$ ,  $p=0.97$ ), captures in 2011 ( $I=-0.015$ ,  $p=0.95$ ), 2012 ( $I=0.062$ ,  $p=0.75$ ), and 2013 ( $I=-0.475$ ,  $p=0.23$ ).

After adjusting parameters with the overdispersion correction factor ( $c\text{-hat}=0.88$ ), the best model was  $[\Phi_t, p]$ , supported by 75% of the data. The second best model was  $[\Phi_t, p_t]$ , supported by 16% of the data (Table 2). According to the best model, estimate

abundance was 20.13(SE=0.08). There were five individuals in two or more trap locations, with an average maximum distance traveled of 2.6km, so density was 38 individuals/100km<sup>2</sup> (95% Confidence Interval=29-56) with ½MMDM, and 22 individuals/100km<sup>2</sup> (95% Confidence Interval=17-32) with MMDM (Table 3).

We obtained 104 independent records from which to describe activity patterns. The ocelot was more active at night, but it also showed diurnal activity throughout the study period. Maximum activity occurred between 1:00-6:00am (Fig. 1). The differences between nocturnal and diurnal activity in each period were significant ( $p < 0.05$ ) and so a separate analysis was carried out. Because within each season (dry or wet) the differences between years (2011, 2012 and 2013) for nocturnal ( $U^2$  of the Watson test<sub>wet season</sub>=0.051,  $p > 0.5$ ;  $U^2_{dry season}$ =0.138,  $p > 0.1$ ) or diurnal activity ( $U^2_{wet season}$ =0.057,  $p > 0.5$ ;  $U^2_{dry season}$ =0.029,  $p > 0.5$ ) were not significant, the data between years was pooled as a single sample in final analysis. The differences in nocturnal activity between the wet and dry seasons were not significant (W of the Mardia-Watson-Wheeler test=1.047,  $p = 0.59$ ) and the differences in diurnal activity between the two periods were not significant (W=0.37,  $p = 0.83$ ).

Three females and five males were recorded, and one individual was not classified. The sex ratio was 1:0.6, but it was not significantly different from 1:1 ( $z = 0.35$ ,  $p = 0.72$ ). Regarding presence, five of nine ocelots (55%) were observed during a single month, one for 10 months, one for 12, one for 16, and one for 23 (mean=7.33, 95% confidence interval from four to 10 months) (Table 1).

Discriminant Function 1 explained 71% of total variance. The most important variable was the proximity to the village and, for the Discriminant Function 2, the number of prey records. Both functions show a tendency for trap grouping in function of ocelot abundance classes, particularly in discriminating the sites without ocelot records (Fig. 2). Stations with the highest number of ocelot records showed a high number of prey records (mean=58.3) and were 3-6km from the village. In contrast, stations without ocelot records showed a low value of prey records (mean=3.4) and were 5-8km from the village (Table 4).

## DISCUSSION

The estimated ocelot population density in Los Chimalapas was 38 individuals/100km<sup>2</sup>. This density was within the range of 6 to 106 individuals/100km<sup>2</sup>, observed in the tropical deciduous forest, tropical oaks forest or subtropical thornscrub in the North and Center of Mexico (López-González et al., 2003; Martínez, 1997). In other rainforests in Southeast Mexico, the density was 14 individuals/100km<sup>2</sup> (Torres, 2009), so, the density in Los Chimalapas was higher. In other eco-regions such as Los Llanos in Venezuela, the Pantanal in Brazil or the dry forest in Bolivia, the calculated density was from 11 to 59 individuals/100km<sup>2</sup> (Ludlow & Sunquist, 1987; Maffei et al., 2005; Trolle & Kéry, 2003; 2005; Díaz-Pulido & Payan Garrido, 2011), and in other similar rainforests in the Americas, densities were from 8 to 75 individuals/100km<sup>2</sup> (Di Bitetti et al., 2006; 2008a; Kolowki & Alonso, 2010; González-Maya & Cardenal-Porras, 2011). Therefore, the population density observed in Los Chimalapas is neither high nor low in comparison with these regions.

The capture-recapture models for closed populations are widely used in the estimation of ocelot population size, but until now, the open population models had not been used for this species. Open population models are the most appropriate choice when studies are carried out over a longer time period, when populations show additions and/or losses, such as the ocelot population in Los Chimalapas, something which is not considered in closed population models (Lebreton et al., 1992). Despite the distance of the traps, captures were spatially independent and model assumption was not violated. The CJS model can produce biases in the parameter estimation due to the violation of the other assumptions (equal probabilities of capture and survival, and the permanence and migration) because there were variations between individuals in terms of age, sex, or migration of the ocelot (Laak, 1991; Caso, 1994). Open population models allow us to observe variations in certain parameters over time (Gutiérrez-González et al., 2012). Thus, this model is a suitable tool for the study of populations that require long-term monitoring, and it is useful for the implementation of effective strategies for carnivore conservation in the region.

It has been observed in previous studies that the ocelot density is high in ecoregions near the equator and with high rainfall. The generated model indicates that ocelot densities decrease with latitude and increase with rainfall (Di Bitetti et al., 2008a). The CJS model estimation was consistent with patterns of abundance according to this model: 37 to 56 individuals/100km<sup>2</sup> using the model of latitude and precipitation, respectively. So, the geographic location of Los Chimalapas may be a determining factor in ocelot density. Los Chimalapas is considered a well-preserved region: about 90% of the forest is conserved and the presence of human activity and the proportion of livestock areas are low (Ortega del Valle, Carranza, & Martínez, 2012). The ocelot density tends to be higher in better preserved areas than in those exposed to human activity: 20-56 compared with 11 individuals/100km<sup>2</sup>, respectively (Trolle & Kéry, 2003; Di Bitetti et al., 2006).

The region has a significant variety of potential prey species, but there is no data on ocelot diet in the area. However, studies in rainforests in Central and South America indicate that small mammals are most common in the ocelot diet, but that the Central American agouti *Dasyprocta punctata* (Saussure, 1860) and the paca *Cuniculus paca* (Linnaeus, 1776) are also important in terms of biomass and frequency (Moreno, Kays, & Samudio, 2006; de Oliveira et al., 2010). These species are present in Los Chimalapas with high relative abundances: about 19% of total records were for these two species (G. Pérez, unpublished). In surrounding areas, the *C. paca* population was high, in comparison to other area: 67-70 individuals/100km<sup>2</sup> (Parroquin, Gallina, Aguirre, & Pérez, 2010; Santos-Moreno & Pérez-Irineo, 2013). This prey species constitute a food base able to sustain predator populations, such as the ocelot. In other habitats, the density of predators like the tiger *Panthera tigris* (Linnaeus, 1758; Karanth, Nichols, Kumar, Link, & Hines, 2004), the jaguar (Polisar et al., 2003), and others (Carbone, Pettorelli, & Stephens, 2011) was positively correlated with prey density.

Sex ratio in the ocelot population of Los Chimalapas was 1:1. In contrast, in South American populations, the number of females was greater than that of males (Ludlow & Sunquist, 1987; Di Bitetti et al., 2006). The males move more widely, for the search of an available home range, the defense of territory, or for the reproduction, so that they were

recorded more frequently (Laak, 1991; Caso, 1994). While no offspring or young were found during the study period, one of the identified females was pregnant during the dry season of 2011, suggesting that the ocelot population was reproductive.

The population seems to include an important percentage of transient individuals; 50% of identified individuals were observed in the area only during a single month, and only two individuals remained in the area for more than 16 months. Based on other wide studies (>2.5 years), young ocelots disperse and establish a home range after the 14-35 months of age (Laak, 1991; Haines et al., 2005; Mares, Moreno, Kays, & Wikelski, 2008). Due to the duration of this study (27 month), there is some uncertainty as to the classification of these two individuals as residents, however it also provides insight into this parameter in the ocelot population in the area. The transient individuals could have migrated to other areas, such as Sierra Tres Picos, in Central Los Chimalapas or as the Uxpanapa region in Veracruz. Both regions are important flora and fauna preservation areas (Salas et al., 2001).

In Los Chimalapas, the ocelot showed primarily nocturnal activity. However, the diurnal activity was present throughout the study period. In several studies, the ocelot activity was primarily nocturnal (18:00–6:00), with little diurnal activity (Ludlow & Sunkuist, 1987; Emmons, 1988; Maffei et al., 2005; Di Bitetti et al., 2006). In other studies, 38% of the activity was diurnal (Caso, 1994). The amplitude of the activity pattern recorded in Los Chimalapas may result from two factors: the availability of prey both day and night, and low human activity and poaching in the area.

Although the paca's activity pattern is variable throughout its distribution, in San Antonio Nuevo Paraíso the species was nocturnal (Gregorio, 2012); whereas the agouties were diurnals (G. Pérez, unpublished). The relationship between mesopredator activity and prey has been observed in other studies (Ludlow & Sunkuist, 1987), as well as for other predator species such as the puma, the jaguar and the tiger (Paviolo, Di Blanco, De Angelo, & Di Bitetti, 2009; Harmsen, Foster, Silver, Ostro, & Doncaster, 2011).

On the other hand, human presence was scarce in the area and poaching was only for local consumption, therefore, the ocelot was active without the risk of being hunted and their activity was wider than in other regions. In the Yucatan Peninsula, Mexico, the ocelot activity was nocturnal (Torres, 2009). In this region, the climatic conditions are similar to Los Chimalapas, but with a long history of disturbance. In regions where the ocelot is hunted, its activity is completely nocturnal (Sunkuist & Sunkuist, 2002). It can thus be established that the quality of the region and the presence of prey determine activity rather than the physical conditions. In other species, the activity amplitude was also less in areas with human activity. Pumas show activity during both periods of the day in areas or seasons with low poaching; on the other hand, they were mainly nocturnal in areas with high poaching (Paviolo et al., 2009). In canids, the activity shifts as a strategy to avoid human contact (Kitchen, Gese, & Schauster, 2000). This same pattern was observed in cat's larger prey in other regions (Di Bitetti, Paviolo, Ferrari, De Angelo, & Di Blanco, 2008b).

In this study, the proximity to the water supply and livestock areas does not seem to affect the ocelot presence, probably due to the abundance of water in the region. Perhaps at on a larger scale this effect would be different, as with other felids (Hatten, Averil-Murray, & Van Pelt, 2003; Monroy-Vilchis, Rodriguez-Soto, Zarco-González, & Urios, 2009). In

contrast, ocelot spatial distribution was positively affected by the proximity to the village and the greater amount of prey. No vehicular traffic exists in the region, and pressure of human activities is considered low. So, the ocelot occupies different areas without the risk of vehicular collision or poaching.

In Los Chimalapas, potentially useable areas for livestock were used by the ocelot, such as areas near the village. These areas have dense vegetation cover, but if vegetation cover is reduced, the ocelot would avoid them. The ocelot supports some degree of disturbance, but they are dependent on dense cover (Sunquist & Sunquist, 2002; Harveson et al., 2004; de Oliveira et al., 2010). An increase in open areas would negatively affect the ocelot movement and dispersion routes (Haines et al., 2005; Harveson et al., 2004; Grigione et al., 2009) and consequently the ocelot distribution pattern. This species occupies a wide range of microhabitats and uses trails and roads, indicating a wide ecological plasticity (Murray & Gardner, 1997; Sunquist & Sunquist, 2002).

The ocelot is listed as an endangered species by Mexican law (Semarnat, 2010); it is among the ten species with the highest conservation priority in the country (Valenzuela & Vázquez, 2007). In Los Chimalapas, the ocelot population enjoys ecological and environmental conditions that favor its presence in the mid and long term. However, changes in vegetation cover will affect the ocelot population, activity and, distribution in the long-term. Thus, it is important to continue long-term ecological studies on different species and their possible population shifts with appropriate analytical tools.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank the San Antonio Nuevo Paraíso community in Mexico for the facilities granted; IDEAWILD for the donated materials; the Laboratorio de Análisis Geoespacial, CIIDIR-IPN Unidad Oaxaca for support on geographical information; CONACyT for a scholarship provided to the first author; and IPN for funding (Projects SIP-20110395, SIP-20120962, and SIP-20131154 to A. Santos-Moreno). We thank R. del Castillo, M. Garcia, G. Ramos, R. Solano, and the three anonymous reviewers for their suggestions on the realization of the manuscript.

**Resumen:** El ocelote *Leopardus pardalis* es importante en comunidades terrestres debido a su papel ecológico dentro del ensamble de felinos de tallas pequeñas y como mesodepredador. A pesar de la disminución del hábitat del ocelote en el sureste de México, son pocos los estudios ecológicos. El siguiente trabajo presenta una contribución de algunos aspectos ecológicos de la especie en esta región. Se estimó la densidad poblacional, patrón de actividad, proporción de sexos, tiempo de residencia y distribución espacial del ocelote. El estudio se llevó a cabo mediante fototrampeo dentro de Los Chimalapas, en el estado de Oaxaca, sureste de México. Se establecieron 29 estaciones dentro de la selva alta y se cubrió un área de 22Km<sup>2</sup>, durante dos años (marzo 2011-junio 2013). La densidad fue estimada usando Modelos de Captura-Recaptura para poblaciones demográficamente abiertas, las técnicas circulares fueron usadas para determinar si la actividad nocturna y diurna varió significativamente entre épocas y, un análisis discriminante múltiple fue usado para conocer cuáles variables explican mejor la abundancia del ocelote en la región. Se

obtuvieron 103 registros de ocelote con un esfuerzo de 8 529 días-trampa. Se estimó una densidad de 22-38 individuos/100km<sup>2</sup>. La población del ocelote tuvo un porcentaje alto de transeúntes (55%) y la proporción de sexos fue estadísticamente similar de 1:1. El ocelote estuvo más activo en la noche (1:00-6:00am), pero exhibió actividad diurna durante todo el periodo de estudio. La distribución espacial estuvo afectada positivamente por la proximidad a poblados y por la cantidad de presas. La población del ocelote parece estable, con una densidad similar a otras regiones de Centro y Sudamérica, quizá debido a la diversidad de especies presa y al grado bajo de perturbación en Los Chimalapas.

**Palabras clave:** captura-recaptura, fototrampeo, Los Chimalapas, Modelo CJS.

## REFERENCES

- Burnham, K. P. & D. R. Anderson. (2002). *Model Selection and Inference –A Practical Information- Theoretic Approach*. Nueva York: Springer-Verlag.
- Carbone, C., N. Pettorelli & P. A. Stephens. (2011). The bigger they come, the harder they fall: body size and prey abundance influence predator-prey ratios. *Biology Letters*, 7, 312-315. (doi:10.1098/rsbl.2010.0996).
- Caso, A. (1994). *Home range and habitat use of three neotropical carnivores in Northeast Mexico*. M. Sc. thesis. Kingville: Texas University.
- Ceballos, G., C. Chávez, R. List & H. Zarza. (2007). *Conservación y manejo del jaguar en México. Estudios de caso y perspectivas*. Ciudad de México: Alianza WWF/Telcel, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, UNAM, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas & EcoCiencia S.C.
- Cooch, E. & G. White. (2012). *Program Mark. Analysis of data from marked individuals. A gentle introduction*. Nueva York: Connell University.
- Choquet, R., J. D. Lebreton, O. Gimenez, A. M. Reboulet & R. Pradel. (2009). U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating Capture-Recapture data. *Ecography*, 32, 1071-1074. (doi:10.1111/j.1600-0587.2009.05968.x).
- de Oliveira, T. G., M. A. Tortato, L. Silveira, C. B. Kasper, F. D. Mazim, M. Lucherini. A. T. Jácomo, J. B. Soares, R. V. Marquez & M. Sunquist. (2010). Ocelot ecology and its effect on the small-felid guild in the lowland neotropics. En D.W. Macdonald & A.J. Loveridge (eds.). *Biology and conservation of wild felids* (p. 559-596). Nueva York: Oxford University Press.
- Di Bitetti, M. S., A. Paviolo & C. De Angelo. (2006). Density, habitat use and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. *Journal of Zoology*, 270, 153-163. (doi:10.1111/j.1469-7998.2006.00102.x).
- Di Bitetti, M. S., A. Paviolo, C. D. De Angelo & Y. E. Di Blanco. (2008a). Local and continental correlates of the abundance of a Neotropical cat, the ocelot (*Leopardus pardalis*). *Journal of Tropical Ecology*, 24, 189-200. (doi:10.1017/S0266467408004847).
- Di Bitetti, M. S., A. Paviolo, C. A. Ferrari, C. D. De Angelo & Y. E. Di Blanco. (2008b). Differential responses to hunting in two sympatric species of brocket deer (*Mazama americana* and *M. nana*). *Biotropica*, 40, 636-645. (doi:10.1111/j.1744-7429.2008.00413.x).
- Díaz-Pulido, A. & E. Payan. (2011). Densidad de ocelotes (*Leopardus pardalis*) en Los Llanos Colombianos. *Mastozoología Neotropical*, 18, 63-71. (Recovered from <http://www.redalyc.org/pdf/457/45719986005.pdf>).
- Dillon, A. & M. J. Kelly. (2008). Ocelot home range, overlap and density: comparing radio telemetry with camera trapping. *Journal of Zoology*, 275, 391-398. (doi:10.1111/j.1469-7998.2008.00452.x).
- Emmons, L. H. (1988). A field study of ocelot (*Felis pardalis*) in Peru. *Review d'Ecologie*, 43 133-157.
- Esri. (2008). ArcGis version 9.3. <http://www.esri.com/software/arcgis>

- González-Maya, J. F. & J. Cardenal-Porras. (2011). Ocelot density in the Caribbean slope of the Talamanca region, Costa Rica. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 22, 355-360. (doi:10.4404/Hystrix-22.2-4675).
- Gregorio, L. C. (2012). *Estimación de algunos parámetros demográficos poblacionales de tepezcuintle (Cuniculus paca) en San Antonio Nuevo Paraíso, Santa María Chimalapa, Oaxaca*. Informe técnico de Residencia Profesional. Oaxaca: Instituto tecnológico del Valle de Oaxaca.
- Grigione, M. M., K. Menke, C. López-González, R. List, A. Banda, J. Carrerea, R. Carrera, A. J. Giordano, J. Morrison, M. Sternberg, R. Thomas & B. Van Pelt. (2009). Identifying potential conservation areas for felids in the USA and Mexico: integrating reliable knowledge across an international border. *Oryx*, 43, 78-86. (doi:10.1017/S0030605308002019).
- Gutiérrez-González, C. E., M. Á. Gómez-Ramírez & C. A. López-González. (2012). Estimation of the density of the near threatened jaguar *Panther onca* in Sonora, Mexico, using camera trapping and an open population model. *Oryx*, 46, 431-437. (doi:10.1017/S003060531100041X).
- Haines, A. M., M. E. Tewes, L. L. Laack, W. E. Grant & J. Young. (2005). Evaluating recovery strategies for an ocelot (*Leopardus pardalis*) population in the United States. *Biological Conservation*, 126, 512-522. (doi:10.1016/j.biocon.2005.06.032).
- Harmsen, B. J., R. J. Foster, S. C. Silver, L. E. T. Ostro & C. P. Doncaster. (2011). Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. *Mammalian Biology*, 76, 320-324. (doi:10.1016/j.mambio.2010.08.007).
- Harveson, P. M., M. E. Tewes, G. L. Anderson, & L. L. Laak. (2004). Habitat use by ocelots in south Texas: implications for restoration. *Wildlife Society Bulletin*, 32, 948-954. (doi:10.2193/0091-7648(2004)032[0948:HUBOIS]2.0.CO;2).
- Hatten, J. R., A. Averril-Murray & W. E. Van Pelt. (2003). *Characterizing and mapping potential jaguar habitat in Arizona*. Nongame and Endangered Wildlife Program, Technical Report 203. Arizona: Game and fish Department.
- Hintze, J. (2010). *NCSS Statistical data analysis software*. <http://www.ncss.com>
- Inegi. (2000). *Red hidrológica escala 1:50 000 y modelo digital de elevación 1:50 000*. <http://www.inegi.org.mx>
- Karanth, K. U. & J. D. Nichols. (1998). Estimation of tiger densities in India using photographic captures and recaptures. *Ecology*, 79, 2852-2862. (doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2852:EOTDII]2.0.CO;2).
- Karanth, K. U., J. D. Nichols, N. S. Kumar, W. A. Link & J. E. Hines. (2004). Tigers and their prey: predicting carnivore densities from prey abundance. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 4854-4858. (doi:10.1073/pnas.0306210101).
- Kitchen, A. M., E. M. Gese & E. R. Schauster. (2000). Changes in coyote activity patterns due to reduced exposure to human persecution. *Canadian Journal of Zoology*, 78, 853-857. (doi:10.1139/z00-003).
- Kolowski, J. M. & A. Alonso. (2010). Density and activity patterns of ocelots (*Leopardus pardalis*) in northern Peru and the impact of oil exploration activities. *Biological Conservation*, 143, 917-925. (doi:10.1111/j.1469-7998.2006.00102.x).



- Kovach Computing Services. (2001). *Software Oriana version 4*.  
<http://www.kovcomp.co.uk/oriana/oribroc.html>
- Laak, L. L. (1991). *Ecology of the ocelot (Felis pardalis) in south Texas*. M. Sc. Thesis. Kingsville: Texas University.
- Lebreton, J. D., K. P. Burnham, J. Clobert & D. R. Anderson. (1992). Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animal: A unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62, 67-118. (doi:10.2307/2937171).
- Lindenmayer, D. B., R. C. Lacy & K. L. Viggers. (1998). Modeling survival and capture probabilities of the mountain brushtail possum (*Trichosurus caninus*) in the forests of southeastern Australia using trap-recapture data. *Journal of Zoology*, 245, 1-13. (doi:10.1111/j.1469-7998.1998.tb00066.x).
- Lira-Torres, I., C. Galindo-Leal & M. Briones-Salas. (2012). Mamíferos de la Selva Zoque, México: riqueza, uso y conservación. *Revista de Biología Tropical*, 60, 781-797. (Recovered from [http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0034-77442012000200022&lng=es](http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442012000200022&lng=es)).
- López-González, C. A., D. E. Brown & J. P. Gallo-Reynoso. (2003). The ocelot *Leopardus pardalis* in north-western Mexico: ecology, distribution and conservation status. *Oryx*, 37, 358-364. (doi:10.1017/S0030605303000620).
- Ludlow, M. E. & M. E. Sunquist. (1987). Ecology and behavior of ocelots in Venezuela. *National Geographic Research*, 3, 447-461.
- Maffei, L. & A. J. Noss. (2008). How small is too small? Camera trap survey areas and density estimates for ocelots in the Bolivian Chaco. *Biotropica*, 40, 71-75. (doi:10.1111/j.1744-7429.2007.00341.x).
- Maffei, L., A. J. Noss, E. Cuéllar & D. I. Rumiz. (2005). Ocelot (*Felis pardalis*) population densities, activity, and ranging behaviour in dry forest of Eastern Bolivia: data from camera trapping. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 1-6. (doi:10.1017/S0266467405002397).
- Mares, R., R. S. Moreno, R. W. Kays & M. Wikelski. (2008). Predispersal home range shift of an ocelot *Leopardus pardalis* (Carnivora: Felidae) on Barro Colorado Island, Panama. *Revista de Biología Tropical*, 56, 779-787. (Recovered from [http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0034-77442008000200028&lng=es&nrm=iso](http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442008000200028&lng=es&nrm=iso)).
- Martínez-Calderas, J. M., O. C. Rosas-Rosas, J. F. Martínez-Montoya, L. A. Tarango-Arámbula, F. Clemente-Sánchez, M. M. Crosby-Galván & M. D. Sánchez Hermosillo. (2011). Distribución del ocelote (*Leopardus pardalis*) en San Luis Potosí, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82, 997-1004. (Recovered from [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1870-34532011000300024&lng=es&nrm=iso](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1870-34532011000300024&lng=es&nrm=iso)).
- Martínez, E. (1997). *Estudio ecológico del ocelote (Leopardus pardalis) en la zona de Chamela, Jalisco, México*. M. Sc. thesis, Ciudad de México: UNAM.
- Monroy-Vilchis, O., M. M. Zarco-González, C. Rodríguez-Soto, L. Soria-Díaz & V. Urios. (2011). Fototrampeo de mamíferos en la Sierra Nanchititla, México: abundancia relativa y patrón de actividad. *Revista de Biología Tropical*, 59, 373-383.

- (Recovered from [http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0034-77442011000100033&lng=es&nrm=iso](http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442011000100033&lng=es&nrm=iso)).
- Monroy-Vilchis, O., C. Rodríguez-Soto, C., M. Zarco-González & V. Urios. (2009). Cougar and jaguar habitat use and activity patterns in central Mexico. *Animal Biology*, 59, 145-157. (doi:10.1163/157075609X437673).
- Moreno, R. S., R. W. Kays & R. Samudio. (2006). Competitive release in diets of ocelot (*Leopardus pardalis*) and puma (*Puma concolor*) after jaguar (*Panthera onca*) decline. *Journal of Mammalogy*, 87, 808-816. (doi:10.1644/05-MAMM-A-360R2.1).
- Murray, J. L. & G. L. Gardner. (1997). *Leopardus pardalis*. *Mammalian Species*, 548, 1-10.
- Ortega del Valle, D., T. Carranza & J. Martínez. (2012). *Una mirada desde el corazón de la jícara de oro. Experiencias de conservación en la Selva Zoque de Los Chimalapas*. Oaxaca: WWF-México.
- Parroquin, J., S. Gallina, G. Aguirre, & J. Pérez. (2010). En M. M. Guerra Roa, S. Calmé, S. Gallina y E. J. Naranjo (eds.). *Uso y manejo de fauna Silvestre en el norte de Mesoamérica* (p. 137-160). Xalapa: Secretaria de Educación de Veracruz.
- Paviolo, A., Y. E. Di Blanco, C. D. De Angelo & M. Di Bitetti. (2009). Protection affects the abundance and activity patterns of pumas in the Atlantic Forest. *Journal of Mammalogy*, 90, 926-934. (doi:10.1644/08-MAMM-A-128.1).
- Polisar, J., I. Maxit, D. Scognamillo, L. Farrell, M. E. Sunquist & J. Eisenberg. (2003). Jaguar, pumas, their prey base, and cattle ranching: ecological interpretation of a management problem. *Biological Conservation*, 109, 297-310. (doi:10.1016/j.biocon.2005.11.023).
- Pollock, K. H. (1982). A capture-recapture design robust to unequal probability capture. *Journal of Wildlife Management*, 46, 752-757. (doi:10.2307/3808568).
- Reyes, J., J. Mas & A. Velázquez. (2010). Trends of tropical deforestation in Southeast Mexico. *Singapore Journal of Tropical Geography*, 31, 180-196. (doi:10.1111/j.1467-9493.2010.00396.x).
- Salas, S. H., L. Schibli & E. Torres. (2001). La importancia ecológica y biológica. En A. Aparicio Cid (ed.). *Chimalapas, la última oportunidad* (p. 29-47). Ciudad de México: Word Wildlife Found y Secretaria del medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca.
- Santos-Moreno, A., M. A. Briones-Salas & R. López-Wilchis. (2007). Diferencias en algunos parámetros demográficos de *Oryzomys chapmani* (Rodentia: Muridae) asociadas a tres estados sucesionales de bosque mesófilo de montaña en Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 23, 123-137.
- Santos-Moreno, A. & G. Pérez-Irinea. (2013). Estimación de abundancia de tepezcuinte (*Cuniculus paca*) y de su relación con la presencia de competidores y depredadores. *Therya*, 4, 89-98. (Recovered from [http://www1.inecol.edu.mx/azm/\\_231\\_2007.htm](http://www1.inecol.edu.mx/azm/_231_2007.htm)).
- Semarnat. (2010). *Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categoría de*

- riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. *Lista de especies en riesgo*. México: Diario Oficial de la Federación.
- Sokal, R. R. & N. L. Oden. (1978). Spatial autocorrelation in Biology. 1. Methodology. *Biological Journal of the Linnean Society*, 10, 199-228. (doi:10.1111/j.1095-8312.1978.tb00013.x).
- Stanley, T. R. & J. D. Richards. (1999). *CloseTest. A program for testing capture-recapture data for closure*, v. 3. Colorado: US Geological Survey.
- Statsoft. (2005). *Statistical data analysis software, version 7.1*. <http://www.statsoft.com>
- Sunquist, M. & F. Sunquist. (2002). *Wild cats of the world*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Torres, E. J. (2009). *Densidad, abundancia, uso de hábitat y patrones de actividad del ocelote (Leopardus pardalis) en la zona noreste del Estado de Quintana Roo: Estudio usando cámaras trampa*. M. Sc. thesis, México: Colegio de la Frontera Sur.
- Trejo, I. (2004). Clima. En A. J. García-Mendoza, M. J. Ordoñez y M. Briones-Salas (eds.). *Biodiversidad de Oaxaca* (p. 67-85). Ciudad de México: Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-Word Wildlife Fund.
- Trolle, M. & M. Kéry. (2003). Estimation of ocelot density in the Pantanal using capture-recapture analysis of camera-trapping data. *Journal of Mammalogy*, 84, 607-614. (doi: [http://dx.doi.org/10.1644/1545-1542\(2003\)084<0607:EOODIT>2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1644/1545-1542(2003)084<0607:EOODIT>2.0.CO;2)).
- Trolle, M. & M. Kéry. (2005). Camera-trap study of ocelot and other secretive mammals in the northern Pantanal. *Mammalia*, 69, 405-412. (doi:10.1644/1545-1542(2003)084<0607:EOODIT>2.0.CO;2).
- Valenzuela, D. & L. B. Vázquez. (2007). *Consideraciones para priorizar la conservación de carnívoros mexicanos*. En G. Sánchez-Rojas, y A. Rojas-Martínez (eds.). *Tópicos en sistemática, biogeografía, ecología y conservación de mamíferos* (p. 197-214). Hidalgo: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Zar, J. H. (1999). *Biostatistical Analysis*. Nueva Jersey: Prentice Hall.

Figure legends

Fig. 1. Ocelot activity patterns for the wet and dry seasons in Los Chimalapas, SE Mexico.

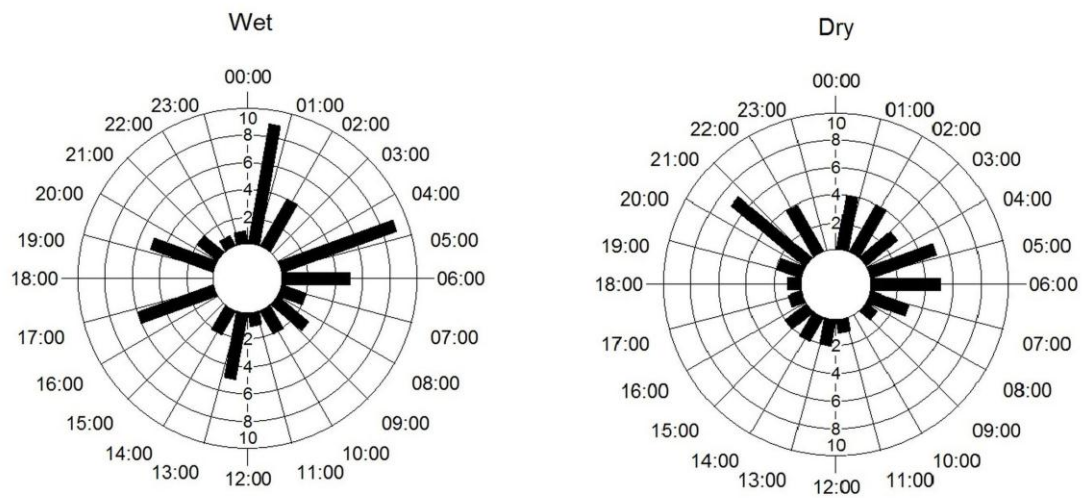


Fig. 2. Dispersion graph for ocelot abundance class over the two discriminant functions. The variable for Discriminant Function 1 was the nearness to the village, and for Discriminant Function 2 was the prey record. Circles=0 records; square=1 to 4 records; triangles=more than 5 ocelot records.

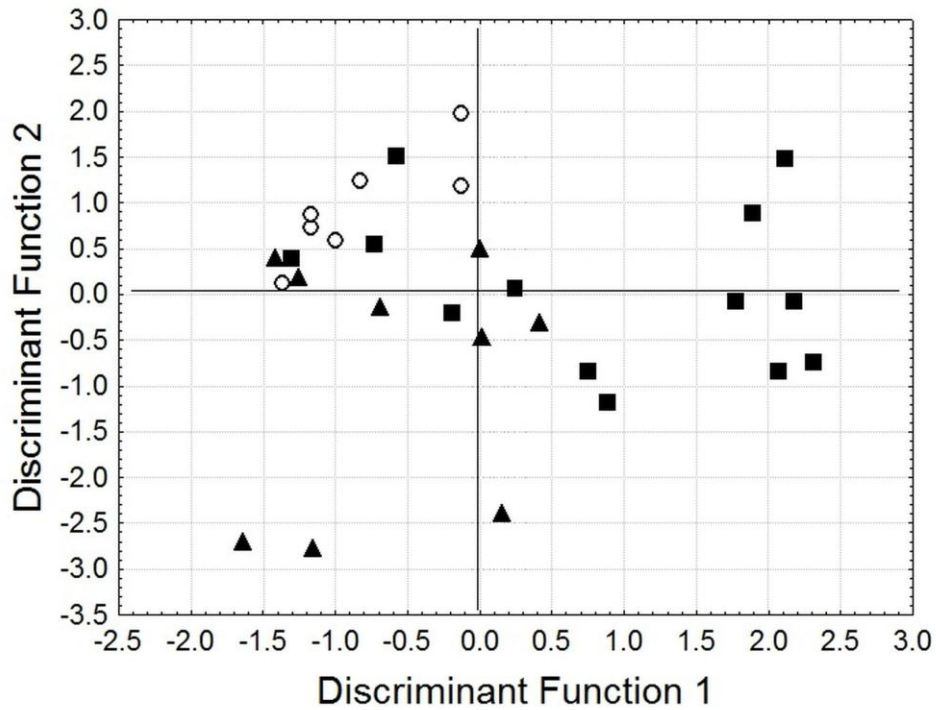


Table 1. Capture-recapture history, sex, and residence time of the nine ocelots in Los Chimalapas, Mexico.

| Individual | Sex    | Residence time | Capture-recapture history   |
|------------|--------|----------------|-----------------------------|
| H1         | Female | 12             | 0000000010000000110100000   |
| H2         | Female | 10             | 0000010000001010000000000   |
| H3         | Female | 1              | 1000000000000000000000000   |
| M1         | Male   | 23             | 0101100011111111111101110   |
| M2         | Male   | 16             | 0000001000000111100001000   |
| M3         | Male   | 1              | 0000100000000000000000000   |
| M4         | Male   | 1              | 0000100000000000000000000   |
| M5         | Male   | 1              | 0010000000000000000000000   |
| NC1        | NC     | 1              | 000000000000000000000100000 |

The presence was established monthly and, each month was considered a sampling occasion. 0=no capture, 1=capture, NC=no cataloged.

Table 2. Values for CJS capture-recapture model generated by ocelot population estimates in Los Chimalapas, Mexico.

| Model       | QAICc  | Delta QAICc | QAICc weight | Number of Parameters | Qdeviance |
|-------------|--------|-------------|--------------|----------------------|-----------|
| $p\Phi_t$   | 120.71 | 0           | 0.75         | 4                    | 111.37    |
| $p_t\Phi_t$ | 123.81 | 3.10        | 0.16         | 6                    | 108.81    |
| $p\Phi$     | 125.34 | 4.63        | 0.07         | 2                    | 120.96    |
| $p_t\Phi$   | 128.41 | 7.70        | 0.07         | 4                    | 119.08    |

$p$ =capture probability;  $\Phi$ =survival probability; QAICc=Quasi-Akaike Information Criterion; Delta QAICc=AICc difference between respective model and best model; QAICc weight=relative contribution of each model regarding the sum of models; Qdeviance=degree of discrepancy between model and data.  $\hat{c}=0.883$ .

Table 3. Abundance and ocelot density (individuals per 100km<sup>2</sup>) obtained by CJS model, including parameters related to its calculation.

| Abundance (SE) | Density(CI) | Total area        | Buffer(SE)       | p(SE)      | φ(SE)  |
|----------------|-------------|-------------------|------------------|------------|--|
| 20.13(0.08)    | 38(29-56)   | 52km <sup>2</sup> | ½MMDM=1.3km(0.8) | 0.44(0.07) | Φ <sub>2011</sub> 0.65(0.14)                                 |
|                | 22.6(17-32) | 89Km <sup>2</sup> | MMDM=2.6km(0.8)  |            | Φ <sub>2012</sub> 0.99(0.02)<br>Φ <sub>2013</sub> 0.78(0.16) |

Best CJS model was pΦ<sub>i</sub>; n=9 individuals; p=capture probability; Φ<sub>1</sub> to Φ<sub>3</sub>=survival probability during each of the three years. CI=95% Confidence Interval.



Table 4. Discriminating Function (DF) values, standardized canonical coefficients, and the means of the original variables.

| Variable       | Means      |                                   |                       | Total range | Standardized Canonical Coefficients |       |
|----------------|------------|-----------------------------------|-----------------------|-------------|-------------------------------------|-------|
|                | Group 1    | Group 2                           | Group 3               |             | FD 1                                | FD 2  |
| HAB            | 4*         | 1 and 4*                          | 2 and 4*              |             | -                                   |       |
| DWB            | 0.63(0.4)  | 1.44(1.1)                         | 0.53(0.4)             | 0.09-3.03   | 0.515                               | 0.229 |
| DNV            | 6.69(1.0)  | 4.01(2.3)                         | 4.88(1.5)             | 0.37-8.19   | 0.329                               | -     |
| DCP            | 1.86(1.1)  | 1.36(0.8)                         | 1.08(0.6)             | 0.24-3.13   | -                                   | -     |
| ALT            | 330(120)   | 396(147)                          | 332(132)              | 138-674     | 0.681                               | 0.505 |
| PR             | 3.43(3.9)  | 25(29)                            | 58.3(86.9)            | 0-254       | -                                   | -     |
| Ocelot records | 0          | 1.46(0.78),<br>n=19<br>% of total | 9.33(6.76),<br>n=85   |             | 0.462                               | 0.281 |
|                | Eigenvalue | explained variance                | Canonical Correlation |             |                                     |       |
| FD1            | 0.716      | 61.5                              | 0.64                  |             |                                     |       |
| FD2            | 0.449      | 100                               | 0.55                  |             |                                     |       |

Variable value (Standard Deviation). Abundance class: Group 1=0 records, group 2=1-4 records, group 3=5 or more records. HAB=habitat; DWB=distance from water bodies, DNV=distance from nearest village, DCP=distance to cornfields and livestock areas; ALT=altitude; PR=medium sized preys records. \*the location traps was in 1=livestock, 2=trail, 3=river, and 4=inside the forest. Distances were measured in kilometers and altitude in meters.



*Nasua narica*

**Tejón**