

# Coexistence of three mephitids in Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, México

VERÓNICA FARIAS-GONZÁLEZ<sup>1\*</sup>, AND KAREN HAYDEE HERNÁNDEZ-MENDOZA<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Laboratorio de Recursos Naturales, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Avenida de Los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, CP. 54090, Tlalnepantla de Baz. Estado de México, México. Email: [v.farias@unam.mx](mailto:v.farias@unam.mx) (VF-G), [karen.haydee@outlook.com](mailto:karen.haydee@outlook.com) (KHH-M).

\*Corresponding author

Three species of mephitids coexist in the Tehuacán-Cuicatlán biosphere reserve (TCBR) and belong to a guild of mammalian carnivores that feed mainly on invertebrates. To infer the interspecific interactions that allow coexistence, we aimed to compare activity patterns and abundance of hog-nosed skunk (*Conepatus leuconotus*), hooded skunk (*Mephitis macroura*), and southern spotted skunk (*Spilogale angustifrons*) in a tropical dry forest with ecological integrity. We analyzed activity patterns and overlap, and compared the relative abundance index (IAR) of mephitids, between rainy and dry seasons and among species, and used 235 records for *C. leuconotus*, 39 for *M. macroura*, and 42 for *S. angustifrons* from 15 camera-trap stations in Mount Tepetroja, Puebla, from May 1<sup>st</sup>, 2013 to April 30<sup>th</sup>, 2020. The three mephitids were active mainly during the nocturnal period, although *C. leuconotus* showed a unimodal pattern with activity peak around midnight, *M. macroura* had a bimodal pattern with activity peaks during the crepuscular hours at sunset and sunrise, and *S. angustifrons* had a unimodal pattern with activity peak around 2:00 a.m. Mean activity of *C. leuconotus* ( $\mu \pm SE = 00:42 \pm 00:12$  h) and *M. macroura* (01:02  $\pm$  00:33 h) were similar ( $P = 0.32$ ), and differed from the mean activity of *S. angustifrons* (01:49  $\pm$  00:23 h,  $P = 0.02$ ). *C. leuconotus* had the highest IAR (2.53 to 7.90) and differed from *M. macroura* (0.44 to 1.21) and *S. angustifrons* (0.83 to 0.96) in both seasons ( $P < 0.01$ ). *C. leuconotus* and *M. macroura* showed higher IAR during the rainy season, in contrast with *S. angustifrons* that had no differences in IAR between seasons. The mephitids presented temporal segregation and variability in seasonal abundance as coexistence mechanisms. *S. angustifrons* showed the most restricted circadian activity and avoided the other two mephitids' activity peaks. *C. leuconotus* was the most abundant species; thus, we inferred that the hog-nosed skunk determined the dynamics of intraguild interactions among mephitids in the tropical dry forest in the TCBR.

Tres especies de mefitidos coexisten en la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC) y pertenecen a un gremio de mamíferos carnívoros que se alimentan principalmente de invertebrados. Para inferir sobre las interacciones interespecíficas que permiten la coexistencia, nuestros objetivos fueron comparar la actividad circadiana y la abundancia del zorrillo de espalda blanca (*Conepatus leuconotus*), zorrillo rayado sureño (*Mephitis macroura*) y zorrillo manchado del sur (*Spilogale angustifrons*) en selva baja caducifolia con integridad ecológica. Analizamos los patrones de actividad y su superposición, y comparamos el índice de abundancia relativa (IAR) de los mefitidos entre la temporada de lluvia y la temporada seca, y entre especies, a partir de 235 registros de *C. leuconotus*, 39 de *M. macroura* y 42 de *S. angustifrons* de 15 estaciones de fototrampeo en el Cerro Tepetroja, Puebla, del 1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2020. Los tres mefitidos presentaron actividad principalmente durante el periodo nocturno, aunque *C. leuconotus* mostró un patrón unimodal con el pico de actividad alrededor de la media noche, *M. macroura* presentó un patrón bimodal con picos de actividad durante las horas crepusculares del atardecer y amanecer, y *S. angustifrons* tuvo un patrón unimodal con el pico de actividad alrededor de las 2:00 a.m. La actividad promedio de *C. leuconotus* ( $\mu \pm SE = 00:42 \pm 00:12$  h) y *M. macroura* (01:02  $\pm$  00:33 h) fueron similares ( $P = 0.32$ ), y difirieron de la actividad promedio de *S. angustifrons* (01:49  $\pm$  00:23 h,  $P = 0.02$ ). *C. leuconotus* presentó los mayores IAR (2.53 a 7.90) y difirió de *M. macroura* (0.44 a 1.21) y de *S. angustifrons* (0.83 a 0.96) en las dos temporadas del año ( $P < 0.01$ ). *C. leuconotus* y *M. macroura* mostraron mayores IAR durante la temporada de lluvia, en contraste con *S. angustifrons* que no tuvo diferencias en los IAR entre temporadas. Los mefitidos presentaron segregación temporal y variaciones estacionales en la abundancia como mecanismos de coexistencia. *S. angustifrons* presentó la actividad circadiana más restringida y evitó los picos de actividad de los otros dos mefitidos. *C. leuconotus* fue el más abundante, por lo que inferimos que el zorrillo espalda blanca determinó la dinámica de las interacciones intragremiales entre mefitidos en la selva baja caducifolia de la RBTC.

**Keywords:** Abundance; circadian activity; interspecific interactions; Mephitidae; photo-capture; skunk ecology; temporal segregation; tropical dry forest.

© 2021 Asociación Mexicana de Mastozoología, [www.mastozoologiamexicana.org](http://www.mastozoologiamexicana.org)

## Introducción

En el centro de México habitan tres especies de zorrillos o mofetas (Carnívora: Mephitidae) que explotan la misma clase de recursos, se alimentan principalmente de invertebrados adultos, sus larvas y de pequeños vertebrados (Root 1967; Cuarón et al. 2016; Helgen 2016; Helgen et al. 2016). Los tres mefitidos presentan pelaje con coloración aposemática en blanco y negro, y es posible reconocer a cada especie mediante características morfológicas, patrones de franjas, manchas en el pelaje y tamaño corporal

(Kinlaw 1995; Hwang y Larivière 2001; Dragoo y Sheffield 2009; Mills y Patterson 2009). El zorrillo de espalda blanca (*Conepatus leuconotus*) es el de mayor tamaño (1.1 a 4.5 kg); posee un cojinete largo y sin pelo cubriendo la nariz, una franja dorsal amplia de color blanco desde la cabeza hasta la punta de la cola, cola blanca y corta, con longitud generalmente menor a la mitad de la longitud corporal, la frente sin franja ni mancha blanca y garras largas para excavar (Reid 1997; Dragoo y Sheffield 2009; Helgen 2016).

El zorrillo rayado sureño (*Mephitis macroura*) presenta tamaño intermedio (0.6 a 2.7 kg). Se caracteriza por su delgada nariz, una delgada franja blanca vertical en la frente y una cola muy larga y esponjada en comparación con *C. leuconotus* (Reid 1997; Hwang y Larivière 2001; Cuarón et al. 2016). También presenta variabilidad en la coloración blanca dorsal, debido a que pueden tener una a dos franjas, delgadas o gruesas, pequeñas o grandes, y estar presente en los costados, dorso y cola (Hwang y Larivière 2001; Aranda-Sánchez 2012). El zorrillo manchado del sur (*Spilogale angustifrons*) es el segundo más pequeño en México (0.2 a 0.8 kg). Se caracteriza por poseer bandas y manchas blancas en todo el cuerpo y una mancha blanca en la frente (Aranda-Sánchez 2012; Helgen et al. 2016). Las tres especies de zorritos coexisten en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC) reconocida por su valiosa biodiversidad, elevado número de endemismos y alta riqueza específica de mamíferos (Rzedowski 1978; Arriaga et al. 2000; Briones-Salas 2000; Dávila et al. 2002; Téllez-Valdés et al. 2010). La selva baja caducifolia es el tipo de vegetación con mayor extensión (38%), seguida del matorral xerófilo (25%; Dávila et al. 2002; SEMARNAT 2013). La integridad en la complejidad ecológica se mantiene en sitios con vegetación nativa en buen estado de conservación y complejidad estructural, lo que permite la abundancia y diversidad de las presas de los depredadores alfa nativos (i. e., *Puma concolor*) y la diversidad de mesodepredadores, como es el caso de los mefitidos (Estes et al. 2011; Berruecos-Pérez 2015; Cruz-Jácome et al. 2015; Farías et al. 2015; Farías-González y Vega-Flores 2019; Pérez-Irineo et al. 2020). La integridad ecológica permite la continuidad de las interacciones bióticas entre las diferentes especies dentro de la RBTC (Estes et al. 2011; Farías-González y Vega-Flores 2019; Pérez-Irineo et al. 2020).

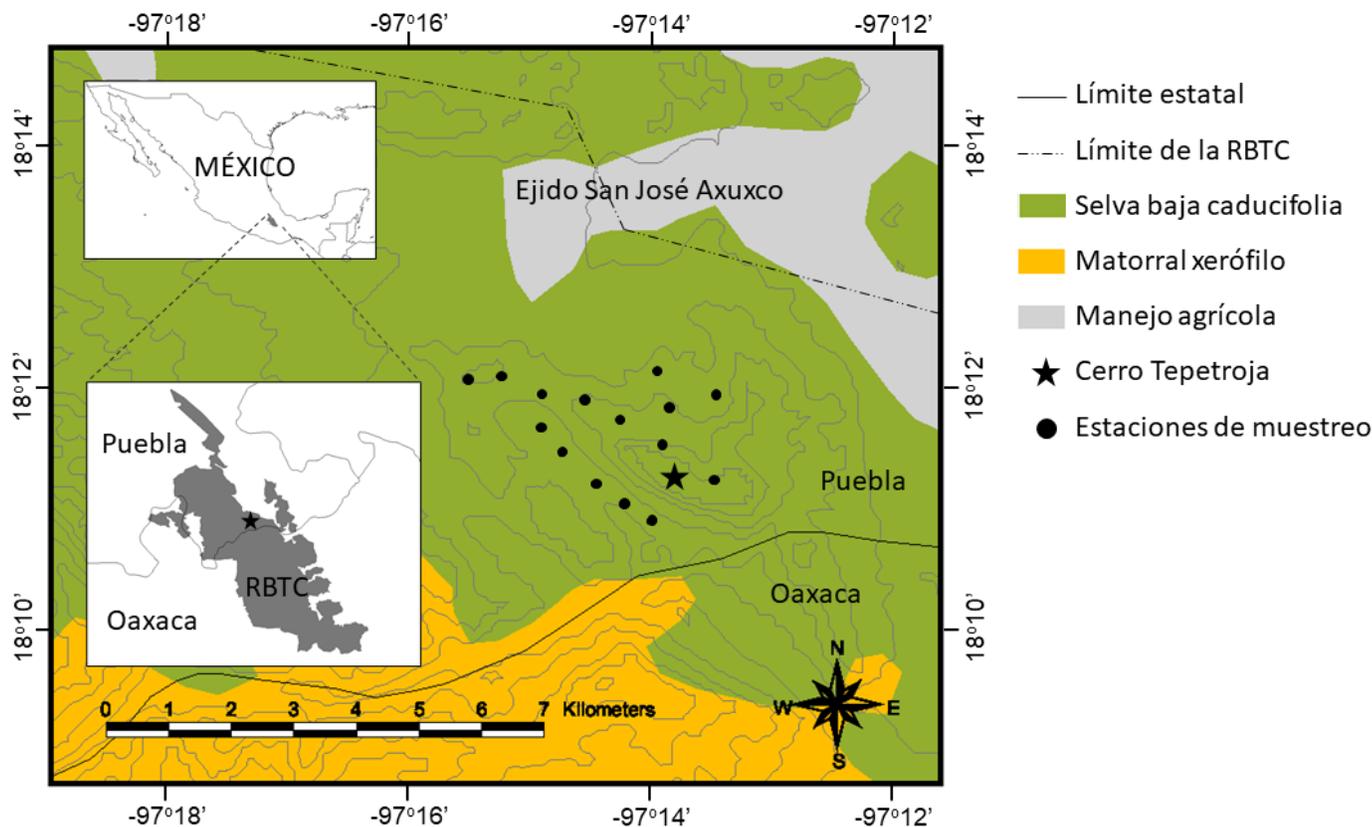
La coexistencia entre los mamíferos del orden Carnivora es posible principalmente por las diferencias en el tamaño corporal de las especies competidoras, debido a que la especie más grande es generalmente dominante (Simberloff y Dayan 1991; Holt y Polis 1997). Además, mediante la segregación en actividad circadiana, microhábitat y dieta, las especies subordinadas pueden prevenir o atenuar las desventajas de la competencia (Simberloff y Dayan 1991; Doty y Dowler 2006; Davies et al. 2007). Las especies de mayor tamaño tienen el potencial de determinar la dirección y fuerza de la dinámica intragremial y ser capaces de excluir a otros carnívoros o limitar su acceso a los recursos (Polis et al. 1989; Palomares y Caro 1999; Donadio y Buskirk 2006; Hunter y Caro 2008). Las interacciones intragremiales juegan un papel importante en la formación de comunidades ecológicas, incluso se ha sugerido que estas interacciones pueden haber sido factores determinantes en la adaptación evolutiva a estratos específicos del hábitat y también los patrones de actividad de las especies, ya que la segregación temporal es común entre mamíferos carnívoros como mecanismo de coexistencia (Van Valkenburgh 1985; Marti et al. 1993; Kronfeld-Schor y Dayan 2003). La forma en que un animal distribuye sus actividades dentro

del periodo circadiano es una dimensión importante del nicho ecológico. Estos patrones son una adaptación conductual a las variaciones diarias y estacionales de los factores ambientales, así como a la presencia de presas, competidores y depredadores (Aschoff 1966; Nielsene 1983; Gerber et al. 2012; Lesmeister et al. 2015; Karanth et al. 2017). Al reducir la superposición en los periodos de mayor actividad entre las especies de un gremio, la competencia y el riesgo de interacciones agonísticas pueden atenuarse (Schoener 1974; Carothers y Jaksic 1984; Polis et al. 1989). Los estudios previos sobre coexistencia de mefitidos permiten suponer que existe segregación en alguna dimensión del nicho ecológico. Por ejemplo, en México, *C. leuconotus* fue registrado con más frecuencia que *M. macroura* y *S. angustifrons* en selva baja caducifolia y matorral xerófilo en Oaxaca (Cortés-Marcial y Briones-Salas 2014; Cruz-Jácome et al. 2015; Pérez-Irineo et al. 2020). En contraparte, *M. macroura* presentó más registros que *C. leuconotus* en selva baja caducifolia deteriorada, pastizal inducido y cultivos para la Sierra de Nanchititla, Estado de México (Monroy-Vilchis et al. 2011). Mientras que, *S. gracilis* fue más activo durante los periodos de menor actividad de *M. mephitis* en Texas (Neiswenter et al. 2010).

Para inferir las interacciones intragremiales que permiten la coexistencia de los mefitidos en un ecosistema con integridad ecológica, los objetivos de este estudio fueron determinar los patrones de actividad y estimar la abundancia relativa de *C. leuconotus*, *M. macroura* y *S. angustifrons* en la selva baja caducifolia dentro de la RBTC. De acuerdo con el tamaño corporal, categorizamos a *C. leuconotus* como grande, a *M. macroura* como mediano y a *S. angustifrons* como pequeño. Se plantean dos hipótesis, partiendo del supuesto que los mefitidos presentan actividad principalmente durante el periodo nocturno. Nuestra primera hipótesis fue que, de existir una segregación temporal, la especie de menor tamaño tendrá menos actividad durante los periodos de más actividad de la especie de mayor tamaño. La segunda planteó que, si la abundancia de las poblaciones de los mefitidos está determinada por sus interacciones interespecíficas, entonces la especie de mayor tamaño presentará mayor abundancia relativa.

## Métodos

Área de estudio. El área de estudio se ubicó en el Ejido de San José Axuxco, Municipio de San José Miahuatlán, al sureste del estado de Puebla. Colinda con el estado de Oaxaca al sur. El fototrampeo se llevó a cabo en el Cerro Tepetroja con cima en las coordenadas geográficas 18.231167° N, - 97.207306° O, y una altitud entre 900 a 1,400 msnm (Figura 1). El Cerro Tepetroja se encuentra dentro de la RBTC y las autoridades civiles del Ejido controlan el acceso y realizan constantemente recorridos de vigilancia para prevenir la caza ilegal de fauna nativa y la extracción ilegal de flora nativa. El clima es semiárido con lluvias en verano de mayo a octubre, precipitación promedio anual de 300 mm y temperatura media anual



**Figura 1.** Localización geográfica de las 15 estaciones de muestreo en el Cerro Tepetroja, Ejido San José Axuxco, Puebla. El Cerro Tepetroja se encuentra dentro de la reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán (RBTC), México.

de 22 °C (Dávila et al. 2002). La vegetación en el Cerro Tepetroja es selva baja caducifolia con cactáceas columnares de los géneros *Cephalocereus*, *Myrtillocactus*, *Neobuxbaumia* y *Pachycereus* como principales dominantes fisonómicos y árboles de copas extendidas y arbustos principalmente de los géneros *Bursera*, *Castela*, *Ceiba*, *Ficus*, *Fouquieria*, *Parkinsonia* y *Ziziphus* (Rzedowski 1978; Valiente-Banuet et al. 2000).

**Fototrampeo.** Las unidades de muestreo fueron 15 estaciones con una cámara trampa digital (LTL Acorn 6210, Little Acorn Outdoors, Green Bay, Wisconsin, U. S. A.) separadas por una distancia lineal de 500 m a lo largo de la cima y de una cañada del Cerro Tepetroja (Figura 1). La distancia entre cámaras trampa fue determinada con base en el tamaño mínimo reportado para el ámbito hogareño y la densidad de las especies bajo estudio, ya que al menos una cámara trampa debe estar incluida dentro del ámbito hogareño de los individuos residentes que habitan en las inmediaciones de cada estación de fototrampeo (Karanth 1995; Gilbert et al. 2020). El promedio del ámbito hogareño registrado para *C. leuconotus* fue de  $1.94 \pm 0.62$  (SD) km<sup>2</sup> para 15 machos y  $0.64 \pm 0.24$  km<sup>2</sup> para 14 hembras en Texas, EE. UU. (Brashear et al. 2015) y se estimó la densidad en 0.6 a 1.3 indiv/km<sup>2</sup> en el istmo de Tehuantepec, México (Cervantes et al. 2002). El ámbito hogareño de *M. macroura* ha sido registrado registrado entre 2.8 a 5.0 km<sup>2</sup> en Jalisco

(Ceballos y Miranda 1986) y la densidad en 1.2 a 1.7 indiv/km<sup>2</sup> en Oaxaca (Cervantes et al. 2002). El ámbito hogareño de *S. angustifrons* no ha sido estimado, pero para *S. putorius* se reportó 0.54 a 0.87 km<sup>2</sup> (Lesmeister et al. 2009) y la densidad de *S. angustifrons* se estimó en 0.5 indiv/km<sup>2</sup> en Oaxaca (Cervantes et al. 2002).

Las cámaras se colocaron en la intersección de dos o tres senderos de fauna silvestre donde se localizaron huellas o excrementos de mamíferos. Se sujetaron a la base de cactáceas columnares a una altura de 20 a 40 cm del suelo y se programaron para registrar una fotografía de 12 megapíxeles y un video de 15 s de 1080 megapíxeles con un periodo de inactividad de 30 s entre cada detección, imprimir el ID de la estación, la fecha y la hora de acuerdo al horario natural, y no fue utilizado el horario de verano (Fariás-González y Vega-Flores 2019). No se utilizaron atrayentes ni cebos. Las cámaras se activaron con un sensor infrarrojo al detectar la presencia de algún animal y operaron las 24 h del día. Se revisaron las estaciones cada 5 a 8 semanas para cambiar las baterías AA y las tarjetas de memoria digital (SDHC de 8 GB). Durante el periodo de muestreo, del 1 de mayo de 2013 al 30 de abril de 2020, entre 8 y 15 cámaras fueron funcionales y la variación se debió a que en 2013 iniciamos el fototrampeo con 8 cámaras y añadimos más estaciones en los años siguientes. En ocasiones algunas cámaras dejaron de funcionar durante periodos cortos por descomposturas

(Farías-González y Vega-Flores 2019). El esfuerzo de muestreo ( $EM$ ) se estimó sumando todos los días (1 día = 24 h) que cada cámara permaneció activa durante el periodo de muestreo; las unidades fueron los días-trampa (Meek et al. 2014; Farías et al. 2015).

**Registros de mefítidos.** Las especies de mefítidos se identificaron siguiendo literatura especializada (Kinlaw 1995; Hwang y Larivière 2001; Dragoo y Sheffield 2009; Aranda-Sánchez 2012). Se comparó el tamaño y robustez corporal, el tamaño, forma, coloración y porte de la cola, las franjas y manchas blancas sobre el pelaje negro del cuerpo, forma de la nariz y la presencia de franjas o manchas en el rostro (Theimer et al. 2017). Los registros de cada especie se agruparon por hora del día. El esfuerzo de muestreo fue de 31,386 días trampa. Los registros se categorizaron de acuerdo a la temporada de lluvia (mayo a octubre) y la temporada seca (noviembre a abril).

Las detecciones múltiples de individuos de la misma especie que no pueden ser distinguidos por sus características morfológicas pueden tratarse de un individuo residente que repite sus incursiones en el área de detección de la cámara, o pueden ser incursiones de dos o más individuos parecidos (Gilbert et al. 2020). Sin embargo, todos nuestros registros de la misma especie estuvieron separados por periodos >2 h, con la excepción de un video de *C. leuconotus* en el que se pudo identificar la presencia simultánea de dos individuos diferentes, en cuyo caso se tomó como un registro independiente a cada individuo.

**Patrones de actividad.** Para determinar los patrones de actividad las 24 h se contaron a partir de las 12:00 h hasta las 11:59 h del día siguiente. La actividad circadiana se analizó utilizando el software Oriana 4 versión demo (Kovach Computing Services, Pentraeth, Isle of Anglesey, Wales, U. K.) que nos permitió graficar diagramas de rosa que representaron la hora solar (0 a 24 h del día) como ángulos (0 a 360 grados) y la frecuencia de registros en cada hora, estimar el vector promedio ( $\mu$ ) que representa el pico de mayor actividad, el error estándar ( $SE$ ) de  $\mu$ , la longitud ( $r$ ) de  $\mu$  que es la medida de dispersión de las observaciones, el parámetro de concentración ( $k$ ) para una distribución uniforme en un círculo, y el intervalo de confianza (95 %  $CI$ ) de  $\mu$ . La superposición de los patrones de actividad entre especies se analizó con el software R versión 4.0.3 (RStudio Team 2020) con el paquete overlap versión 0.3.3 (Meredith y Ridout 2020), lo que permitió graficar la actividad circadiana como una distribución de densidad kernel que representó la hora solar como radianes (0 -  $2\pi$ ) y la frecuencia de registros como la densidad bajo la curva kernel, así como el coeficiente de superposición entre los patrones de actividad. Se realizó la prueba de Mardia-Watson-Wheeler ( $W$ ; Fisher 1995; Zar 1999) para determinar diferencias significativas entre la temporada de lluvia y la temporada seca en los patrones de actividad de cada especie y entre especies.

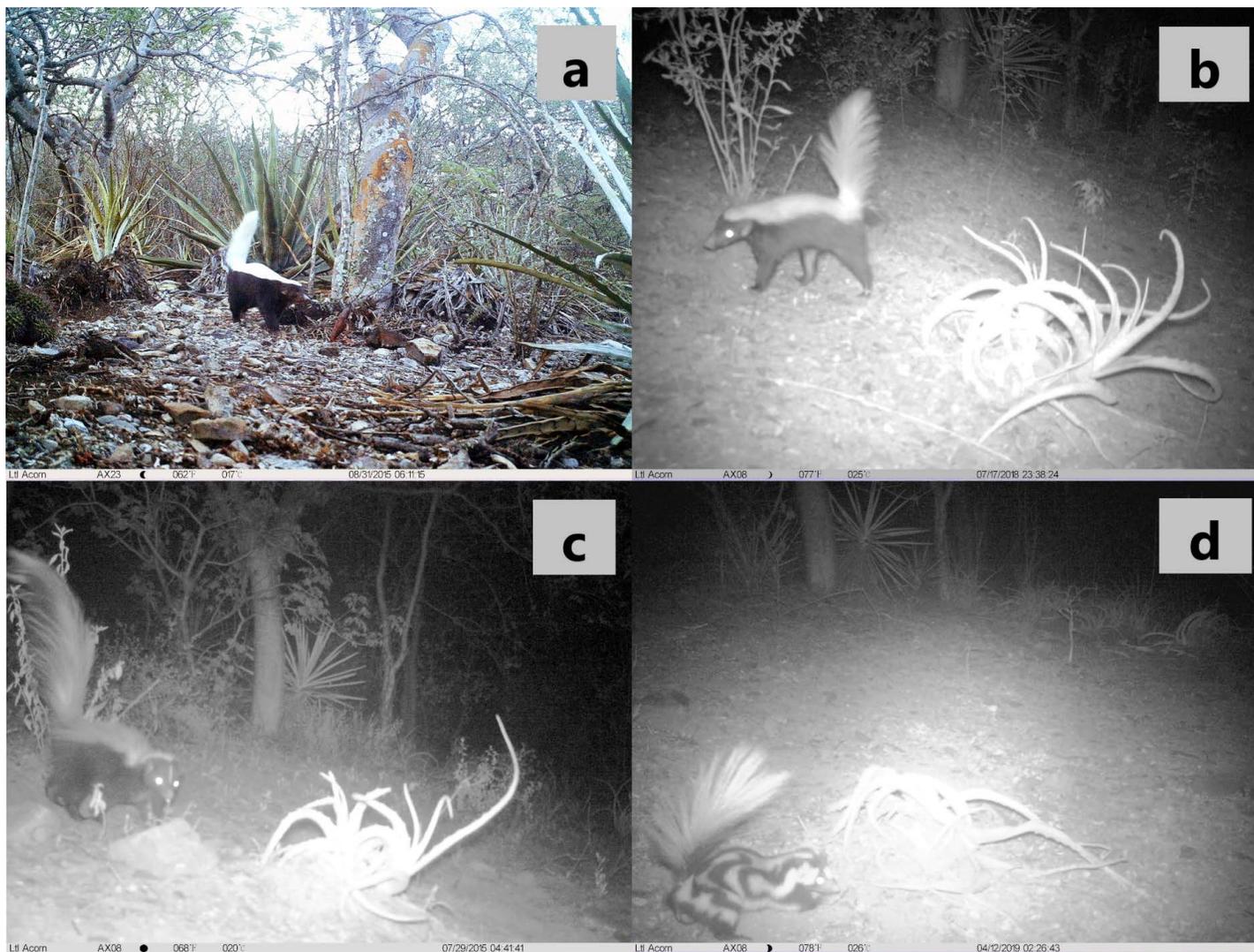
**Abundancia relativa.** El índice de abundancia relativa ( $IAR$ ) se estimó con la fórmula propuesta por Maffei et al. (2002) y adaptada para su uso con el método de fototram-

peo por Lira-Torres y Briones-Salas (2012) donde  $IAR = (C/EM) \times 100$ .  $C$  es el número de registros,  $EM$  es el esfuerzo de muestreo (días-trampa) y 100 es el factor de corrección estándar. Comparamos el  $IAR$  de la temporada de lluvia vs. la temporada seca. La determinación de si existieron diferencias estadísticamente significativas se realizó mediante la prueba de ANOVA de Friedman con el programa InfoStat versión 2017 (Di Rienzo et al. 2017).

## Resultados

**Patrones de actividad.** Se obtuvieron 235 registros de actividad para *C. leuconotus*, 39 para *M. macroura* y 42 para *S. angustifrons* (Figura 2). Las tres especies presentaron la mayor parte de su actividad durante el periodo nocturno (20:00 a 4:00 h) y cierta actividad en los periodos crepusculares, atardecer y amanecer. No se detectaron diferencias estadísticamente significativas entre la actividad circadiana durante la temporada de lluvia y la seca para ninguno de las tres especies ( $P > 0.32$ ). Por lo tanto, los patrones de actividad se analizaron combinando los datos de ambas temporadas por cada especie (Figuras 3 y 4). *C. leuconotus* y *S. angustifrons* presentaron patrones de actividad unimodales, en comparación con el *M. macroura* que tuvo un patrón bimodal, con los picos de actividad durante los periodos crepusculares (Figura 4). El pico de actividad de *C. leuconotus* ocurrió alrededor de las 0:00 h y se antecedió al pico de actividad de *S. angustifrons* que ocurrió alrededor de las 2:00 h (Figuras 3 y 4b). Los vectores de actividad promedio ( $\mu \pm SE$ ) de *C. leuconotus* (0:42  $\pm$  0:12 h) y *M. macroura* (1:02  $\pm$  0:33 h) no presentaron diferencias estadísticamente significativas ( $W = 2.31, P = 0.32$ ). El coeficiente de superposición tuvo un valor alto ( $\Delta = 0.89$ , Figura 4a). La actividad promedio de los mefítidos grande y mediano difirió por 20 min y el intervalo de confianza (95 %  $CI$ ) de *C. leuconotus* (0:18 - 1:06 h) quedó incluido en el intervalo de confianza de *M. macroura* (23:56 - 2:08 h). En contraste, el vector de actividad promedio de *S. angustifrons* (1:49  $\pm$  0:23 h) resultó estadísticamente diferente al de *C. leuconotus* ( $W = 7.56, P = 0.02$ ) y al de *M. macroura* ( $W = 7.57, P = 0.02$ ). El zorrillo manchado del sur presentó un coeficiente de superposición ligeramente más alto con *C. leuconotus* (0.81) en comparación con *M. macroura* (0.77, Figuras 4b y c). La longitud del vector promedio ( $r$ ) y la concentración de las observaciones ( $k$ ) fueron similares para los mefítidos grande y mediano, *C. leuconotus* ( $r = 0.72, k = 2.1$ ) y *M. macroura* ( $r = 0.66, k = 1.8$ ), y *S. angustifrons* presentó el patrón de actividad más restringido de las tres especies con la mayor  $r$  (0.80), y la mayor  $k$  (2.9).

**Abundancia relativa.** *C. leuconotus* y *M. macroura* presentaron mayor frecuencia de registros durante la temporada de lluvia, en comparación con *S. angustifrons* que mantuvo un número similar de registros al comparar las dos temporadas (Figura 5). Los meses con mayor frecuencia de registros presentaron superposición, y fueron: julio y agosto para *M. macroura*, agosto y septiembre para *C. leuconotus* y septiembre y noviembre para *S. angustifrons* (Figura 5).



**Figura 2.** (a, b) Zorrillo espalda blanca (*Conepatus leuconotus*), (c) zorrillo rayado sureño (*Mephitis macroura*) y (d) zorrillo manchado del sur (*Spilogale angustifrons*) foto-capturados en la selva baja caducifolia, Cerro Tepetroja, Ejido de San José Axuxco, Puebla.

Se detectaron diferencias significativas al comparar los IAR promedio de *C. leuconotus* (IAR lluvia = 7.90 vs. IAR seca = 2.53), y de *M. macroura* (lluvia = 1.21 vs. seca = 0.44) entre temporadas ( $P < .01$ ). En cambio, *S. angustifrons* (lluvia = 0.83 vs. seca = 0.96) no presentó diferencias en sus IAR promedio entre temporadas ( $P > 0.4$ ). *C. leuconotus* presentó mayor abundancia relativa con los mayores IAR promedio en ambas temporadas y significativamente diferentes en comparación con *M. macroura* y *S. angustifrons*.

Los tres meffítidos estuvieron presentes durante los 12 meses del año, con la excepción de que *S. angustifrons* no presentó registros en agosto (Figura 5). *C. leuconotus* y *M. macroura* se detectaron en las 15 estaciones de fototramppeo y *S. angustifrons* se registró en 10 de las 15 estaciones.

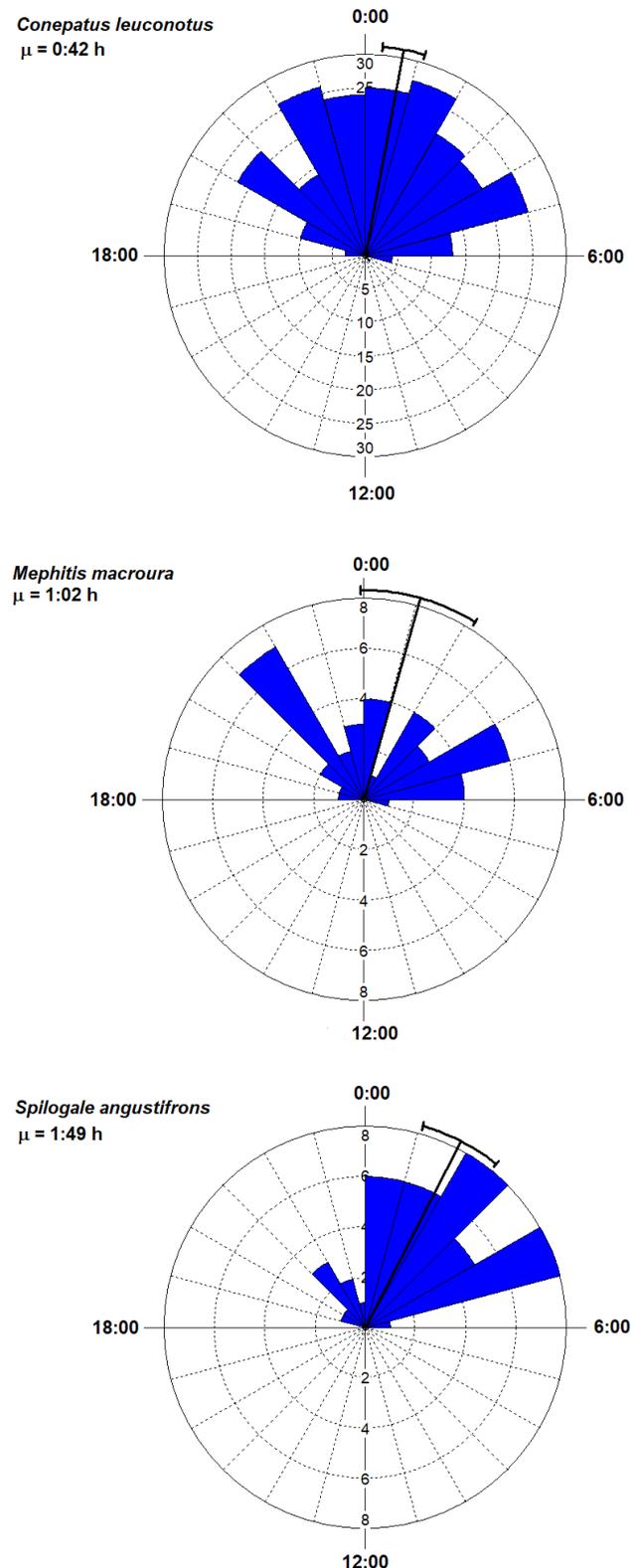
## Discusión

Los estudios sobre coexistencia de meffítidos son escasos y una parte del conocimiento sobre la ecología de las especies ha sido un subproducto del estudio de otras especies de mamíferos carnívoros (Fuller y Khuen 1985; Fuller et al.

1987; Neiswenter y Dowler 2007; Dragoo y Sheffield 2009). La información sobre actividad sincrónica y abundancia de las especies de *Conepatus*, *Mephitis* y *Spilogale* es limitada, aun cuando son simpátricos en gran parte de su distribución (Wade-Smith y Verts 1982; Rosatte y Larivière 2003). Los resultados de nuestra investigación representan la dinámica intragremial, contribuyen al conocimiento de la ecología, y mostraron que la segregación temporal y las diferencias en la abundancia relativa estacional entre las especies funcionaron como mecanismos para la coexistencia.

La primera hipótesis se cumplió debido a que el meffítido pequeño (*S. angustifrons*) presentó la actividad circadiana más restringida y el pico de actividad más concentrado, por lo que inferimos que evitó los periodos de mayor actividad de las especies grandes (Figura 4). También la especie más grande presentó el patrón y el pico de actividad más amplios de las tres especies. Además, es notable mencionar que aún cuando *C. leuconotus* y *M. macroura* no presentaron diferencias significativas en su actividad promedio ( $\mu \pm 95\% CI$ ), los picos de actividad de *M. macroura* ocurrieron

durante los periodos crepusculares, en comparación con el pico de actividad de *C. leuconotus* que ocurrió alrededor de la media noche (Figura 4). Se infiere que la especie mediana también evitó los periodos de mayor actividad de la grande.

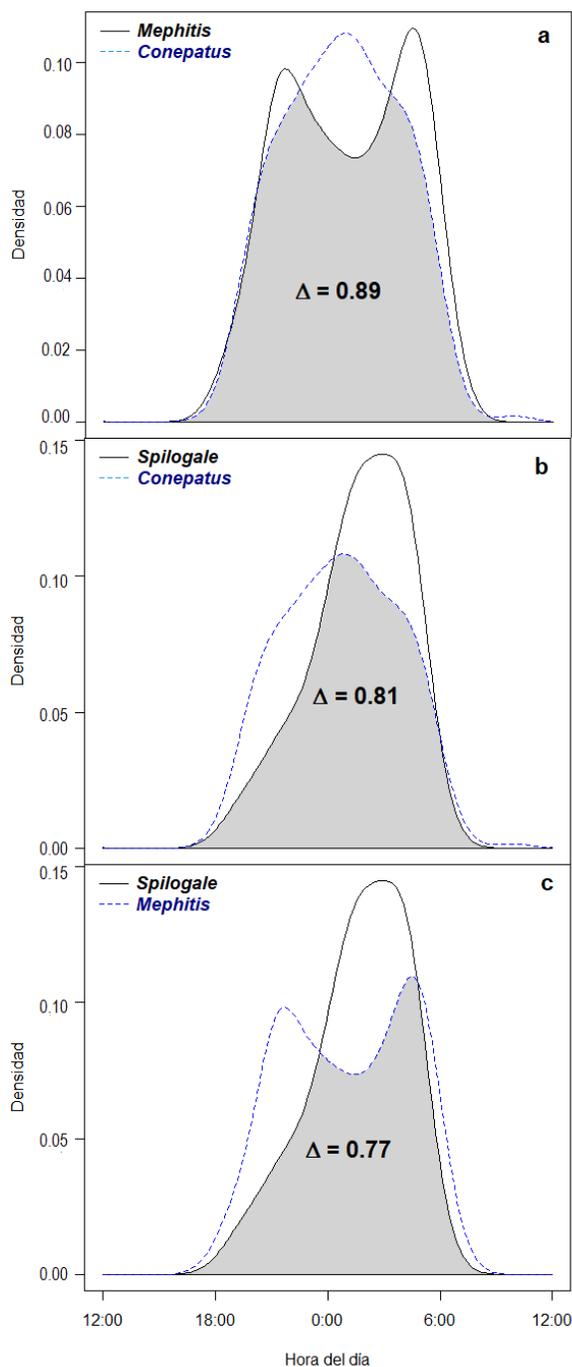


**Figura 3.** Actividad circadiana de tres mefitidos en el Cerro Tepetroja, reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán, del 1 de mayo del 2013 al 30 de abril del 2020. El vector promedio ( $\mu$ ) y su intervalo de confianza (95% CI) están representados con líneas negras.

Nuestros resultados fueron congruentes con el estudio que comparó la actividad de *S. gracilis* y *M. mephitis* en Texas, EE. UU. donde hubo diferencias en primavera, verano, otoño e invierno, en el que la especie pequeña evitó encuentros con la grande (Neiswenter et al. 2010). El comportamiento de segregación temporal como mecanismo de coexistencia entre mamíferos carnívoros ha sido ampliamente estudiado en otras familias como los cánidos y los felinos (Harmsen et al. 2009; Lucherini et al. 2009; Farías et al. 2012; Lesmeister et al. 2015; Karanth et al. 2017). Es el caso de especies de tamaño corporal y hábitos alimentarios similares como dos cánidos (*Lycalopex gymnocercus* y *Cerdocyon thous*; Di Bitteti et al. 2009) o hasta seis especies de felinos neotropicales de diferentes tamaños corporales que coexistieron por partición temporal en Sudamérica (Di Bitteti et al. 2010).

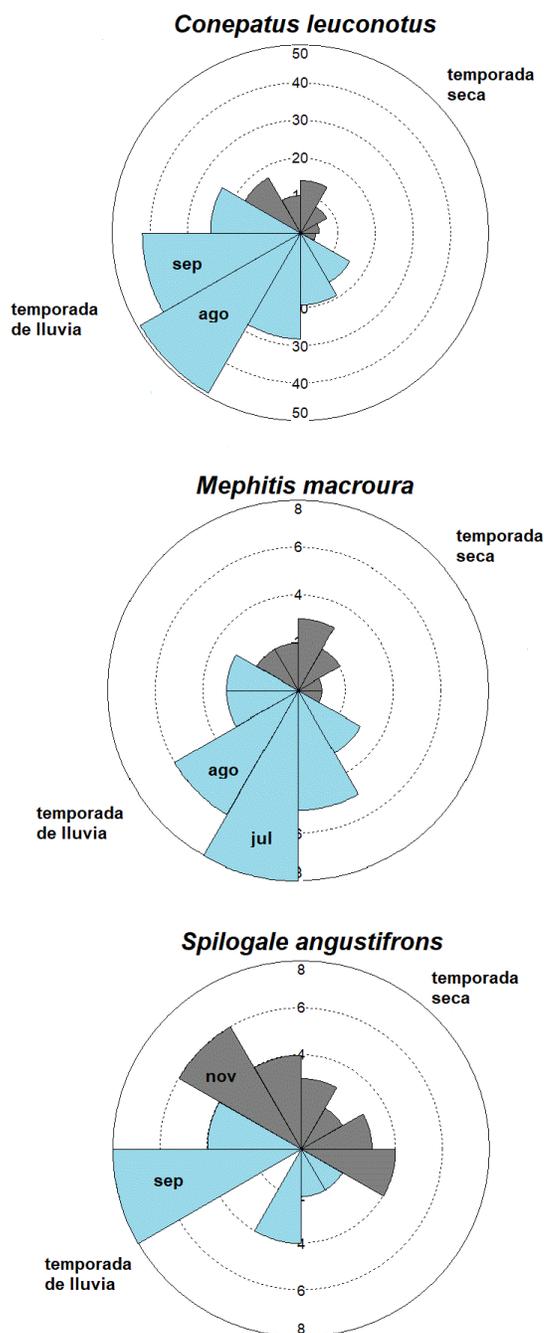
La segunda hipótesis se cumplió debido a que la especie grande fue más abundante en relación con las otras dos, lo que permite inferir que *C. leuconotus* determinó la dinámica de las interacciones interespecíficas en la selva baja caducifolia de la RBTC. Los resultados coincidieron con un estudio reciente que sumó información de cuatro localidades de la RBTC y *C. leuconotus* fue la especie con mayor frecuencia de registros (Pérez-Irineo et al. 2020). Es posible que la mayor abundancia relativa de *C. leuconotus* se haya debido al buen estado de conservación de la vegetación en el Cerro Tepetroja en nuestra área de estudio, y a que *C. leuconotus* está mejor adaptado a zonas áridas y semiáridas en comparación con *M. macroura*. Las especies de los géneros *Conepatus* y *Spilogale* requieren vegetación arbustiva con cobertura densa y complejidad estructural y evitan áreas abiertas deterioradas y campos de cultivo (Patton 1974; Kinlaw 1995; Cervantes et al. 2002; Doty y Dowler 2006; Dragoo y Sheffield 2009; Lesmeister et al. 2009). En comparación, las especies del género *Mephitis* pueden ser abundantes en áreas abiertas y perturbadas tales como hábitat nativo deteriorado o rodeado de campos de cultivo o zonas residenciales suburbanas (Wade-Smith y Verts 1982; Reid 1997; Hwang y Larivière 2001; Cervantes et al. 2002; Neiswenter y Dowler 2007; Monroy-Vilchis et al. 2011). *C. leuconotus* tiene adaptaciones a las zonas áridas tales como ser capaz de obtener suficiente agua de su alimento, en comparación con las especies de *Mephitis* (Patton 1974; Hwang y Larivière 2001; Dragoo y Sheffield 2009). La evidencia fósil indica que *Conepatus* y *Mephitis* son géneros que se originaron durante el Plioceno en América; *Conepatus* se diversificó en el centro de México y *Mephitis* en una latitud mayor, en Kansas, EE. UU., y por ello *Mephitis* está mejor adaptado a tolerar los climas templados y fríos (Wang y Carranza-Castañeda 2008; Wang et al. 2014). Por estos motivos, la simpatria de *Conepatus*, *Mephitis* y *Spilogale* con una menor abundancia relativa de *Mephitis* bien podría entenderse como un indicador de la integridad ecológica en zonas áridas (Larivière y Messier 1998; Neiswenter y Dowler 2007; Estes et al. 2011).

Además de demostrar una mayor abundancia relativa de *C. leuconotus* en el Cerro Tepetroja, RBTC, los resultados mostraron que *C. leuconotus* y *M. macroura* fueron más abundantes durante la temporada de lluvia y *S. angustifrons*



**Figura 4.** Actividad circadiana y coeficientes de superposición ( $\Delta$ ) de los mefitidos *Conepatus leuconotus*, *Mephitis macroura* y *Spilogale angustifrons* en el Cerro Tepetroja, reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán, del 1 de mayo del 2013 al 30 de abril del 2020.

no mostró diferencias estacionales, lo cual puede explicarse en relación a la información científica sobre la segregación del nicho en la dimensión trófica de los mefitidos. *C. leuconotus* es principalmente insectívoro, es la especie más insectívora entre los mefitidos y sus presas principales son los coleópteros, pero cuando los insectos escasean puede consumir frutas y vertebrados pequeños (Patton 1974; Dragoo y Sheffield 2009). Las garras y extremidades anteriores son muy fuertes y están adaptadas para excavar, el sentido del olfato es muy sensible y capaz de detectar a sus presas enterradas (Dragoo y Sheffield 2009). Este comportamiento



**Figura 5.** Frecuencia mensual de registros de tres mefitidos en el Cerro Tepetroja, reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán, del 1 de mayo del 2013 al 30 de abril del 2020. La temporada de lluvia es de mayo a octubre (azul) y la temporada seca de noviembre a abril (gris).

fue detectado entre nuestros registros mediante videos de individuos de *C. leuconotus* excavando en los meses de marzo, junio, julio y noviembre. En Texas, EE. UU. los insectos representaron del 50 - 90 % de la dieta de especies de *Conepatus* y los escarabajos principalmente en estado larvario constituyeron el 66% (Davis 1945; Taylor 1953; Patton 1974; Rosatte y Larivière 2003; Meaney et al. 2006). En comparación, las especies de *Mephitis* presentan una dieta oportunista y más diversa: consumen coleópteros, ortópteros, larvas de lepidópteros, vertebrados pequeños, frutos, y huevos de aves (Larivière y Messier 1998; Hwang y Larivière

2001). En nuestro estudio, probablemente *C. leuconotus* y *M. macroura* tuvieron mayor número de registros durante la temporada de lluvia debido a que la disponibilidad de sus recursos alimentarios principales, como los coleópteros, sea mayor durante los meses con mayor precipitación pluvial (Skipper et al. 2020). Los resultados concuerdan con lo descrito para *C. chinga* que prefirió el pastizal nativo debido a la mayor abundancia de coleópteros adultos en las Pampas, Argentina (Castillo et al. 2012). Finalmente, las especies de *Spilogale*, son las más carnívoras en comparación con *Conepatus* y *Mephitis*, y consumen mamíferos pequeños en mayor proporción (Kinlaw 1995; Neiswenter et al. 2010). Los tres géneros son capaces de trepar a los árboles, pero *Spilogale* es más ágil y hábil como escalador y puede explotar una gama diferente de recursos en comparación con *Conepatus* y *Mephitis* (Wade-Smith y Verts 1982; Kinlaw 1995; Reid 1997; Rosatte y Larivière 2003). No fue posible comparar los resultados de abundancia relativa y sus diferencias estacionales con información de otras poblaciones de mefitidos en México, ya que se limitan a documentar que *C. leuconotus* y *M. macroura* pueden estar en proximidad y alimentarse en cercanía física, y a reportar densidades poblacionales bajas (List y MacDonald 1998; Cervantes et al. 2002; Monroy-Vilchis et al. 2011; Elizalde-Arellano et al. 2014). En México, el estado de conservación de las poblaciones de mefitidos simpátricos es incierto. El presente trabajo es una contribución para el conocimiento sobre las tres especies que coexisten en selva baja caducifolia en un área natural protegida del centro del país.

## Agradecimientos

Se agradece y reconoce la colaboración del Ejido de San José Axuxco, Municipio de San José Miahuatlán, Puebla. La Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) a través de las autoridades de la RBTC otorgó las facilidades y el permiso para realizar este estudio. La Comisión Nacional Forestal (CONAFOR) brindó apoyo a las autoridades civiles de San José Axuxco a través del pago de servicios ambientales para realizar recorridos de vigilancia. Agradecemos a tres revisores por sus valiosas contribuciones al trabajo. Investigación realizada gracias al Programa UNAM-DGAPA-PAPIIT Proyecto IA200812 y UNAM-DGAPA-PAPIIT Proyecto IN221814.

## Literatura citada

- ARANDA-SÁNCHEZ, J. M. 2012. Manual para el rastreo de mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Ciudad de México, México.
- ARRIAGA, L., J. M. ESPINOZA, C. AGUILAR, E. MARTÍNEZ, L. GÓMEZ, Y E. LOA. 2000. RTP-121 Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Pp. 472-475, in Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Ciudad de México, México.
- ASCHOFF, J. 1966. Circadian activity pattern with two peaks. *Ecology* 47:657-662.
- BERRUECOS-PÉREZ, J. 2015. Riqueza de mamíferos medianos y grandes del Ejido San José Axuxco, Puebla. Tesis de Licenciatura. Carrera de Biología. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Tlalnepantla de Baz, Estado de México.
- BRASHEAR, W. A., A. W. FERGUSON, N. N. NEGOVETICH, Y R. C. DOWLER. 2015. Spatial organization and home range patterns of the American Hog-nosed Skunk (*Conepatus leuconotus*). *The American Midland Naturalist* 174:310-320.
- BRIONES-SALAS, M. 2000. Lista anotada de los mamíferos de la región de la Cañada en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.) 61:83-103.
- CAROTHERS, J. H., Y F. M. JAKSIC. 1984. Time as a niche difference: the role of interference competition. *Oikos* 42:403-406.
- CASTILLO, D. F., E. M. LUENGOS-VIDAL, E. B. CASANAVE, M. LUCHERINI, Y R. A. OJEDA. 2012. Habitat selection of Molina's hog-nosed skunks in relation to prey abundance in the Pampas grassland of Argentina. *Journal of Mammalogy* 93:716-721.
- CEBALLOS, G., Y A. MIRANDA. 1986. Los mamíferos de Chamela, Jalisco: manual de campo. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- CERVANTES, F. A., J. LOREDO, Y J. VARGAS. 2002. Abundance of sympatric skunks (Mustelidae: Carnivora) in Oaxaca, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 18:463-469.
- CORTÉS-MARCIAL, M., Y M. BRIONES-SALAS. 2014. Diversidad, abundancia relativa y patrones de actividad de mamíferos medianos y grandes en una selva seca del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical* 62:1433-1448.
- CRUZ-JÁCOME, O., E. LÓPEZ-TELLO, C. A. DELFIN-ALFONSO, Y S. MANDUJANO. 2015. Riqueza y abundancia relativa de mamíferos medianos y grandes en una localidad en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca, México. *Therya* 6:435-448.
- CUARÓN, A. D., J. F. GONZÁLEZ-MAYA, K. HELGEN, F. REID, J. SCHIPPER, Y J. W. DRAGOO. 2016. *Mephitis macroura*. The IUCN Red List of Threatened Species. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T41634A45211135.en>
- 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.
- DAVILA, P., M. C. ARIZMENDI, A. VALIENTE-BANUET, J. L. VILLASEÑOR, A. CASAS, Y R. LIRA. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. *Biodiversity and Conservation* 11:421-442.
- DAVIS, W. B. 1945. Texas skunks. *Texas Game and Fish* 3:8-10.
- 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., C. D. DE ANGELO, Y E. DI BLANCO, Y A. PAVIOLO. 2010. Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica* 36:403-412.
- DI RIENZO, J., F. CASANOVES, M. BALZARINI, L. GONZÁLEZ, M. TABLADA, Y C. ROBLEDO. 2017. InfoStat versión 2017. Grupo InfoStat, F. C. A. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.
- DONADIO, E., Y S. W. BUSKIRK. 2006. Diet, morphology, and interspecific killing in Carnivora. *The American Naturalist* 167:524-536.

- DOTY, J. B., y R. C. DOWLER.** 2006. Denning ecology in sympatric populations of skunks (*Spilogale gracilis* and *Mephitis mephitis*) in west-central Texas. *Journal of Mammalogy* 87:131-138.
- DRAGOO, J. W., y S. R. SHEFFIELD.** 2009. *Conepatus leuconotus*. *Mammalian Species* 827:1-8.
- ELIZALDE-ARELLANO, C., J. C. LÓPEZ-VIDAL, L. HERNÁNDEZ, J. W. LAUNDRÉ, F. A. CERVANTES, F. M. MORALES-MEJÍA, M. RAMÍREZ-VARGAS, L. F. DÁVILA-GALAVIZ, A. GONZÁLEZ-ROMERO, y M. ALONSO-SPILSBURY.** 2014. Registro de presencia y actividades de algunos mamíferos en el Desierto Chihuahuense, México. *Therya* 5:793-816.
- ESTES, J. A., J. TERBORGH, J. S. BRASHARES, M. E. POWEL, J. BERGER, W. J. BOND, S. R. CARPENTER, T. E. ESSINGTON, R. D. HOLT, J. B. C. JACKSON, R. J. MARQUIS, L. OKSANEN, T. OKSANEN, R. T. PAINE, E. K. PIKITCH, W. J. RIPPLE, S. A. SANDIN, M. SCHEFFER, T. W. SCHOENER, J. B. SHURIN, A. R. E. SINCLAIR, M. E. SOULÉ, R. VIRTANEN, y D. A. WARDLE.** 2011. Trophic downgrading of planet Earth. *Science* 333:301-306.
- FARIAS, V., T. K. FULLER y R. M. SAUVAJOT.** 2012. Activity and distribution of gray foxes (*Urocyon cinereoargenteus*) in southern California. *The Southwestern Naturalist* 57:176-181.
- FARIÁS, V., O. TÉLLEZ, F. BOTELLO, O. HERNÁNDEZ, J. BERRUCCOS, S. J. OLIVARES, y J. C. HERNÁNDEZ.** 2015. Primeros registros de 4 especies de felinos en el sur de Puebla, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 86:1065-1071.
- FARIÁS-GONZÁLEZ, V., y C. N. VEGA-FLORES.** 2019. Spotted skunks (*Spilogale angustifrons*) photo-captured following gray foxes (*Urocyon cinereoargenteus*) in tropical dry forest in central Mexico. *Journal of Arid Environments* 160:25-31.
- FISHER, N. I.** 1995. *Statistical Analysis of Circular Data*. Cambridge University Press. U. K.
- FULLER, T. K., W. E. JOHNSON, W. L. FRANKLIN, y K. A. JOHNSON.** 1987. Notes on the Patagonian Hog-Nosed Skunk (*Conepatus humboldti*) in Southern Chile. *Journal of Mammalogy* 68:864-867.
- FULLER, T. K., y D. W. KHUEN.** 1985. Population characteristics of striped skunks in northcentral Minnesota. *Journal of Mammalogy* 66:813-815.
- GERBER, B. D., S. M. KARPANTY, y J. RANDRIANANTENAINA.** 2012. Activity patterns of carnivores in the rain forests of Madagascar: implications for species coexistence. *Journal of Mammalogy* 93:667-676.
- GILBERT, N. A., J. D. J. CLARE, J. L. STRENGLEIN, y B. ZUCKERBERG.** 2020. Abundance estimation of unmarked animals based on camera-trap data. *Conservation Biology* 0:1 -12.
- HARMSEN, B. J., R. J. FOSTER, S. C. SILVER, L. E. T. OSTRO, y P. DONCASTER.** 2009. Spatial and temporal interactions of sympatric jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) in a neotropical forest. *Journal of Mammalogy* 90:612-620.
- HELGEN, K.** 2016. *Conepatus leuconotus*. The IUCN Red List of Threatened Species. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T41632A45210809.en>
- HELGEN, K., F. REID, y R. TIMM.** 2016. *Spilogale angustifrons*. The IUCN Red List of Threatened Species. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T136636A45221538.en>
- HOLT, R., D., y G. A. POLIS.** 1997. A theoretical framework for intraguild predation. *The American Naturalist* 14:745-764.
- HUNTER, J., y T. CARO.** 2008. Interspecific competition and predation in American carnivore families. *Ethology Ecology and Evolution* 20:295-324.
- HWANG, Y. T., y S. LARIVIÈRE.** 2001. *Mephitis macroura*. *Mammalian Species* 683:1-3.
- KARANTH, K. U.** 1995. Estimating tiger *Panthera tigris* populations from camera-trap data using capture-recapture models. *Biological Conservation* 71:333-338.
- KARANTH, K. U., A. SRIVATHSA, D. VASUDEV, M. PURI, R. PARAMESHWARAN, y N. S. KUMAR.** 2017. Spatio-temporal interactions facilitate large carnivore sympatry across a resource gradient. *Proceedings of the Royal Society B* 284:20161860.
- KINLAW, A.** 1995. *Spilogale putorius*. *Mammalian Species* 551:1-7.
- KRONFELD-SCHOR, N., y T. DAYAN.** 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34:153-181.
- LARIVIÈRE, S., y F. MESSIER.** 1998. Spatial organization of a prairie striped skunk population during the waterfowl nesting season. *The Journal of Wildlife Management* 62:199-204.
- LESMEISTER, D. B., M. E. GOMPPER, y J. J. MILLSPAUGH.** 2009. Habitat selection and home range dynamics of eastern spotted skunks in the Ouachita Mountains, Arkansas, USA. *Journal of Wildlife Management* 73:18-25.
- LESMEISTER, D. B., C. K. NIELSEN, E. M. SCHAUER, y E. C. HELLGREN.** 2015. Spatial and temporal structure of a mesocarnivore guild in midwestern North America. *Wildlife Monographs* 191:1-61.
- 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.
- LIST, R., y D. W. MACDONALD.** 1998. Carnivora and their larger mammalian prey: species inventory and abundance in the Janos-Nuevo Casas Grandes prairie dog complex, Chihuahua. *Revista Mexicana de Mastozoología* 3:95-112.
- LUCHERINI, M., J. I. REPUCCI, 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.
- MAFFEI, L., E. CUÉLLAR, y A. J. NOSS.** 2002. Uso de trampas-cámara para la evaluación de mamíferos en el ecotono Chaco-Chiquitanía. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 11:55-65.
- MARTI, C. D., K. STEENHOF, M. N. KOCHERT, y J. S. MARKS.** 1993. Community trophic structure: the roles of diet, body size, and activity time in vertebrate predators. *Oikos* 67:6-18.
- MEANEY, C. A., A. K. RUGGLES, y G. P. BEAUVAIS.** 2006. American Hog-nosed Skunk (*Conepatus leuconotus*): a technical conservation assessment. U. S. D. A. Forest Service, Rocky Mountain Region. <http://www.fs.fed.us/r2/projects/scp/assessments/americanhognosedskunk.pdf>
- MEEK, P. D., G. BALLARD, A. CLARIDGE, R. KAYS, K. MOSEBY, T. O'BRIEN, A. O'CONNELL, J. SANDERSON, D. E. SWANN, M. TOBLER, y S. TOWNSEND.** 2014. Recommended guiding principles for reporting on camera trapping research. *Biodiversity Conservation* 23:2321-2343.
- MEREDITH, M., y M. RIDOUT.** 2020. Overlap 0.3.3. Estimates of coefficient of overlapping for animal activity patterns. R Core Team.
- MILLS, M. G., y L. B. PATTERSON.** 2009. Not just black and white: pigment pattern development and evolution in vertebrates. *Seminars in Cell and Developmental Biology* 20:72-81.
- MONROY-VILCHIS, O., M. M. ZARCO-GONZÁLEZ, C. RODRÍGUEZ-SOTO, L. SORIA-DÍAZ, y V. URÍOS.** 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., y R. C. DOWLER.** 2007. Habitat use of western spotted skunks and striped skunks in Texas. *The Journal of Wildlife Management* 71:583-586.
- 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.
- NIELSENE, T.** 1983. Relation of behavioral activity rhythms to the changes of day and night. A revision of views. *Behaviour* 89:147-173.
- PALOMARES, F., y T. M. CARO.** 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *The American Naturalist* 153:492-508.
- PATTON, R. F.** 1974. Ecological and behavioral relationships of the skunks of Trans Pecos Texas. Texas A&M University. Texas A&M University. Libraries. Texas. <https://hdl.handle.net/1969.1/DISSSERTATIONS-172552>.
- PÉREZ-IRINEO, G., E. LÓPEZ-TELLO, y S. MANDUJANO.** 2020. Skunks and gray foxes in a tropical dry region: casual or positive interactions? *Mammalia* 84:5.
- POLIS, G. A., C. A. MYERS, y R. D. HOLT.** 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: Potential competitors that eat each other. *Annual Review on Ecology and Systematics* 20:297-330.
- REID, F. A.** 1997. A field guide to the mammals of Central America and southeast Mexico. Oxford University Press. New York, New York, EE.UU.
- ROSATTE, R. C., y S. LARIVIÈRE.** 2003. Skunks (genera *Mephitis*, *Spilogale*, and *Conepatus*). Pp. 692-707, in *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation* (Feldhamer, G. A., B. C. Thompson, y J. A. Chapman, eds.). The Johns Hopkins University Press. Baltimore, Maryland.
- ROOT, R.** 1967. The niche exploitation pattern of the Blue-Gray Gnat Catcher. *Ecological Monographs* 37:317-350.
- RSTUDIO TEAM.** 2020. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- RZEDOWSKI, J.** 1978. Vegetación de México. Limusa. Ciudad de México, México.
- SECRETARÍA DE MEDIO AMBIENTE Y RECURSOS NATURALES (SEMARNAT).** 2013. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Ciudad de México, México.
- SCHOENER, T. W.** 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- SIMBERLOFF, D., y T. DAYAN.** 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review on Ecology and Systematics* 22:115-143.
- SKIPPER, B. R., D. KIM, y C. MORRIS.** 2020. Seasonal abundance and nutritional concentration of grassland arthropods. *Western North American Naturalist* 80:19-27.
- TAYLOR, W. P.** 1953. Food habits of hog-nosed skunk in Texas. Part of Final Report Project W-31-R-1, Food habits of furbearers in relation to Texas game species. Texas Game and Fish Commission. Austin, Texas.
- TÉLLEZ-VALDÉS, O., V. FARIÁS, P. DÁVILA-ARANDA, J. L. STEIN, R. LIRA-SAADE, y F. BOTELLO.** 2010. Diversidad de mamíferos en los dominios climáticos de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81:863-874.
- THEIMER, T. C., D. T. RAY, y D. L. BERGMAN.** 2017. Camera angle and photographic identification of individual striped skunks. *Wildlife Society Bulletin* 41:146-150.
- 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 terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation* 11:169-178.
- VALIENTE-BANUET, A., A. CASAS, A. ALCÁNTARA, P. DÁVILA, N. FLORES-HERNÁNDEZ, M. C. ARIZMENDI, J. VILLASEÑOR, y J. ORTEGA.** 2000. La Vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67:24-74.
- VAN VALKENBURGH, B.** 1985. Locomotor diversity within past and present guilds of large predatory mammals. *Paleobiology* 11:406-428.
- WADE-SMITH, J., y B. J. VERTS.** 1982. *Mephitis mephitis*. *Mammalian Species*, 173:1-7.
- WANG, X., y O. CARRANZA-CASTAÑEDA.** 2008. Earliest hog-nosed skunk, *Conepatus* (Mephitidae, Carnivora), from the early Pliocene of Guanajuato, Mexico and origin of South American skunks. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 154:386-407.
- WANG, X., O. CARRANZA-CASTAÑEDA, y J. J. ARANDA-GÓMEZ.** 2014. A transitional skunk, *Buisnictis metabatos* sp. nov. (Mephitidae, Carnivora), from Baja California Sur and the role of southern refugia in skunk evolution, *Journal of Systematic Palaeontology*, 12:291-302.
- ZAR, J. H.** 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall Press. New Jersey, EE.UU.

Associated editor: Lázaro Guevara

Submitted: January 31, 2021; Reviewed: February 15, 2021.

Accepted: May 5, 2021; Published on line: July 16, 2021.