



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
INSTITUTO DE CIENCIAS BASICAS E INGENIERIA

DOCTORADO EN CIENCIAS BASICAS E INGENIERIA

TESIS DOCTORAL

Métodos tradicionales y una nueva propuesta para estudiar la
alimentación de los carnívoros de América

Para obtener el grado de

Doctor en:

DOCTOR EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

PRESENTA

M. en C. Luis Alberto Alanís Hernández

Director (a)

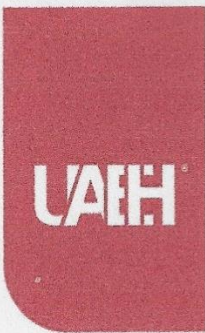
Dr. Gerardo Sánchez Rojas

Comité tutorial

Dra. Ana Paola Martínez Falcón

Dr. Carlos López González

Dr. Osvaldo Eric Ramírez Bravo



Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería

School of Engineering and Basic Sciences

Área Académica de Biología

Department of Biology

Mineral de la Reforma, Hgo., a 21 de marzo de 2024

Número de control: ICBI-AAB/177/2024

Asunto: Autorización de impresión.

MTRA. OJUKY DEL ROCIO ISLAS MALDONADO
DIRECTORA DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR DE LA UAEH

El Comité Tutorial de la tesis del programa educativo de posgrado titulado **“Métodos tradicionales y una nueva propuesta para estudiar la alimentación de los carnívoros de América”**, realizado por el sustentante **Luis Alberto Alanís Hernández** con número de cuenta **263895** perteneciente al programa de **DOCTORADO EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**, una vez que ha revisado, analizado y evaluado el documento recepcional de acuerdo a lo estipulado en el Artículo 110 del Reglamento de Estudios de Posgrado, tiene a bien extender la presente:

AUTORIZACIÓN DE IMPRESIÓN

Por lo que el sustentante deberá cumplir los requisitos del Reglamento de Estudios de Posgrado y con lo establecido en el proceso de grado vigente.

Atentamente
“Amor, Orden y Progreso”

El Comité Tutorial

Dr. Gerardo Sánchez Rojas
Vocal



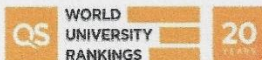
Dra. Ana Paola Martínez Falcón
Presidente

Dr. Carlos Alberto López González
Secretario

Dr. Osvaldo Eric Ramírez Bravo
Suplente

JFO/CIAF

Ciudad del Conocimiento, Carretera Pachuca-Tulancingo Km. 4.5 Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México. C.P. 42184
Teléfono: 52 (771) 71 720 00 Ext. 6640, 6642
Fax 2112
aab_icbi@uaeh.edu.mx



“No tengo idea del por qué, pero si me aparto, aunque sea un solo paso todos los juramentos y promesas que hice en el pasado no significaran nada, y si me atrevo a hacer eso jamás volveré a ser el mismo...”

Agradecimientos

Al Dr. Gerardo Sánchez Rojas. Por su amistad y apoyo incondicional durante este largo periodo en mi formación académico-profesional. Su experiencia y conocimientos me ayudaron a fortalecer aspectos de mi persona y en actitudes bajo el ámbito de la investigación.

A los miembros del comité revisor, a la Dra. Ana Paola, al Dr. Carlos, y al Dr. Eric. Gracias por su apoyo durante el proceso de la generación de este trabajo, el cual se vio enriquecido por sus conocimientos y experiencias. Particularmente agradezco al Dr. Carlos por haber proporcionado la base de datos para poder cumplir con el objetivo de este estudio, el cual por efecto de la pandemia no hubiese sido posible.

A Maira Hernández López, por tu apoyo incondicional durante este proceso y etapa de suma importancia en mi trayectoria académica, por tu paciencia, sentimientos y consejos que me impulsaron a no caer en depresión e inseguridad, de lo contrario este producto no se vería culminado.

A todos mis camaradas que han estado desde el inicio y a los que se han sumado en la trayectoria de este ámbito académico, así como a los compañeros del Laboratorio de Conservación Biológica, del Centro de Investigaciones Biológicas. A través de este tiempo tuve la oportunidad de conocerles y formaron parte de actividades académicas y recreativas, que hoy se cuentan como experiencias y vivencias.

Agradezco al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) por la beca otorgada (858466), y a la Universidad Autónoma del estado de Hidalgo por el apoyo brindado para la realización de mis estudios de Doctorado.

Dedicatorias

A mi padre. Estuviste presente en gran parte de esta trayectoria, lamentablemente te quedaste a la mitad del camino y ya no puedes verme concluir esta etapa que solo conociste en pláticas esporádicas en aquellas madrugadas tras las llamadas hechas por teléfono. Aún recuerdo que no comprendías que hacía, a que me iba a dedicar o que seguro me iba a “morir de hambre”. Sin embargo, nunca me desmotivaste a seguir, siempre me hiciste saber que nunca me dejarías solo ante ninguna situación. Hoy se que no lo estoy, dejaste muchos valores y virtudes en mí, con orgullo puedo decir que el apellido “Alanis” comienza a escucharse, como así lo querías. Gracias pa, siempre estuve orgulloso de ti, ojalá tú lo estés de mí.

A mi madre. No fue fácil educar a tres cabrones que te hicimos ver tu suerte. A pesar de todas las circunstancias, decadencias, y limitaciones siempre encontraste la manera de guiarme, de darme una educación y nunca me has abandonado ante ninguna situación por difícil que ha sido. La familia se fragmento cuando mi pa se fue, decaíste por un tiempo, te fue difícil asimilar lo que ocurrió, pero por nosotros te levantaste de nuevo y estoy muy agradecido contigo por el apoyo que me has brindado para continuar con mis estudios, con mis decisiones. Hoy estás conmigo para verme culminar esta etapa, espero que estés orgullosa de mi ma, y que sigas confiando en mí para brindarte el futuro que te mereces, nunca te dejare sola.

A mi familia. A través de las etapas de mi vida diferentes personas han formado parte crucial de mi interés y gusto por esta profesión que hoy se consolida como una pasión y estilo de vida. Recuerdo aquellos momentos frente a la televisión viendo los típicos documentales de animales con un refresco en mano, no importaba que fuera la quinta o sexta vez de verlo, siempre parecía la primera. Gracias abuelo, por permitirme estar junto a ti para iniciar este camino, gracias por a pesar de no ser mi padre siempre cuidarme y guiarme como si lo fueras.

También recuerdo los momentos a las altas horas de la noche en los que estaba sentado en la banqueta con una revista en mano, observando de forma asombrada diferentes fotografías sobre paisajes, plantas, y animales. Por medio de historias bien redactadas mi imaginación recreaba cada verso, cada imagen en mi mente me llenaba de ilusión por vivir aventuras y experiencias similares a las de ustedes, en la que yo fuera el autor. Siempre quise alcanzar este momento para ser yo quien fuera el portavoz de las historias, y que ustedes fueran los espectadores asombrados, sin embargo, muchos de ustedes partieron desde hace mucho y nunca podrán saber que si pude alcanzar esta etapa. La calle se fue quedando sola tras sus partidas y ya nunca fue lo mismo volver, sin embargo, están presentes en cada suceso, en cada cerveza bebida y por beber. Gracias primos y camaradas, a pesar de que todos me decían que no me juntara con ustedes porque acabaría igual, siempre me motivaron a seguir y superarme, y aquí estoy similar en algunos malos hábitos, pero trucha.

ÍNDICE

Tema	Página
Resumen	1
CAPÍTULO I. Introducción General	3
1. Introducción	4
1.1 Métodos tradicionales para el estudio de la alimentación de los carnívoros	6
1.1.1 Nuevas técnicas para el estudio de la alimentación de los carnívoros y detección de patrones	9
1.1.2 Sistema especies simpátricas-presas y el efecto de la perturbación sobre sus interacciones tróficas	11
1.2 Organización de la tesis	12
1.3 Hipótesis	14
1.4 Objetivos	15
1.4.1 Generales	15
1.4.2 Particulares	15
1.5 Referencias	17
CAPÍTULO II. El estudio de la dieta de los mamíferos carnívoros de América: una revisión bibliográfica	24
1. Resumen	25
2. Introducción	27
3. Materiales y Métodos	31
4. Resultados	32
5. Discusión	34
6. Agradecimientos	43
7. Referencias	43

CAPÍTULO III. Trophic interactions between two sympatric mesocarnivores in an anthropized landscape from the Mexican highlands	73
1. Introduction	75
2. Methods	76
2.1. <i>Study área</i>	76
2.2. <i>Scat collection and identification of individuals of both species of mesocarnivores</i>	77
2.3. <i>Data analysis</i>	77
2.4. <i>Prey identification</i>	77
2.5. <i>Sampling effort evaluation</i>	77
2.6. <i>Network metrics</i>	77
3. Results	78
3.1. <i>Multiple contingency tables</i>	78
3.2. <i>Completeness and accumulation curve of interactions</i>	79
3.3. <i>Nesting and Modularity</i>	79
3.3.1. <i>Environments with high disturbance</i>	79
3.3.2. <i>Low disturbance environments</i>	79
3.4. <i>Structure of interactions networks</i>	79
4. Discussion	79
5. Acknowledgments	84
6. References	88

CAPÍTULO IV. Discusión general y conclusiones	91
Bibliografía	100
ANEXO. Artículo de divulgación: Entre hábitos y excretas: un vistazo a las dietas de los mamíferos carnívoros	104
Resumen	105
Métodos para determinar la dieta de carnívoros	109
Importancia de estudiar la dieta de los mamíferos carnívoros para su conservación	111
Referencias	114

Índice de figuras

Figura 1. Número de artículos revisados y el periodo de aparición de los diferentes métodos y análisis utilizados para el estudio de la dieta de mamíferos carnívoros de América.	62
Figura 2. Artículos publicados sobre la dieta de mamíferos carnívoros en las diferentes regiones de América.	63
Figura 3. Artículos sobre el estudio de la dieta para diferentes familias taxonómicas del Orden Carnívora en América.	64
Fig. 1. Location of scats collected for both species mesocarnivores in the states of Guanajuato and Queretaro, Mexico.	76
Fig. 2. Modular network of interactions between individuals of the Bobcats (<i>Lynx rufus</i>) and their highly disturbed environments in the states of Queretaro and Guanajuato, Mexico.	80

Fig. 3. Interaction network between bobcats (*Lynx rufus*) and their prey for a) Environments with high disturbance and b) Environments with low disturbance in the states of Queretaro and Guanajuato, Mexico. 81

Fig. 3. Interaction network between coyotes (*Canis latrans*) and their prey for a) Environments with high disturbance and b) Environments with low disturbance in the states of Queretaro and Guanajuato, Mexico. 81

Figura 1. Depredación de un lagomorfo por una zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*) captado por una estación de foto trapeo. 107

Figura 2. Excrementos de a) gato montés (*L. rufus*), b) cacomixtle (*Bassaricus astutus*) y c) coyote (*C. latrans*). 108

Figura 3. Procedimiento para la limpieza de los excrementos de mamíferos carnívoros. a) ingreso de excretas en sacos hechos de media textil, b) depositar los sacos en una solución de agua con jabón, c) disección del contenido de los excrementos y d) extracción de los restos alimentarios para su identificación. 109

Figura 4. Identificación de mamíferos a partir de a) la comparación de estructuras dentales y b) la revisión de características de la médula del pelo de guarda. La figura “a” corresponde a dientes de la mandíbula y la figura “b” corresponde a un pelo de guarda de la rata algodónera (*Sigmodon toltecus*). 110

Índice de tablas

Tabla 1. Análisis estadísticos utilizados para evaluar la composición del inventario de las presas que constituyen la dieta de mamíferos carnívoros en diferentes regiones de América 59

Tabla 2. Metodologías adicionales utilizadas el estudio sobre de la dieta de mamíferos carnívoros en las diferentes regiones de América. 61

Table 1. Multiple contingency tables with the observed and expected frequencies in environments with a high and low level of disturbance for individuals of *Lynx rufus* and *Canis latrans* and their genera. 78

Table 2. Attributes of the networks for both species of mesocarnivores in environments with high and low disturbance in the state of Queretaro and Guanajuato, Mexico. 79

Índice de anexos y apéndices

Anexo 1. Descripción general de 124 artículos sobre el estudio de la dieta de diferentes especies de mamíferos carnívoros en las regiones de América. 65

Appendix A. Interaction accumulation curves. 84

Appendix B. Number of interactions for different individuals of *Lyx rufus* in environments with high and low disturbance istates of Guanajuato and Queretaro, Mexico. 85

Appendix C. Number of interactions for different individuals of *Canis latrans* in environments with high and low disturbance istates of Guanajuato and Queretaro, Mexico.

Resumen

Estudiar la dieta de los mamíferos carnívoros permite reconocer sus requerimientos alimentarios en los ecosistemas donde habitan, y esta información resulta útil para el desarrollo de estrategias para su conservación. A través del tiempo se han establecido diferentes aproximaciones metodológicas y analíticas para determinar y mediar la gamma de recursos que utilizan los carnívoros, lo cual permite comprender cómo influyen sobre las comunidades y los ecosistemas debido a su papel ecológico y a sus interacciones. Los objetivos de este trabajo fueron: a) Describir las aproximaciones metodológicas y analíticas utilizadas en el último siglo para determinar la dieta de los mamíferos carnívoros, mostrando sus alcances y limitaciones, de tal manera que apoye la realización de futuros estudios para enriquecer el conocimiento de la ecología trófica de los mamíferos carnívoros, y b) Implementar una nueva herramienta metodológica que permita evaluar los parámetros implicados en la estructura de las interacciones entre depredadores y sus presas, tomando como modelo de estudio dos especies simpátricas del altiplano mexicano, gatos monteses y coyotes que coexisten en ambientes con diferentes condiciones de perturbación en los estados de Querétaro y Guanajuato, en México. Para lograr los objetivos, primero se realizó una búsqueda y recopilación de estudios realizados en América a partir del año de 1900 al año 2022, se hizo una revisión y descripción detallada sobre los métodos y métricas utilizadas para determinar de que se alimentan y y como se mide la composición del inventario de presas; posteriormente, para evaluar la estructura de las interacciones entre gatos monteses y coyotes con sus presas, se realizó una colecta y revisión de sus excretas, se identificaron individuos por el método de extracción de DNA y genotipado, se identificaron a las presas consumidas por comparaciones morfológicas, y con base en el enfoque del análisis de redes de interacción, la anidación y la determinación de individuos núcleo, se caracterizó y evaluó el efecto bajo dos condiciones ambientales, alta perturbación y baja perturbación. Los resultados nos muestran que esencialmente la determinación de la dieta de los carnívoros es a través del análisis del contenido de sus excretas, se extraen los restos alimentarios y se identifican a las especies consumidas por comparaciones morfológicas. Para cuantificar y comparar la variedad de presas que constituyen su nicho trófico es común calcular la

Frecuencia de ocurrencia, el Porcentaje de ocurrencia, la Biomasa consumida, la Amplitud y el traslape de nicho. De los análisis de las redes de interacción, para ambientes con alta perturbación se obtuvo una red para 46 gatos monteses y 18 coyotes, identificando 6 gatos monteses y 5 coyotes núcleo; y en ambientes con baja perturbación, se obtuvo la red para 134 gatos monteses y 38 coyotes, identificando 30 gatos monteses y 8 coyotes núcleo. Tres de las redes analizadas presentaron un patrón anidado (Alta perturbación: *L. rufus*: Anidamiento= 0.51, $p < 0.05$, *C. latrans*: 4.13, $p < 0.05$; Baja perturbación: *L. rufus*, 0.91, $p < 0.05$). Existió un efecto de la perturbación ambiental sobre las redes evaluadas, en ambientes con alta perturbación la estructura y composición de las interacciones es diferente para ambas especies. La presente tesis permitió presentar un marco teórico sobre los diferentes métodos y análisis utilizados para evaluar la composición del nicho trófico de los carnívoros en América, sin embargo, hace falta proponer alternativas que permitan medir las relaciones tróficas entre depredadores y sus presas. Con base en lo anterior, se propone y presenta por primera vez un trabajo en el que se analizan las interacciones tróficas entre dos especies de mesocarnívoros simpátricos del altiplano mexicano, por medio de los análisis de redes de interacción lo cuales además permiten estudiar los mecanismos que promueven su coexistencia, en consecuencia, esta información puede ser útil en la generación de estrategias para su conservación.

Palabras clave: Anidamiento, dieta, carnívoros, genotipado, nicho, red de interacción.

CAPÍTULO I. Introducción general

1. Introducción

El conocimiento sobre los hábitos alimentarios de los mamíferos carnívoros y sus patrones sobre el uso de los recursos es fundamental para comprender su dinámica ecológica, su papel en los ecosistemas y el desempeño de sus interacciones en las cadenas tróficas (Draper et al., 2022). La depredación que se define como el acto de cazar y consumir a otros animales es un proceso importante para el mantenimiento de los ecosistemas, que incluye efectos y cambios en el comportamiento de los depredadores y las presas, en esta interacción existe una presión de selección que moldea la evolución de las especies (Klompaker et al., 2019, Peacor et al., 2022).

Las especies de carnívoros se agrupan dentro del Orden Carnívora, estos organismos presentan una serie de adaptaciones para la depredación y el consumo de otros animales, destacando principalmente las modificaciones dentales muy desarrolladas como es la presencia de colmillos, molares y premolares que han favorecido su diversificación alimentaria (Pollock et al., 2022). A pesar de que por definición el término carnívoro se refiere al organismo que consume carne, existe una alta plasticidad en la alimentación de las especies, por ejemplo, algunas son especializadas y selectivas en el consumo de otros animales como el gato montés (Newbury y Hodges, 2018; Landry et al., 2022), y otras utilizan una mayor variedad de recursos en los que se incluyen además recursos de origen vegetal como es el caso del coyote (Shi et al., 2021; Álvarez-Córdova et al., 2022).

A través del tiempo se han establecido diferentes aproximaciones metodológicas y analíticas para determinar y mediar la gamma de recursos que utilizan los carnívoros. La forma

tradicional para determinar la dieta de los carnívoros es a través del análisis de sus excretas (Wong-Smer et al., 2022), de las cuales se extraen los restos alimentarios se identifican a las especies consumidas y se cuantifica la variedad de presas que constituyen su nicho trófico a partir de diferentes índices y medidas (Klare et al., 2011; Draper et al., 2022). Con base a los recursos que utilizan se evalúa cómo influyen sobre las comunidades y los ecosistemas debido a su papel ecológico, como agentes de control de las poblaciones de las presas (Moll et al., 2021) y a su desempeño como dispersores de semillas y su participación en la conectividad del paisaje (Avrin et al., 2023) lo cual los vuelve un componente importante en la estructura de las comunidades.

La innovación de metodologías para estudiar la dieta de los carnívoros ha permitido explorar diferentes aspectos de su ecología trófica. Por ejemplo, algunos índices evalúan la gamma de recursos que utilizan los depredadores de los ecosistemas (Álvarez-Córdova et al., 2022; Draper et al., 2022), otros son utilizados para clasificar y comparar su alimentación entre las poblaciones y las especies (Hudson et al., 2014; Landry et al. 2022), pero se limitan en evaluar la estructura de sus interacciones y el papel que desempeñan en las cadenas tróficas que intervienen en la funcionalidad de los ecosistemas. En este trabajo se presenta una síntesis de información sobre los métodos y análisis utilizados para estudiar la dieta de los carnívoros de América, para mostrar sus alcances y limitaciones que ayuden a identificar temas poco estudiados dentro de su ecología trófica. Además, a través del análisis de redes de interacción se presentan una aproximación metodológica para estudiar la estructura de las interacciones entre depredadores y presas, como una herramienta que permita generar

conocimiento útil en proyectos de translocación, reintroducción o manejo de poblaciones silvestres de mamíferos carnívoros.

1.1 Métodos tradicionales para el estudio de la alimentación de los carnívoros.

Desde principios del siglo XX comenzó a verse impulsada la generación de estudios que determinan la alimentación de los mamíferos carnívoros, a partir de la revisión del contenido estomacal de ejemplares muertos en carreteras y de ejemplares cazados (Hamilton y Hunter, 1939) y posteriormente se implementó el uso de sus excretas (Pollack, 1951; Floyd et al., 1978). Con base en la identificación de las presas que consumen los carnívoros se suele analizar la composición de su nicho trófico a diferentes escalas ecológicas, como son las escalas temporales (Newbury y Hodges, 2018; Wong-Smer et al., 2022), las cuales permiten evaluar y comparar la variación que tiene la dieta de las especies a través del tiempo, como puede ser comparando entre estaciones o entre años diferentes. Por otro lado, hay trabajos que se realizan en escalas espaciales, los cuales evalúan como se modifica la alimentación de las especies entre sitios con diferentes tipos de vegetación o entre diferentes rangos de su ubicación geográfica (Cisneros-Moreno y Martínez-Coronel, 2019; Larson et al., 2020).

El medio más común para determinar de que se alimentan los carnívoros es a través del análisis de sus excretas, al examinar los restos por comparaciones morfológicas se puede determinar la identidad del ítem alimenticio (Pollack, 1951; Floyd et al., 1978; Litvaitis y Harrison, 1989; Monterroso et al., 2019; Lundgren et al., 2022). Las excretas pueden ser identificadas por los hábitos de defecación de las especies (p.ej. letrinas) y por la presencia de caracteres morfológicos que se describen en diversas guías de campo (Ceballos y Oliva,

2005; Álvarez-Castañeda et al., 2015; Elbroch y McFarland, 2019). Trabajar con las excretas de los carnívoros resulta ser el medio más utilizado debido a que no es invasivo, es barato y en muchos casos se obtiene un tamaño de muestra grande (Klare et al., 2011; Morin et al., 2019), lo cual permite tener un amplio conocimiento sobre la alimentación de las especies sin repercutir en su supervivencia.

Por otro lado, la revisión del contenido estomacal de cadáveres ha sido una forma alternativa para describir su alimentación, mediante la cual se aprovechan aquellos ejemplares que mueren en las carreteras y por efecto de la cacería legal, lo cual permite describir la alimentación de manera más precisa debido a que se puede reconocer el género y la madures sexual de los ejemplares (Hamilton y Hunter, 1939; Ellis y Schemnitz, 1957; Brockmeyer y Clark, 2007; Llanos y Travaini, 2020; Landry et al., 2022). A pesar de que en gran medida los trabajos generados se basan en la revisión del contenido estomacal, y de las excretas, en muchos casos se presenta un sesgo de error importante sobre la gamma de recursos que utilizan debido a que estos medios solo contienen estructuras duras que soportan el proceso digestivo (Morin et al., 2019), lo cual limita identificar especies de fácil digestión y se puede subestimar la ingesta de algunos recursos como son diversas especies de aves (Morin et al., 2016).

A la actualidad se han desarrollado diferentes técnicas genéticas que permiten identificar los recursos alimentarios de los carnívoros de manera más precisa, como son los métodos de extracción de DNA de las excretas (Cassaigne et al., 2016; Shi et al., 2021; Draper et al., 2022) y los análisis de isotopos estables presentes en el pelo y dientes (Hopkins et al., 2014; Merkle et al., 2017; Hatch et al., 2019; Larson et al., 2020). A pesar de ser los métodos más

novedosos y en muchos casos se logra una identificación precisa de los recursos, son pocos los estudios realizados bajo alguna de estas técnicas debido a que requieren de una alta inversión económica para su desarrollo (Morin et al., 2019).

A partir de la determinación de los diferentes componentes de la dieta de los carnívoros, se han establecido diferentes índices que permiten medir y cuantificar la gamma de recursos que utilizan del ecosistema. Desde los inicios de la generación de estudios en el siglo XX, se estandarizó calcular la frecuencia de depredación y el porcentaje de ocurrencia de las presas, como medidas para establecer cuáles son los recursos que utilizan con mayor frecuencia y cuáles son los más representativos de toda la variedad de recursos que utilizan (Hamilton y Hunter, 1939; Pollack, 1951; Ellis y Schemnitz, 1957). Posteriormente, se incorporó el cálculo de la biomasa relativa consumida como una medida que permite reconocer que especies otorgan una mejor recompensa energética ante el esfuerzo de captura y manejo (Floyd et al., 1978; Fritts y Sealander, 1978; López-Vidal et al., 2014).

A partir de los años 80's se comenzaron a utilizar índices para medir y comparar la variedad de presas que componen el nicho trófico de las especies, entre los cuales destacan los índices de la amplitud y el traslape de nicho (Witmer y DeCalesta, 1986; Litvaitis y Harrison, 1989; Newbury y Hodges, 2018; Larson et al., 2020; Wong-Smer et al., 2022), y los índices clásicos de biodiversidad como Shannon o Simpson (Servín y Huxley, 1991; Hernández et al., 1994; Chinchilla, 1997; Grajales-Tam y González-Romero, 2014; Byerly et al., 2018). Por medio de estas medidas se ha generado información sobre la gamma de recursos que utilizan los carnívoros del ecosistema, además de evaluar parámetros de coexistencia entre especies que comparten nichos ecológicos similares (Aranda y Sánchez-Cordero, 1996; García et al.,

2014; Byerly et al., 2018; Shi et al., 2021), sin embargo, aún sigue siendo un reto comprender los diferentes factores que intervienen en cómo se estructuran las relaciones entre las especies que conforman las comunidades de carnívoros, y no solo en la frecuencia y cantidad de recursos que utilizan.

1. 1. 1 Nuevas técnicas para el estudio de la alimentación de los carnívoros y detección de patrones

Recientemente el estudio de las relaciones entre depredadores y presas bajo un enfoque de poblaciones y comunidades, comienza a verse impulsado por medio de los análisis de redes de interacción en conjunto con los métodos genéticos de identificación de los carnívoros y sus recursos (Alanis-Hernández et al., 2023; Lu et al., 2023; Steenweg et al., 2023). El análisis de redes de interacción es una herramienta que permite evaluar el rol de las diferentes especies que conforman a las comunidades, lo cual permite identificar a las especies clave que intervienen en el mantenimiento de los ecosistemas (Keyes et al., 2021), y puede ser información relevante para su conservación y el de las especies.

Algunas de las propiedades más comunes que se evalúan por medio de este análisis es la determinación de una estructura anidada, el cual se presenta cuando las especies generalistas (especies con muchas interacciones) interactúan con otras especies, así como las especies especialistas (especies con pocas interacciones) regularmente también interactúan con las especies generalistas dentro de la red (Bascompte y Jordano, 2008; Dehling, 2018; Martínez-Falcon et al., 2019). El resultado de esto es una red asimétrica entre especies que interactúan con otras, teniendo especies generalistas también llamadas especies núcleo, y especies especialistas o periféricas que se conectan con el conjunto de las generalistas (Thompson,

2006). Las especies núcleo son aquellas que tienen una mayor participación en la estabilidad de la red, por lo tanto, son de especial importancia en la estructura y estabilidad de la misma (Martínez-Falcón et al., 2019).

En las comunidades de carnívoros por medio del análisis de redes es posible determinar los parámetros que promueven su coexistencia, y de evaluar la dinámica del uso de recursos al interior de los ecosistemas. Lu et al., (2023) realizaron un estudio para tres comunidades de carnívoros presentes en la meseta Tibetana-Qinhai, en China, y a través de las propiedades de la redes evaluadas se determinó que la coexistencia de las especies de carnívoros probablemente se promueve de acuerdo a una segregación alimentaria, la cual se establece por la diversidad de presas que utilizan, además de su selección de acuerdo a sus tallas. También identificaron a las especies de carnívoros vulnerables y a las especies de presas claves en la estructura de las redes, las cuales sugieren deben ser consideradas como prioritarias en el desarrollo de programas de manejo y conservación.

Con base en lo anterior y a la importancia de los análisis de redes de interacción, consideramos que incorporar esta metodología a los estudios sobre la ecología trófica de las especies permitirá explorar diferentes aspectos a los evaluados con los análisis tradicionales, los cuales principalmente cuantifican la proporción y frecuencia con la utilizan a sus presas. El análisis de redes puede contribuir con una mejor comprensión sobre la estructura de las redes tróficas a nivel de poblaciones y de comunidades de los carnívoros, identificando el papel que desempeñan los individuos y las especies por medio de las asociaciones con sus presas, identificar parámetros de coexistencia y tener predicciones sobre las consecuencias

de su pérdida en el ecosistema, lo cual puede ser de utilidad en la generación de planes para su manejo y conservación, o en programas para la restauración de los ecosistemas.

1.1.2 Sistema especies simpátricas-presas y el efecto de la perturbación sobre sus interacciones tróficas

Cuando dos especies habitan en la misma área y utilizan recursos similares, inevitablemente presentan una interacción competitiva cuando los recursos son limitados. El coyote (*Canis latrans*) y el gato montés (*Lynx rufus*) son dos especies de mesocarnívoros de tamaño similar que comparten nichos ecológicos similares y cuentan con una amplia cantidad de estudios sobre su ecología trófica (Fritz y Sealander, 1978; Aranda et al., 1995; Aranda et al., 2002; Baker et al., 2001; López-Vidal et al., 2014; Larson et al., 2015; Newbury y Hodges, 2018; Dyck et al., 2021). Actividades antrópicas como la ganadería y la agricultura son dos factores de perturbación ambiental que modifican su alimentación debido a limitación de recursos (Riley et al., 2003; Larson et al., 2015; Larson et al., 2020), pero son pocos los estudios que evalúan como se modifica la estructura de sus cadenas tróficas y el efecto que tiene en el mantenimiento de los ecosistemas.

Cuando los gatos monteses y los coyotes están presentes en las mismas áreas pueden presentar diferentes grados de traslape de nichos, como son el espacial y temporal a través del uso de hábitat (Thornton et al., 2004; Melville et al., 2015; Serna-Lagunes et al., 2019) y el traslape alimentario por medio del consumo de presas similares (Neale y Sacks, 2001; Parnig et al., 2014). Considerando que estas especies presentan hábitos de alimentación similares y al efecto que promueve la perturbación ambiental sobre su alimentación, resultan

ser un buen modelo de estudio para evaluar por medio del análisis de redes de interacción como se estructuran sus interacciones tróficas, lo cual puede contribuir con información relevante sobre los parámetros que promueven su coexistencia, además de identificar a los componentes claves en la estructura de las redes tróficas que puede ser útil para el manejo de sus poblaciones y en programas para su conservación.

1.2 Organización de la tesis

Desde los primeros trabajos sobre la determinación de la alimentación de los carnívoros en América, se han establecido diferentes aproximaciones metodológicas y analíticas que permiten evaluar diferentes atributos de su nicho trófico y en diferentes escalas ecológicas. Con base a los diferentes métodos se analiza principalmente la composición del inventario de presas que se genera, para el cual es habitual calcular y comparar la diversidad de presas que consumen a partir de índices como la amplitud y el traslape de nicho, y se mide la frecuencia y el porcentaje de ocurrencia de las especies para reconocer aquellos recursos de mayor importancia en su alimentación. Sin embargo, aún se ve limitado el uso de herramientas que permitan evaluar diferentes atributos de las interacciones tróficas entre depredadores y sus presas, debido a que por medio de estas herramientas solo se describe que presas utilizan y se determina que tan similar o diferente es la alimentación entre las poblaciones y entre las especies.

El presente estudio, en el Capítulo 2 a través de una revisión de literatura sobre estudios que determinan la dieta de los mamíferos carnívoros de América, se presenta una síntesis de información en la que se destacan las principales metodologías utilizadas en el último siglo,

para mostrar los alcances de las herramientas que determinan diferentes atributos del nicho trófico de los carnívoros, además de justificar la limitación de estudios que evalúen como se presentan las relaciones entre depredadores y presas por medio de los métodos tradicionales.

En el Capítulo 3, a través del análisis de redes de interacción y en conjunto con la determinación de individuos, y su género, a partir de la extracción de DNA genómico de las excretas, y la determinación de presas por métodos de comparación morfológica, se presenta una primera aproximación para estudiar las relaciones tróficas entre dos especies simpátricas de México, el gato montés (*Lynx rufus*) y el coyote (*Canis latrans*). Además de evaluar el efecto de la perturbación ambiental sobre la estructura de las redes de ambos mesocarnívoros, que se encuentran en el Altiplano mexicano que comprende diferentes localidades de los estados de Querétaro y Guanajuato.

En el Capítulo 4, se discuten los principales hallazgos de este trabajo y las perspectivas a futuro sobre los temas que se abordaron. Los resultados contribuirán a la comprensión del conocimiento sobre el estudio de la alimentación de los mamíferos carnívoros, dando un panorama general de las diferentes metodologías establecidas a través del tiempo y con la integración de un método que permita en futuros estudios evaluar las relaciones entre depredadores y presas a diferentes escalas ecológicas.

Finalmente, en el Anexo se integra un artículo de divulgación sobre el análisis de la dieta de los mamíferos carnívoros y su relevancia para la conservación, con la finalidad de proporcionar información en un lenguaje simple y fácil de entender, para futuros investigadores que se vean atraídos por iniciar en la generación de estudios sobre la alimentación de los carnívoros.

1.3 Hipótesis

Los avances metodológicos para estudiar la ecología trófica de los mamíferos carnívoros se han centrado en implementar diversos índices y medidas que permiten cuantificar y comparar la alimentación de las especies a diferentes escalas ecológicas, sin embargo, se ven limitados en evaluar la estructura de sus interacciones tróficas desde la perspectiva del papel que ejerce cada componente. Con base en esto, en Capítulo 3 por medio del análisis de redes se estudiaron las relaciones tróficas para dos especies simpátricas del país, gatos monteses y coyotes, como una primera aproximación para evaluar la estructura de sus interacciones, lo cual puede ser útil para explorar patrones de coexistencia intra-poblacional e inter-poblacional.

De acuerdo con la gama de recursos que utilizan los gatos se clasifican como consumidores estrictos de mamíferos, mientras que los coyotes son consumidores generalistas debido a que además de los mamíferos utilizan recursos de diferentes taxones como plantas y artrópodos. Por tanto, con base a los hábitos alimentarios de ambas especies se espera que las redes de los gatos monteses no presenten un patrón anidado debido a su nicho trófico estrecho, mientras que las redes para los coyotes sí presentarán un patrón anidado por la variedad de presas que utilizan. Además, se espera que la perturbación ambiental tenga un efecto sobre las redes de ambos mesocarnívoros debido a la limitación de recursos, por tanto, la estructura y composición de las redes en ambientes con alta perturbación será diferente al de las redes con baja perturbación.

1.4 Objetivos

1.4.1 Generales

a)

Describir las diferentes aproximaciones metodológicas utilizadas en el último siglo para estudiar la dieta de los carnívoros de América, por medio de una revisión de estudios mostrando sus alcances y limitaciones, y así obtener perspectivas futuras.

b)

Analizar la estructura de las redes ecológicas entre dos especies de carnívoros simpátricos (gatos monteses y coyotes) y sus presas de acuerdo a la perturbación ambiental en regiones del centro de México.

1.4.2 Particulares

a)

1. Estimar y comparar el número de trabajos por cada familia de carnívoros para la región de América.
2. Revisar los diferentes métodos de obtención de datos para determinar las presas que consumen los carnívoros y sus métricas de análisis.
3. Identificar y describir los diferentes métodos utilizados para determinar las presas que consumen los carnívoros.
4. Explicar las diferentes medidas para calcular la alimentación de los carnívoros de América.

b)

1. Determinar a los individuos y su género de cada especie de mesocarnívoro, a partir de la extracción, genotipado y amplificación de DNA mitocondrial.
2. Determinar la identidad y la frecuencia de aparición de las presas consumidas por cada individuo.
3. Identificar a los individuos de cada especie de mesocarnívoro que corresponden a ambientes con alta perturbación y baja perturbación.
4. Generar y evaluar las propiedades de la red de interacción para cada especie de mesocarnívoro y por condición ambiental.
5. Evaluar la completitud de la acumulación de interacciones para cada red.

1.5 Referencias

- Alanis-Hernández, L. A., Sánchez-Rojas, G., Martínez-Falcón, A. P., López-González, C. A., Espinosa-Flores, M. E., y Ramírez-Bravo, O. E. (2023). Trophic interactions between two sympatric mesocarnivores in an anthropized landscape from the Mexican highlands. *Global Ecology and Conservation*, e02673.
- Álvarez-Castañeda, S.T. y González-Quintero, P. (2005). Winter–spring food habits of an island population of coyote *Canis latrans* in Baja California, México. *Journal of Arid Environments*, 60(3): 397-404.
- Álvarez-Córdova, F., Fernández, J.A., Camargo-Sanabria, Á.A., Ontiveros J.C., y Titulaer, M. (2022). Relative abundance, habitat selection, and diet of the coyote in northern México. *Therya*, 13(3): 253-258.
- Aranda, M., Rivera, N. L., y De Buen, L. L. (1995). Hábitos alimentarios del coyote (*Canis latrans*) en la Sierra del Ajusco, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, (65), 89-99.
- Aranda, M. y Sánchez-Cordero, V. (1996). Prey spectra of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in tropical forests of Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 31(2): 65-67.
- Aranda, M., Rosas, O., Ríos, J.J., y García, N. (2002). Análisis comparativo de la alimentación del Gato Montés (*Lynx rufus*) en dos diferentes ambientes de México. *Acta Zoológica Mexicana*, 87: 99-109.
- Avrin, A. C., Pekins, C. E., Wilmers, C. C., Sperry, J. H., y Allen, M. L. (2023). ¿Can a mesocarnivore fill the functional role of an apex predator? *Ecosphere*, 14(1), e4383.
- Baker, L.A., Warren, R.J., Diefenbach, D.R., James, W.E., y Conroy, M.J. (2001). Prey selection by reintroduced bobcats (*Lynx rufus*) on Cumberland Island, Georgia. *The American Midland Naturalist*, 145(1): 80-93.

- Bascompte, J. y P. Jordano. (2008). Redes mutualistas de especies. *Investigación y ciencia*, 384: 50-59 pp.
- Brockmeyer, K.J. y Clark, W.R. (2007). Fall and winter food habits of bobcats (*Lynx rufus*) in Iowa. *Journal of the Iowa Academy of Science: JIAS*, 114(1-4):40-43.
- Byerly, P.A., Lonsinger, R.C., Gese, E.M., Kozłowski, A.J., y Waits L.P. (2018). Resource partitioning between kit foxes (*Vulpes macrotis*) and coyotes (*Canis latrans*): a comparison of historical and contemporary dietary overlap. *Canadian Journal of Zoology*, 96(5): 497-504.
- Cassaigne, I., Medellín, R.A., Thompson, R.W., Culver, M., Ochoa, A., Vargas, K., Childs, J. L., Sanderson J., List, R., y Torrez-Gómez, A. (2016). Diet of pumas (*Puma concolor*) in Sonora, Mexico, as determined by GPS kill sites and molecular identified scat, with comments on jaguar (*Panthera onca*) diet. *The Southwestern Naturalist*, 61(2): 125-132.
- Ceballos, G., y Oliva, G. (2005). *Los mamíferos silvestres de México*. (primera edición). CONABIO.
- Chinchilla, F.A. (1997). La dieta del jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Felis concolor*) y el manigordo (*Felis pardalis*) (Carnivora: Felidae) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 45(3): 1223-1229.
- Cisneros-Moreno, C., y Martínez-Coronel, M. (2019). Alimentación del cacomixtle (*Bassariscus astutus*) en un ambiente urbano y uno agrícola en los valles centrales de Oaxaca. *Revista Mexicana de Mastozoología (Nueva Época)*, 9(1): 31-43.
- Dehling, D.M. (2018). The structure of ecological networks. In: Dáttilo W and Rico-Gray V (eds) *Ecological networks in the tropics an integrative overview of species interactions from some of the most species-rich habitats on earth*. Springer International Publishing AG. Switzerland, 29-42 pp.
- Draper, J., Rodgers, T., y Young, J.K. (2022). Beating the heat: ecology of desert bobcats. *BMC Ecology and evolution*, 22:1-11.

- Dyck, M.A., Wyza, E., y Popescu, V.D. (2022). When carnivores collide: A review of studies exploring the competitive interactions between bobcats *Lynx rufus* and coyotes *Canis latrans*. *Mammal Review*, 52: 52-66.
- Elbroch, M., y McFarland, C. (2019). *Mammal tracks & sign: a guide to North American species*. Rowman & Littlefield.
- Ellis, R.J., y Schemnitz, S.D. (1957). Some foods used by coyotes and bobcats in Cimarron County, Oklahoma. In *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science*, 180-185 pp.
- Floyd, T.J., Mech, L.D., y Jordan, P.A. (1978). Relating wolf scat content to prey consumed. *The Journal of Wildlife Management*, 42(3): 528-532.
- Fritts, S.H. y Sealander, J.A. (1978). Diets of bobcats in Arkansas with special reference to age and sex differences. *The Journal of Wildlife Management*, 42(3):533-539.
- García, J.A.M., Martínez, G.D.M., Rosas, O.C.R., Arámbula, L.A.T., y Bender, L.C. (2014). Use of prey by sympatric bobcat (*Lynx rufus*) and coyote (*Canis latrans*) in the Iztapa National Park, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 59(2):167-172.
- Grajales-Tam, K. M., y González-Romero, A. (2014). Determinación de la dieta estacional del coyote (*Canis latrans*) en la región norte de la Reserva de la Biosfera Mapimí, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(2): 553-564.
- Hamilton, W.J. y Hunter, R.P. (1939). Fall and winter food habits of Vermont bobcats. *The Journal of Wildlife Management*, 3(2):99-103.
- Hatch, K.A., Kester, K.A., Auger, J., Roeder, B.L., Bunnell, K., y Black, H.L. (2019). The effect of sex, age, and location on carnivory in Utah black bears (*Ursus americanus*). *Oecologia*, 189(4): 931-937.
- Hernández, L., Delibes, M., y Hiraldo, F. (1994). Role of reptiles and arthropods in the diet of coyotes in extreme desert areas of northern Mexico. *Journal of Arid Environments*, 26(2): 165-170.

- Hopkins, III J.B., Koch, P.L., Ferguson, J.M., y Kalinowski, S.T. (2014). The changing anthropogenic diets of American black bears over the past century in Yosemite National Park. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12(2): 107-114.
- Hudson, C.M., Johnson, S.A., Geboy, B.J., y Walker, H.D. (2014). Food habits of bobcats in Indiana. In *Proceedings of the Indiana Academy of Science*, 123(1): 35-42.
- Keyes, A. A., McLaughlin, J. P., Barner, A. K., y Dee, L. E. (2021). An ecological network approach to predict ecosystem service vulnerability to species losses. *Nature communications*, 12(1): 1-11.
- Klare, U., Kamler, J.F., y Macdonald, D.W. (2011). A comparison and critique of different scat-analysis methods for determining carnivore diet. *Mammal Review* 41(4):294–312.
- Klompaker, A. A., Kelley, P. H., Chattopadhyay, D., Clements, J. C., Huntley, J. W., y Kowalewski, M. (2019). Predation in the marine fossil record: studies, data, recognition, environmental factors, and behavior. *Earth-Science Reviews*, 194: 472-520.
- Larson R.N., Morin D.J., Wierzbowska I.A., y Crooks K.R. (2015). Food habits of coyotes, gray foxes, and bobcats in a coastal southern California urban landscape. *West North Am Nat*; 75:339–47.
- Larson, R.N., Brown, J.L., Karels, T., y Riley, S.P. (2020). Effects of urbanization on resource use and individual specialization in coyotes (*Canis latrans*) in southern California. *PLoS One*, 15(2):1-23.
- Landry, S.M., Roof, J.E., Rogers, R.E., Welsh, A.B., Ryan, C.W., y Anderson, J.T. (2022) Dietary patterns of a generalist carnivore in West Virginia. *Journal of Fish and Wildlife Management*. 13(2):1-13.
- Litvaitis, J.A. y Harrison, D.J. (1989). Bobcat–coyote niche relationships during a period of coyote population increase. *Canadian Journal of Zoology*, 67(5):1180-1188.

- Llanos, R. y Travaini, A. (2020). Diet of puma (*Puma concolor*) in sheep ranches of central Patagonia (Argentina). *Journal of Arid Environments*, 177: 1-4
- López-Vidal, J.C., C. Elizalde-Arellano, L. Hernández, J.W. Laundré, A. González-Romero y F. Cervantes. (2014). Foraging of the bobcat (*Lynx rufus*) in the Chihuahuan Desert: generalist or specialist? *The Southwestern Naturalist*. 59: 157-166
- Lu, Q., Cheng, C., Xiao, L., Li, J., Li, X., Zhao, X., Lu Z., Zhao, J., y Yao M. (2023). Food webs reveal coexistence mechanisms and community organization in carnivores. *Current Biology*. 33: 647-659.
- Lundgren, E.J., Moeller, K.T., Clyne, M.O., Middleton, O.S., Mahoney, S.M., y Kwapich, C.L. (2022). Cicada nymphs dominate American black bear diet in a desert riparian area. *Ecology and evolution*, 12(3):1-9.
- Martínez-Falcón AP, Martínez-Adriano CA, y Dáttilo W. (2019) Redes complejas como herramientas para estudiar la diversidad de las interacciones ecológicas. En: Moreno CE (Ed) *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex, Ciudad de México, 265-283 pp.
- Melville H.I.A.S., Conway W.C., Morrison M.L., Comer C.E., y Hardin J.B. (2015) Home-range interactions of three sympatric mesopredators in east Texas. *Canadian Journal of Zoology* 93: 547–557.
- Merkle, J.A., Polfus, J.L., Derbridge, J.J., y Heinemeyer, K.S. (2017). Dietary niche partitioning among black bears, grizzly bears, and wolves in a multiprey ecosystem. *Canadian Journal of Zoology*, 95(9): 663-671.
- Moll, R. J., Jackson, P. J., Wakeling, B. F., Lackey, C. W., Beckmann, J. P., Millspaugh, J. J., y Montgomery, R. A. (2021). An apex carnivore's life history mediates a predator cascade. *Oecologia*, 196(1): 223-234.
- Monterroso, P., Godinho, R., Oliveira, T., Ferreras, P., Kelly, M.J., Morin, D.J., Waits, L.P. Alves, P.C. y Mills, L.S. (2019) Feeding ecological knowledge: the underutilized

- power of faecal DNA approaches for carnivore diet analysis. *Mammal Review* 49(2): 97–112.
- Morin, D.J., Higdon, S.D., Holub, J.L., Montague, D.M., Fies, M.L., Waits, L.P., y Kelly, M.J. (2016). Bias in carnivore diet analysis resulting from misclassification of predator scats based on field identification. *Wildlife Society Bulletin* 40: 669–677.
- Morin, D.J., Higdon, S.D., Lonsinger, R.C., Gosselin, E.N., Kelly, M.J., y Waits, L.P. (2019). Comparing methods of estimating carnivore diets with uncertainty and imperfect detection. *Wildlife Society Bulletin*, 43(4): 651-660.
- Neale, J.C. y Sacks, B.N. (2001). Resource utilization and interspecific relations of sympatric bobcats and coyotes. *Oikos*, 94(2): 236-249.
- Newbury, R.K. y Hodges, K.E. (2018). Regional differences in winter diets of bobcats in their northern range. *Ecology and Evolution*. 8:11100-11110.
- Parnig, E., Crumpacker, A., & Kurle, C. M. (2014). Variation in the stable carbon and nitrogen isotope discrimination factors from diet to fur in four felid species held on different diets. *Journal of Mammalogy*, 95(1): 151-159.
- Peacor, S. D., Dorn, N. J., Smith, J. A., Peckham, N. E., Cherry, M. J., Sheriff, M. J., y Kimbro, D. L. (2022). A skewed literature: Few studies evaluate the contribution of predation-risk effects to natural field patterns. *Ecology Letters*.
- Pollack, E.M. (1951). Food habits of the bobcat in the New England states. *The Journal of Wildlife Management*, 15(2): 209-213.
- Pollock, T. I., Hocking, D. P., y Evans, A. R. (2022). The killer's toolkit: remarkable adaptations in the canine teeth of mammalian carnivores. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 196(3): 1138-1155.
- Riley, S. P., Sauvajot, R. M., Fuller, T. K., York, E. C., Kamradt, D. A., Bromley, C., y Wayne, R. K. (2003). Effects of urbanization and habitat fragmentation on bobcats and coyotes in southern California. *Conservation Biology*, 17(2): 566-576.

- Serna–Lagunes, R., Álvarez–Oseguera, L. R., Ávila–Nájera, D. M., Leyva–Ovalle, O. R., Andrés–Meza, P., y Tigar, B. (2019). Temporal overlap in the activity of *Lynx rufus* and *Canis latrans* and their potential prey in the Pico de Orizaba National Park, Mexico. *Animal Biodiversity and Conservation*, 42(1): 153-161.
- Servín, J. y Huxley, C. (1991). La dieta del coyote en un bosque de encino-pino de la Sierra Madre Occidental de Durango, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 44:1-26.
- Shi, Y., Hoareau, Y., Reese, E.M., y Wasser, S.K. (2021). Prey partitioning between sympatric wild carnivores revealed by DNA metabarcoding: a case study on wolf (*Canis lupus*) and coyote (*Canis latrans*) in northeastern Washington. *Conservation Genetics*, 22(2): 293-305.
- Steenweg, R., Hebblewhite, M., Burton, C., Whittington, J., Heim, N., Fisher, J.T., Ladle, A., Lowe, W., Muhly, T., Paczkowski, J., y Musiani, M. (2023). Testing umbrella species and food-web properties of large carnivores in the Rocky Mountains. *Biological Conservation*, 278: 1-12.
- Thompson, J.N. (2006) Mutualistic webs of species. *Science* 312: 372-37.
- Thornton, D.H., Sunquist, M.E., y Main, M.B. (2004). Ecological separation within newly sympatric populations of coyotes and bobcats in south-central Florida. *Journal of Mammalogy* 85: 973–982.
- Witmer, G.W. y DeCalesta, D.S. (1986). Resource use by unexploited sympatric bobcats and coyotes in Oregon. *Canadian Journal of Zoology*, 64(10): 2333-2338.
- Wong-Smer, J.R., Soria-Díaz, L., Horta-Vega, J.V., Astudillo-Sánchez, C.C., Gómez-Ortiz, Y., y Mora-Olivo, A. (2022). Dieta y abundancia relativa de la zorra gris *Urocyon cinereoargenteus* (Carnivora: Canidae) en el Área Natural Protegida Altas Cumbres, Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 38:1-16.

**CAPÍTULO II: El estudio de la dieta de los mamíferos
carnívoros de América: una revisión bibliográfica (Luis A.
Alanis-Hernández, Gerardo Sánchez-Rojas*, Ana Paola Martínez-Falcón, Carlos A. López-
González, y Osvaldo Eric Ramírez-Bravo³)**

El estudio de la dieta de los mamíferos carnívoros de America: una revisión

bibliografica

The study of the diet of carnivorous mammals of America: a bibliographic review

Título corto: Dieta de mamíferos carnívoros de America

Luis A. Alanis-Hernández¹, Gerardo Sánchez-Rojas^{1,*}, Ana Paola Martínez-Falcón¹, Carlos A. López-González², y Osvaldo Eric Ramírez-Bravo³.

- (1) Centro de Investigaciones Biológicas, Área académica de Biología, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Ciudad del Conocimiento S/N, Km 4.5 Carretera Pachuca-Tulancingo, Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo, C. P. 42184, México.
- (2) Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro, Cerro de las Campanas S/N, Col. Las Campanas. C.P. 76010.
- (3) Departamento de Ciencias Químico-Biológicas, Universidad Autónoma de Puebla, Edificio Val. 4, Ecocampus Valsequillo, Carretera Puebla-Tetela, San Pedro Zacahimalpa.

* Corresponding Author.

(gerardo.sanchezrojas@gmail.com)¹

RESUMEN

La dieta de los mamíferos carnívoros permite saber con que otras especies mantienen una relación trófica y la intensidad de la relación en una localidad. A lo largo del tiempo diferentes técnicas metodológicas y analíticas que permiten conocer su dieta y medir diferentes atributos de su nicho trófico se han propuesto. Esta revisión de 124 estudios sobre

la dieta de diferentes especies de mamíferos carnívoros para las regiones de América, se describen tres aspectos para su estudio: el medio para determinar su alimento, los métodos de identificación de las presas y las medidas utilizadas para el análisis de su nicho. Las excretas fueron las muestras más comunes para determinar la alimentación (79.03 %), seguido de los estómagos (12.90 %) y los pelos de guarda (2.42 %). La identificación de las presas se realiza a través de comparaciones morfológicas y la revisión de las características de la médula del pelo de guarda (58.87 %), únicamente por comparaciones morfológicas (31.45 %), por análisis de isótopos estables (2.42 %) y por pruebas genéticas (2.42 %). Las medidas más utilizadas para analizar el nicho trófico fueron: Frecuencia de ocurrencia, Porcentaje de ocurrencia, Biomasa consumida, Amplitud y traslape de nicho y la prueba de χ^2 . El estudio de la ecología trófica de los carnívoros se ha enriquecido a través de los métodos y análisis para evaluar la composición de su nicho trófico, sin embargo, hace falta proponer alternativas que permitan medir las relaciones tróficas entre depredadores y sus presas, como puede ser a través de los análisis de las redes de interacción.

Palabras clave: dieta, carnívoros, nicho, presas, redes de interacción

ABSTRACT

The diet of carnivorous mammals allows us to know with which other species they maintain a trophic relationship and the intensity of the relationship in a locality. Over time, different methodological and analytical techniques have been proposed that allow knowing their diet and measuring different attributes of their trophic niche. This review of 124 studies on the diet of different species of carnivorous mammals for the regions of America describes three aspects of their study: the means to determine their food, the methods of identification of the

prey, and the measures used to analyze the trophic niche. The excreta were the most common samples to determine feeding (79.03 %), followed by stomachs (12.90 %) and guard hairs (2.42 %). The identification of the prey is made through morphological comparisons and the review of the characteristics of the guard hair medulla (58.87 %), solely by morphological comparisons (31.45 %), by analysis of stable isotopes (2.42 %) and by genetic tests (2.42 %). The most used measures to analyze the trophic niche were: Frequency of occurrence, Percentage of occurrence, Biomass consumed, Amplitude and niche overlap, and the χ^2 test. The study of the trophic ecology of carnivores has been enriched through methods and analyses to evaluate the composition of their trophic niche. However, it is necessary to propose alternatives that allow measuring the trophic relationships between predators and their prey, such as by analyzing interaction networks.

Keywords: diet, carnivores, niche, prey, interaction networks

INTRODUCCIÓN

Los estudios sobre la dieta de los mamíferos carnívoros son una herramienta comúnmente utilizada para estudiar la ecología de las especies, que muchas de ellas son depredadoras y omnívoras (Klare et al., 2011; Draper et al., 2022). Las especies que consumen y su frecuencia de depredación son elementos que permiten cuantificar el nicho trófico y comparar la gamma de recursos alimentarios de las especies (Álvarez-Córdoba et al., 2022; Cisneros-Moreno y Martínez-Coronel, 2019; Dellinger et al., 2021; Draper et al. 2022, Lundgren et al., 2022), entre especies (Ávila-Najera et al., 2018; Byerly et al., 2018; Larson et al., 2015; Shi et al., 2021), entre estaciones (Brockmeyer y Clark , 2007; Newbury y Hodges, 2018; Wong-Smer et al., 2022), entre hábitats (Witczuk et al., 2015; Cherry et al.,

2016), y en algunos casos se evalúa el efecto de la perturbación ambiental sobre la composición alimentaria (Poessel et al., 2017; Cisneros-Moreno y Martínez-Coronel, 2019; Larson et al., 2020). Además, algunos estudios evalúan parte de las interacciones tróficas entre depredadores y sus presas (Neale y Sacks, 2001a; Lombardi et al., 2020; Dyck et al., 2021), aunque este es un tema que aún es limitado por las metodologías actuales debido a que analizan principalmente la composición del inventario de presas, y no la estructura de las relaciones que constituyen la red, lo cual podría ser explorado con diferentes metodologías como son los análisis de las redes de interacción (Martínez-Falcon et al., 2019).

En América se distribuyen una gran diversidad de especies de mamíferos del Orden Carnívora que se encuentran a lo largo de sus tres regiones; Norteamérica, Centroamérica y Sudamérica. A lo largo del tiempo se han realizado una gran variedad de estudios en los que se describe la alimentación para diferentes taxones, de los cual las familias que poseen la mayor cantidad de trabajos son la familia Felidae (McBride et al., 2010; Jaimes et al., 2018; Newbury y Hodges, 2018; Llanos y Travaini, 2020; Landry et al., 2022; Draper et al., 2022), Canidae (Dellinger et al., 2021; Shi et al., 2021; Wong-Smer et al., 2022; Álvarez-Córdoba et al., 2022) y Ursidae (Figueroa, 2013; Hatch et al., 2019; Wong-Smer et al., 2022; Lundgren et al., 2022). Estos trabajos además de describir y comparar la alimentación de los carnívoros han generado información que ha sido clave para establecer estrategias de conservación (Long et al., 2008), que son útiles en proyectos de reintroducción y monitoreo de la fauna a vida silvestre (Baker et al., 2001; Verant et al., 2022; Sovie et al., 2023). Sin embargo, a pesar de ser estudios fundamentales para reconocer los requerimientos

alimentarios de los carnívoros, aún existen vacíos de información en varios países y localidades para diferentes especies (Draper et al., 2022).

La alimentación de los carnívoros se ha determinado de dos formas principalmente; por métodos de comparación morfológica a través del análisis del contenido de excretas (Chemes et al., 2010; Fortin et al., 2013; Rueda et al., 2013; López-Vidal et al., 2014; Lundgren et al., 2022; Draper et al., 2022; Álvarez-Córdoba et al., 2022), y de estómagos (Matlack y Evans, 1992; Hudson et al., 2014; Llanos y Travaini, 2020; Landry et al., 2022), por métodos genéticos (De Barba et al., 2014; Morin et al., 2019; Shi et al., 2021; Draper et al., 2022) y por la determinación de isotopos estables (Fortin et al., 2013; Hopkins et al., 2014; Merkle et al., 2017; Hatch et al., 2019; Larson et al., 2020).

El análisis de las excretas es la manera más común para describir la dieta de los carnívoros (Monterroso et al., 2019), debido a que es un método no invasivo, barato y en muchos casos se obtiene un tamaño de muestra grande, aunque tienen un sesgo de error importante debido a que solo contiene estructuras duras que soportan el proceso digestivo (Klare et al., 2011; Morin et al., 2019). Por otro lado, la revisión de estómagos es una alternativa para describir la alimentación a partir de cadáveres por la cacería (que en países donde es una actividad regulada resulta ser un buen método) o por causa de accidentes automovilísticos (Llanos y Travaini, 2020; Landry et al., 2022).

Actualmente, se han innovado diferentes métodos genéticos que permiten determinar la dieta de los carnívoros mediante la extracción de DNA de sus excretas (Cassaigne et al., 2016; Shi et al., 2021; Draper et al., 2022) y por análisis de isotopos estables presentes en el pelo y dientes (Hopkins et al., 2014; Merkle et al., 2017; Hatch et al., 2019; Larson et al., 2020),

pero, son limitados los estudios que utilizan estas técnicas de identificación debido a los altos costos que requieren invertir (Morin et al., 2016; Morin et al., 2019).

En conjunto con las metodologías que permiten identificar los componentes del nicho trófico de los carnívoros, se han establecido diferentes aproximaciones analíticas para medir y comparar la composición del inventario de presas. Por ejemplo, a través de índices de diversidad se cuantifica y compara la variedad de presas entre especies (Witczuk et al., 2015; Gable et al., 2018), y mediante el cálculo de la amplitud y el traslape de nicho se clasifican a los carnívoros como consumidores especialistas o generalistas (Newbury y Hodges, 2018; Larson et al., 2020; Wong-Smer et al., 2022), y se mide el grado en el que dos especies utilizan los mismos recursos (Ávila-Najera et al., 2018; Byerly et al., 2018).

El estudio de la dieta de los carnívoros proporciona información útil para entender los requerimientos alimenticios necesarios para la conservación de los carnívoros. En las últimas décadas se han innovado diferentes aproximaciones para determinar de que se alimentan, en primera estancia se genera un listado de las presas que constituyen su dieta y se analizan diferentes parámetros basados principalmente en la frecuencia con la que aparecen las especies en las muestras, de esta manera se determinan cuantitativamente el nicho trófico de las especies. El trabajo realiza una revisión de la literatura sobre estudios de la dieta de los mamíferos carnívoros realizados en América, describiendo las diferentes aproximaciones metodológicas y analíticas utilizadas en el último siglo utilizadas para reconocer los hábitos alimentarios de los mamíferos, mostrando sus alcances y limitaciones, de tal manera que apoye a los investigadores a realizar estudios posteriores para enriquecer el conocimiento del nicho trófico de los carnívoros.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizó la búsqueda de información de literatura sobre el estudio de la dieta de mamíferos carnívoros realizados en América, a través de fuentes de información de literatura gris: Google academic, BioOne, Web of Science, Jstor y Research Gate. Los artículos se buscaron a través de palabras clave como: “Carnívoro”, “Mamífero”, “Norteamérica”, “Centroamérica”, “Sudamérica”, “Dieta”, “Hábitos alimentarios”, y al inglés “Carnivore”, “Mammal”, “North America”, “South America”, “Central America”, “Diet”, “Food habits”.

Se consideraron las publicaciones realizadas en el último siglo (del año 1900 al año 2022) y la selección de los artículos se realizó cuando era clara la metodología utilizada. La búsqueda de los estudios se detuvo una vez que no se encontraron nuevos artículos que mencionaran alguna innovación metodológica para la determinación de la dieta de mamíferos carnívoros.

De cada artículo se hizo una revisión detallada sobre los métodos utilizados para estudiar la dieta de los mamíferos carnívoros, la información recolectada se ingresó en tres bases de datos. En la primera se incluye: 1) Los autores del trabajo, 2) el año de publicación, 3) la región de América donde se realizó el trabajo, 4) la familia taxonómica a la que pertenece(n) la(s) especie(s) bajo estudio, 5) la(s) especie(s) estudiadas, 6) el tipo de muestras utilizadas para el análisis, 7) los métodos de identificación de las excretas y 8) los métodos para identificar a las presas (**Anexo 1**). La segunda base, incluye las diferentes métricas estadísticas utilizadas en los artículos para analizar la composición del inventario de presas (**Tabla 1**). Y la tercera base, incluye los métodos de campo complementarios para el estudio de la dieta de los mamíferos carnívoros (**Tabla 2**).

RESULTADOS

Se seleccionaron y se revisaron 124 artículos científicos que datan del año de 1939 al 2022 sobre el estudio de la dieta de mamíferos carnívoros en América. A través de este periodo de tiempo se han establecido diferentes aproximaciones metodológicas y analíticas, como son el tipo de muestras utilizadas para determinar la dieta, los métodos de identificación de las presas y las medidas utilizadas para el análisis del nicho trófico (**Fig. 1**). Para Norteamérica, 69 estudios fueron realizados en Estados Unidos, 36 en México y dos en Canadá, lo cual en conjunto representan el 86.29 % del total de los estudios. Por otro lado, para Sudamérica se contó con 12 estudios (9.68 %) y para Centroamérica cinco (4.03 %) (**Fig. 2**). Las familias taxonómicas más estudiadas son Felidae y Canidae (**Fig. 3**), particularmente las especies *Lynx rufus* y *Canis latrans* son las que cuentan con el mayor número de estudios (**Anexo 1**).

Con base a las muestras utilizadas para determinar la dieta, en 98 estudios (79.03 %) utilizaron las excretas, en 16 (12.90 %) utilizaron estómagos extraídos de ejemplares muertos, en tres (2.42 %) utilizaron los pelos de guarda y en el resto una combinación de las muestras mencionadas. De los trabajos realizados con excretas, en 84 estudios (82.35 %) realizaron la identificación a través de caracteres morfológicos, en 17 (15.69 %) adicionaron pruebas genéticas, uno solo por pruebas genéticas (0.98 %) y uno a través de perros adiestrados (**Anexo 1**).

La identificación de las presas, en 73 estudios (58.87 %) se realizó a través de comparaciones morfológicas y de las características del patrón cuticular y de la medula del pelo de guarda, en 40 (31.45 %) solo por comparación morfológica, en seis (4.84 %) por análisis de isotopos

estables, en dos (2.42 %) por pruebas genéticas y el resto una combinación de las diferentes técnicas (**Anexo 1**).

Se detectaron 20 diferentes aproximaciones estadísticas, utilizadas para analizar la composición del inventario de las presas que consumen los mamíferos carnívoros en las tres regiones de América (**Tabla 1**). Las medidas más comunes que se calculan para analizar el consumo de las presas son: Frecuencia de ocurrencia (85 estudios), Porcentaje de ocurrencia (60), Biomasa relativa consumida (32), Traslape de nicho (26) y Amplitud de nicho (24). Por otro lado, para analizar y comparar la composición de presas entre temporadas, estaciones o años se suele hacer a través de la prueba de χ^2 (22 estudios) y por medio de la prueba de G o usando tablas de contingencia (13). El resto de las pruebas en algunos casos solo se encontró una vez y suelen variar dependiendo la región de América y los objetivos de cada estudio.

Finalmente, se registraron diferentes metodologías utilizadas por algunos autores para enriquecer el análisis de la dieta de los carnívoros (**Tabla 2**). Por ejemplo, para determinar la diversidad de presas que utilizan los depredadores del ecosistema se suele medir la densidad/disponibilidad de las presas, en otros casos, a través del uso de cámaras trampa se identifican las presas potenciales y eventos de depredación. Además, por medio de la extracción de DNA de las excretas algunos estudios determinan la identidad de los individuos, su género y madurez sexual lo cual enriquece el conocimiento a diferentes escalas espaciales y temporales.

DISCUSIÓN

Diversos estudios sobre la dieta para diferentes especies de mamíferos carnívoros se han realizado en las regiones de América, los cuales datan de los años 30 del siglo XX a la actualidad. La región de Norteamérica cuenta con el mayor número de publicaciones, donde Estados Unidos es el país que posee la mayor variedad de estudios a diferencia de México y Canadá (**Anexo 1**). Por otro lado, en países de Centroamérica y Sudamérica el conocimiento se ve limitado en diferentes aspectos sobre la ecología de los carnívoros (Llanos y Travaini, 2020) por lo que es necesario realizar un mayor esfuerzo para generar estudios.

En Norteamérica, se han realizado estudios sistemáticos que evalúan la alimentación de los carnívoros a través de escalas temporales (Guerrero et al., 2004; Brockmeyer y Clark, 2007; Newbury y Hodges, 2018; Wong-Smer et al., 2022) y espaciales (Witczuk et al., 2015; Cherry et al., 2016; Cisneros-Moreno y Martínez-Coronel, 2019; Larson et al., 2020), lo cual ha permitido tener un conocimiento sólido a diferencia del resto de las regiones de América. En algunos países de Centroamérica y Sudamérica algunos estudios recientes son primeros registros sobre el conocimiento de la alimentación de las especies presentes (Jaimes et al., 2018; Llanos y Travaini, 2020), lo cual muestra que existen vacíos de información de las especies y su alimentación a diferentes escalas a pesar de los esfuerzos realizados.

Del Orden Carnívora, la familia Felidae y Canidae son las mejores representadas con estudios de la alimentación para diferentes especies. Para los felinos de Norteamérica, la especie *Lynx rufus* cuenta con la mayor cantidad de estudios sobre su dieta desde la década de los años 30 a la actualidad (**Anexo 1**), pero para otras especies como el jaguarundi es conocimiento escaso (Guerrero et al., 2002; Bianchi et al., 2011). Algunos estudios sobre la alimentación

de *L. rufus* evalúan y comparan la alimentación de las especies en diferentes ecosistemas (Pollack, 1951; Jones y Smith, 1979; Harrison, 2010; López-Vidal et al., 2014; Draper et al., 2022), entre estaciones (Hamilton y Hunter, 1939; Knick et al., 1984; Delibes et al., 1997; Brockmeyer y Clark, 2007; Newbury y Hodges, 2018), de manera intra-poblacional (Parker y Smith, 1983; Litvaitis et al., 1984; Matlack y Evans, 1992; McLean et al., 2005; Hudson et al., 2014; Landry et al., 2022) y con otras especies simpátricas (Leopold y Krausman, 1986; Neale y Sacks, 2001a; McKinney y Smith, 2007; Hass, 2009; García et al., 2014; Nelson et al., 2015; Witczuk et al., 2015), lo cual ha generado un conocimiento sólido sobre la gamma de recursos que conforman su nicho trófico, en comparación con otros felinos de América.

De la Familia Canidae, la especie *Canis latrans* es la que cuenta con más estudios sobre su dieta a lo largo de su distribución, en los que se evalúa y compara su alimentación entre ecosistemas (Servín y Huxley, 1991; Cruz-Espinoza et al., 2008; Cherry et al., 2016), entre estaciones (Grajales-Tam et al., 2003; Guerrero et al., 2004; Álvarez-Castañeda y González-Quintero, 2005; Álvarez-Córdoba et al., 2022) y con otras especies simpátricas (Ellis y Schemnitz, 1957; Neale y Sacks, 2001b; Souther y Wiggers, 2012; Byerly et al., 2018; Shi et al., 2021). Algunos estudios recientes evalúan como se ve afectada la dieta de los coyotes ante el efecto de la urbanización (Poessel et al., 2017; Larson et al., 2020) lo cual resulta importante de realizar para diferentes especies ante la problemática global por la fragmentación de los ecosistemas por actividades humanas, y sus implicaciones en la pérdida de componentes que integran las cadenas tróficas.

La dieta de los mamíferos carnívoros se ha determinado a través de la revisión de tres diferentes tipos de muestras en el último siglo: la revisión de excretas, estómagos y por el

análisis de isotopos estables a partir de pelos de guarda. En la actualidad el análisis de las excretas es el método más común (Monterroso et al., 2019), en 98 estudios incluidos en esta revisión se utilizaron las excretas para determinar la alimentación de los carnívoros (**Anexo 1**), lo cual muestra ser el medio más recurrentemente debido a que es un método no invasivo, permite tener un tamaño de muestra grande y es relativamente barato y accesible (Klare et al., 2011; Morin et al., 2019).

Del total de estudios que utilizaron los excrementos, en 84 la identificación de las excretas se realizó a través de sus características morfológicas por medio de guías realizadas principalmente para Norteamérica (Ceballos y Oliva, 2005; Álvarez-Castañeda et al., 2015, Elbroch y McFarland, 2019). El resto de los trabajos (n = 14) realizaron la identificación por pruebas genéticas implementadas desde finales del siglo XX, las cuales consisten en la extracción de DNA (Witmer y DeCalesta, 1986; Thornton et al., 2004; Correa y Roa, 2005; Rueda et al., 2013; Morin et al., 2016; Ávila-Najera et al., 2018; Dellinger et al., 2021), y la identificación de ácidos biliares (Harrison, 2010; Martínez-Vázquez et al., 2010; Gómez-Ortiz y Monroy-Vilchis, 2013), sin embargo, estas técnicas resultan ser limitadas (Gosselin et al., 2017; Morin et al., 2019).

La revisión del contenido de estómagos se realizó en 16 estudios (**Anexo 1**), lo cual a pesar de ser pocos los trabajos reflejan la importancia de aprovechar el material intestinal de ejemplares muertos por accidentes automovilísticos o por causa de la cacería legal (Hudson et al., 2014; Llanos y Travaini, 2020; Landry et al., 2022). Realizar estudios con este tipo de muestras tiene la ventaja de poder conocer la identidad del género y madurez sexual de los individuos, lo cual permite realizar un análisis intra-poblacional comparando el uso de los

recursos alimentarios entre machos, hembras y juveniles (McLean et al., 2005; Hudson et al., 2014; Landry et al., 2022), sin la necesidad de recurrir a pruebas genéticas como es al revisar excretas.

A pesar de que es recurrente utilizar las excretas y estómagos como el medio para determinar la dieta de los carnívoros estrictos, existen otras metodologías que permiten reconocer de que se alimentan las especies de hábitos omnívoros. A inicios del presente siglo, algunos estudios determinan y comparan la dieta entre diferentes especies, sexos y edades de úrsidos de Norteamérica, a través del análisis de isotopos estables presentes en el pelo (Mowat y Heard, 2006; Fortin et al., 2013; Parnig et al., 2014; Merkle et al., 2017), en huesos (Hopkins et al., 2014) y en dientes (Hatch et al., 2019). Para osos, se ha demostrado que el análisis de isotopos estables proporciona una estimación precisa sobre la contribución de la materia animal, ya que a través del análisis de sus excretas se subestima (Hatch et al., 2019), por tanto, este tipo de análisis podría ser de utilidad para otras especies de carnívoros-omnívoros de tallas grandes que podrían caer en el mismo sesgo de información.

La identificación de las presas que consumen los carnívoros a partir de la revisión de excretas y estómagos suele realizarse a través de la comparación morfológica y la revisión de las características del patrón cuticular y de la medula del pelo (n = 73, estudios de esta revisión). Es común que la identificación de los mamíferos se realice a través de las estructuras dentales, debido a que sus caracteres son particulares para algunos géneros y especies (Morin et al., 2016; Du Preez et al., 2017), además de las características de la medula del pelo que se describen en algunas guías (Monroy-Vilchis y Rubio-Rodríguez, 2003; Pech-Canché et al., 2009). Las comparaciones dentales se suelen realizar con ejemplares de colecciones

científicas (Dellinger et al., 2021; Landry et al., 2022), lo cual generalmente es factible y fácil de realizar, sin embargo, la identificación a través de las guías de pelo resulta complicado en algunos casos por la calidad de las guías. Debido a esto es importante generar guías actualizadas, de mejor calidad, y para diferentes localidades de las regiones de América, ya que son escasas y limitan poder realizar una identificación precisa de las presas que consumen las diferentes especies de carnívoros.

En muchos casos la identificación de los ítems que se extraen de las excretas y estómagos suele no ser precisa, se vuelve un desafío debido al estado de desgaste por el proceso de masticación y digestión (Nelson et al., 2015; Gable et al., 2018). Recientemente se han utilizado los análisis moleculares para identificar a las presas de una manera más precisa a partir de la extracción de DNA de las excretas (Cassaigne et al., 2016; Shi et al., 2021; Draper et al., 2022), y por análisis de isótopos estables del pelo (Mowat y Heard, 2006; Fortin et al., 2013; Hopkins et al., 2014; Merkle et al., 2017; Parnig et al., 2014; Hatch et al., 2019; Larson et al., 2020), demostrando ser métodos eficientes ya que no dependen de la calidad de los ítems alimenticios (Gosselin et al., 2017). Además, a través de estas técnicas la identificación de algunas presas puede ser más exacta en comparación con los análisis de comparación morfológica, ya que se ha sugerido que algunos animales de pequeño tamaño, como las aves, tienen un error de identificación posterior a la ingesta, debido a que se digieren en gran medida y no se permite una identificación visual (Morin et al., 2016), pero a través de marcadores genéticos se puede tener una mejor determinación y aproximación sobre el consumo de aves (Draper et al., 2022).

Actualmente las técnicas genéticas resultan ser uno de los métodos más precisos para identificar las presas de los carnívoros (Gosselin et al., 2017; Morin et al., 2019), a diferencia de algunos trabajos que utilizan los métodos por comparación morfológica, los cuales se ven limitados para identificar a las presas al menor nivel taxonómico posible (Hamilton y Hunter, 1939; Ellis y Schemnitz, 1957). Pero, al igual que las técnicas de identificación de excretas por métodos genéticos estos análisis se ven limitados por costos económicos (Morin et al., 2019), y en muchos casos no es posible la identificación de algunas especies ya que no existen marcadores moleculares para todos los grupos taxonómicos (Draper et al., 2022).

A partir del listado de las presas que se generan en los estudios de la dieta de los carnívoros se han implementado diferentes métricas analíticas que permiten cuantificar y medir su nicho trófico. Una forma de medir la variedad de presas es a través del cálculo de la diversidad de especies que consumen mediante índices de diversidad, de los cuales los más utilizados son Shannon y Simpson (Witczuk et al., 2015; Grajales-Tam y González-Romero, 2014; Byerly et al., 2018), y recientemente son más frecuentes el uso de las medidas de amplitud y traslape de nicho establecidas bajo la definición del nicho de las especies por Hutchinson (1957), las cuales permiten medir el espectro alimentario de las especies y clasificarlas como consumidores especialistas o generalistas (Newbury y Hodges, 2018; Larson et al., 2020; Wong-Smer et al., 2022). Estas medidas son utilizadas principalmente para evaluar interacciones interespecíficas por los recursos alimentarios entre las especies y sus poblaciones, sin embargo, se limitan en analizar cuestiones de la composición alimentaria y no en evaluar atributos de la estructura de la red de interacción lo cual puede ser explorado a través de los análisis de redes de interacción.

La mayoría de los estudios revisados utilizaron la frecuencia de ocurrencia y el porcentaje de ocurrencia para determinar la presa más importante, pero estos métodos tienden a sobreestimar la importancia de los pequeños mamíferos en la dieta. El cálculo de la biomasa consumida proporciona una información más precisa y representativa de la dieta (Floyd et al., 1978; Ackerman et al., 1984; Gable et al., 2018; Newbury y Hodges, 2018; Llanos y Travaini, 2020), por tanto, en estudios futuros se debe implementar con mayor frecuencia este cálculo para tener una mejor aproximación sobre la importancia alimentaria de las presas para los carnívoros. Además, las comparaciones basadas solo en porcentajes de frecuencias de consumos pueden resultar engañosas si se requiere medir la contribución de las presas en términos de energía, lo cual hace aún más relevante utilizar medidas como la biomasa consumida (López-Vidal et al., 2014; Pia et al. 2014).

A través de los índices y medidas estadísticas como la prueba de χ^2 y la prueba de G se compara la diversidad de presas que consumen los mamíferos carnívoros entre estaciones (Brockmeyer y Clark, 2007; Newbury y Hodges, 2018; Álvarez-Córdoba et al., 2022), tipos de vegetación (Draper et al., 2022) y al interior de la estructura intra-poblacional (Hudson et al., 2014; Landry et al. 2022), lo cual permite tener un conocimiento sobre la dinámica de la ecología trófica de las especies en diferentes escalas espaciales y temporales. Por medio de estudios sistemáticos a través del tiempo que contemplen este tipo de parámetros, se pueden tener mejores aproximaciones sobre los requerimientos alimentarios de los mamíferos carnívoros que puedan ser de apoyo para su conservación, y enriquecer el conocimiento sobre su ecología.

De toda la información revisada a partir de los artículos científicos, se pudo observar que en el último siglo se han realizado esfuerzos importantes sobre las técnicas y métodos para el estudio de la dieta de carnívoros. La parte metodológica para la identificación de las especies que consumen es una de las aproximaciones que más ha recibido atención por la comunidad científica, hasta el punto en que hoy en día se cuenta con análisis moleculares, genéticos y de isótopos estables para una identificación exacta (Farrel et al., 2000; Sheppard y Harwood, 2005; Larson et al., 2020; Shi et al., 2021; Draper et al., 2022).

Por otra parte, las diferentes aproximaciones para el análisis de la información han brindado grandes herramientas para identificar los componentes más importantes dentro de la dieta de las especies en sus ecosistemas (Grajales-Tam y González-Romero, 2014; Ávila-Nájera et al., 2018), así como evaluar algunas interacciones como la competencia interespecífica e intraespecífica (Guerrero et al., 2002; Newbury y Hodges, 2018). A pesar de esto, resulta interesante seguir contribuyendo con nuevas y diferentes propuestas de estudio que ayuden a fortalecer aún más el conocimiento sobre las interacciones entre los depredadores con sus presas, de esta manera se obtendrá información con más detalle sobre la estructura de sus interacciones y su implicación en los procesos ecológicos.

El uso de los análisis de las redes de interacción puede ser una herramienta importante para evaluar las relaciones de los carnívoros y sus presas. Considerando el estudio realizado por Benítez-Malvido et al., (2016) en Chiapas, México, en el que a partir del análisis de redes evalúan la estructura de la red de interacción intra-poblacional de monos aulladores y las plantas que consumen en bosque continuos y fragmentados, describen como se establecen las relaciones planta-mamífero y evalúan parámetros implicados en su dinámica poblacional

y su organización social, lo cual puede ser explorado en la relación depredador-presa. En estudios recientes para comunidades de mamíferos carnívoros, por medio del análisis de redes se evalúan parámetros de coexistencia entre especies simpátricas y la identificación de grupos y especies funcionales (Lu et al., 2023; Steenweg et al., 2023), lo cual demuestra ser un campo emergente de investigación sobre las dietas de los mamíferos carnívoros y sus relaciones tróficas que debe ser considerado en futuros trabajos.

Finalmente, las diferentes metodologías adicionales para el estudio de la dieta de los mamíferos carnívoros (**Tabla 2**) han permitido enriquecer el conocimiento sobre la ecología trófica de las especies, por ejemplo a partir del uso de las estaciones de foto trampeo se identifican a las presas potenciales (Larson et al., 2015; Jaimes et al., 2018), y por medio del cálculo de sus densidades potenciales se puede evaluar la selección y el consumo de las presas (Booth-Binczik et al., 2013; Ávila-Najera et al., 2018).

Con este trabajo de revisión se muestra como a través del tiempo se han establecido diferentes aproximaciones metodológicas y analíticas para el estudio de la dieta de los carnívoros en América, las cuales se centran en enlistar la gamma de recursos que utilizan los carnívoros y en evaluar diferentes atributos de la composición de su dieta. Resulta importante implementar un mayor esfuerzo para enriquecer el conocimiento para diferentes especies de las regiones de Centroamérica y Sudamérica, las cuales se ven limitadas en estudios. La generación de estudios futuros debe combinar diferentes técnicas metodológicas y de análisis para tener una mejor representación sobre la ecología alimentaria de los carnívoros, específicamente para el estudio de la relación depredador-presa, que pueda ser de utilidad para su conservación y manejo.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Consejo Nacional de Humanidades Ciencia y Tecnología (CONAHCYT) por la beca otorgada (Luis, 858466) y al Sistema Nacional de Investigadores e Investigadoras (SNII) por los apoyos para la realización del trabajo. Agradecemos a la Universidad Autónoma del estado de Hidalgo (UAEH) por las facilidades brindadas.

REFERENCIAS

- Ackerman, B. B., Lindzey, F. G., y Hemker, T. P. (1984). Cougar food habits in southern Utah. *The Journal of Wildlife Management*, 48:147-155.
- Alexander, L. F., Verts, B. J., y Farrell, T. P. (1994). Diet of ringtails (*Bassariscus astutus*) in Oregon. *Northwestern Naturalist*, 75(3), 97-101.
- Álvarez-Castañeda, S.T. y González-Quintero, P. (2005). Winter–spring food habits of an island population of coyote *Canis latrans* in Baja California, México. *Journal of Arid Environments*, 60:397-404.
- Álvarez-Castañeda, S.T., Álvarez, T., y González-Ruiz, N. (2015). Guía para la identificación de los mamíferos de México en campo y laboratorio. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, SC, Asociación Mexicana de Mastozoología, AC Ciudad de México, México.
- Álvarez-Córdova, F., Fernández, J.A., Camargo-Sanabria, Á.A., Ontiveros J.C., y Titulaer, M. (2022). Relative abundance, habitat selection, and diet of the coyote in northern México. *Therya*, 13(3):253-258.
- Aranda, M., Rivera, N. L., y De Buen, L. L. (1995). Hábitos alimentarios del coyote (*Canis latrans*) en la Sierra del Ajusco, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, (65), 89-99.

- Aranda, M., Rosas, O., Ríos, J.J., y García, N. (2002). Análisis comparativo de la alimentación del Gato Montés (*Lynx rufus*) en dos diferentes ambientes de México. *Acta Zoológica Mexicana*, 87: 99-109.
- Aranda, M. y Sánchez-Cordero, V. (1996). Prey spectra of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in tropical forests of Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 31: 65-67.
- Arnaud, G. (1993). Alimentación del coyote (*Canis latrans*) en Baja California Sur, México. 5 In Medellín R. y G. Ceballos (eds) *Avances en el Estudio de los mamíferos de México*. Asociación Mexicana de Mastozoología Publicaciones Especiales, 1 México. Pp 205-21
- Arnaud, G. y Acevedo, M. (1990). Hábitos alimenticios de la zorra gris *Urocyon cinereoargenteus* (Carnivora: Canidae) en la región meridional de Baja California, México. *Revista de Biología Tropical*, 38:497-500.
- Ávila-Nájera, D.M., Palomares, F., Chávez, C., Tigar, B., y Mendoza, G.D. (2018). Jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) diets in Quintana Roo, Mexico. *Animal Biodiversity and Conservation*. 41:257-266.
- Baker, L.A., Warren, R.J., Diefenbach, D.R., James, W.E., y Conroy, M.J. (2001). Prey selection by reintroduced bobcats (*Lynx rufus*) on Cumberland Island, Georgia. *The American Midland Naturalist*, 145(1): 80-93.
- Beasom, S.L. y Moore, R.A. (1977). Bobcat food habit response to a change in prey abundance. *The Southwestern Naturalist*, 21:451-457.
- Benítez-Malvido, J., Martínez-Falcón, A.P., Dattilo, W., González-DiPierro, A.M., Estrada, R.L., y Traveset A (2016) The role of sex and age in the architecture of intrapopulation howler monkey-plant networks in continuous and fragmented rain forests. *PeerJ* 4: e1809.

- Benson, J.F. y Chamberlain, M.J. (2006). Food habits of Louisiana black bears (*Ursus americanus luteolus*) in two subpopulations of the Tensas River Basin. *The American midland naturalist*, 156(1): 118-127.
- Bianchi, R.D.C., Rosa, A.F., Gatti, A., y Mendes, S.L. (2011). Diet of margay, *Leopardus wiedii*, and jaguarundi, *Puma yagouaroundi*, (Carnivora: Felidae) in Atlantic rainforest, Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, 28:127-132.
- Booth-Binczik, S.D., Bradley, R.D., Thompson, C.W., Bender, L.C., Huntley, J.W., Harvey J.A., Laack, L.L., y Mays, J.L. (2013). Food habits of ocelots and potential for competition with bobcats in southern Texas. *The Southwestern Naturalist*, 58(4):403-410.
- Brockmeyer, K.J. y Clark, W.R. (2007). Fall and winter food habits of bobcats (*Lynx rufus*) in Iowa. *Journal of the Iowa Academy of Science: JIAS*, 114(1-4):40-43.
- Byerly, P.A., Lonsinger, R.C., Gese, E.M., Kozlowski, A.J., y Waits L.P. (2018). Resource partitioning between kit foxes (*Vulpes macrotis*) and coyotes (*Canis latrans*): a comparison of historical and contemporary dietary overlap. *Canadian Journal of Zoology*, 96(5): 497-504.
- Cassaigne, I., Medellín, R.A., Thompson, R.W., Culver, M., Ochoa, A., Vargas, K., Childs, J. L., Sanderson J., List, R., y Torrez-Gómez, A. (2016). Diet of pumas (*Puma concolor*) in Sonora, Mexico, as determined by GPS kill sites and molecular identified scat, with comments on jaguar (*Panthera onca*) diet. *The Southwestern Naturalist*, 61(2):125-132.
- Ceballos, G., y Oliva, G. (2005). *Los mamíferos silvestres de México*. (primera edición). CONABIO.
- Chemes, S.B., Giraudó, A.R., y Gil, G. (2010). Dieta de *Lontra longicaudis* (Carnivora, Mustelidae) en el Parque Nacional El Rey (Salta, Argentina) y su comparación con otras poblaciones de la cuenca del Paraná. *Mastozoología neotropical*, 17(1):19-29.

- Cherry, M.J., Turner, K.L., Howze, M.B., Cohen, B.S., Conner, L.M., y Warren, R.J. (2016). Coyote diets in a longleaf pine ecosystem. *Wildlife Biology*, 22(2):64-70.
- Chinchilla, F.A. (1997). La dieta del jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Felis concolor*) y el manigordo (*Felis pardalis*) (Carnivora: Felidae) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 45(3):1223-1229.
- Cinta-Magallón, C.C., Bonilla-Ruz, C.R., Alarcón, I., y Arroyo-Cabrales, J. (2012). Dos nuevos registros de margay (*Leopardus wiedii*) en Oaxaca, México, con datos sobre hábitos alimentarios. *UNED Research Journal/Cuadernos de Investigación UNED*, 4(1):33-40.
- Cisneros-Moreno, C., y Martínez-Coronel, M. (2019). Alimentación del cacomixtle (*Bassariscus astutus*) en un ambiente urbano y uno agrícola en los valles centrales de Oaxaca. *Revista Mexicana de Mastozoología (Nueva Época)*, 9(1):31-43
- Correa, P. y Roa, A. (2005). Relaciones tróficas entre *Oncifelis guigna*, *Lycalopex culpaeus*, *Lycalopex griseus* y *Tyto alba* en un ambiente fragmentado de la zona central de Chile. *Mastozoología neotropical*, 12(1):57-60.
- Cruz-Espinoza, A., Pérez, G.G., y Santos-Moreno, A. (2008). Dieta y abundancia relativa del coyote (*Canis latrans*) En: Lorenzo, C., E. Espinoza y J. Ortega (eds.). *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México. Publicaciones Especiales, Vol. II*, Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D. F. pp: 239-251.
- Cruz-Espinoza, A., Pérez, G.E.G., y Santos-Moreno, A. (2010). Dieta del Coyote (*Canis Latrans*) en Ixtepeji, Sierra Madre de Oaxaca, México. *Naturaleza y Desarrollo*, 8(1):33-45.
- De Barba, M., Adams, J.R., Goldberg, C.S., Stansbury, C.R., Arias, D., Cisneros, R., y Waits L.P. (2014). Molecular species identification for multiple carnivores. *Conservation Genetics Resources* 6:821–824.
- De la Torre, J.A., y de la Riva, G. (2009) Hábitos alimentarios del puma (*Puma concolor*) en una región semiárida de México central. *Mastozoología neotropical*, 16(1):211-216.

- Delibes, M. y Hiraldo F. (1987). Food habits of the bobcat in two habitats of the southern chihuahuan desert. *The Southwestern Naturalist*, 32:457-461.
- Delibes, M., Zapata, S.C., Blázquez, M.C., y Rodríguez-Estrella, R. (1997). Seasonal food habits of bobcats (*Lynx rufus*) in subtropical Baja California Sur, México. *Canadian Journal of Zoology*, 75(3):478-483.
- Du Preez, B., Purdon, J., Trethowan, P., Macdonald, D.W., y Loveridge, A.J. (2017). Dietary niche differentiation facilitates coexistence of two large carnivores. *Journal Of Zoology*, 302:149-156.
- Dellinger, J.A., Laudon, K., y Figura, P. (2021). Summer diet of California's recolonizing gray wolves. *California Fish and Game*, 107(3):140-146.
- Draper, J., Rodgers, T., y Young, J.K. (2022). Beating the heat: ecology of desert bobcats. *BMC Ecology and evolution*, 22:1-11.
- Dyck, M.A., Wyza, E., y Popescu, V.D. (2022). When carnivores collide: A review of studies exploring the competitive interactions between bobcats *Lynx rufus* and coyotes *Canis latrans*. *Mammal Review*, 52:52-66.
- Elbroch, M., y McFarland, C. (2019). *Mammal tracks & sign: a guide to North American species*. Rowman & Littlefield.
- Ellis, R.J., y Schemnitz, S.D. (1957). Some foods used by coyotes and bobcats in Cimarron County, Oklahoma. In *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science* (pp. 180-185).
- Emmons, L.H. (1987). Comparative feeding ecology of felids in a Neotropical rainforest. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 20: 271-183.
- Farrell, L.E., Roman, J., y Sunquist, M.E. (2000). Dietary separation of sympatric carnivores identified by molecular analysis of scats. *Molecular Ecology*, 9(10):1583-1590.
- Fedriani, J.M., Fuller, T.K., Sauvajot, R.M., y York, E.C. (2000). Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. *Oecologia*, 125(2):258-270.

- Figuerola, J. (2013). Composición de la dieta del oso andino *Tremarctos ornatus* (Carnivora: Ursidae) en nueve áreas naturales protegidas del Perú. *Therya*, 4(2):327-359.
- Floyd, T.J., Mech, L.D., y Jordan, P.A. (1978). Relating wolf scat content to prey consumed. *The Journal of Wildlife Management*, 42((3):528-532.
- Fortin, J.K., Schwartz, C.C., Gunther, K.A., Teisberg, J.E., Haroldson, M.A., Evans, M.A., y Robbins, C.T. (2013). Dietary adjustability of grizzly bears and American black bears in Yellowstone National Park. *The Journal of wildlife management*, 77(2):270-281.
- Found, R., McLaren, A.A., Rodgers, A., y Patterson, B.R. (2017). Diet of grey wolves (*Canis lupus*) during calving in a moose–caribou system in northern Ontario. *The Canadian Field-Naturalist*, 131(3):215-220.
- Fritts, S.H. y Sealander, J.A. (1978). Diets of bobcats in Arkansas with special reference to age and sex differences. *The Journal of Wildlife Management*, 42(3):533-539.
- Gable, T.D., Windels, S.K., Bruggink, J.G., y Barber-Meyer, S.M. (2018). Weekly summer diet of gray wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota. *The American Midland Naturalist*, 179(1):15-27.
- García, J.A.M., Martínez, G.D.M., Rosas, O.C.R., Arámbula, L.A.T., y Bender, L.C. (2014). Use of prey by sympatric bobcat (*Lynx rufus*) and coyote (*Canis latrans*) in the Iztapopo National Park, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 59(2):167-172.
- Garla, R.C., Setz, E.Z., y Gobbi, N. (2001). Jaguar (*Panthera onca*) food habits in Atlantic Rain Forest of southeastern Brazil 1. *Biotropica*, 33(4):691-696.
- Godbois, I.A., Conner, L.M., y Warren, R.J. (2003). Bobcat diet on an area managed for northern bobwhite. In *Proceedings of the Southeastern Association of Fish and Wildlife Agencies*, 57:222-227.

- Gómez-Ortiz, Y., y Monroy-Vilchis, O. (2013). Feeding ecology of puma *Puma concolor* in Mexican montane forests with comments about jaguar *Panthera onca*. *Wildlife biology*, 19(2):179-187.
- Gosselin, E.N., Lonsinger, R.C., y Waits, L.P. (2017). Comparing morphological and molecular diet analyses and fecal DNA sampling protocols for a terrestrial carnivore. *Wildlife Society Bulletin* 41:362–369.
- Graber, D.M. y White, M. (1983). Black bear food habits in Yosemite National Park. *Bears: Their biology and management*, 5:1-10.
- Grajales-Tam, K.M., Rodríguez-Estrella, R., y Cancino Hernández, J. (2003). Dieta estacional del coyote *Canis latrans* durante el periodo 1996-1997 en el desierto de Vizcaíno, Baja California Sur, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 89:17-28.
- Grajales-Tam, K.M. y González-Romero, A. (2014). Determinación de la dieta estacional del coyote (*Canis latrans*) en la región norte de la Reserva de la Biosfera Mapimí, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85: 553-563.
- Greenleaf, S.S., Matthews, S.M., Wright, R.G., Beecham, J.J., y Leithead, H.M. (2009). Food habits of American black bears as a metric for direct management of human–bear conflict in Yosemite Valley, Yosemite National Park, California, 20(2):94-101.
- Guerrero, S., Badii, H., Zalapa, S.S., y Flores, A.E. (2002). Dieta y nicho de alimentación del coyote, zorra gris, mapache y jaguarundi en un bosque tropical caducifolio de la costa sur del estado de Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 86:119-137.
- Guerrero, S., Badii, M.H., Zalapa, S.S., y Arce, J.A. (2004). Variación espacio-temporal en la dieta del coyote en la costa norte de Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 20(2):145-157.
- Hamilton, W.J. y Hunter, R.P. (1939). Fall and winter food habits of Vermont bobcats. *The Journal of Wildlife Management*, 3(2):99-103.

- Harrison, R.L. (2010). Ecological relationships of bobcats (*Lynx rufus*) in the Chihuahuan desert of New Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 55(3):374-381.
- Harveson, L.A., Tewes, M.E., Silvy, N.J., y Rutledge, J. (2000). Prey use by mountain lions in southern Texas. *The Southwestern Naturalist*, 45(4):472-476.
- Hass, C.C. (2009). Competition and coexistence in sympatric bobcats and pumas. *Journal of Zoology*, 278(3):174-180.
- Hatch, K.A., Kester, K.A., Auger, J., Roeder, B.L., Bunnell, K., y Black, H.L. (2019). The effect of sex, age, and location on carnivory in Utah black bears (*Ursus americanus*). *Oecologia*, 189(4):931-937.
- Hernández, L. y Delibes, M. (1994). Seasonal food habits of coyotes, *Canis latrans*, in the Bolsón de Mapimí, southern Chihuahuan Desert, Mexico. 59:82-86.
- Hernández, L., Delibes, M., y Hiraldo, F. (1994). Role of reptiles and arthropods in the diet of coyotes in extreme desert areas of northern Mexico. *Journal of Arid Environments*, 26(2):165-170.
- Hernández-Guzmán, A., Payán, E., y Monroy-Vilchis, O. (2011). Hábitos alimentarios del *Puma concolor* (Carnivora: Felidae) en el Parque Nacional Natural Puracé, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 59(3):1285-1294.
- Hopkins, III J.B., Koch, P.L., Ferguson, J.M., y Kalinowski, S.T. (2014). The changing anthropogenic diets of American black bears over the past century in Yosemite National Park. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12(2):107-114.
- Hudson, C.M., Johnson, S.A., Geboy, B.J., y Walker, H.D. (2014). Food habits of bobcats in Indiana. In *Proceedings of the Indiana Academy of Science*, 123(1):35-42.
- Hutchinson, G.E. (1957). Cold spring harbor symposium on quantitative biology. Concluding remarks, 22:415-427.

- Jaimes, R.P., Caceres-Martínez, C.H., Acevedo, A.A., Arias-Alzate, A., y González-Maya, J.F. (2018). Food habits of puma (*Puma concolor*) in the Andean areas of Tamá National Natural Park and its buffer zone, Colombia. *Therya*, 9(3):201-208.
- Jones, J.H. y Smith, N.S. (1979). Bobcat density and prey selection in central Arizona. *The Journal of Wildlife Management*, 43(3):666-672.
- Klare, U., Kamler, J.F., y Macdonald, D.W. (2011). A comparison and critique of different scat-analysis methods for determining carnivore diet. *Mammal Review* 41(4):294–312.
- Kitchings, J.T. y Story, J.D. (1979). Home range and diet of bobcats in eastern Tennessee (No. CONF-7910147-1). Oak Ridge National Lab., TN (USA).
- Knick, S.T., Sweeney, S.J., Alldredge, J.R., y Brittell, J.D. (1984). Autumn and winter food habits of bobcats in Washington state. *The Great Basin Naturalist*, 44(1):70-74.
- Knick, S.T. (1990). Ecology of bobcats relative to exploitation and a prey decline in southeastern Idaho. *Wildlife Monographs*, 108:3-42.
- Koehler, G.M. y Hornocker, M.G. (1989). Influences of seasons on bobcats in Idaho. *The Journal of wildlife management*, 53(1):197-202.
- Koehler, G.M. y Hornocker, M.G. (1991). Seasonal resource use among mountain lions, bobcats, and coyotes. *Journal of mammalogy*, 72(2):391-396.
- Lafferty, D.J., Belant, J.L., White, K.S., Womble, J.N., Morzillo, A.T., y Giguère, N. (2014). Linking wolf diet to changes in marine and terrestrial prey abundance. *Arctic*, 67(2):143-148.
- Landry, S.M., Roof, J.E., Rogers, R.E., Welsh, A.B., Ryan, C.W., y Anderson, J.T. (2022). Dietary patterns of a generalist carnivore in West Virginia. *Journal of Fish and Wildlife Management*. 13(2):1-13.

- Larson, R.N., Morin, D.J., Wierzbowska, I.A., y Crooks, K.R. (2015). Food habits of coyotes, gray foxes, and bobcats in a coastal southern California urban landscape. *Western North American Naturalist*, 75(3):339-347.
- Larson, R.N., Brown, J.L., Karels, T., y Riley, S.P. (2020). Effects of urbanization on resource use and individual specialization in coyotes (*Canis latrans*) in southern California. *PLoS One*, 15(2):1-23.
- Leopold, B.D. y Krausman, P.R. (1986). Diets of 3 predators in Big Bend National Park, Texas. *The Journal of wildlife management*, 50(2):290-295.
- Litvaitis, J.A., Stevens, C.L., y Mautz, W.W. (1984). Age, sex, and weight of bobcats in relation to winter diet. *The Journal of wildlife management*, 48(2):632-635.
- Litvaitis, J.A., Sherburne, J.A., y Bissonette, J.A. (1986). Bobcat habitat use and home range size in relation to prey density. *The Journal of Wildlife Management*, 50(1):110-117.
- Litvaitis, J.A. y Harrison, D.J. (1989). Bobcat–coyote niche relationships during a period of coyote population increase. *Canadian Journal of Zoology*, 67(5):1180-1188.
- Llanos, R. y Travaini, A. (2020). Diet of puma (*Puma concolor*) in sheep ranches of central Patagonia (Argentina). *Journal of Arid Environments*, 177:1-4
- Long, R.A., Mackay, P., Zielinski, W.J., y Ray, J.C. (2008). *Noninvasive Survey Methods for Carnivores*. Island Press, Washington.
- López-Vidal, J.C., Elizalde-Arellano, C., Hernández, L., Laundré, J.W., González-Romero, A., y Cervantes, F.A. (2014). Foraging of the bobcat (*Lynx rufus*) in the Chihuahuan Desert: generalist or specialist? *The Southwestern Naturalist*, 59(2): 157-166.
- Lombardi, J.V., MacKenzie, D.I., Tewes, M.E., Perotto-Baldivieso, H.L., Mata, J.M., y Campbell, T.A. (2020), Co-occurrence of bobcats, coyotes, and ocelots in Texas. *Ecology and Evolution* 10: 4903–4917.

- Lu, Q., Cheng, C., Xiao, L., Li, J., Li, X., Zhao, X., Lu Z., Zhao, J., y Yao M. (2023). Food webs reveal coexistence mechanisms and community organization in carnivores. *Current Biology*, 33:647-659.
- Lukasik, V.M. y Alexander, S.M. (2012). Spatial and temporal variation of coyote (*Canis latrans*) diet in Calgary, Alberta. *Cities and the Environment (CATE)*, 4(1):1-23.
- Lundgren, E.J., Moeller, K.T., Clyne, M.O., Middleton, O.S., Mahoney, S.M., y Kwapich, C.L. (2022). Cicada nymphs dominate American black bear diet in a desert riparian area. *Ecology and evolution*, 12(3):1-9.
- Mace, R.D. y Jonkel, C.J. (1986). Local food habits of the grizzly bear in Montana. *Bears: Their Biology and Management*, 6:105-110.
- Maehr, D.S. y Brady, J.R. (1986). Food habits of bobcats in Florida. *Journal of Mammalogy*, 67(1):133-138.
- Major, J.T. y Sherburne, J.A. (1987). Interspecific relationships of coyotes, bobcats, and red foxes in western Maine. *The Journal of Wildlife Management*, 51(3):606-616.
- Martínez-Falcón, A.P., Martínez-Adriano, C.A., y Dáttilo, W. (2019). Redes complejas como herramientas para estudiar la diversidad de las interacciones ecológicas. En: Moreno CE (Ed) *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex, Ciudad de México, 265-283 pp.
- Martínez-Vázquez, J., González-Monroy, R.M., y Díaz-Díaz, D. (2010). Hábitos alimentarios del Coyote en el parque nacional Pico de Orizaba. *Therya*, 1(2):145-154.
- Matlack, C.R. y Evans, A.J. (1992). Diet and condition of bobcats, *Lynx rufus*, in Nova Scotia during autumn and winter. *Canadian Journal of Zoology*, 70(6):1114-1119.
- McBride, R., Giordano, A., Ballard, W.B. (2010). Note on the winter diet of jaguars *Panthera onca* in the Paraguayan Transitional Chaco. *Bellbird*, 4:1-12.

- McKinney, T. y Smith, T.W. (2007). Diets of sympatric bobcats and coyotes during years of varying rainfall in central Arizona. *Western North American Naturalist*, 67(1):8-15.
- McLean, M.L., Mccay, T.S., y Lovallo, M.J. (2005). Influence of age, sex and time of year on diet of the bobcat (*Lynx rufus*) in Pennsylvania. *The American Midland Naturalist*, 153(2):450-453.
- Merkle, J.A., Krausman, P.R., Stark, D.W., Oakleaf, J.K., y Ballard, W.B. (2009). Summer diet of the Mexican gray wolf (*Canis lupus baileyi*). *The Southwestern Naturalist*, 54(4):480-485.
- Merkle, J.A., Polfus, J.L., Derbridge, J.J., y Heinemeyer, K.S. (2017). Dietary niche partitioning among black bears, grizzly bears, and wolves in a multiprey ecosystem. *Canadian Journal of Zoology*, 95(9):663-671.
- Monterroso, P., Godinho, R., Oliveira, T., Ferreras, P., Kelly, M.J., Morin, D.J., Waits, L.P. Alves, P.C. y Mills, L.S. (2019) Feeding ecological knowledge: the underutilised power of faecal DNA approaches for carnivore diet analysis. *Mammal Review* 49(2):97–112.
- Monroy-Vilchis, O. y Rubio-Rodríguez, R. (2003). Guía de identificación de mamíferos terrestres del Estado de México, a través del pelo de guardia. Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, Edo. de México
- Morehouse, A.T. y Boyce, M.S. (2011). From venison to beef: seasonal changes in wolf diet composition in a livestock grazing landscape. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(8):440-445.
- Moreno, R.S., Kays, R.W., y Samudio, R. (2006). Competitive release in diets of ocelot (*Leopardus pardalis*) and puma (*Puma concolor*) after jaguar (*Panthera onca*) decline. *Journal of Mammalogy*, 87(4):808-816.
- Morin, D.J., Higdon, S.D., Holub, J.L., Montague, D.M., Fies, M.L., Waits, L.P., y Kelly, M.J. (2016). Bias in carnivore diet analysis resulting from misclassification of predator scats based on field identification. *Wildlife Society Bulletin* 40:669–677.

- Morin, D.J., Higdón, S.D., Lonsinger, R.C., Gosselin, E.N., Kelly, M.J., y Waits, L.P. (2019). Comparing methods of estimating carnivore diets with uncertainty and imperfect detection. *Wildlife Society Bulletin*, 43(4):651-660.
- Mowat, G. y Heard, D.C. (2006). Major components of grizzly bear diet across North America. *Canadian Journal of Zoology*, 84(3):473-489.
- Nava, V., Tejero, J.D., y Chávez, C.B. (1999). Hábitos alimentarios del cacomixtle *Bassariscus astutus* (Carnívora: Procyonidae) en un matorral xerófilo de Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología. Serie Zoología*, 70(1): 51-63.
- Neale, J.C.C. y Sacks, B.N. (2001a). Food habits and space use of gray foxes in relation to sympatric coyotes and bobcats. *Canadian Journal of Zoology*. 79:1794–1800.
- Neale, J.C. y Sacks, B.N. (2001b). Resource utilization and interspecific relations of sympatric bobcats and coyotes. *Oikos*, 94(2):236-249.
- Nelson, M.A., Cherry, M.J., Howze, M.B., Warren, R.J., y Mike, C.L. (2015). Coyote and bobcat predation on white-tailed deer fawns in a longleaf pine ecosystem in Southwestern Georgia. *J Southeastern Association of Fish and Wildlife Agencies* 2:208–213
- Newbury, R.K. y Hodges, K.E. (2018). Regional differences in winter diets of bobcats in their northern range. *Ecology and Evolution*. 8:11100-11110.
- Novack, A.J., Main, M.B., Sunquist, M.E., y Labisky, R.F. (2005). Foraging ecology of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in hunted and non-hunted sites within the Maya Biosphere Reserve, Guatemala. *Journal of Zoology*, 267(2):167-178.
- Nussbaum, R.A. y Maser, C. (1975). Food habits of the bobcat, *Lynx rufus*, in the Coast and Cascade ranges of western Oregon in relation to present management policies. *Northwest Science*, 49(4):261-266.

- Pacheco, L.F., Lucero, A., y Villca, M. (2004). Dieta del puma (*Puma concolor*) en el Parque Nacional Sajama, Bolivia y su conflicto con la ganadería. *Ecología en Bolivia*, 39(1):75-83.
- Parker, G.R. y Smith, G.E.J. (1983). Sex-and age-specific reproductive and physical parameters of the bobcat (*Lynx rufus*) on Cape Breton Island, Nova Scotia. *Canadian Journal of Zoology*, 61(8):1771-1782.
- Parnig, E., Crumpacker, A., y Kurle, C.M. (2014). Variation in the stable carbon and nitrogen isotope discrimination factors from diet to fur in four felid species held on different diets. *Journal of Mammalogy*, 95(1), 151-159.
- Pech-Canche, J.M., Sosa-Escalante, J.E., y Cruz, M.E.K. (2009). Guía para la identificación de pelos de guardia de mamíferos no voladores del estado de Yucatán, México. *Revista Mexicana de Mastozoología (Nueva época)*, 13(1):7-33.
- Pia, M.V., Baldi, R., y Mangeaud, A. (2014). La importancia de los roedores en la dieta de dos carnívoros simpátricos bajo diferentes contextos de disponibilidad de presas en la Pampa de Achala, Córdoba. 164:1-7
- Poessel, S.A., Mock, E.C., y Breck, S.W. (2017). Coyote (*Canis latrans*) diet in an urban environment: variation relative to pet conflicts, housing density, and season. *Canadian Journal of Zoology*, 95(4):287-297.
- Pollack, E.M. (1951). Food habits of the bobcat in the New England states. *The Journal of Wildlife Management*, 15(2):209-213.
- Rau, J.R. y Jiménez J.E. (2002). Diet of puma (*Puma concolor*, Carnivora: Felidae) in coastal and Andean ranges of southern Chile. *Studies on Neotropical fauna and environment*, 37(3):201-205.
- Rodríguez-Estrella, R., Moreno, A.R., y Tam, K.G. (2000). Spring diet of the endemic ring-tailed cat (*Bassariscus astutus insulicola*) population on an island in the Gulf of California, Mexico. *Journal of Arid Environments*, 44(2):241-246.

- Rolley, R.E. y Warde, W.D. (1985). Bobcat habitat use in southeastern Oklahoma. *The Journal of wildlife management*, 49(4):913-920.
- Romain, D.A., Obbard, M.E., y Atkinson, J.L. (2013). Temporal variation in food habits of the American black bear (*Ursus americanus*) in the boreal forest of northern Ontario. *The Canadian Field-Naturalist*, 127(2):118-130.
- Rueda, P., Mendoza, G.D., Martínez, D., y Rosas-Rosas, O.C. (2013). Determination of the jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) diet in a tropical forest in San Luis Potosi, Mexico. *Journal of Applied Animal Research*, 41(4):484-489.
- Sanabria, B., Ortega-Rubio, A., y Arguelles-Méndez, C. (1995). Brief note: food habits of the coyote in the Vizcaíno Desert, México, 95(4):289-291.
- Sánchez-González, R., Hernandez-Saint, M.A.D., Rosas-Rosas, O.C., Garcia-Chavez, J. (2007). Diet and Abundance of Bobcat (*Lynx rufus*) in the Potosino-Zacatecano Plateau, Mexico. *Therya*, 9(2):107-112.
- Scognamillo, D., Maxit, I.E., Sunquist, M., y Polisar, J. (2003). Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. *Journal of Zoology*, 259(3):269-279.
- Servín, J. y Huxley, C. (1991). La dieta del coyote en un bosque de encino-pino de la Sierra Madre Occidental de Durango, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 44:1-26.
- Sheppard, S.K. y Harwood, J.D. (2005). Advances in molecular ecology: tracking trophic links through predator-prey food-webs. *Functional ecology*, 19(5):751-762.
- Shi, Y., Hoareau, Y., Reese, E.M., y Wasser, S.K. (2021). Prey partitioning between sympatric wild carnivores revealed by DNA metabarcoding: a case study on wolf (*Canis lupus*) and coyote (*Canis latrans*) in northeastern Washington. *Conservation Genetics*, 22(2):293-305.

- Southern, O. y Wiggers, S. (2012). Comparative diet analysis of *Canis rufus* and *Canis latrans*. Proceedings of the National Conference on Undergraduate Research (Weber State University, Ogden, Utah): 313–317.
- Sovie, A.R., Romanski, M.C., Orning, E.K., Marneweck, D.G., Nichols, R., Moore, S., y Bellant, J.L. (2023). Temporal variation in translocated Isle Royale wolf diet. *Ecology and Evolution*, 13(3):1-10.
- Steenweg, R., Hebblewhite, M., Burton, C., Whittington, J., Heim, N., Fisher, J.T., Ladle, A., Lowe, W., Muhly, T., Paczkowski, J., y Musiani, M. (2023). Testing umbrella species and food-web properties of large carnivores in the Rocky Mountains. *Biological Conservation*, 278:1-12.
- Story, J.D., Galbraith, W.J., y Kitchings, J.T. (1982). Food habits of bobcats in eastern Tennessee. *Journal of the Tennessee Academy of Science*, 57(1):29-35.
- Thornton, D.H., Sunquist, M.E., y Main, M.B. (2004). Ecological separation within newly sympatric populations of coyotes and bobcats in south-central Florida. *Journal of Mammalogy*, 85(5):973-982.
- Toweill, D.E. y Anthony, R.G. (1988). Annual diet of bobcats in Oregon's Cascade Range. *Northwest science.*, 62(3):99-103.
- Tumlison, C.R. y McDaniel, V.R. (1990). Analysis of the fall and winter diet of bobcat in eastern Arkansas. *Proceedings Arkansas Academy of Science* 44:114–117.
- Uriostegui-Velarde, J.M., Vera-García, Z.S., Ávila-Torresagatón, L.G., Rizo-Aguilar, A., Hidalgo-Mihart, M.G., Guerrero, J.A. (2015) Importancia del conejo zacatuche (*Romerolagus diazi*) en la dieta del coyote (*Canis lastrans*) y del lince (*Lynx rufus*). *Therya*, 6(3):609-624.
- Verant, M.L., Wolf, T.M., Romanski, M.C., Moore, S., Mayer, T., Munderloh, U.G., Price, L.D., Lejeune, M., Patterson, B.R., y Beyer., D.E. (2022). Practical application of disease risk analysis for reintroducing gray wolves (*Canis lupus*) to Isle Royale National Park, USA. *Conservation Science and Practice*, 4(11), e12814.

- Weckel, M., Giuliano, W., y Silver, S. (2006). Jaguar (*Panthera onca*) feeding ecology: distribution of predator and prey through time and space. *Journal of zoology*, 270(1):25-30.
- Witczuk, J., Pagacz, S., Gliwicz, J., y Mills, L.S. (2015). Niche overlap between sympatric coyotes and bobcats in highland zones of Olympic Mountains, Washington. *Journal of Zoology*, 297(3):176-183.
- Witmer, G.W. y DeCalesta, D.S. (1986). Resource use by unexploited sympatric bobcats and coyotes in Oregon. *Canadian Journal of Zoology*, 64(10):2333-2338.
- Wong-Smer, J.R., Soria-Díaz, L., Horta-Vega, J.V., Astudillo-Sánchez, C.C., Gómez-Ortiz, Y., y Mora-Olivo, A. (2022). Dieta y abundancia relativa de la zorra gris *Urocyon cinereoargenteus* (Carnivora: Canidae) en el Área Natural Protegida Altas Cumbres, Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 38:1-16.
- Zúñiga, A.H. y Muñoz-Pedrerros, A. (2014). Hábitos alimentarios de *Puma concolor* (Carnivora, Felidae) en bosques fragmentados del sur de Chile. *Mastozoología neotropical*, 21(1):157-161.

Tablas y Figuras

Tabla 1. Análisis estadísticos utilizados para evaluar la composición del inventario de las presas que constituyen la dieta de mamíferos carnívoros en diferentes regiones de América.

Métricas	Norteamérica		Centroamérica	Sudamérica	Total
	Canadá y EUA	México			
FO	42	31	5	7	85
PO	31	21	2	5	60
Biomasa relativa consumida	12	10	3	7	32
Amplitud de nicho (Índice de Levin's)	10	9	0	5	24
Traslape de nicho (Índice de Renkonen, Morisita's)	15	7	2	2	26

Índice de diversidad (Shannon, Simpson)	4	6	1	0	11
Índice de similitud (Sorensen, Mann-Whitney)	1	1	1	2	5
Tabla de contingencia y/o prueba de G (Variación del alimento por temporadas)	4	8	1	0	13
Análisis de varianza (Diferencias alimentarias)	0	2	0	0	2
Índice de la selección las presas por su disponibilidad (Índice Ivle's)	1	5	2	1	8
Índice de selección de presas por su tamaño (Índice Chesson)	0	0	0	1	1
χ^2 (Independencia en la composición de la dieta con respecto a estaciones, años, etc)	12	9	0	0	22
ANOVA, ANCOVA, PERMANOVA (Determinar si hay diferencia en las frecuencias de consumo entre temporadas)	4	1	0	2	7
Regresión lineal	3	0	0	0	3
Volumen de excretas y estómagos	8	2	0	0	10
t Student (Diferencia entre sexos, entre el volumen de estómagos por sexos)	4	1	1	0	6
Número mínimo de individuos consumidos	3	1	0	1	5
Valor de importancia (categorías alimentarias)	1	0	0	1	2
Índice de condición	1	0	0	0	1
Índice de Fisher's (Evaluar si hay diferencia en el consumo de presas entre áreas con y sin cacería)	1	0	1	0	2

Tabla 2. Metodologías adicionales utilizadas el estudio sobre de la dieta de mamíferos carnívoros en las diferentes regiones de América.

Técnicas	Norteamérica		Centroamérica	Sudamérica	Total
	Canadá y EUA	México			
Identificación de individuos, su género y madurez sexual	13	1	0	0	14
Densidad/disponibilidad de presas (capturas, transectos)	8	6	1	1	16
Curva de acumulación de muestras (excretas)	1	0	0	0	1
Estimación del número mínimo de excretas/estómagos para describir la dieta	0	1	0	3	4
Curva de acumulación de presas	1	0	0	2	3
Uso de cámaras trampa (presas potenciales, deposición de las excretas)	1	0	1	1	3
Uso de perros para identificar excretas	1	0	0	0	1
Telemetría (corroborar excretas)	2	0	0	0	2

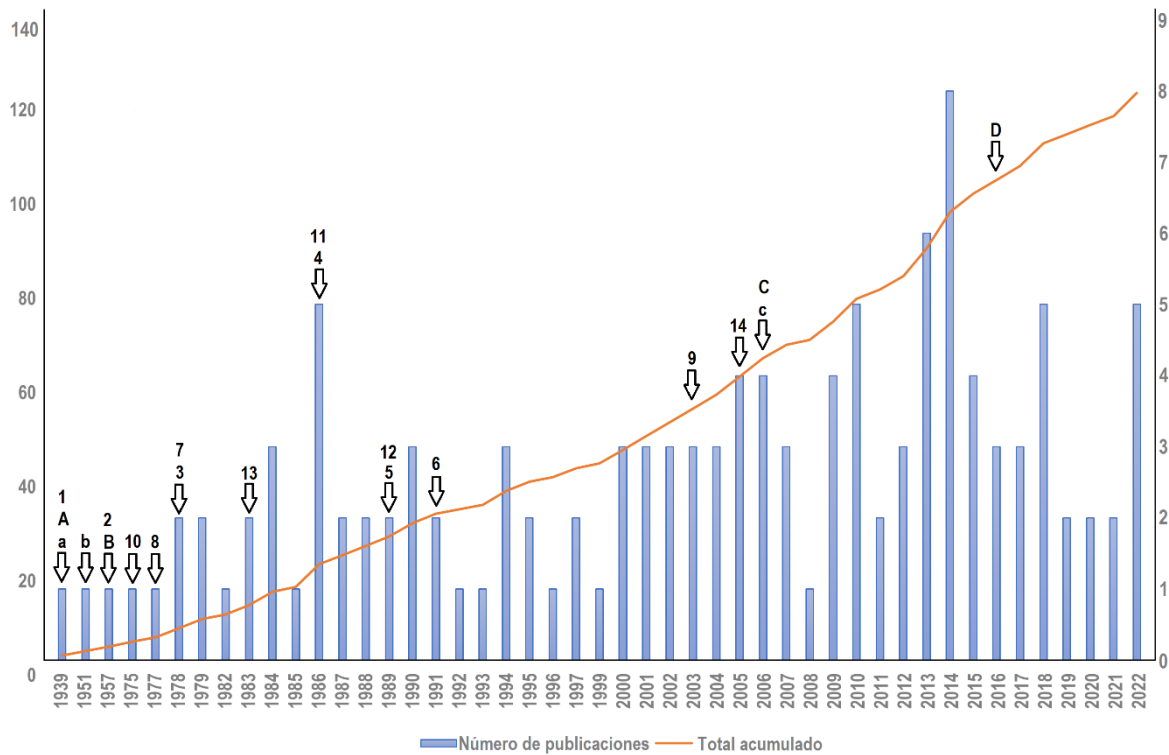


Figura 1. Número de artículos revisados y el periodo de aparición de los diferentes métodos y análisis utilizados para el estudio de la dieta de mamíferos carnívoros de América. **Tipo de muestras:** a = Estómagos, b = Excretas, c = Pelos (determinación de isotopos); **Métodos de identificación de las presas:** A = Comparación morfológica, B = características del patrón cuticular y de la medula del pelo de guarda, C = Isotopos estables, D = Análisis genéticos; **Medidas para el análisis de la composición del inventario de presas:** 1 = Frecuencia ocurrencia, 2 = Porcentaje de ocurrencia, 3 = Biomasa relativa consumida, 4 = Traslape de nicho, 5 = Amplitud de nicho, 6 = Índices de diversidad, 7 = χ^2 (Diferencia en la composición de la dieta entre estaciones, años, etc.), 8 = Índice de la selección de presas por su disponibilidad, 9 = Índice de la selección de presas por su tamaño, 10 = Determinación del número mínimo de individuos consumidos, 11 = Valor de importancia alimentaria, 12 = t

student (Diferencia en la composición alimentaria entre sexos), 13 = Volumen de excretas y estómagos, 14 = Índice de Fisher (Diferencia en el consumo de presas entre sexos).

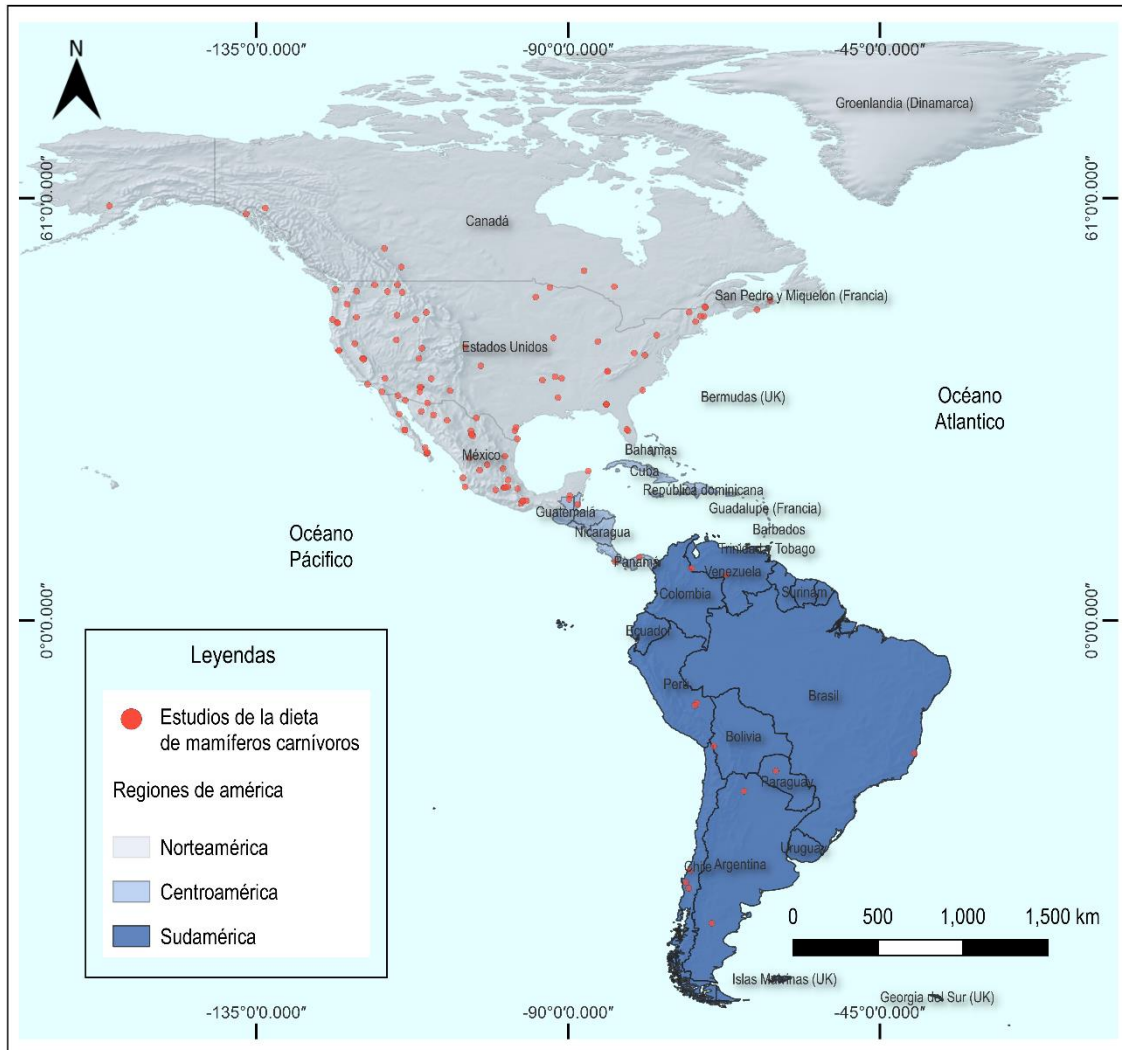


Figura 2. Artículos publicados sobre la dieta de mamíferos carnívoros en las diferentes regiones de América.

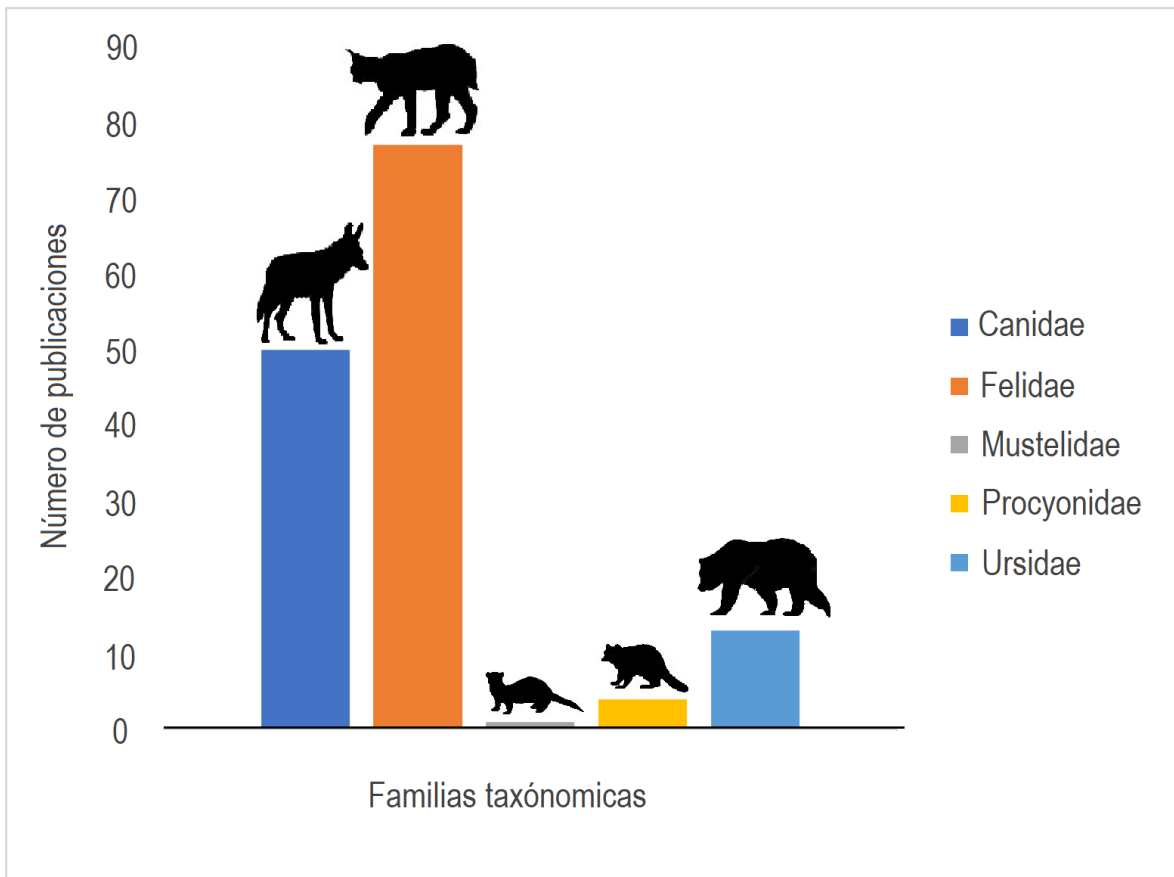


Figura 3. Artículos sobre el estudio de la dieta para diferentes familias taxonómicas del Orden Carnívora en América.

ANEXO

Anexo 1. Descripción general de 124 artículos sobre el estudio de la dieta de diferentes especies de mamíferos carnívoros en las regiones de América. USA=Estados Unidos, Es=estómagos, Ex=excretas, P= pelos, D= dientes, H= huesos, M=morfológica, AB= ácidos biliares, CM= comparación morfológica, CMyP=comparación morfológica y pelos, G=genética, IE=isotopos estables.

Autores	Año	País	Familia taxonómica	Especie(es)	Muestra	Identificación de las excretas	Identificación de las presas
Norteamérica							
Ackerman et al.,	1984	USA	Felidae	<i>Puma concolor</i>	Ex y Es	M	CM
Alexander et al.,	1994	USA	Procyonidae	<i>Bassariscus astutus</i>	Ex	M	CM
Álvarez-Castañeda y González-Quintero,	2005	México	Canidae	<i>Canis latrans</i>	Ex	M	CM
Álvarez-Córdoba et al.,	2022	México	Canidae	<i>C. latrans</i>	Ex	M	CM
Aranda y Sánchez-Cordero,	1996	México	Felidae	<i>P. onca</i> y <i>P. concolor</i>	Ex	M	CMyP
Aranda et al.,	1995	México	Canidae	<i>C. latrans</i>	Ex	M	CMyP
Aranda et al.,	2002	México	Felidae	<i>Lynx rufus</i>	Ex	M	CM
Arnaud,	1993	México	Canidae	<i>C. latrans</i>	Ex	M	CM

Arnaud y Acevedo,	1990	México	Canidae	<i>Urocyon cinereroargenteus</i>	Ex	M	CM
Ávila-Nájera et al.,	2018	México	Felidae	<i>P. onca</i> y <i>P. concolor</i>	Ex	G	CMyP
Beasom y Moore,	1977	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Es	M	CMyP
Benson y Chamberlain,	2006	USA	Ursidae	<i>Ursus americanus luteolus</i>	Ex	M	CM
Booth-Binczik et al.,	2013	USA	Felidae	<i>L. rufus</i> y <i>Leopardus pardalis</i>	Ex	M	CMyP
Brockmeyer y Clark,	2007	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Es		CMyP
Byerly et al.,	2018	USA	Canidae	<i>C. latrans</i> y <i>Vulpes macrotis</i>	Ex	M Y G	CM
Cassaigne et al.,	2016	México	Felidae	<i>P. concolor</i>	Ex	M Y G	CM y G
Cherry et al.,	2016	USA	Canidae	<i>C. latrans</i>	Ex	M	CMyP
Cinta-Magallón et al.,	2012	México	Felidae	<i>Leopardus wiedii</i>	Ex	M Y G	CM
Cisneros-Moreno y Martínez-Coronel,	2019	México	Procyonidae	<i>B. astutus</i>	Ex	M	CMyP
Cruz-Espinoza et al.,	2008	México	Canidae	<i>C. latrans</i>	Ex	M	CMyP
Cruz-Espinoza et al.,	2010	México	Canidae	<i>C. latrans</i>	Ex	M	CMyP
De la Torre y De la Riva,	2009	México	Felidae	<i>P. concolor</i>	Ex	M	CMyP
Delibes y Hiraldo,	1987	México	Felidae	<i>L. rufus</i>	Ex	M	CM
Delibes et al.,	1997	México	Felidae	<i>L. rufus</i>	Ex	M	CM
Dellinger et al.,	2021	USA	Canidae	<i>Canis lupus</i>	Ex	M Y G	CM
Draper et al.,	2022	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Ex	M	G

Ellis y Schemnitz,	1957	USA	Felidae y Canidae	<i>C. latrans</i> y <i>L. rufus</i>	Es		CMyP
Fedriani et al.,	2000	USA	Felidae y Canidae	<i>C. latrans</i> , <i>L. rufus</i> y <i>U. cinereoargenteus</i>	Ex	M	CM
Floyd et al.,	1978	USA	Canidae	<i>Canis lupus</i>	Ex	M	CM
Fortin et al.,	2013	USA	Ursidae	<i>Ursus arctos</i> y <i>U. americanus</i>	Ex y P	M Y G	CM y Ie
Found et al.,	2017	USA	Canidae	<i>C. lupus</i>	Ex	M	CMyP
Fritts y Sealander,	1978	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Es		CMyP
Gable et al.,	2018	USA	Canidae	<i>C. lupus</i>	Ex	M	CMyP
García et al.,	2014	México	Felidae y Canidae	<i>C. latrans</i> y <i>L. rufus</i>	Ex	M	CMyP
Godbois et al.,	2003	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Ex	M	CM
Gómez-Ortiz y Monroy-Vilchis,	2013	México	Felidae	<i>P. concolor</i>	Ex	M y AB	CMyP
Graber y White,	1983	USA	Ursidae	<i>U. americanus</i>	Ex	M	CM
Grajales-Tam y González-Romero,	2014	México	Canidae	<i>C. latrans</i>	Ex	M	CM
Grajales-Tam et al.,	2003	México	Canidae	<i>C. latrans</i>	Ex	M	CMyP
Greenleaf et al.,	2009	USA	Ursidae	<i>U. americanus</i>	Ex	M	CM
Guerrero et al.,	2002	México	Felidae, Canidae y Procyonidae	<i>C. latrans</i> , <i>U. cinereoargenteus</i> , <i>Herpailurus jagouarondi</i> y <i>Procyon lotor</i>	Ex	M	CMyP
Guerrero et al.,	2004	México	Canidae	<i>C. latrans</i>	Ex	M	CMyP

Hamilton y Hunter,	1939	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Es		CM
Harrison,	2010	México	Felidae	<i>L. rufus</i>	Ex	M y AB	CMyP
Harveson et al.,	2000	USA	Felidae	<i>P. concolor</i>	Ex	M	CMyP
Hass,	2009	USA	Felidae	<i>L. rufus y P. concolor</i>	Ex	M	CMyP
Hatch et al.,	2019	USA	Ursidae	<i>U. americanus</i>	P y D		IE
Hernández y Delibes,	1994	México	Canidae	<i>C. latrans</i>	Ex	M	CMyP
Hernández et al.,	1994	México	Canidae	<i>C. latrans</i>	Ex	M	CMyP
Hopkins et al.,	2014	USA	Ursidae	<i>U. americanus</i>	P y H		IE
Hudson et al.,	2014	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Es		CM
Jones y Smith,	1979	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Ex	M	CMyP
Kitchings y Story,	1979	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Ex	M	CM
Knick,	1990	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Ex	M	CMyP
Knick et al.,	1984	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Ex	M	CMyP
Koehler y Hornocker,	1989	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Ex	M	CM
Koehler y Hornocker,	1991	USA	Canidae y Felidae	<i>P. concolor, L. rufus y C. latrans</i>	Ex	M	CM
Lafferty et al.,	2014	USA	Canidae	<i>C. lupus</i>	Ex	M	CM
Landry et al.,	2022	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Es		CMyP
Larson et al.,	2015	USA	Canidae y Felidae	<i>C. latrans, U. cinereoargenteus y L. rufus</i>	Ex	M	CMyP
Larson et al.,	2020	USA	Canidae	<i>C. latrans</i>	Ex y P	M	CM y IE

Leopold y Krausman,	1986	USA	Canidae y Felidae	<i>L. rufus, P. concolor y C. lupus</i>	Ex	M	CMyP
Litvaitis y Harrison,	1989	USA	Canidae y Felidae	<i>C. latrans y L. rufus</i>	Ex	M	CMyP
Litvaitis et al.,	1986	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Ex	M	CMyP
Litvaitis et al.,	1984	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Es		CMyP
López-Vidal et al.,	2014	México	Felidae	<i>L. rufus</i>	Ex	M	CMyP
Lukasik y Alexander,	2012	México	Canidae	<i>C. latrans</i>	Ex	M	CMyP
Lundgren et al.,	2022	USA	Ursidae	<i>U. americanus</i>	Ex	M	CM
Mace y Jonkel,	1986	USA	Ursidae	<i>Ursus arctos</i>	Ex	M	CMyP
Maehr y Brady,	1986	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Es		CMyP
Major y Sherburne,	1987	USA	Felidae y Canidae	<i>C. latrans, L. rufus y U. cinereoargenteus</i>	Ex	M	CMyP
Martínez-Vázquez et al.,	2010	México	Canidae	<i>C. latrans</i>	Ex	M y AB	CMyP
Matlack y Evans,	1992	Canadá	Felidae	<i>L. rufus</i>	Es		CMyP
McKinney y Smith,	2007	USA	Felidae y Canidae	<i>C. latrans y L. rufus</i>	Ex	M	CMyP
McLean et al.,	2005	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Es		CMyP
Merkle et al.,	2017	Canadá	Ursidae y Canidae	<i>U. arctos, U. americanus y C. lupus</i>	P		IE
Merkle et al.,	2009	USA	Canidae	<i>Canis lupus baileyi</i>	Ex	M	P
Morehouse y Boyce,	2011	USA	Canidae	<i>Canis lupus</i>	Ex	M	CMyP

Morin et al.,	2016	USA	Felidae, Canidae y Ursidae	<i>C. latrans, L. rufus y U. americanus</i>	Ex	M Y G	CM
Mowat y Heard,	2006	USA	Ursidae	<i>U. arctos</i>	P		IE
Nava et al.,	1999	México	Procyonidae	<i>B. astutus</i>	Ex	M	CM
Neale y Sacks,	2001a	USA	Felidae y Canidae	<i>L. rufus, C. latrans y U. cinereoargenteus</i>	Ex	M	CMyP
Neale y Sacks,	2001b	USA	Felidae y Canidae	<i>C. latrans y L. rufus</i>	Ex	M	CMyP
Nelson et al.,	2015	USA	Felidae y Canidae	<i>C. latrans y L. rufus</i>	Ex	M	CMyP
Newbury y Hodges,	2018	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Ex y Es	M	CMyP
Nussbaum y Maser,	1975	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Ex	M	CMyP
Parker y Smith,	1983	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Es		CMyP
Parng et al.,	2014	USA	Felidae	<i>L. rufus, P. concolor, L. canadensis, Panthera leo</i>	P		IE
Poessel et al.,	2017	USA	Canidae	<i>C. latrans</i>	Ex	M Y G	CMyP
Pollack,	1951	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Ex y Es		CM
Rodríguez-Estrella et al.,	2000	México	Procyonidae	<i>Bassariscus astutus insulicola</i>	Ex	M	CM
Rolley y Warde,	1985	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Es		CM
Romain et al.,	2013	USA	Ursidae	<i>U. americanus</i>	Ex	M	CM
Rueda et al.,	2013	México	Felidae	<i>P. onca y P. concolor</i>	Ex	M Y G	CMyP
Sanabria et al.,	1995	México	Canidae	<i>C. latrans</i>	Es		CM

Sánchez-González et al.,	2007	México	Felidae	<i>L. rufus</i>	Ex	M	CMyP
Servín y Huxley,	1991	México	Canidae	<i>C. latrans</i>	Ex	M	CMyP
Shi et al.,	2021	México	Canidae	<i>C. lupus</i> y <i>C. latrans</i>	Ex	M y el uso de perros	Genotipado y extracción de DNA
Souther y Wiggers,	2012	USA	Canidae	<i>C. lupus</i> y <i>C. latrans</i>	Ex	M	CMyP
Story et al.,	1982	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Ex	M	CMyP
Thornton et al.,	2004	USA	Felidae y Canidae	<i>C. latrans</i> y <i>L. rufus</i>	Ex	M Y G	CMyP
Toweill y Anthony,	1988	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Ex	M	CMyP
Tumlison y McDaniel,	1990	USA	Felidae	<i>L. rufus</i>	Es		CMyP
Uriostegui-Velarde et al.,	2015	México	Felidae	<i>C. latrans</i> y <i>L. rufus</i>	Ex	M	CMyP
Witczuk et al.,	2015	USA	Felidae y Canidae	<i>C. latrans</i> y <i>L. rufus</i>	Ex	M Y G	CM
Witmer y DeCalesta,	1986	USA	Felidae y Canidae	<i>C. latrans</i> y <i>L. rufus</i>	Ex	M y AB	CMyP
Wong-Smer et al.,	2022	México	Canidae	<i>U. cinereoargenteus</i>	Ex	M	CMyP

Centroamérica

Chinchilla,	1997	Costa rica	Felidae	<i>P. onca</i> , <i>P. concolor</i> , <i>L. pardalis</i>	Ex	M	CM
McBride et al.,	2010	Paraguay	Felidae	<i>P. onca</i>	Ex	M	CM
Moreno et al.,	2006	Panamá	Felidae	<i>L. pardalis</i> y <i>P. concolor</i>	Ex	M	CMyP

Novack et al.,	2005	Guatemala	Felidae	<i>P. onca</i> y <i>P. concolor</i>	Ex	M	CMyP
Weckel et al.,	2006	Belice	Felidae	<i>P. onca</i>	Ex	M y G	CMyP
Sudamérica							
Chemes et al.,	2010	Argentina	Mustelidae	<i>Lontra longicaudis</i>	Ex	M	CM
Correa y Roa,	2005	Chile	Felidae y Canidae	<i>Oncifelis guigna</i> , <i>Lycalopex culpaeus</i> , <i>Lycalopex griseus</i> y <i>Tyto alba</i>	Ex	M y G	CM
Emmons,	1987	Perú	Felidae	<i>L. pardalis</i> , <i>P. concolor</i> y <i>P. onca</i>	Ex	M	CMyP
Figuroa,	2013	Perú	Ursidae	<i>Tremarctos ornatus</i>	Ex	M	CM
Garla et al.,	2001	Brasil	Felidae	<i>P. onca</i>	Ex	M	CMyP
Hernández-Guzmán et al.,	2011	Colombia	Felidae	<i>P. concolor</i>	Ex	M	CMyP
Jaimes et al.,	2018	Colombia	Felidae	<i>P. concolor</i>	Ex	M	CM
Llanos y Travaini,	2020	Argentina	Felidae	<i>P. concolor</i>	Es		CMyP
Pacheco et al.,	2004	Bolivia	Felidae	<i>P. concolor</i>	Ex	M	CMyP
Rau y Jiménez,	2002	Chile	Felidae	<i>P. concolor</i>	Ex	M	CMyP
Scognamillo et al.,	2003	Venezuela	Felidae	<i>P. onca</i> y <i>P. concolor</i>	Ex	M	CMyP
Zúñiga & Muñoz-Pedreras,	2014	Chile	Felidae	<i>P. concolor</i>	Ex	M	CMyP

CAPÍTULO III. Trophic interactions between two sympatric mesocarnivores in an anthropized landscape from the Mexican highlands (Publicado en *Global Ecology and Conservation*; Luis A. Alanis-Hernández, Gerardo Sánchez-Rojas*, Ana Paola Martínez-Falcón, Carlos A. López-González*, Maria Eugenia Espinosa-Flores y Osvaldo Eric Ramírez-Bravo)



Trophic interactions between two sympatric mesocarnivores in an anthropized landscape from the Mexican highlands

Luis A. Alanis-Hernández^a, Gerardo Sánchez-Rojas^{a,*}, Ana Paola Martínez-Falcón^a,
Carlos A. López-González^{b,*}, María Eugenia Espinosa-Flores^b,
Osvaldo Eric Ramírez-Bravo^c

^a Centro de Investigaciones Biológicas, Área académica de Biología, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Ciudad del Conocimiento S/N, Km 4.5 Carretera Pachuca-Tulancingo, Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo C. P. 42184, Mexico

^b Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro, Cerro de las Campanas S/N, Col. Las Campanas, C.P. 76010, Mexico

^c Departamento de Ciencias Químico-Biológicas, Universidad Autónoma de Puebla, Edificio Val. 4, Ecocampus Valsequillo, Carretera Puebla-Tetela, San Pedro Zacahimalpa, Mexico

ARTICLE INFO

Keywords:

Nesting
Interactions
Mesocarnivores
Niche
Sympatry

ABSTRACT

The study of diets in North American carnivores has been assessed from different methods, essentially analyzing the composition of their diet, and classifying the species based on the breadth of their trophic niche. Still, studies that explore aspects of their interactions are limited. This work studies the predator-prey relationship through an interaction network analysis approach, nesting, and the analysis of core vs peripheral individuals, for two sympatric species of the Mexican highlands, the bobcat (*Lynx rufus*) and the coyote (*Canis latrans*). In addition, the effect on the structure of the interaction networks under two conditions of environmental disturbance was evaluated. In environments with high disturbance: A network was obtained for 46 bobcats and 18 coyotes, identifying six bobcats and five core coyotes; and in environments with low disturbance, the network was obtained for 134 bobcats and 38 coyotes, identifying 30 bobcats and eight core coyotes. Three of the analyzed networks presented a nested pattern with the WNOFD metric (High disturbance: *L. rufus*: Nesting = 0.51, $p < 0.05$, *C. latrans*: 4.13, $p < 0.05$; Low disturbance: *L. rufus*, 0.91, $p < 0.05$) and only one network with the NOFD metric was nested (Low disturbance = *C. latrans*, 19.51, $p < 0.05$). There was an effect of environmental disturbance on the evaluated networks; in highly disturbed environments, the structure and composition of the interactions are different for both species. Unlike conventional methods for studying the diet of carnivores, our results provide a different methodology that allows characterizing the network of trophic relationships between predators and their prey, evaluating whether their relationships are nested, and analyzing information at the level of individuals and sexes. In subsequent studies, it is relevant to investigate the fragility of the network due to the loss of essential components of its structure, which will allow establishing measures for its conservation. Also, presents for the first time the structure of the trophic interaction network for two sympatric mesocarnivores from the Mexican highlands, as a tool to study their relationships and show mechanisms of their coexistence.

* Corresponding authors.

E-mail addresses: gsanchez@uaeh.edu.mx (G. Sánchez-Rojas), carlos.lopez@uaq.mx (C.A. López-González).

<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2023.e02673>

Received 19 May 2023; Received in revised form 30 September 2023; Accepted 8 October 2023

Available online 11 October 2023

2351-9894/© 2023 The Authors. Published by Elsevier B.V. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

1. Introduction

Studying trophic interactions between species is key to understanding the dynamics of a community (Connell, 1983; Meyer et al., 2020). Within trophic interactions, predation is an antagonistic interaction where the predator exerts a negative effect on the prey when it consumes it and a positive gain through the nutritional intake (Schmitz, 2007; Miller and Schmitz, 2019). Predation is necessary, including risk-induced effects and changes in species behavior, physiology, life history, and morphology that prey took to avoid capture and consumption. Predators, on the other hand, counteract these actions. Therefore, this interaction produces a selection pressure that can potentially shape species' short- and long-term evolution (Klompaker et al., 2019; Peacor et al., 2022).

In mammals, typically the predator-prey relationship for carnivores has been studied through the analysis of their diet by scat or stomach content analysis. The frequency/abundance of prey items within their food spectrum is quantified and compared under different habitat conditions (Aranda et al., 2002; Sánchez-González et al., 2018). Either seasonally (Matlack and Evans, 1992; Landry et al., 2022), between individuals of a population (Fritts and Sealander, 1978; McLean et al., 2005), and between species (Martínez-García et al., 2014; Larson, Ávila, Nájera et al., 2015, 2018; Masters and Maher, 2022).

Depending on the spectrum of species consumed and the frequency with which they do so, predators are generalists or specialist consumers (Newbury and Hodges, 2018). However, it is still necessary to work on methodological tools that make it possible to determine more clearly how their relationships with other species are presented and identify the mechanisms that allow their coexistence and evaluate how their interaction is affected by environmental problems or disturbance by anthropogenic causes (Burton et al., 2020; Schmitz, 2007; Viera and Port, 2007).

The approaches to analyze the composition of prey that constitute the trophic niche of carnivores are limited to analyzing aspects of the structure of their trophic relationships as components of food chains, which drive relationships within populations or communities, mainly invoking the principle of competitive exclusion (Monterroso et al., 2020), which could be explored through analyzes such as network interactions.

One of the theoretical and methodological approaches that have been developed to analyze mutualistic relationships are interaction networks, which describe biological interactions using graph theory, a set of nodes or vertices (species) connected by links or bonds (interaction) that make up a community (or network) (Martínez-Falcón et al., 2019). A fundamental aspect analyzed with this approach is the nesting of the network, which occurs when generalist species/individuals (with many interactions) interact with other species, as well as specialist species/individuals (with few interactions) regularly also interact with other generalist species within the network of interactions (Bascompte and Jordano, 2008; Dehling, 2018; Martínez-Falcón et al., 2019). The result is an asymmetric network between species that interact with others, having generalist species, also called core species, and specialist or peripheral species that connect with the set of generalists (Thompson, 2006). The core species have greater participation in the stability of the network; therefore, they are of particular importance in the structure and stability of the network (Bascompte and Jordano, 2014; Martínez-Falcón et al., 2019). The interaction networks evaluated so far use species as nodes and a particular type of interaction as a link. For example, pollination has been a widely discussed topic in which it is common to have a community of hummingbirds as a study model, together with a community of plants from which they feed, thus analyzed and their functionality in the ecosystem is determined (Bascompte and Jordano, 2008; Martínez-Falcón et al., 2019).

Faced with ecological problems such as the loss of species due to anthropogenic activities such as habitat fragmentation, interaction networks to investigate the structure of mutualistic relationships for a community and determine the effect of the loss of components over the network (Bascompte et al., 2003; Keyes et al., 2021). It has been shown that disturbance and global environmental change cause essential consequences in the maintenance of ecosystems due to the loss of interactions and ecological roles that mutualistic species exerts (Tylianakis et al., 2007; Felipe-Lucia et al., 2020), but much remains to be understood in the face of other types of interactions, such as predation.

The antagonistic interaction between predators and prey is essential in maintaining ecosystems (Davis et al., 2021; García-Rodríguez et al., 2022). However, it is still far from being a topic addressed from the approach of the analysis of their interaction network, so knowledge about their relationships and the effect that factors such as the loss of species and environmental disturbance have on their interaction is limited (Strauss, 1991; Pacifici et al., 2020). Nevertheless, from the most straightforward and direct interactions between the two, we then consider a community level (Groom et al., 2006), so studying the interactions of two species with similar biological characteristics can help us understand the processes of this hierarchical level of life.

In North America and other parts of the World, the effects of human activities such as livestock have changed the communities of carnivorous mammals, eliminating large predators either from their distribution or their ecological functionality in most of its territory (e.g., bears (*Ursus americanus*), pumas (*Puma concolor*), jaguars (*Panthera onca*), wolves (*Canis lupus*) Prugh et al., 2009; Arzabe et al., 2021). This has released mesocarnivores to become the leading predators of the community (Roemer et al., 2009; Lesmeister et al., 2015). This pattern of loss of large predators and the increase of mesocarnivores is the most common occurrence in different regions of Mexico due to the impact of human activities such as agriculture and livestock (Espinosa-Flores et al., 2020). In arid North America areas, bobcats (*Lynx rufus*) and coyotes (*Canis latrans*) dominate these environments, thus, providing an excellent model to evaluate their interactions with their environment in anthropized settings through an analysis of their interaction networks.

Essentially, the studies carried out for these predators encompass and compare their feeding ecology by calculating their trophic niche breadth and overlapping of shared resources (Neale and Sacks, 2001; Lesmeister et al., 2015; Nielsen et al., 2018). Thus, despite sharing food resources, the frequency they consume them differs, resulting in a coexistence strategy (Witczuk et al., 2015; Watine and Giuliano, 2017). Furthermore, the food spectrum of both species is different; bobcats have a narrower trophic niche because their diet is strictly carnivorous (restricted to the consumption of animal species), with an essential bias toward lagomorph predation (López-Vidal et al., 2014; Newbury and Hodges, 2018). In comparison, the trophic niche of the coyote is broader with an omnivore diet

based on the consumption of the animal, plant, and small invertebrate species (Poessel et al., 2017; Watine and Giuliano, 2017).

Through the analysis and determination of its food composition, different aspects of its trophic niche have been evaluated. However, how their competitive interactions are established still needs to be determined. The fact that they act as the new top predators in human-dominated ecosystems can promote a trophic cascade effect over this ecosystem network. Thus, it is essential to establish methodologies that allow the study of underlying mechanisms that intervene in their coexistence beyond those items that compose their diet (Dyck et al., 2022).

Our objective is to implement a new methodological tool that allows the analysis of the interaction between predators and their prey; therefore, through the review of scats and based on the approach of the analysis of the interaction network, nesting, and the determination of core individuals, we characterized the network for sympatric bobcats and coyotes from the states of Querétaro and Guanajuato in Mexico. In addition, we evaluated if there is an effect on the interaction network under two environmental disturbance regimes.

Our hypothesis considers that bobcats have a narrower trophic niche than coyotes, which is broader, interaction networks for bobcats do not have a nested pattern, but those of coyotes should. The environmental disturbance will affect the structure of interaction networks, and due to the predation success of some individuals in the population compared to others, an expected reduced number of core individuals exists.

2. Methods

2.1. Study area

The study covers an area between two Mexican states, Querétaro, the first one, located in central Mexico, between 20°01'16" and 21°35'38" North latitude and 99°00'46" and 100°35'46" West longitude. It is an entity with an area of 11,500 km², made up mostly of isolated mountains and rolling hills. Guanajuato, the second one, is located in central Mexico, between 19° 55' 08" and 21° 52' 09" north latitude and 99° 41' 06" and 102° 09' 07" and longitude West. It is bordered to the north by the states of San Luis Potosí and Zacatecas, to the east by Querétaro, to the West with Jalisco, and to the south with Michoacán. The state's surface is 30,613 km², representing 1.6% of the national territory (Fig. 1).

In Querétaro, there are three well-defined climatic areas; the southern portion, which includes part of the physiographic province of the Eje neovolcánico, where the climates are temperate with greater humidity towards the south. The central region, which includes areas of the Eje Neovolcánico, the Mesa del Centro, and the Sierra Madre Oriental, which has semi-dry climates with variants from warm to temperate; and the northern region, which includes part of the Sierra Madre Oriental, where climates vary from warm to temperate as altitude increases (Vidal-Zepeda, 1990b). At least 15 types of vegetation are found in the state (INEGI, 2017). While in Guanajuato, there are three geographical zones: the Sierra Madre Oriental, Mesa del Centro, and Eje Neovolcánico. A large number of associated plant species can be found there, mainly oak and pine-oak forests, as well as submontane xerophytic scrub and crassicaules (INEGI, 2017).

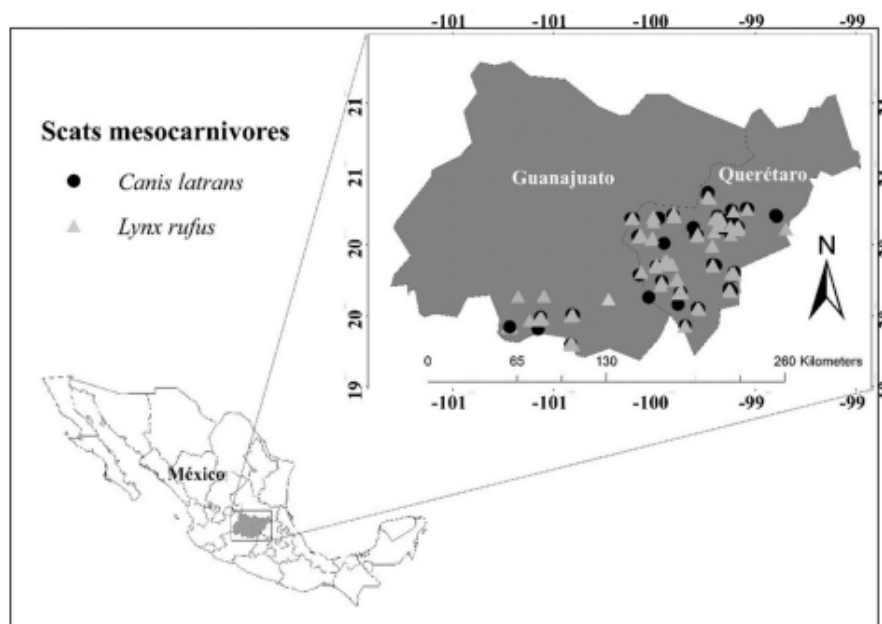


Fig. 1. Location of scats collected for both species of mesocarnivores in the states of Guanajuato and Querétaro, Mexico.

2.2. Scat collection and identification of individuals of both species of mesocarnivores

During the years 2016–2019, we searched for and collected bobcat and coyote scats in 47 localities belonging to Guanajuato and Querétaro (Espinosa-Flores, 2021). First, each scat was collected using single-use sterile latex gloves to avoid contamination, and later they were placed in a sterile tube and stored at -70° until DNA extraction for the identification of individuals using the PCR amplification technique, sequencing, and genotyping, according to the methodology proposed by Palomares et al. (2002).

To identify individuals, we extracted genomic DNA from each scat collected with the QIAmp $\text{DNA Stool Mini Kit}$ (Qiagen Inc., Valencia, California) following the manufacturer's instructions. Then, the identification of the different individuals and sex was performed by amplifying the mitochondrial DNA control region with primers CR1F (5'-CCACTATCAGCACCCAAAGC-3') and CR2R (5'-CCCGAGCGAGAAGAGG-3') (Palomares et al., 2002).

After the individual genetic identification, each one of the individuals was georeferenced from the registered coordinates of each excreta collected using the Google Earth application (Version 7.3.4.8573 (64-bit)). The location of each recorded scat was pooled under two environmental conditions: 1) Environments with high disturbance: when the georeferenced points were close (less than two km) to agricultural areas such as crop fields and urban areas. And 2) Environments with low disturbance: when the georeferenced point was more than two km from disturbed areas and had extensive vegetation cover. The minimum distance to locate scats in areas with high disturbance was through the maximum individual movement distance of the bobcat (0.68–2.86 km) (Vega-Flores and Farías-González, 2021) and its home range (2–17.9 km²) (Monroy and Briones-Salas, 2012; Young et al., 2019). For the coyote, estimates have been reported on the maximum displacement distance of 1.7–60 km² (Zepeda et al., 2021) and its home range of 5.4–13.5 km² (Ward et al., 2018).

2.3. Data analysis

A multiple contingency table test was performed to analyze whether predators interact and consume their prey randomly. The independence of three factors in the set of observed frequencies was explored, considering whether they were males or females, by mesopredator species, and by environmental conditions. The expected frequencies were calculated using the following formula:

$$\hat{f}_{ijl} = \frac{R_i C_j}{n^2}$$

Where: f_{ijl} is the expected frequency, R_i is the total number of individuals of each sex, C_j is the total number of individuals of the species, and n is the total number of individuals of both species (Zar, 2010).

Then, based on Pearson's χ^2 Chi-square significance level test (Wonnacott and Wonnacott, 1999; Milton, 2001), a non-parametric hypothesis test was used to determine whether the distribution was larger or smaller than expected by chance, using the following formula:

$$\chi^2 = \sum \sum \sum \frac{(f_{ijl} - \hat{f}_{ijl})^2}{\hat{f}_{ijl}}$$

Where: χ^2 is calculated chi, f_{ijl} is the observed frequency and \hat{f}_{ijl} is the expected frequency.

2.4. Prey identification

The prey was identified by reviewing and comparing food items extracted from the scats; bone remains, teeth, feathers, seeds, and remains of arthropods were used. We used specimens belonging to scientific collections and specialized literature (Elbroch, 2006; Álvarez-Castañeda et al., 2015). Item identification was made at the lowest taxonomic level possible according to the diagnostic characteristics of the reviewed items. When the items did not allow a detailed identification, they were documented as morpho-species according to distinctive features and labeled using a progressive number (seed 1, 2, 3, etc.). Mammals were identified in detail due to their characteristics.

2.5. Sampling effort evaluation

An analysis was performed to assess whether the study detected the most significant number of interactions, generating an interaction accumulation curve as a function of the sampling effort, using the R software, version 4.0.2, Vegan package (Dormann et al., 2009). The years of the collection were the sampling unit. Subsequently, in the EstimateS 9.1 program (Colwell, 2013), we did 100 randomizations of the years and calculated the asymptotic richness of the interactions with the Chao 2 estimator (Chacoff et al., 2012). As a result, four accumulation curves were obtained, two curves for bobcats corresponding to environments with high and low disturbance and two for coyotes under the same disturbance conditions.

2.6. Network metrics

A quantitative and qualitative matrix of D x P (Predator x Prey) interactions was generated from the records on the frequency of prey consumption and the assignment to different bobcat and coyote individuals.

The D x P interaction matrix was constructed by ordering the rows (food components) and columns (individuals of each mesocarnivore species) from the most generalist individual (with the highest number of interactions) to the most specialist individual (with the fewest number of interactions) and was plotted on a bipartite network. A network was generated for each mesocarnivore species by environmental disturbance condition, obtaining two networks for environments with high disturbance and two for environments with low disturbance. The networks were generated using the R software, version 4.0.2, Bipartite package (Dormann et al., 2009).

To describe the structural properties of each interaction network, nesting metrics and modularity were considered (Bascompte and Jordano, 2014). Nesting was quantified using calculations of NODF (nestedness measure overlap and decreasing fills) (incidences) and WNODF (weighted nestedness metric based on the overlap and decreasing fill) (richness), which present values that range between 0 for random nesting and 100 for perfect nesting.

The NOFD index (was calculated using the qualitative or binary matrix (0 =absence or 1 =presence) (Almeida-Neto et al., 2008) with the help of the Aninhado software, version 3.0.3 (Guimaraes and Guimaraes, 2006). We ran 1000 values of the CE null model that were used to measure the significance of nesting. The CE null model considers that the probability that prey and predator interact is the sum of the probabilities of interaction between both species (Bascompte et al., 2003; Díaz-Valenzuela, 2008). This is:

$$CE = \frac{\left(\frac{P_i}{C} + \frac{P_j}{R}\right)}{2}$$

Where P_i is the number of interactions of prey i , P_j is the number of interactions of predator j , C is the number of individuals of the predator species and R is the number of prey species (Díaz-Valenzuela, 2008; Lara-Rodríguez et al., 2012).

The WNODF estimator was calculated using the quantitative or weighted matrix of the network built with the help of the NOFD program, version 2.0 (Almeida-Neto and Ulrich, 2010), running 1000 repetitions. Then, its significance was estimated using the RC null model, which assigns individuals to the matrix cells proportionally to the observed total abundances of rows and columns until the total abundances are reached for each row and column. Both qualitative and quantitative nestedness vary from zero (no nestedness) to 100 (perfect nestedness) (Dáttilo et al., 2013).

Modularity refers to the existence of defined groups, called modules or compartments, of species that interact more among themselves compared to what is expected by a random pattern; in this way, the species of the module interact more frequently and with greater intensity among themselves than with the rest of the species in the network (Jordano et al., 2009). Modularity values range from 0, no subgroups, to 1, totally separated subgroups. It was calculated through the binary matrix of the network built with the help of the Modular software, version 0.1 (Marquitti et al., 2012). The values of the CE model were estimated similarly, for which 1000 replicates were generated in the analysis.

Based on the weighted matrix, we analyze core vs. peripheral individuals and prey to understand the importance of each individual and prey within the networks. For each network, we defined core (individuals with multiple interactions) or peripheral (individuals with a lower number of interactions) invertebrate species components using the formula proposed by Dáttilo et al. (2013), through the Bipartite package, in the R software, version 4.0.2 (Dormann et al., 2009).

3. Results

3.1. Multiple contingency tables

From the values calculated on the expected frequencies (Table 1) and the chi-square value ($\chi^2 = 7.81$, 3gl, $p > 0.05$), the occurrence of individuals for each mesocarnivore species, genus, and environmental disturbance condition are independent. Therefore, the sampled community and its distribution do not differ from chance in our sampling.

Table 1

Multiple contingency tables with the observed and expected frequencies in environments with a high and low level of disturbance for individuals of *Lynx rufus* and *Canis latrans* and their genera. The individuals were identified from the DNA extracted from the scats collected during 2016–2019 in Guanajuato and Querétaro, Mexico.

Species	Observed Frequencies			
	High disturbance environments		Low disturbance environments	
	Females	Males	Females	Males
<i>Lynx rufus</i>	17	29	47	87
<i>Canis latrans</i>	5	13	13	25
	22	42	60	112
	Expected Frequencies			
	High disturbance Environments		Low disturbance environments	
	Females	Males	Females	Males
<i>Lynx rufus</i>	16.78	32.03	45.76	85.42
<i>Canis latrans</i>	5.22	9.97	14.24	26.58

3.2. Completeness and accumulation curve of interactions

The representativeness of the sampling for each network and by environmental condition was estimated to be above 70% of the asymptotic richness of the interactions (Appendix A). Therefore, it is feasible to assume that the network is robust through the sampling effort exerted by the collection of scats in this study.

3.3. Nesting and Modularity

3.3.1. Environments with high disturbance

For the attributes of the qualitative networks (NOFD), the nesting values were low and not significant for any of the networks of each mesocarnivore (*L. rufus*: 5.96, $p > 0.05$; *C. latrans*: 23.26, $p > 0.05$), while for the quantitative network attributes (WNOFD), significant nesting was found in the network of each species even though nesting values were notably lower (*L. rufus*: 0.51, $p < 0.05$; *C. latrans*: 4.13, $p < 0.05$) (Table 2).

Modularity was only significant for the *L. rufus* network (0.75, $p < 0.05$) (Fig. 2), indicating that some of the individuals in the network under this disturbance condition form modules or clusters that have a greater interaction with each other than with the rest (Table 2).

3.3.2. Low disturbance environments

For the NOFD network attributes, the *L. rufus* network did not present significant nesting ($P > 0.05$), but it was significant for the *C. latrans* network (NOFD: 19.51, $p < 0.05$). On the other hand, for the attributes of the WNOFD networks, the nesting of the *C. latrans* network was not significant, but the *L. rufus* network did present significant nesting (WNOFD: 0.91, $p < 0.05$).

Modularity was only significant for the *L. rufus* network (0.69, $p < 0.05$), indicating that some individuals under this disturbance condition form module that have a greater interaction with each other than with the rest (Table 2).

3.4. Structure of interaction networks

We collected 245 *Lynx rufus* and 183 *Canis latrans* scats and analyzed them for DNA identification. The PCR amplification, sequencing, and genotyping technique identified 180 bobcat individuals (116 males, 64 females) and 56 coyotes (38 males, 18 females).

Bobcat in highly disturbed environments had 46 individuals identified: six bobcats as core individuals (five males and one female). Furthermore, 13 food resources were identified: one core prey item (*Sylvilagus sp.*). In environments with low disturbance, had 134 individuals: 30 bobcats as core individuals (19 males and 11 females). Furthermore, 15 food resources were identified: two core prey (*Sylvilagus sp.* and *Lepus sp.*) (Fig. 3a and b). The interaction networks show that in both disturbance conditions, the individuals of this species interact to a greater extent with small mammal species such as *Sylvilagus sp.* (16 interactions in environments with high disturbance; 36 in environments with low disturbance) and *Lepus sp.* (six in environments with high disturbance; 26 in environments with low disturbance).

Coyotes in highly disturbed environments had 18 individuals: five coyotes as core individuals (four males and one female). Furthermore, 32 foods resource were identified: seven core prey items (Arthropods, Plants, *Mytillocactus geometrizans*, Orthoptera, *Sylvilagus sp.*, *Heteromys irroratus*, Coleoptera). In environments with low disturbance, had 38 individuals: eight coyotes as core individuals (five males and three females). Furthermore 48 resources were identified: six core prey items (Plants, Arthropods, *Sylvilagus sp.*, *Mytillocactus geometrizans*, Coleoptera, unidentified bird) (Fig. 4a and b). For *Canis latrans*, it is observed that in both environments, it presents mixed interactions, that is, with plant resources and vertebrate and invertebrate animals. However, in environments with high disturbance, there was a more significant number of interactions with "Arthropods" (9 interactions), "Plants" (8), and with "Mytillocactus geometrizans" (7), while in environments with low disturbance, it was with "Plants" (19 interactions), "Arthropods" (18) and "Sylvilagus sp." (15).

4. Discussion

We found that of the total of 245 scats of *L. rufus* and 183 of *C. latrans* there is no bias in the frequency in which they were found

Table 2

Attributes of the networks for both species of mesocarnivores in environments with high and low disturbance in the state of Querétaro and Guanajuato, Mexico. The values that presented a significant value for each metric are highlighted in red.

Network descriptors	High disturbance environments		Low disturbance environments	
	<i>Lynx rufus</i>	<i>Canis latrans</i>	<i>Lynx rufus</i>	<i>Canis latrans</i>
No. Individuals	46	18	134	38
Quantitative nesting (WNOFD)	0.51, $p = 0.002$	4.13, $p = 0.001$	0.91, $p = 0.043$	7.99, $p = 0.29$
Qualitative nesting (NOFD)	5.96, $p = 0.99$	23.26, $p = 0.06$	8.78, $p = 0.92$	19.51, $p < 0.001$
Modularity	0.75, $p = 0.01$	0.46, $p = 0.61$	0.69, $p = 0.001$	0.44, $p = 0.72$
Links by species	0.89	1.60	1.13	1.94

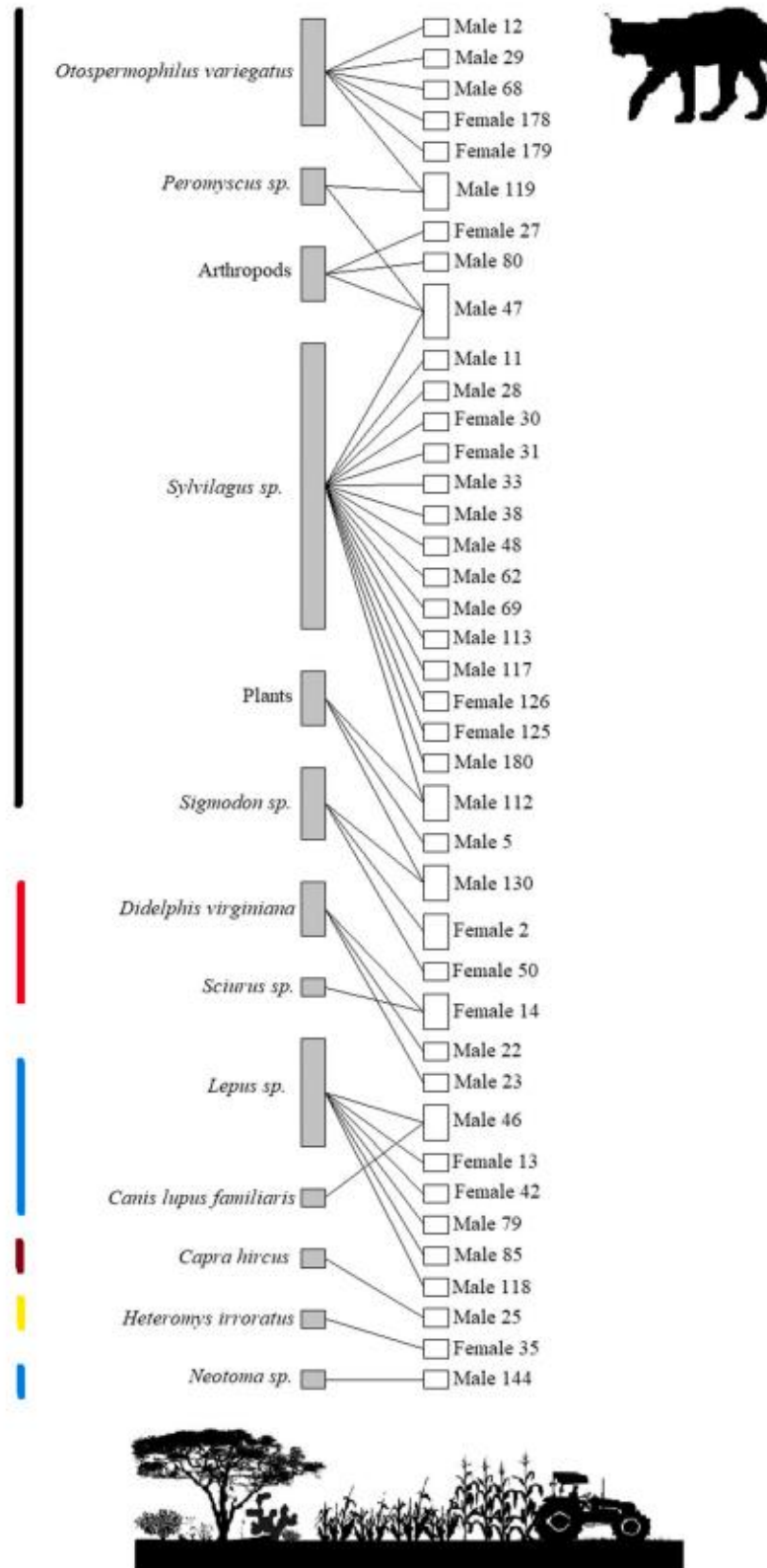


Fig. 2. Modular network of interactions between individuals of the Bobcats (*Lynx rufus*) and their prey in highly disturbed environments in the states of Querétaro and Guanajuato, Mexico. The white boxes on the right side show individuals, and the gray boxes on the left side represent prey. The modules are shown with the colored lines on the left side.

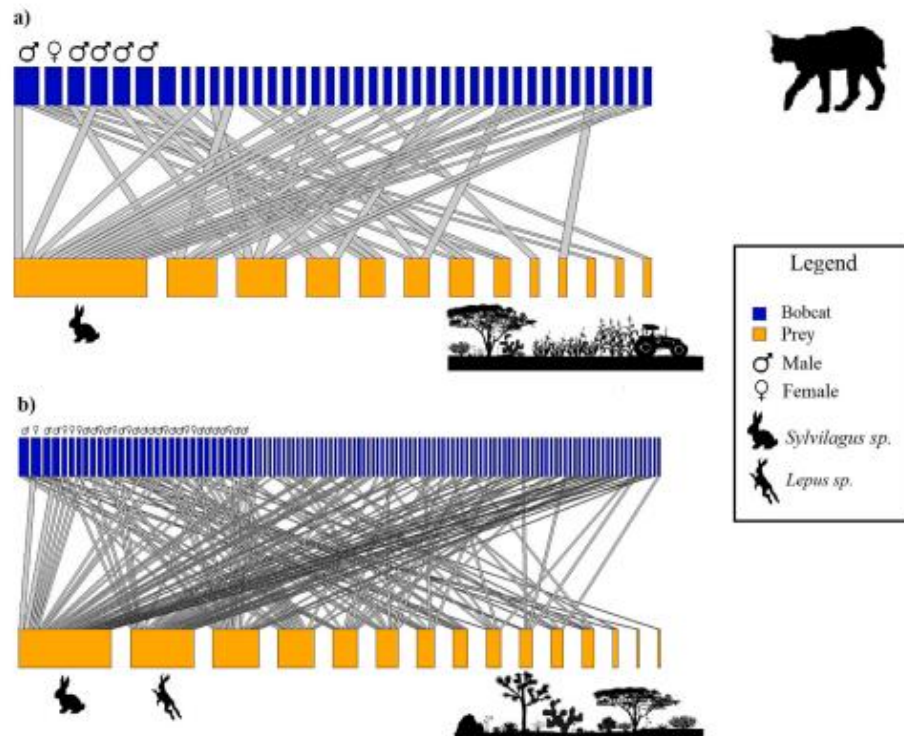


Fig. 3. Interaction network between bobcats (*Lynx rufus*) and their prey for a) Environments with high disturbance and b) Environments with low disturbance in the states of Querétaro and Guanajuato, Mexico. Only individuals and core prey are shown. The number of interactions for everyone is shown in Appendix B.

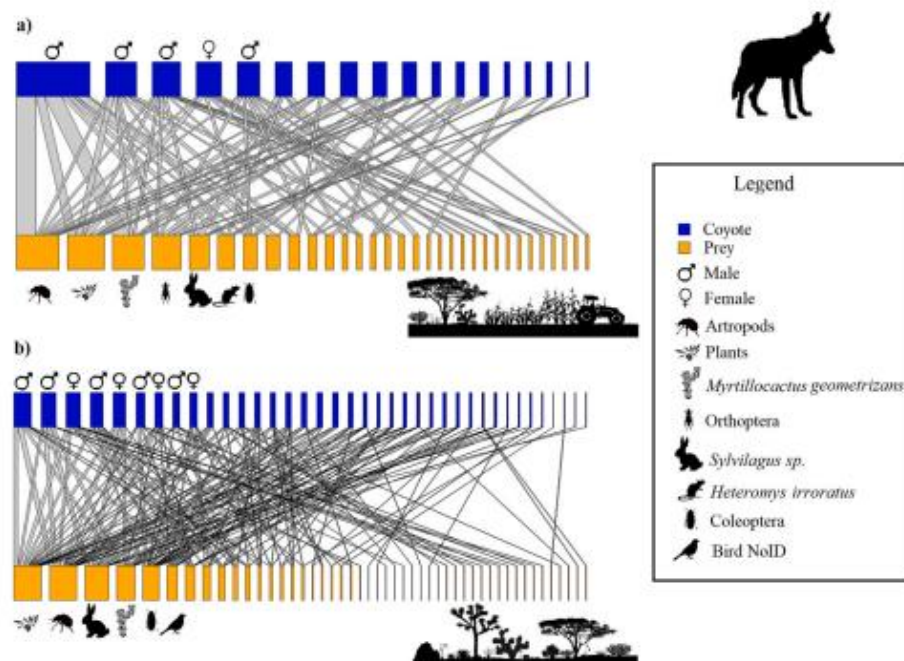


Fig. 4. Interaction network between coyotes (*Canis latrans*) and their prey for a,) Environments with high disturbance and b) Environments with low disturbance in the states of Querétaro and Guanajuato, Mexico. Only individuals and core prey are shown. The number of interactions for each individual is shown in Appendix C.

neither by sex, nor by species, nor by environmental condition, representing a random sample of the feeding of both species in one of the most anthropized regions of Mexico (Espinosa-Flores et al., 2020).

This work presents for the first time the structure of the trophic interaction network for two species of sympatric mesocarnivores

from the Mexican highlands, bobcats and coyotes, in environments with high and low disturbance based on the interaction network analysis tool and the nesting concept. In addition to PCR amplification, sequencing, and genotyping techniques (Palomares et al., 2002), the characterization of the networks is so specific that it allowed us to analyze the relationships between different individuals of each predator and their prey, and through the analysis of core vs. peripheral individuals, we determined the individuals and prey of greater importance for the structure of the network.

Unlike previous studies where only the food composition of both mesocarnivores diets detected that their food spectrum differs between both species, our analysis shows that bobcats have fewer relationships than coyotes, mainly due to a strict meat diet feeding primarily on medium and small mammals (Aranda et al., 2002; López-Vidal et al., 2014; Newbury and Hodges, 2018, 2019). Coyotes have more relationships due to the great variety of different taxa and resources they consume, with a critical plant component. The diagrams show that bobcats have relationships with small-sized animal prey, while coyote networks have a mixed structure, as shown by relationships with species from different biological groups. (Guerrero et al., 2002; Grajales-Tam, and González-Romero, 2014; Larson et al., 2020; Shi et al., 2021). Similarly, these diagrams illustrate a consistent pattern for the species in both disturbance conditions, where the disturbance affects the number and strength of relationships between predators and their food resources.

Although the structure and components of the networks for each predator are different, they share interactions with some of their prey. However, the frequency with which the interaction occurs is different, which supports what has been mentioned by other authors as a coexistence mechanism (Neale and Sacks, 2001; Dyck et al., 2022). For example, bobcat networks in both environments are characterized by the fact that lagomorphs are the component with which most individuals interact (Fig. 3), while in *C. latrans* networks only a few individuals presented the interaction (Fig. 4).

In studies for bobcats, a consistent pattern has been observed in which jackrabbits and rabbits are the predominant component of their diet in different ecosystems (Aranda et al., 2002; Booth-Binczik et al., 2013; López-Vidal et al., 2014; Larson et al., 2015; Sánchez-González et al., 2018). Coyotes, however, consume lagomorphs, but a greater variety of food components of equal or higher importance are listed (Guerrero et al., 2002; Lukasik and Alexander, 2011; Grajales-Tam and González-Romero, 2014; Poessel et al., 2017; Larson et al., 2020).

In addition to the frequency in which interactions occur and which may influence their coexistence, there are the periods of activity in which they forage and capture their food. It has been shown that between these species, there is temporal activity segregation (Fedriani et al., 2000; Elizalde, Arellano et al., 2012; Serna, Lagunes et al., 2019). In the networks for *L. rufus* it is observed that rock squirrels (*Otospermophilus variegatus*) are the third component with which they interact the most. This squirrel has diurnal habits (Green et al., 2022), which reflects a primarily diurnal pattern of activity for bobcats, while coyotes appear to be exclusively nocturnal because their interaction with diurnal organisms occurs less frequently.

Throughout North American temperate forests, bobcats and coyotes live in sympatry under a coexistence strategy with a difference in the size of the prey they consume. Coyotes consume mainly large prey, such as ungulates, while bobcats select for small prey (Neale and Sacks, 2001). In our study area, a lack of native ungulates precludes either species from preying on them. Consequently, we observed that both mesocarnivore species interact extensively with small-sized species; thus, there is no apparent selection of prey for its size, with both species consuming prey items opportunistically, and the use or possible prey selection related to their availability in the ecosystem and additional anthropological factors that need to be further researched.

From the analysis of core vs. peripheral individuals, it is evident that each interaction network has a different number of individuals that present a more significant interaction than the rest of the network members. These individuals show generalist foraging habits, while the rest, called peripheral, have more specialized habits (Figs. 3 and 4). This has been shown in earlier studies for bobcats based on the optimal foraging theory (López-Vidal et al., 2014). Nonetheless, our network analysis provides a specific way to detect which individuals act as generalists and specialist foragers, in addition to knowing the sex of each individual, which offers relevant information on the population dynamics of individuals and their trophic relationships.

For both species, it was found that most of the core individuals of the network are males (Figs. 3 and 4), which present a more significant number of interactions than females. It has been suggested that male bobcats and coyotes are more efficient than females when hunting. Therefore, factors such as sex and sexual maturity intervene in the experience of searching for and capturing their prey (Lehner, 1976; Litvaitis et al., 1984; Matlack and Evans, 1992; McLean et al., 2005; Watine and Giuliano, 2017). The identification of individuals and their gender from the genotyping technique provides relevant information for studies such as this one. In subsequent studies, the use of even more precise techniques that also allow knowing the sexual maturity of the individuals will provide even more precise information on their trophic relationships within their population dynamics.

On the other hand, the analysis of core and peripheral prey allowed the identification of those food resources of greater importance in the interaction of both mesocarnivores. It is observed that the number of core prey is lower for the bobcat network compared to coyotes. In highly disturbed environments, it is important to consider that out of 13 different food resources, only *Silvilagus sp.* acts as core prey. This suggests that the loss of this component could have a significant effect on the feeding ecology of bobcats, as rabbits are a recurrent element in their diet (López-Vidal et al., 2014; Larson et al., 2015; Sánchez-González et al., 2018).

Human beings have an effect that is generally negative for biological species, various activities such as deforestation, urbanization, roads, the energy sector (renewable and coal), and mining are some examples. However, above all, transforming landscapes for agricultural environments produce changes in the species abundance and richness of the biotic communities that comprise them (Sacnes, 2018). This study shows that environmental disturbance plays a vital role in the structure of the networks generated. For both species, the number of preys and the frequency of the interactions decreases in environments with high disturbance (Figs. 3 and 4), because the disturbance affects the availability of some resources for these mesocarnivores (Larson et al., 2015; Larson et al., 2020). In this sense, it is important to consider in future studies evaluate the effect of the loss of components on the structure of the network.

According to the WNOFD nesting values, three of the networks present a significant nested pattern (Environments with high

disturbance: *L. rufus*: Nesting= 0.51, $p < 0.05$, *C. latrans*: 4.13, $p < 0.05$; Environments with low disturbance: *L. rufus*, 0.91, $p < 0.05$) (Table 2). In addition, an asymmetric pattern observed in the specialization of the networks suggests that individuals and generalist prey interact strongly, and specialists interact only with generalists (Figs. 3 and 4). Males contributed to the nested pattern in both environments, since they consume a greater number of resources than females, since they are more efficient hunters (Watine and Giuliano, 2017).

As in our work, studies on mutualistic networks show low values of nesting and asymmetry of the network, which indicates that the network is susceptible to disturbance, environmental changes, and the loss of network components (Bascompte, 2009; Vázquez et al., 2009; Tylianakis et al., 2010). In addition, it is essential to consider that low nesting may also be due to the absence of critical elements of the network that were not identified (Ramírez and Parrado-Rosselli, 2021). Therefore, considering the low nesting values of our networks, the network structure may be implicated by the loss of some components, especially the bobcats network.

Bobcats networks in both conditions of disturbance presented significant modularity values, suggesting that there are individuals that with dietary similarities (Environments with high disturbance: Modularity= 0.75, $p < 0.05$, Environments with low disturbance: 0.69, $p < 0.05$) (Table 2). Furthermore, most bobcats interact heavily with lagomorphs, which are a major component of their diet, as shown in previous studies (Booth-Binczik et al., 2013; Larson et al., 2015; Newbury and Hodges, 2018). Therefore, this close relationship between these species is implicated in the network structure.

The study of ecosystem dynamics through food webs can help improve conservation strategies and biodiversity management by identifying ecologically important species and their interactions (Thompson et al., 2012). Network analyzes using metrics such as nestedness and modularity allow us to evaluate the organization and function of species within a community (Bascompte and Jordano, 2008; Fortuna et al., 2010; Pinheiro et al., 2019). In our work, we detected nested and modular patterns (Table 2), similar to what was observed by Lu et al. (2023), which is not common in the analysis of interaction networks. According to Bastolla et al., (2009), Stouffer and Bascompte (2011) and Grilli et al. (2016), both patterns are important attributes for the network because they provide greater robustness to interactions against disturbances, because they are attributes that can reduce interspecific competition and promote the coexistence of species, which supports our results.

Recently, the interaction network for three communities of carnivorous mammals from the Tibetan-Qinhai Plateau, in China identified coexistence mechanisms and groups according to their diet. Each of the analyzed networks shows a modular pattern, this may imply dietary segregation and the limitation of competition for food resources between modules (Lu et al., 2023), which promotes the persistence of species and their interactions, that constitute the network and stability in communities (Thèbault and Fontaine, 2010; Stouffer and Bascompte, 2011).

In our study, we found only one modular pattern with six modules in the bobcat networks (Fig. 2). The module represented by the black line is the one that groups the largest number of individuals (28) and prey (six), and in the rest of the modules (represented by the lines of different colors), the number of individuals and prey is smaller. The black line module composed mainly of individuals that most frequently consume species from the order Rodentia, while individuals from the other modules select prey from different taxa. This difference in resource selection may imply a coexistence parameter. Intrapopulation since there are different feeding strategies between individuals (few selective individuals and individuals that select a greater number of prey).

On the other hand, coyote networks will not present a modular pattern that may be due to their foraging habits, since they are predators that, unlike bobcats, use a broader number of resources and different taxa acting as generalist consumers (Larson et al., 2020) which promotes a nested pattern.

Analyzing the structure of the interaction network between predators that use similar resources is essential to explain the mechanisms that allow their coexistence in different ecosystems. Studies examining the composition of their trophic niche have established different approaches on predation strategies for others carnivore species (Neale and Sacks, 2001; Elizalde, Arellano et al., 2012; Watine and Giuliano, 2017; Serma, Lagunes et al., 2019). Our results based on the network analysis approach, a different alternative is proposed that complements conventional methodologies, addressing a little studied topic such as predator-prey interaction.

Unlike traditional methods for studying carnivore diet composition, the interaction and nesting network analysis approach allowed structuring the interaction network for bobcats and coyotes living in sympatry. These were so specific that the relationships at the individual and gender levels are characterized, showing aspects of the population dynamics and their trophic relationships during the sampling period. Future studies in a chronological evaluation will allow analyzing how to affect the network and its components. In addition, it is essential to consider even more specific genetic identification techniques, such as the determination of sexual maturity, since it will allow a more specific evaluation of the relationships between prey and young and adult individuals that make up the populations.

Finally, for further studies, characterizing the food web of a more significant number of species of carnivore communities will allow to reckon how their relationships are established at different ecological scales, evaluating their intervention in the maintenance of ecosystems, and predicting how food production may be affected. Structure of the network in the face of global problems such as the loss of species due to habitat fragmentation and climate change, allowing the establishment of measures for their conservation.

Declaration of Competing Interest

The coauthors of the manuscript are Luis Alberto Alanis-Hernández, Gerardo Sánchez-Rojas, Ana Paola Martínez-Falcón, Carlos Alberto López González, María Eugenia. Espinosa-Flores y Osvaldo Eric Ramírez-Bravo, declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Data Availability

Data will be made available on request.

Acknowledgments

We thank the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for the grants awarded (Luis, 858466 and Eugenia, 464614). We thank CONACyT project CB2016-287607 for funding this work. Special thanks to Melanie Anderson of The Summerlee Foundation for her financial support in working with bobcats in the Bajío region. We thank all the private landowners and ejidatarios for allowing us access to their properties and supporting us with fieldwork for the scats collection. Finally, we thank the Autonomous University of the State of Hidalgo and the Autonomous University of Querétaro for the facilities provided.

Appendix A. Interaction accumulation curves

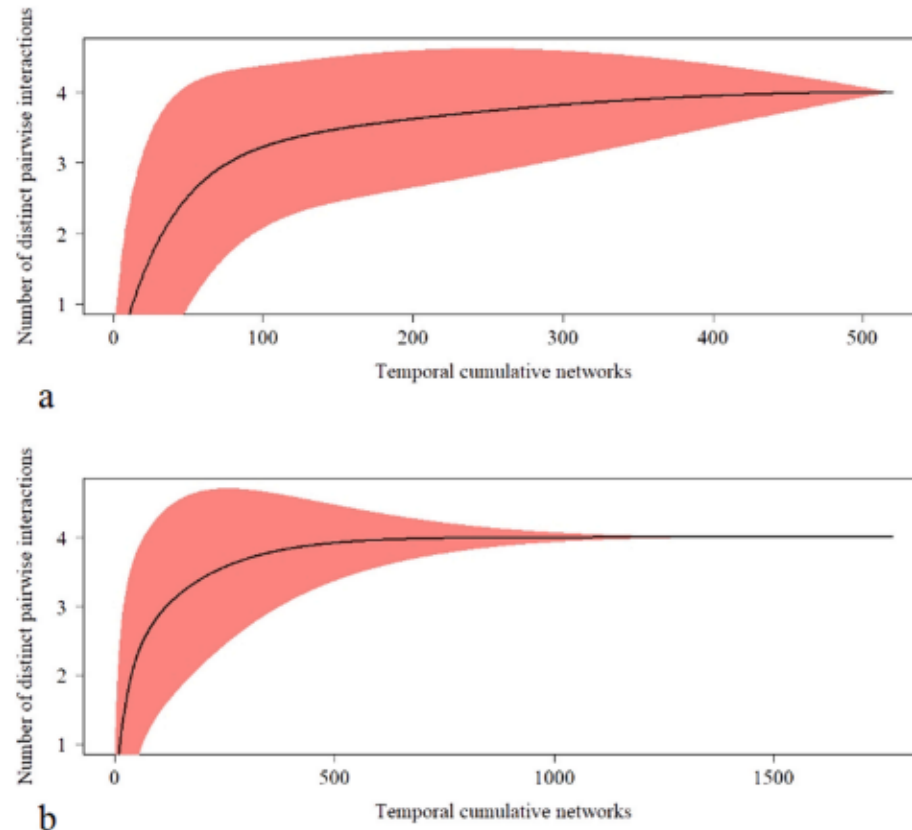


Fig. 5. Interaction accumulation curves of *Lynx rufus* in a) Environments with high disturbance and b) Environments with low disturbance.

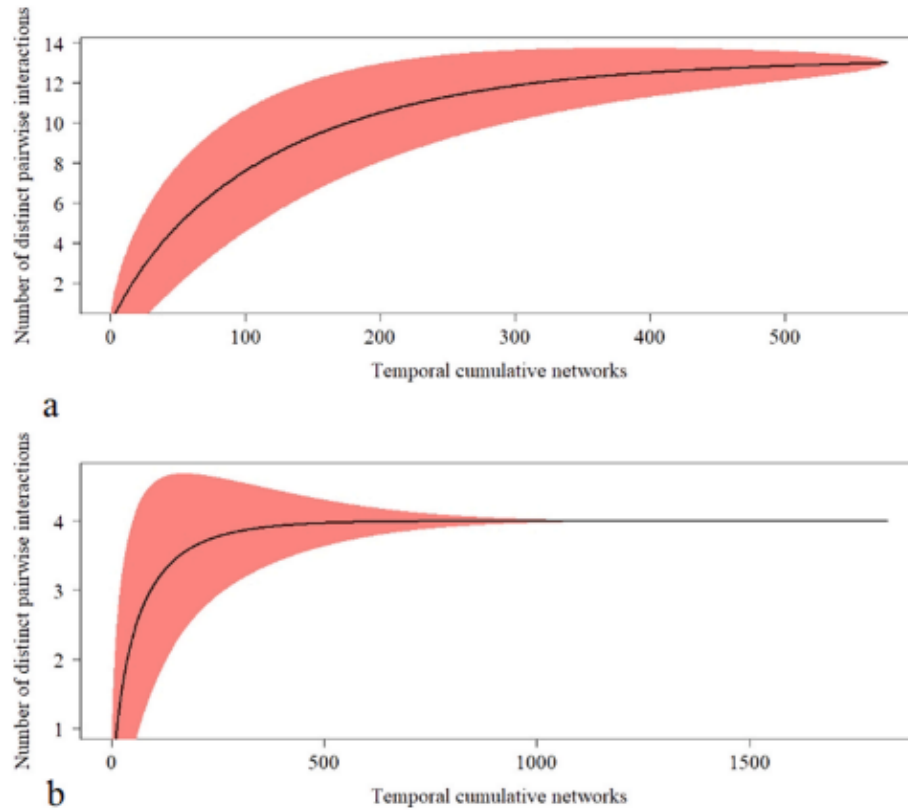


Fig. 6. Interaction accumulation curves of *Canis latrans* in a) Environments with high disturbance and b) Environments with low disturbance.

Appendix B. Number of interactions for different individuals of *Lynx rufus* in environments with high and low disturbance in the states of Guanajuato and Querétaro, Mexico. M= male, H= female

<i>Lynx rufus</i>					
Environments with high disturbance			Environments with low disturbance		
Sex	Individual	Number of interactions	Sex	Individual	Number of interactions
M	Lynx 47	3	M	Lynx 3	3
H	Lynx 14	2	H	Lynx 7	3
M	Lynx 46	2	M	Lynx 169	3
M	Lynx 112	2	M	Lynx 6	2
M	Lynx 119	2	H	Lynx 10	2
M	Lynx 130	2	H	Lynx 18	2
H	Lynx 2	1	H	Lynx 24	2
M	Lynx 5	1	M	Lynx 26	2
M	Lynx 11	1	M	Lynx 36	2
M	Lynx 12	1	H	Lynx 44	2
H	Lynx 13	1	M	Lynx 58	2
M	Lynx 22	1	H	Lynx 61	2
M	Lynx 23	1	M	Lynx 65	2
M	Lynx 25	1	H	Lynx 66	2
H	Lynx 27	1	M	Lynx 74	2
M	Lynx 28	1	M	Lynx 76	2
M	Lynx 29	1	M	Lynx 77	2
H	Lynx 30	1	M	Lynx 83	2
H	Lynx 31	1	H	Lynx 89	2
M	Lynx 33	1	M	Lynx 98	2
H	Lynx 35	1	M	Lynx 120	2
M	Lynx 38	1	H	Lynx 123	2
H	Lynx 42	1	H	Lynx 127	2
M	Lynx 48	1	M	Lynx 129	2
H	Lynx 50	1	M	Lynx 148	2
M	Lynx 62	1	M	Lynx 149	2

(continued on next page)

(continued)

<i>Lynx rufus</i>					
Environments with high disturbance			Environments with low disturbance		
Sex	Individual	Number of interactions	Sex	Individual	Number of interactions
M	Lynx 68	1	M	Lynx 150	2
M	Lynx 69	1	H	Lynx 157	2
M	Lynx 79	1	M	Lynx 162	2
M	Lynx 80	1	M	Lynx 168	2
M	Lynx 85	1	H	Lynx 1	1
M	Lynx 113	1	M	Lynx 4	1
M	Lynx 117	1	M	Lynx 8	1
M	Lynx 118	1	M	Lynx 9	1
H	Lynx 126	1	M	Lynx 17	1
M	Lynx 144	1	M	Lynx 20	1
H	Lynx 145	1	M	Lynx 21	1
H	Lynx 178	1	M	Lynx 32	1
H	Lynx 179	1	H	Lynx 34	1
M	Lynx 180	1	M	Lynx 40	1
			M	Lynx 51	1
			M	Lynx 52	1
			H	Lynx 54	1
			H	Lynx 55	1
			M	Lynx 56	1
			M	Lynx 57	1
			M	Lynx 60	1
			M	Lynx 63	1
			M	Lynx 64	1
			M	Lynx 67	1
			M	Lynx 70	1
			M	Lynx 71	1
			M	Lynx 72	1
			M	Lynx 73	1
			M	Lynx 75	1
			H	Lynx 78	1
			H	Lynx 81	1
			M	Lynx 82	1
			M	Lynx 84	1
			H	Lynx 86	1
			H	Lynx 88	1
			M	Lynx 90	1
			M	Lynx 91	1
			M	Lynx 92	1
			M	Lynx 93	1
			M	Lynx 95	1
			M	Lynx 96	1
			H	Lynx 97	1
			M	Lynx 100	1
			H	Lynx 101	1
			M	Lynx 102	1
			M	Lynx 103	1
			M	Lynx 105	1
			M	Lynx 106	1
			H	Lynx 107	1
			M	Lynx 108	1
			M	Lynx 109	1
			M	Lynx 110	1
			M	Lynx 111	1
			H	Lynx 115	1
			H	Lynx 116	1
			M	Lynx 122	1
			H	Lynx 125	1
			H	Lynx 128	1
			M	Lynx 132	1
			M	Lynx 133	1
			M	Lynx 134	1
			H	Lynx 135	1
			H	Lynx 136	1
			H	Lynx 137	1
			H	Lynx 138	1
			H	Lynx 139	1

(continued on next page)

(continued)

<i>Lynx rufus</i>					
Environments with high disturbance			Environments with low disturbance		
Sex	Individual	Number of interactions	Sex	Individual	Number of interactions
			H	Lynx 140	1
			H	Lynx 141	1
			M	Lynx 142	1
			M	Lynx 143	1
			M	Lynx 146	1
			M	Lynx 147	1
			H	Lynx 151	1
			H	Lynx 152	1
			M	Lynx 153	1
			H	Lynx 154	1
			M	Lynx 155	1
			H	Lynx 158	1
			M	Lynx 160	1
			M	Lynx 161	1
			M	Lynx 163	1
			M	Lynx 164	1
			H	Lynx 165	1
			M	Lynx 166	1
			M	Lynx 167	1
			M	Lynx 170	1
			H	Lynx 171	1
			H	Lynx 172	1
			M	Lynx 173	1
			H	Lynx 175	1
			H	Lynx 176	1
			H	Lynx 177	1

Appendix C. Number of interactions for different individuals of *Canis latrans* in environments with high and low disturbance in the states of Guanajuato and Querétaro, Mexico. M=male, H= female

<i>Canis latrans</i>					
Environments with high disturbance			Environments with low disturbance		
Sex	Individual	Number of interactions	Sex	Individual	Number of interactions
M	Canis 47	10	M	Canis 41	10
M	Canis 5	8	M	Canis 10	8
M	Canis 13	8	M	Canis 24	8
H	Canis 43	8	M	Canis 19	7
M	Canis 56	8	M	Canis 21	7
M	Canis 20	5	M	Canis 28	7
M	Canis 46	5	H	Canis 38	7
H	Canis 55	5	M	Canis 49	7
M	Canis 3	4	M	Canis 9	6
M	Canis 27	4	H	Canis 22	6
M	Canis 51	3	M	Canis 25	6
M	Canis 53	3	H	Canis 26	6
H	Canis 6	2	H	Canis 11	5
H	Canis 14	2	M	Canis 34	5
M	Canis 42	2	M	Canis 37	5
M	Canis 7	1	H	Canis 39	5
M	Canis 8	1	H	Canis 45	5
H	Canis 50	1	H	Canis 2	4
			M	Canis 4	4
			M	Canis 12	4
			M	Canis 18	4
			M	Canis 29	4
			M	Canis 44	4
			M	Canis 1	3
			M	Canis 15	3
			H	Canis 17	3
			M	Canis 23	3
			M	Canis 31	3
			M	Canis 36	3

(continued on next page)

(continued)

Environments with high disturbance			Environments with low disturbance		
Sex	Individual	Number of interactions	Sex	Individual	Number of interactions
			H	Canis 40	3
			M	Canis 16	2
			H	Canis 30	2
			H	Canis 32	2
			H	Canis 48	2
			M	Canis 33	1
			H	Canis 35	1
			M	Canis 52	1
			M	Canis 54	1

References

- Almeida-Neto, M., Ulrich, W., 2010. A straightforward computational approach for quantifying nestedness using abundance data. *Environ. Model. Softw.* 26 (2), 173–178.
- Álvarez-Castañeda, S.T., Álvarez, T., González-Ruiz, N., 2015. Guía para la identificación de los mamíferos de México en campo y laboratorio. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, SC, Asociación Mexicana de Mastozoología, AC Ciudad de México, México.
- Aranda, M., Rosas, O., Ríos, J.J., García, N., 2002. Análisis comparativo de la alimentación del gato montés (*Lynx rufus*) en dos diferentes ambientes de México. *Acta Zool. Mex.* 87, 99–109.
- Arzabe, A.A., Retamal, P., Simonetti, J.A., 2021. Is livestock husbandry more stressing than other anthropic activities to wild carnivores? *Appl. Anim. Behav. Sci.* 241, 105380.
- Ávila-Nájera D.M., F. Palomares, C. Chávez, B. Tigar & G.D. Mendoza. (2018). Jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) diets in Quintana Roo, Mexico. *Animal Biodiversity and Conservation* 41.2.
- Bascompte, J., 2009. Mutualistic networks. *Front. Ecol. Environ.* 7 (8), 429–436.
- Bascompte, J., Jordano, P., 2008. Redes mutualistas de especies. *Invest. Y. Cienc.* 384, 50–59.
- Bascompte, J., Jordano, P., 2014. Mutualistic networks. Monographs in population biology. Princeton University Press, p. 224.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J., Olesen, J.M., 2003. The nested assembly of plant animal mutualistic networks. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 100, 9383–9387.
- Bastolla, U., Fortuna, M.A., Pascual-García, A., Ferrera, A., Luque, B., Bascompte, J., 2009. The architecture of mutualistic networks minimize competition and increase biodiversity. *Nature* 458 (7241), 1018–1020.
- Booth-Binczik, S.D., Bradley, R.D., Thompson, C.W., Bender, L.C., Huntley, J.W., Harvey, J.A., Mays, J.L., 2013. Food habits of ocelots and potential for competition with bobcats in southern Texas. *Southwest. Nat.* 58 (4), 403–410.
- Burton, P.J., Jentsch, A., Walker, L.R., 2020. The ecology of disturbance interactions. *BioScience* 70 (10), 854–870.
- Chacoff, N.P., Vázquez, D.P., Lomáscolo, S.B., Stevani, E.L., Dorado, J., Padrón, B., 2012. Evaluating sampling completeness in a desert plant–pollinator network. *J. Anim. Ecol.* 81, 190–200.
- Colwell, R.K. (2013) EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. User's Guide and application published at: (<http://purl.oclc.org/estimates>).
- Connell, J.H., 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Am. Nat.* 122, 661–696.
- Dáttilo, W., Izzo, T.J., Vasconcelos, H.L., Rico-Gray, V., 2013. Strength of the modular pattern in Amazonian symbiotic ant–plant networks. *Arthropod-Plant Interact.* 7 (4), 455–461.
- Davis, R.S., Yarnell, R.W., Gentle, L.K., Uzal, A., Mgoola, W.O., Stone, E.L., 2021. Prey availability and intraguild competition regulate the spatiotemporal dynamics of a modified large carnivore guild. *Ecol. Evol.* 11 (12), 7890–7904.
- Dehling, D.M., 2018. The structure of ecological networks. In: Dáttilo, W., Rico-Gray, V. (Eds.), *Ecological networks in the tropics an integrative overview of species interactions from some of the most species-rich habitats on earth*. Springer International Publishing AG, Switzerland, pp. 29–42.
- Díaz-Valenzuela, R., 2008. Análisis descriptivo del sistema colibrí-planta en tres niveles de las escalas espaciales, temporal y en la jerarquía ecológica en un paisaje mexicano. Memoria para la obtención del diploma de estudios avanzados. Centro Iberoamericano de la Biodiversidad, Alicante, España, p. 60.
- Dormann, C.F., Gruber, B., R Group, 2009. Package “Bipartite”: visualizing bipartite networks and calculating some ecological indices. R Statistical Software.
- Dyck, M.A., Wyza, E., Popescu, V.D., 2022. When carnivores collide: a review of studies exploring the competitive interactions between bobcats *Lynx rufus* and coyotes *Canis latrans*. *Mammal. Rev.* 52 (1), 52–66.
- Elbroch, M., 2006. Animal skulls: a guide to North American species. Stackpole Books.
- Elizalde-Arellano, C., López-Vidal, J.C., Hernández, L., Laundré, J.W., Cervantes, F., Alonso-Spilsbury, M., 2012. Home range size and activity patterns of Bobcats (*Lynx rufus*) in the Southern part of their range in the Chihuahuan Desert, Mexico. *Am. Midl. Nat.* 168, 247–264.
- Espinosa-Flores, M.E., Lara-Díaz, N.E., Sanchez, E.E., López-González, C.A., 2020. Interacción espacial y temporal entre dos mesocarnívoros en un paisaje antropizado del centro de México. *Ecosistemas Y. Recur. Agropecu.* 7 (1), e2089.
- Espinosa-Flores, M. E. 2021. Conectividad funcional de un carnívoro en un paisaje fragmentado en el centro de Mexico. Ph. D. Thesis Universidad Autonoma de Queretaro. Queretaro, Mexico.
- Fedriani, J.M., Fuller, T.K., Sauvajot, R.M., York, E.C., 2000. Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. *Oecologia* 125, 258–270.
- Felipe-Lucia, M.R., Soliveres, S., Penone, C., Fischer, M., Ammer, C., Boch, S., Boeddinghaus, R.S., Bonkowski, M., Buscot, F., Fiore-Donno, A.M., Frank, K., Goldmann, K., Gossner, M.M., Holzel, N., Jochum, M., Kandeler, E., Klaus, V.H., Kleinebecker, T., Leimer, S., Manning, P., Oelmann, Y., Saiz, H., Schall, P., Schloter, M., Schoning, I., Schrupf, M., Solly, E.F., Stempfhuber, B., Weisser, W.W., Wilcke, W., Wubet, T., Allan, E., 2020. Land-use intensity alters networks between biodiversity, ecosystem functions, and services. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 117, 28140–28149.
- Fortuna, M.A., Stouffer, D., Olesen, J., Jordano, P., Moullot, D., Krasnov, B., Poullin, R., Bascompte, P., 2010. Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *J. Anim. Ecol.* 79, 811–817.
- Fritts, S.H., Sealander, J.A., 1978. Diets of bobcats in Arkansas with special reference to age and sex differences. *J. Wildl. Manag.* 42, 533–539.
- García-Rodríguez, A., Albrecht, J., Farwig, N., Frydryszak, D., Parres, A., Schabo, D.G., Selva, N., 2022. Functional complementarity of seed dispersal services provided by birds and mammals in an alpine ecosystem. *J. Ecol.* 110 (1), 232–247.
- Grajales-Tam, K.M., González-Romero, A., 2014. Determinación de la dieta estacional del coyote (*Canis latrans*) en la región norte de la Reserva de la Biosfera Mapimí, México. *Rev. Mex. De Biodivers.* 85 (2), 553–564.
- Green, A.M., Pendergast, M.E., Barnick, K.A., Şekerçioğlu, Ç.H., 2022. Species differences in temporal response to urbanization alters predator-prey and human overlap in northern Utah. *Glob. Ecol. Conserv.*, e02127

- Grilli, J., Rogers, T., Allesina, S., 2016. Modularity and stability in ecological communities. *Nat. Commun.* 7, 12031.
- Groom, M.J., Meffe, G.K., Carroll, C.R., Andelman, S.J., 2006. *Principles of Conservation Biology*. Sinauer associates, Sunderland.
- Guerrero, S., Badil, M.H., Zalapa, S.S., Flores, A.E., 2002. Dieta y nicho de alimentación del coyote, zorra gris, mapache y jaguarundi en un bosque tropical caducifolio de la costa sur del estado de Jalisco, México. *Acta Zool. Mex.* (86), 119–137.
- Guimaraes, P.R., Guimaraes, P., 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environ. Model. Softw.* 21, 1513–1521.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). (2017). *Carta de uso de suelo y vegetación, Serie VI. Disponible en:* (<http://www.inegi.org.mx>).
- Jordano, P., Vázquez, D., Bascompte, J., 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. In: Medel, R., Aizen, M., Zamora, R. (Eds.), *Ecología y evolución de interacciones planta-animal*. Primera Edición. Editorial Universitaria, S.A. Santiago de Chile, pp. 17–41.
- Keyes, A.A., McLaughlin, J.P., Barner, A.K., Dee, L.E., 2021. An ecological network approach to predict ecosystem service vulnerability to species losses. *Nat. Commun.* 12 (1), 1–11.
- Klompaker, A.A., Kelley, P.H., Chattopadhyay, D., Clements, J.C., Huntley, J.W., Kowalewski, M., 2019. Predation in the marine fossil record: studies, data, recognition, environmental factors, and behavior. *Earth-Sci. Rev.* 194, 472–520.
- Landry, S.M., Roof, J.E., Rogers, R.E., Welsh, A.B., Ryan, C.W., Anderson, J.T., 2022. Dietary patterns of a generalist carnivore in West Virginia. *J. Fish. Wildl. Manag. Lara-Rodríguez, N.Z., Díaz-Valenzuela, R., Martínez-García, V., Mauricio-López, E., Anaíd-Díaz, S., Valle, O.I., Fisher-de León, A.D., Lara, C., Ortiz-Pulido, R., 2012. Redes de interacción colibrí-planta del centro-este de México. Rev. Mex. De Biodivers. 83, 569–577.*
- Larson, R.N., Morin, D.J., Wierzbowska, L.A., Crooks, K.R., 2015. Food habits of coyotes, gray foxes, and bobcats in a coastal southern California urban landscape. *West North Am. Nat.* 75, 339–347.
- Larson, R.N., Brown, J.L., Karels, T., Riley, S.P., 2020. Effects of urbanization on resource use and individual specialization in coyotes (*Canis latrans*) in southern California. *PLoS One* 15 (2), e0228881.
- Lehner, P.N., 1976. Coyote behavior: implications for management. *Wildl. Soc. Bull.* 4, 120–126.
- Lesmeister, D.B., Nielsen, C.K., Schaubert, E.M., Hellgren, E.C., 2015. Spatial and temporal structure of a mesocarnivore guild in midwestern North America. *Wildl. Monogr.* 191 (1), 1–61.
- Litvaitis, J.A., Stevens, C.L., Mautz, W.M., 1984. Age, sex, and weight of bobcats in relation to winter diet. *J. Wildl. Manag.* 48, 632–635.
- López-Vidal, J.C., Elizalde-Arellano, C., Hernández, L., Laundré, J.W., González-Romero, A., Cervantes, F.A., 2014. Foraging of the bobcat (*Lynx rufus*) in the Chihuahuan Desert: generalist or specialist? *Southwest. Nat.* 59 (2), 157–166.
- Lu, Q., Cheng, C., Xiao, L., Li, J., Li, X., Zhao, X., Lu, Z., Zhao, J., Yao, M., 2023. Food webs reveal coexistence mechanisms and community organization in carnivores. *Curr. Biol.* 33 (4), 647–659.
- Lukasik, V.M., Alexander, S.M., 2011. Spatial and temporal variation of coyote (*Canis latrans*) diet in Calgary, Alberta. *Cities Environ.* 4 (1), 8.
- Marquitti, F.M.D., Guimaraes Jr., P.R., Pires, M.M., Bittencourt, L.F., 2012. *Modular: Software for the autonomous computation of modularity in large network sets. Versión Alfa 0.1 (Disponible en)*. (<http://sourceforge.net/projects/progammodular>).
- Martínez-Falcón, A.P., Martínez-Adriano, C.A., Dáttilo, W., 2019. Redes complejas como herramientas para estudiar la diversidad de las interacciones ecológicas. In: Moreno, C.E. (Ed.), *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libremex, Ciudad de México, pp. 265–283.
- Martínez-García, J.A., Mendoza Martínez, G.D., Plata P, F.X., Rosas, O.C., Tarango-Arámbula, L.A., Bender, L.C., 2014. Use of prey sympatric bobcat (*Lynx rufus*) and coyote (*Canis latrans*) in the Ixta-Popo National Park, Mexico. *Southwest. Nat.* 59, 167–172.
- Masters, H.M., Maher, C.R., 2022. Diet reveals potential for competition and coexistence among coyotes (*Canis latrans*), red foxes (*Vulpes vulpes*), and gray foxes (*Urocyon cinereoargenteus*). *Can. J. Zool.* 100 (2), 90–97.
- Matlack, C.R., Evans, A.J., 1992. Diet and condition of bobcats, *Lynx rufus*, in Nova Scotia during autumn and winter. *Can. J. Zool.* 70, 1114–1119.
- McLean, M.L., McCay, T.S., Lovallo, M.J., 2005. Influence of age, sex, and time of year on diet of the bobcat (*Lynx rufus*) in Pennsylvania. *Am. Midl. Nat.* 153 (2), 450–453.
- Meyer, J.M., Leempoel, K., Losapio, G., Hadly, E.A., 2020. Molecular ecological network analyses: an effective conservation tool for the assessment of biodiversity, trophic interactions, and community structure. *Front. Ecol. Evol.* 8, 588430.
- Miller, J.R.B., Schmitz, O.J., 2019. Landscape of fear and human-predator coexistence: Applying spatial predator-prey interaction theory to understand and reduce carnivore-livestock conflict. *Biol. Conserv.* 236, 464–473.
- Milton, J.S., 2001. *Estadística para Biología y Ciencias de la Salud*. Mc Graw-Hill, Madrid, p. 774.
- Monroy, G. y Briones-Salas, M., 2012. Primeros datos sobre área de actividad de gato montés (*Lynx rufus*) en Oaxaca, México. *Acta Zool. Mex. (N. S.)* 28, 471–474.
- Monterroso, P., Díaz-Ruiz, F., Lukaes, P.M., Alves, P.C., Ferreras, P., 2020. Ecological traits and the spatial structure of competitive coexistence among carnivores. *Ecology* 101 (8), e03059.
- Neale, J.C., Sacks, B.N., 2001. Food habits and space use of gray foxes in relation to sympatric coyotes and bobcats. *Can. J. Zool.* 79 (10), 1794–1800.
- Newbury, R.K., Hodges, Karen E., 2018. Regional differences in winter diets of bobcats in their northern range. *Ecol. Evol.* 1–11.
- Newbury, R.K., Hodges, K.E., 2019. A winter energetics model for bobcats in a deep snow environment. *J. Therm. Biol.* 80, 56–63.
- Nielsen, C.K., Bottom, C.R., Tebo, R.G., Greenspan, E., 2018. Habitat overlap among bobcats (*Lynx rufus*), coyotes (*Canis latrans*), and wild turkeys (*Meleagris gallopavo*) in an agricultural landscape. *Can. J. Zool.* 96 (5), 486–496.
- Pacifici, M., Rondinini, C., Rhodes, J.R., Burbidge, A.A., Cristiano, A., Watson, J.E.M., Woinarski, J.C.Z., Di Marco, M., 2020. Global correlates of range contractions and expansions in terrestrial mammals. *Nat. Commun.* 11, 2840.
- Palomares, F., Godoy, J.A., Pirlz, A., O'Brien, S.J., Johnson, W.E., 2002. Faecal genetic analysis to determine the presence and distribution of elusive carnivores: design and feasibility for the Iberian lynx. *Mol. Ecol.* 11, 2171–2182.
- Peacor, S.D., Dorn, N.J., Smith, J.A., Peckham, N.E., Cherry, M.J., Sheriff, M.J., Kimbro, D.L., 2022. A skewed literature: Few studies evaluate the contribution of predation-risk effects to natural field patterns. *Ecol. Lett.*
- Pinheiro, R., Felix, G., Dormann, C., Mello, M., 2019. A new model explaining the origin of different topologies in interaction networks. *Ecology* 100 (9), 1–10.
- Poessel, S.A., Mock, E.C., Breck, S.W., 2017. Coyote (*Canis latrans*) diet in an urban environment: variation relative to pet conflicts, housing density, and season. *Can. J. Zool.* 95 (4), 287–297.
- Prugh, L.R., Stoner, C.J., Epps, C.W., Bean, W.T., Ripple, W.J., Laliberte, A.S., Brashares, J.S., 2009. The rise of the mesopredator. *BioScience* 59, 779–791.
- Ramírez, A., Parrado-Rosselli, A., 2021. Evaluation of the restoration trajectory of an Andean Forest through seed dispersal mutualistic networks. *Colomb. For.* 24 (1), 108–122.
- Roemer, G.W., Gompper, M.E., Valkenburgh, B.V., 2009. The ecological role of the mammalian mesocarnivore. *BioScience* 59, 165–173.
- Sánchez-González, R., Martín, H.S., David, A., Rosas-Rosas, O.C., García-Chávez, J., 2018. Diet and abundance of bobcat (*Lynx rufus*) in the Potosino-Zacatecano Plateau. *Mex. Therya* 9 (2), 107–112.
- Schmitz, O.J., 2007. Predator diversity and trophic interactions. *Ecology* 88, 2415–2426.
- Serna-Lagunes, R., Álvarez-Oseguera, L.R., Ávila-Nájera, D.M., Leyva-Ovalle, O.R., Andrés-Meza, P., Tigar, B., 2019. Temporal overlap in the activity of *Lynx rufus* and *Canis latrans* and their potential prey in the Pico de Orizaba National Park, Mexico. *Anim. Biodivers. Conserv.* 42 (1), 153–161.
- Shi, Y., Hoareau, Y., Reese, E.M., Wasser, S.K., 2021. Prey partitioning between sympatric wild carnivores revealed by DNA metabarcoding: a case study on wolf (*Canis lupus*) and coyote (*Canis latrans*) in northeastern Washington. *Conserv. Genet.* 22 (2), 293–305.
- Stouffer, D.B., Bascompte, J., 2011. Compartmentalization increases food-web persistence. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108, 3648–3652.
- Strauss, S.Y., 1991. Indirect effects in community ecology: their definition, study, and importance. *Trends Ecol. Evol.* 6, 206–210.
- Thébault, E., Fontaine, C., 2010. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science* 329, 853–856.
- Thompson, J.N., 2006. Mutualistic webs of species. *Science* 312, 372–377.
- Thompson, R.M., Brose, U., Dunne, J.A., Hall, R.O., Hladysz, S., Kitching, R.L., Martínez, N.D., Rantala, H., Romanuk, T.N., Stouffer, D.B., Tylianakis, J.M., 2012. Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends Ecol. Evol.* 27 (12), 689–697.

- Tyllanakis, J.M., Tschardtke, T., Lewis, O.T., 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. *Nature* 445, 202–205.
- Tyllanakis, J.M., Laliberté, E., Nielsen, A., Bascompte, J., 2010. Conservation of species interaction networks. *Biol. Conserv.* 143 (10), 2270–2277.
- Vázquez, D.P., Chacoff, N.P., Cagnolo, L., 2009. Evaluating multiple determinants of the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology* 90 (8), 2039–2046.
- Vega-Flores, C.N., Farías-González, V., 2021. Densidad de puma (*Puma concolor*) y gato montés (*Lynx rufus*) en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, México. *Rev. Mex. De Biodivers.* 92.
- Vidal-Zepeda, R., 1990b. Temperatura media, escala 1:4000000. En: *Temperatura media*. Tomo II, Sección IV, 4.4. Atlas Nacional de México (1990-1992). Instituto de Geografía, UNAM, México.
- Viera, E., Port, D., 2007. Niche overlap and resource partitioning between two sympatric fox species in southern Brazil. *J. Zool.* 272, 57–63.
- Ward, J.N., Hinton, J.W., Johannsen, K.L., Karlin, M.L., Miller, K.V., Chamberlain, M.J., 2018. Home range size, vegetation density, and season influences prey use by coyotes (*Canis latrans*). *PLoS One* 13 (10), e0203703.
- Watine, L.N., Giuliano, W.M., 2017. Factors determining coyote (*Canis latrans*) diets. *Open J. Ecol.* 7 (13), 650.
- Witczuk, J., Pagacz, S., Gliwicz, J., Mills, L.S., 2015. Niche overlap between sympatric coyotes and bobcats in highland zones of Olympic Mountains, Washington. *J. Zool.* 297 (3), 176–183.
- Wonnacott, T.H., Wonnacott, R.J., 1999. *Introducción a la estadística*. Limusa, México, p. 788.
- Young, J.K., Golla, J., Draper, J.P., Broman, D., Blankenship, T., Heilbrun, R., 2019. Space use and movement of urban bobcats. *Animals* 9 (5), 275.
- Zar, J.H. (2010). *Biostatistical analysis*. Fifth edit.
- Zepeda, E., Payne, E., Wurth, A., Sih, A., Gehrt, S., 2021. Early life experience influences dispersal in coyotes (*Canis latrans*). *Behav. Ecol.* 32 (4), 728–737.

CAPÍTULO IV Discusión general y conclusiones

Discusión general

En este trabajo, se presentó una síntesis de información sobre la innovación de métodos y medidas para el estudio de la dieta de los mamíferos carnívoros de América, los cuales esencialmente analizan la composición de un inventario que describe el tipo de presas que utilizan, pero se limitan en estudiar la estructura de sus interacciones. Una manera de enriquecer el conocimiento sobre la ecología trófica de los carnívoros es a través del análisis de redes de interacción, presentamos un primer caso de estudio de las relaciones tróficas intra-poblacionales para dos especies simpátricas, los gatos monteses y coyotes, presentes en diferentes localidades de los estados de Querétaro y Guanajuato. Además, se evaluó el efecto de la perturbación ambiental sobre la estructura y la composición de las interacciones de cada red, de tal manera que esta información sea útil en el diseño de estrategias de manejo y conservación en estudios posteriores

Los resultados del segundo capítulo recopilan estudios realizados para diferentes especies de mamíferos carnívoros en América sobre su alimentación. Estos estudios tienen diferentes metodologías para identificar a los recursos que utilizan las especies, y las métricas más comunes para evaluar diferentes aspectos de su ecología trófica. Además, con base en los resultados de este apartado se justifica la falta de metodologías que permiten evaluar la estructura de las relaciones entre los depredadores y sus presas, debido a que a pesar de contar con diferentes medidas e índices estos analizan aspectos de la composición alimentaria de las especies, y no parámetros que miden relaciones entre depredadores y sus presas.

Con base en los resultados del capítulo 1, a partir el siglo XX se inició la implementación de las metodologías para estudiar la alimentación de los carnívoros en América, con el objetivo de

evaluar la composición del inventario de presas. Hasta estudios recientes era ausente alguna metodología para estudiar la estructura de las interacciones entre depredadores y sus presas, así como la identificación de las especies clave para el mantenimiento del ecosistema, debido a que la mayoría de las medidas establecidas se utilizan para medir y comparar el nicho trófico de los carnívoros. Los análisis de redes de interacción se comienzan a utilizar como una medida para evaluar parámetros de sus relaciones tróficas e identificar su papel ecológico (Alanis-Hernández et al., 2023; Lu et al., 2023; Steenweg et al., 2023), lo cual resulta relevante para el desarrollo de estudios para diferentes comunidades y poblaciones de carnívoros.

De manera general, con base a la síntesis de información se observó que a través del tiempo las herramientas metodológicas para estudiar la ecología trófica de los carnívoros se han desarrollado en tres aspectos fundamentales: 1) los medios para determinar de que se alimentan, 2) los métodos de identificación de las presas consumidas y 3) las medidas para analizar atributos de su composición alimentaria. Por tanto, en estudios posteriores es importante hacer uso de los análisis de las redes alimentarias en conjunto con los análisis tradicionales, de esta manera la información que se genere permitirá comprender de mejor manera la dinámica de las cadenas tróficas y el desempeño que ejercen los carnívoros en los ecosistemas.

Desde los primeros trabajos realizados en el siglo XX, las excretas de los carnívoros han sido el medio más común para determinar su alimentación, lo cual ha permitido desarrollar estudios para diferentes especies en escalas temporales (Guerrero et al., 2004; Newbury y Hodges, 2018; Wong-Smer et al., 2022) y espaciales (Cherry et al., 2016; Cisneros-Moreno y Martínez-Coronel, 2019; Larson et al., 2020). La revisión del contenido de las excretas adquiere ventajas debido a la accesibilidad para su colecta, además del tamaño de muestra que suele ser grande en muchos de los casos y no se requieren elevados costos económicos a diferencia de las técnicas

genéticas modernas (Monterroso et al., 2019; Morin et al., 2019), sin embargo, para algunas especies sigue siendo un reto realizar la búsqueda y colecta de sus excretas debido a sus hábitos y conducta, por tanto es necesario el desarrollo de metodologías que permitan su estudio.

En el siglo XXI surgen los primeros trabajos en los que establecen métodos genéticos para describir la alimentación de los carnívoros, por medio de la determinación de isotopos estables presentes en el pelo (Mowat y Heard, 2006; Hatch et al., 2019; Shi et al., 2021), sin embargo, a pesar de ser un método novedoso y eficiente el número de estudios realizados es limitado debido a sus costos económicos elevados. Es importante resaltar que la implementación de este método se realizó para estudiar los hábitos de alimentación de especies carnívoros/omnívoros, como son los Ursidos (Mowat y Heard, 2006; Fortin et al., 2013; Parnig et al., 2014; Merkle et al., 2017), debido a que de esta manera se obtiene una estimación precisa sobre los recursos que consumen (Hatch et al., 2019), a diferencia del análisis del contenido de sus excretas donde se subestima su alimentación. Con base en esto, es importante considerar el desarrollo de técnicas genéticas con mayor accesibilidad para poder implementar más estudios y para otras especies que se ven limitadas en conocimientos de su ecología trófica.

Existe un número considerable de estudios que identifican el alimento de los carnívoros a partir de la revisión del contenido estomacal que se extrae de ejemplares muertos por causas naturales o por intervención humana como la cacería (Llanos y Travaini, 2020; Landry et al., 2022). Este método, a diferencia de la revisión de excretas, permite reconocer la dinámica del uso de los recursos al interior de las poblaciones debido a que es posible identificar diferentes atributos de los ejemplares como su género y madures sexual (Hudson et al., 2014; Landry et al., 2022). Es común que en zonas urbanas diferentes especies de carnívoros mueran en carreteras por causa del tránsito vial (Ford y Fahrig, 2007), por tanto, resulta importante determinar su alimentación

a partir de la revisión de su contenido estomacal, u hacer uso de esta información como una medida de concientización ambiental que permita mitigar el conflicto a través de programas de manejo de los depredadores y sus presas.

La forma habitual de identificar taxonómicamente a las presas es por medio de comparaciones morfológicas de los restos alimentarios que se extraen de las excretas o estómagos, con material de referencia de colecciones científicas (Dellinger et al., 2021; Landry et al., 2022). A pesar de ser un método que ha sido utilizado desde los primeros esfuerzos por determinar la alimentación de las especies (Hamilton y Hunter, 1939; Ellis y Schemnitz, 1957) tienen sesgos de error importantes debido en muchos casos a la calidad de los restos, los cuales pueden presentar un alto grado de desgaste por el proceso de masticación y digestión (Gosselin et al., 2017; Gable et al., 2018). También se utilizan los métodos de comparación de las características de la cutícula y de la medula del pelo de guarda, sin embargo, esta técnica cuenta con importantes sesgos de error debido a la falta de material bibliográfico actualizado para diferentes regiones y especies.

En siglo XXI surgen los primeros trabajos que realizan la identificación de las presas por medio de técnicas genéticas como la extracción de DNA de las excretas (Shi et al., 2021; Draper et al., 2022) y la determinación de isótopos estables en pelo y dientes (Hatch et al., 2019; Larson et al., 2020). De esta manera la identificación de las presas suele ser más precisa, sin embargo, estas técnicas se vuelven limitadas debido a los costos económicos excesivos en algunos casos (Morin et al., 2019) y a la falta de marcadores moleculares para diferentes especies (Draper et al., 2022), lo cual sigue siendo un reto el establecer métodos más accesibles para futuros estudios.

La importancia del desarrollo de estos métodos genéticos de identificación ha sido un gran avance para estudiar la ecología alimentaria de los carnívoros, debido a que por medio de estos

ha sido posible el desarrollo de los estudios recientes sobre el análisis de la red de interacción para diferentes comunidades de carnívoros (Lu et al., 2023), por tanto recomendamos su uso en estudios posteriores para tener con mayor exactitud la identidad taxonómica de las presas y de esta manera la información de la red de interacción sea lo más precisa posible, y no se verá limitada como en los resultados obtenidos del capítulo dos de este trabajo.

Con base a la identificación de las especies que consumen los carnívoros se genera un listado en el que se describen los recursos que utilizan, y a partir de diferentes métricas se evalúan diversos aspectos de su nicho trófico. Desde los primeros trabajos del siglo XX se estandarizó el cálculo de la frecuencia de ocurrencia (F_o) y el porcentaje de ocurrencia (P_o) como dos medidas que permiten reconocer cuáles son los recursos que utilizan con mayor frecuencia y cuáles son los más importante en su alimentación (Grajales-Tam y González-Romero, 2014; Byerly et al., 2018). Por medio de estas medidas y en conjunto con el análisis de redes de interacción sería posible llevar a cabo mejores estrategias de manejo y conservación de los carnívoros, debido a que a través del análisis de redes es posible determinar aquellos recursos clave en la estructura de las relaciones tróficas de los carnívoros, así como predecir el efecto de su pérdida en los procesos ecológicos que intervienen en el funcionamiento de los ecosistemas.

Otras medidas comúnmente utilizadas en los estudios sobre la dieta de los carnívoros son los índices de diversidad, por medio de los cuales se mide la gamma de recursos que utilizan del ecosistema (Byerly et al., 2018). A través de medidas como la amplitud y el traslapé de nicho se clasifican a los depredadores como consumidores especialistas (cuando consumen un número limitado de presas) y generalistas (cuando es amplia la variedad de presas) y evalúan parte de las interacciones inter-específicas (Newbury y Hodges, 2018; Larson et al., 2020), lo cual ayuda a explorar parte de sus estrategias de forrajeo en los ecosistemas y aspectos de la coexistencia

entre las especies de depredadores. En conjunto con los análisis de redes, además de reconocer la variedad de recurso que utilizan los carnívoros de los ecosistemas es posible identificar el rol que juega cada componente, además de predecir los efectos que tendría su pérdida en la cadena alimentaria.

El análisis de redes de interacción es una herramienta utilizada para evaluar cómo se conforman las comunidades de especies para poder coexistir, e identificar su papel ecológico en los ecosistemas (Martínez-Falcón et al., 2019; Keyes et al., 2021). A través de estos análisis se han desarrollado estudios recientes que evalúan parámetros de coexistencia para diferentes escalas de organización de los mamíferos carnívoros, como es a nivel de comunidades (Lu et al., 2023; Steenweg et al., 2023) y de poblaciones (Alanis-Hernández et al., 2023), al identificar como se presentan las relaciones entre las especies e identificar las de mayor importancia para el mantenimiento de los ecosistemas de acuerdo a su papel ecológico.

Además, la utilidad de estos análisis puede ser de importancia para el desarrollo de programas de conservación de la biodiversidad de carnívoros, ya que como se observó en el capítulo 2 se puede evaluar el efecto de modificación y fragmentación del ambiente sobre la estructura y composición de la red. En diversos estudios se ha comprobado como la perturbación ambiental modifica la alimentación de gato monteses y coyotes (Dyck et al., 2022), situación similar a lo encontrado en el análisis de sus redes de interacción en los estados de Querétaro y Guanajuato. Esta información sería útil para establecer medidas de protección y manejo de sus poblaciones de ambos carnívoros, por medio de programas de monitoreo poblacional de sus presas identificadas como núcleo las cuales son recursos esenciales en su interacción.

Estudiar las relaciones tróficas de los carnívoros por medio del análisis de redes permite identificar a las especies, o a los individuos, clave en los procesos ecológicos a partir de su papel

ecológico. Además, es posible evaluar el efecto de la perturbación ambiental sobre la estructura y la composición de la biodiversidad ante los disturbios naturales o antrópicos, lo cual puede fomentar el desarrollo de medidas de mitigación y conservación. Por tanto, estudios futuros deben considerar utilizar los análisis de redes interacción en conjunto con los análisis de la composición alimentaria, para tener mejores aproximaciones sobre la dinámica de los carnívoros en las redes tróficas y su intervención en el funcionamiento de los ecosistemas.

Conclusiones

Estudiar la alimentación de los mamíferos carnívoros permite reconocer los recursos que integran su nicho trófico a lo largo de su distribución. En América, a través del último siglo se han establecido diferentes metodologías y análisis para estudiar diferentes atributos de su nicho, las cuales esencialmente permiten determinar las especies de mayor importancia en su alimentación, medir y comparar la diversidad de especies que consumen entre poblaciones y especies, y evaluar parte de sus interacciones antagónicas lo cual permite identificar el papel ecológico que desempeñan en los procesos ecológicos de los ecosistemas.

Actualmente las excretas son el medio más recurrente para determinar la alimentación de los mamíferos carnívoros en América. La identificación de las presas se realiza principalmente a partir de comparaciones morfológicas de los ítems alimentarios con material de referencia de colecciones biológicas, sin embargo, es común que se presenten sesgos de error debido a la calidad de los restos. Existen métodos novedosos que permiten tener una mejor aproximación de identificación a partir de pruebas genéticas, como es la extracción de DNA de las excretas y los análisis de isotopos estables presentes en huesos y en el pelo, sin embargo, son técnicas que se ven limitadas en los estudios debido a sus altos costos económicos.

Con respecto a las medidas para analizar el nicho trófico se ha estandarizado el cálculo de la frecuencia y el porcentaje de ocurrencia, la biomasa relativa consumida y algunas medidas de diversidad como los índices de la amplitud de nicho y Shannon. Estas medidas permiten evaluar la composición de la diversidad de recursos que utilizan los carnívoros en los ecosistemas, identificando las especies de mayor importancia con base su frecuencia de consumo y a la recompensa energética que obtienen los depredadores, lo cual refleja la dinámica y la participación de los carnívoros en los procesos ecológicos de los ecosistemas.

Además, se han utilizado medidas como el traslape de nicho para evaluar parte de las interacciones inter-específicas e intra-específicas, donde con base a los recursos que utilizan las especies se evalúa el grado de similitud que existe, identificando si existe o no una diferencia con respecto a la alimentación de las especies. A pesar de que son limitados los estudios que evalúan las interacciones entre depredadores y presas, recientemente se ve impulsado el uso de los análisis de redes de interacción como una aproximación para estudiar la estructura de las relaciones a nivel de comunidades y poblaciones, lo cual es importante debido a que de esta manera es posible evaluar el papel que ejerce cada componente de la red y su utilidad puede ser relevante para estrategias de conservación de los carnívoros y sus presas.

En este trabajo se presentó una primera aproximación metodológica para estudiar las relaciones tróficas intra-poblacionales para dos especies simpátricas del país, gatos monteses y coyotes, a partir de metodologías tradicionales como es la revisión del contenido de sus excretas, la determinación de individuos y su género sexual por técnicas de identificación genéticas, en conjunto con los análisis de redes de interacción. De esta manera con los resultados obtenidos se identifican a los componentes clave de la red que pueden ser considerados para la toma de

estrategias de manejo y conservación de los carnívoros, así como en programas de restauración de los ecosistemas fragmentados a partir del papel ecológico que ejercen las especies.

Determinar la alimentación de las especies va más allá de solo describir de que se alimentan en los ecosistemas, se espera que en estudios futuros además de evaluar la composición del inventario de sus presas se analicen los parámetros que intervienen en la estructura de sus relaciones tróficas, de esta manera se puede tener una mejor comprensión sobre la ecología trófica de los carnívoros, enriquecer el conocimiento sobre su dinámica en las cadenas tróficas y en la manutención de los ecosistemas, lo cual puede ser útil para su manejo y conservación.

Bibliografía

- Alanis-Hernández, L. A., Sánchez-Rojas, G., Martínez-Falcón, A. P., López-González, C. A., Espinosa-Flores, M. E., y Ramírez-Bravo, O. E. (2023). Trophic interactions between two sympatric mesocarnivores in an anthropized landscape from the Mexican highlands. *Global Ecology and Conservation*, e02673.
- Byerly, P.A., Lonsinger, R.C., Gese, E.M., Kozlowski, A.J., y Waits L.P. (2018). Resource partitioning between kit foxes (*Vulpes macrotis*) and coyotes (*Canis latrans*): a comparison of historical and contemporary dietary overlap. *Canadian Journal of Zoology*, 96(5): 497-504.
- Cherry, M.J., Turner, K.L., Howze, M.B., Cohen, B.S., Conner, L.M., y Warren, R.J. (2016). Coyote diets in a longleaf pine ecosystem. *Wildlife Biology*, 22(2):64-70.
- Cisneros-Moreno, C., y Martínez-Coronel, M. (2019). Alimentación del cacomixtle (*Bassariscus astutus*) en un ambiente urbano y uno agrícola en los valles centrales de Oaxaca. *Revista Mexicana de Mastozoología (Nueva Época)*, 9(1):31-43
- Dellinger, J.A., Laudon, K., y Figura, P. (2021). Summer diet of California's recolonizing gray wolves. *California Fish and Game*, 107(3):140-146.

- Draper, J., Rodgers, T., y Young, J.K. (2022). Beating the heat: ecology of desert bobcats. *BMC Ecology and evolution*, 22:1-11.
- Dyck, M.A., Wyza, E., y Popescu, V.D. (2022). When carnivores collide: A review of studies exploring the competitive interactions between bobcats *Lynx rufus* and coyotes *Canis latrans*. *Mammal Review*, 52:52-66.
- Ellis, R.J., y Schemnitz, S.D. (1957). Some foods used by coyotes and bobcats in Cimarron County, Oklahoma. In *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science* (pp. 180-185).
- Ford, A. T., y Fahrig, L. (2007). Diet and body size of North American mammal road mortalities. *Transportation Research Part D: Transport and Environment*, 12(7), 498-505.
- Fortin, J.K., Schwartz, C.C., Gunther, K.A., Teisberg, J.E., Haroldson, M.A., Evans, M.A., y Robbins, C.T. (2013). Dietary adjustability of grizzly bears and American black bears in Yellowstone National Park. *The Journal of wildlife management*, 77(2):270-281.
- Gable, T.D., Windels, S.K., Bruggink, J.G., y Barber-Meyer, S.M. (2018). Weekly summer diet of gray wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota. *The American Midland Naturalist*, 179(1):15-27.
- Guerrero, S., Badii, M.H., Zalapa, S.S., y Arce, J.A. (2004). Variación espacio-temporal en la dieta del coyote en la costa norte de Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 20(2):145-157.
- Gosselin, E.N., Lonsinger, R.C., y Waits, L.P. (2017). Comparing morphological and molecular diet analyses and fecal DNA sampling protocols for a terrestrial carnivore. *Wildlife Society Bulletin* 41:362–369.
- Grajales-Tam, K.M., Rodríguez-Estrella, R., y Cancino Hernández, J. (2003). Dieta estacional del coyote *Canis latrans* durante el periodo 1996-1997 en el desierto de Vizcaíno, Baja California Sur, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 89:17-28.
- Hamilton, W.J. y Hunter, R.P. (1939). Fall and winter food habits of Vermont bobcats. *The Journal of Wildlife Management*, 3(2):99-103.

- Hatch, K.A., Kester, K.A., Auger, J., Roeder, B.L., Bunnell, K., y Black, H.L. (2019). The effect of sex, age, and location on carnivory in Utah black bears (*Ursus americanus*). *Oecologia*, 189(4):931-937.
- Hudson, C.M., Johnson, S.A., Geboy, B.J., y Walker, H.D. (2014). Food habits of bobcats in Indiana. In *Proceedings of the Indiana Academy of Science*, 123(1):35-42.
- Keyes, A. A., McLaughlin, J. P., Barner, A. K., & Dee, L. E. (2021). An ecological network approach to predict ecosystem service vulnerability to species losses. *Nature communications*, 12(1), 1-11 pp.
- Landry, S.M., Roof, J.E., Rogers, R.E., Welsh, A.B., Ryan, C.W., y Anderson, J.T. (2022) Dietary patterns of a generalist carnivore in West Virginia. *Journal of Fish and Wildlife Management*. 13(2):1-13.
- Larson, R.N., Brown, J.L., Karels, T., y Riley, S.P. (2020). Effects of urbanization on resource use and individual specialization in coyotes (*Canis latrans*) in southern California. *PLoS One*, 15(2):1-23.
- Llanos, R. y Travaini, A. (2020). Diet of puma (*Puma concolor*) in sheep ranches of central Patagonia (Argentina). *Journal of Arid Environments*, 177:1-4
- Lu, Q., Cheng, C., Xiao, L., Li, J., Li, X., Zhao, X., Lu Z., Zhao, J., y Yao M. (2023). Food webs reveal coexistence mechanisms and community organization in carnivores. *Current Biology*. 33:647-659.
- Martínez-Falcón, A.P., Martínez-Adriano, C.A., y Dáttilo, W. (2019). Redes complejas como herramientas para estudiar la diversidad de las interacciones ecológicas. En: Moreno CE (Ed) *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex, Ciudad de México, 265-283 pp.
- Merkle, J.A., Polfus, J.L., Derbridge, J.J., y Heinemeyer, K.S. (2017). Dietary niche partitioning among black bears, grizzly bears, and wolves in a multiprey ecosystem. *Canadian Journal of Zoology*, 95(9):663-671.

- Monterroso, P., Godinho, R., Oliveira, T., Ferreras, P., Kelly, M.J., Morin, D.J., Waits, L.P., Alves, P.C. y Mills, L.S. (2019) Feeding ecological knowledge: the underutilised power of faecal DNA approaches for carnivore diet analysis. *Mammal Review* 49(2):97–112.
- Morin, D.J., Higdon, S.D., Lonsinger, R.C., Gosselin, E.N., Kelly, M.J., y Waits, L.P. (2019). Comparing methods of estimating carnivore diets with uncertainty and imperfect detection. *Wildlife Society Bulletin*, 43(4):651-660.
- Mowat, G. y Heard, D.C. (2006). Major components of grizzly bear diet across North America. *Canadian Journal of Zoology*, 84(3):473-489.
- Newbury, R.K. y Hodges, K.E. (2018). Regional differences in winter diets of bobcats in their northern range. *Ecology and Evolution*. 8:11100-11110.
- Parrng, E., Crumpacker, A., y Kurle, C.M. (2014). Variation in the stable carbon and nitrogen isotope discrimination factors from diet to fur in four felid species held on different diets. *Journal of Mammalogy*, 95(1), 151-159.
- Shi, Y., Hoareau, Y., Reese, E.M., y Wasser, S.K. (2021). Prey partitioning between sympatric wild carnivores revealed by DNA metabarcoding: a case study on wolf (*Canis lupus*) and coyote (*Canis latrans*) in northeastern Washington. *Conservation Genetics*, 22(2):293-305.
- Steenweg, R., Hebblewhite, M., Burton, C., Whittington, J., Heim, N., Fisher, J.T., Ladle, A., Lowe, W., Muhly, T., Paczkowski, J., y Musiani, M. (2023). Testing umbrella species and food-web properties of large carnivores in the Rocky Mountains. *Biological Conservation*, 278:1-12.
- Wong-Smer, J.R., Soria-Díaz, L., Horta-Vega, J.V., Astudillo-Sánchez, C.C., Gómez-Ortiz, Y., y Mora-Olivo, A. (2022). Dieta y abundancia relativa de la zorra gris *Urocyon cinereoargenteus* (Carnivora: Canidae) en el Área Natural Protegida Altas Cumbres, Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 38:1-16.

ANEXO

Artículo de divulgación: Entre hábitos y excretas: un vistazo a las dietas de los mamíferos carnívoros (Publicado en Revista Digital Universitaria: Luis A. Alanis-Hernández, Gerardo Sánchez-Rojas y Osvaldo Eric Ramírez-Bravo)

Entre hábitos y excretas: un vistazo a las dietas de los mamíferos carnívoros

Between habits and scats: a glimpse into the diets of carnivorous mammals

Luis A. Alanis-Hernández, Gerardo Sánchez-Rojas y Osvaldo Eric Ramírez-Bravo

Resumen

El alimento es un recurso fundamental para la supervivencia de las especies animales. Los mamíferos carnívoros son bien conocidos por alimentarse de otros animales, pero no todos son especialistas en comer carne debido a que existen algunos grupos que consumen otros recursos. Las excretas de los carnívoros son más que un desecho orgánico, son fuentes de información importantes comúnmente utilizadas para determinar a las presas que utilizan en los ecosistemas. La identificación se realiza a partir de métodos de comparación de los restos alimentarios (pelo, huesos, escamas, plumas, semillas) que se extraen de las excretas y se comparan con ejemplares de colecciones científicas, y recientemente a través de pruebas genéticas. Existen diversas formas para analizar la composición del inventario de las presas que se identifican, se estima la diversidad de presas que consumen y a través de pruebas estadísticas se compara su alimentación entre poblaciones, temporadas y especies. Los estudios sobre la alimentación de los carnívoros permiten evaluar la composición de su nicho trófico y conocer el estado de sus poblaciones, lo cual apoya el desarrollo de estrategias para su conservación como son los planes de translocación, reintroducción o control de poblaciones silvestres.

Palabras clave: alimentación, carnívoros, conservación, mamíferos, nicho.

CÓMO CITAR ESTA COLABORACIÓN

Alanis-Hernández, Luis A., Sánchez-Rojas, Gerardo y Ramírez-Bravo, Osvaldo Eric. (2024, marzo-abril). Entre hábitos y excretas: un vistazo a las dietas de los mamíferos carnívoros. *Revista Digital Universitaria (RDU)*, 25(2). <http://doi.org/10.22201/cuaieed.16076079e.2024.25.2.6>

Universidad Nacional Autónoma de México, Coordinación de Universidad Abierta, Innovación Educativa y Educación a Distancia (CUAIEED)

Este es un artículo de acceso abierto bajo la licencia de Creative Commons 4.0



Abstract

Carnivorous mammals are well known for feeding on other animals, but not all are specialists in eating meat because some groups consume other resources. Carnivore excreta are more than organic waste; they are essential sources of information commonly used to determine the prey they use in ecosystems. Researchers identify specimens by comparing food remains (hair, bones, scales, feathers, seeds) extracted from excreta with specimens from scientific collections. Recently, they have also used genetic tests for identification. Also, the researchers used various methods to analyze the composition of the identified prey inventory. The diversity of prey that they consume is estimated, and through statistical tests, their diet is compared between populations, seasons, and species. Studies on the feeding of carnivores allow us to evaluate the composition of their trophic niche and know the status of their populations, which supports the development of strategies for their conservation, such as translocation, reintroduction, or control plans for wild populations.

Keywords: feeding, carnivores, conservation, mammals, niche.

Luis A. Alanís-Hernández

Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAEH)

Biólogo, Maestro y candidato a doctor en Ciencias en Biodiversidad y Conservación por la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAEH). Su línea de investigación se orienta en estudios sobre la ecología animal, principalmente en aspectos asociados al análisis de la ecología trófica de mesocarnívoros. Ha participado en congresos nacionales y cuenta con publicaciones científicas y de divulgación.

 ursus.americanus.sp@gmail.com

 [0009-0000-2563-4120](https://orcid.org/0009-0000-2563-4120)

Gerardo Sánchez-Rojas

Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAEH)

Biólogo y Maestro en Ciencias por la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), y Doctor en Ciencias (Ecología y Manejo de Recursos Naturales) por el Instituto de Ecología *s. c.* Profesor-Investigador de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo en el departamento de Biología desde 1999 donde realiza labores de docencia, investigación, difusión y gestión académica. Es miembro del Sistema Nacional de Investigadores de CONACYT. Su línea principal de investigación es la Ecología Animal, principalmente con Mamíferos, ha escrito alrededor de 63 artículos científicos, así como siete publicaciones de divulgación, 23 capítulos de libros, y editor o autor de diez libros; Finalmente en la formación de recursos humanos, tiene 14 direcciones alumnos de licenciatura y 17 de posgrado; es editor asociado de la Revista Mexicana de Biodiversidad y Acta Universitaria.

 gerardo.sanchezrojas@gmail.com

 [0000-0003-1994-8611](https://orcid.org/0000-0003-1994-8611)

Oswaldo Eric Ramírez-Bravo

Centro de Agroecología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP)

Biólogo de formación con interés por el estudio de la conservación de especies en peligro de extinción y ciencia ciudadana. Trabaja en la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla como profesor investigador desde el 2016 en el Centro de Agroecología del Instituto de Ciencias. Cuenta con 41 publicaciones en diferentes revistas nacionales e internacionales, ha participado con 2 libros y 8 capítulos de libro. Ha dirigido 5 tesis de licenciatura, participado como asesor en campo para 15 tesis de diferentes países.

 osvaldoeric.ramirez@correo.buap.mx

 [0000-0002-7328-0459](https://orcid.org/0000-0002-7328-0459)

Los excrementos de las especies animales son una fuente esencial para el conocimiento científico de sus historias de vida. La revisión de su contenido parcialmente digerido permite identificar y analizar los componentes de su nicho trófico, estableciendo así la relación entre depredadores y sus presas. Con esta información, se explora el papel de los depredadores y sus presas en los procesos ecológicos y evolutivos en escalas espaciales y temporales. Por lo tanto, no solo se trata de revisar "excrementos", sino de interpretarlos.

El alimento vivo es un recurso vital para la supervivencia de las especies de carnívoros. A través de la selección de ciertos alimentos, podemos categorizar a los organismos según sus hábitos alimenticios, ya sean frugívoros, herbívoros, insectívoros o, especialmente interesante para la comunidad científica, carnívoros. Aunque algunas especies de este grupo taxonómico consumen carne y se clasifican en el orden Carnívora, surge la pregunta: ¿Solo comen carne? Y, en caso afirmativo, ¿qué tipo de carne consumen? O, mejor dicho, ¿qué animales comen? Responder a estas preguntas se vuelve complejo debido a la naturaleza esquiva de estos animales frente a la presencia humana, lo que limita la observación directa de eventos de depredación.

Figura 1. Depredación de un lagomorfo por una zorra gris (*Urocyon cinereoargenteus*) captada por una estación de foto trampeo. Créditos: foto del Laboratorio de Conservación Biológica-AAB-UAEH; Tomada en la región de Nopala-Hualtepec, Hidalgo.



Los estudios básicos sobre la historia natural de los mamíferos carnívoros consisten en determinar y listar las especies de las que se alimentan. Esto ayuda a reconocer qué recursos son fundamentales para su supervivencia, analizando aspectos de su composición alimentaria que permiten evaluar su papel ecológico dentro de los ecosistemas. Aunque los hábitos nocturnos y crípticos de estos animales dificultan la observación directa de eventos de depredación, la tecnología actual, a través de estaciones de foto trampeo, ha permitido documentar algunos eventos de manera fotográfica y de video (Figura 1). Sin embargo, este método tiene limitaciones en su éxito debido al esfuerzo físico y económico requerido para su implementación y los resultados obtenidos.

A pesar de existir un número considerable de estudios sobre la alimentación de diferentes especies de carnívoros a través del análisis de sus excretas, surge la pregunta: ¿Cómo determinan de qué se alimentan los carnívoros? Desde el siglo pasado hasta la actualidad, la manera más eficiente de reconocer su dieta es examinar la composición de sus excretas mediante su recolección y revisión. A simple vista, las excretas de carnívoros estrictos, como el

puma (*Puma concolor*) o el gato montés (*Lynx rufus*), que se alimentan en gran medida de otros mamíferos, se componen esencialmente de pelo, plumas, escamas y estructuras óseas. En cambio, para especies omnívoras como el coyote (*Canis latrans*), además de los restos animales, se encuentran partes de invertebrados como artrópodos y componentes vegetales como semillas u hojas parcialmente digeridas.

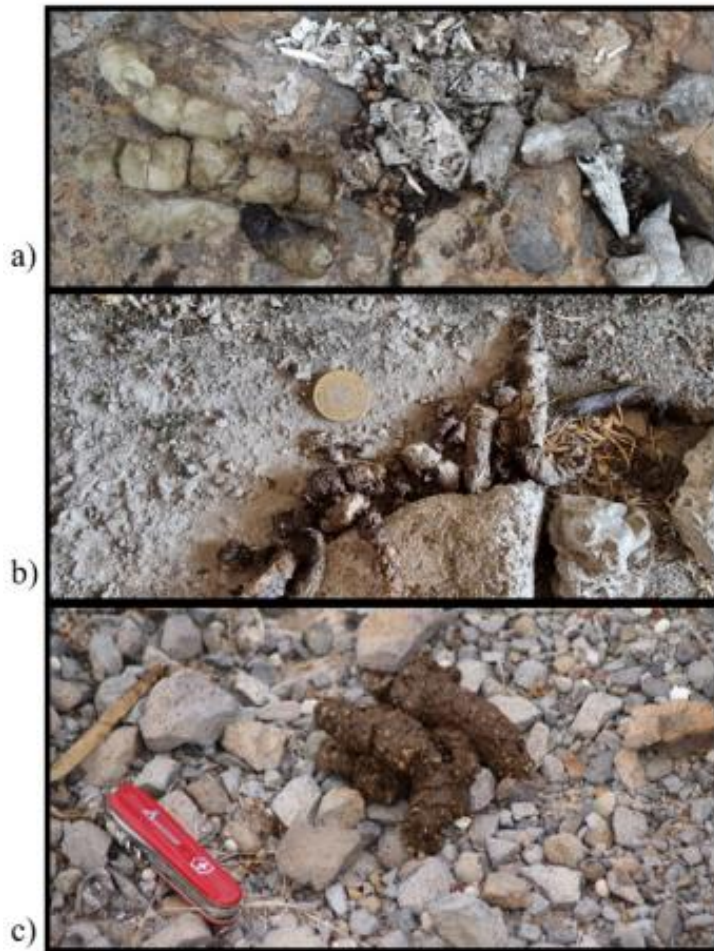


Figura 2. Excrementos de: a) gato montés (*L. rufus*), b) cacomixtle (*Bassariscus astutus*) y c) coyote (*C. latrans*). Créditos: fotos tomadas por LAH en diferentes localidades del estado de Hidalgo.

Las excretas, también llamadas heces, son los desechos de los animales después del proceso de digestión. Están compuestas por residuos de alimentos sólidos o líquidos que han sido parcialmente digeridos. Aunque la percepción común de las personas es de repulsión debido a su apariencia y mal olor cuando están frescas, en el ámbito científico algunos las aprovechan como un medio esencial para realizar estudios de investigación sobre la alimentación de los carnívoros y evaluar aspectos de su ecología.

El análisis de los excrementos permite identificar la presencia de los carnívoros en los sitios, siendo la revisión de su contenido una forma práctica y eficiente de evaluar su alimentación. Sin embargo, no es el único método, ya que algunos estudios determinan la dieta a partir de la revisión del contenido estomacal de animales muertos por accidentes automovilísticos o por caza (Rose y Prange 2015, Landry et al., 2022). Trabajar con excretas tiene la ventaja de ser un método no invasivo, económico y, en muchos casos, de fácil obtención, lo que permite obtener un tamaño de muestra grande y tener una buena aproximación sobre la alimentación de las especies.

En general, las excretas de los mamíferos carnívoros presentan una forma alargada, cilíndrica y con una serie de segmentaciones a lo largo del tronco, principalmente en los excrementos de félidos (Figura 2). Cada especie tiene formas particulares en sus excrementos, lo que permite su identificación en campo mediante guías de fauna silvestre que describen diferentes características como la forma, la textura, el tamaño y la composición. También existen métodos más refinados para determinar la especie y el género a partir de la extracción del ADN y la identificación de ácidos biliares presentes en las excretas (Palomares et al. 2002, Morin et al., 2016), pero suelen ser métodos costosos, limitando su accesibilidad.

Métodos para determinar la dieta de carnívoros

Para llevar a cabo los estudios sobre la alimentación de los carnívoros, lo primero es obtener las excretas, lo cual se realiza mediante una búsqueda aleatoria o sistematizada a través de transectos establecidos bajo consideraciones como el ámbito hogareño o el desplazamiento máximo individual de la(s) especie(s) bajo estudio. La búsqueda y colecta se ven favorecidas mediante la identificación de rastros, madrigueras, huellas y letrinas, además del uso de guías de identificación de excrementos (Aranda 2000, Elbroch 2003). Las excretas colectadas se depositan en bolsas de papel y se etiquetan con la fecha, el número de excreta, las coordenadas, la localidad y el sustrato sobre el que se encontraron.

Por lo general, la identificación del contenido de las excretas se realiza mediante el siguiente método:

1. Pesar las excretas mediante una balanza granataria.
2. Ingresar cada excreta en un sobre o un saco hecho con una media textil y depositar los sacos en una solución de agua con jabón de uno a tres días, dependiendo de la textura de la excreta.
3. Extraer los sacos de la solución, enjuagarlos y dejarlos secar un día a temperatura ambiente.
4. Extraer las excretas del saco y, mediante el uso de guantes de látex y pinzas de disección, separar todos los restos alimentarios (pelo, plumas, escamas, restos óseos, dientes, garras, entre otros) y depositarlos en un frasco con una etiqueta de campo correspondiente.
5. Identificación de los recursos alimentarios (Figura 3).

Figura 3. Procedimiento para la limpieza de los excrementos de mamíferos carnívoros. a) ingreso de excretas en sacos hechos de media textil, b) depositar los sacos en una solución de agua con jabón, c) disección del contenido de los excrementos y d) extracción de los restos alimentarios para su identificación. Crédito, foto tomada de Alanís-Hernández, L.A. (2016) Alimentación del lince (*Lynx rufus*) en la región de Nopala-Hualtepec, Hidalgo.



La identificación se realiza mediante la revisión de los restos extraídos, comparándolos con ejemplares de colecciones científicas y mediante literatura especializada, ya que existen caracteres diagnósticos que permiten determinar a las presas bajo alguna categoría taxonómica.

La identificación de los mamíferos consumidos se realiza principalmente mediante la comparación de estructuras dentales (Figura 4), ya que las estructuras óseas suelen estar altamente dañadas debido a la masticación y trituración. Además, también se identifican mediante la revisión del patrón cuticular y las características de la médula del pelo

de guarda (Figura 4), que se procesan a través del siguiente procedimiento de aclaramiento: 1) Sumergir el pelo durante una hora en alcohol para remover la grasa y partículas de polvo, y 2) Sumergir el pelo en agua oxigenada durante un período de uno a dos días, dependiendo del tamaño y textura del pelo, hasta que la médula sea visible.

Posteriormente, se realizan dos impresiones del pelo sobre una capa fina de barniz transparente colocada en un portaobjetos; la primera impresión se realiza colocando un pelo sin el proceso de aclaramiento y retirándolo después de un par de minutos para que marque el patrón cuticular, y la segunda impresión se hace colocando un pelo del procedimiento del agua oxigenada para observar la médula al microscopio óptico. La identificación se lleva a cabo utilizando guías de pelos de guarda, como las de Monroy-Vilchis y Rubio (2003) y Pech-Canché et al. (2009). No obstante, es importante considerar que se necesita un mayor esfuerzo para describir y crear una guía actualizada que permita una identificación más precisa, así como para evaluar la variación considerable que existe en los patrones de la médula en el pelo de una misma especie.

Figura 4. Identificación de mamíferos a partir de: a) la comparación de estructuras dentales y b) la revisión de características de la médula del pelo de guarda. La figura "a" corresponde a dientes de la mandíbula y la figura "b" corresponde a un pelo de guarda de la rata algodonera (*Sigmodon talpescus*). Crédito, Fotos del Laboratorio de Conservación Biológica-AAC-UAEH.



La identificación de otros grupos biológicos es posible, aunque suele ser más complicado. Por ejemplo, para aves se hace uso de guías de identificación mediante las características de las plumas (las cuales suelen estar muy dañadas), picos y la condición dactilar. Para los reptiles se utilizan los patrones de las escamas y algunas partes óseas, en el caso de los artrópodos, en muchas ocasiones solo es posible llegar hasta el nivel de orden debido a la alta trituración de los artejos, y para componentes vegetales, lo común es lograr la germinación de las semillas que se extraen, además de una colecta de las especies de plantas presentes en el área de estudio como material de referencia.

En todos los casos, a pesar de los esfuerzos de identificación de las presas que consumen los carnívoros, es común que algunos de los componentes alimentarios, por sus características de desgaste o daño, no permitan una identificación precisa. Sin embargo, cada vez son más usuales los estudios en los que se realiza la identificación de las presas a partir de la extracción de ADN

(Shi et al., 2021) y por la determinación de isótopos estables (Hatch et al., 2019), pero estos análisis no son frecuentes debido a sus costos económicos.

La esencia de los trabajos sobre la alimentación de los carnívoros es enlistar y determinar de qué se alimentan en los diferentes ambientes donde se encuentran, pero ¿Cómo analizar la información?

Las métricas más comunes para analizar la composición del listado de presas son:

- Frecuencia de ocurrencia: el número de veces que ocurre una presa en el total de las excretas.
- Porcentaje de Ocurrencia: la proporción que ocupa una presa respecto al total de los recursos.
- Biomasa relativa consumida.

Además, se mide la diversidad de presas consumidas a partir de índices de diversidad¹ como el de Shannon y el de diversidad verdadera. Se realizan comparaciones de la composición alimentaria entre poblaciones y temporadas mediante pruebas estadísticas como t de Student, Chi cuadrada, ANOVA y ANCOVA.

También, se tienen métricas como la amplitud y el traslape de nicho como medidas para evaluar la gamma de recursos que utilizan y comparar su alimentación con otras especies. La amplitud de nicho se define como la extensión de los recursos que usa un organismo en el ecosistema y se pueden clasificar en dos grupos: especialistas, cuando tienen requerimientos específicos, y generalistas, cuando poseen un espectro alimentario amplio (Donovan y Welden 2002).

En la actualidad, las diferentes métricas utilizadas para el estudio de la dieta de los mamíferos carnívoros son empleadas para analizar la composición alimentaria del listado de presas que constituyen su nicho trófico. Sin embargo, se limitan al análisis de aspectos sobre la estructura de sus relaciones tróficas como componentes de las redes alimentarias que dirigen las relaciones dentro de las poblaciones (por ejemplo, a nivel de individuos y sexos) o de las comunidades que conforman los ecosistemas (entre especies), lo cual podría ser explorado mediante análisis como las redes de interacción (Martínez-Falcon et al., 2019).

Importancia de estudiar la dieta de los mamíferos carnívoros para su conservación

Determinar la alimentación de los carnívoros, además de conocer la gama de recursos que utilizan en los ecosistemas, permite estudiar su papel ecológico y determinar la competencia potencial con otros carnívoros que coexisten en la simpatría. Además, se evalúan aspectos de su dinámica poblacional sobre el uso de los recursos y sus preferencias, lo cual apoya el desarrollo de medidas de conservación y mitigación para el manejo de sus poblaciones.

¹Un índice de diversidad estima la diversidad que existe en una comunidad, de acuerdo con el número de especies, la abundancia y su distribución en el espacio evaluado. Para ver los diferentes índices da clic en el [enlace](#).

En función del análisis de la alimentación de los carnívoros, se han determinado los roles ecológicos de dos grandes grupos de mamíferos consumidores de carne. Por un lado, tenemos a los de gran tamaño cuyo peso es superior a los 10 kilogramos, como el jaguar (*Panthera onca*), el cual controla las densidades poblacionales de otras especies de animales herbívoros. Estos, potencialmente, si su tamaño no es regulado, afectan los procesos ecológicos en los ecosistemas (Davis et al., 2021). Por otro lado, están los mesocarnívoros o carnívoros de mediano tamaño, con un peso menor a los 10 kilogramos, como la zorra gris (*U. cinereoargenteus*), que además de controlar poblaciones de animales pequeños, favorecen la conectividad y la colonización de comunidades vegetales mediante la dispersión de semillas (García-Rodríguez et al., 2022).

Por otro lado, la información que se obtiene de estos estudios sirve como una herramienta para el manejo y monitoreo de sus poblaciones, especialmente si son económicamente importantes (especies cinegéticas) o especies en peligro de extinción ante problemáticas como el conflicto Humano-carnívoros, el cual radica principalmente por la depredación de la fauna doméstica y la transmisión de enfermedades. La pérdida de ganado es uno de los conflictos más comunes, aunque esto pueda ser asumido de forma equivocada en muchos casos debido a la cosmología de las personas, la cual generalmente culpa a la fauna silvestre por sus pérdidas domésticas y económicas ante el desconocimiento de los hechos, así como la falta de conciencia del cuidado de sus especies domésticas (Anaya-Zamora et al., 2017).

En otras ocasiones, el conflicto puede provenir de la percepción de un *valor mágico* de las partes de los carnívoros que le asignan algunas comunidades rurales. Por ejemplo, se cree que tener la cola de zorra o coyotes proveen al poseedor las mismas características del depredador como ingenio, astucia, etc. (Hernández-Melo et al., 2021). Este tipo de percepciones debe ser demostrado como falsa debido a que la pérdida de los depredadores, por efecto de las creencias rurales, causa un efecto en la integridad de los ecosistemas, ya que su pérdida desencadena una serie de efectos negativos en las cadenas tróficas y en los procesos ecológicos.

Un claro ejemplo de cómo la desinformación y falta de conocimiento social propició la extinción casi completa de una especie en vida silvestre fue la eliminación del lobo mexicano (*Canis lupus baileyi*), el cual fue cazado y envenenado bajo el argumento de que asesinaban a especies domésticas (Lara-Díaz et al., 2015). Pero en la actualidad, se tomaron acciones para rescatar y conservar el linaje de esta especie a través de estudios previos sobre su ecología (Lara-Díaz et al., 2015). Por otro lado, el cambio climático, la cacería ilegal y la fragmentación y degradación del hábitat son algunas otras problemáticas globales que promueven la pérdida de los carnívoros y sus roles ecológicos, pero a partir de estudios sobre la ecología, como son estudios sobre su alimentación, se han realizado algunas estrategias y planes para su conservación.

Algunos ejemplos de estrategias para la conservación de mamíferos carnívoros a partir de estudios previos sobre su alimentación son los planes de reproducción y reintroducción de las especies extintas en vida silvestre. Algunos ejemplos son:

- En Cumberland Island, Georgia, Estados Unidos, se reintrodujeron gatos monteses (*L. rufus*) como parte del esfuerzo para recuperar a la especie extirpada de la isla. Fueron monitoreados durante tres años, y sus resultados fueron positivos ante la recuperación de la población de gatos monteses debido a la relación con la disponibilidad de alimento en la isla (Baker et al., 2001).
- En España, el lince Ibérico (*L. pardinus*) es una especie que se encontró vulnerable a la extinción en vida silvestre. Pero por medio de estrategias de reproducción y recuperación por proyectos como el Life+IBERLINCE, en apoyo con el conocimiento sobre sus requerimientos alimentarios, se han logrado restaurar algunas de sus poblaciones y se evitó la pérdida de la especie.
- En México, es sabido que diversas especies han sido extirpadas de sus ecosistemas naturales, tal es el caso del lobo mexicano, para el cual se han logrado recuperar sus poblaciones debido a proyectos que promueven su reproducción y reintroducción. Estos desarrollan planes de manejo de las poblaciones reintroducidas en el país, apoyados por estudios previos realizados en Estados Unidos sobre su alimentación (Saldívar Burrola, 2015; Reyes Díaz, 2021).

Además de los proyectos para recuperar y evitar la extinción de las especies, los estudios sobre la dieta de los carnívoros son fundamentales para llevar a cabo planes de control biológico de poblaciones de animales que potencialmente dañan a los ecosistemas. Tal fue el caso de la translocación de zorros rojos (*Vulpes vulpes*) en la Región de Murcia, España, para regular las poblaciones del conejo de monte (*Oryctolagus cuniculus*), el cual es una presa altamente depredada por el zorro cuando es abundante en los ecosistemas (Pascual-Rico et al., 2023).

Es importante considerar que el estudio de la alimentación de los carnívoros ha recibido gran atención en Estados Unidos, mientras que en México no se le ha dado el interés suficiente a pesar de la variedad de especies existentes. Por tanto, hace falta realizar un esfuerzo mayor en nuestro país que permita realizar estudios continuos y sistemáticos, que evalúen a través del tiempo cómo se puede ver modificada su alimentación y que esta información apoye en estrategias para su conservación.

Finalmente, "Para conservar, hay que saber qué conservar". Los estudios que determinan la alimentación de los carnívoros resultan ser esenciales para comprender su papel en procesos ecológicos y evolutivos, y la información que se genere sea de utilidad para su conservación y el manejo de sus poblaciones. Por tanto, reconocer los componentes de gran importancia en su dieta es necesario para implementar estrategias que favorezcan su supervivencia desde aspectos fundamentales como es su alimento. Sin los recursos alimentarios requeridos, su éxito de supervivencia se vería limitado.

Referencias

- ❖ Alanís-Hernández L. (2016). *Alimentación del linco (*Lynx rufus*) en la región de Nopala-Hualtepec, Hidalgo* [Tesis de licenciatura]. Universidad Autónoma del estado de Hidalgo.
- ❖ Anaya-Zamora, V., López-González, C. A. y Pineda-López, R. F. (2017). Factores asociados en el conflicto humano-carnívoro en un área natural protegida del centro de México. *Ecistemas y recursos agropecuarios*, 4(11), 381-393. <https://doi.org/10.19136/era.a4n11.1108>
- ❖ Aranda, M. (2000). *Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México*. Instituto de Ecología. México.
- ❖ Baker, L. A., Warren, R. J., Diefenbach, D. R., James, W. E. y Conroy, M. J. (2001). Prey selection by reintroduced bobcats (*Lynx rufus*) on Cumberland Island, Georgia. *The American Midland Naturalist*, 145(1), 80-93. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2001\)145\[0080:PSBRBL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2001)145[0080:PSBRBL]2.0.CO;2)
- ❖ Davis R. S., Yarnell, R. W., Gentle, L. K., Uzal, A., Mgoola, W. O. y Stone, E. L. (2021). Prey availability and intraguild competition regulate the spatiotemporal dynamics of a modified large carnivore guild. *Ecology and Evolution*, 11(12), 7890-7904, pp. <https://doi.org/10.1002/ece3.7620>
- ❖ Donovan T. M. y C. W. Welden. (2002). *Spreadsheet exercises in ecology and evolution. Part II: Niche breadth and resource partitioning*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, U.S.A. 289-298 pp. <https://n9.cl/6gc1z>
- ❖ Elbroch, M. (2003). *Mammal tracks and sign: a guide to North American species*. Stackpole Books, Mechanicsburg, Pennsylvania.
- ❖ García-Rodríguez, A., Albrecht, J., Farwig, N., Frydryszak, D., Parres, A., Schabo, D. G. y Selva, N. (2022). Functional complementarity of seed dispersal services provided by birds and mammals in an alpine ecosystem. *Journal of Ecology*, 110(1), 232-247 pp. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13799>
- ❖ Hatch, K. A., Kester, K. A., Auger, J., Roeder, B. L., Bunnell, K. y Black, H. L. (2019). The effect of sex, age, and location on carnivory in Utah black bears (*Ursus americanus*). *Oecologia*, 189(4), 931-937. <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04385-1>
- ❖ Hernández-Melo, J.A., G. Sánchez-Rojas y J. Bravo-Cadena. (2021). Conocimiento, creencias y uso de mamíferos medianos y grandes en Atotonilco el Grande. En: *La biodiversidad en Hidalgo. Estudio de Estado*, CONABIO, México, pp. 341-348.
- ❖ Landry, S. M., Roof, J. E., Rogers, R. E., Welsh, A. B., Ryan, C. W. y Anderson, J. T. (2022). Dietary Patterns Suggest West Virginia Bobcats Are Generalist Carnivores. *Journal of Fish and Wildlife Management*, 13(2), 447-459. <https://doi.org/10.3996/JFWM-22-001>
- ❖ Lara-Díaz, N. E., López-González, C. A., coronel-Arellano, H. y CruzRomo, J. L. (2015). Nacidos libres: en camino a la recuperación del lobo mexicano. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. *Biodiversitas*, 119, 1-6. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.13399.88483>

- ❖ Martínez-Falcón AP, Martínez-Adriano CA. y Dáttilo W. (2019) Redes complejas como herramientas para estudiar la diversidad de las interacciones ecológicas. En: Moreno CE (Ed) *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/ Libermex, Ciudad de México, 265-283 pp.
- ❖ Monroy-Vilchis, O. y R. Rubio. (2003). *Guía de identificación de mamíferos terrestres del Estado de México, a través del pelo de guardia*. UAEM. 121 pp. <https://doi.org/10.22201/ie.20074484e.2009.13.1.33>
- ❖ Morin, D. J., Higdon, S. D., Holub, J. L., Montague, D. M., Fies, M. L., Waits, L. P. y Kelly, M. J. (2016). Bias in carnivore diet analysis resulting from misclassification of predator scats based on field identification. *Wildlife Society Bulletin*, 40(4), 669-677. <https://doi.org/10.1002/wsb.723>
- ❖ Pascual-Rico, R., Rodríguez, R. P. y García, J. A. M. (2023). Comportamiento espacial de depredadores translocados para control biológico: el caso del zorro rojo en el sureste ibérico. *Ecosistemas*, 32(2), 2409-2409. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2409>
- ❖ Palomares, F., Godoy, J. A., Píriz, A., O'Brien, S. J. y Johnson, W. E. (2002). Faecal genetic analysis to determine the presence and distribution of elusive carnivores: design and feasibility for the Iberian lynx. *Molecular ecology*, 11(10), 2171-2182. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01608.x>
- ❖ Pech-Canche, J. M., Sosa-Escalante, J. E. y Cruz, M. E. K. (2009). Guía para la identificación de pelos de guardia de mamíferos no voladores del Estado de Yucatán, México. *Revista Mexicana de Mastozoología (Nueva época)*, 13(1), 7-33pp. <https://doi.org/10.22201/ie.20074484e.2009.13.1.33>
- ❖ Reyes-Díaz, J. L., López-González, C. A. y Díaz, N. E. L. (2022). ¡Qué dientes tan grandes tienes! Un vistazo a la dieta del lobo mexicano. *Revista Digital Universitaria*, 23(2). <http://doi.org/10.22201/cuaieed.16076079e.2022.23.2.2>
- ❖ Rose, C. y Prange, S. (2015). Diet of the Recovering Ohio Bobcat (*Lynx rufus*) with a Consideration of Two Subpopulations. *The American Midland Naturalist*, 173(2), 305-317 pp. <https://doi.org/10.1674/amid-173-02-305-317.1>
- ❖ Saldívar Burrola, L. L. (2015). *Hábitos alimentarios del lobo mexicano (Canis lupus baileyi) en el noroeste de Chihuahua* [Tesis de licenciatura] Universidad Autónoma de Ciudad Juárez.
- ❖ Shi, Y., Hoareau, Y., Reese, E. M. y Wasser, S. K. (2021). Prey partitioning between sympatric wild carnivores revealed by DNA metabarcoding: a case study on wolf (*Canis lupus*) and coyote (*Canis latrans*) in northeastern Washington. *Conservation Genetics*, 22(2), 293-305. <https://doi.org/10.1007/s10592-021-01337-2>