

UNIVERSIDAD PERUANA CAYETANO HEREDIA

**FACUTAD DE CIENCIAS Y FILOSOFIA ALBERTO
CAZORLA TALLERI**



**"Patrones de actividad e influencia del ciclo
lunar en la actividad de una comunidad
animal del Parque Nacional del Manu"**

Alejandro Parodi Parodi

Tesis para optar el Título de Licenciado en Biología

Lima - Perú

2015

Asesor:

Dr. Wilfredo Gonzáles Lozada

Jurado Calificador:

Presidente: Dr. José Pérez Zúñiga

Secretario: Dr. Michael Valqui Haase

Vocal: Lic. Katya Balta Abadie

A los guardaparques del Parque Nacional del Manu.

Agradecimientos

A Alicia Kuroiwa por ser una excelente mentora desde que nos conocimos y por darme la oportunidad de trabajar en su equipo en numerosas ocasiones, incluyendo este último "trabajito" del cual salió nada menos que mi tesis de licenciatura.

A mi gran amigo Alonso Bussalleu por coordinar y ejecutar de manera exitosa toda la fase de campo de la campaña de trampas cámara y por todos sus aportes, sugerencias y conocimientos compartidos durante la elaboración de la propuesta de este estudio.

A todos los guardaparques que participaron en la instalación y recojo de cámaras. Si bien no entré al campo a instalar y recoger las cámaras con ustedes, estoy seguro que su conocimiento y destreza en el monte fue un factor clave para el éxito del proyecto. Agradezco también a Carlos Nieto, John Flórez y Nelson Anaya quienes desde las oficinas del Parque Nacional del Manu fueron claves para la ejecución de la campaña.

A Leonardo Maffei por su ayuda en la identificación de mamíferos en los casos más difíciles y por haber leído atentamente la propuesta y tesis, dándome siempre sus recomendaciones para mejorar ambos documentos. A Patricia Álvarez del proyecto TEAM por su ayuda en la identificación de las aves.

A todo equipo de Wildlife Conservation Society (WCS) - Perú, especialmente a Alejandra Anchante, Janeth Ojeda y Armando Mercado.

A las siguientes instituciones por brindar apoyo económico, técnico e institucional: SERNANP, WCS, Jaguar Conservation Program (JCP), AIDER, TEAM Network, San Diego Zoo Global.

Al profesor Wilfredo Gonzáles, quien gentilmente aceptó asesorarme en el desarrollo de esta tesis a pesar de estar corto de tiempo. Gracias por el conocimiento transmitido durante este proceso y durante las clases cuando fui su estudiante.

A la profesora Luz Carbajal por sus recomendaciones para el componente estadístico de este trabajo.

A mi esposa Cristina y a mi hermanos Gonzalo Parodi y Carlos Menacho por la motivación.

Y finalmente quiero agradecer a mis padres por haberme dado la oportunidad de escribir esta tesis en el lugar más adecuado que conozco para desconectarse y escribir: Cangrejos.

ÍNDICE

| | |
|--|----|
| RESUMEN | 1 |
| ABSTRACT | 2 |
| I. INTRODUCCIÓN | 3 |
| II. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS..... | 5 |
| 1. Hipótesis | 5 |
| 2. Objetivos | 5 |
| 2.1. <i>Objetivo general</i> | 5 |
| 2.2. <i>Objetivos Específicos</i> | 5 |
| III MATERIALES Y MÉTODOS | 6 |
| 1. Área de estudio | 6 |
| 2. Colecta de datos | 6 |
| 3. Análisis de datos | 10 |
| 3.1. <i>Procesamiento de información</i> | 10 |
| 3.2. <i>Patrones de actividad</i> | 10 |
| 3.3. <i>Influencia de la luna</i> | 12 |
| IV. RESULTADOS..... | 16 |
| 1. Patrones de actividad..... | 16 |
| 2. Influencia de la luna en la actividad..... | 20 |
| V. DISCUSIÓN | 24 |
| 1. Patrones de actividad..... | 24 |
| 1.1. <i>Especies menores a 10 kg</i> | 24 |
| 1.2. <i>Especies mayores a 10 kg</i> | 29 |
| 2. Influencia de la luna en la actividad..... | 33 |
| V. CONCLUSIONES..... | 37 |
| VI. RECOMENDACIONES | 38 |
| VII. BIBLIOGRAFÍA | 39 |
| ANEXOS | 52 |

RESUMEN

Diversas especies de animales son activas durante distintas horas del día. Incluso en una misma especie, el patrón de actividad puede variar geográficamente. El presente proyecto presenta los patrones de actividad de una comunidad animal del Parque Nacional del Manu y evalúa si las especies cumplen con la relación tamaño corporal - patrón de actividad establecida por Van Schaik & Griffiths (1996), en la cual las especies pequeñas e intermedias presentan patrones de actividad diurnos o nocturnos, mientras que las especies grandes tienden a estar activas durante el día y la noche (catemeralidad). En las especies pequeñas e intermedias la relación tamaño corporal - patrón de actividad se cumple en todos los casos, sin embargo en las especies grandes esta relación se cumple parcialmente ya que *Myrmecophaga tridactyla* y *Pecari tajacu* evidencian actividad diurna. Adicionalmente, se evaluó si las distintas fases del ciclo lunar influyen en la actividad de las especies con actividad nocturna. Únicamente, dos de seis especies estudiadas: *Cuniculus paca* y *Dasypus novemcinctus* disminuyeron su actividad a medida que se incrementó el brillo lunar, posiblemente en respuesta a un comportamiento antidepredatorio.

ABSTRACT

Different animal species are active during different parts of the day cycle. Even in a same species, activity patterns can change geographically. This project shows the activity patterns of an animal community in Manu National Park and evaluate whether species fulfill the Van Schaik & Griffiths (1996) body weight - activity relationship, where small and medium species are active during day or night, and big species are cathemeral (active both day and night). While small and medium species fulfilled the rule in most cases, two big species: *Myrmecophaga tridactyla* and *Pecari tajacu* do not comply with it, showing both diurnal activity. Furthermore, this study evaluated the effect of moonlight in the activity of nocturnal species, finding that two of six species, *Cuniculus paca* and *Dasyus novemcinctus*, decreased their activity with increasing moonlight, probably in response to an antidepredatory behavior.

I. INTRODUCCIÓN

El horario de actividad y de reposo son dos aspectos fundamentales del comportamiento de una especie que implican un balance entre los distintos costos y beneficios (1,2). Por ende, los animales deben optimizar la cantidad de tiempo que se encuentran activos a fin de satisfacer necesidades energéticas y reducir costos asociados (3), como el riesgo a ser depredados (4) o el estrés térmico (5).

La rotación de la tierra genera ciclos regulares de luz y oscuridad que estructuran el ambiente de la mayoría de organismos (6), haciendo que algunas especies sean: principalmente activas durante el día, principalmente activas durante la noche, altamente activas durante el crepúsculo (amanecer y atardecer), o activas durante el día y la noche (catemerales). Diversos factores pueden limitar la actividad de los animales a períodos principalmente diurnos o nocturnos. Restricciones morfo fisiológicas —particularmente en el sistema visual y la morfología de los ojos (7)— y aspectos ecológicos —como la diferenciación de nichos que reduciría la competencia directa (8-9) y la depredación (10) — podrían generar presiones selectivas para que las especies concentren su actividad ya sea durante el día o la noche. Por otro lado, especies crepusculares y catemerales parecen tener adaptaciones intermedias (11) y su comportamiento puede variar entre especies e individuos de acuerdo a diversos factores como: estaciones (12), estructura del hábitat (13), disponibilidad de alimento, edad (14), temperatura (15), o riesgo de depredación (12, 16, 17).

Un estudio realizado en los bosques tropicales de Indonesia, encontró una relación entre el tamaño corporal de las especies y el periodo de actividad (Van 18). Los autores evidencian que los mamíferos grandes (>10 kg) tienden a tener un patrón de actividad catemeral, es decir pueden estar activos durante el día y la noche, mientras que los mamíferos pequeños (<10 kg) pueden ser diurnos o nocturnos. Los autores sugieren que la catemeralidad permite a los animales grandes, que tienen requerimientos energéticos mayores que los pequeños, forrajear en cualquier momento del día, aumentando hasta en dos

veces el consumo de comida que un animal exclusivamente diurno o nocturno. Un estudio previo realizado en una comunidad de mamíferos frugívoros y folívoros de los bosques tropicales de Gabón (África) encontró la misma relación entre el tamaño corporal y el periodo de actividad (10). Por lo tanto, es probable que la presión hacia la actividad catemeral sea mayor para los animales grandes (10, 18).

Por otro lado, se ha comprobado que en ciertas especies de hábitos nocturnos, la intensidad del brillo lunar puede influenciar su comportamiento (13, 19-21), provocando en algunos casos comportamientos de fobia lunar, es decir, menos actividad en noches de alto brillo lunar (22) y, en otros casos, filia lunar (23) donde la actividad es mayor en noches de alto brillo lunar. Se ha dicho que este comportamiento puede variar entre taxones, siendo las especies que muestran filia lunar, las que derivan de órdenes generalmente diurnos, mientras que las que muestran fobia lunar provienen de taxones nocturnos (24). En el neotrópico varios estudios han encontrado diferentes comportamientos con respecto a la intensidad del brillo lunar, incluso tratándose de la misma especie (15, 22, 25-29), lo que parece indicar que la actividad animal en luna llena, no depende únicamente del taxón de origen, sino también de aspectos ecológicos y ambientales.

En la Amazonia son pocos los estudios que han evaluado la influencia del ciclo lunar en la actividad de las comunidades nocturnas. Estudios con especies puntuales como *Cuniculus paca*, *Tapirus terrestris* (26), *Leopardus pardalis* y pequeños roedores del género *Proechimys* (24), encontraron que el incremento en el brillo lunar no tiene influencia en los niveles de actividad de estas especies. Entender el comportamiento de otras especies nocturnas en las distintas fases del ciclo lunar resulta importante para conocer cómo las especies se adaptan y persisten ante las distintas condiciones impuestas por el ecosistema en el cual habitan.

En el presente estudio evaluamos los patrones de actividad de una comunidad de mamíferos y aves terrestres en el bosque de tierras bajas del Parque Nacional del Manu (Madre de Dios - Perú).

II. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

1. Hipótesis

- Debido a los mayores requerimientos energéticos, se espera que las especies grandes mayores a 10 kg tengan un patrón de actividad catemeral (activos de día y de noche), mientras que las especies pequeñas menores a 10 kg muestren patrones de actividad principalmente diurnos o nocturnos.
- Se espera que en respuesta a comportamientos de filia o fobia lunar la actividad de las especies de hábito nocturno varíe a medida que la porción iluminada de la luna se incrementa por el efecto del ciclo lunar.

2. Objetivos

2.1. *Objetivo general*

Conocer los patrones de actividad de una comunidad de mamíferos y aves terrestres en el Parque Nacional del Manu.

2.2. *Objetivos Específicos*

- Determinar si los patrones de actividad de los mamíferos y aves terrestres cumplen la relación tamaño corporal - actividad.
- Evaluar si una variable ambiental como la intensidad del brillo lunar, tiene influencia en la actividad de las especies con actividad nocturna.

III MATERIALES Y MÉTODOS

1. Área de estudio

El estudio se realizó en los bosques de tierras bajas (aprox. 400 m.s.n.m.) del Parque Nacional del Manu, un Área Natural Protegida (ANP) de más de 1.7 millones de hectáreas, ubicada en las regiones de Cusco y Madre de Dios en el sur de Perú, considerada una de las áreas tropicales protegidas más importantes del mundo (30). La precipitación más baja en el área de estudio se da en el mes de julio, alcanzando 3.8 mm, mientras que la más alta se da en el mes de noviembre con 86.5 mm (31).

Específicamente, la toma de datos se realizó en los alrededores de tres localidades cercanas entre ellas: Puesto de Control y Vigilancia Pakitza (Lat -11.944624°, Long -71.283097), Estación Biológica Cocha Cashu (Lat -11.888230°, Long -71.407547°) y campamento base en la cuenca del río Cumerjali (Lat -11.980115°, Long -71.675819°). El área total cubierta por las tres localidades, considerando un borde de 2.5 km, fue de 1284 km² (ver Mapa 1). Las dos primeras localidades, Pakitza y Cocha Cashu, se encuentran en el curso medio del río Manu. La vegetación en esta zona posee una o dos capas de dosel y una variada y numerosa cantidad de vegetación arbustiva y herbácea que componen el sotobosque (32). Más de 1850 especies de plantas han sido reportadas a lo largo de la cuenca del río Manu (33).

2. Colecta de datos

Los datos utilizados en el presente estudio provienen de una campaña de trampas cámara realizada entre los meses de julio y octubre del año 2014 en el Parque Nacional del Manu; llevada a cabo por el Servicio Nacional de Áreas Naturales Protegidas por el Estado (SERNANP) y Wildlife Conservation Society (WCS). Personal de WCS y guardaparques del Parque Nacional del Manu instalaron un total de 95 trampas cámara con sensores de movimiento (Reconyx® hechas en USA y Bushnell® hechas en China), en tres localidades (ver Mapa 1) de la siguiente manera:

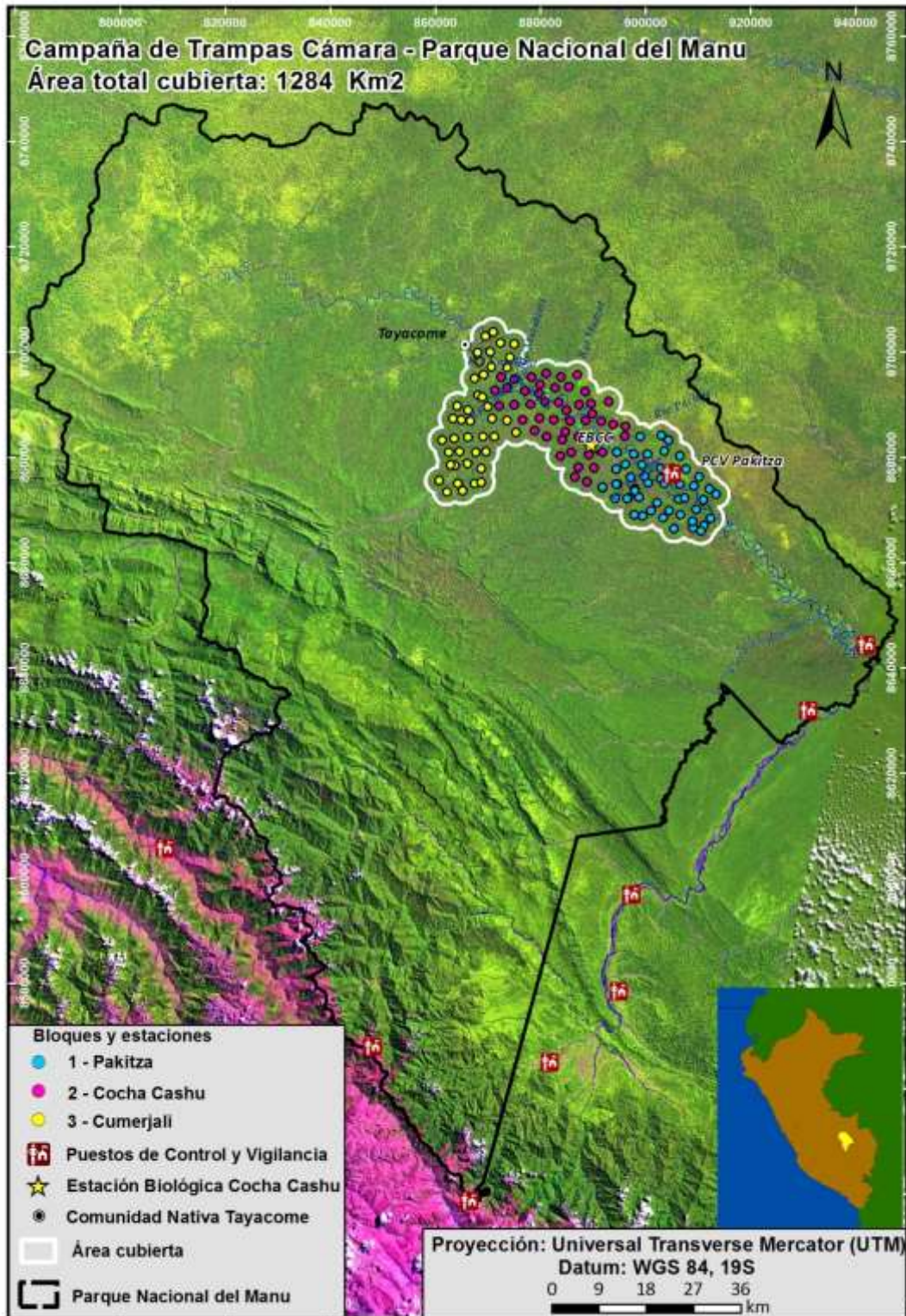
- 91 cámaras distribuidas en 46 estaciones entre el 18 de julio al 23 de agosto de 2014 en los alrededores del Puesto de Vigilancia Pakitza, haciendo un total de 1449 trampas noches.

- 95 cámaras distribuidas en 48 estaciones entre el 24 de agosto al 27 de setiembre de 2014 en los alrededores de la Estación Biológica Cocha Cashu, haciendo un total de 1437 trampas noches.

- 82 cámaras distribuidas en 42 estaciones entre el 30 de setiembre al 05 de noviembre de 2014 en los alrededores de un campamento instalado en la cuenca del río Cumerjali, haciendo un total de 1365 trampas noches.

Debido a que el principal objetivo de esta campaña de trampas cámara fue estimar la densidad de jaguares en el área de estudio, el único criterio utilizado para el diseño de la ubicación de las cámaras en campo fue determinado por el área de acción mínima de una hembra adulta (34). De esta manera, la separación entre estaciones fue de 2.5 km en la mayoría de casos y si bien las cámaras estuvieron distribuidas en hábitats como playas de arena, quebradas, bosques estacionalmente inundables, bosques no inundables y parches de bambú (*Guadua* spp.), la cantidad de cámaras no fue la misma en cada hábitat ya que el objetivo del estudio no estuvo relacionado al uso de hábitat, sino más bien a aspectos poblacionales. Incluso se evito poner las cámaras muy cerca a ríos y quebradas para evitar que estas sean arrastradas ante el incremento del nivel del agua.

La ubicación geográfica de cada estación fue introducida a equipos GPS previo al ingreso a campo. Una vez en campo, éstos fueron utilizados, conjuntamente con brújulas, para que el personal de WCS y los guardaparques del Parque Nacional del Manu lleguen a la ubicación establecida para cada estación. Los jaguares son animales que tienen patrones de manchas y rosetas distintos entre individuos, por lo tanto la mayoría de estaciones estuvieron conformadas por dos cámaras instaladas (una Bushnell y una Reconyx) una frente a la otra para lograr capturar los dos lados (izquierdo y derecho) de cada jaguar que transitara y así aumentar la probabilidad de identificar cada individuo por sus patrones de manchas.



Mapa 1. Campaña de trampas cámara en el Parque Nacional del Manu. Imagen LANDSAT. Se utilizó la combinación de bandas 4, 3, 2 para obtener colores naturales.

Las cámaras Reconyx® fueron programadas para tomar diez fotos consecutivas (1 foto/segundo) cada vez que el sensor detectase movimiento. Luego de la décima foto, las cámaras fueron programadas para que no tomen fotos por el lapso de un minuto. De esta manera, una cámara después de haber tomado la décima foto, no tomó fotos por el lapso de un minuto así haya continuado el movimiento. La finalidad de esta programación fue evitar que los animales que se quedaron mucho tiempo frente a las cámaras generen decenas de fotos desperdiciadas que ocupen las memorias y reduzcan la vida de las baterías (35). Las cámaras Bushnell® fueron programadas para tomar tres fotos consecutivas (1 foto/segundo) y tener un lapso de espera de un minuto. Las diferencias en el número de fotos consecutivas entre ambas cámaras se debe a que las Reconyx® son más modernas que la Bushnell® y permiten tomar mayor número de fotos, aumentando la probabilidad de obtener una foto nítida de los individuos que se quieran reconocer. Teniendo en cuenta que cada estación estuvo compuesta por una cámara Reconyx® y una cámara Bushnell®, la diferencia entre el número de fotos consecutivas que puede tomar cada modelo de trampa cámara no tuvo ninguna influencia en los datos utilizados en este estudio.

La metodología para la instalación de las trampas cámara es la misma descrita por Silver (36) en 2004. Una vez llegado al punto donde debería ir cada estación, se buscó y eligió el lugar más cercano con posibilidades que los jaguares caminen (senderos de animales, bordes de río, playas, caminos con evidencia de su presencia, etc.). Las cámaras fueron amarradas a árboles a una altura aproximada de 50 cm con respecto al suelo, orientadas de tal manera que una mire a la otra (perpendicular a la dirección que se espera que pase el animal) y tratando que la separación entre ambas sea de al menos 2 metros para poder tener fotos claras y completas. Un atrayente olfativo (perfume Chanel n°5) fue instalado en medio de las dos cámaras (37). El perfume se roció en un pedazo de algodón que fue pegado a una estaca y protegido con una botella de plástico invertida para protegerlo de la lluvia o de que sea arrancado por algún animal (35). Cabe mencionar que el atrayente no atrae animales desde distancias muy largas y sirve básicamente para que el

jaguar que pase entre las cámaras, permanezca mayor tiempo (distráido por el olor) y se tomen varias fotos de la especie que faciliten su identificación (37-39). La vegetación presente entre las dos cámaras fue removida con la ayuda de machetes a fin de evitar que pequeñas plantas movidas por el viento accionen el sensor. Antes de retirarse de cada estación las personas que instalaron las cámaras simularon el movimiento de un animal para asegurarse que las cámaras funcionen. Las cámaras fueron recogidas de acuerdo a las fechas mencionadas líneas arriba y se procedió a almacenar las fotos en una computadora.

3. Análisis de datos

3.1. *Procesamiento de información*

Las fotografías fueron procesadas y sistematizadas utilizando un software procesador de fotos de trampas cámaras desarrollado por WCS Bolivia (40). En primer lugar se ingresó un directorio con los datos de la campaña: nombre del bloque, códigos de estaciones, códigos de cámaras y coordenadas UTM de cada estación. Luego las fotos fueron cargadas al software. Cada una de las fotos fue revisada y se llenaron los siguientes campos: nombre científico, nombre común, sexo del individuo (en los casos donde fue posible diferenciar), número de individuos y observaciones. Los datos de fecha y hora fueron extraídos por el mismo programa utilizando la meta data de cada foto.

3.2. *Patrones de actividad*

Cada fotografía tiene registrada la hora y fecha. Los patrones de actividad fueron calculados utilizando la hora de captura de cada evento independiente. Para ello se consideró un evento como independiente siempre y cuando haya cumplido al menos uno de los siguientes criterios (41):

- Fotografías consecutivas de diferentes individuos de la misma o diferente especie.
- Fotografías consecutivas de individuos de la misma especie tomadas con un lapso mayor a 30 minutos.

- Fotografías no consecutivas de individuos de la misma especie (si hay una fotografía de otra especie entre fotografías de la especie objeto).

Para este análisis se seleccionaron únicamente a las especies de mamíferos que tuvieron más de 10 eventos independientes y a las aves terrestres. La hora de captura de los eventos independientes fue clasificada en intervalos de una hora (desde las 00:00 hasta las 23:00) para la generación de los gráficos de actividad por especie. Los gráficos fueron generados en el software R Studio (42) utilizando el paquete de gráficos ggplot2 (43).

En estudios previos (18), los autores establecieron las categorías de registro diurno, nocturno y crepuscular basándose en la luz de fondo de cada foto y la tonalidad de la piel del animal. En la actualidad, las trampas cámara poseen relojes internos que permiten saber con exactitud la hora de cada fotografía. Por lo tanto, sabiendo la hora de salida y puesta del sol es posible saber si el evento fue diurno, nocturno o crepuscular. Cada evento fue clasificado de la siguiente manera:

- Si el evento ocurrió entre la salida del sol y la puesta del sol, este fue considerado como un evento diurno.

- Si el evento ocurrió entre una hora después de la puesta del sol y una hora antes de la salida del sol del día siguiente, este fue considerado como nocturno.

- Si el evento ocurrió en el lapso de una hora antes de la salida del sol o hasta una hora después de la puesta del sol, este fue considerado como crepuscular (44).

La hora de salida y puesta del sol para cada día se obtuvo por medio del software Moonrise (45).

Una vez clasificado cada evento de captura como diurno, nocturno o crepuscular, se procedió a clasificar las especies como diurnas, nocturnas o catemerales aplicando el criterio establecido por Van Schaik & Griffiths (18) en 1996. Adicionalmente se agregó la categoría crepuscular siguiendo los criterios

de Gómez *et al* (44). De esta manera, los criterios para clasificar a las especies fueron los siguientes:

- La especie será clasificada como "Diurna" si menos del 10 % de observaciones ocurren de noche (18).

- La especie será clasificada como "Nocturna" si más del 90% de observaciones ocurren durante la noche (18).

- A la especie que tenga el porcentaje de actividad nocturna entre 10 y 90% se le realizará el Test Binomial (46) para determinar si el porcentaje de fotos nocturnas realmente se desvía del 10% o 90% de actividad nocturna. Si la desviación es significativa ($P < 0.05$), la especie será clasificada como "Catemeral" (18). Si la desviación no es significativa, lo cual quiere decir que el porcentaje de fotos nocturnas no se desvía lo suficiente de 10% o 90%, la especie será clasificada como "Diurna (c)" si el porcentaje de actividad nocturna es cercano al 10% o como "Nocturna (c)" si el porcentaje de actividad nocturna es cercano a 90% .

- La especie será clasificada como "Crepuscular" si más del 50 % de fotos ocurren durante el crepúsculo (44). Si alguna especie cuenta con alta actividad crepuscular pero esta no llega al 50%, se procederá a hacer un Test Binomial (46) para determinar si estadísticamente es distinto 50 %. Si la desviación no es significativa ($P > 0.05$), la especie será clasificada como "Crepuscular", de lo contrario será clasificada como "Catemeral".

3.3. *Influencia de la luna*

Para el análisis de la influencia del ciclo lunar se seleccionaron a las especies que tuvieron más de 50% de actividad nocturna y se tomaron en cuenta únicamente a las capturas que ocurrieron durante la noche y el crepúsculo.

En promedio, un ciclo lunar (desde luna nueva hasta luna llena, o viceversa) tiene una duración de 15 días, por lo tanto para categorizar las fases de la luna se utilizó una escala de 15 puntos, siendo 0 un día de luna nueva y 14 un día de luna llena (22). Utilizando el software Quickphase Pro (BlueMarmot.com) y la fecha de captura de cada evento, se determinó la porción iluminada de la

luna (0% igual a luna nueva, 100% igual a luna llena) para cada evento de captura. Seguidamente, cada evento fue clasificado de 0 a 14 dependiendo del porcentaje de brillo lunar (0= 0%, 7 = 50% y 14=100%). A pesar que la nubosidad afecta la intensidad con la que la luz de la luna llega a la superficie, esta no pudo ser medida en las estaciones. Por lo tanto, el análisis asume que la nubosidad debilitará las relaciones existentes entre la fase lunar y la actividad.

Para medir la actividad durante las distintas fases lunares fue necesario utilizar un índice que permita estandarizar la medida de actividad, ya que el esfuerzo de muestreo (número de cámaras activas x número de días) no fue el mismo en todas las fases lunares. No utilizar un índice en estos casos podría conllevar a malinterpretar los resultados puesto a que si se encuentra que en una fase determinada hay más capturas que en otra fase, esta diferencia podría deberse a que una fase tuvo mayor número de noches muestreadas o mayor número cámaras instaladas que la otra y por ende la mayor cantidad de capturas en dicha fase lunar podría deberse a cuestiones metodológicas, mas no en respuesta a comportamientos de fobia o filia lunar.

La actividad fue medida para cada especie por el índice número de capturas/ 100 trampas noche, que se obtuvo dividiendo la frecuencia de capturas en cada fase lunar, entre el esfuerzo medido por el número de trampas noche para cada fase lunar, y multiplicando todo por 100 (35). Una vez calculado el índice de actividad para cada fase lunar, se utilizó el test de Shapiro-Wilk para comprobar si los datos de actividad de cada especie seguían una distribución normal. A excepción de *Sylvilagus brasiliensis* ($W=0.8653$, $P=0.02$) los datos de actividad de todas las especies siguen una distribución normal (*Cuniculus paca* $W=0.9427$, $P=0.417$; *Dasyus novemcinctus* $W=0.9676$, $P=8475$; *Didelphis marsupialis* $W=954$, $P=0.45$; *Leopardus pardalis* $W=9423$, $P=4115$; *Tapirus terrestris* $W=0.9478$, $P=0.491$). Los datos de actividad de *Sylvilagus brasiliensis* se normalizaron utilizando la transformación arco-seno, también conocida como transformación angular (47). Seguidamente, regresiones lineales y cuadráticas fueron hechas para determinar si las fases de la luna tienen influencia en la actividad de las especies seleccionadas, sin embargo, al ser los modelos

lineales los que mejor explicaron el efecto de la luna en la actividad de las especies seleccionadas, estos fueron los únicos que se incluyeron en los resultados.

Aquellas especies que mostraron comportamientos de fobia o filia lunar fueron seleccionadas para un siguiente análisis. Considerando que a lo largo del ciclo lunar el tiempo de permanencia de la luna en el cielo no es constante durante la noche y que este varía entre días (ver Figura 1), se esperaría que independientemente de la fase lunar, las especies con fobia o filia lunar manifiesten este comportamiento solo durante las horas que la luna está presente en el cielo.

Para ello se evaluó si existen diferencias de actividad entre los momentos de oscuridad cuando la luna estuvo 0-25% iluminada y los momentos en los que la luna estuvo en el cielo en las noches con mayor intensidad lunar (76-100%). Adicionalmente, se evaluó si la actividad durante las noches de alta intensidad lunar (76-100%) fue diferente cuando la luna estuvo en el cielo a que cuando la luna no estuvo en el cielo. Se comprobó mediante el test de Kolmogorov-Smirnov que los datos no seguían una distribución normal (*Cuniculus paca* $P=0.01$; *Dasypus novemcinctus* $P<0.0001$), por lo tanto, para las comparaciones se usó el test no paramétrico de Mann-Whitney, específico para comparar dos tratamientos cuyos datos no están distribuidos normalmente. Todos los análisis fueron hechos en el software R Studio (42) y los gráficos se hicieron utilizando el paquete ggplot2 (43).

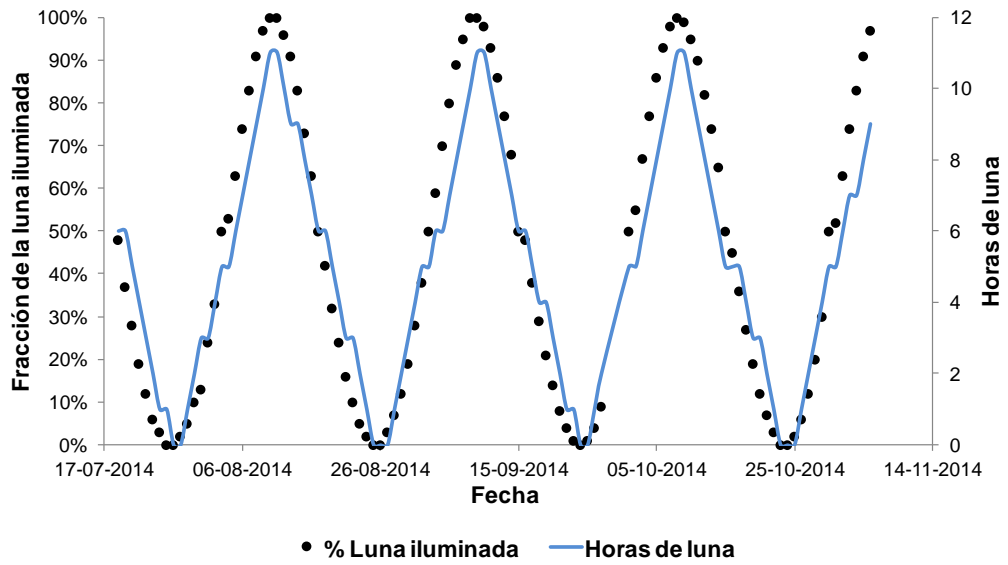


Figura 1. La fracción iluminada de la luna y el tiempo de permanencia de esta en el cielo no es el mismo en todos los días.

IV. RESULTADOS

1. Patrones de actividad

La campaña de trampas cámara en el Parque Nacional del Manu registró un total de 4180 capturas, de las cuales 1647 fueron de Pakitza, 1417 de Cocha Cashu y 1116 de Cumerjali. En total se registraron 30 especies de mamíferos, 37 especies de aves y 2 especies de reptiles. Los patrones de actividad de los mamíferos con más de 10 capturas y de las aves terrestres con más de 100 capturas se resumen en la Tabla 1, y los gráficos de actividad para cada especie se pueden apreciar en la Figura 2.

Como se puede apreciar en la Tabla 1, los resultados obtenidos demuestran que en la mayoría de casos la hipótesis que predice la actividad diurna o nocturna en especies con peso corporal menor a 10 kg se cumple, mientras que en las especies con peso corporal mayor a 10 kg, la hipótesis que predice la catemeralidad se cumple parcialmente.

Las especies con peso corporal menor a 10 kg como *Dasyprocta variegata* "añuje", *Myoprocta pratti* "acuchi verde", *Sciurus sp.* "ardilla", *Eira barbara* "manco" y todas las especies de aves: *Tinamus major & tao* "Perdiz", *Mitu tuberosum* "paujil" y *Psophia leucoptera* "trompetero", muestran patrones de actividad diurnos, mientras que *Cuniculus paca* "paca" y *Dasyopus novemcinctus* "armadillo" (Figura 2) son nocturnos. *Didelphis marsupialis* "zarigüeya" tuvo 87% de actividad nocturna, 12% de actividad crepuscular y 1% de actividad diurna. Considerando que los únicos dos registros diurnos para esta especie ocurrieron minutos antes de la puesta del sol, justo antes del inicio del crepúsculo, queda claro que la especie es de hábito nocturno (Figura 2). *Atelocynus microtis* "perro de orejas cortas", una especie que tuvo bajo número de capturas (N=12), mostró un patrón de actividad mayormente diurno, (test binomial $P=0.341$), con algunas capturas nocturnas (ver Tabla 1 y Figura 2). La única especie que muestra un patrón de actividad crepuscular es *Sylvilagus brasiliensis* (test binomial $P=0.4193$).

Las especies con peso corporal mayor a 10 kg que fueron significativas en el test binomial y que por lo tanto son catemerales son: *Leopardus pardalis* "ocelote" ($P < 0.001$), *Panthera onca* "jaguar" ($P < 0.001$), *Puma concolor* "puma" ($P < 0.001$) y *Tapirus terrestris* "tapir" ($P < 0.001$). No obstante, *Myrmecophaga tridactyla* "oso hormiguero" y *Pecari tajacu* "sajino" muestran patrones de actividad diurnos (Tabla 1, Figura 3).

A pesar que las cámaras registraron 424 capturas nocturnas de pequeños roedores y marsupiales menores a 1 kg (ver Anexo 1), estos no han podido ser identificados con certeza por medio de las fotos, teniendo en cuenta que en la zona de estudio se ha reportado la presencia de varias especies de apariencia similar (48).

Durante este estudio únicamente se registraron 3 capturas de *Tayassu pecari* (ver Anexo 1), especie que en otros estudios ha sido una de las que más capturas fotográficas con trampas cámara ha tenido (44, 49, 50). Adicionalmente, se registraron varias capturas de los venados *Mazama americana* (N=49) y *Mazama gouazoubira* (N=13), los cuales no fueron incluidos en la tabla 1 debido a que hay 184 capturas de venados en fotos en blanco y negro (capturas fotográficas en condiciones de baja luz) en las cuales no ha sido posible identificar la especie con certeza (ver Anexo 1). Esto debido a que la coloración del pelaje (uno de los principales rasgos para diferenciar a ambas especies), no pudo apreciarse en las fotos en blanco y negro. El tamaño corporal, otra característica para diferenciar a ambas especies, tampoco permitió reconocerlas ya que no todas las cámaras estuvieron instaladas exactamente a la misma altura y esto sumado a la irregularidad del terreno, puede hacer que un mismo individuo se vea más grande o más pequeño en diferentes estaciones. Adicionalmente, se ha reportado que *Mazama americana* y *Mazama gouazoubira* son activos en diferentes horas del día, siendo el primero mayormente nocturno y el segundo diurno (50). Por esta razón y teniendo en cuenta los 184 registros del género *Mazama* que no han podido ser identificados, este estudio no considera a ambas especies del género *Mazama* a fin de evitar conclusiones erróneas.

Tabla 1: Patrones de actividad de mamíferos con más de 10 capturas y aves de hábito terrestre registrados con trampas cámaras en el Parque Nacional del Manu. Nocturno (c) y Diurno (c) corresponde a aquellas especies cuya actividad nocturna se encuentra entre 10% y 90% pero que no fueron significativas al test binomial.

| Especie | Nombre común | Peso (Kg) | Eventos fotográficos (%) | | | | Clasificación Van Schaik & Griffiths (1996) |
|--------------------------------|------------------------|-------------------------|--------------------------|--------|----------|-------------|---|
| | | | N | Diurno | Nocturno | Crepuscular | |
| <10 kg | | | | | | | |
| <i>Cuniculus paca</i> | Paca | 7.27 ⁵¹ | 389 | 0 | 90 | 9 | Nocturno |
| <i>Dasyprocta variegata</i> | Añuje | 3.31 ⁵² | 440 | 89 | 0 | 9 | Diurno |
| <i>Dasyopus novemcinctus</i> | Armadillo | 5.5 - 7.7 ⁴³ | 73 | 1 | 93 | 5 | Nocturno |
| <i>Didelphis marsupialis</i> | Zarigüeya | 1 ⁵⁴ | 304 | 1 | 87 | 12 | Nocturno (c) |
| <i>Eira barbara</i> | Manco | 2.7 - 7 ⁵⁵ | 33 | 94 | 0 | 6 | Diurno |
| <i>Mitu tuberosa</i> | Paujil | 2.3 ⁵⁶ | 324 | 94 | 0 | 5 | Diurno |
| <i>Myoprocta pratti</i> | Acuchi verde | 0.6 - 2 ⁵² | 209 | 86 | 0 | 14 | Diurno |
| <i>Psophia leucoptera</i> | Trompetero | 0.99 ⁵⁷ | 395 | 93 | 0 | 7 | Diurno |
| <i>Sciurus sp.</i> | Ardilla | 0.6 ⁵⁴ | 61 | 92 | 0 | 8 | Diurno |
| <i>Sylvilagus brasiliensis</i> | Conejo de monte | 0.7-1 ⁵¹ | 31 | 6 | 52 | 42 | Crepuscular |
| <i>Tinamus major & tao</i> | Perdiz | 1 ⁵⁸ | 168 | 85 | 0 | 15 | Diurno |
| <i>Atelocynus microtis</i> | Perro de orejas cortas | 9-10 ⁵⁹ | 12 | 83 | 17 | 0 | Diurno (c) |
| >10 kg | | | | | | | |
| <i>Leopardus pardalis</i> | Ocelote | 6-18 ⁶⁰ | 172 | 19 | 65 | 17 | Caternal |
| <i>Myrmecophaga tridactyla</i> | Oso hormiguero | 31-45 ⁶¹ | 16 | 94 | 0 | 6 | Diurno |
| <i>Panthera onca</i> | Jaguar | 33 ⁵⁴ | 31 | 52 | 42 | 6 | Caternal |
| <i>Pecari tajacu</i> | Sajino | 30 ⁶² | 175 | 90 | 2 | 8 | Diurno |
| <i>Puma concolor</i> | Puma | 29 ⁵⁴ | 34 | 47 | 47 | 6 | Caternal |
| <i>Tapirus terrestris</i> | Tapir | 200-250 ⁶³ | 277 | 14 | 73 | 13 | Caternal |

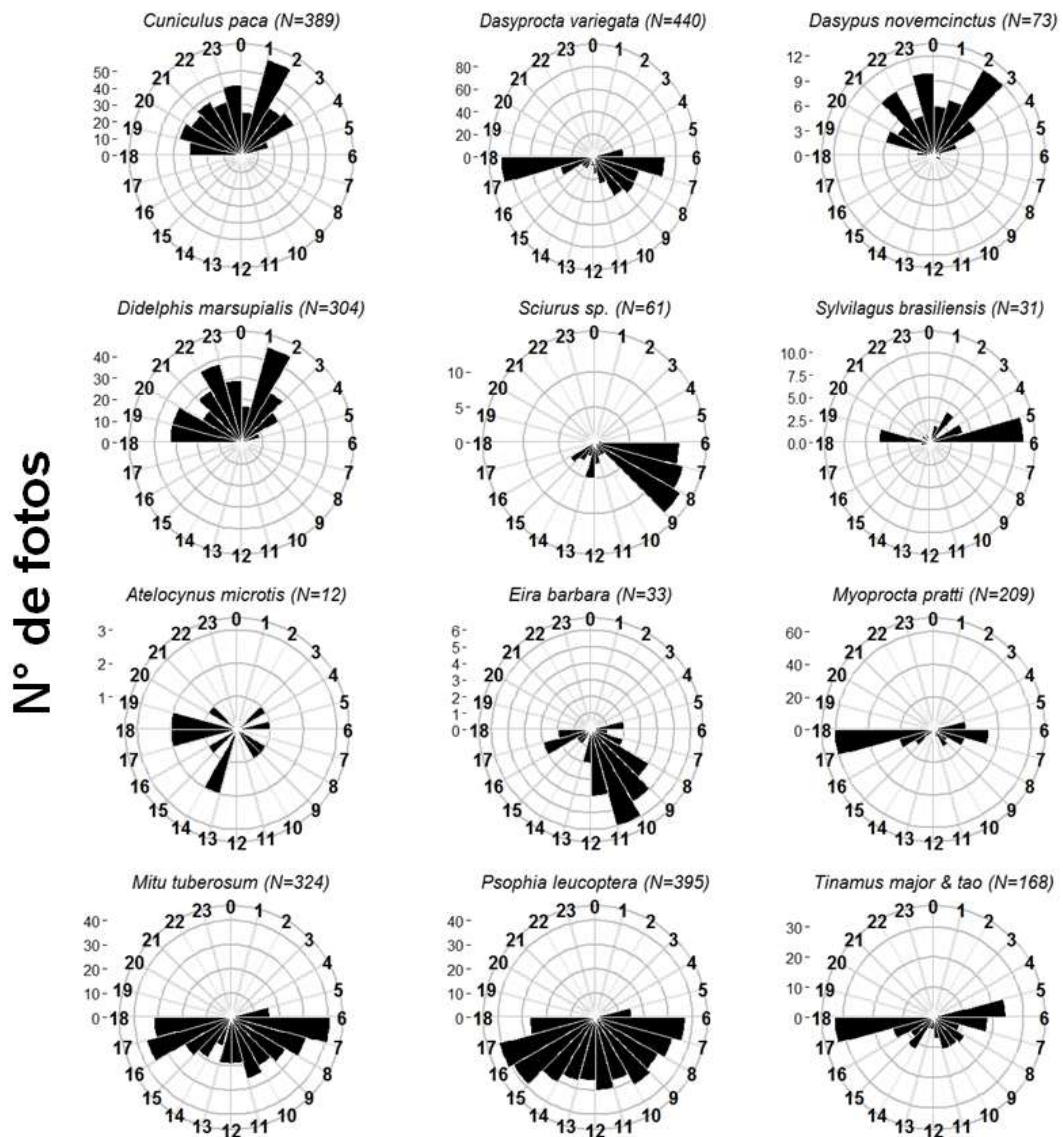


Figura 2: Número de fotos de mamíferos y aves de hábito terrestre con peso menor a 10 kilogramos durante un ciclo de 24 horas en el Parque Nacional del Manu.

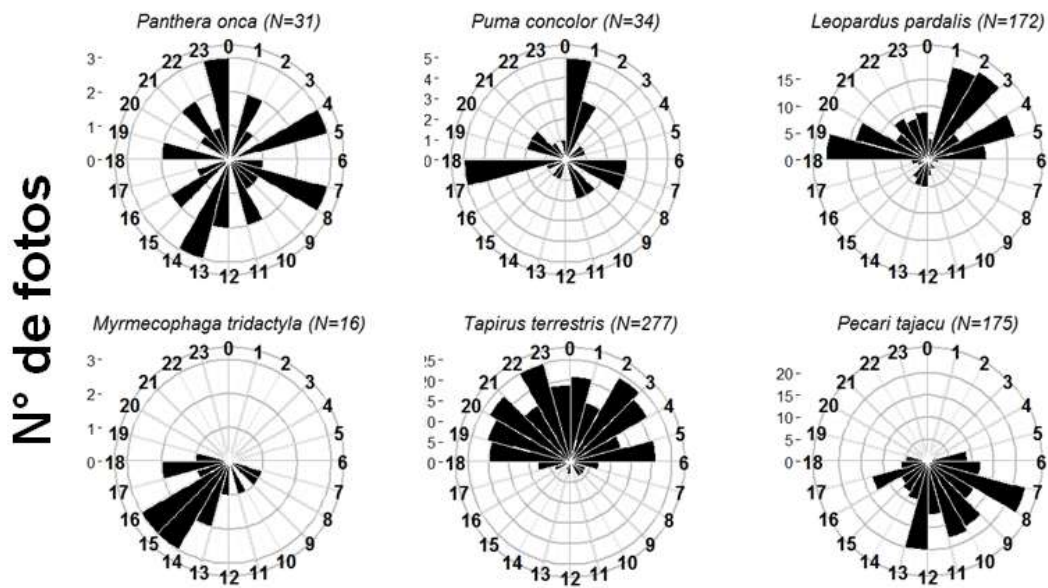


Figura 3: Número de fotos de mamíferos con peso mayor a 10 kilogramos durante un ciclo de 24 horas en el Parque Nacional del Manu.

2. Influencia de la luna en la actividad

Las fases lunares influyen en la actividad de dos especies: *Cuniculus paca* y *Dasypus novemcinctus* (Tabla 2). Ambas especies disminuyen su actividad a medida que aumenta el brillo lunar (Figura 4). Este patrón es mucho más evidente en el modelo lineal de *Cuniculus paca*, en el cual el 80% de la variación es explicada por la fase lunar, que en *Dasypus novemcinctus* con 28% de la variación explicada por la fase lunar (ver Tabla 2). Este comportamiento de fobia lunar es confirmado para ambas especies por los resultados del test de Mann Whitney, encontrando diferencias significativas entre la actividad en los momentos de oscuridad (0-25%) y la actividad en los momentos en los que la luna estuvo en el cielo iluminando con alta intensidad (76-100%) (*Cuniculus paca*, $U=1003.5$, $P<0.0001$; *Dasypus novemcinctus*, $U=764.6$, $P=0.028$), (ver Tabla 3 y Figura 5). Asimismo, en las noches con mayor iluminación de la luna (76-100%), la actividad de *Cuniculus paca* es menor cuando la luna está en el cielo a que cuando la luna no está en el cielo ($U=362.5$, $P=0.028$), confirmando que esta especie no disminuye su actividad

durante toda la noche, sino que solo lo hace durante los momentos en los que la luna está en el cielo (ver Figura 5). *Dasypus novemcinctus*, por su parte, permanece inactivo durante las noches de alto brillo lunar (76-100%) sin mostrar diferencias entre las horas con luna y las horas sin luna en el cielo (U=444, P=0.6242) (Ver Tabla 3, Figura 5).

Por otro lado, las fases lunares no tienen influencia en la actividad de *Didelphis marsupialis*, *Leopardus pardalis*, *Sylvilagus brasiliensis* y *Tapirus terrestris* (Tabla 2, Figura 4).

| Especie | Modelo lineal | | |
|--------------------------------|----------------|------------------|----------------|
| | Ecuación | P | R ² |
| <i>Cuniculus paca</i> | $Y=14.82-0.7X$ | <0.001 | 0.8 |
| <i>Dasypus novemcinctus</i> | $Y=2.54-0.09X$ | 0.03 | 0.28 |
| <i>Didelphis marsupialis</i> | $Y=8.52-0.1X$ | 0.382 | 0.05 |
| <i>Leopardus pardalis</i> | $Y=3.45+0.03X$ | 0.7199 | 0.01 |
| <i>Sylvilagus brasiliensis</i> | $Y=0.56+0.35X$ | 0.08 | 0.21 |
| <i>Tapirus terrestris</i> | $Y=5.86+0.05X$ | 0.708 | 0.01 |

Tabla 2. Ecuación y valores de P y R² de los modelos lineales para cada especie.

| Especie | Mann - Whitney U test | | | |
|-----------------------------|---------------------------|------------------|---------------------------------------|---------------|
| | 0-25% vs 76-100% con luna | | 76-100% sin luna vs. 76-100% con luna | |
| | U | P | U | P |
| <i>Cuniculus paca</i> | 1003.5 | <0.001 | 362.5 | 0.3578 |
| <i>Dasypus novemcinctus</i> | 764.5 | 0.028 | 444 | 0.6242 |

Tabla 3. Test de Mann-Whitney que compara la actividad entre los momentos sin luna en el cielo y los momentos con luna en el cielo en distintas fases lunares.

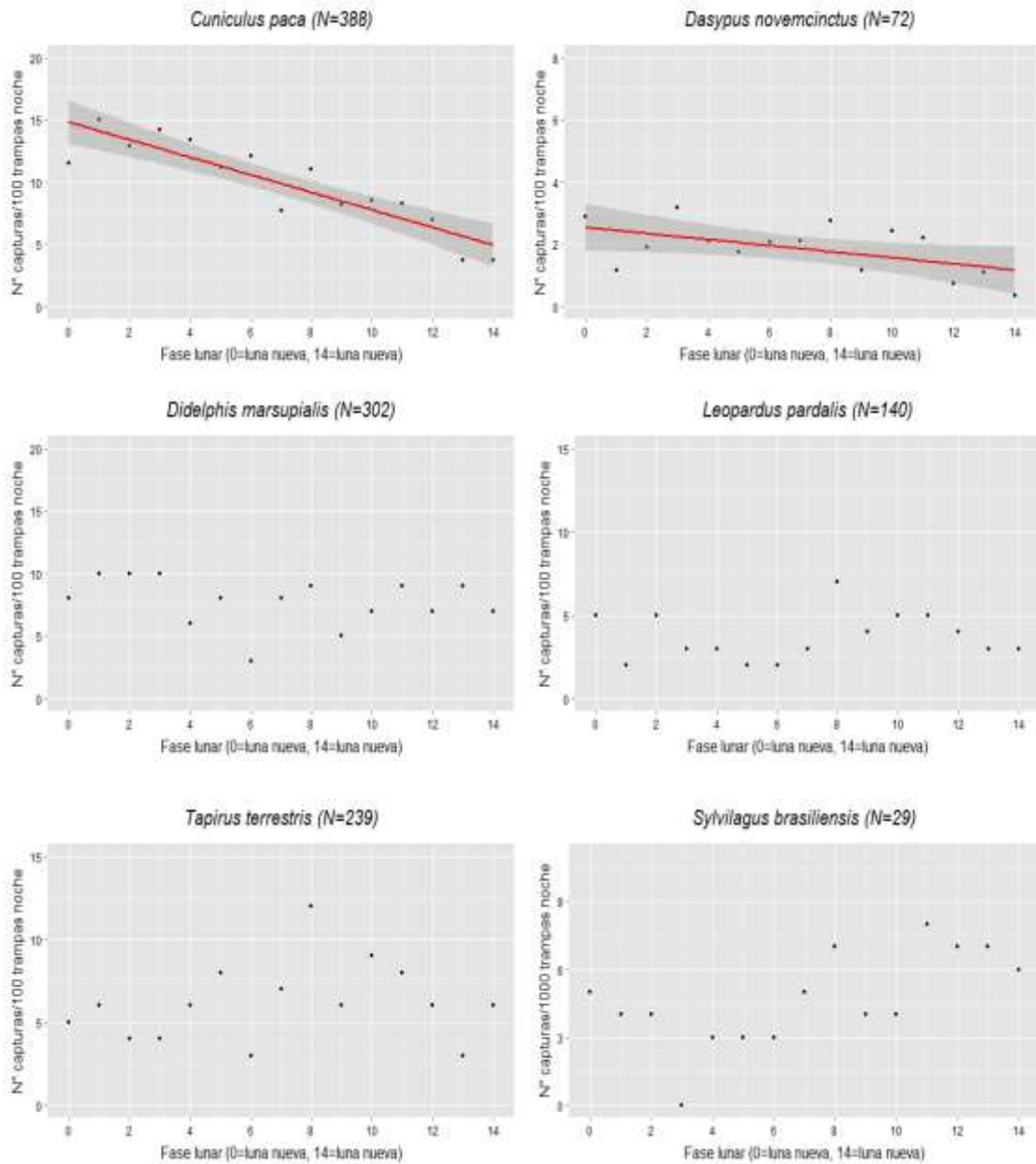


Figura 4. Tasa de captura de las especies analizadas con respecto a las distintas fases del ciclo lunar. *Cuniculus paca* y *Dasypus novemcinctus* son las únicas cuya actividad disminuye a medida que aumenta el brillo lunar. Las bandas de color gris oscuro corresponden al intervalo de confianza al 95%.

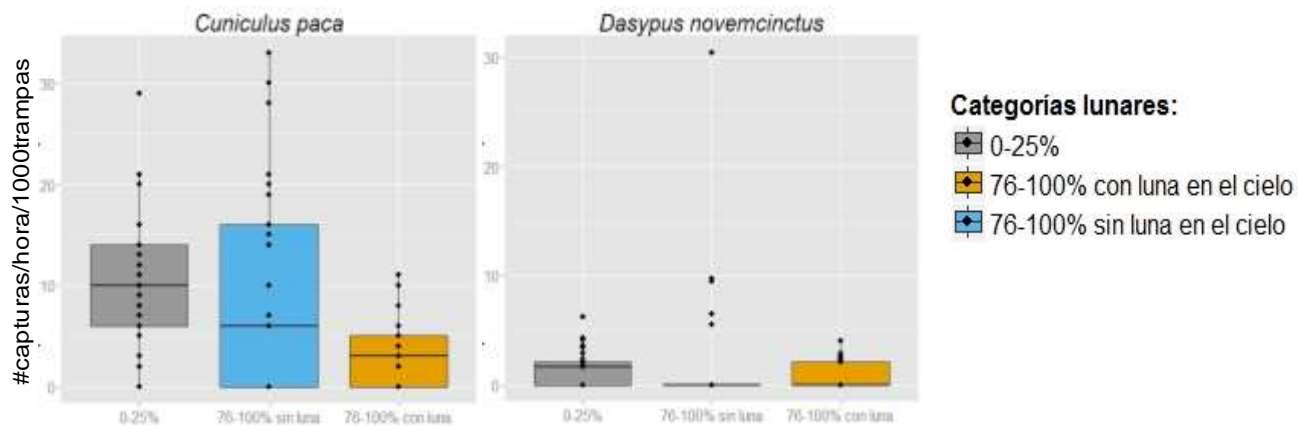


Figura 5. Actividad de *Cuniculus paca* y *Dasypus novemcinctus* en los momentos sin luna de distintas fases lunares (colores gris y celeste) y los momentos con luna (color amarillo). En tiempos de alto brillo lunar (0-76%) *Cuniculus paca* es menos activo solo cuando la luna está en el cielo.

V. DISCUSIÓN

1. Patrones de actividad

1.1. *Especies menores a 10 kg.*

Los resultados obtenidos apoyan en gran medida la hipótesis que predice patrones de actividad nocturnos o diurnos en animales con masa corporal menor a 10 kg., ya que de las 12 especies, siete fueron fundamentalmente diurnas, tres nocturnas, mientras que el *Sylvilagus brasiliensis* fue crepuscular y *Atelocynus microtis* mostró tendencia catemeral (Tabla 1).

Dasyopus novemcinctus es un mamífero de tamaño intermedio (<10 kg.) y de hábitos nocturnos (Figura 2) que se alimenta principalmente de insectos y otros invertebrados como gusanos y caracoles, además de anfibios y reptiles (64). La mayoría de estudios han reportado que esta especie es nocturna (22, 49, 64-67) lo cual coincide con lo encontrado en este estudio. No obstante, se ha reportado que existen factores que pueden cambiar los hábitos nocturnos de esta especie. Uno de ellos es la edad, ya que armadillos jóvenes suelen estar bastante más activos que los adultos durante el día (14), posiblemente como estrategia antidepredatoria (68). Otro factor que puede influir en la variación del periodo de actividad de esta especie es el tamaño de los parches de bosques en donde habitan. Norries *et al* (13) encontraron que los armadillos son estrictamente nocturnos en áreas boscosas mayores a 1000 hectáreas, pero su patrón de actividad cambia a catemeral, (60% de capturas durante el día), cuando estos viven en parches de bosque menores a 1000 hectáreas. Finalmente, fuera de los bosques tropicales, se ha demostrado que la diferencia de temperaturas mediadas por las estaciones así como condiciones ambientales como cobertura de nubes, lluvia, entre otros (68, 69) también son factores que afectan el patrón de actividad de esta especie.

En otras especies es posible que la competencia interespecifica conlleve a procesos de diferenciación temporal de nichos con la finalidad de reducir la competencia. Este podría ser el caso de *Cuniculus paca* y *Dasyprocta variegata*, dos roedores simpátricos con peso corporal menor a 10 kg que tienen una dieta similar (70), pero que son activos en momentos

completamente opuestos del día, siendo *Cuniculus paca* nocturno y *Dasyprocta variegata* diurno (Figura 2). En este caso, la diferenciación de nicho parece ocurrir a una escala temporal (44) a fin de evitar la competencia directa entre ambas especies. Un caso similar de partición de recursos en una escala temporal (día y noche), es propuesto por Tobler (50) luego de descartar que sea el uso del hábitat lo que explica la partición de recursos entre los venados *Mazama gouazoubira* y *Mazama americana*. Adicionalmente, adaptaciones fisiológicas presentes en *Cuniculus paca* como el *tapetum lucidum* (71), una estructura intraocular que incrementa la sensibilidad de la retina, además de la presencia de células ganglionares en la retina, permiten a *Cuniculus paca* integrar información de mayores áreas del espectro visual y ver mejor a niveles de baja luz (72), con respecto a especies diurnas del género *Dasyprocta* (71). De tal forma, es probable que la ausencia de estas adaptaciones morfo-fisiológicas en *Dasyprocta variegata* y *Myoprocta pratti*, otro roedor emparentado y similar en forma y comportamiento a las especies del género *Dasyprocta* (70), ha tenido influencia en la nula actividad nocturna de estas dos especies y en el hábito exclusivamente diurno que muestran.

Otras especies con masa corporal menor a 10 kg., como es el caso de las ardillas del género *Sciurus* y *Eira barbara* "manco", pueden usar tanto el estrato terrestre como el arbóreo (73, 74). Las ardillas del género *Sciurus* están especializadas en el consumo de nueces de alta dureza que no pueden ser consumidas por otros depredadores de semillas (70, 75), siendo por ejemplo *Sciurus spadiceus* (especie presente en el área de estudio) especialista en nueces grandes con endocarpos extremadamente duros, provenientes principalmente de 4 géneros de plantas: *Astrocaryum*, *Attalea*, *Scheelea* y *Dipteryx* (76). La alta especialización de las especies de este género para el forrajeo de semillas y la locomoción entre árboles y el suelo durante el día, puede haber condicionando a esta especie a un comportamiento exclusivamente diurno, ya que de ser activa durante la noche, se convertiría en presa fácil de predadores nocturnos como rapaces nocturnas y felinos por su incapacidad para la locomoción arbórea en ambientes con poca luz (18). Cabe mencionar que los patrones de actividad encontrados para las especies de este género son los mismos reportados en la literatura (44, 67, 77, 78).

A diferencia de las ardillas del género *Sciurus*, *Eira barbara* es un oportunista omnívoro que se alimenta principalmente de frutos durante el día y de pequeños vertebrados nocturnos durante el amanecer y atardecer (crepúsculo) (79). En este estudio, se han registrado únicamente registros diurnos y crepusculares para esta especie, más no nocturnos (Figura 2). En otras campañas de trampas cámara, la mayoría de capturas fotográficas son durante el día, sin embargo también figuran registros nocturnos (44, 67). La literatura reporta actividad principalmente diurna - crepuscular para esta especie (79), no obstante registros nocturnos relacionados a actividad sexual (74) y dispersión entre áreas (80) han sido reportados. La ausencia de fotos nocturnas para esta especie durante el tiempo de estudio puede deberse al hecho que si *Eira barbara* se alimentó de mamíferos nocturnos, los cuales son de hábito arbóreo (81), las cámaras no hayan podido registrar esta actividad nocturna puesto a que estuvieron instaladas a nivel del suelo.

Todas las especies de aves son activas durante el día (Figura 2). Las especies de estos géneros son de hábito terrestre (58, 82) y su tamaño corporal, 83-89 cm *Mitu tuberosum*, 42-46 cm *Tinamus tao*, 38-43 cm *Tinamus major* y 45-52 cm *Psophia leucoptera* (82) hace posible su detección con trampas cámara (83). En el neotrópico son pocos los estudios con trampas cámara que reportan la actividad de aves terrestres (84, 85) a pesar de su importancia en el ecosistema como depredadoras y dispersoras de semillas (86-89). Esto quizás se deba a la poca cantidad de capturas que otros estudios obtienen (ver 50, 90). No obstante, en este estudio, *Mitu tuberosum* y *Psophia leucoptera* están dentro de las cinco especies con más capturas (324 y 395 capturas respectivamente). Especies de crácidos, como *Mitu tuberosum*, tienen bajas tasas de reproducción y son dependientes de bosques no perturbados, ya que su densidad poblacional tiende a disminuir cuando existe presión de caza a niveles intermedios e intensos (56, 91). El mismo patrón se da para *Psophia leucoptera* (92).

La alta cantidad de registros de aves terrestres en este estudio podría estar relacionado a la nula o mínima presión de caza que tienen estas especies dentro del Parque Nacional del Manu ya que la caza dentro del parque solo está permitida si los pobladores de las dos comunidades nativas establecidas

dentro del área, utilizan instrumentos de caza tradicionales (arco y fecha) más no armas de fuego (31).

Cabe mencionar que la productividad de los bosques de Cocha Cashu es alta (, 18.11 x 106 KJ/ha/año de frutos, pulpas, semillas y néctar), y permite albergar grandes biomásas de frugívoros (93). A pesar que la producción de frutos en el área es altamente estacional, y que parte del tiempo en el que las cámaras estuvieron activas correspondió a los meses con menor productividad de frutos (junio - agosto) (93), la cantidad de registros es aves terrestres es alta. A pesar de la alta estacionalidad en la producción de frutos, existen especies de plantas en distintos hábitats de los bosques de Cocha Cashu que producen frutos maduros en diferentes momentos del año y que por lo tanto proporcionan de alimento a las especies frugívoras (93, 94).

Estudios en Guyana con aves del género *Psophia*, *Crax* y *Tinamus* (95, 96), las cuales están bastante emparentadas con las reportadas en el presente estudio muestran que a pesar que las especies de aves terrestres se alimentan principalmente de frutos, existen diferencias en la selección de frutos entre ellas . Esta diferencia se da al momento de elegir frutos con diferente apariencia física, lo cual es respaldado al encontrar que cada especie prefiere alimentarse de frutos provenientes de plantas de distintas familias (58). Por ejemplo, el dispersor de semillas *Psophia crepitans*, busca frutos moderadamente recubiertos, principalmente de color amarillo, negro, blanco, azul o rojo, los cuales mayormente provienen de plantas de las familias Lauraceae y Arecaceae que representan el 50% de su dieta (58). Por otro lado, *Tinamus major*, un depredador de semillas, come drupas y capsulas de una gran cantidad de colores, incluyendo verdes y marrones, ya sea de frutos muy bien protegidos o de frutos jugosos y suaves siendo los frutos de las plantas de la familia Myristicaceae el 45 % de su dieta (58). Estas diferencias en la dieta explican no solo la coexistencia de *Mitu tuberosum*, *Psophia leucoptera* y *Tinamus major & tao* en una escala temporal diurna, sino también la necesidad de la luz solar que tienen estas especies para poder distinguir y encontrar su alimento. Adicionalmente, cabe recalcar que la actividad nocturna en aves está asociada a adaptaciones fisiológicas que les permiten ser efectivas en ambientes de baja luz (97-100). Incluso se ha reportado que la

forma del ojo es distinta entre aves diurnas, nocturnas y crepusculares/catemerales (101). Es bastante probable que estas adaptaciones estén ausentes en las especies de aves descritas en este estudio ya que todas son diurnas.

Didelphis marsupialis, es un marsupial de la familia Didelphidae. Todos los representantes de esta familia se caracterizan por tener hábitos nocturnos (ver 102) lo que probablemente haya derivado en adaptaciones a nivel fisiológico para la actividad nocturna, como el *tapetum lucidum* una estructura reflectiva intraocular que incrementa la sensibilidad de la retina (103). En este estudio la actividad de *Didelphis marsupialis* se concentró durante la noche (87%) y el crepúsculo (12%), concordando con lo reportado por la literatura (10, 90, 104). Los datos muestran la casi nula actividad de *Didelphis marsupialis* durante el día (Figura 2).

Atelocynus microtis, el perro de orejas cortas, es una especie rara que viene siendo reportada con mayor frecuencia en los últimos años, luego de prácticamente desaparecer de los alrededores de Cocha Cashu entre 1970 - 1987 (105). Esta especie tuvo 12 capturas y muestra un patrón de actividad catemeral no significativo para el test binomial ($P=0.341$), estando activa principalmente durante el día pero con eventuales capturas nocturnas (2 capturas, ver Figura 2). Lo encontrado en este trabajo coincide con lo reportado en otros estudios con mayor número de capturas para esta especie (44, 49, 67). De acuerdo a la relación tamaño corporal - actividad de Van Schaik & Griffiths (18) esta especie debería presentar exclusivamente actividad nocturna o diurna, sin embargo muestra 87% de registros diurnos y 17% de registros nocturnos. Es importante tener en cuenta que el perro de orejas cortas se encuentra en el límite entre lo que para los fines de este estudio se considera una especie de tamaño grande (>10 kg.) e intermedia/pequeña (<10 kg.) y, considerando que estos límites no son exactos y que además fueron hechos en Indonesia, donde existen mamíferos más grandes que en Neotrópico, esta especie podría también ser clasificada como especie grande. Adicionalmente, se ha reportado que la presencia de *Atelocynus microtis* suele estar asociada a cuerpos de agua como ríos y quebradas (105) por lo que de haberse instalado más cámaras en este tipo de hábitats, posiblemente el número de capturas se

habría incrementado. La dieta de esta especie está compuesta por: 28% de peces, 17% de insectos, 13% de pequeños mamíferos, 10% de cangrejos, 10% de frutas, 10% de aves, 4% de ranas y 3% de otros reptiles (106, 107). La composición de esta dieta, requiere que el animal esté activo durante el día para capturar a sus principales presas (peces, aves) y menos activo durante la noche donde puede capturar a otras presas menos representativas en su dieta (ranas por ejemplo). Cabe mencionar que observaciones en los patrones de actividad de otros cánidos, como zorros y coyotes, demuestran que estas especies pueden operar eficientemente en un amplio rango de condiciones de luz (108, 109), por lo tanto es probable que la catemeralidad sea una opción para *Atelocynus microtis* cuando sus presas comunes no están disponibles.

Sylvilagus brasiliensis a pesar de ser un mamífero pequeño, entre 700 a 1000 g.(51), muestra un patrón de actividad crepuscular debido a su alta actividad en el amanecer (ver Figura 2). Otros estudios han reportado actividad nocturna para esta especie (44, 67, 110). Es fundamental tener en cuenta que los límites para establecer cada categoría (día, noche y crepúsculo) no son exactos y que en este tipo de estudios, los límites se calculan en base a una escala temporal tomando como referencia la hora de salida y puesta del sol para cada día. Es probable que esta escala temporal no sea percibida por los animales; siendo el cambio en la cantidad de luz disponible el principal estímulo para modificar su actividad (6). De todas formas, *Sylvilagus brasiliensis*, presenta únicamente dos registros clasificados como diurnos, los mismos que ocurrieron minutos antes de la puesta del sol e indicando que la especie es activa durante el crepúsculo y la noche, más no en el día.

1.2. Especies mayores a 10 kg.

La hipótesis se cumple parcialmente en los animales con masa corporal mayor a 10 kg, ya que cuatro especies mostraron patrones de actividad catemeral, mientras que dos, *Myrmecophaga trydactyla* y *Pecari tajacu* fueron diurnos (Tabla 1).

En los predadores terrestres más grandes del neotrópico, *Panthera onca* y *Puma concolor*, los patrones de actividad de las presas que consumen pueden ayudar a entender la naturaleza diurna, nocturna o catemeral de estas especies

(22). Mientras que en Belize *Panthera onca* es mayormente nocturno y se alimenta principalmente de presas nocturnas (90), en el Parque Nacional del Manu, las principales presas de *Panthera onca* y *Puma concolor* son diurnas, nocturnas y diurnas/nocturnas (54), lo que hace que estas especies muestren actividad catemeral sin ningún patrón definido con respecto al día o la noche (Figura 3). *Leopardus pardalis* es otro felino, más pequeño que *Panthera onca* y *Puma concolor*, que es catemeral. El 66% de la dieta de este felino está compuesta principalmente por pequeños roedores y marsupiales (<1 kg) nocturnos y otro porcentaje menor corresponde a aves y reptiles diurnos o nocturnos (54). Esto probablemente explique porque *Leopardus pardalis* muestra un patrón de actividad mayormente nocturno (65% de actividad nocturna) y con algunas capturas registradas durante el día (19%) y crepúsculo (17%).

En el presente estudio *Tapirus terrestris*, un ungulado grande que puede pesar entre 200 - 250 kg (63), se alimenta principalmente de hojas y frutos (111) y muestra un patrón de actividad catemeral, pero con mayor actividad concentrada durante la noche (73% de actividad nocturna, ver Figura 3), que concuerda con lo encontrado en otros estudios para esta especie (22, 28, 50, 112, 113). Algunos autores sugieren que el comportamiento nocturno de los tapires está relacionado a la termoregulación, descansando durante el día cuando la temperatura es mayor y siendo activo durante la noche que es más fresca (114). Un estudio con radiocollares GPS (50) encontró que esta especie utiliza distintos hábitats como aguajales, planicies inundables y bosques de tierra firme en diferentes momentos de las 24 horas del día. Por tal motivo, en el presente estudio existe un potencial sesgo en los patrones de *Tapirus terrestris* ya que el número de cámaras en los distintos hábitats no fue homogéneo y además solo se instaló una cámara cercana a un aguajal. Si bien de los seis individuos monitoreados por Tobler (50), la mayoría descansaron durante el día e iniciaron su actividad durante la noche, uno de los individuos capturados tuvo un mayor porcentaje de actividad durante el día (>30%) que los otros (50), lo que indica que a pesar de tener actividad mayormente nocturna, no son exclusivamente activos durante la noche, ya que pueden mostrar movimientos ocasionales durante el día (27, 50, 112, 113).

Por otro lado, *Myrmecophaga tridactyla*, un mamífero grande de 31 - 45 kg (115, 116) que debería mostrar un patrón de actividad catemeral de acuerdo a la relación tamaño corporal - actividad propuesta por Van Schaik & Griffiths (18), muestra un patrón de actividad claramente diurno (Tabla 1, Figura 3). Se ha reportado que esta especie tiene la tasa metabólica basal bastante baja en relación a su tamaño (116) y una baja conducción térmica favorecida por su denso pelaje y cola (116). Se cree que por estas razones, la especie muestre actividad diurna o nocturna en ecosistemas distintos a los bosques tropicales, dependiendo de la temperatura ambiental (61, 117, 118) y la lluvia (51); siendo por ejemplo nocturna en los calurosos llanos venezolanos (119) y diurna en un ecosistema menos cálido en las montañas de Brasil (120). Estudios con trampas cámaras en bosques tropicales han reportado que la actividad de esta especie es mayormente diurna, pero con algunos registros nocturnos (70% diurna, 13% nocturna y 17 % crepuscular) (67), por lo que sería clasificada como catemeral por Van Schaik & Griffiths (18). Emmons (121) describe a la especie como nocturna y diurna. Sin embargo, en el presente estudio no se registró ninguna captura nocturna (Figura 3). Cabe mencionar que de las 16 capturas, cuatro de ellas fueron de una madre con su cría cargada en la espalda, un comportamiento que busca camuflar a la cría, alineando la mancha blanca de la madre con la de la cría, para reducir el riesgo de depredación (122). Emmons (121) menciona que esta especie es normalmente inofensiva pero que si es atacada puede pararse en dos patas y atacar con las delanteras, pudiendo causar heridas mortales a grandes depredadores. De todas formas, la presencia de crías, puede ayudar a explicar la ausencia de registros nocturnos ya que *Myrmecopaha trydactyla* podría estar reduciendo su actividad nocturna a fin de minimizar el riesgo a que la cría sea depredada. En juveniles de otro mamífero, el comportamiento de cambiar el patrón de actividad nocturno a diurno para posiblemente disminuir el riesgo de predación, ha sido reportado (14). No obstante, no se descarta que las pocas capturas de esta especie (N=16) podría ser la explicación de la ausencia de registros nocturnos, ya que su dieta especializada conlleva a que la especie recorra grandes áreas en busca colonias de hormigas día a día (121).

Por su parte, *Pecari tajacu* cuenta con 175 capturas en este estudio, mostrando un patrón de actividad diurno, con muy pocas capturas nocturnas (4 de 175, ver Figura 3); no cumpliendo con la relación tamaño corporal - actividad de Van Schaik & Griffiths (18). Al tratarse de una especie grande que puede pesar hasta 30 kg (62) y con una dieta compuesta principalmente por materia vegetal (hojas, semillas frutos), se esperaría que tenga un patrón de actividad catemeral que le permita cumplir con sus requerimientos energéticos. Coincidentemente en el estudio realizado por Van Schaik & Griffiths (18) los puercos silvestres de Asia también tienden a ser más activos durante el día, lo que abre la posibilidad de que la actividad diurna sea una característica de este taxón ya que otras especies de puercos como *Tayassu pecari* (123), *Catagonus wagneri* (124) y *Phacochoerus africanus* (125) son principalmente diurnos. El mismo patrón de actividad principalmente diurno de *Pecari tajacu*, con mínimas capturas en la noche también ha sido reportado por otros estudios de trampas cámara en el neotrópico (50, 67). Sin embargo, estudios en Bolivia y Perú (44, 49) encontraron que *Pecari tajacu* tuvo más del 10% de actividad nocturna. Aunque se desconocen cuáles son los factores que influyen en la naturaleza diurna de *Pecari tajacu*, se descarta que la competencia con *Tayassu pecari* tenga que ver debido a que a pesar que ambas especies comparten el mismo patrón de actividad diurno (50, 111), estas utilizan el paisaje de distinta forma (126). *Tayassu pecari* es un animal que recorre y consume su alimento en áreas mucho más grandes (10 a 100 ha) y con el hábito de seguir recursos estacionales (127, 128) a diferencia de *Pecari tajacu* que utiliza áreas más pequeñas (0.1 a 10 ha) y que por lo tanto presenta poca variación en su área de acción (126, 128). Por tal motivo es posible que la presencia de registros nocturnos para *Pecari tajacu* en algunos lugares y la ausencia de estos en otros, esté relacionado a la abundancia de recursos, estacionalidad o a distintos niveles de depredación entre lugares.

Llama la atención los pocos registros de *Tayassu pecari*, con sólo tres eventos de captura (ver Anexo 1), a pesar de que forma grupos de hasta más de 400 individuos (129). Se ha documentado que *Tayassu pecari* puede recorrer largas distancias (129), impulsada por grandes producciones de recursos estacionales como semillas de árboles y palmeras (129-132), por lo que

algunos autores plantean que esta especie es nómada o migratoria (133-135) debido a que desaparecen por completo de algunos lugares. No obstante, Fragoso (136) plantea que el desaparecimiento de *T. pecari* en ciertas zonas se debe probablemente a declives poblacionales causados por alguna enfermedad. Cualquiera de estas dos hipótesis podría ser la explicación de la ausencia de *T. pecari* en el área.

2. Influencia de la luna en la actividad

El modelo lineal de *Cuniculus paca* muestra que la actividad de esta especie es mayor en noches oscuras de luna nueva y que esta va disminuyendo gradualmente a medida que las noches se vuelven más claras por el aumento del brillo lunar (Figura 4). Adicionalmente, durante las noches de mayor brillo lunar (76-100%), *Cuniculus paca* es menos activo durante los momentos en los que la luna está en el cielo, que durante los momentos en los que la luna no está en el cielo, lo que demuestra un evidente comportamiento de fobia lunar en esta especie.

Estudios, en diferentes regiones, han encontrado que en algunos casos, las fases lunares modifican la actividad de *Cuniculus paca*, mientras que otros estudios no han encontrado relación alguna. Harmsen *et al* (22) reportaron que en un bosque de Belize, la actividad de *Cuniculus paca* y *Dasypus novemcinctus* disminuye a medida que el brillo lunar incrementa en respuesta a una posible estrategia antidepredatoria puesto a que en la zona de estudio la densidad de jaguares es alta (137, 138) y presencia de pumas ha sido registrada (22).

Por otro lado, estudios en parches de bosque primario en Brasil encontraron que *Cuniculus paca* no minimiza su actividad durante las noches con mayor brillo lunar (25). Los autores sugieren que poca densidad de depredadores grandes (jaguares, pumas), como consecuencia de la alta mortalidad de estos felinos por conflictos fauna silvestre-humanos (140), puede estar fomentando un comportamiento más flexible en *Cuniculus paca*, liberándolo de comportamientos antidepredatorios lo que hace que no necesite disminuir su actividad en noches de alto brillo lunar (25).

Cuniculus paca es un frecuente visitante de colpas probablemente para cubrir las deficiencias de sodio que tienen las dietas frugívoras (141, 142). Blake *et al* (26), encontraron que la visita de colpas por parte de *Cuniculus paca* no se ve influenciada por el aumento en el brillo lunar, es decir, la especie visita las colpas con la misma frecuencia en noches de bajo, medio y alto brillo lunar. Resulta curioso que a pesar que depredadores de *Cuniculus paca* como jaguares y pumas son comunes en el área (67), la visita de pumas a las colpas fue mínima (solo una visita) y la de jaguares fue nula. En el presente estudio no se colocó ninguna cámara en colpas, por lo tanto no fue posible comprobar si en el área estudiada *Cuniculus paca* visita las colpas con la misma intensidad en noches de bajo y alto brillo lunar, y si sus predadores visitan las colpas o no.

En un área como el Parque Nacional del Manu donde existen predadores como jaguares y pumas, es probable que en las noches de mayor brillo lunar, *Cuniculus paca* tienda a ser más cauteloso, vigilante, y que forraje en áreas cercanas a sus madrigueras; a diferencia de las noches sin brillo lunar, donde puede alejarse más y pasar mayor tiempo buscando alimento, por ende aumentando la probabilidad de ser detectados por las trampas cámara. Este comportamiento ha sido observado en el conejo *Oryctolagus cuniculus*, el cual en noches de luna llena, reduce la distancia recorrida, el tiempo de forrajeo y la velocidad de sus movimientos como estrategia antidepredatoria ante el lince ibérico *Lynx pardinus* y el zorro rojo *Vulpes vulpes* (21).

Con respecto al armadillo *Dasypus novemcinctus*, el modelo lineal muestra que esta especie disminuye ligeramente su actividad a medida que la luz de la luna es más intensa (ver Figura 4). Asimismo el test de Mann-Whitney confirma las diferencias de actividad entre las noches de oscuridad (0-25%) y noches de alto brillo lunar (76-100%) cuando la luna está en el cielo (Ver Tabla 3). No obstante, dentro de las noches de alto brillo lunar (76-100%), *Dasypus novemcinctus* muestra actividad mínima y sin diferencias entre los momentos con luz y sin luz. Este último resultado no descarta que *Dasypus novemcinctus* sea menos activo durante las noches de alto brillo lunar, pero sí indica que tal vez esta especie no es tan sensible a los cambios de luz como lo es *Cuniculus paca* (ver Figura 5).

Otros estudios han encontrado que la actividad del armadillo *Dasyopus novemcinctus* sí varía con respecto a las fases lunares, disminuyendo a medida que aumenta el brillo lunar (ver Tabla 2, Figura 4). Esto coincide con un estudio de trampas cámaras hecho en Belize por Harmsen *et al* (22), que encontró un coeficiente de determinación similar al encontrado en este estudio entre las variables éxito de captura y fase lunar (de 0 a 14). En la zona donde Harmsen *et al* (22) realizaron su estudio, los armadillos constituyen el 44.4% de la dieta de jaguares (143, 144, 145). Por su parte, en Perú Kuroiwa & Ascorra (146) encontraron que en Tambopata los armadillos constituyen el 4.8% de la dieta de jaguares. En el Parque Nacional del Manu, sin embargo, Emmons (54) no encontró evidencias de que los jaguares y pumas se alimenten de armadillos. De todas formas en distintas regiones del neotrópico el armadillo es presa de jaguares y pumas (145), por lo tanto, es probable que el mayor brillo lunar conduzca a los armadillos a adoptar comportamientos antidepredatorios para disminuir el riesgo a ser depredados.

La actividad de *Didelphis marsupialis* no varía en relación a las distintas condiciones de brillo lunar. Esto concuerda con lo encontrado por Harmsen *et al.* (22) en Belize. Norries *et al.* (13), por su parte, encontró que la actividad nocturna de *Didelphis marsupialis*, varió a medida que el brillo lunar aumentó. Los autores no concluyen que esta especie disminuye su actividad, ni que la aumenta, sino que esta pospone el inicio de su actividad a horas más altas de la noche. Este comportamiento no se encontró en este estudio (regresión lineal $P=0.094$, regresión logística múltiple $P=0.8351$). Cabe mencionar que las zarigüeyas (incluido *Didelphis*) son presas ocasionales de jaguares y pumas (145), por lo que es posible que al igual que *Cuniculus paca*, *Dasyopus novemcinctus* y otras especies que son presas de depredadores grandes, *Didelphis marsupialis* disminuya sus niveles de actividad de acuerdo a las distintas fases del ciclo lunar en relación a la presión de caza por parte de sus depredadores.

Leopardus pardalis no modificó su actividad en luna llena (Tabla 2). Esto concuerda con lo encontrado en Bolivia por Maffei *et al* (147) y en el Parque Nacional del Manu por Emmons (24), quien estudió el comportamiento de esta especie en luna llena en los alrededores de Cocha Cashu por medio de radio-

telemetría y monitoreo de huellas. Emmons (24) concluye que *Leopardus pardalis* fue igualmente activo en luna llena y nueva, pero que durante las noches de luna llena la especie evitó áreas abiertas como senderos y playas y prefirió áreas con vegetación más densa. Este mismo comportamiento ha sido encontrado con su principal presa, los ratones del género *Proechymis* (24). *Leopardus pardalis* pasó el mismo tiempo activo en noches de luna llena y luna nueva, lo que indica que esta especie no es más exitosa cazando en luna llena y que probablemente la luna llena disminuya el éxito de caza ya que mengua la habilidad de acercarse a su presa sin ser visto (24) tal como pasa con otro carnívoro (148).

Sylvilagus brasiliensis, es la única especie nativa de la familia Leporidae en el bosque neotropical (121). Esta especie es altamente activa durante el crepúsculo y la noche, más no en el día. A pesar que el valor de P en el modelo lineal es marginalmente significativo ($P=0.06$), la actividad de esta especie no parece aumentar ni disminuir en las distintas fases del ciclo lunar (Figura 4). Además, siendo *Sylvilagus brasiliensis* altamente activo durante el crepúsculo del amanecer, momento en el cual los niveles de luz son mayores que durante la noche, la especie podría seguir siendo igual de activa durante las noches de mayor brillo lunar, puesto que al parecer la cantidad de luz durante la noche y el crepúsculo, no parece ser un factor que limite su actividad.

Tapirus terrestris tampoco muestra cambios en su actividad con respecto a las diferentes condiciones de brillo lunar (Tabla 2). Este resultado concuerda con estudios realizados con trampas cámara en diferentes ecosistemas como bosques de tierras bajas de Ecuador (149), pantanal al norte de Brasil (29), llanura de arena y arbustos costeros al sur de Brasil (15), bosque atlántico en Argentina (28) y bosque secundario tropical en Belize (22), en los que la actividad no varía con la luna. No obstante, Medici (27) señala que a lo largo de 1140 km recorridos en transectos nocturnos en Morro do Diablo - Brasil, los encuentros directos disminuyeron en noches de luna llena.

Cabe mencionar, que si bien es cierto los jaguares pueden atacar a los tapires (54, 150) los tapires no son parte importante de la dieta de jaguares y pumas, los grandes depredadores del Neotrópico (145), por lo tanto si disminuir la

actividad durante las noches de luna llena es una estrategia antidepredatoria, este comportamiento no se espera para una especie que generalmente no suele ser presa y que tan solo tiene como posible depredador al jaguar. Por otro lado, si bien es cierto que *Tapirus pinchaque* "tapir andino", aumenta su actividad en los senderos y colpas en noches de luna llena posiblemente debido a que el brillo lunar facilita su movimiento a lo largo de los senderos (23), este comportamiento de filia lunar, no se evidencia en *Tapirus terrestris*.

V. CONCLUSIONES

- De las 18 especies evaluadas, la mayoría cumplen con la relación actividad - peso corporal, a excepción de *Myrmecophaga tridactyla* y *Pecari tajacu*. Si bien es cierto que en la mayoría de especies, la relación tamaño corporal - actividad puede ayudar a inferir en términos generales el patrón de actividad, distintos factores como depredación, dieta, competencia, disponibilidad de recursos, entre otros, deben ser tomados en cuenta para entender la naturaleza diurna, nocturna, crepuscular y catemeral de las especies.
- El hecho que solo dos de las seis especies de hábito nocturno evaluadas en este estudio manifiesten comportamientos de fobia lunar, podría ser evidencia de que en el Parque Nacional del Manu *Cuniculus paca* y *Dasypus novemcinctus* sufran de una alta presión de depredación. De esta manera, en respuesta al alto riesgo de depredación por parte de jaguares y pumas, es posible que ambas especies disminuyan su actividad como estrategia antidepredatoria a medida que los niveles de iluminación nocturna se incrementan por efecto del ciclo lunar.
- El alto número de capturas obtenidas en el Parque Nacional del Manu en tan solo tres meses refleja el buen estado de conservación de esta Área Natural Protegida y demuestra su importancia para el estudio de la biodiversidad en un ambiente sin perturbaciones humanas. Lo encontrado en este estudio, además de contribuir con el conocimiento de la historia natural de cada especie, es información valiosa para los esfuerzos de manejo, investigación y conservación en Perú y el neotrópico.

VI. RECOMENDACIONES

- Probar el correcto funcionamiento de todas las trampas cámara antes de instalarlas en el campo. Mucho esfuerzo puede ser invertido en vano si las cámaras no funcionan correctamente.
- En este estudio se tuvo dificultades en la identificación de las dos especies de venado: *Mazama americana* y *Mazama nemorivaga*. Es posible distinguir a ambas especies por el color y tamaño. No obstante, no fue posible utilizar el color para diferenciarlas ya que por la hora de captura, la mayoría de fotos fueron tomadas en blanco y negro por el infrarrojo de la cámara, haciendo que el color rojo y marrón que caracteriza a cada especie no pueda apreciarse. El tamaño tampoco sirvió ya que además de las irregularidades del terreno, las cámaras no estuvieron instaladas exactamente a la misma altura, haciendo que un mismo individuo se vea más grande o más pequeño en distintas estaciones. Por tal motivo se recomienda considerar algún tipo de medición en todas las estaciones, como una regla o alguna marca a una altura estándar, de tal manera que pueda servir de referencia para evaluar el tamaño de las especies.
- Se recomienda caracterizar al máximo detalle posible (dentro de las posibilidades del momento) el hábitat donde se instala cada cámara. Esto, acompañado de fotografías de cada estación y de la cobertura del dosel abriría la posibilidad de hacer análisis más profundos que permitan responder otro tipo de preguntas.
- Considerando que en los bosques tropicales del neotrópico los mamíferos son más pequeños que en los bosques de Indonesia, el efecto de la catemeralidad podría evidenciarse desde los 8 kg de peso en vez de 10 kg. Por lo tanto, se sugiere que los futuros estudios que prueben la hipótesis de la relación tamaño corporal - patrón de actividad propuesta por Van Schaik & Griffiths (1996), utilicen el límite de 8 kg para distinguir entre las dos categorías de especies: pequeñas/intermedias y grandes.

VII. BIBLIOGRAFÍA

- [1] Aschoff J. Survival value of diurnal rhythms. *Symp. Zool. Soc. London*. 1964; 13: 79-98.
- [2] Halle S, Stenseth NC. Activity patterns in small mammals. An ecological approach. Berlin Heidelberg New York. Springer; 2000.
- [3] Downes, S. Trading heat and food for safety: costs of predator avoidance in a lizard. *Ecology*. 2001;82:2870–2881.
- [4] Suselbeek L, Emsens WJ, Hirsch BT, Kays R, Rowcliffe JM, Zamora-Gutierrez, et al.. Food acquisition and predator avoidance in a Neotropical rodent. *Animal Behaviour*. 2014;88:41–48.
- [5] Owen-Smith N. How high ambient temperature affects the daily activity and foraging time of subtropical ungulate, the greater kudu (*Tragelaphus strepsiceros*). *Journal of Zoology*. 1998;246:183–192.
- [6] Bennie J J, Duffy JP, Inger R, Gaston KJ. Biogeography of time partitioning in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2014;111:13727-13732.
- [7] Kirk EC. Comparative morphology of the eyes of primates. *Anat Rec*. 2004;281A: 1095–1103
- [8] Di Bitetti MS, Di Blanco YE, Pereira JA, Paviolo A, Pérez IJ. Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) and pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *J Mammal*. 2009; 90:479–490.
- [9] Gutman R, Dayan T. Temporal partitioning: An experiment with two species of spiny mice. *Ecology*. 2005; 86:164–173.
- [10] Emmons L, Gautier-Hion A, Dubost G. Community structure of the frugivorous-folivorous forest mammals of Gabon. *Journal of Zoology*. 1983;199:209-222.
- [11] Kirk EC. Eye morphology in cathemeral lemurids and other mammals. *Folia Primatol (Basel)* 2006;77:27–49.
- [12] Hoogenboom I, Daan S, Dallings JH, Schoenmakers M. Seasonal change in the daily timing of behavior of the common vole *Microtus arvalis*. *Oecologia*. 1984;61:18–31.

- [13] Norris D, Michalski F, Peres C. Habitat patch size modulates terrestrial mammal activity patterns in Amazonian forest fragments Habitat patch size modulates terrestrial mammal activity patterns in Amazonian forest fragments. *Journal of Mammalogy*. 2010;91:551-560.
- [14] McDonough C, Loughry WJ. Influences on activity patterns in a population of nine-banded armadillos. *Journal of Mammalogy*. 1997;78:932-941.
- [15] Oliveira-Santos LGR, Machado-Filho LC, Tortato MA, Brusius L. Influence of extrinsic variables on activity and habitat selection of lowland tapirs (*Tapirus terrestris*) in the coastal sand plain shrub, southern Brazil. *Mammalian Biology*. 2010; 75: 219.226.
- [16] Russo D, Maglio G, Rainho A, Meyer CFJ, Palmeirim JM. Out of the dark: Diurnal activity in the bat *Hipposideros ruber* on São Tomé Island (West Africa). *Mamm Biol*. 2011;76:701–708.
- [17] Mech LD, Cluff HD. Movements of wolves at the northern extreme of the species' range, including during four months of darkness. *PLoS One* 6. 2011;10:e25328.
- [18] Van Schaik CP, Griffiths M. Activity periods of Indonesian rain forest mammals. *Biotropica*. 1996;28:105–112.
- [19] Lockard RB, Owings DH. Moon-related surface activity of bannertail (*Dipodomys spectabilis*) and Fresno (*D. nitratoides*) kangaroo rats. *Anim. Behav.* 1974;22:262–73.
- [20] Daly M, Behrends PR, Wilson MI, Jacobs L. Behavioural modulation of predation risk: moonlight avoidance and crepuscular compensation in a nocturnal desert rodent, *Dipodomys merriami*. *Animal Behavior*. 1992; 44:1-9.
- [21] Penteriani V, Kuparinen A, Delgado MDM, Palomares F, López-Bao JV, Fedriani JM, et al. Responses of a top and a meso predator and their prey to moon phases. *Oecologia*. 2013; 173:753-766.
- [22] Harmsen BJ, Foster RJ, Silver SC, Ostro LET & Doncaster CP. Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. *Mamm. Biol*. 2011;76:320–324.

- [23] Lizcano DJ, Cavelier J. Daily and seasonal activity of the mountain tapir (*Tapirus pinchaque*) in the Central Andes of Colombia. *Journal of Zoology*. 2000;252:429-435.
- [24] Emmons L, Sheman P, Bolster D, Terborgh J. Ocelot behavior in moonlight. *Advances in Neotropical mammalogy*. 1989; 233-242.
- [25] Michalski F, Norries D. Activity pattern of *Cuniculus paca* (Rodentia: Cuniculidae) in relation to lunar illumination and other abiotic variables in the southern Brazilian Amazon. *Zoologia*; 2011; 28:701-708.
- [26] Blake J, Mosquera D, Guerra J, Louiselle BA, Romo D, Swing K. Mineral licks as diversity hotspots in lowland forest of eastern Ecuador. *Diversity*. 2011;3:217:234..
- [27] Medici PE. Assessing the Viability of Lowland Tapir Populations in a Fragmented Landscape. 2010. Ph.D. Dissertation. University of Kent, United Kingdom.
- [28] Cruz M. Densidad, uso del hábitat y patrones de actividad diaria del tapir (*Tapirus terrestris*) en el Corredor Verde de Misiones. 2012. Tesis para optar al título de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- [29] Coelho IP, Oliveira LFB, Oliveira ME. Does Moonlight affect the Use of Natural Licks by Lowland Tapir (*Tapirus terrestris* Linnaeus, 1758) in the Northeastern Brazilian Pantanal? *The Newsletter of the IUCN/SSC Tapir Specialist Group*. 2008; Vol 17/2. Nro 24.
- [30] Terborgh, J. *Requiem for nature*. Island Press; Washington, D.C
- [31] SERNANP. Actualización del Plan Maestro del Parque Nacional del Manu 2013-2018. Lima; 2014.
- [32] Erwin TL. Natural history of the carabid beetles at the BIOLAT Biological Station, Río Manu, Pakitza, Peru. *Rev. per. Ent.* 1991; 33:1-85.
- [33] Gentry A.H. *Four Neotropical Rainforest*. Yale University Press, New Haven, Connecticut; 1990.
- [34] Maffei L., Cuéllar A. & Noss A. Uso de trampas-cámara para la evaluación de mamíferos en el ecotono Chaco-Chiquitanía. 2002; *Rev. Bol. Ecol.* 11:55-65.

- [35] Noss A, Polisar J, Maffei L, Garcia R, Silver S. Evaluando la densidad de jaguares con trampas cámara. Wildlife Conservation Society. New York; 2013.
- [36] Silver S. Assessing jaguar abundance using remotely triggered cameras. Wildlife Conservation Society. New York; 2004.
- [37] Viscarra, ME, Ayala G, Wallace R, Nallar R. The use of commercial perfumes for studying jaguars. *Cat News*. 2011; 54:30-31.
- [38] Moreira Ramirez JFR, Garcia R, McNab R, Ponce-Santizo G, Mérida M, Diaz K, et al. 2011 Abundancia de jaguares y presas asociadas al fototrampeo en el sector oeste del Parque Nacional Mirador - Río Azul, Reserva de Biosfera Maya. Technical Report, Wildlife Conservation Society, Guatemala Program. 2013.
- [39] García-Anleu, R. 2012. Desempeño del perfume Obsession® (FELIDAE :CARNIVORA) con cámaras automáticas en la Reserva de la Biosfera Maya. Tesis de Maestría. Escuela de Estudios de Posgrado, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad de San Carlos de Guatemala.
- [40] WCS. Programa procesador de fotografías tomadas por trampas cámara. La Paz; 2014.
- [41] O'Brien TG, Kinnaird MF, Wisibono HT. Crouching Tigers, Hidden Prey: Sumatran Tiger and Prey Populations in a Tropical Forest Landscape. *Animal Conservation*. 2003; 6:131-139.
- [42] Studio Team (2015). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston H. , MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- [43] Wickham. *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer New York, 2009.
- [44] Gómez H, Wallace RB, Ayala GR, Tejada R. Dry season activity periods of some Amazonian mammals. *Stud. Neotrop. Fauna Environ*. 2005; 40: 91-95.
- [45] Sidell, B.P., 2002. Moonrise 3.5 (32Bit) Software.
- [46] Siegel S. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. MacGraw-Hill. New York, 1956.
- [47] Sokal R, Rohlf F. *Biometría: Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. Trad. Miguel Lahoz León. Madrid. España, 1977.

- [48] Solari S, Pacheco V, Luna L, Velazco M, Patterson BD. L. Luna, P. M. Velazco, and B. D. Patterson. Mammals of the Manu Biosphere Reserve. In Patterson, B. D., D. F. Stotz, and S. Solari, eds., *Mammals and Birds of the Manu Biosphere Reserve, Peru*. Fieldiana: Zoology; 2006.
- [49] Kuroiwa A, Valdés A. Jaguar population abundance and density estimates using camera traps in a tropical rainforest of southeastern Peru. Internal report. 2009.
- [50] Tobler MW. The ecology of the lowland tapir in Madre de Dios, Peru: Using new technologies to study large rainforest mammals. 2008; Ph.D. Dissertation. University of Texas, USA.
- [51] Eisenberg JF, Redford KH. *Mammals of the Neotropics*. v.3. The Central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. The University of Chicago Press, Chicago; 1999.
- [52] Wallace RB, Aliaga-Rosel E, Viscarra ME, Siles T. Cuniculidae, Dasyproctidae, Dinomyidae y Myocastoridae. In: *Mamíferos Medianos y Grandes de Bolivia*. Simón I. Patiño; 2010.
- [53] National Museum of Natural History - Smithsonian. [Online]. [cited 2015 Junio 1. Available from:
http://www.mnh.si.edu/mna/image_info.cfm?species_id=58.
- [54] Emmons L. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1987; 20:271-283.
- [55] Presley S. Eira Barbara. *Mammalian Species*. 2000; 636:1-6.
- [56] Barrio J. Hunting pressure on cracids (Cracidae: Aves) in forest concessions in Peru. *Rev. peru.biol*. 2001; 18: 225-230.
- [57] Tello J. Frugivores at a fruit eating Ficus in south-easter Peru. *Journal of Tropical Ecology*. 2003; 19:717-721
- [58] Erard C, They M, Sabatier D. Fruit characters in the diet of syntopic large frugivorous forest birds species in Frech Guayana. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*. 2007; 62:323-350.
- [59] Sheldon JW. *Wild dogs: The Natural History of the Nondomestic Canidae*. The Blackburn Press. San Diego, California; 1992
- [60] Procarnívoros. Jaguaritica (*Leopardus pardalis*). [Online]. [cited 2015 Junio 1. Available from: {HYPERLINK
"http://procarnivoros.org.br/2009/animais1.asp?cod=13."}.

- [61] Mourão G & Medri, IM. A new way of using inexpensive large-scale assembled GPS to monitor giant anteaters in short time intervals. *Wildl. Soc. Bull.* 2002; 30:1029–1032.
- [62] Beck H. Seed predation and dispersal by peccaries throughout the Neotropics and its consequences: a review and synthesis. *Seed Fate: Predation, Dispersal and Seedling Establishment* (eds P. M. Forget, J. E. Lambert, P. E. Hulme & S. B. Vander Wall. CABI Publishing, Wallingford, CT; 2005.
- [63] Padilla M, Dowler RC. *Tapirus terrestris*. *Mammalian Species*. 1994; 481: 1-8.
- [64] Kalmbach ER. *The armadillo: its relation to agriculture and game*. Texas Game, Fish and Oyster Comm. Austin, Texas; 1943.
- [65] Taber FW. Contribution on the life history and ecology of the nine banded armadillo. *Journal of Mammalogy*. 1945;26:211-226.
- [66] Fitch HS, Goodrum P, Newman C. The armadillo in the southeastern United States. *Journal of Mammalogy*. 1952;33:21-37.
- [67] Blake JG, Mosquera D, Loiselle BA, Swing K, Guerra J & Romo D. Temporal activity patterns of terrestrial mammals in lowland rainforest of Eastern Ecuador. *Ecotropica*. 2012; 18: 137-146.
- [68] Loughry WJ, McDoughnough CM. *The nine-banded armadillo: a natural history*. University of Oklahoma Press; 2013.
- [69] Layne JN, GLOver D. Activity cycles of the nine- banded armadillo (*Dasybus novemcinctus*) in southern Florida. P. 140 in *Second International Theriological. Congress* (R. Obrtel, C. Folk, and J. Pellantova, eds.). Institute of Vertebrate Zoology, Brno, Czechoslovakia; 1978.
- [70] Wallace RB, Painter RLE, Rumiz DI, Herrera JC. La estacionalidad y el manejo de vida silvestre en los bosques de producción del oriente de Bolivia. *Rev Bol Ecol*. 2000;8:65 – 81.
- [71] Silveira LCL; Picanço-Diniz CW, Cruz Oswaldo E. Distribution size of ganglion cells in the retinae of large Amazon rodents. *Visual Neuroscience*. 1989; 2:221-235.
- [72] Hughes, A. The topography of vision in mammals of contrasting life styles; comparative optics and retinal organization, p. 613-756. In: F.

- CRESCITELLI (Ed.). Handbook of Sensory Physiology. Berlin, Springer-Verlag. 1977.
- [73] Haugaasen T, Peres CA. Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *Journal of Tropical Ecology*. 2005; 21: 133-145.
- [74] Kaufmann JH, Kaufmann A. Observations of the behavior of tayras and grisons. *Z. Saugetiek*. 1965;30:146-155.
- [75] Paschoal M, Galetti M. Seasonal food use by the neotropical squirrel *Sciurus ingrami* in Southeastern Brazil. *Biotropica*. 1995;27:268-273.
- [76] Emmons LH. Geographic variation in densities and diversities of non-flying mammals in Amazonia. *Biotropica*. 1984;16:210-222
- [77] Gomez H, Ayala G, Wallace RB. Densidad de la ardilla roja amazónica (Familia Sciuridae, *Sciurus spadiceus*) en el valle del río Tuichi (Parque Nacional y Area Natural de Manejo Integrado Madidi, La Paz, Bolivia). *Ecología en Bolivia*. 2003;38:79-88
- [78] Gwinn NR, Koprowski JL, Jessen R, Merrick M. *Sciurus spadiceus* (Rodentia: Sciuridae). *Mammalian Species*. 2012;44:59-63.
- [79] Presley S. *Eira Barbara*. *Mammalian Species*. 2000; 636:1-6.
- [80] Defler TR. Notes on interactions between tayra (*Eira barbara*) and the white-fronted capuchin (*Cebus albifrons*). *Journal of Mammalogy*. 1980; 61:156.
- [81] Galef, BG, Mittermeier RA, Bailey RC. Predation by the tayra (*Eira barbara*). *Journal of Mammalogy*, 1976;57:760–761.
- [82] Schulenberg TS, Stotz DF, Lane DF, O'Neill JP, Parker TA. *Birds of Peru*. Princeton University Press. New Jersey, 2007.
- [83] O'Brien TG, Kinnaird. A picture is worth a thousand words: the application of camera trapping to the study of birds. *Bird Conservation International*. 2008;18: S144-S162.
- [84] Coelho I. Relações entre barreiros e a fauna de vertebrados no nordeste do Pantanal , Brasil. Dissertação apresentada para a obtenção do título de Mestre em Ecologia. 2006. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil.

- [85] Srbek-Araujo A, Silveira L, Chiarello AG. The Red-Billed Curassow (*Crax blumenbachii*): Social Organization, and Daily Activity Patterns. *The Wilson Journal of Ornithology*. 2012; 124: 321-327
- [86] Brooks MD, Fuller R: *Biologia e Conservação de Cracídeos. In Conservando os cracídeos: a família de aves mais ameaçada das Américas*. Edited by: Pereira SL, Brooks DM. Houston: Miscellaneous Publications of The Houston Museum of Natural Science; 2006:9-21.
- [87] Muñoz MC, Kattan GH: Diets of cracids: how much do we know? *Ornitologia neotropical*. 2007; 18:21-36.
- [88] Santamaría M, Franco AM. Frugivory of Salvin's Curassow in a rainforest of the Colombian Amazon. *Wilson Bulletin*. 2000;112:473-481.
- [89] Yumoto T. Seed dispersal by Salvin's Curassow, *Mitu salvini* (Cracidae), in a tropical forest of Colombia: Direct measurement of dispersal distance. *Biotropica*. 1999;31: 654–660.
- [90] Weckel M, Giuliano W, Silver S. Jaguar (*Panthera onca*) feeding ecology: distribution of predator and prey through time and space. *J. Zool*. 2006; 270:25-30.
- [91] Begazo A, Bodmer R. Use and conservation of Cracidae (Aves: Galliformes) in the Peruvian Amazon. *Oryx* 32. 1998;301–309.
- [92] Sherman PT. Family Psophiidae (Trumpeters). In: J. del Hoyo, A. Elliott & J. Sargatal, (eds). *Handbook of the birds of the world. Vol. 3. Hoatzin to Auks*. Lynx Edicions, Barcelona. 1996.
- [93] Janson C, Emmons L. Ecological Structure of the Nonflying Mammal Community at Cocha Cashu Biological Station, Manu National Park, Peru. *Four Neotropical Forests*. 1990; 314-337.
- [94] Janson C, Terborgh J, Emmons LH. Non-flying mammals as pollinating agents in the Amazonian forest. *Biotropica*. 1981; 13(suppl.): 1-6
- [95] Erard C, Théry M & Sabatier D. Régime alimentaire de *Tinamus major* (Tinamidae), *Crax alector* (Cracidae) et *Psophia crepitans* (Psophiidae) en forêt guyanaise. *Gib. Faune sauv*. 1991;8:183-210.
- [96] Théry M, Erard C & Sabatier D. Les fruits dans le régime alimentaire de *Penelope marail* (Aves, Cracidae) en forêt guyanaise: frugivorie stricte et sélective? *Rev.Ecol. (Terre Vie)*. 1992;47:383-401.

- [97] Payne RS. Acoustic location of prey by barn owls (*Tyto alba*). *The Journal of Experimental Biology*. 1971;54:535–573.
- [98] Takahashi T. How the owl tracks its prey—II. *Journal of Experimental Biology*. 2010;13:399–408.
- [99] Bachmann T, Klän S, Baumgartner W, Klaas M., Schröder W, Wagner H. Morphometric characterisation of wing feathers of the barn owl *Tyto alba pratincola* and the pigeon *Columba livia*. *Frontiers in Zoology*. 2007; 4:23.
- [100] Willigen R F. Owls see in stereo much like humans do. *Journal of Vision*. 2011; 11:1–27.
- [101] Hall MI, Ross CF. Eye shape and activity patterns in birds. *Journal of Zoology*. 2007: 271:437-434.
- [102] Rueda MC, Ramirez GF, Osorio JH. Aproximación a la biología de la zarigüeya común (*Didelphis marsupialis*). *Bol.cient.mus.hist.nat.* 2013;17:141-153.
- [103] Olliver FJ, Samuelson DA, Brooks DE, Lewis PA, Kallberg E, Koma AM, et al. Comparative morphology of the tapetum lucidum (among selected species). *Veterinary Ophtalmology*. 2004;7:11-22.
- [104] McManaus JJ. *Didelphis virginiana*. *Mammalian Species*. 1974;40:1-6.
- [105] Leite-Pitman MRP, Williams RSR. *Atelocynus microtis*. The IUCN Red List of Threatened Species. 2011. Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 11 May 2015
- [106] Alderton D. *Foxes, Wolves and Wild Dogs of the World*. Blandford Press. United Kingdom; 1998.
- [107] Nowak R. *Walker's Carnivorous of the World*. The John Hopkins University Press. Baltimore; 2005
- [108] Buehler LE. *Wild Dogs of the World*. London; 1974.
- [109] Gerald JH, Deegan JF, Crognale MA, Fenwick JA. Photopigments of dogs and foxes and their implications for canid vision. *Visual Neuroscience*. 1993;10:173-180.
- [110] Kasper CB, Mazim FD, Soares JBG, de Oliveira TG, Fabián ME. Composição e abundância relativa dos mamíferos de médio e grande porte no Parque Estadual do Turvo, Rio Grande do Sul, Brasil. *Rev. Brasil Zool*. 2007; 24:1087-1100.

- [111] Bodmer RE. Influence of digestive morphology on resource partitioning in Amazonian ungulates. *Oecologia*. 1991;85:361-365.
- [112] Ayala GMC. Monitoreo de *Tapirus terrestris* en el Izozog (Cerro Cortado) mediante el uso de telemetria como base para un plan de conservación. 2003; M.S. thesis, Universidad Mayor de San Andres, Santa Cruz, Bolivia.
- [113] Noss AJ, Cuéllar RL., Barrientos, JLM., Cuéllar E., Arispe R., Rúmiz, D, Rivero. A camera trapping and radio telemetry study of lowland tapir (*Tapirus terrestris*) in Bolivian dry forests. *Tapir Conservation*. 2003;12: 24-32.
- [114] Foerster CR. & Vaughan C. Home range, habitat use, and activity of Baird's tapir in Costa Rica. *Biotropica*. 2002; 34:423-437.
- [115] Silveira EKP.. Historia Natural do Tamandua- bandeira, *Myrmecophaga tridactyla* Linn. 1758, Myrmecophagidae. *Velozia*. 1969;7:34–43.
- [116] McNab BK. Physiological convergence amongst ant- eating and termite-eating mammals. *J. Zool. (Lond.)*. 1984;203:485–510.
- [117] Mourão G & Medri, IM. A new way of using inexpensive large-scale assembled GPS to monitor giant anteaters in short time intervals. *Wildl. Soc. Bull*. 2002; 30:1029–1032.
- [118] Camilo-Alves C. Adaptações dos tamanduás-bandeira (*Myrmecophaga tridactyla*) a` variação da temperatura ambiente no Pantanal da Nhecolândia, 2003; MS. MSc thesis. Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande, Brazil.
- [119] Montgomery GG, Lubin YD. Prey influences on movements of neotropical anteaters. In *Proceedings of the 1975 predator symposium*: 103–131. Phillips, R.L.&Jonkel, C. (Eds). Missoula: University of Montana, Montana forest and conservation experiment station; 1977.
- [120] Shaw JH, Machado-Neto J, Carter TS. Behavior of free-living giant anteaters (*Myrmecophaga tridactyla*). *Biotropica*. 1987;19:255–259.
- [121] Emmons LH. Neotropical Rainfores Mammals: a field guide /text by Louise H. Emmons; illustrations by François Feer. 2nd ed. The University of Chicago Press. Chicago, United States of America; 1997.

- [122] Miranda F, Bertassoni A, Abba AM. *Myrmecophaga tridactyla*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 16 May 2015.
- [123] Mayer JJ, Wetzel. *Tayassu pecari*. Mammalian Species. 1987;293:1-7.
- [124] Taber AB. The status and conservation of the Chacoan peccary in Paraguay. *Oryx*. 1991; 25(3):147-155.
- [125] Deribe E, Bekele A, Balakrishnan M. Population Status and Diurnal Activity Pattern of the Common Warthog (*Phalocoerus africanus*) in the Bale Mountains National Park, Ethiopia. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*. 2008; 34:91-97
- [126] Fragoso JMV. Perception of scale and resource partitioning by peccaries: behavioral causes and ecological implications. *Journal of Mammalogy*. 1999; 80: 993–1003
- [127] Carrillo E, Saenz JC, Fuller TK. Movements and activities of white-lipped peccaries in Corcovado National Park, Costa Rica. *Biological Conservation*. 2002; 108, 317-324.
- [128] Keuroghlian A, Eaton DP, Longland WS. Area use by white-lipped and collared peccaries (*Tayassu pecari* and *Tayassu tajacu*) in a tropical forest fragment. *Biological Conservation*. 2004;120:411-425.
- [129] Kiltie R A, Terborgh J. Observations on the behavior of rain-forest peccaries in Peru - why do white-lipped peccaries form herds. *Zeitschrift Fur Tierpsychologie-Journal of Comparative Ethology*. 1983;62, 241-255.
- [130] Altrichter M, Almeida R. Exploitation of white-lipped peccaries *Tayassu pecari* (Artiodactyla: Tayassuidae) on the Osa Peninsula, Costa Rica. *Oryx*. 2002;36:126-132.
- [131] Bodmer, RE. Responses of ungulates to seasonal inundations in the Amazon floodplain. *Journal of Tropical Ecology*. 1990; 6:191-201.
- [132] Peres CA. Population status of white-lipped *Tayassu pecari* and collared peccaries *T. tajacu* in hunted and unhunted Amazonian forests. *Biological Conservation*. 1996;77:115-123.
- [133] Gamero IG. Mamíferos de mi tierra. Lopez y Compañía. Tegucigalpa. Honduras; 1978.
- [134] Mendez E. Los principales mamíferos silvestres de Panamá. Zool. Lab. Conmemorativo Gorgas, Ciudad de Panamá, Panamá; 1970.

- [135] Souls LK. The peccaries. University of Arizona Press. Tucson, Arizona; 1984.
- [136] Fragoso JMV. A long-term study of white-lipped peccary (*Tayassi pecari*) population fluctuations in northern Amazonia - anthropogenic versus "natural" causes. In:). People in nature: Wildlife Conservation in South and Central America. K.M. Silvius, R.E. Bodmer and J.M.V. Fragoso (eds) Columbia University Press, New York; 2004.
- [137] Silver SC, Ostro LET, Marsh LK, Maffei L, Noss AJ, Kelly MK, et al. The use of camera traps for estimating jaguar *Panthera onca* abundance and density using capture/recapture analysis. *Oryx*. 2004; 38:148-154.
- [138] Foster R..The ecology of jaguars (*Panthera onca*) in a human-influenced land- scape. 2008; PhD Thesis, University of Southampton, UK.
- [139] Harmsen BJ, Foster RJ, Silver S, Ostro L, Doncaster CP. Differential use of trails by forest mammals and the implications for camera trap studies a case study from Belize. *Biotropica*. 2010;42:126–133.
- [140] Michalski F, Boulhosa RLP, Faria A, Peres CA. Human- wildlife conflicts in a fragmented Amazonian forest landscape: determinants of large felid depredation on livestock. *Animal Conservation*. 2006;9:179-188.
- [141] Bravo A, Harms KE, Stevens RS, Emmons LH. Collpas: Activity hotspots for frugivorous bats (*Phyllostomidae*) in the Peruvian Amazon. *Biotropica*;2008:40, 203-210.
- [142] Bravo A, Harms KE, Stevens RS, Emmons LH. Puddles created by geophagous mammals are potential mineral sources for frugivorous bats (*Stenodermatinae*) in the Peruvian Amazon. *J. Trop. Ecol*. 2010; 26:173-184.
- [143] Rabinowitz AR, Nottingham BG. Ecology and behavior of the Jaguar (*Panthera-Onca*) in Belize, Central-America. *J. Zool*. 1986;210:149–159.
- [144] Watt EM. A scatological analysis of parasites and food habits of jaguar (*Panthera onca*) in the Cockscomb Basin of Belize. 1987. M.S. Thesis, University of Toronto, Toronto.
- [145] Oliveira T. Ecología comparativa de la alimentación del jaguar y del puma en el neotrópico. Pp. 265-288 En *El jaguar en el nuevo milenio*. R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw Jr., A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson, A. Taber,

- eds. Universidad Nacional Autónoma de México/Wildlife Conservation Society, México, D.F. 2002
- [146] Kuroiwa A, Ascorra C. Dieta y densidad de posibles presas de jaguar (*Panthera onca*) en las inmediaciones del Tambopata Research Centre (Zona Reservada Tambopata-Candamo, Madre de Dios). En: El jaguar en el nuevo milenio. R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw Jr., A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson, A. Taber, eds. Fondo de Cultura Económica/Universidad Nacional Autónoma de México/Wildlife Conservation Society, México, D.F. 2002.
- [147] Maffei L, Noss AJ, Cuellar E, Rumiz DI. Ocelot (*Felis pardalis*) population densities, activity and ranging behavior in the dry forests of eastern Bolivia: data from camera trapping. *Journal Tropical Ecology*. 2005;21:349–353.
- [148] Sábato, MAL, Melo LFB, Magni EMV, Young RJ, Coelho CL. A note on the effect of the full moon on the activity of wild maned wolves, *Chrysocyon brachyurus*. *Behavioral Processes*. 2006;73:228-230.
- [149] Link A, Di Fiore A, Galvis N, Fleming E. Patterns of mineral lick visitation by lowland tapir (*Tapirus terrestris*) and lowland paca (*Cuniculus paca*) in a western amazonian rainforest in Ecuador. *Mastozool. neotrop.* [online]. 2012:Vol.19. Emmons LH. Ecology of *Proechimys* (Rodentia, Echimyidae). in southeaster Peru. *Trop. Ecol.* 1982;23:280-290.
- [150] Andre E. A naturalist in the Guianas. Smith, Elder, London; 1904.

ANEXOS

ANEXO 1. LISTA COMPLETA DE LAS ESPECIES REGISTRADAS EN LA CAMPAÑA DE TRAMPAS

CÁMARA EN EL PARQUE NACIONAL DEL MANU 2014

| | PAKITZA | COCHA CASHU | CUMERJALI | TOTAL GENERAL |
|----------------------------------|-------------|-------------|------------|---------------|
| Mamíferos | 1211 | 1001 | 791 | 3003 |
| <i>Atelocynus microtis</i> | 0 | 5 | 7 | 12 |
| <i>Cebus albifrons</i> | 2 | 4 | 0 | 6 |
| <i>Cebus apella</i> | 0 | 0 | 2 | 2 |
| <i>Coendou bicolor</i> | 1 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Cuniculus paca</i> | 132 | 128 | 129 | 389 |
| <i>Dasyprocta variegata</i> | 160 | 123 | 153 | 436 |
| <i>Dasypus novemcinctus</i> | 18 | 22 | 33 | 73 |
| <i>Didelphis marsupialis</i> | 126 | 107 | 71 | 304 |
| <i>Eira barbara</i> | 5 | 15 | 13 | 33 |
| <i>Felino NI</i> | 1 | 1 | 1 | 3 |
| <i>Hydrochaeris hydrochaeris</i> | 2 | 0 | 1 | 3 |
| <i>Leopardus pardalis</i> | 85 | 58 | 29 | 172 |
| <i>Leopardus sp.</i> | 8 | 4 | 4 | 16 |
| <i>Leopardus wiedii</i> | 0 | 3 | 2 | 5 |
| <i>Mazama americana</i> | 19 | 11 | 19 | 49 |
| <i>Mazama gouazoubira</i> | 9 | 3 | 1 | 13 |
| <i>Mazama sp.</i> | 68 | 70 | 49 | 187 |
| <i>Myoprocta pratti</i> | 107 | 59 | 43 | 209 |
| <i>Myrmecophaga tridactyla</i> | 7 | 9 | 0 | 16 |
| <i>Nasua nasua</i> | 3 | 1 | 3 | 7 |
| <i>Panthera onca</i> | 11 | 10 | 10 | 31 |
| <i>Pecari NI</i> | 5 | 2 | 3 | 10 |
| <i>Pecari tajacu</i> | 58 | 81 | 36 | 175 |
| <i>Priodontes maximus</i> | 4 | 2 | 2 | 8 |
| <i>Procyon cancrivorus</i> | 0 | 0 | 3 | 3 |
| <i>Puma concolor</i> | 11 | 15 | 8 | 34 |
| <i>Puma yagouaroundi</i> | 1 | 1 | 6 | 8 |
| <i>Roedor NI</i> | 210 | 147 | 67 | 424 |
| <i>Saimiri boliviensis</i> | 0 | 1 | 0 | 1 |
| <i>Sciurus sp.</i> | 38 | 12 | 11 | 61 |
| <i>Sylvilagus brasiliensis</i> | 23 | 8 | 0 | 31 |
| <i>Tamandua tetradactyla</i> | 1 | 0 | 1 | 2 |
| <i>Tapirus terrestris</i> | 96 | 99 | 81 | 276 |
| <i>Tayassu pecari</i> | 0 | 0 | 3 | 3 |
| Aves | 423 | 413 | 319 | 1155 |
| <i>Anhima cornuta</i> | 0 | 0 | 3 | 3 |
| <i>Aramides cajanea</i> | 1 | 2 | 0 | 3 |
| <i>Ardea cocoi</i> | 0 | 0 | 1 | 1 |
| Ave No identificada | 4 | 4 | 7 | 15 |

| | | | | |
|--------------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| <i>Buteogallus schistaceus</i> | 0 | 0 | 1 | 1 |
| <i>Buteogallus urubitinga</i> | 3 | 1 | 3 | 7 |
| <i>Cairina moschata</i> | 0 | 0 | 3 | 3 |
| <i>Cathartes melambrotus</i> | 0 | 1 | 0 | 1 |
| <i>Chamaeza nobilis</i> | 6 | 3 | 0 | 9 |
| <i>Conopias trivirgatus</i> | 0 | 0 | 1 | 1 |
| <i>Crypturellus bartletti</i> | 5 | 1 | 1 | 7 |
| <i>Crypturellus soui</i> | 5 | 2 | 3 | 10 |
| <i>Crypturellus sp.</i> | 1 | 2 | 2 | 5 |
| <i>Crypturellus undulatus</i> | 6 | 6 | 10 | 22 |
| <i>Crypturellus variegatus</i> | 5 | 0 | 0 | 5 |
| <i>Elanoides forficatus</i> | 0 | 1 | 0 | 1 |
| <i>Eurypyga helias</i> | 1 | 0 | 3 | 4 |
| <i>Formicarius analis</i> | 3 | 0 | 0 | 3 |
| <i>Formicarius colma</i> | 1 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Formicarius sp.</i> | 2 | 5 | 3 | 10 |
| <i>Furnarius leucopus</i> | 0 | 0 | 1 | 1 |
| <i>Geotrygon montana</i> | 6 | 3 | 7 | 16 |
| <i>Geotrygon sp.</i> | 0 | 1 | 0 | 1 |
| <i>Leptotila rufaxila</i> | 15 | 12 | 8 | 35 |
| <i>Mitu tuberosa</i> | 94 | 137 | 93 | 324 |
| <i>Molothrus oryzivorus</i> | 1 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Momotus momota</i> | 0 | 2 | 1 | 3 |
| <i>Neochen jubata</i> | 5 | 0 | 0 | 5 |
| <i>Neomorphus geoffroyii</i> | 1 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Ochthornis littoralis</i> | 0 | 0 | 1 | 1 |
| <i>Odontophorus sp.</i> | 6 | 3 | 1 | 10 |
| <i>Odontophorus stellatus</i> | 1 | 2 | 1 | 4 |
| <i>Pardirallus nigricans</i> | 6 | 6 | 0 | 12 |
| <i>Penelope jacquacu</i> | 5 | 7 | 9 | 21 |
| <i>Pipile cumanensis</i> | 0 | 2 | 1 | 3 |
| <i>Psophia leucoptera</i> | 191 | 134 | 70 | 395 |
| <i>Pteroglossus azara</i> | 1 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Ramphastos tucanus</i> | 0 | 0 | 1 | 1 |
| <i>Tigrisoma fasciatum</i> | 0 | 0 | 2 | 2 |
| <i>Tinamus guttatus</i> | 1 | 0 | 0 | 1 |
| <i>Tinamus major</i> | 25 | 36 | 34 | 95 |
| <i>Tinamus sp.</i> | 9 | 17 | 11 | 37 |
| <i>Tinamus tao</i> | 13 | 23 | 37 | 73 |
| Reptiles | 2 | 3 | 2 | 7 |
| <i>Chelonoidis sp.</i> | 1 | 1 | 0 | 2 |
| <i>Tupinambis teguixin</i> | 1 | 2 | 2 | 5 |
| No identificado | 13 | 0 | 4 | 17 |
| Total general | 1649 | 1417 | 1116 | 4182 |