

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO  
CENTRO DE CIÊNCIAS DA SAÚDE  
INSTITUTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

# **ECOLOGIA POPULACIONAL E PADRÃO DE ATIVIDADE DE *CUNICULUS PACA***

**CATHARINA KREISCHER**

Orientador: Fernando Antônio dos Santos Fernandez

Coorientador: Marcelo Lopes Rheingantz

Dissertação apresentada ao programa de pós-graduação em ecologia da universidade federal do rio de janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de mestre em ciências biológicas (ecologia).

RIO DE JANEIRO

JULHO, 2017

**ECOLOGIA POPULACIONAL E PADRÃO DE ATIVIDADE DE  
CUNICULUS PACA**

**CATHARINA KREISCHER**

Dissertação submetida ao Programa de Pós-graduação em Ecologia, Instituto de Biologia, da Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Aprovada em dia do mês de 2017, por:

---

Prof. Dr. Fernando A. S. Fernandez  
Universidade Federal do Rio de Janeiro

---

---

Nome membro da Banca  
(Instituição de origem)

Nome membro da Banca  
(Instituição de origem)

---

---

Nome membro da Banca  
(Instituição de origem)

Nome membro da Banca  
(Instituição de origem)

RIO DE JANEIRO

Julho, 2017

# Ficha Catalográfica

KREISCHER, CATHARINA

Ecologia populacional e padrão de atividade de *Cuniculus paca*.

## **Epígrafe**

## **Dedicatória**

# Agradecimientos

# Resumo

A perda e fragmentação de habitats, em decorrência do crescimento da população humana, estão entre as principais ameaças à biodiversidade. A extinção de espécies em locais com complexas interações ecológicas pode ter profundos efeitos na manutenção do ecossistema. A paca é uma espécie importante na dinâmica de florestas neotropicais como dispersora e predadora de sementes, além de um importante item alimentar na dieta de predadores. Porém, faltam informações sobre sua ecologia populacional e comportamento, fundamentais para ações de manejo e conservação. O presente trabalho teve como objetivos: 1. estimar a densidade populacional da paca no Parque Nacional da Tijuca, um fragmento de floresta urbana com histórico de degradação e 2. avaliar o padrão temporal de atividade da paca ao longo da sua distribuição geográfica, comparando dados de armadilhas fotográficas de doze áreas. Para estimar a densidade populacional foram utilizados dados de armadilhas fotográficas associados a modelos de captura-recaptura de população fechada. Foram capturados um total de 23 indivíduos ao longo de dois anos. Poucas recapturas foram obtidas, o que dificultou a escolha de um modelo populacional mais complexo do que o modelo nulo. A densidade máxima obtida foi de 2,8 indivíduos/Km<sup>2</sup> utilizando-se a área de amostragem estimada pelo método MMDM e 4,3 indivíduos/Km<sup>2</sup> pelo ½ MMDM. Extrapolando essa densidade para toda a área do parque, que é de 3953 hectares, temos um tamanho populacional que varia de 80 a 160 indivíduos de paca. Em estudos anteriores em outros locais, a densidade de paca variou de 3 a 93 indivíduos/Km<sup>2</sup>. A baixa densidade no PNT, caso não seja uma subestimativa, pode ter relação com a pobreza de recursos no parque, que é uma área com um longo histórico de degradação. O padrão de atividade da paca mostrou-se majoritariamente noturno, com pouco grau de atividade crepuscular. A



média da duração total de atividade foi de 13,11 horas e a média do núcleo de atividade foi de 5,24 horas. O padrão de atividade da paca foi muito similar entre locais, apesar das variações ambientais entre os mesmos, o que indica ser uma característica comportamental pouco plástica para a espécie. O pequeno tamanho populacional no PNT indica que a população pode estar em risco de extinção local dado o isolamento do PNT de demais fragmentos de Mata Atlântica.

**Palavras-chave:**

1. Cuniculus paca
2. Armadilhagem fotográfica
3. Estimativa populacional
4. Padrão de atividade
5. Mata Atlântica

# Abstract

Habitat loss and fragmentation, as a result of human population growth, are among the major threats to biodiversity. Extinction of species in sites with complex ecological interactions can have profound effects on ecosystem maintenance. The paca is an important species in the dynamics of neotropical forests as a seed disperser and predator, and also as an important food item in the diet of predators. However, we lack information about their population ecology and behavior, which are fundamental for management and conservation actions. The objectives of this study were: 1. to estimate the population density of the paca in the Tijuca National Park, a fragment of urban forest with a history of degradation, and 2. to evaluate the temporal pattern of paca activity along its geographic distribution, comparing câmera-trap data from twelve areas. To estimate the population density, we used câmera-trap data associated with capture-recapture models of closed population. A total of 23 individuals were captured over 2 years. Few recaptures were obtained, making it difficult to choose a more complex population model than the null model. The maximum density obtained was 2.8 individuals/Km<sup>2</sup> estimating the effective sampling area by the method MMDM and 4.3 individuals/Km<sup>2</sup> by  $\frac{1}{2}$  MMDM. Considering the entire area of the park, which is 3953 hectares, we obtain a population size ranging from 80 to 160 individuals of paca. In previous studies, paca density ranged from 3 to 93 individuals/Km<sup>2</sup>. The low density in the TNP, if not an underestimation, can be related to the scarcity of resources in the park, which has a long degradation history. The paca's activity pattern was mostly nocturnal, with little degree of twilight activity, in all locations. The mean of the total activity range was 13.11 hours and the mean of the activity core range was 5.24 hours. The paca's activity pattern was very similar between sites, despite the environmental

variations between them, indicating that it is a behavioral characteristic that is not very plastic for the species. The small population size in the TNP indicates that the population may be at risk of local extinction given the isolation of the TNP from other fragments of the Atlantic Forest.

**Key-words:**

1. Cuniculus paca
2. Camera-trapping
3. Population density
4. Activity pattern
5. Atlantic Forest

# Sumário

Ficha Catalográfica.....	iv
Agradecimentos .....	vii
Resumo .....	viii
Abstract.....	x
Sumário.....	xii
Lista de Figuras .....	xiv
Lista de Tabelas .....	xv
Lista de Apêndices.....	xvi
Introdução Geral .....	17
CAPÍTULO 1 .....	23
Estimativa de densidade e tamanho populacional de <i>Cuniculus paca</i> no Parque Nacional da Tijuca, Rio de Janeiro, Brasil .....	23
Introdução .....	24
Métodos.....	27
Área de estudo.....	27
Armadilhamento fotográfico .....	28
Preparação e análise dos dados .....	29
Resultados .....	35
Discussão.....	40
CAPÍTULO 2 .....	50
Inflexibilidade no padrão de atividade de <i>Cuniculus paca</i> ao longo de sua distribuição 50	
Introdução .....	51

Métodos.....	53
Resultados .....	56
Discussão.....	62
Considerações finais.....	68
Referências Bibliográficas.....	71
APÊNDICE 2A – Detalhes do desenho amostral de cada área.....	90
APÊNDICE 2B - Detalhes das análises usadas no trabalho.....	97

# Lista de Figuras

Figura 1: Padrão de pelagem da paca.....	19
Figura 2: Distribuição geográfica atual da paca <i>Cuniculus paca</i> (adaptado de Emmons, 2016).....	20
Figura 3: Localização e limites do Parque Nacional da Tijuca, Brasil. ....	27
Figura 4: Localização das estações de captura (pontos) no Setor Floresta, no Parque Nacional da Tijuca. E tamanho da área efetivamente amostrada por MMDM (linha contínua) e ½ MMDM (linha tracejada). ....	32
Figura 5: Comparação do padrão de pelagem de dois indivíduos de <i>Cuniculus paca</i> . As imagens A e B mostram diferentes ângulos de fotografia para o indivíduo ‘dir101’ e as imagens C e D mostram o mesmo para o indivíduo “dirX”. ....	33
Figura 6: Localização das doze áreas amostrais. ....	54
Figura 7: Padrão de atividade da paca <i>Cuniculus paca</i> em doze áreas dentro da distribuição geográfica da espécie, estimado por Kernel circular. ....	58

# Lista de Tabelas

Tabela 1: Detalhes do desenho amostral da grade de armadilhas fotográficas no Parque Nacional da Tijuca.....	31
Tabela 2: Históricos de captura utilizados para o modelo da captura-recaptura de população fechada. ....	36
Tabela 3: Detalhes do número de registros de paca (para o lado direito do corpo) por armadilhas fotográficas por sessão de captura no PNT entre 2014 e 2015.....	38
Tabela 4: Resultados das estimativas de tamanho populacional de pacas geradas por modelos de captura-recaptura, por sessão de captura no PNT entre 2014 e 2015...	38
Tabela 5: Resultados das estimativas de área efetivamente amostrada e densidade populacional de pacas por sessão de captura no PNT entre 2014 e 2015. ....	39
Tabela 6: Comparação de estimativas de densidade de Cuniculus paca em 12 estudos utilizando diferentes métodos.....	47
Tabela 7: Características do padrão de atividade da paca Cuniculus paca para doze áreas dentro de sua distribuição geográfica. ....	59
Tabela 8: Valores de sobreposição do núcleo de atividade da paca Cuniculus paca entre as doze áreas analisadas.....	61

# **Lista de Apêndices**



# Introdução Geral

A perda e fragmentação de habitat, em decorrência do crescimento da população humana, estão entre as principais ameaças à biodiversidade e afetam cerca de 40% das espécies de mamíferos (Cardillo et al., 2004; Costa et al., 2005). A extinção de espécies em locais com complexas interações ecológicas pode ter profundos efeitos no ecossistema (Redford, 1992), como diminuição da polinização (Balmford & Bond, 2005), aumento da abundância das espécies que compõem os níveis tróficos intermediários (Estes et al., 2011) e alteração da comunidade vegetal pela perda de dispersores de sementes (Terborgh et al., 2008). Então, torna-se urgente avaliar o grau de conservação de espécies que ainda persistem em seu ambiente natural.

Os esforços e estratégias de conservação devem focar não apenas em evitar o declínio populacional de espécies que já se encontram em risco de extinção, mas também em evitar que outras espécies ainda não ameaçadas entrem nesse processo (Meffe & Carroll, 1997). Para desenvolver ações de manejo e conservação de uma espécie é fundamental conhecer aspectos de sua ecologia e história natural, e estudos que fornecem essas informações são de grande valor. A estimativa do tamanho populacional, por exemplo, é necessária para o manejo de fauna e para verificar o status de conservação das populações (Dillon & Kelly, 2007). Já o padrão de atividade de um animal se relaciona com diversos fatores como taxas metabólicas, tamanho corporal, dieta, disponibilidade e distribuição de recursos no habitat (Zhou et al., 2007), variações climáticas, além de fatores como predação (Sundell et al., 2004) e competição (Wasserberg et al., 2006).

O armadilhamento fotográfico é um método não-invasivo que vem sendo cada vez mais utilizado para estimativas populacionais de espécies raras ou elusivas, difíceis de monitorar por métodos tradicionais (Tomas & Miranda, 2003; Foster & Harmsen, 2012) e é muito eficiente para estudos de mamíferos terrestres (van Schaik & Griffiths, 1996; Gómez et al., 2005). O método possui a vantagem de ser aplicável a grandes áreas com um esforço moderado e por longos períodos de tempo, e de permitir o estudo de mais de uma espécie simultaneamente (Sunarto et al., 2013; Ancrenaz et al., 2012). É muito utilizado para fins científicos, tendo sido aplicado com sucesso em estimativas populacionais (Karanth & Nichols, 1998; Maffei et al., 2005), uso e ocupação do espaço (Tobler et al., 2009; Oliveira-Santos et al., 2011) e padrões de atividade (Gomez et al., 2005; Oliveira-Santos et al., 2011).

A paca *Cuniculus paca* (Linnaeus, 1766) é um roedor caviomorfo de médio porte da família Cuniculidae, cujo peso na idade adulta varia de seis a doze quilogramas (Pérez, 1992). Seu pelo é castanho escuro com linhas longitudinais de pintas brancas nas laterais do corpo (Figura 1).



**Figura 1: Padrão de pelagem da paca.**

As pacas se distribuem desde o sul do México até o leste do Paraguai e nordeste da Argentina (Pérez, 1992; Eisenberg & Redford, 1999) (Figura 2). Habitam principalmente florestas tropicais, mas podem ocorrer em outros tipos de hábitat, frequentemente associados a corpos d'água (Pérez, 1992). São excelentes nadadoras e encontram nos rios uma via de escape de predadores (Eisenberg & Redford, 1999).



**Figura 2: Distribuição geográfica atual da paca *Cuniculus paca* (adaptado de Emmons, 2016).**

As pacas são mamíferos solitários e territorialistas. É difícil distinguir o sexo visualmente, pois as genitálias estão escondidas em um saco nos dois sexos. A gestação dura cerca de 120 dias e as fêmeas costumam ter um filhote em cada evento reprodutivo (Pérez, 1992). Os nascimentos podem ocorrer em qualquer época do ano. Os filhotes são precoces e continuam com os pais até poderem se reproduzir ou até o nascimento da prole seguinte. A fecundidade é baixa, mas a sobrevivência dos adultos é alta (Patton et al., 2015).

A espécie é considerada oportunista em relação à sua alimentação, consumindo principalmente frutos (Eisenberg & Redford, 1999), e ocasionalmente folhas, flores e insetos (Dubost & Henry, 2006). Apresenta variação de espécies consumidas ao longo

de sua distribuição geográfica e variação sazonal de acordo com a disponibilidade de frutos (Dubost & Henry, 2006). A paca é uma presa importante para carnívoros como o puma *Puma concolor*, a onça pintada *Panthera onca* e a jaguatirica *Leopardus pardalis*, dentre outros (Pérez, 1992).

A espécie possui hábitos noturnos, podendo apresentar atividade crepuscular eventualmente (Gómez et al., 2005; Michalski & Norris, 2011; Jax et al., 2015). Durante o dia permanece em buracos, que geralmente possuem mais de uma entrada. A densidade populacional de *C. paca* foi estimada em poucos estudos, por diferentes métodos e em diferentes biomas, com valores variando entre 3,5 e 93 indivíduos/Km<sup>2</sup> (Beck-King et al., 1999; Aquino et al., 2009; Huanca-huarachi et al., 2011) O tamanho de área de vida foi estimado em dois estudos, ambos utilizando radiotelemetria e estimando por Mínimo Polígono Convexo (MPC), que obtiveram um tamanho médio de dois hectares (Beck-King et al., 1999; Marcus, 1984). Em um estudo mais recente, Gutierrez *et al.* (2016), utilizando o método de radiotelemetria encontraram valores de tamanho de área de vida maiores, variando de 50 a 204 hectares (estimados por MPC). Neste estudo os machos apresentaram áreas de vida duas vezes maiores que as das fêmeas.

A espécie está classificada na categoria Pouco Preocupante junto à IUCN (Emmons, 2016), considerando toda a sua distribuição geográfica. É abundante e comum na parte norte da sua distribuição, mas é escassa na parte sul. Por exemplo, a paca consta como vulnerável na lista de espécies ameaçadas do estado do Rio de Janeiro (Bergallo et al., 2000). Pacas são extensivamente caçadas por esporte e alimento, pois sua carne é altamente apreciada (Pérez, 1992; Eisenberg & Redford, 1999). Em áreas sujeitas à alta pressão de caça as pacas possuem populações escassas ou localmente extintas, mas onde não há caça são comuns e facilmente vistas. Outras ameaças para a

espécie são a perda e fragmentação de habitat (Pérez, 1992; Eisenberg & Redford, 1999).

Por ser uma espécie elusiva de hábito noturno, de difícil observação em condições naturais e com baixa probabilidade de captura, o conhecimento sobre a ecologia e comportamento de *Cuniculus paca* ainda é escasso. Apesar de sua potencial importância na dinâmica de florestas Neotropicais como dispersora e predadora de sementes (Beck-King et al., 1999; Eisenberg & Redford, 1999), e de ser um importante item alimentar na dieta de grandes carnívoros, pouca atenção foi dada para investigar seu estado de conservação, especialmente no Brasil. Até agora nenhum estudo tinha sido realizado com o objetivo de avaliar a sua conservação no bioma Mata Atlântica, um hot-spot de biodiversidade e considerado como de prioridade global para a conservação (Myers et al., 2000).

A presente dissertação estrutura-se em dois capítulos. No primeiro serão apresentadas as estimativas de tamanho e densidade populacional da paca no Parque Nacional da Tijuca, uma floresta urbana situada no Rio de Janeiro, utilizando dados de captura e recaptura por armadilhas fotográficas ao longo de dois anos. O segundo capítulo aborda os padrões temporais de atividade da paca, comparando doze áreas dentro de sua distribuição geográfica. Por fim, encontram-se as conclusões gerais sobre os aspectos abordados nos dois capítulos.

# **CAPÍTULO 1**

## **Estimativa de densidade e tamanho populacional de *Cuniculus paca* no Parque Nacional da Tijuca, Rio de Janeiro, Brasil**

## Introdução

Estimativas confiáveis de abundância, densidade populacional e parâmetros demográficos são fundamentais para a tomada de decisão para ações de manejo e conservação de espécies (B. K. Williams et al., 2002; Tomas & Miranda, 2003). Essas estimativas indicam tendências temporais na variação numérica das populações, permitindo adotar medidas para evitar flutuações drásticas e para a sua exploração sustentável (B. K. Williams et al., 2002). Além disso, permitem ainda determinar o número potencial de indivíduos que uma unidade de conservação pode suportar (Dillon & Kelly, 2007).

Muitas vezes é difícil conseguir informações demográficas para espécies de comportamento elusivo, de difícil observação no ambiente natural, com baixa probabilidade de captura e baixa densidade, dificultando ações de manejo e conservação das mesmas (Dillon & Kelly, 2008; Costa et al., 2005). Uma possível solução para este problema é o uso de armadilhas fotográficas. Esta é uma ferramenta muito utilizada para estudos de captura-recaptura para estimativas de densidade e tamanho populacional, principalmente de espécies onde é possível diferenciar indivíduos pelo padrão de pelagem natural (Karanth & Nichols, 1998), como é o caso do tigre *Panthera tigris* (Karanth & Nichols, 1998; Karanth et al., 2006), da onça pintada *Panthera onca* (Silver et al., 2004; Soisalo & Cavalcanti, 2006; Sollmann et al., 2011) e do glutão *Gulo gulo* (Royle, Magoun, et al., 2011). O padrão natural de pigmentação único de *C. paca* permite sua identificação individual, possibilitando o uso de armadilhamento fotográfico para estimativas de tamanho ou densidade populacional, através do uso de modelos de captura-recaptura (Karanth & Nicholls, 1998).



O uso de armadilhas fotográficas é mais eficiente na captura de espécies terrestres elusivas do que métodos como captura-viva e transecto linear (Foster & Harmsen 2012). Grande parte das espécies de mamíferos neotropicais são raras e exibem comportamento elusivo. Conseqüentemente, ainda há lacunas de conhecimento sobre a ecologia e comportamento de muitas delas. A falta de informações básicas sobre a ecologia e comportamento da espécie alvo, principalmente na área pretendida para o estudo, muitas vezes dificulta o bom delineamento amostral. Esse fato torna a obtenção de dados de qualidade um desafio para biólogos que pretendem estimar a densidade dessas espécies.

Há décadas os métodos de captura-recaptura são muito utilizados para estimativas populacionais, principalmente para espécies fáceis de capturar e marcar. Ao longo do tempo outras aplicações do método foram desenvolvidas, sobretudo admitindo cada vez mais alternativas na forma como os indivíduos são “capturados” e identificados. “Capturas” podem ser obtidas, por exemplo, através de marcas naturais, como o padrão de manchas no pelo ou cicatrizes, e também pela identificação de genótipos diferentes conseguidos por armadilhas de pelo ou por coleta de fezes (Gardner et al., 2010, 2009). O método de captura-recaptura associado a dados de armadilhas fotográficas foi usado primeiramente por Karanth et al. (1995) e tornou-se muito popular, principalmente em estudos com felinos. O método tem muitas vantagens, principalmente por ser não-invasivo, mas não está livre de problemas (Soisalo & Cavalcanti, 2006; Dillon & Kelly, 2007). Muitas vezes alguns pressupostos do método são violados como, por exemplo, o de igual capturabilidade dos indivíduos e o de que a população é demográfica e geograficamente fechada. Além disso, geralmente, as espécies de interesse desse tipo de estudo ocorrem em baixas densidades, o que implica em um tamanho amostral pequeno e baixas probabilidades de captura. Portanto, é preciso avaliar as características da

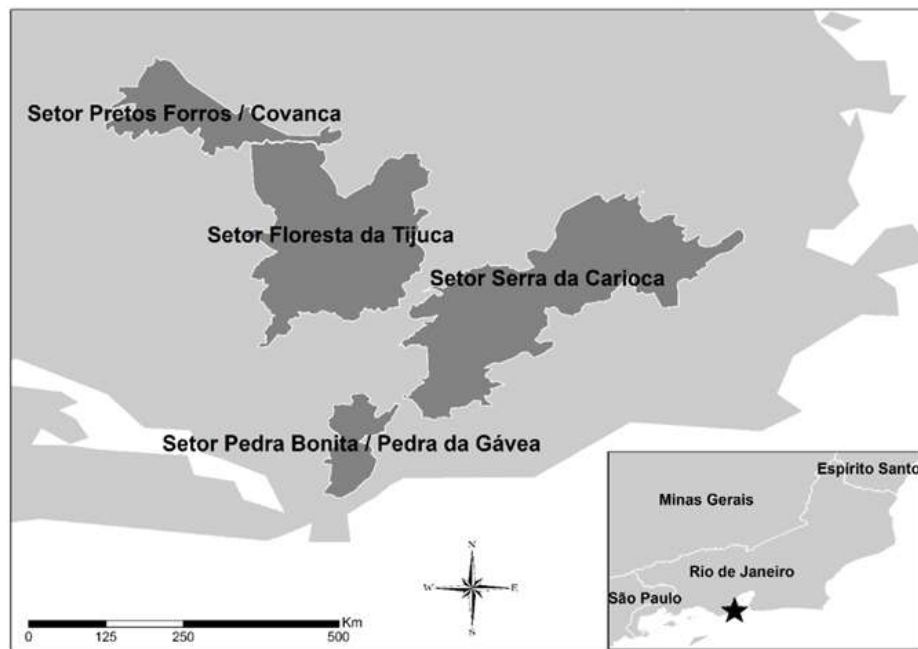
espécie e os recursos disponíveis e assim construir uma grade amostral que seja capaz de produzir um bom conjunto de dados, que gere estimativas confiáveis.

A paca é uma espécie importante na dinâmica de florestas neotropicais como dispersora de sementes (Beck-King et al., 1999; Eisenberg & Redford, 1999), e um importante item alimentar na dieta de grandes carnívoros (Pérez, 1992). Apesar de estar classificada na categoria Pouco Preocupante junto à IUCN (Emmons, 2016), algumas populações sofrem com a caça e perda e fragmentação de habitat, principalmente na parte sul de sua distribuição, no bioma Mata Atlântica. Considerado um hot spot de biodiversidade e de prioridade global para a conservação (Myers et al., 2000), o bioma é altamente ameaçado. Estima-se que restam apenas de 11% a 16% de sua área original (Ribeiro et al., 2009). O Parque Nacional da Tijuca é um fragmento de Mata Atlântica inserido em uma matriz urbana e não conectado a outros fragmentos. Este tipo de situação é cada vez mais comum com o aumento da população humana e a crescente urbanização e seus efeitos na biota ainda foram pouco investigados (McDonald et al., 2008). Este fato ressalta a importância de estudos que possam contribuir para o conhecimento da ecologia da fauna de fragmentos urbanos. O objetivo deste trabalho foi obter estimativas confiáveis de densidade de *C. paca* no PNT, ao longo de um ano e meio, utilizando armadilhas fotográficas associadas a modelos de captura-recaptura. A partir dessas informações buscou-se ainda indicar qual é a atual situação da população de pacas no parque e a presença de potenciais riscos à sua persistência, permitindo avaliar a necessidade de medidas mitigadoras para a manutenção desta população.

## Métodos

### *Área de estudo*

O Parque Nacional da Tijuca (PNT), com uma área de 3953 ha e localizado na cidade do Rio de Janeiro ( $22^{\circ}55' - 23^{\circ}00'S$  e  $43^{\circ}11' - 43^{\circ}19'W$ ; Figura 3), é considerado uma das maiores florestas urbanas do mundo (ICMBio, 2008). É dividido em quatro setores - Floresta, Serra da Carioca, Pedra Bonita/Pedra da Gávea e Pretos Forros/Covanca (Figura 3).



**Figura 3: Localização e limites do Parque Nacional da Tijuca, Brasil.**

O clima da região é tropical com verões chuvosos e invernos secos. A precipitação anual normalmente excede os 2.000mm e as temperaturas médias anuais variam entre  $18^{\circ}$  e  $26^{\circ}C$  (ICMBio, 2008). A vegetação do PNT é classificada como floresta ombrófila densa secundária em estágio avançado de regeneração, típica de Mata

Atlântica. A área apresenta relevo acidentado com altitude variando entre 80 e 1.021m (ICMBio, 2008).

O PNT tem um histórico de degradação antrópica (Pádua, 2002). As primeiras intervenções começaram no século XVII, com o desmatamento para a extração de madeira e plantio de cana-de-açúcar. Mas a maior ocupação foi com o plantio de café, que durou por quase todo o século XIX. O desmatamento associado ao crescimento populacional gerou grande escassez de água na cidade do Rio de Janeiro. O fato levou D. Pedro II a iniciar, em 1862, um processo de reflorestamento liderado pelo major Manoel Gomes Archer que durou cerca de 13 anos. Durante este período foram plantadas, em uma área de cerca de 1600 ha, mais de 60 mil mudas de várias espécies, incluindo algumas exóticas como a jaqueira (*Artocarpus heterophilus*), os eucaliptos (*Eucalyptus sp.*) e a dracena (*Dracaena fragrans*). Em 1969, foram iniciados os primeiros repovoamentos faunísticos (Coimbra-Filho & Aldrighi, 1971), através da reintrodução de espécies animais perdidas e do reforço populacional de espécies existentes. A paca (*Cuniculus paca*) não está incluída na relação de espécies soltas naquela época, mas ainda persiste no PNT.

#### *Armadilhamento fotográfico*

O armadilhamento fotográfico foi realizado entre março de 2014 e agosto de 2015. Foram realizadas 4 sessões de captura (março de 2014, setembro de 2014, março de 2015 e agosto de 2015), com duração de 30 dias cada, divididas em cinco ocasiões de captura de seis dias cada e espaçadas por um intervalo médio de seis meses. As armadilhas foram vistoriadas uma vez dentro de cada ocasião de captura para garantir o bom funcionamento do equipamento e reiscagem.

Durante a primeira sessão de captura (março de 2014), foram usadas 21 estações de captura. A partir de agosto de 2014 o número de estações aumentou para 33. As novas estações foram dispostas entre as estações da grade original, aumentando a probabilidade de captura, porém, não aumentado significativamente a área amostrada, permitindo a comparação entre as sessões (Figura 4). O espaçamento médio entre as estações foi de 185m, cobrindo uma área de aproximadamente 133 ha, estimada por mínimo polígono convexo (MPC) (Figura 4; Tabela 1). Durante o ano de 2014 foi usada apenas uma armadilha por estação. A partir de 2015 foram usadas duas armadilhas por estação, posicionadas uma em frente da outra, a fim de fotografar os dois lados do animal para uma melhor identificação dos indivíduos (Karanth & Nichols, 1998). O uso de duas câmeras por estação de captura diminuiu ainda o risco de perda de informação por falha de armadilha.

As armadilhas foram presas a árvores, numa altura de 25cm do chão, em trilhas com evidências de uso por pacas. As câmeras foram programadas para funcionar 24 horas por dia e para registrar 3 fotos a cada 10 segundos, aumentando as chances de identificar um indivíduo. Foram utilizadas armadilhas fotográficas digitais Bushnell® Trophy Cam (Bushnell Outdoor Products, Kansas, USA) e Tigrinus® (Tigrinus Equipamentos para Pesquisa Ltda, Timbó, Santa Catarina, Brasil). As estações foram iscadas com batata-doce (isca de recompensa) com o objetivo de que as pacas permanecessem mais tempo em frente à câmera e assim se pudesse obter melhores fotos para identificação.

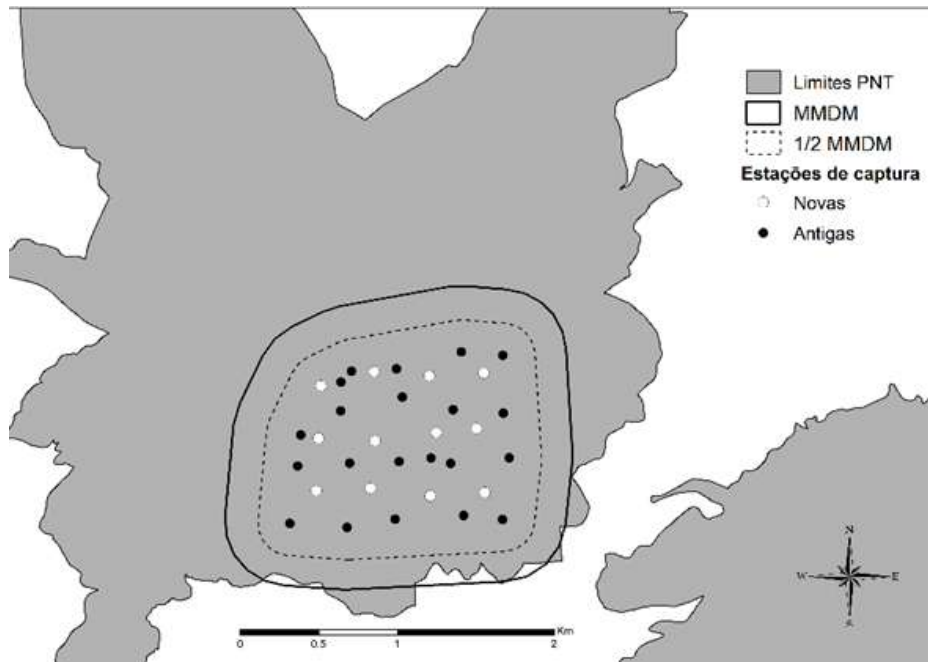
#### *Preparação e análise dos dados*

O esforço amostral foi calculado somando-se o número de dias que cada câmera ficou ativa em cada estação de captura. Também foi calculada a taxa de falha das

armadilhas fotográficas durante o período do estudo (Foster & Harmsen, 2012), somando-se o número de dias em que cada câmera ficou inativa, dividido pelo total de esforço esperado (Tabela 1).

**Tabela 1: Detalhes do desenho amostral da grade de armadilhas fotográficas no Parque Nacional da Tijuca.**

<b>Sessão de captura</b>	<b>Número de dias</b>	<b>Número de estações de captura</b>	<b>Número de câmeras/ Estação</b>	<b>Esforço amostral esperado (armadilhas-noite)</b>	<b>Esforço amostral realizado (armadilhas-noite)</b>	<b>Taxa de falha de armadilhas</b>	<b>Área amostrada (hectares)</b>	<b>Espaçamento médio (metros)</b>
1	30	21	1	630	618	0,019	131	231 ± 78
2	30	33	1	990	826	0,165	133	185 ± 47
3	30	33	2	1980	1487	0,248	133	185 ± 47
4	30	33	2	1980	1753	0,114	133	185 ± 47



**Figura 4: Localização das estações de captura (pontos) no Setor Floresta, no Parque Nacional da Tijuca. E tamanho da área efetivamente amostrada por MMDM (linha contínua) e 1/2 MMDM (linha tracejada).**

A partir das fotografias, os indivíduos foram identificados comparando seus padrões de pelagem (Figura 5). As fotografias com má qualidade e que não permitiram identificar o indivíduo foram descartadas e utilizadas para calcular uma proporção de “perda de registros” para cada intervalo. Essa taxa foi calculada dividindo o número de fotos não identificáveis pelo número total de fotos. Não foi possível identificar idade e sexo dos indivíduos a partir das fotografias. Também foi calculada a taxa de frequência de captura (Foster, 2008), dividindo-se o número de indivíduos com recaptura pelo número de indivíduos com apenas uma captura. Valores acima de 1 indicam que mais da metade dos indivíduos foram recapturados, indicando altas frequências de captura.





**Figura 5: Comparação do padrão de pelagem de dois indivíduos de *Cuniculus paca*. As imagens A e B mostram diferentes ângulos de fotografia para o indivíduo ‘dir101’ e as imagens C e D mostram o mesmo para o indivíduo “dirX’.**

Capturas de um mesmo indivíduo foram consideradas independentes quando ocorreram com uma hora de diferença ou em estações de captura diferentes. Após a identificação foi montado o histórico de captura próprio para ser utilizado na modelagem. O histórico de captura consiste de uma matriz (X), onde as linhas representam um indivíduo (i) e as colunas uma ocasião de captura (j). Cada entrada  $X_{ij}$  assume valor de 1, indicando que determinado indivíduo foi capturado ou 0, indicando que o indivíduo não foi capturado naquela ocasião (Karanth & Nichols, 1998). Cada indivíduo i tem a probabilidade  $p_{ij}$  de ser capturado na ocasião j.

A estimativa de densidade de *C. paca* no PNT foi realizada utilizando modelos de captura-recaptura para populações fechadas propostos por Otis et al. (1978) para cada sessão de captura. O principal pressuposto de um modelo assim é de que a população

seja estatisticamente fechada, ou seja, que não haja nascimentos, mortes, imigrações ou emigrações durante o período de amostragem (Karanth & Nichols, 1998). Outros pressupostos são de que todos os indivíduos apresentem probabilidade de captura diferente de zero e que as marcações não sejam perdidas durante a amostragem.

Os modelos foram construídos utilizando a interface do programa MARK (White & Burnham, 1999) com a linguagem R, através do pacote RMark (Laake, 2013). Os modelos podem incorporar variações temporais (Mt), heterogeneidade individual (Mh) e de resposta à captura (Mb) nos parâmetros de probabilidade de captura (p) e recaptura (c), além da combinação destas variações e o modelo constante (M0), totalizando oito modelos possíveis (Otis et al., 1978). Além disso, pode-se incluir variáveis que podem descrever a variação nesses parâmetros, como a variação no esforço amostral e variáveis ambientais. Após a definição dos modelos foi feita uma seleção entre os mesmos por máxima verossimilhança, com base no Critério de Informação de Akaike (AIC).

Após selecionar o modelo mais apropriado, o tamanho populacional (N) estimado por ele foi usado para calcular a densidade populacional (D), dividindo-se o N pela área efetivamente amostrada. Considerando que os animais se movem para dentro e para fora da área amostrada pelas armadilhas fotográficas, é necessário acrescentar uma faixa de amortecimento (*buffer*) ao entorno do polígono da grade de armadilhas para se estimar a área efetivamente amostrada. A largura desse buffer geralmente é calculada por uma das seguintes três formas: metade da média das distâncias máximas percorridas de indivíduos registrados em mais de duas estações de captura durante o período amostral ( $\frac{1}{2}$  MMDM - *Mean Maximum Distance Moved*) (Karanth & Nichols, 1998) a média das distâncias máximas percorridas (MMDM) (Soisalo & Cavalcanti, 2006) e o raio de uma área de vida média da espécie no local de estudo (Wallace et al., 2003; Soisalo & Cavalcanti, 2006). Esses são métodos *ad hoc* com pouca justificativa teórica (B. K.

Williams et al., 2002), porém muito utilizados em estimativas de densidade populacional de espécies de mamíferos. Como não foram obtidos dados de tamanho de área de vida para a espécie no PNT, foram usados apenas os métodos de MMDM e  $\frac{1}{2}$  MMDM.

## **Resultados**

O esforço amostral total foi de 4684 armadilhas-noite e a taxa média de falha de armadilhas foi de 13%, este valor está acima do valor de 10% aceitável, definido por Foster (2008). Foram obtidos no total 45505 registros de paca, mas apenas 3967 destes foram considerados independentes. Aproximadamente um oitavo (12,7%) do total de registros independentes foram descartados porque foram considerados não identificáveis, ou por má qualidade da foto ou por aparecer apenas parte do corpo do animal. Não foi possível identificar os dois lados do corpo de todos os indivíduos capturados, portanto, apenas os registros mostrando o lado direito do corpo dos indivíduos foram usados para as análises, pois houve maior número de capturas e recapturas fotográficas deste lado. Os detalhes da quantidade de registros, com o lado direito do corpo, por sessão de captura estão na Tabela 3. Ao longo de todo o estudo, foram identificados 23 indivíduos (para o lado direito), destes 11 foram recapturados. O número de recapturas variou de zero a 15 por indivíduo. A Tabela 2 mostra a frequência de históricos de captura utilizados na modelagem populacional.

Com os dados de captura obtidos, apenas o modelo nulo (M0) gerou resultados com estimativas significativas. O tamanho amostral pequeno não permitiu a análise do efeito de variações como tempo e heterogeneidade nas probabilidades de captura.

**Tabela 2: Históricos de captura utilizados para o modelo da captura-recaptura de população fechada.**

Histórico de captura	Sessão de captura	Frequência do histórico
00001	1	3
00011	1	1
00111	1	1
01111	1	1
11001	1	2
11110	1	1
11111	1	1
00100	2	3
01000	2	1
01010	2	1
10010	2	1
11110	2	1
00001	3	1
00010	3	1
00100	3	3
01000	3	2
01011	3	1
01110	3	1
00110	4	1
01001	4	1
10000	4	4
10100	4	1
11000	4	1
11111	4	1

A probabilidade de captura  $p$  estimada foi  $0,38 \pm 0,04$  e a estimativa de abundância máxima foi de  $10 \pm 1,14$  (média  $\pm$  erro padrão) indivíduos de paca (Tabela 4). O tamanho do buffer foi calculado a partir de dois métodos: a média das máximas distâncias movidas (MMDM), que foi de 408 metros; e o  $\frac{1}{2}$  MMDM, que foi de 204 metros. A partir destes valores a área efetivamente amostrada foi calculada em 3,6 Km para o MMDM e 2,3 Km para o  $\frac{1}{2}$  MMDM (Tabela 5). A Figura 3 mostra o contorno das duas áreas efetivamente amostradas calculadas. Portanto, a densidade máxima

obtida foi de 2,8 indivíduos/Km<sup>2</sup> para o MMDM e 4,3 indivíduos/Km<sup>2</sup> para o ½ MMDM (Tabela 5). Sendo assim, para toda a área do Setor Floresta do PNT, que é de 15 Km<sup>2</sup>, a população de paca varia entre aproximadamente 28,5 e 118,5 indivíduos. E para toda a área do PNT, que é de 40Km<sup>2</sup>, temos uma população de pacas que varia de 76 a 316 indivíduos.

**Tabela 3: Detalhes do número de registros de paca (para o lado direito do corpo) por armadilhas fotográficas por sessão de captura no PNT entre 2014 e 2015.**

Sessão de captura	Total de registros	Total de registros identificáveis	Registros independentes	Registros independentes identificáveis	Taxa total de perda de registros	Taxa de perda de registros independentes
1	10527	7088	933	885	0,33	0,05
2	1770	832	272	256	0,53	0,06
3	3974	1076	389	314	0,73	0,19
4	4691	2898	416	416	0,38	0,00
Total	20962	11894	2010	1871	0,43	0,07

**Tabela 4: Resultados das estimativas de tamanho populacional de pacas geradas por modelos de captura-recaptura, por sessão de captura no PNT entre 2014 e 2015.**

Sessão de captura	Número de indivíduos capturados	Número de indivíduos recapturados	Taxa de frequência de captura	Tamanho populacional estimado (estimativa central $\pm$ EP)	Intervalo de confiança	Probabilidade de captura (p)
1	10	7	2,3	10 $\pm$ 1,14	10-17	0,38 $\pm$ 0,04
2	7	3	0,75	7 $\pm$ 0,95	7-13,6	0,38 $\pm$ 0,04
3	9	2	0,30	9 $\pm$ 1,08	9-16	0,38 $\pm$ 0,04
4	9	5	1,25	9 $\pm$ 1,08	9-16	0,38 $\pm$ 0,04

**Tabela 5: Resultados das estimativas de área efetivamente amostrada e densidade populacional de pacas por sessão de captura no PNT entre 2014 e 2015.**

Sessão de captura	Área efetivamente amostrada MMDM (Km <sup>2</sup> )	Área efetivamente amostrada 1/2 MMDM (Km <sup>2</sup> )	Densidade MMDM (indivíduos/Km <sup>2</sup> e IC)	Densidade 1/2 MMDM (indivíduos/Km <sup>2</sup> e IC)
1	3,6	2,3	2,78 (2,7 – 4,72)	4,35 (4,3 – 7,4)
2	3,6	2,3	1,94 (1,9 – 3,7)	3,04 (3,0 – 5,9)
3	3,6	2,3	2,50 (2,5 – 4,44)	3,91 (3,9 – 5,9)
4	3,6	2,3	2,50 (2,5 – 4,44)	3,91 (3,9 – 5,9)

## **Discussão**

O contínuo avanço das populações humanas traz grandes ameaças aos ecossistemas e especialmente para as populações de mamíferos (Cardillo et al., 2004; Costa et al., 2005). Boas estratégias de conservação precisam ser baseadas em bom conhecimento científico. Para que a conservação de populações de mamíferos seja bem-sucedida, é necessário obter estimativas confiáveis de densidade e dinâmica populacional. Essas estimativas permitem entender a situação das populações e identificar ações de manejo para a sua persistência. Porém, a qualidade dessas estimativas depende inteiramente dos métodos utilizados, tanto para a amostragem da população, quanto para a posterior análise dos dados.

O armadilhamento fotográfico associado aos modelos de captura-recaptura tem se tornado uma ferramenta muito utilizada em estudos populacionais. No entanto, as estimativas de densidade derivadas desses modelos de captura-recaptura podem apresentar problemas de confiabilidade, por conta dos diversos problemas conceituais apresentados por eles (Sollmann et al., 2011; Tobler et al., 2013), como a definição da área efetivamente amostrada e a violação de pressupostos de população fechada e igual capturabilidade dos indivíduos. Por isso é importante pensar, previamente ao esforço de campo, as características da espécie alvo, da área de estudo e do modelo estatístico de estimativa de densidade a ser usado, para construir a grade amostral mais adequada.

O número de indivíduos de paca capturados pela grade amostral no Parque Nacional da Tijuca foi pequeno, variando de 7 a 10 indivíduos para cada sessão de captura. Menor ainda foi o número de recapturas. Muitas críticas são feitas a tamanhos amostrais pequenos, sobretudo por conta de seu baixo poder estatístico. Geralmente, quanto menor o tamanho amostral, maior é o coeficiente de variação das estimativas de



densidade (Linkie et al., 2008), o que compromete a confiabilidade e aplicabilidade desses resultados. O baixo tamanho amostral torna difícil selecionar um estimador adequado, como observado em outros estudos com espécies de comportamento críptico e baixas densidades como o leopardo da neve *Panthera uncia* (Jackson et al., 1995), a jaguatirica *Leopardus pardalis* (Trolle & Kéry, 2005) e a fossa, *Cryptoprocta ferox* (Hawkins & Racey, 2005). Amostras variando entre 10 e 20 indivíduos podem ser muito pequenas para gerar estimativas confiáveis utilizando modelos de captura-recaptura de população fechada (Otis et al., 1978; Karanth & Nichols, 1998).

O tamanho amostral pequeno obtido em estudos de armadilhamento fotográfico para estimativa de densidade pode ter várias causas. A qualidade das fotos, por exemplo, deve ser adequada para que seja possível a identificação dos indivíduos, principalmente para espécies com marcas naturais no pelo. Porém, a qualidade pode ser influenciada por diversos fatores como o tipo de equipamento utilizado, condições ambientais na área e a velocidade com que o animal passa pela câmera. Por isso é importante calcular a taxa de perda de registros por não identificação do indivíduo e incluir esta informação no modelo estatístico (Foster & Harmsen, 2012). A taxa de perda total de registros no presente estudo foi alta (0,43), principalmente para a sessão de captura 3. Entretanto, considerando que são tiradas três fotos a cada dez segundos que um indivíduo está na frente da câmera, para que assim a probabilidade de identificação aumente, há muitos registros dependentes. Considerando apenas os registros independentes, a taxa de perda de registros diminui consideravelmente (0,07). Portanto, a qualidade das fotos não foi um determinante principal do baixo tamanho amostral neste estudo.

Outro fator que tem grande influência sobre o tamanho amostral é o esforço amostral e, conseqüentemente, a taxa de falha de armadilhas. As falhas em armadilhas

podem ter várias causas como condições ambientais, problemas do equipamento, perda de bateria, vandalismo ou roubo e danos causadas pelos animais. Modelos de população fechada assumem esforço constante na amostragem; quanto maior o esforço, maior a probabilidade de captura e recaptura. Se há falhas de armadilhas, alguns indivíduos podem ter probabilidade de captura igual a zero, violando o pressuposto de que todos os indivíduos têm probabilidade de captura maior do que zero. Foster (2008) testou o efeito da falha de armadilhas na estimativa de abundância de onça-pintada. Os resultados de suas simulações mostraram que o valor de até 10% de falha é aceitável e gera estimativas conservativas. A partir de 20% o número de indivíduos capturados começou a diminuir bastante, ou seja, a probabilidade de captura diminui quando a taxa de falha de armadilhas aumenta. No presente trabalho, apenas a sessão de captura 1 teve uma taxa de falha de armadilhas menor do que 10%; a sessão 3 teve uma taxa de falha maior do que 20%. Altas taxas de falha podem diminuir a taxa de frequência de captura, e aumentar o número de indivíduos com apenas uma captura. Este é um fato negativo para as estimativas de densidade, pois os modelos de captura-recaptura precisam de múltiplas recapturas para gerarem estimativas confiáveis. Podemos perceber no presente estudo que a sessão de captura 3 é a que tem maior taxa de falha de armadilhas e também é a que possui o menor valor de taxa de frequência de captura. Já a sessão 1 tem a menor taxa de falha e a maior taxa de frequência de captura. Portanto, podemos concluir que a taxa de falha de armadilha pode ter contribuído para termos capturado poucos indivíduos de paca, ao ter influenciado na diminuição da probabilidade de captura. Além disso, as falhas podem ter causado uma maior heterogeneidade na probabilidade de captura, o que não foi possível incluir na modelagem por consequência da falta de poder estatístico gerado pelo pequeno tamanho amostral.

A falta de informações prévias sobre a ecologia e o comportamento da espécie pode dificultar o delineamento amostral ideal. Para construir uma grade de armadilhas fotográficas adequada é necessário conhecer aspectos do padrão de movimentação da espécie, principalmente na área de estudo. O padrão de movimentação influencia na escolha do espaçamento entre as armadilhas, a área amostral necessária e conseqüentemente o número de câmeras a ser usado. Esses fatores têm efeitos na probabilidade de captura e podem afetar o tamanho amostral obtido e as estimativas de MMDM, diminuindo a confiabilidade das estimativas de densidade.

Recomenda-se que o espaçamento entre câmeras não exceda o diâmetro da menor área de vida estimada para um indivíduo da espécie (Dillon & Kelly, 2007). Essa medida tem como objetivo garantir que todos os indivíduos dentro da área amostrada tenham uma probabilidade de captura maior que zero (Karanth & Nichols, 1998; Silver, 2004; Dillon & Kelly, 2007). Estudos que estimaram a área de vida de paca, anteriores ao presente trabalho, obtiveram valores entre 1,5 e 3,4 hectares (Beck-King et al. 1999). O diâmetro da menor área de vida então é de 140 metros, o que é inferior ao espaçamento médio da grade amostral de 231 metros. Portanto, podemos garantir que todos os indivíduos dentro da área da grade estavam submetidos a detecção (Foster & Harmsen, 2012). A grade amostral é mais do que 40 vezes maior do que esses valores de área de vida. Maffei & Noss (2008) recomendam que a área amostrada seja no mínimo quatro vezes maior do que o tamanho médio de área de vida da espécie no local. Isso é garantido pelo tamanho da grade do presente estudo, considerando os valores citados acima. Porém, recentemente, Gutierrez et al. (2016), usando radiotelemetria, estimaram tamanhos bem maiores para a área de vida da paca, variando de 50 a 204 hectares. Esforços para captura viva para posterior monitoramento por radiotelemetria foram feitos na área de estudo, mas nenhum indivíduo de paca foi

capturado em um ano e meio. Portanto, não há estimativas de área de vida da espécie para o local.

A grade amostral do presente estudo foi idealizada para o monitoramento populacional da cutia, *Dasyprocta leporina*, reintroduzida no PNT em 2009 (Cid et al., 2014; Kenup et al., 2017). Apesar de recomendações contrárias ao uso do mesmo desenho amostral para espécies diferentes (Foster & Harmsen, 2012), a mesma grade foi utilizada visando a otimização do uso de recursos e mão de obra (Harmsen et al., 2009; Foster et al., 2010). O espaçamento entre câmeras e a área total amostrada pode não ser o ideal para uma das espécies, causando estimativas imprecisas. Cutias e pacas são duas espécies de roedores próximas filogeneticamente, com tamanho corporal parecido. Espera-se que tenham ecologia e comportamento parecidos (Gómez et al., 2005). O tamanho de área de vida estimado para a cutia na área de estudo variou entre 15 e 38,8 hectares (Cid et al., 2014) com diâmetro médio de 351 metros, portanto, a grade amostral de tamanho 133 hectares com espaçamento de 185-231 metros está adequada ao uso de modelos de estimativa populacional de captura-recaptura para a cutia. Como o tamanho de área de vida não é conhecido para a paca na área, pode ser que a área amostral seja pequena para a espécie. Caso a área de vida da paca na área de estudo se aproxime aos valores encontrados por Gutierrez et al. (2016), a grade amostral seria muito pequena, cobrindo menos do que uma área de vida. Este fato poderia explicar o número baixo de capturas e a presença de muitos indivíduos transitórios nos históricos de captura.

Recentemente foi desenvolvido o método de modelos espacialmente explícitos de captura-recaptura (SECR) (Efford, 2004; Royle & Young, 2008), que incorporam a informação espacial diretamente aos dados, contornando alguns destes problemas. Nesses modelos, o cálculo da densidade é feito condicional a uma área previamente

delimitada (o *state-space*), que incorpora a grade de armadilhas (Efford, 2004; Royle and Young, 2008). Além disso eles são mais flexíveis quanto à presença de “buracos” na grade amostral (Sollmann et al., 2011), não restringindo o espaçamento entre câmeras ao tamanho da área de vida. Porém, Efford et al. (2009) recomendam pelo menos 20 recapturas para uma estimativa precisa. Deste modo, os modelos SECR não eliminam os problemas associados à análise e a inferência a partir de conjuntos de dados pequenos. Além disso, esses modelos necessitam de muitas recapturas espaciais, ou seja, em estações de captura diferentes, para gerar estimativas confiáveis. Do total de 23 indivíduos capturados, 11 foram recapturados e destes, apenas 5 foram recapturados em diferentes estações de captura, ou seja, poucos indivíduos tiveram recapturas espaciais. Contando por sessão de captura esse número diminui ainda mais. A sessão de captura 2, por exemplo, não obteve nenhuma recaptura espacial. Portanto, a aplicação deste modelo talvez seja inviável para o conjunto de dados gerados no presente estudo. Como o desenvolvimento dos modelos SECR é relativamente recente, a literatura atual enfoca mais as formulações matemáticas e menos as limitações dos modelos quando aplicadas em dados de campo ou a violação de pressupostos (Foster & Harmsen, 2012). Como acontece com os métodos de captura e recaptura não-espaciais, é importante que os pesquisadores entendam os pressupostos e as limitações antes de aplicar os modelos SECR aos seus dados.

Obter um tamanho amostral pequeno é um problema típico de amostragem de vida selvagem, principalmente de espécies raras e de comportamento elusivo. Entretanto, estes dados não deixam de ser valiosos (Royle, Kéry, et al., 2011; Foster & Harmsen, 2012) e podem ser tudo o que está disponível para espécies ameaçadas e de grande importância para a conservação. É preciso avaliar se a baixa probabilidade de captura é um artefato de baixa probabilidade de detecção por problemas no desenho

amostral e falhas de armadilhas, ou se representa verdadeiramente a baixa abundância da espécie alvo dentro da área de estudo.

Existem poucos trabalhos que estimam a densidade populacional da paca ao longo de sua distribuição; seus resultados estão resumidos na Tabela 6. Não foram encontradas estas estimativas em nenhum bioma brasileiro. O presente estudo é o primeiro a estimar a densidade e tamanho populacional de pacas na Mata Atlântica. É possível observar uma grande diferença entre os valores, que variam de 3,6 a 93 indivíduos/Km<sup>2</sup>. Essa grande discrepância entre valores pode dar-se por diversos fatores, como o tipo de método utilizado, o esforço amostral empregado, além de variações na qualidade do habitat entre as áreas amostradas. A maior parte das estimativas foram realizadas utilizando o método de transecto linear; apenas um trabalho utilizou o método de captura-recaptura. O método de transecto linear tem sido muito utilizado para medir riqueza de espécies e abundância, principalmente antes do advento de equipamentos como as armadilhas fotográficas. O método tem baixo custo, mas possui muitas limitações. Não apenas é dependente de condições de campo favoráveis e pesquisadores bem treinados, mas muitas vezes também é tendencioso para as espécies diurnas de grande porte (L. Silveira et al., 2003). Além disso, pode superestimar a densidade, já que um mesmo indivíduo pode ser contado mais de uma vez, dependendo do padrão de movimentação da espécie e do protocolo utilizado na contagem (Brugiere & Fleury, 2000). A diferença de densidade entre locais também está altamente relacionada a qualidade do habitat. A abundância de recursos, presença de competidores e predadores, além do grau de influência antrópica, através de fatores como a caça e a fragmentação do habitat, têm grandes efeitos nas populações animais. Isso afeta não só a densidade e a dinâmica populacional, mas também comportamentos como padrão de movimentação, tamanho de área de vida e padrão de atividade.

**Tabela 6: Comparação de estimativas de densidade de *Cuniculus paca* em 12 estudos utilizando diferentes métodos.**

<b>Referência</b>	<b>País</b>	<b>Método usado amostra</b>	<b>Densidade (ind./km<sup>2</sup>)</b>
Eisenberg <i>et al.</i> (1979) a	Venezuela	Pegadas	25
Collet (1981) a	Colombia	Collecting	84-93
Charles-Dominique <i>et al.</i> (1981) a	Guatemala	Transecto linear	30
Terborgh (1983) a	Peru	Transecto linear	24
Glanz (1985) a	Panama	Transecto linear	40
Smythe <i>et al.</i> (1985) a	Panama	Captura-recaptura	70
Emmons (1987) a	Peru	Transecto linear	3,5
Beck-King <i>et al.</i> (1999)	Costa Rica	Contagem de buracos	93
		Transecto linear	65-70
Kopp (2004) b	Bolivia	Transecto linear	10,42
Zapata-Ríos <i>et al.</i> (2006)	Equador	Transecto linear	93,7
Aquino <i>et al.</i> (2009)	Peru	Transecto linear	4-9
Huanca-huarachi <i>et al.</i> (2011)	Bolivia	Transecto linear	6,85

a= trabalhos citados em Beck-King *et al.* (1999). b= trabalhos citados em Huanca-huarachi *et al.* (2011).

Como não foi possível estimar parâmetros demográficos como sobrevivência e recrutamento, não foi possível avaliar tendências temporais da população como declínio, aumento ou estabilidade. Tendo em vista que a população de pacas no PNT é pequena, quando comparada a estudos anteriores em outros locais, ela é vulnerável à extinção local e requer certos cuidados. Dentre os fatores que podem ameaçar populações pequenas, temos as aleatoriedades demográfica, genética e ambiental (Shaffer, 1981; Nunney & Campbell, 1993). O PNT é um fragmento pequeno, cercado por matriz urbana e com grande histórico de degradação, o que traz efeitos no ambiente como a defaunação e perda de interações ecológicas. O fato do PNT ser um fragmento

isolado aumenta o risco de extinção local de espécies com população pequena, pois a falta de conexão com outras populações diminui a variabilidade genética da população. Em logo prazo, isso pode ser um problema pois diminui a capacidade de resposta da população às mudanças ambientais. Esse fato é extremamente preocupante tendo em vista os cenários de mudanças climáticas globais. Uma medida mitigadora para os possíveis efeitos da aleatoriedade genética é a implementação de corredores para promover a ligação do PNT com outros fragmentos e assim haver troca de indivíduos de paca e de outras espécies entre eles, mantendo a diversidade genética das populações.

A caça não parece ser uma ameaça a persistência da população de pacas no PNT, visto que há poucos registros no parque, principalmente no Setor Floresta. A principal ameaça à população de pacas no parque pode dar-se pela presença de cachorros domésticos (*Canis lupus familiaris*), conhecidos por caçarem animais silvestres (Galetti & Sazima, 2006). Outro fator de ameaça é o atropelamento de indivíduos, principalmente em outros setores do parque como a Serra da Carioca, onde há tráfego mais intenso de veículos no período da noite, comparado com o Setor Floresta que é fechado para a visitação nesse horário. Foram relatados atropelamentos também de outras espécies de mamíferos nas estradas do Parque. O atropelamento de animais é uma importante causa de mortalidade em todo o mundo e não pode ser negligenciado (Coelho et al., 2008; Cáceres et al., 2010). Acreditamos que seja importante a realização de medidas que reduzam a velocidade dos veículos nas estradas que cortam o parque.

A estimativa de tamanho populacional da paca no Parque Nacional da Tijuca como um todo tem o pressuposto de que o Setor Floresta seria representativo de todas as áreas do parque. Porém, a grade de armadilhas está localizada em uma área pequena do setor. Portanto, essa estimativa deve ser utilizada com cautela, pois tanto dentro do Setor Floresta como entre os outros setores do parque, há variações na vegetação,



altitude, qualidade de habitat, presença de caça e cachorros domésticos além do grau de influência antrópica. Apesar disso, acreditamos que o tamanho populacional estimado é válido e permite avaliar a situação da espécie no Parque. Além disso, os possíveis problemas amostrais podem ter levado a uma subestimação da densidade, o que faz essa estimativa ser conservadora, não impedindo a sua utilização para planos de manejo e conservação.

## **CAPÍTULO 2**

### **Inflexibilidade no padrão de atividade de *Cuniculus paca* ao longo de sua distribuição**

## Introdução

O padrão de atividade de cada espécie evoluiu em resposta aos padrões de variação temporal de seu ambiente. Dessa forma, um organismo pode ajustar seus processos metabólicos e comportamentais a mudanças previsíveis de condições ambientais (Aschoff, 1984; Aronson et al., 1993). Existem quatro principais ciclos do ambiente que afetam os ritmos biológicos: os ciclos sazonais, o ciclo das marés, o ciclo lunar e o ciclo circadiano ou foto-período. Este último é provavelmente o mais importante para influenciar a atividade de um animal (Aschoff, 1984). O foto-período, o ciclo claro-escuro, é um dos sinais mais previsíveis do ambiente e permite o desenvolvimento de um ritmo circadiano interno, que é um componente relativamente inflexível da fisiologia e do comportamento do organismo, característico de sua espécie (Daan, 1981).

O ritmo circadiano original da espécie pode ser distorcido em resposta a fatores ambientais não tão previsíveis quanto os ciclos, através do chamado efeito de mascaramento (*masking effect*) (Aschoff et al., 1982). Estes fatores são as condições climáticas, como temperatura e umidade (Hanya, 2004), e fatores bióticos como competição (Kronfeld-Schor & Dayan, 1999; Wasserberg et al., 2006), risco de predação (Colquhoun, 2006; Swinnen et al., 2015), disponibilidade de alimento (Zhou et al., 2007; Lambert et al., 2009), qualidade do habitat (Presley et al., 2009) e distúrbios antrópicos (Kitchen et al., 2000; Norris et al., 2010; Díaz-Ruiz et al., 2016).

O período do dia em que o animal está ativo e a duração do tempo que ele aloca para diferentes tipos de atividade ou para repouso são afetados pelo metabolismo e ecologia alimentar da espécie (Kurup & Kumar, 1993; J. B. Williams et al., 1997; Karasov, 1981), além das condições do habitat e competição intra e interespecífica (Dunbar et al., 2009). O tempo é um componente importante do nicho ecológico das

espécies animais (Schoener, 1974), e pode mediar as interações ecológicas contribuindo para a estruturação das comunidades (Kronfeld-Schor & Dayan, 2003). A competição interespecífica e a predação são forças seletivas reconhecidas (Lima & Dill, 1990) e no passado podem ter agido para a partição do nicho temporal promovendo a coexistência entre espécies muito próximas e entre predadores e suas presas (Carothers & Jaksic, 1984; Valeix et al., 2007). A plasticidade no padrão de atividade foi observada em mamíferos, em diferentes escalas de tempo, em resposta a mudanças ambientais (Loe et al., 2007; Donati & Borgognini-Tarli, 2006) e na intensidade de predação ou competição (Valeix et al., 2007). Porém, características internas evolutivamente moldadas impõem limites à flexibilidade de estratégias que dado animal pode adotar.

A variação de características ambientais entre áreas pode resultar em variações nos padrões comportamentais entre as populações de uma espécie, pois os indivíduos podem responder plasticamente às pressões geradas por combinações diferentes de fatores em cada lugar. Há diferenças na duração do dia e da noite entre locais em consequência da variação latitudinal, e essa diferença pode representar limitações ao comportamento, pois o animal poderá ter mais ou menos tempo para alocar em determinados tipos de atividade durante o ciclo diário (Hill et al., 2003). Além disso, variações na latitude e na altitude podem trazer diferenças em fatores como a temperatura e a umidade. O tamanho de um fragmento florestal, por sua vez, ao afetar fatores bióticos como a presença e densidade de espécies de predadores e competidores, na qualidade do habitat e no grau de distúrbio antrópico (Norris et al., 2010), tem consequências profundas nas interações ecológicas e no padrão comportamental das espécies. A variação desses e de outros fatores pode contribuir para diferenças no padrão de atividade entre populações animais (Rheingantz et al., 2016). Comparar populações de uma espécie em diversos tipos de habitat e/ou biomas ao longo de sua

distribuição geográfica pode trazer informações sobre a plasticidade dos padrões de atividade, e assim entender o quanto é possível generalizar dados de uma população para toda a distribuição da espécie.

O padrão de atividade de uma espécie pode ser útil no planejamento de pesquisas e monitoramento de populações, então, a percepção da sua variação em diferentes biomas ou locais pode contribuir para o desenho destas pesquisas e para compreender como a espécie lida com variações no ambiente. O objetivo deste trabalho foi descrever o padrão de atividade de *Cuniculus paca* utilizando armadilhas fotográficas e avaliar se há mudanças nesse padrão ao longo do gradiente latitudinal, comparando dados de doze áreas dentro de sua distribuição geográfica. Espera-se que a paca, por possuir grande distribuição geográfica, apresente variação em seu padrão de atividade em resposta a mudanças ambientais no gradiente latitudinal em sua distribuição.

## **Métodos**

O padrão de atividade de *C. paca* foi descrito para doze áreas dentro de sua distribuição geográfica (ver Tabela 7), utilizando registros fotográficos da espécie em estudos com armadilhas fotográficas. Os registros de sete localidades foram obtidos através do banco de dados on-line *Tropical Ecology Assessment and Monitoring* (TEAM), outras quatro localidades por colaboração com pesquisadores, além dos registros no Parque Nacional da Tijuca obtidos pela equipe do Laboratório de Ecologia e Conservação de Populações/UFRJ. A Figura 6 mostra o mapa com a localização das doze áreas. Os detalhes do desenho amostral utilizado para coletar os dados em cada localidade estão descritos no Apêndice 2A. As análises foram realizadas no software R 3.3.1 (R Core Team, 2016), utilizando principalmente o pacote Circular (Agostinelli & Lund, 2013).

**Figura 6: Localização das doze áreas amostrais.**



A duração do foto-período varia ao longo do ano e entre locais, portanto o horário de nascer e pôr-do-sol muda através do tempo. Para retirar o efeito da variação do foto-período, os horários das fotos foram padronizados fixando os horários de nascer e pôr do sol em 6:00 e 18:00h respectivamente. O horário de cada registro foi ajustado para uma nova escala padronizada através de interpolação linear considerando o nascer e pôr do sol no local e na data em que o registro ocorreu (Rheingantz et al., 2016; Zucco, 2015). Este método garante que uma fotografia tirada em um dado valor de luminosidade sempre corresponderá ao mesmo horário na escala padronizada.

Para a descrição do padrão de atividade de *C. paca* foi utilizado o método de Kernel circular (Ridout & Linkie, 2009), que descreve uma função de probabilidade de

densidade de atividade ao longo do ciclo diário. Esse método tem a vantagem de reconhecer a natureza contínua e circular dos dados (Oliveira-Santos et al., 2013) e tem sido utilizado recentemente para descrever a densidade de atividade ao longo do ciclo diário a partir de registros de atividade como os obtidos por estudos com armadilhas fotográficas e monitoramento por GPS-rádio-telemetria (Ridout & Linkie 2009; Oliveira-Santos et al., 2013; Zucco, 2015).

Os dados de data e horário dos registros fotográficos foram utilizados para estimar o padrão de atividade em cada área. Foi considerado o critério de independência de uma hora entre registros consecutivos da espécie em um mesmo ponto amostral. O número de registros independentes obtidos para cada localidade pode ser encontrado na Tabela 7. As análises foram feitas utilizando a função '*modal.region*'. A isolinha de 95% foi usada para descrever o padrão completo de atividade e a isolinha de 50% para representar o núcleo de atividade (*activity core range*). O parâmetro de suavização (*bandwidth parameter*) usado foi de cinco como recomendado por Oliveira-Santos et al. (2013). Para o cálculo do intervalo de confiança das medidas de duração da atividade foi feito um *bootstrap* de 200 amostras com o tamanho da amostra original, com reposição, como recomendado por Ridout & Linkie (2009).

As fotos foram classificadas em dia (07:00-17:00), noite (19:00-05:00) e crepúsculo (05:00-07:00/17:00-19:00). A seleção desses períodos para atividade pela paca foi verificada a partir de uma modificação do Índice de Eletividade de Ivlev (IE) (Krebs, 1999), onde a proporção de tempo de cada período ao longo das 24 horas do ciclo diário representou a disponibilidade e a proporção de densidade de atividade em cada período representou a utilização. Os valores de eletividade variam de -1 a +1, com os valores entre 0 e +1 indicando seleção e os valores entre 0 e -1 indicando rejeição. Para testar a seleção de um período pela paca foi realizado um *bootstrap* de 1000

amostras com o mesmo tamanho da amostra original e com reposição. Quando o valor zero estava contido nos quantis de 2,5% e 97,5% da distribuição de valores simulados de índice de eletividade, foi rejeitada a seleção ou rejeição do período do dia.

Para entender a diferença no padrão de atividade entre as doze localidades foi feita uma comparação par a par utilizando a função *'totalvariation.circular'* para avaliar o nível de sobreposição das probabilidades de densidade. Foram feitas regressões lineares simples, usando a função *'lm'* do pacote base no software R, para avaliar se variáveis como latitude (em valor absoluto), altitude, influência antrópica (índice de pegada humana) e tamanho da Unidade de Conservação influenciam a duração de atividade da paca. Foi utilizado o Coeficiente de Correlação de Pearson para avaliar a correlação entre essas variáveis.

## **Resultados**

O padrão geral de atividade de paca mostrou-se predominantemente noturno, com alguma atividade crepuscular (Figura 7). Os resultados do Índice de Eletividade de Ivlev mostraram que em todas as localidades a paca tem preferência pelo período da noite (Tabela 7). Em algumas localidades os períodos de crepúsculo também foram selecionados, mas em grande parte a seleção foi rejeitada, por conter o valor 0 no intervalo de confiança de 95%. Com exceção de três localidades (PN Araucárias, PN Bocaina e Volcan Barva), o núcleo de atividade de *C. paca* apresentou-se unimodal. A média da duração total de atividade foi de 13,11 horas e a média do núcleo de atividade foi de 5,24 horas (Tabela 7). O PN Tijuca foi a localidade com menor duração de núcleo de atividade (4,57 horas) e também onde a atividade se iniciou e terminou mais cedo (18,9 e 23,4 respectivamente). O PN Serra dos Órgãos foi a localidade onde a atividade

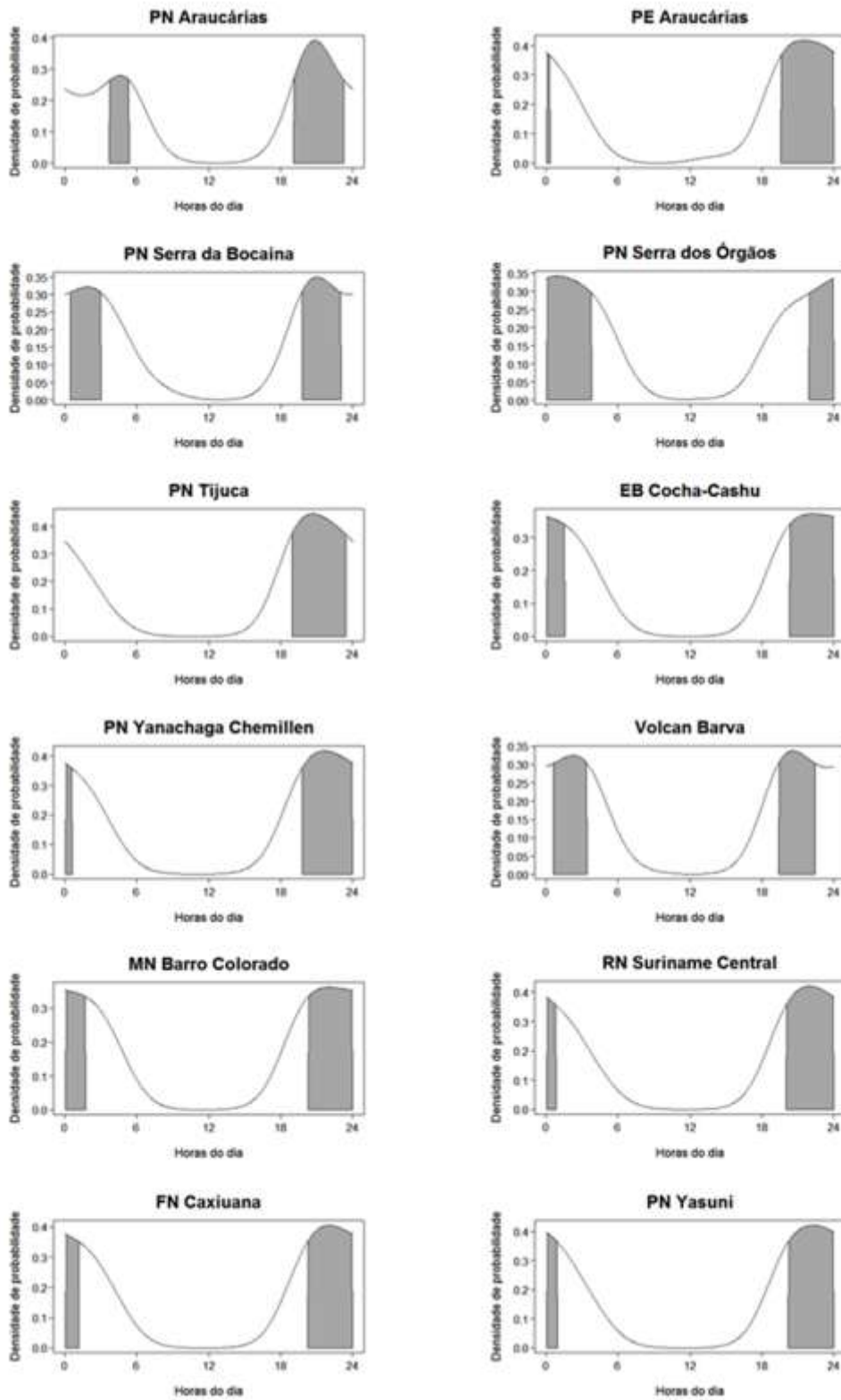


da paca iniciou-se mais tarde (Figura 7). Volcan Barva, possuiu o maior valor de duração do núcleo de atividade (5,96 horas).

A sobreposição da duração de atividade (isolinha 95%) entre as áreas foi grande, variando de 0,72 a 0,97, indicando pouca variação no padrão de atividade geral entre as populações das doze localidades. Já os valores de sobreposição do núcleo de atividade variaram entre 0,23 e 0,96 (Tabela 8). As áreas com os menores valores, ou seja, com menor sobreposição com outras áreas, encontram-se dentro do bioma Mata Atlântica (latitudes mais ao sul da distribuição geográfica de paca dentre as áreas de estudo).

A duração de atividade foi significativamente relacionada com nenhuma das variáveis ambientais testadas: altitude ( $F=3,416$ ;  $p= 0,094$ ;  $r^2= 0,1801$ ), latitude ( $F=1,379$ ;  $p= 0,267$ ;  $r^2= 0,0333$ ), índice de pegada humana ( $F=3,285$ ;  $p= 0,10$ ;  $r^2= 0,172$ ) e tamanho da Unidade de Conservação ( $F=0,026$ ;  $p= 0,874$ ;  $r^2= - 0,095$ ). Somente as variáveis latitude e altitude mostraram-se negativamente correlacionadas (valor do coeficiente de Pearson igual a  $-0,8$ ;  $p=0,001$ ). Para mais detalhes ver o Apêndice 2B.

Figura 7: Padrão de atividade da paca *Cuniculus paca* em doze áreas dentro da distribuição geográfica da espécie, estimado por Kernel circular.



Legenda: A linha sólida representa a duração total de atividade (isolinha de 95%).

A área em cinza representa a duração do núcleo de atividade (isolinha de 50%).

**Tabela 7: Características do padrão de atividade da paca *Cuniculus paca* para doze áreas dentro de sua distribuição geográfica.**

Local	País	Latitude	Fotos independentes (n)	Duração total de atividade	Duração do Núcleo de atividade	Índice de Ivlev			
						Noite	Crepúsculo matutino	Dia	Crepúsculo Vespertino
Parque Nacional das Araucárias	Brasil	-26,72	57	14,28 (13,57:14,83)	5,94 (4,76:6,29)	0,28 (0,24:0,31)	0,17 (-0,06:0,32)*	- 0,73 (-0,81:-0,65)	-0,04 (-0,24:0,10)*
Parque Estadual das Araucárias	Brasil	-26,46	45	12,90 (11,01:15,16)	4,75 (3,97:5,34)	0,32 (0,28:0,35)	- 0,66 (-0,86:-0,45)	- 0,77 (-0,89:-0,59)	0,13 (-0,07:0,27)*
Parque Nacional Serra da Bocaina	Brasil	-22,95	49	14,10 (12,65:15,47)	5,87 (4,89:6,26)	0,31 (0,27:0,34)	-0,06 (-0,33:0,13)*	-0,77 (-0,88:-0,63)	- 0,04 (-0,27:0,12)*
Parque Nacional da Serra dos Órgãos	Brasil	-22,5	333	14,30 (13,92:14,75)	5,88 (5,46:6,30)	0,30 (0,28 :0,31)	0,02 (-0,06:0,10)*	-0,76 (-0,79:-0,72)	- 0,05 (-0,14:0,03)*
Parque Nacional da Tijuca	Brasil	-22,85	744	12,24 (11,88:12,41)	4,57 (4,36:4,73)	0,31 (0,30:0,32)	-0,68 (-0,75:-0,63)	-0,79 (-0,81:-0,77)	0,24 (0,21:0,28)
Estação Biológica Cocha-Cashu	Peru	-11,9	879	2,98 (12,74:13,18)	5,27 (5,09:5,44)	0,33 (0,32:0,34)	-0,26 (-0,32:-0,20)	-0,85 (-0,86:-0,83)	0,0001 (-0,05:0,04)*
Parque Nacional Yanachaga-Chemillén	Peru	-10,36	1061	12,35 (12,24:12,63)	4,82 (4,66:4,99)	0,33 (0,33:0,34)	-0,52 (-0,57:-0,48)	-0,85 (-0,86:-0,83)	0,09 (0,05:0,12)
Floresta Nacional Caxiuanã	Brasil	-1,77	303	12,58 (12,17:12,55)	4,97 (4,67:4,97)	0,34 (0,33:0,35)	-0,34 (-0,44:-0,24)	-0,87 (-0,89:-0,85)	-0,02 (-0,11:0,06)*
Parque Nacional Yasuni	Equador	-0,63	620	12,38 (12,13:12,68)	4,74 (4,55:4,94)	0,34 (0,33:0,35)	-0,43 (-0,50:-0,36)	-0,87 (-0,88:-0,86)	0,01 (-0,04:0,06)*
Reserva Natural Suriname Central	Suriname	4,78	593	12,57 (12,27:12:88)	4,81 (4,57:5,00)	0,34 (0,33:0,34)	-0,39 (-0,47:-0,32)	-0,87 (-0,88:-0,85)	0,01 (-0,04:0,06)*
Monumento Natural Barro Colorado	Panamá	9,15	1690	13,09 (12,91:13,25)	5,42 (5,26:5,56)	0,33 (0,32:0,33)	-0,25 (-0,29:-0,21)	-0,84 (-0,85:-0,83)	0,02 (-0,01:0,05)*

---

Volcan Barva	Costa Rica	10,35	436	13,68 (13,30:14,05)	5,96 (5,72:6,05)	0,31 (0,30:0,32)	-0,12 (-0,20:-0,05)	-0,80 (-0,83:-0,77)	0,07 (-,001:0,13)*
--------------	------------	-------	-----	------------------------	---------------------	---------------------	------------------------	------------------------	-----------------------

---

**Tabela 8: Valores de sobreposição do núcleo de atividade da paca *Cuniculus paca* entre as doze áreas analisadas.**

	MN Barro Colorado	PN Serra da Bocaina	FN Caxiuanã	EB Cocha-Cashu	PN Serra dos Órgãos	PN Tijuca	RN Suriname Central	Volcan Barva	PN Yanachaga-Chemillen	PN Yasuni	PE Araucárias	PN Araucárias
<b>MN Barro Colorado</b>	1	0,7	0,91	0,97	0,65	0,66	0,84	0,56	0,79	0,85	0,75	0,52
<b>PN Serra da Bocaina</b>	0,7	1	0,62	0,67	0,61	0,57	0,6	0,86	0,6	0,58	0,57	0,57
<b>FN Caxiuanã</b>	0,91	0,62	1	0,93	0,56	0,66	0,92	0,48	0,88	0,95	0,83	0,55
<b>EB Cocha-Cashu</b>	0,97	0,67	0,93	1	0,62	0,61	0,86	0,53	0,82	0,88	0,78	0,53
<b>PN Serra dos Órgãos</b>	0,65	0,61	0,56	0,62	1	0,25	0,49	0,56	0,45	0,51	0,4	0,23
<b>PN Tijuca</b>	0,66	0,57	0,66	0,61	0,25	1	0,72	0,52	0,77	0,69	0,82	0,76
<b>RN Suriname Central</b>	0,84	0,6	0,92	0,86	0,49	0,72	1	0,43	0,94	0,96	0,9	0,6
<b>Volcan Barva</b>	0,56	0,86	0,48	0,53	0,56	0,52	0,43	1	0,46	0,45	0,5	0,52
<b>PN Yanachaga-Chemillen</b>	0,79	0,6	0,88	0,82	0,45	0,77	0,94	0,46	1	0,91	0,95	0,65
<b>PN Yasuni</b>	0,85	0,58	0,95	0,88	0,51	0,69	0,96	0,45	0,91	1	0,86	0,57
<b>PE Araucárias</b>	0,75	0,57	0,83	0,78	0,4	0,82	0,9	0,5	0,95	0,86	1	0,68
<b>PN Araucárias</b>	0,52	0,57	0,55	0,53	0,23	0,76	0,6	0,52	0,65	0,57	0,68	1

## Discussão

O padrão de atividade predominantemente noturno encontrado para a paca nas doze localidades no presente trabalho está de acordo com o padrão anteriormente encontrado em outros estudos para a espécie (Michalski & Norris, 2011; Gómez et al., 2005; Jax et al., 2015). Houve pouca variação nos valores de duração total e núcleo de atividade entre as áreas. A similaridade no padrão de atividade da paca entre locais indica que esta é uma característica comportamental pouco plástica para a espécie, ainda que existam diferenças nas características ambientais de cada local. Este resultado contrasta com muitos estudos que mostram mudanças no padrão de atividade de várias espécies de mamíferos em resposta a características ambientais específicas. Um exemplo clássico é o de duas espécies de roedores do gênero *Acomys* que coexistem no deserto rochoso em Israel. *A. russatus* possui atividade diurna na presença de *A. cahirinus*, mas retém o ritmo endógeno de um animal noturno. Com a remoção de *A. cahirinus*, *A. russatus* exibe atividade noturna, indicando que há deslocamento de caracteres entre as espécies (Kronfeld-Schor, Dayan, Elvert, et al., 2001; Shkolnik, 1971). O padrão de atividade de predadores como a raposa vermelha (Baker et al., 2007; Díaz-Ruiz et al., 2016) e o coiote (Kitchen et al., 2000) é influenciado pela presença humana e a caça. Rheingantz et al. (2016) observaram inversão no padrão de atividade da lontra (*Lontra longicaudis*) entre os biomas Mata Atlântica e Pantanal como uma provável resposta a diferenças de pressão antrópica. Comparações de duas populações de tatu (*Dasypus novemcinctus*), no sudeste do Brasil e nos Estados Unidos mostraram diferenças no tamanho corporal médio e no padrão de atividade da espécie nos dois locais (Loughry & McDonough, 1998). Lambert et al. (2009) demonstraram que cutias, roedores de hábito diurno, aumentam a duração de sua atividade para algumas horas da

noite em resposta ao aumento na densidade populacional, e consequente competição por recursos, em Barro Colorado, Panamá.

Entretanto, mudanças reais para um padrão de atividade em um período diferente não são comuns (Lima & Dill, 1990). O que geralmente ocorre são pequenas mudanças na alocação de tempo em determinadas atividades dentro do período do ciclo diário preferido pela espécie (Kronfeld-Schor & Dayan, 2003). Por exemplo, no deserto de Negev há duas espécies de roedores que coexistem, onde *Gerbillus pyramidum* é ativo durante as primeiras horas da noite enquanto *G. allenbyi* é ativo nas últimas horas da noite. Quando *G. pyramidum* é removido, *G. allenbyi* troca sua atividade para o começo da noite, indicando que há competição entre as espécies e que as mesmas restringem seus horários de atividade durante a noite para que haja coexistência (Ziv et al., 1993).

As características e comportamentos dos organismos vivos são moldados por suas histórias filogenéticas e por forças seletivas passadas. Há diferenças nas condições ambientais entre o dia e a noite, principalmente nos níveis de luminosidade, temperatura e umidade (Daan, 1981) ao longo do tempo evolutivo, as espécies desenvolveram adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais específicas para cada período. Os animais diurnos geralmente usam a visão para forragear e escapar de predadores, enquanto os animais noturnos usam ainda outros sentidos como tato, olfato e audição. A retina dos animais diurnos e noturnos difere em seus fotorreceptores (Crompton et al., 1978; Heesy & Hall, 2010). Algumas dessas características tendem a reduzir a eficiência da atividade em outros períodos, portanto, a plasticidade no padrão de atividade dentro do ciclo diário pode ser evolutivamente limitada (Daan, 1981; Kronfeld-Schor, Dayan, Elvert, et al., 2001; Kronfeld-Schor, Dayan, Jones, et al., 2001; Roll et al., 2006) Muitas vezes a condição ambiental, apesar de exercer pressão seletiva para uma mudança no padrão de atividade, não tem força suficiente para mudar uma

característica comportamental tão fortemente moldada pela história filogenética (Roll et al., 2006).

Acredita-se que os primeiros mamíferos tivessem um modo de vida noturno (Crompton et al., 1978). Grande parte das espécies de roedores possuem hábitos noturnos, com apenas algumas linhagens tendo desenvolvido independentemente atividade diurna (Smale et al., 2003; Roll et al., 2006). A paca é um roedor de hábitos noturnos e muitas de suas características morfológicas e fisiológicas indicam adaptações a esse estilo de vida. Por exemplo, os olhos da paca possuem estruturas especializadas para a visão noturna como o *tapetum lucidum* (Ollivier et al., 2004) e células ganglionares na retina (L. C. Silveira et al., 1989). O *tapetum lucidum* é uma estrutura de reflexão intraocular que aumenta a sensibilidade da retina à luz (Silveira et al., 1989; Ollivier et al., 2004), e está presente nos olhos de espécies que habitam ambientes com pouca luminosidade (Braekevelt, 1993). A paca é o único roedor conhecido com esta estrutura (Braekevelt, 1993). A presença do *tapetum lucidum* pode prejudicar a visão diurna ao diminuir a resolução por conta do espalhamento de luz (Smale et al., 2003). As células ganglionares das pacas integram informações de áreas mais amplas do espectro visual em comparação com espécies diurnas (Silveira et al., 1989), como a cutia (*Dasyprocta spp.*), sendo uma vantagem adaptativa que facilita o processamento de informação visual em baixos níveis de luminosidade (Hughes, 1977). Apesar de ser um animal herbívoro, tendo assim uma fonte de alimento disponível em qualquer horário, a paca está restrita a atividade noturna por conta de suas restrições adaptativas e história filogenética e evolutiva com competidores diurnos e predadores. Espera-se que qualquer mudança em seu padrão de atividade – no horário ou na duração - ocorra dentro do período noturno.



As localidades com latitudes mais ao norte possuem maior quantidade de alta sobreposição de atividade (acima de 0,8) com outras localidades e também poucos valores com baixa sobreposição (abaixo de 0,4). As áreas que menos se sobrepõem a outras, ou seja, áreas que mais se diferenciam das demais, encontram-se dentro do bioma Mata Atlântica. Além disso, essas áreas possuem os maiores valores de duração de atividade, com exceção do PN Tijuca, que possui o menor valor dentre as doze localidades. Essas áreas, além de serem diferentes das áreas com latitudes mais ao norte, também se diferenciam entre si. A Mata Atlântica é um dos biomas mais modificados pela ação humana (Metzger, 2009), abriga mais de 70% da população brasileira e hoje restam cerca de 11% a 16% de sua área original (Ribeiro et al., 2009). Este fato é refletido nos dados deste trabalho ao observarmos que todas as áreas da Mata Atlântica nesse estudo possuem altos valores de Pegada Humana (Sanderson et al., 2002) (ver Tabela 2B.1 no Anexo 2B). As localidades com maior duração do núcleo de atividade, com exceção do Parque Nacional da Tijuca, também são as que possuem maiores índices de Pegada Humana. Os distúrbios antrópicos causam grandes efeitos na qualidade do habitat e conseqüentemente no comportamento das espécies (Norris et al., 2010). Hábitats muito degradados podem ter baixa qualidade e disponibilidade de recursos alimentares para algumas espécies, fazendo com que essas necessitem ingerir maiores quantidades de alimentos ruins para conseguir satisfazer suas demandas energéticas. A maior duração de atividade nas áreas com grande influência antrópica pode ser explicada pelo fato de a paca ter que forragear por mais tempo, consumindo maiores quantidades de recursos de baixa qualidade.

O PN Tijuca é a área onde a população de paca fica menos tempo ativa: tanto a duração total de atividade (12,24 horas) quanto o núcleo de atividade (4,59 horas) são os menores valores dentre as doze localidades. O parque possui longo histórico de

degradação antrópica com supressão total da vegetação e replantio posterior (Pádua, 2002; ICMBio, 2008). O Parque está localizado no centro da cidade do Rio de Janeiro, uma grande metrópole brasileira e possui uma área relativamente pequena, de 3.953 hectares. Por conta disso, o Parque Nacional da Tijuca apresenta biodiversidade empobrecida, carecendo de espécies de predadores e grandes herbívoros. Uma espécie que poderia atuar como predador para adultos de paca e está presente no parque é o cachorro doméstico (*Canis lupus familiaris*). Os cachorros apresentam padrão de atividade majoritariamente diurno (Paschoal et al., 2012), e há poucos registros de ataque de cachorro às pacas no parque. Além disso, existem poucas espécies de herbívoros presentes no parque que sejam potenciais competidores por recursos com a paca. A espécie de roedor com hábitos mais próximos aos da paca é a cutia (*Dasyprocta leporina*), que foi reintroduzida no parque em 2010 (Cid et al., 2014), e cuja população encontra-se ainda em crescimento e pode não estar presente em toda a área do mesmo (Kenup et al., 2017). Neste cenário, a paca enfrenta baixas ameaças de predadores e competidores por recursos, fato que pode influenciar no padrão de atividade da espécie no parque.

A disponibilidade de alimento é um dos fatores ambientais que mais limitam a atividade das espécies (Kurup & Kumar, 1993). As exigências metabólicas da espécie, a capacidade de seu sistema digestivo e também a qualidade do alimento estabelecem alguns limites na frequência com que os alimentos são ingeridos e, portanto, afetam a atividade de forrageamento (Daan, 1981). A paca alimenta-se de frutos e sementes (Eisenberg & Redford, 1999) que são recursos com alto valor energético, e pode-se esperar que animais que se alimentam deste tipo de recurso precisam de menos tempo de forrageio, pois satisfazem mais rapidamente suas demandas energéticas e metabólicas (Iwamoto, 1982; Agetsuma, 1995). Frutos e sementes estão presentes no

PN Tijuca ao longo de todo o ano (Figueira, 2011), como é o caso da jaqueira (*Artocarpus heterophyllus*), que possui frutos grandes e é um importante item alimentar na dieta dos herbívoros do parque. Quando há grande disponibilidade de alimento, os indivíduos gastam menos tempo na procura pelo mesmo (Hanya, 2004). Portanto, no PN Tijuca, as pacas estão diante de uma boa oferta de alimentos, com baixa competição por este tipo de recurso, e ainda gastam menos tempo em vigia, pois há baixo risco de predação. Estes fatos somados podem fazer com que a paca se sacie mais rapidamente, necessitando de menos tempo ativa, o que pode explicar sua pequena duração de atividade no parque. Além disso, terminar sua atividade mais cedo durante a noite faz com que a paca fique mais tempo em jejum, o que pode explicar o fato da paca começar sua atividade mais cedo no PN Tijuca quando comparado com as outras localidades. No PN Araucárias, PN Serra da Bocaina e em Volcan Barva as populações exibem dois picos de atividade, um no começo e o outro no final da noite. Este padrão pode ser explicado pelo fato da paca buscar evitar grandes períodos em jejum (Daan, 1981), e isto pode ter relação com fatores específicos de cada local, como baixa qualidade de recursos alimentares ou altos níveis de competição e predação.

O presente trabalho mostrou que o padrão de atividade da paca é bastante constante ao longo de sua distribuição. Isso indica que esta característica é pouco flexível para a espécie. As poucas diferenças observadas podem se dar por outras variáveis específicas de cada local e que não foram exploradas no presente trabalho, como a abundância e atividade de predadores e competidores, luminosidade noturna, qualidade do habitat e sazonalidade no clima e recursos. Algumas características das espécies, como o padrão de atividade, podem variar em resposta a condições ecológicas específicas de cada tipo de habitat ao longo da distribuição geográfica das mesmas, indicando possíveis consequências de distúrbios e ameaças antrópicas. A paca possui

uma grande distribuição geográfica nas Américas do Sul e Central, abrangendo uma grande variedade de biomas e habitats, e em cada um está sujeito a diferentes níveis de ameaça. Explorar e compreender como as peculiaridades de cada local influenciam o comportamento da paca é importante para garantir ações efetivas de conservação da espécie.

## **Considerações finais**

A defaunação, extinção local de espécies animais, é um dos principais desafios enfrentados pelos biólogos da conservação (Ceballos & Ehrlich, 2002; Canale et al., 2012). Esse processo traz sérias consequências para os ecossistemas, como a perda de interações ecológicas, afetando a sua manutenção em longo prazo (Dirzo & Miranda, 1990; Galetti et al., 2015; Bello et al., 2015). Portanto, é urgente a realização de ações para mitigar o risco de extinção de espécies que ainda persistem em seu ambiente natural. Essas ações são embasadas em conhecimento básico da ecologia e do comportamento das espécies, conseguido através de estudos como o presente trabalho.

O método de armadilhagem fotográfica mostrou-se bastante eficiente para o estudo da paca, uma espécie elusiva, de difíceis captura e observação direta. Porém, são necessários alguns ajustes na aplicação do método, especialmente na configuração da grade amostral. A falta de conhecimento prévio sobre aspectos básicos de sua ecologia, principalmente o tamanho médio de área de vida em áreas de Mata Atlântica em condições similares às do presente estudo, levou à utilização de uma grade menor do que seria adequada para o uso do método. Portanto, mais esforços para entender o

padrão de movimentação da espécie são necessários para a realização de estimativas populacionais mais precisas. Apesar das limitações e baixo tamanho amostral, a estimativa de densidade mostrou-se plausível, tendo em vista o histórico de degradação do PNT.

A grande similaridade no padrão de atividade da paca entre locais indica que a espécie é bastante resistente a variações ambientais, climáticas e de influência antrópica. Ainda se sabe pouco sobre como outras características comportamentais da espécie podem ser afetadas por essas variações, tais como o tamanho de área de vida e características reprodutivas. Ainda se fazem necessários esforços para compreender esses aspectos para delinear melhores ações de manejo e conservação da espécie.

O PNT é um fragmento de 3953 hectares de vegetação em processo de sucessão secundária, após uma parte considerável da área ter sido desmatada e replantada no século XIX, com muitas extinções locais. Além disso, o PNT é rodeado por matriz urbana e não tem conexão com outros fragmentos (ICMBio, 2008), o que dificulta a troca de indivíduos entre as populações e, conseqüentemente, diminui a variabilidade genética. Por ser uma Unidade de Conservação inserida no meio de uma metrópole como o Rio de Janeiro, é comum observar a presença de cachorros e gatos domésticos de casas vizinhas ao PNT no seu interior, que caçam animais silvestres e ameaçam a sua persistência. Há também outros efeitos da grande influência antrópica sofrida, como o atropelamento de animais e possíveis conseqüências da atividade humana no comportamento das espécies selvagens.

Apesar de todos os fatores citados, a população de pacas ainda persiste no parque, mesmo que em baixa densidade. Isso pode indicar que a paca é uma espécie resistente aos impactos antrópicos. Mesmo assim, deve-se ter cuidado, pois populações pequenas,

como é o caso das pacas no PNT, são frágeis e muito vulneráveis a aleatoriedade genética e ambiental (Nunney & Campbell, 1993). Portanto, algumas medidas devem ser tomadas para evitar a sua extinção local. Dentre elas encontram-se a ligação do parque com outros fragmentos, sobretudo aumentando a conectividade do PNT com unidades de conservação de proteção integral como o Parque Estadual da Pedra Branca, intensificar o controle da população de cachorros domésticos no parque com capturas mais frequentes, e a restauração de processos ecológicos através do plantio de árvores nativas e a reintrodução de espécies animais extintas localmente.

# Referências Bibliográficas

- Agetsuma, Naoki. 1995. "Foraging Strategies of Yakushima Macaques (*Macaca Fuscata Yakui*).” *International Journal of Primatology* 15 (5): 595–609. doi:10.1007/BF02735283.
- Agostinelli, C., and U. Lund. 2013. "R Package 'Circular': Circular Statistics.” <https://r-forge.r-project.org/projects/circular/>.
- Ancrenaz, Marc, Andrew J. Hearn, Joanna Ross, Rahel Sollmann, and Andreas Wilting. 2012. *Handbook for Wildlife Monitoring Using Camera-Traps*. Secretariat, BBEC II.
- Aquino, Rolando, Deyber Gil, and Etersit Pezo. 2009. "Aspectos Ecológicos Y Sostenibilidad de La Caza Del Majás (*Cuniculus Paca*) En La Cuenca Del Río Itaya, Amazonía Peruana.” *Revista Peruana de Biología* 16 (1): 67–72. [http://www.scielo.org.pe/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1727-99332009000100008](http://www.scielo.org.pe/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1727-99332009000100008).
- Aronson, Benjamin D, Deborah Bell-pedersen, Gene D Block, Nice P A Bos, Jay C Dunlap, Arnold Eskin, Norman Y Garceau, et al. 1993. "Circadian Rhythms.” *Brain Research Reviews* 18: 315–33.
- Aschoff, Jürgen. 1984. "Circadian Timing.” *Annals of the New York Academy of Sciences* 423 (1): 442–468. doi:10.1111/j.1749-6632.1984.tb23452.x.
- Aschoff, Jürgen, S. Daan, and K.-I. Honma. 1982. "Zeitgebers, Entrainment, and Masking: Some Unsettled Questions.” In *Vertebrate Circadian Systems.*, 13–24. Springer, Berlin, Heidelberg. doi:10.1007/978-3-642-68651-1\_2.

- Baker, Philip J., Claire V. Dowding, Susie E. Molony, Piran C L White, and Stephen Harris. 2007. "Activity Patterns of Urban Red Foxes (*Vulpes Vulpes*) Reduce the Risk of Traffic-Induced Mortality." *Behavioral Ecology* 18 (4): 716–24. doi:10.1093/beheco/arm035.
- Balmford, Andrew, and William Bond. 2005. "Trends in the State of Nature and Their Implications for Human Well-Being." *Ecology Letters* 8 (11): 1218–34. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00814.x.
- Beck-King, Harald, Otto Von Helversen, and Rachel Beck-King. 1999. "Home Range, Population Density, and Food Resources of Agouti Paca (Rodentia: Agoutidae) in Costa Rica: A Study Using Alternative Methods1." *Biotropica* 31 (4): 675–85. doi:10.1111/j.1744-7429.1999.tb00417.x.
- Bello, Carolina, Mauro Galetti, Marco A Pizo, Luiz Fernando S Magnago, Mariana F Rocha, Renato A F Lima, Carlos A Peres, Otso Ovaskainen, and Pedro Jordano. 2015. "Defaunation Affects Carbon Storage in Tropical Forests." *Science Advances* 1 (11): 1–11. doi:10.1126/sciadv.1501105.
- Bergallo, H.G, L. Geise, C.R. Bonvicino, R. Cerqueira, P.S. D´Andrea, C.E. Esbérard, F.A.S. Fernandez, et al. 2000. "Mamíferos." In *A Fauna Ameaçada de Extinção Do Estado Do Rio de Janeiro.*, edited by H.G. Bergallo, C.F.D. Rocha, M.A.S. Alves, and M. Van Sluys, 125–35. Rio de Janeiro: UERJ.
- Braekvelt, C.R. 1993. "Fine Structure of the Tapetum Lucidum of the Paca Cuniculus Paca." *Act Anat* 146: 244–50. doi:0001-518093/1464-0244.
- Brugiere, David, and Marie-Claire Fleury. 2000. "Estimating Primate Densities Using Home Range and Line Transect Methods: A Comparative Test with the Black Colobus monkey *Colobus Satanas*." *Primates* 41 (October): 373–82.



doi:10.1007/BF02557648.

- Cáceres, Nilton C., Wellington Hannibal, Dirceu R. Freitas, Edson L. Silva, Cassiano Roman, and Janaina Casella. 2010. "Mammal Occurrence and Roadkill in Two Adjacent Ecoregions (Atlantic Forest and Cerrado) in South-Western Brazil." *Zoologia (Curitiba)* 27 (5): 709–17. doi:10.1590/S1984-46702010000500007.
- Canale, Gustavo R., Carlos A. Peres, Carlos E. Guidorizzi, Cassiano A Ferreira Gatto, and Maria Cecília M Kierulff. 2012. "Pervasive Defaunation of Forest Remnants in a Tropical Biodiversity Hotspot." *PLoS ONE* 7 (8). doi:10.1371/journal.pone.0041671.
- Cardillo, Marcel, Andy Purvis, Wes Sechrest, John L. Gittleman, Jon Bielby, and Georgina M. Mace. 2004. "Human Population Density and Extinction Risk in the World's Carnivores." *PLoS Biology* 2 (7): 909–14. doi:10.1371/journal.pbio.0020197.
- Carothers, John H, and Fabian M Jaksic. 1984. "Time as a Niche Difference: The Role of Interference Competition." *Oikos* 42 (3): 403–6. doi:10.2307/3544413.
- Ceballos, G., and Paul R Ehrlich. 2002. "Mammal Population Losses and the Extinction Crisis." *Science* 296 (5569): 904–7. doi:10.1126/science.1069349.
- Cid, Bruno, L. Figueira, Afdte Mello, A. S Pires, and Fernando A. S. Fernandez. 2014. "Short-Term Success in the Reintroduction of the Red-Humped Agouti *Dasyprocta Leporina*, an Important Seed Disperser, in a Brazilian Atlantic Forest Reserve." *Tropical Conservation Science* 7 (4): 796–810.
- Coelho, Igor Pfeifer, Andreas Kindel, and Artur Vicente Pfeifer Coelho. 2008. "Roadkills of Vertebrate Species on Two Highways through the Atlantic Forest

- Biosphere Reserve, Southern Brazil.” *European Journal of Wildlife Research* 54 (4): 689–99. doi:10.1007/s10344-008-0197-4.
- Coimbra-Filho, AF, and AD Aldrighi. 1971. “A Restauração Da Fauna Do Parque Nacional Da Tijuca, Estado Da Guanabara, Brasil.” <http://www.sidalc.net/cgi-bin/wxis.exe/?IsisScript=AGB.xis&method=post&formato=2&cantidad=1&expression=mfn=015598>.
- Colquhoun, Ian C. 2006. “Predation and Cathemerality: Comparing the Impact of Predators on the Activity Patterns of Lemurids and Ceboids.” *Folia Primatologica* 77 (1–2): 143–65. doi:10.1159/000089701.
- Costa, L P, Y L R Leite, S L Mendes, and A D Ditchfield. 2005. “Conservação de Mamíferos No Brasil.” *Megadiversidade* 1 (1): 103–12. doi:10.1590/S0102-311X2010000100007.
- Crompton, A. W., C. R. Taylor, and J. A. Jagger. 1978. “Evolution of Homeothermy in Mammals.” *Nature* 272 (5651): 333–36. doi:10.1038/272333a0.
- Daan, Serge. 1981. “Adaptive Daily Strategies in Behavior.” In *Biological Rhythms*, 275–98. Boston, MA: Springer US. doi:10.1007/978-1-4615-6552-9\_15.
- Díaz-Ruiz, F., J. Caro, M. Delibes-Mateos, B. Arroyo, and P. Ferreras. 2016. “Drivers of Red Fox ( *Vulpes Vulpes* ) Daily Activity: Prey Availability, Human Disturbance or Habitat Structure?” *Journal of Zoology* 298 (2): 128–38. doi:10.1111/jzo.12294.
- Dillon, Adam, and Marcella J. Kelly. 2007. “Ocelot *Leopardus Pardalis* in Belize: The Impact of Trap Spacing and Distance Moved on Density Estimates.” *Oryx* 41 (4): 469–77. doi:10.1017/S0030605307000518.

- . 2008. “Ocelot Home Range, Overlap and Density: Comparing Radio Telemetry with Camera Trapping.” *Journal of Zoology* 275 (4): 391–98. doi:10.1111/j.1469-7998.2008.00452.x.
- Dirzo, R, and A Miranda. 1990. “Contemporary Neotropical Defaunation and Forest Structure, Function, and Diversity. A Sequel to John Terborgh. Conservation Biology 4: 444-447F1450.” *Conservation Biology* 4 (4): 444–47.
- Donati, Giuseppe, and Silvana M. Borgognini-Tarli. 2006. “Influence of Abiotic Factors on Cathemeral Activity: The Case of Eulemur Fulvus Collaris in the Littoral Forest of Madagascar.” *Folia Primatologica* 77 (1–2): 104–22. doi:10.1159/000089698.
- Dubost, Gérard, and Olivier Henry. 2006. “Comparison of Diets of the Acouchy, Agouti and Paca, the Three Largest Terrestrial Rodents of French Guianan Forests.” *Journal of Tropical Ecology* 22 (October 2006): 641. doi:10.1017/S0266467406003440.
- Dunbar, R. I M, A. H. Korstjens, and J. Lehmann. 2009. “Time as an Ecological Constraint.” *Biological Reviews* 84 (3): 413–29. doi:10.1111/j.1469-185X.2009.00080.x.
- Efford, Murray G. 2004. “Density Estimation in Live-Trapping Studies.” *Oikos* 106 (January): 598–610.
- Efford, Murray G., Deanna K. Dawson, and David L. Borchers. 2009. “Population Density Estimated from Locations of Individuals on a Passive Detector Array.” *Ecology* 90 (10): 2676–82.
- Eisenberg, John F., and Kent H. Redford. 1999. *Mammals of the Neotropics. Volume 3: The Central Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil*. Vol. 3. Chicago: The

University of Chicago Press.

Emmons, L. 2016. “Cuniculus Paca. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T699A22197347. Ver.3.1.” <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T699A22197347.en>.

Estes, James a, John Terborgh, Justin S Brashares, Mary E Power, Joel Berger, William J Bond, Stephen R Carpenter, et al. 2011. “Trophic Downgrading of Planet Earth.” *Science (New York, N.Y.)* 333 (6040): 301–6. doi:10.1126/science.1205106.

Figueira, Luiza. 2011. “Interação Entre Cutias (*Dasyprocta Leporina*) Reintroduzidas E Frutos No Parque Nacional Da Tijuca.” Seropédica: Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro.

Foster, Rebecca J. 2008. “The Ecology of Jaguars (*Panthera Onca*) in a Human-Influenced Landscape.” University of Southampton.

Foster, Rebecca J., and Bart J. Harmsen. 2012. “A Critique of Density Estimation from Camera-Trap Data.” *Journal of Wildlife Management* 76 (2): 224–36. doi:10.1002/jwmg.275.

Foster, Rebecca J., Bart J. Harmsen, and C. Patrick Doncaster. 2010. “Habitat Use by Sympatric Jaguars and Pumas across a Gradient of Human Disturbance in Belize.” *Biotropica* 42 (6): 724–31. doi:10.1111/j.1744-7429.2010.00641.x.

Galetti, Mauro, Ricardo S. Bovendorp, and Roger Guevara. 2015. “Defaunation of Large Mammals Leads to an Increase in Seed Predation in the Atlantic Forests.” *Global Ecology and Conservation* 3 (January). Elsevier B.V.: 824–30. doi:10.1016/j.gecco.2015.04.008.

Galetti, Mauro, and Ivan Sazima. 2006. “Impact of Feral Dogs in an Urban Atlantic

- Forest Fragment in Southeastern Brazil.” *Natureza & Conservação* 4 (1): 146–51.  
[http://www.rc.unesp.br/ib/ecologia/labic2012/Mauro\\_pdf/Galetti\\_papers\\_pdf/Galetti\\_Sazima\\_FeralDogs.pdf](http://www.rc.unesp.br/ib/ecologia/labic2012/Mauro_pdf/Galetti_papers_pdf/Galetti_Sazima_FeralDogs.pdf).
- Gardner, Beth, J. Andrew Royle, and Michael T. Wegan. 2009. “Hierarchical Models for Estimating Density from DNA Mark-Recapture Studies.” *Ecology* 90 (4): 1106–15. doi:10.1890/07-2112.1.
- Gardner, Beth, J. Andrew Royle, Michael T. Wegan, Raymond E. Rainbolt, and Paul D. Curtis. 2010. “Estimating Black Bear Density Using DNA Data From Hair Snares.” *Journal of Wildlife Management* 74 (2): 318–25. doi:10.2193/2009-101.
- Gómez, Humberto, Robert B. Wallace, Guido Ayala, and Renata Tejada. 2005. “Dry Season Activity Periods of Some Amazonian Mammals.” *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40 (2): 91–95. doi:10.1080/01650520500129638.
- Gutierrez, Said M., Bart J. Harmsen, C. Patrick Doncaster, Elma Kay, and Rebecca J. Foster. 2016. “Ranging Behavior and Habitat Selection of Pacas ( *Cuniculus paca* ) in Central Belize.” *Journal of Mammalogy* xx (x): 1–9. doi:10.1093/jmammal/gyw179.
- Hanya, Goro. 2004. “Seasonal Variations in the Activity Budget of Japanese Macaques in the Coniferous Forest of Yakushima: Effects of Food and Temperature.” *American Journal of Primatology* 63 (3): 165–77. doi:10.1002/ajp.20049.
- Harmsen, Bart J., Rebecca J. Foster, Scott C. Silver, Linde E T Ostro, and C. Patrick Doncaster. 2009. “Spatial and Temporal Interactions of Sympatric Jaguars and Pumas in a Neotropical Forest.” *Journal of Mammalogy* 90 (3): 612–20. doi:10.1644/08-MAMM-A-140R.1.

- Hawkins, Clare E., and Paul A. Racey. 2005. "Low Population Density of a Tropical Forest Carnivore, *Cryptoprocta Ferox*: Implications for Protected Area Management." *Oryx* 39 (1): 35–43. doi:10.1017/S0030605305000074.
- Heesy, Christopher P., and Margaret I. Hall. 2010. "The Nocturnal Bottleneck and the Evolution of Mammalian Vision." *Brain, Behavior and Evolution* 75 (3): 195–203. doi:10.1159/000314278.
- Hill, R A, L Barrett, D Gaynor, A Weingrill, P Dixson, H F P Payne, and S P Henzi. 2003. "Day Length, Latitude and Behavioural (In)flexibility in Baboons (*Papio Cynocephalus Ursinus*)." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 53: 278–86. doi:10.1007/s00265-003-0590-7.
- Huanca-huarachi, Gladis, José Carlos Herrera, and Andrew J. Noss. 2011. "Densidad Poblacional Y Uso de Hábitat Del Jochi Pintado (*Cuniculus Paca*) En La Zona Norte de La Unidad de Conservación Amboró-Carrasco." *Ecología En Bolivia* 46 (1): 4–13.
- Hughes, A. 1977. "The Refractive State of the Rat Eye." *Vision Research* 17 (8): 927–39. doi:10.1016/0042-6989(77)90068-2.
- ICMBio. 2008. "Plano de Manejo: Parque Nacional Da Tijuca." Brasília, Brasil: Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal.
- Iwamoto, Toshitaka. 1982. "Food and Nutritional Condition of Free Ranging Japanese Monkeys on Koshima Islet during Winter." *Primates* 23 (2): 153–70. doi:10.1007/BF02381158.
- Jackson, Rodney M, Jerry D Roe, Rinchen Wangchuk, and Don O Hunter. 1995. "Estimating Snow Leopard Population Abundance Using Photography and Capture

- Recapture Techniques.” *Wildlife Society Bulletin* 34 (3): 772–81.  
doi:10.2193/0091-7648(2006)34.
- Jax, Elinor, Sofía Marin, Adriana Rodríguez-Ferraro, and Emiliana Isasi-Catalá. 2015. “Habitat Use and Relative Abundance of the Spotted Paca *Cuniculus Paca* (Linnaeus, 1766) (Rodentia: Cuniculidae) and the Red-Rumped Agouti *Dasyprocta Leporina* (Linnaeus, 1758) (Rodentia: Dasyproctidae) in Guatopo National Park, Venezuela.” *Journal of Threatened Taxa* 7 (1): 6739–49.  
doi:10.11609/JoTT.o3915.6739-49.
- Karanth, K. Ullas. 1995. “Estimating Tiger *Panthera Tigris* Populations from Camera-Trap Data Using Capture-Recapture Models.” *Biological Conservation* 71 (3): 333–38. doi:10.1016/0006-3207(94)00057-W.
- Karanth, K. Ullas, and James D. Nichols. 1998. “Estimation of Tiger Densities in India Using Photographic Captures and Recaptures.” *Ecology* 79 (8): 2852–62.  
doi:10.1890/0012-9658(1998)079[2852:EOTDII]2.0.CO;2.
- Karanth, K. Ullas, James D. Nichols, N. Samba Kumar, and James E. Hines. 2006. “Assessing Tiger Population Dynamics Using Photographic Capture-Recapture Sampling.” *Ecology* 87 (11): 2925–37. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[2925:ATPDUP]2.0.CO;2.
- Karasov, W. H. 1981. “Daily Energy Expenditure and the Cost of Activity in a Free-Living Mammal.” *Oecologia* 51: 253–59. doi:10.1007/BF00540610.
- Kenup, Caio Fittipaldi, Raíssa Sepulvida, Catharina Kreischer, and Fernando A. S. Fernandez. 2017. “Walking on Their Own Legs: Unassisted Population Growth of the Agouti *Dasyprocta Leporina*, Reintroduced to Restore Seed Dispersal in an Atlantic Forest Reserve.” *Oryx*, February, 1–8. doi:10.1017/S0030605316001149.

- Kitchen, Ann M, Eric M Gese, and Edward R Schauster. 2000. "Changes in Coyote Activity Patterns due to Reduced Exposure to Human Persecution." *Canadian Journal of Zoology* 78 (5): 853–57. doi:10.1139/z00-003.
- Krebs, Charles J. 1999. *Ecological Methodology*. 2nd ed. Benjamin/Cummings.
- Kronfeld-Schor, Noga, T. Dayan, M. E. Jones, I. Kremer, Y. Mandelik, M. Wollberg, Y. Yassur, and D. D. Gatton. 2001. "Retinal Structure and Foraging Microhabitat Use of the Golden Spiny Mouse (*Acomys Russatus*)." *Journal of Mammalogy* 82 (4): 1016–1025. doi:10.1644/1545-1542(2001)082<1016:RSAFMU>2.0.CO;2.
- Kronfeld-Schor, Noga, T Dayan, R Elvert, A Haim, N Zisapel, and G Heldmaier. 2001. "On the Use of the Time Axis for Ecological Separation: Diel Rhythms as an Evolutionary Constraint." *The American Naturalist* 158 (4): 451–57. doi:10.1086/321991.
- Kronfeld-Schor, Noga, and Tamar Dayan. 1999. "The Dietary Basis for Temporal Partitioning: Food Habits of Coexisting *Acomys* Species." *Oecologia* 121 (1): 123–28. doi:10.1007/s004420050913.
- . 2003. "Partitioning of Time as an Ecological Resource." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34 (May): 153–81. doi:10.1146/132435.
- Kurup, G. U., and A. Kumar. 1993. "Time Budget and Activity Patterns of the Lion-Tailed Macaque (*Macaca Silenus*)." *International Journal of Primatology* 14 (1): 27–39. doi:10.1007/BF02196501.
- Laake, J L. 2013. "RMark: An R Interface for Analysis of Capture-Recapture Data with MARK." *AFSC Processed Rep. 2013-01* 2013–01 (March): 25. doi:10.1017/CBO9781107415324.004.



- Lambert, Thomas D., Roland W. Kays, Patrick a. Jansen, Enzo Aliaga-Rossel, and Martin Wikelski. 2009. "Nocturnal Activity by the Primarily Diurnal Central American Agouti (*Dasyprocta Punctata*) in Relation to Environmental Conditions, Resource Abundance and Predation Risk." *Journal of Tropical Ecology* 25 (2): 211–15. doi:10.1017/S0266467408005804.
- Lima, Steven L., and Lawrence M. Dill. 1990. "Behavioral Decisions Made under the Risk of Predation: A Review and Prospectus." *Canadian Journal of Zoology* 68 (4): 619–40. doi:10.1139/z90-092.
- Linkie, Matthew, Iding Achmad Haidir, Agung Nugroho, and Yoan Dinata. 2008. "Conserving Tigers *Panthera Tigris* in Selectively Logged Sumatran Forests." *Biological Conservation* 141 (9): 2410–15. doi:10.1016/j.biocon.2008.07.002.
- Loe, Leif Egil, Christophe Bonenfant, Atle Mysterud, Torbjorn Severinsen, Nils Are Oritsland, Rolf Langvatn, Audun Stien, R. Justin Irvine, and Nils Chr Stenseth. 2007. "Activity Pattern of Arctic Reindeer in a Predator-Free Environment: No Need to Keep a Daily Rhythm." *Oecologia* 152 (4): 617–24. doi:10.1007/s00442-007-0681-7.
- Loughry, W. J., and Colleen M. McDonough. 1998. "Comparisons between Nine-Banded Armadillo (*Dasyus Novemcinctus*) Populations in Brazil and the United States." *Revista de Biologia Tropical* 46 (4): 1173–83.
- Maffei, Leonardo, and Andrew J. Noss. 2008. "How Small Is Too Small? Camera Trap Survey Areas and Density Estimates for Ocelots in the Bolivian Chaco." *Biotropica* 40 (1): 71–75. doi:10.1111/j.1744-7429.2007.00341.x.
- Maffei, Leonardo, Andrew J. Noss, Erika Cuéllar, and Damián I. Rumiz. 2005. "Ocelot (*Felis Pardalis*) Population Densities, Activity, and Ranging Behaviour in the Dry

- Forests of Eastern Bolivia: Data from Camera Trapping.” *Journal of Tropical Ecology* 21 (3): 349–53. doi:10.1017/S0266467405002397.
- Marcus, M. 1984. “Behavioural Ecology of Paca (Agouti Paca) on Barro Colorado Island, Panama.” University of Maine, Orono, Maine.
- McDonald, Robert I., Peter Kareiva, and Richard T T Forman. 2008. “The Implications of Current and Future Urbanization for Global Protected Areas and Biodiversity Conservation.” *Biological Conservation* 141 (6): 1695–1703. doi:10.1016/j.biocon.2008.04.025.
- Meffe, Gary K., and C. Ronald (Carl Ronald) Carroll. 1997. *Principles of Conservation Biology*. Sinauer.
- Metzger, Jean Paul. 2009. “Conservation Issues in the Brazilian Atlantic Forest.” *Biological Conservation* 142 (6). Elsevier Ltd: 1138–40. doi:10.1016/j.biocon.2008.10.012.
- Michalski, Fernanda, and Darren Norris. 2011. “Activity Pattern of Cuniculus Paca (Rodentia: Cuniculidae) in Relation to Lunar Illumination and Other Abiotic Variables in the Southern Brazilian Amazon.” *Zoologia* 28 (6): 701–8. doi:10.1590/S1984-46702011000600002.
- Myers, Norman, Russell A. Mittermeier, Cristina G Mittermeier, Gustavo A. B. da Fonseca, and Jennifer Kent. 2000. “Biodiversity Hotspots for Conservation Priorities.” *Nature* 403 (6772): 853–58. doi:10.1038/35002501.
- Norris, Darren, Fernanda Michalski, and Carlos a Peres. 2010. “Habitat Patch Size Modulates Terrestrial Mammal Activity Patterns in Amazonian Forest Fragments.” *Journal of Mammalogy* 91 (3): 551–60. doi:http://dx.doi.org/10.1644/09-MAMM-

A-199.1.

Nunney, Leonard, and Kathleen A. Campbell. 1993. "Assessing Minimum Viable Population Size: Demography Meets Population Genetics." *Trends in Ecology and Evolution* 8 (7): 234–39. doi:10.1016/0169-5347(93)90197-W.

Oliveira-Santos, Luiz Gustavo Rodrigues, Robert M. Dorazio, Walfrido M. Tomas, Guilherme Mourão, and Fernando A. S. Fernandez. 2011. "No Evidence of Interference Competition among the Invasive Feral Pig and Two Native Peccary Species in a Neotropical Wetland." *Journal of Tropical Ecology* 27 (5): 557–61. doi:10.1017/S026646741100023X.

Oliveira-Santos, Luiz Gustavo Rodrigues, Carlos André Zucco, and C. Agostinelli. 2013. "Using Conditional Circular Kernel Density Functions to Test Hypotheses on Animal Circadian Activity." *Animal Behaviour* 85 (1). Elsevier Ltd: 269–80. doi:10.1016/j.anbehav.2012.09.033.

Ollivier, F. J., D. A. Samuelson, D. E. Brooks, P. A. Lewis, M. E. Kallberg, and A. M. Komromy. 2004. "Comparative Morphology of the Tapetum Lucidum (among Selected Species)." *Veterinary Ophthalmology* 7 (1): 11–22. doi:10.1111/j.1463-5224.2004.00318.x.

Otis, David L., Kenneth P. Burnham, Gary C. White, and David R. Anderson. 1978. "Statistical Inference from Capture Data on Closed Animal Populations." *Wildlife Monographs* 62 (62): 3–135. doi:10.2307/2287873.

Pádua, José Augusto. 2002. *Um Sopro de Destruição : Pensamento Político E Crítica Ambiental No Brasil Escravista, 1786-1888*. Jorge Zahar Editor.

Paschoal, Ana Maria O, Rodrigo L. Massara, Julianna L. Santos, and Adriano Garcia

- Chiarello. 2012. “Is the Domestic Dog Becoming an Abundant Species in the Atlantic Forest? A Study Case in Southeastern Brazil.” *Mammalia* 76 (1): 67–76. doi:10.1515/mammalia-2012-0501.
- Patton, James L., Ulyses F. J. Pardiñas, and Guillermo D’Elía. 2015. *Mammals of South America, Volume 2. University of Chicago Press*. Vol. 53. University of Chicago Press. doi:10.7208/chicago/9780226169606.001.0001.
- Pérez, E. M. 1992. “Agouti Paca.” *Mammalian Species* 404 (January): 1–7.
- Presley, Steven J., Michael R. Willig, Ivan Castro-Arellano, and Scott C. Weaver. 2009. “Effects of Habitat Conversion on Temporal Activity Patterns of Phyllostomid Bats in Lowland Amazonian Rain Forest.” *Journal of Mammalogy* 90 (1): 210–21. doi:10.1644/08-MAMM-A-089.1.
- R Core Team. 2016. “R Development Core Team.” *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. <https://www.r-project.org/>.
- Redford, Kent H. 1992. “The Empty Forest.” *SciencesNew York* 42 (6): 412–22. doi:10.2307/1311860.
- Rheingantz, Marcelo Lopes, Caroline Leuchtenberger, Carlos André Zucco, and Fernando A.S. Fernandez. 2016. “Differences in Activity Patterns of the Neotropical Otter *Lontra Longicaudis* between Rivers of Two Brazilian Ecoregions.” *Journal of Tropical Ecology* 32 (2): 170–74. doi:10.1017/S0266467416000079.
- Ribeiro, Milton Cezar, Jean Paul Metzger, Alexandre Camargo Martensen, Flávio Jorge Ponzoni, and Márcia Makiko Hirota. 2009. “The Brazilian Atlantic Forest: How Much Is Left, and How Is the Remaining Forest Distributed? Implications for

- Conservation.” *Biological Conservation* 142 (6). Elsevier Ltd: 1141–53.  
doi:10.1016/j.biocon.2009.02.021.
- Ridout, M.S., and M. Linkie. 2009. “Estimating Overlap of Daily Activity Patterns from Camera Trap Data.” *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 14 (50): 322–37. doi:10.1198/jabes.2009.08038.
- Roll, Uri, Tamar Dayan, and Noga Kronfeld-Schor. 2006. “On the Role of Phylogeny in Determining Activity Patterns of Rodents.” *Evolutionary Ecology* 20 (5): 479–90. doi:10.1007/s10682-006-0015-y.
- Royle, J. Andrew, Marc Kéry, and Jérôme Guélat. 2011. “Spatial Capture-Recapture Models for Search-Encounter Data.” *Methods in Ecology and Evolution* 2 (6): 602–11. doi:10.1111/j.2041-210X.2011.00116.x.
- Royle, J. Andrew, Audrey J. Magoun, Beth Gardner, Patrick Valkenburg, and Richard E. Lowell. 2011. “Density Estimation in a Wolverine Population Using Spatial Capture-Recapture Models.” *Journal of Wildlife Management* 75 (3): 604–11. doi:10.1002/jwmg.79.
- Royle, J. Andrew, and K V Young. 2008. “A Hierarchical Model for Spatial Capture-Recapture Data.” *Ecology* 89 (8): 2281–89. doi:10.1890/07-0601.1.
- Sanderson, Eric W., Malanding Jaiteh, Marc a. Levy, Kent H. Redford, Antoinette V. Wannebo, and Gillian Woolmer. 2002. “The Human Footprint and the Last of the Wild.” *BioScience* 52 (10): 891–904. doi:10.1641/0006-3568(2002)052[0891:THFATL]2.0.CO;2.
- Schaik, Carel P. van, and Michael Griffiths. 1996. “Activity Periods of Indonesian Rain Forest Mammals.” *Biotropica* 28 (1): 105–12. doi:Doi 10.2307/2388775.

- Schoener, Thomas W. 1974. "Resource Partitioning in Ecological Communities." *Science* 185 (4145): 27–39. doi:10.1126/science.185.4145.27.
- Shaffer, Mark L. 1981. "Minimum Population Sizes for Species Conservation." *BioScience* 31 (2): 131–34. doi:10.2307/1308256.
- Shkolnik, A. 1971. "Diurnal Activity in a Small Desert Rodent." *Int. J. Biometeor.* 15 (2): 115–20.
- Silveira, L C, C W Picanço-Diniz, and E Oswaldo-Cruz. 1989. "Distribution and Size of Ganglion Cells in the Retinae of Large Amazon Rodents." *Visual Neuroscience* 2 (3): 221–35. doi:10.1017/S0952523800001140.
- Silveira, Leandro, A. T A Jácomo, and Jose Alexandre F Diniz-Filho. 2003. "Camera Trap, Line Transect Census and Track Surveys: A Comparative Evaluation." *Biological Conservation* 114 (3): 351–55. doi:10.1016/S0006-3207(03)00063-6.
- Silver, Scott C., Linde E T Ostro, Laura K Marsh, Leonardo Maffei, Andrew J. Noss, Marcella J. Kelly, Robert B. Wallace, Humberto Gomez, and Guido Ayala. 2004. "The Use of Camera Traps for Estimating Jaguar Panthera Onca Abundance and Density Using Capture / Recapture Analysis." *Oryx* 38 (2): 1–7. doi:10.1017/S0030605303000000.
- Smale, Laura, Theresa Lee, and Antonio a. Nunez. 2003. "Mammalian Diurnality: Some Facts and Gaps." *Journal of Biological Rhythms* 18 (5): 356–66. doi:10.1177/0748730403256651.
- Soisalo, Marianne K., and S. M C Cavalcanti. 2006. "Estimating the Density of a Jaguar Population in the Brazilian Pantanal Using Camera-Traps and Capture-Recapture Sampling in Combination with GPS Radio-Telemetry." *Biological Conservation*

129 (4): 487–96. doi:10.1016/j.biocon.2005.11.023.

Sollmann, Rahel, Mariana Malzoni Furtado, Beth Gardner, Heribert Hofer, Anah T A Jácomo, Natália Mundim Tôrres, and Leandro Silveira. 2011. “Improving Density Estimates for Elusive Carnivores: Accounting for Sex-Specific Detection and Movements Using Spatial Capture-Recapture Models for Jaguars in Central Brazil.” *Biological Conservation* 144 (3). Elsevier Ltd: 1017–24. doi:10.1016/j.biocon.2010.12.011.

Sunarto, Rahel Sollmann, Azlan Mohamed, and Marcella J. Kelly. 2013. “Camera Trapping for the Study and Conservation of Tropical Carnivores.” *The Raffles Bulletin of ...*, no. 28: 21–42. <http://www.mjkelly.info/Publications/SunaroTropicalCarnivores.pdf%0Apapers2://publication/uuid/796AD11A-1F8F-40C0-A117-EC662A33A034>.

Sundell, Janne, Dorota Dudek, Ines Klemme, Elina Koivisto, Jyrki Pusenius, and Hannu Ylönen. 2004. “Variation in Predation Risk and Vole Feeding Behaviour: A Field Test of the Risk Allocation Hypothesis.” *Oecologia* 139 (1): 157–62. doi:10.1007/s00442-004-1490-x.

Swinnen, Kristijn R R, Nelika K. Hughes, and Herwig Leirs. 2015. “Beaver (Castor Fiber) Activity Patterns in a Predator-Free Landscape. What Is Keeping Them in the Dark?” *Mammalian Biology* 80 (6). Elsevier GmbH: 477–83. doi:10.1016/j.mambio.2015.07.006.

Terborgh, John, Gabriela Nuñez-Iturri, Nigel C A Pitman, Fernando H Cornejo Valverde, Patricia Alvarez, Varun Swamy, Elizabeth G. Pringle, and C. E Timothy Paine. 2008. “Tree Recruitment in an Empty Forest.” *Ecology* 89 (6): 1757–68. doi:10.1890/07-0479.1.

- Tobler, Mathias W., Samia E. Carrillo-Percestequi, and George Powell. 2009. "Habitat Use, Activity Patterns and Use of Mineral Licks by Five Species of Ungulate in South-Eastern Peru." *Journal of Tropical Ecology* 25 (3): 261. doi:10.1017/S0266467409005896.
- Tobler, Mathias W., Fabrice Hibert, Laure Debeir, and Cécile Richard-Hansen. 2013. "Estimates of Density and Sustainable Harvest of the Lowland Tapir Tapirus Terrestris in the Amazon of French Guiana Using a Bayesian Spatially Explicit Capture–recapture Model." *Oryx* 48 (3): 410–19. doi:10.1017/S0030605312001652.
- Tomas, W.M., and G.H.B. Miranda. 2003. "Uso de Armadilhas Fotográficas Em Levantamentos Populacionais." In *Métodos de Estudo Em Biologia Da Conservação E Manejo Da Vida Silvestre*, edited by L. Cullen Jr, R. Rudran, and C. Valladares- Pádua, 243–67. Paraná: Universidade Federal do Paraná.
- Trolle, Mogens, and Marc Kéry. 2005. "Camera-Trap Study of Ocelot and Other Secretive Mammals in the Northern Pantanal." *Mammalia* 69 (3–4): 409–16.
- Valeix, Marion, Simon Chamaillé-Jammes, and Hervé Fritz. 2007. "Interference Competition and Temporal Niche Shifts: Elephants and Herbivore Communities at Waterholes." *Oecologia* 153 (3): 739–48. doi:10.1007/s00442-007-0764-5.
- Wallace, R B, Humberto Gomez, and Guido Ayala. 2003. "Camera Trapping for Jaguar (Panthera Onca) in the Tuichi Valley, Bolivia." *Mastozoología Neotropical* 10 (1): 133–39. doi:10.1016/j.ijhydene.2009.10.047.
- Wasserberg, Gideon, Burt P. Kotler, and Zvika Abramsky. 2006. "The Role of Site, Habitat, Seasonality and Competition in Determining the Nightly Activity Patterns of Psammophilic Gerbils in a Centrifugally Organized Community." *Oikos* 112



(3): 573–79. doi:10.1111/j.0030-1299.2006.14302.x.

White, Gary C., and Kenneth P. Burnham. 1999. “Program MARK: Survival Estimation from Populations of Marked Animals.” *Bird Study* 46 (sup001): S120–39. doi:10.1080/00063659909477239.

Williams, B K, J D Nichols, and M J Conroy. 2002. *Analysis and Management of Animal Populations. Academic Press Wright D H. Vol. 1.*  
[http://www.amazon.ca/exec/obidos/redirect?tag=citeulike09-20&path=ASIN/0127544062.](http://www.amazon.ca/exec/obidos/redirect?tag=citeulike09-20&path=ASIN/0127544062)

Williams, J B, M D Anderson, and P R K Richardson. 1997. “Seasonal Differences in Field-Metabolism, Water Requirements, and Foraging Behavior of Free-Living Aardwolves.” *Ecology* 78 (8): 2588–2602.

Zhou, Qihai, Fuwen Wei, Chengming Huang, Ming Li, Baoping Ren, and Bang Luo. 2007. “Seasonal Variation in the Activity Patterns and Time Budgets of *Trachypithecus Francoisi* in the Nonggang Nature Reserve, China.” *International Journal of Primatology* 28 (3): 657–71. doi:10.1007/s10764-007-9144-6.

Ziv, Yaron, Zvika Abramsky, Bp Kotler, and Aziz Subach. 1993. “Interference Competition and Temporal and Habitat Partitioning in Two Gerbil.” *Oikos* 66 (2): 237–46. [http://www.jstor.org/stable/3544810.](http://www.jstor.org/stable/3544810)

Zucco, Carlos André. 2015. “Pampas Deer on the Move: Spatial Ecology and Activity of *Ozotoceros Bezoarticus* in the Central Pantanal of Brazil.” Universidade Federal do Rio de Janeiro.

# APÊNDICE 2A – Detalhes do desenho amostral de cada área

## Unidades Amostrais do grupo TEAM

O objetivo do grupo Tropical Ecology Assessment and Monitoring (TEAM) é medir e comparar plantas, mamíferos, aves terrestres e o clima, usando uma metodologia padronizada, em uma variedade de florestas tropicais, desde lugares relativamente prístinos até os mais afetados pela presença humana. O TEAM opera em dezesseis pontos de floresta tropical na África, Ásia e América Latina, apoiando uma rede de cientistas comprometidos com métodos padronizados de coleta de dados para quantificar como plantas e animais respondem a pressões como as mudanças climáticas e as atividades humanas.

Os registros fotográficos obtidos através do banco de dados on-line do TEAM pertencem ao protocolo '*Terrestrial Vertebrate*'. O desenho amostral deste protocolo consiste de 60-90 pontos de armadilhas fotográficas distribuídos em duas ou três grades amostrais. Cada ponto é amostrado por um período de 30 dias, uma vez por ano, durante a estação seca (meses com menos de 100 mm de chuva ou menos de 200 mm para áreas com menor sazonalidade). Nenhuma isca é utilizada para atrair os animais. As câmeras são dispostas ao longo de um gradiente de elevação, caso este exista. Idealmente, os pontos devem ser amostrados simultaneamente, mas são considerados impedimentos de custos e logística. Dependendo da área, os pontos podem ser divididos em duas ou três grades de câmeras. Cada grade contém de 20 a 30 câmeras, com espaçamento de 2 Km<sup>2</sup> entre as câmeras. Cada grade é amostrada por 30 dias, sequencialmente e não simultaneamente, e devem ser amostradas na mesma estação seca.

A **Estação Biológica Cocha-Cashu** (11°54'S 71°22'W), está localizada no Parque Nacional Manu, no Peru. Possui uma área de 1.692.137 hectares de floresta tropical, a cerca de 340 metros acima do nível do mar. A precipitação média anual é de aproximadamente 2100 mm e a estação úmida é entre os meses de outubro a maio. A temperatura anual média é 24°C, mas pode variar desde 8°C a 34°C (Terborgh 1983, Gentry 1990).

O **Parque Nacional Yanachaga-Chemillén** (10°22'08"S 75°22'12"W) está localizado no Peru, na vertente oriental dos Andes peruanos na bacia do rio Amazonas. Seu relevo é muito acidentado, e sua variação altitudinal vai desde os 460 metros até os 3643 metros. A precipitação excede os 6000 mm em alguns locais, é distribuída quase igualmente ao longo do ano e não há estação seca pronunciada. Dois tipos climáticos gerais ocorrem na região: um clima úmido e quente, com temperaturas médias de 23°C a 26°C e chuvas variando entre 2000 e 6000 mm anuais, e um clima úmido e semi-quente, com temperaturas médias de 13°C a 20°C e chuvas que variam de 1500 a 2500 mm anualmente.

A **Floresta Nacional Caxiuanã** (1° 47' 32.3" S 51° 26' 02.5" W) está localizada no Brasil, no estado do Pará, e possui uma área de 317.946,37 hectares. Distribui-se em terrenos de baixa altitude, variando entre 0 a 80 m. A vegetação é composta de floresta de terra firme, várzeas, igapós e capoeiras. Existem duas estações distintas ao longo do ano: a estação chuvosa (76,3% do total anual), entre os meses de dezembro a maio e a estação menos chuvosa (ou seca) que se estende de junho a novembro, podendo alcançar uma média anual de 2.107mm. A temperatura média anual é aproximadamente 26°C, com picos no período de seca e valores médios menores no período chuvoso.

O **Parque Nacional de Yasuni** (1 ° 5'S 75 ° 55'W) encontra-se no Equador amazônico com uma área de 982.000 hectares. O parque está a cerca de 200 metros acima do nível do mar. A precipitação média anual é de 3210 mm. Há uma sazonalidade clara, embora nenhum mês tenha <100 mm de chuva. Os meses mais chuvosos são abril-maio e outubro-novembro.

A **Reserva Natural do Suriname Central** (4° 20' 60" N 56°10'12"W) é uma área de 1.600.000 hectares de floresta intocada no coração de um dos países mais florestados do mundo. O local abrange relevo vertical significativo, topografia e condições do solo que resultaram em uma variedade de ecossistemas.

O **Monumento Natural Barro Colorado** (9° 9' 0"N 79° 51' 36"W) está localizado no Panamá Central, na parte mais estreita do istmo que liga os continentes da América do Norte e do Sul. O local inclui o monumento da natureza de Barro Colorado (BCNM) e o parque nacional adjacente de Soberanía (PNS), totalizando uma área de 27400 hectares. O BCNM e o PNS são cobertos por uma mistura de florestas húmidas tropicais maduras e tardias secundárias. A temperatura média anual é de 32°C, e a precipitação média anual é de 2.900 mm. Há uma estação seca pronunciada durante os meses de dezembro a abril, com média de 285 mm de precipitação, e uma estação úmida durante os meses de maio a novembro.

O Parque La Selva e o Parque Nacional Braulio Carrillo, que compõem o site do **TEAM Volcan Barva** (10° 20' 60"N 84° 2' 24"W), correspondem a 49.000 hectares de floresta tropical, grande parte dessa área é composta por floresta madura. O gradiente altitudinal se estende desde os 26 metros até os 2900 metros. A temperatura anual varia de 2°C a 24°C e a precipitação média anual é de 2500 mm.

O número identificador do conjunto de dados que foram carregados no site do TEAM é: *TEAM-DataPackage-20170208082950\_2408*.

Estas e mais informações sobre a iniciativa TEAM e detalhes das localidades podem ser encontrados no site: <http://www.teamnetwork.org>.

### **Parque Nacional da Serra dos Órgãos**

O Parque Nacional da Serra dos Órgãos (22° 29' 35" S 43° 4' 24" W) está localizado no Brasil, na Serra do Mar, Região Serrana do estado do Rio de Janeiro. São 20.024 hectares de Mata Atlântica protegidos nos municípios de Teresópolis, Petrópolis, Magé e Guapimirim. Caracterizado por sua topografia acidentada e por grandes desníveis, tem altitudes que variam entre 100 e 2.275 m. A temperatura média anual varia de 13°C a 23°C; nas áreas mais altas da serra é comum o registro de temperaturas negativas durante o inverno. A pluviosidade apresenta uma distribuição sazonal, com concentração de chuvas no verão (dezembro a março) e período de seca (menos chuvas) no inverno (junho a agosto). A pluviosidade anual varia de 1.500 mm a quase 3000 mm.

Os registros fotográficos desta área foram obtidos a partir de dois projetos:

"Projeto Fauna Viva: Levantamento e Monitoramento dos Animais Silvestres Atropelados na Rodovia BR-116, Trecho Rio de Janeiro": as armadilhas fotográficas foram dispostas na entrada (T2E) e na saída (T2S) do Túnel 2, localizado no km 98 (22° 29' 49" S 43° 0' 10" W), nos anos de 2013, 2014 e 2015.

"Inventário e monitoramento de mamíferos de médio e grande porte do Parque Nacional da Serra dos Órgãos", durante os anos de 2012, 2013, 2014 e 2015. A tabela a seguir mostra os detalhes do desenho amostral para cada ano. O espaçamento entre as estações foi de aproximadamente três quilômetros e não foi utilizado nenhum tipo de isca.

	<i>2012</i>	<i>2013</i>	<i>2014</i>	<i>2015</i>
Número de estações amostrais	16	23	21	19
Total de dias de funcionamento das câmeras	104	120	132	109

### **Parque Nacional da Serra da Bocaina**

Com 104.000 hectares, o Parque Nacional da Serra da Bocaina (23° 2' 30" S 44° 39' 42" W) é uma das maiores áreas protegidas da Mata Atlântica. Localiza-se na Serra do Mar, na divisa entre os estados do Rio de Janeiro e São Paulo. A altitude varia de 0 a 2.000 m, é coberto por floresta ombrófila densa, floresta ombrófila mista alto montana e campos de altitude, ainda em bom estado de conservação, apesar de numerosos pontos de interferência humana. O clima da região é tropical superúmido, com média anual de 23°C (nas regiões mais altas, essa temperatura pode chegar a 5°C). A média de precipitação anual é de 1.700 mm; há uma estação chuvosa compreendida entre os meses de outubro e março, e um período pouco úmido, entre abril e setembro.

A amostragem foi realizada em quatro áreas ao longo da rodovia RJ-165, no Município de Paraty, RJ. Em cada campanha de amostragem foram instaladas três armadilhas fotográficas em cada uma das quatro áreas, uma a 30 m de distância máxima da borda da estrada e outras duas a uma distância mínima de 100 m da borda. As armadilhas ficaram ativas por 30 dias consecutivos, durante os anos de 2013 a 2015 nas estações seca e chuvosa. A isca utilizada foi composta por urina de lince, abacaxi, sardinha, sal, milho, bacon e banana.

## **Parque Nacional das Araucárias**

O Parque Nacional das Araucárias (26° 45' 53" S 51° 58' 3" W), com 12.841 hectares, está localizado na Bacia Hidrográfica do Rio Chapecó, na região Oeste de Santa Catarina, compreendendo parte dos municípios de Ponte Serrada e Passos Maia. A região está inserida no bioma Mata Atlântica, compreendendo as fitofisionomias Floresta Ombrófila Mista, Floresta Estacional Decidual, e áreas de transição de campos naturais com Floresta Ombrófila Mista. No parque é possível encontrar a araucária, *Araucaria angustifolia*, espécie ameaçada e característica da Floresta Ombrófila Mista. O clima predominante na região é temperado chuvoso de ambiente úmido, com temperatura média anual inferior a 18 °C. As chuvas ao longo do ano são bem distribuídas, com precipitação anual entre 1.250 e 2.000 milímetros.

Os registros fotográficos no Parque Nacional das Araucárias foram obtidos no ano de 2014, a partir de uma grade amostral com vinte pontos, espaçados em média por 6.900 metros e um esforço amostral total de 1.045 armadilhas-dia. Não foi usado nenhum tipo de isca.

## **Parque Estadual das Araucárias**

A área de 612 hectares é exclusivamente coberta por floresta ombrófila. A temperatura média do mês mais frio varia entre 18°C e -3°C e a temperatura média do mês mais quente é superior a 22°C. As chuvas são bem distribuídas ao longo do ano e não há uma estação seca claramente definida. Há a ocorrência de duas espécies em extinção, a *Araucária angustifolia* (araucária) e *Dicksonia sellowiana* (xaxim) no parque.

Os registros fotográficos no Parque Estadual das Araucárias foram obtidos entre os anos de 2006 e 2007, a partir de uma grade amostral com seis pontos, espaçados em

média por 1.204 metros e um esforço amostral total de 606 armadilhas-dia. Não foi usado nenhum tipo de isca.

A tabela a seguir contém o nome e contato do pesquisador responsável pelo conjunto de dados de cada localidade.

**Tabela 2A.1: Lista de contatos responsáveis pelos dados de cada localidade.**

<i>Local</i>	<i>Responsável</i>	<i>Contato</i>
<b>Monumento Natural Barro Colorado</b>	Dr. Patrick A. Jansen	jansenp@si.edu
<b>Floresta Nacional Caxiuanã</b>	Marcela Lima	marcela_gml@yahoo.com.br
	Fernanda Santos	afernandassantos@gmail.com
<b>Reserva Natural Suriname Central</b>	Krisna Gajapersad	kgajapersad@conservation.org
<b>Estação Biológica Cocha-Cashu</b>	Patricia Alvarez-Loayza	pcaz@duke.edu
<b>Volcan Barva</b>	Johanna Hurtado	johanna.hurtado@tropicalstudies.org
<b>Parque Nacional Yanachaga-Chemillén</b>	Rodolfo Vasquez	neotaxon@yahoo.com
<b>Parque Nacional Yasuni</b>	Santiago Espinosa	santiagoea@gmail.com
	Julia Salvador	julysalvador@hotmail.com
<b>Parque Nacional da Serra dos Órgãos</b>	Cecilia Cronemberger de Faria	ceciliacronemberger@gmail.com
<b>Parque Nacional da Serra da Bocaina</b>	Ana Cláudia Delciellos	anadelciellos@yahoo.com.br
	Diogo Loretto	
<b>Parque Nacional das Araucárias</b>	Maurício Graipel	graipel.me@gmail.com
<b>Parque Estadual das Araucárias</b>	Maurício Graipel	graipel.me@gmail.com
	Jorge Cherem	jjcherem@gmail.com
<b>Parque Nacional da Tijuca</b>	Marcelo Rheingantz	mlrheingantz@gmail.com
	Catharina Kreischer	catharina.kreischer@gmail.com



# APÊNDICE 2B - Detalhes das análises

## usadas no trabalho

### Regressões lineares

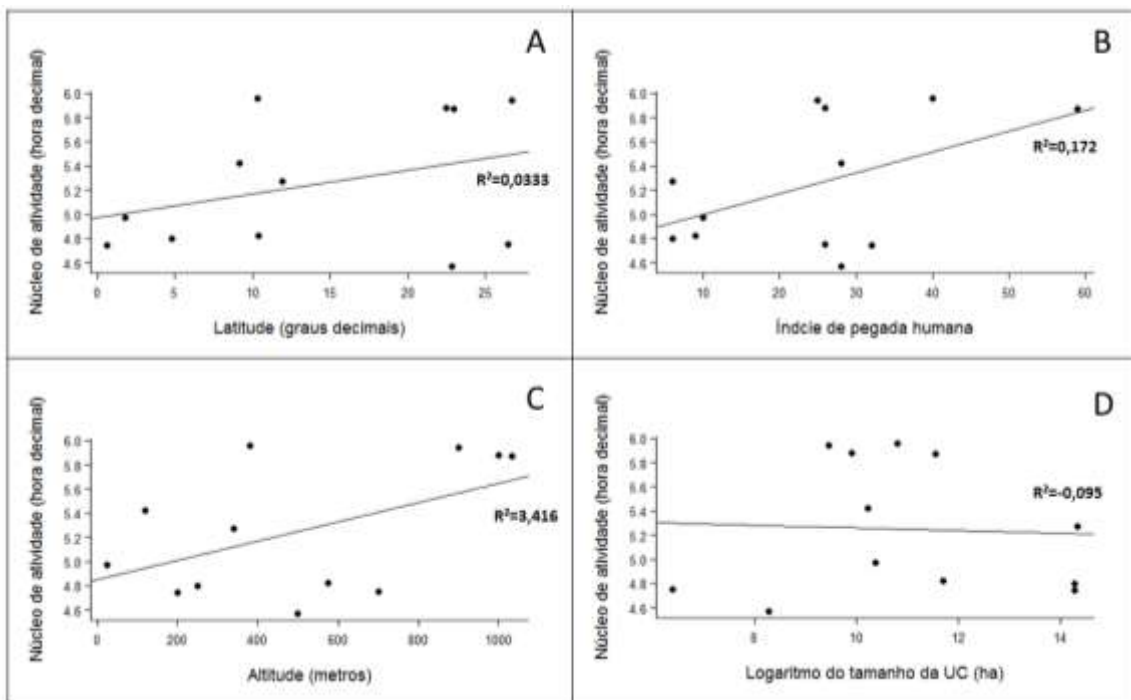
Foram geradas regressões lineares simples (Figura 2B.1), usando a função ‘lm’ do pacote base no software R, para avaliar se variáveis como latitude (em valor absoluto), altitude, influência antrópica (índice de pegada humana) e tamanho da Unidade de Conservação influenciam a duração de atividade da paca. A Tabela 2B.1 mostra os valores das variáveis para cada localidade.

A influência antrópica foi medida através do Índice de Pegada Humana (*Human Footprint*), desenvolvido por Sanderson e colaboradores em (2002). Para mapear a pegada humana são utilizados quatro tipos de dados como indicadores (proxies) para a influência humana: densidade populacional, transformação no uso da terra, acessibilidade e infraestrutura de energia elétrica. Foram selecionados nove conjuntos de dados que representam esses quatro tipos, cada tipo de dado foi ranqueado de acordo com sua contribuição para a influência humana. Essa pontuação é somada para gerar o índice em cada bioma de toda a superfície terrestre do planeta. Os valores variam de 0 a 100. Onde a influência humana é maior, espera-se que os ecossistemas sejam mais modificados e as espécies estejam sob maior pressão de atividade humana. Os valores do Índice de Pegada Humana para cada uma das doze localidades do presente estudo foram obtidos plotando o ponto médio das grades amostrais no mapa do Índice de Pegada Humana e extraíndo os valores, utilizando o programa *ArcGIS*.

Nenhuma das variáveis ambientais testadas foi significativamente relacionada com a variação na duração de atividade da paca. Este fato pode ser explicado pelo pequeno número amostral (n=12).

A correlação entre estas variáveis foi avaliada através do teste de correlação de Pearson. Todas as variáveis tiveram grau fraco de correlação (Tabela 2B.2), com exceção das variáveis latitude e altitude que foram negativamente correlacionadas (-0,803; p=0,001).

**Figura 2B.1: Regressões lineares mostrando a relação da duração do núcleo de atividade (em horas decimais) e as variáveis ambientais (A) latitude (F=1,379; p= 0,267; r<sup>2</sup>= 0,0333), (B) índice de pegada humana (F=3,285; p= 0,10; r<sup>2</sup>= 0,172), (C) altitude (F=3,416; p= 0,094; r<sup>2</sup>= 0,1801) e (D) tamanho da Unidade de Conservação (F=0,026; p= 0,874; r<sup>2</sup>= -0,095).**



**Tabela 2B.1: Valores de variáveis ambientais selecionadas para cada uma das doze localidades. Duração total da atividade e núcleo de atividade estão expressas em horas decimais.**

Local	Latitude	Altitude (m)	Duração total de atividade	Núcleo de atividade	Tamanho da UC (hectares)	Índice de Pegada Humana
PN das Araucárias	-26,72	900	13,04	4,83	12841	25
PE Araucárias	-26,46	700	14,24	5,89	600	26
PN Serra da Bocaina	-23	700	14,43	5,96	104000	59
PN Serra dos Órgãos	-22,5	1000	14,28	5,87	20004	26
PN Tijuca	-22,5	500	12,24	4,59	3953	28
EB Cocha-Cashu	-11,91	340	13,10	5,27	1692137	6
PN Yanachaga-Chemillén	-10,37	2000	12,44	4,82	122000	9
FN Caxiuanã	-1,77	25	12,66	5,00	31800	10
PN Yasuni	-0,64	200	12,38	4,76	1600000	32
RN Suriname Central	4,78	250	12,63	4,81	1600000	6
MN Barro Colorado	9,12	120	13,16	5,42	27400	28
Volcan Barva	10,22	1000	13,74	5,96	49000	40

**Tabela 2B.2: Valores de Correlação de Pearson entre as variáveis ambientais das doze localidades.**

	Latitude	Altitude	Tamanho UC	Pegada Humana
Latitude	1	-0.803 (p=0.001)	0.322 (p=0.30)	-0.183 (p=0.56)
Altitude	-0.803 (p=0.001)	1	-0.408 (p=0.18)	0.468 (p=0.12)
Tamanho UC	0.322 (p=0.30)	-0.408 (p=0.18)	1	-0.383 (p=0.21)
Pegada Humana	-0.183 (p=0.56)	0.468 (p=0.12)	-0.383 (p=0.21)	1

### Padronização dos horários dos registros fotográficos

A duração do foto-período varia ao longo do ano e entre locais, portanto o horário de nascer e pôr-do-sol muda através do tempo. Para retirar o efeito da variação do foto-período, os horários das fotos foram padronizados fixando os horários de nascer e pôr

do sol em 6:00 e 18:00h respectivamente. O horário de cada registro foi ajustado para uma nova escala padronizada através de interpolação linear considerando o nascer e pôr do sol no local e na data em que o registro ocorreu (Rheingantz et al., 2016; Zucco, 2015). Este método garante que uma fotografia tirada em um dado valor de luminosidade sempre corresponderá ao mesmo horário na escala padronizada. A figura 2B.2 mostra os histogramas com a frequência de registros em cada horário do ciclo diário, originais e depois da padronização.

**Figura 2B.2: Histogramas mostrando a frequência de registros para cada hora do dia, antes e após a padronização dos horários.**

