

**EVALUACIÓN DE PATRONES DE ACTIVIDAD DEL COATÍ DE MONTAÑA
OCCIDENTAL (*Nasuella olivacea*) (GRAY, 1865) Y DE LA ZARIGÜEYA
OREJIBLANCA ANDINA (*Didelphis pernigra*) (ALLEN, 1900) SOBRE UN
GRADIENTE DE INTERVENCIÓN HUMANA EN EL DEPARTAMENTO DE
CUNDINAMARCA**

JUAN CAMILO RUBIANO PÉREZ

**UNIVERSIDAD PEDAGÓGICA NACIONAL
FACULTAD DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA**

BOGOTÁ D.C.

2019

**EVALUACIÓN DE PATRONES DE ACTIVIDAD DEL COATÍ DE MONTAÑA
OCCIDENTAL (*Nasuella olivacea*) (GRAY, 1865) Y DE LA ZARIGÜEYA
OREJIBLANCA ANDINA (*Didelphis pernigra*) (ALLEN, 1900) SOBRE UN
GRADIENTE DE INTERVENCIÓN HUMANA EN EL DEPARTAMENTO DE
CUNDINAMARCA**

JUAN CAMILO RUBIANO PÉREZ

**TRABAJO DE GRADO PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE:
LICENCIADO EN BIOLOGÍA**

DIRECTORA: SILVIA GÓMEZ DAZA, M.SC.

CODIRECTOR: JOSÉ F. GONZÁLEZ-MAYA, PH.D.

BIODIVERSIDAD, BIOTECNOLOGÍA Y CONSERVACIÓN

**UNIVERSIDAD PEDAGÓGICA NACIONAL
FACULTAD DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA**

BOGOTÁ D.C.

2019

Nota de aceptación

Firma del director

Firma del Codirector

Firma del jurado

Firma del jurado

Bogotá D.C., 2019.

DEDICATORIA

A mis padres y hermano, quienes han sido mi fuerza y motivo a diario para abrir el tramo en busca de esos sueños que estremecen mi existencia con las ansias de un futuro mejor para ustedes.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres Saul y Luzceris y a mi hermano Mateo por apoyarme constantemente en cada paso que he dado a lo largo de mi corto recorrido por la academia y el mundo de la ciencia. Gracias por creer en mí, los amo con mi vida.

A mi director José F. González Maya, sin duda alguna ha sido un honor para mí haber tenido la oportunidad de trabajar bajo la orientación de uno de mis ejemplos a seguir en el mundo de la ciencia. No me alcanzan las palabras para agradecer tanto aprendizaje acompañado de risas y buenos momentos.

A mi directora Silvia Gómez Daza, gracias por creer en mi desde un principio y aportar su conocimiento y dedicación para hacer realidad este sueño hecho investigación.


A Andrea Mora, quien más que mi novia ha sido mi compañera de aventuras, risas y momentos felices, gracias por brindarme tu apoyo, creer en mí y escucharme cuando sentía desfallecer.

Al Proyecto de Conservación de Aguas y Tierras (ProCAT) y todo su equipo de trabajo, por abrirme sus puertas y ayudarme a encontrar el camino, ese que nos concierne para conocer y cuidar la Biodiversidad. ¡Los quiero!

A mis amigos Yesmar, Jeisson, Camilo, Eduardo, Estiven, Nicolás, Yuliana, y Nicol. Sin ustedes mi paso por la academia no habría estado lleno de momentos tan maravillosos.

A mi gran amiga Lizeth Navarro, quien creyó en mí sin esperar nada a cambio y llevo en mi corazón a la distancia. ¡Lo logramos!

Finalmente, a cualquier persona que con su apoyo y palabras lograron alentarme y llenarme de energías para poder hacer realidad este trabajo de grado.

 UNIVERSIDAD PEDAGÓGICA NACIONAL <small>Formación de Educadores</small>	FORMATO	
	RESUMEN ANALÍTICO EN EDUCACIÓN - RAE	
Código: FOR020GIB	Versión: 01	
Fecha de Aprobación: 10-10-2012	Página 6 de 95	

1. Información General	
Tipo de documento	Trabajo de grado
Acceso al documento	Universidad Pedagógica Nacional. Biblioteca Central
Título del documento	Evaluación de patrones de actividad del Coatí de Montaña Occidental (<i>Nasuella olivacea</i>) (Gray, 1865) y de la Zarigüeya Orejiblanca Andina (<i>Didelphis pernigra</i>) (Allen, 1900) sobre un gradiente de intervención humana en el departamento de Cundinamarca.
Autor(es)	Rubiano Pérez Juan Camilo
Director	Gómez Daza Silvia y González Maya José Fernando
Publicación	Bogotá, Universidad Pedagógica Nacional, 2019. 95 p.
Unidad Patrocinante	Proyecto de Conservación de Aguas y Tierras (ProCAT) y Universidad Pedagógica Nacional
Palabras Claves	Ecología Comportamental, Patrones de actividad, Mamíferos, Intervención humana.

2. Descripción
<p>Se determinaron los patrones de actividad del Coatí de Montaña Occidental y de la Zarigüeya Orejiblanca Andina mediante el uso de cámaras trampa en 4 áreas de estudio entre los años 2015 y 2017 en el Departamento de Cundinamarca. Posteriormente, se evaluó la influencia de la intervención humana sobre el patrón de actividad de estas especies mediante el uso de variables antrópicas asociadas a las unidades de muestreo independientes en un gradiente de intervención. Se utilizaron pruebas y análisis de carácter estadístico como un modelo de regresión lineal para determinar el efecto de las variables de intervención sobre la distribución temporal de ambas especies de mamíferos.</p>

3. Fuentes
<p>Se utilizaron en total 73 fuentes bibliográficas las cuales se presentan a continuación:</p>

- Alcaldía municipal de Medina. (2012). Plan integral de convivencia y seguridad ciudadana (2012-2015). Alcaldía Municipal de Medina. Medina, Colombia. 32 pp.
- Alcaldía municipal de Medina. (2001). Esquema de Ordenamiento Territorial. Alcaldía municipal de Medina. Medina, Colombia. 58 pp.
- Alcaldía municipal de Gachalá. (2008). Esquema de Ordenamiento Territorial. Alcaldía municipal de Gachalá. Gachalá, Colombia. 210 pp.
- Alcock, J. (1998). *Animal Behavior. An Evolutionary Approach*. 6th ed. Sunderland, UK: Sinauer Associates.
- Arias-Alzate, A., Delgado V., C., y Navarro, J. (2016). Nuevos registros de simpatria de *Nasua nasua* y *Nasuella olivacea* (Carnivora: Procyonidae) en el Valle de Aburrá (Antioquia) y anotaciones sobre sus distribuciones en Colombia. *Mammalogy Notes*, 3(1), 49-53.
- Anderson, R., y Wiens, J. (2017). Out of the dark: 350 million years of conservatism and evolution in diel activity patterns in vertebrates. *Evolution*, 71(8), 1944-1959.
- Balaguera-Reina, A., Cepeda, A., Zárrate-Charry, D., y González-Maya, J.F. (2009). The state of knowledge of Western Mountain Coati *Nasuella olivacea* in Colombia, and extent of occurrence in the Northern Andes. *Small Carnivore Conservation*, 41, 35-40.
- Cáceres-Martínez, H., Acevedo, A., y González-Maya, J.F. (2016). Terrestrial medium and large-sized mammal's diversity and activity patterns from Tamá National Natural Park and buffer zone. *Therya*, 7(2), 285-298.
- Cámara de comercio de Bogotá. (2009). Plan de desarrollo turístico de la provincia del Guavio. Cámara de comercio de Bogotá. Bogotá D.C., Colombia 49 pp.
- Carothers, J., y Jaksic, F. (1984). Time as a niche difference: the role of interference competition. *Oikos*, 42(3), 403-406.
- Castro-Arellano, I. (2010). Cronoecología y su aplicación al estudio de mamíferos. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 14(4), 4-6.
- Cortés, M., y Briones, M. (2014). Diversidad, abundancia relativa y patrones de actividad de mamíferos medianos y grandes en una selva seca del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 62(4), 1433-1448.
- Corzo, G., Ramírez, W., Salamanca, B., Londoño, M., C., Fonseca, C., Castellanos, C., y otros. (2010). Planeación ambiental para la conservación de la biodiversidad en las áreas operativas de Ecopetrol localizadas en el Magdalena Medio y los Llanos Orientales. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Ecopetrol S.A. Bogotá D.C., Colombia. 28 pp.
- Creel, S., y Christianson, D. (2007). Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in ecology and evolution*, (23), 194-201.

- Daan, S. (1981). Adaptive daily strategies in: J. Achoff (4th edition). Handbook of Behavioral Neurobiology. (pp. 275). New York, United States: Springer.
- Delgado, V., C., Arias-Alzate, A., Botero, S., y Sánchez-Londoño, J. (2011). Behaviour of the Tayra *Eira barbara* near Medellín, Colombia: preliminary data from a video-capturing survey. *Small Carnivore Conservation*, 44, 19-21.
- Dominoni, M., Borniger, C., y Nelson, J. (2016). Light and night, clocks and health: From humans to wild organisms. *Biology Letters*, 12, 1-3.
- Doormaal, N., Ohashi, H., Koike, S., y Kaji, K. (2015). Influence of human activities on the activity patterns of japanes sika deer (*Cervus nippon*) and wild boar (*Sus scrofa*) in central Japan. *European Journal of Wildlife Research*, 61, 517-527.
- Downes, S. (2001). Trading heat and food for safety: costs of predator avoidance in a lizard. *Ecology*, 82, 2870-2881.
- Etter, A. (1993). Diversidad ecosistémica en Colombia hoy. Nuestra diversidad biótica. CEREC y Fundación Alejandro Ángel Escobar. Bogotá D.C., Colombia. 43-61 pp.
- Fundación Jaime Duque. (2017). Informe de gestión. Fundación Jaime Duque. Tocancipá, Colombia. Pp 34.
- Frid, A., y Dill, L. (2002). Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, 6(1), 1-11.
- Gaynor, M., Cheryl, E., Carter, N., y Brahares, J. (2018). The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. *Science*, 360, 1332-1335.
- Gobernación de Cundinamarca, (2013). Análisis de situación de salud con el modelo de los determinantes sociales de salud. Gobernación de Cundinamarca. Bogotá, Colombia. 19 pp.
- Gompper, E. (1996). Sociality and asociality in White-nosed coatis (*Nasua narica*): foraging costs and benefits. *Behavioral ecology*, 7, 254-263.
- González-Maya, J., F., Schipper J., y Benítez, A. (2009). Activity patterns and community ecology of small carnivores in the Talamanca region, Costa Rica. *Small Carnivore Conservation*, 41, 9-14.
- González-Maya, J., F., Zárrate, D., Vela, M., Jiménez, J., y Gómez, D. (2015). activity patterns of tayra (*Eira Barbara*) populations from Costa Rica and Colombia: evidence of seasonal effects. *Biodiversidad Neotropical*, 5(2), 96-104.
- González-Maya, J.F. Reid, F. y Helgen, K. (2016). *Nasuella olivacea*. The IUCN Red List of Threatened Species. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. Recuperado de: <https://www.iucnredlist.org/species/72261737/45201571>.
- Gill, A., Norris, K., y Sutherland, J. (2001). Why behavioural responses may not reflect the population consequences of human disturbance. *Biological Conservation*, 97, 265-268.

- Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California thrasher. *The American Ornithologists Union*, 34(4), 427–433.
- Hutchinson, E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, 415-427.
- Hertel, G., Swenson, E., y Bischof, R. (2017). A case for considering individual variation in diel activity patterns. *Behavioral Ecology*, 28(6), 1524-1531.
- Hewitt, M., y Butlin, K. (1997). Causes and Consequences of Population Structure. In: J. Krebs, y N. Davies. (4th edition). *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach* (pp 350-352). Victoria-Australia: Blackwell Publishing.
- Hebblewhite, M., White, A., Nietvelt, G., McKenzie, A., Hurd, E., y otros. (2004). Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology*, 86(8), 2135-2144.
- Helgen, K., Kays, R., Helgen, L., Tsuchiya-Jerep, M., Pinto, C., Koepfli, K., y otros. (2009). Taxonomic boundaries and geographic distributions revealed by an integrative systematic overview of the mountain coatis, *Nasuella* (Carnivora: Procyonidae). *Small Carnivore Conservation*, 41, 65-74.
- Huijbers, M., Schlacher, A., Schoeman, D., Weston, M., y Connolly, M. (2013). Urbanisation alters processing of marine carrion on Sandy beaches. *Landscape and urban planning*, 119, 1-8.
- Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC) (2016). Cartografía básica digital integrada. República de Colombia. Escala 1:100.000. I.G.A.C. (IGAC). Bogotá, Colombia, IGAC.
- Jiménez-Alvarado, J.S., Tovar, V., Muñoz-Rojas, D., Sánchez-Muñoz, M., Moreno-Díaz, C., y González-Maya, J.F. (2017). Monitoreo y Caracterización de los Mamíferos Medianos Presentes en el Bioparque Wakatá, Parque Jaime Duque, Colombia. Parque Jaime Duque y Proyecto de Conservación de Aguas y Tierras ProCAT Colombia. Bogotá, Colombia. 17 pp.
- Krebs, J., y Davies, N, (1993). *An Introduction to Behavioural Ecology*. Victoria, Australia: Blackwell Publishing.
- Kronfeld, N., y Einat, H. (2011). Circadian rhythms and depression: Human psychopathology and animal models. *Neuropharmacology*, 62(1), 1-14.
- Kronfeld, N., y Tamar, D. (2003). Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34, 153-181.
- Lemos, B., y Cerqueira, R. (2002). Morphological differentiation in the white-eared opossum group (Didelphidae: *Didelphis*). *Journal of Mammalogy*, 83(2), 354-369.
- Lucherini, M., Reppucci, J., Walker, R., Villalba, L., Wurstten, A., y otros. (2009). Activity patterns segregation of carnivores in the high Andes. *Journal of Mammalogy*, 90(6), 1404-1409.

- Lozano, A. (2010). Abundancia relativa y distribución de mamíferos medianos y grandes en dos coberturas vegetales en el Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya mediante el uso de cámaras trampa. Universidad Javeriana. Bogotá D.C., Colombia.
- Lopez-Barragán, C., y Sanchez, F. (2017). Food selection and predation risk in the Andean white-eared opossum (*Didelphis pernigra* Allen, 1900) in a suburban area of Bogotá, Colombia. *Mammalian Biology*, 86, 79-83.
- Ojeda, D., Barbosa, C., Pinto, J., Cardona, M., Cuellar, M., y otros. (2001). Ecosistemas, 278-340, en: Leyva, P. El medio ambiente en Colombia. Bogotá D.C., Colombia.
- Paine, T. (1980). Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology*, 49, 667-685.
- Pengelley, T., y Asmundson, J. (1971). Relojes Biológicos Anuales. En: O. Wilson y T. Eisner. Comportamiento animal (pp 127). Massachusetts, Estados Unidos: H. Blume.
- Perez-Hernandez, R., Solari, S., Tarifa, T. y Lew, D. (2016). *Didelphis pernigra*. The IUCN Red List of Threatened Species. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. Recuperado de: <https://www.iucnredlist.org/species/136395/22176668>.
- Preisser, L., Bolnick, D., y Bernad, F. (2005). Scared to death? the effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology*, 86, 501-509.
- ProCAT Colombia y CORPOGUAVIO. (2015). Análisis de conectividad ecológica usando mamíferos como herramientas de gestión entre los Farallones de Medina / Gachalá y el PNN Chingaza. Proyecto de Conservación de Aguas y Tierras – ProCAT Colombia, Corporación Autónoma Regional del Guavio – CORPOGUAVIO. Gachalá, Cundinamarca, Colombia. 105 pp.
- ProCAT Colombia y CORPOGUAVIO. (2015). Diagnóstico y propuesta de mitigación a la problemática de conflictos ocasionados por Jaguar (*Panthera onca*) y Puma (*Puma concolor*) en la jurisdicción de la Corporación Autónoma Regional del Guavio–CORPOGUAVIO, departamento de Cundinamarca. Informe Técnico Final. Proyecto de Conservación de Aguas y Tierras – ProCAT Colombia, The Sierra To Sea Institute – S2S, Corporación Autónoma Regional del Guavio – CORPOGUAVIO. Bogotá, Colombia. 98 pp.
- Ramírez-Chaves, H., Suárez-Castro, F., y González-Maya J.F. (2016). Cambios recientes a la lista de mamíferos de Colombia. *Mammalogy notes*, 3(1), 1-21.
- Raap, T., Pixten, R., y Eens, M. (2015). Light pollution disrupts sleep in free-living animals. *Scientific Reports*, 5, 1-8.
- Ricklefs, E. (2009). Evolutionary diversification, coevolution between populations and their antagonists, and the filling of niche space. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(4), 1265-1272.
- Rademaker, V., y Cerqueria, R. (2002). Variation in the latitudinal reproductive patterns of the genus *Didelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae). *Austral Ecology*, 31, 337-342.

- Ramirez-Mejia, F., y Sanchez, F. (2016). Activity patterns and habitat use of mammals in an Andean forest and a *Eucalyptus* reforestation in Colombia. *Histryx, the Italian Journal of Mammalogy*, 27(2), 1-6.
- Rodríguez-Bolaños, A., Cadena, A., y Sánchez, P. (2000). Trophic characteristics in social groups of the Mountain coati, *Nasuella olivacea* (Carnivora: Procyonidae). *Small Carnivore Conservation*, 23, 1-25.
- Rodríguez-Bolaños, A., Sánchez, P., y Cadena, A. (2003). Patterns of activity and home range of Mountain Coati *Nasuella olivacea*. *Small Carnivore Conservation*, 29, 16-19.
- Rogala, J., Hebblewhite, M., Whittington, J., White, C.A., Coleshill, J., y Musiani, M. (2011). Human activity differentially redistributes large mammals in the Canadian Rockies national parks. *Ecology and Society*, 16(3), 1-16.
- Rowcliffe, J. M., Kays, R., Kranstauber, B., Carbone, C., y Jansen, A. (2014). Quantifying levels of animal activity using camera trap data. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 1170-1179.
- Russell, K. (1981). Exclusion of Adult Male Coatis from Social Groups: Protection from predators. *Journal of Mammalogy*, 62(1), 206-208.
- Sanderson, W., Malanding, J., Levy, A., Redford, H., Wannebo, A., y Woolmer, G. (2002). The Human Footprint and the Last of the Wild. *BioScience*, 52(10), 891-904.
- Santos, T., y Telleria, J. (2006). Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas*, 15(2), 3-12.
- Shamoon, H., Maor, R., Saltz, D., y Dayan, T. (2018). Increased mammal nocturnality in agricultural landscapes results in fragmentation due to cascading effects. *Biological Conservation*, 226, 32-41.
- Scott, D. (1979). On Optimal and Data-Based Histograms. *Biometrika*, 66(3), 605-610.
- Schoener, T. (1974). A Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185, 27-39.
- Solari, S., Muñoz-Saba, Y., Rodríguez-Mahecha, J., Defler, T., Ramírez-Chaves, E., y otros. (2013). Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. *Mastozoología Neotropical*, 20, 301-365.
- Swan, E., Hass, C., Dalton, D., y Wolf, A. (2004). Infrared-triggered cameras for detecting wildlife: an evaluation and review. *Wildlife Society Bulletin*, 32(2), 357-365.
- Smith., T y Smith, L. (2007). *Ecología*. Madrid, España: Pearson.
- Venter, O., Sanderson, W., Magrath A., Allan, R., Beher J., Jones, R., y otros. (2016). Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation. *Nature communications*, 7, 1-10.
- Vitousek, P. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277, 494-499.

Wand, M.P. (1997). Data-Based Choice of Histogram Bin Width. *The American Statistician*, 51(1), 59-64.

4. Contenidos

La presente investigación consta de una introducción donde se presentan de manera general los aspectos conceptuales que fundamentan el trabajo desde la riqueza de especies en Colombia, particularmente los mamíferos y la importancia de realizar estudios centrados su historia natural, hasta la ecología temporal y su relación con la perturbación humana.

Se presenta una justificación donde se enfatiza en la importancia y necesidad de realizar estudios que involucren los patrones de actividad y la influencia de la perturbación humana sobre estos. Se utilizan diferentes referentes conceptuales como Preisser et al., (2005), Gaynor et al., (2018) y Shamoan et al., (2018) que fundamentan y sustentan la necesidad de realizar estudios sobre la influencia de la actividad humana en la temporalidad de las especies.

Seguido a ello, el trabajo presenta un problema donde desde la literatura científica se argumenta el efecto desmedido y poco conocido de la actividad humana en la distribución temporal de las especies. A su vez, se referencian los principales pioneros en materia del tema, evidenciando la necesidad de realizar estos estudios en países neotropicales como Colombia, pues su existencia es nula y representa un problema en términos del desconocimiento de los cambios en la historia natural de los organismos. Con base en esto, se presenta una pregunta problema de investigación y a su vez cuatro objetivos que responden a la misma.

Posteriormente, se presentan 8 antecedentes, cuatro de carácter internacional donde se presentan estudios que han realizado sobre el efecto de la actividad humana en la distribución espacio-temporal de las especies y cuatro de carácter nacional donde otros autores han identificado el patrón de actividad del Coatí de Montaña Occidental, la Zarigüeya Orejiblanca Andina y otras especies de mamíferos.

Seguido a ello, se presenta un marco teórico con Generalidades de las dos especies de mamíferos en mención, el concepto de nicho ecológico y sus dimensiones donde se destaca un eje conocido como nicho temporal. A su vez se presentan anotaciones conceptuales en lo que respecta la ecología comportamental, ritmos circadianos y mecanismos de respuesta en términos de comportamiento a los cambios ambientales. También se demuestran los principales referentes de los patrones de actividad para establecer su definición precisa y el efecto de la perturbación humana sobre estos desde diferentes autores.

Posteriormente, el trabajo cuenta con una metodología. Allí se explica de manera concisa la principal fuente de obtención de los datos. Se presentan las cuatro áreas de estudio dentro del Departamento de Cundinamarca y sus generalidades geográficas con el número de cámaras trampa instaladas en cada lugar. Seguido a ello, se explica el tratamiento de los datos para la obtención de los patrones de actividad, el uso de las

variables y la determinación del gradiente de intervención. Finalmente, se explica de manera detallada el uso de análisis y pruebas estadísticas para los datos obtenidos.

En la sección de resultados, estos se presentan de manera separada para cada especie, donde primero se muestra lo relacionado con el patrón de actividad y proporciones de tiempo utilizadas. Seguido a ello, se muestra el posible efecto de las variables sobre la distribución temporal de las especies a lo largo de las áreas de estudio y finalmente el tratamiento de los datos mediante un índice para determinar la similitud o diferencia en las proporciones de uso del tiempo y dos pruebas para evaluar la relación de las variables en la variación temporal, dentro de estas, un análisis de regresión lineal.

El trabajo consta también de una discusión donde se analizan los resultados a partir de los datos obtenidos en la prueba estadística de regresión lineal junto con las anotaciones expuestas en previas investigaciones.

Finalmente, se presentan las principales conclusiones donde se hacen afirmaciones e inferencias a partir de los resultados obtenidos y se proponen recomendaciones sobre posibles estudios a futuro utilizando diferentes métodos y variables.

5. Metodología

Se evaluaron patrones de actividad mediante datos obtenidos por esfuerzos sistemáticos de muestreo con la metodología de cámaras trampa a lo largo de cuatro áreas de estudio en el Departamento de Cundinamarca. Los muestreos fueron realizados en la Reserva Protectora Forestal Cerros Orientales, Reserva Natural de la Sociedad Civil Parque Jaime Duque, Gachalá y Medina, con un total de 62 cámaras trampa y un esfuerzo de muestreo de 5791 noches-trampa. Cada fotografía fue interpretada como un evento positivo y se sistematizaron a lo largo del ciclo de 24 horas para establecer las frecuencias de captura y los picos con mayor actividad.

Se determinó un gradiente de intervención humana asociando distintas variables para cada cámara trampa como unidad muestral independiente; las variables fueron distancia a vías tipo 1,2,3, distancia a poblados y grado de intervención según el índice de influencia humana (HII por sus siglas en inglés). Para ello se utilizó la cartografía base 1:100.000 (IGAC) (2016) y el software ArcGIS. Para definir los rangos de distancia a cada tipo de variable se utilizó la fórmula de clases de Sturges (Scott, 1979; Wand, 1997).

En lo que respecta al análisis de datos se utilizó el índice de Pianka, (1973) mediante el software *Time Overlap*. Se calculó la Relación de Riesgo para determinar el aumento o disminución de actividad nocturna en respuesta a la intervención humana siguiendo a Gaynor et al., (2018). Finalmente se elaboró un modelo de regresión lineal para analizar la relación entre las variables independientes y la actividad nocturna como variable de respuesta.

6. Conclusiones

Se encontró que el Coatí de Montaña Occidental es una especie de mamífero nocturno con el pico de mayor actividad entre las 19:0-20:00h y altas proporciones de actividad en las horas de la madrugada. No obstante, su actividad no se restringió exclusivamente a horas de la noche por lo que es posible afirmar que esta especie utiliza con poca frecuencia horas crepusculares y del día para realizar sus actividades y su patrón de actividad no es netamente nocturno.

El patrón de actividad de *Nasua olivacea* se ve influenciado por variables de intervención del hábitat que determinan las proporciones de sus registros de actividad restringidos a zonas con distintas distancias a distintos tipos de vías y poblados.

Se infiere que el Coatí de Montaña incrementa su actividad nocturna como mecanismo de respuesta a las variables que mejor explican su distribución temporal para este estudio, siendo la distancia a vías tipo 3 y poblados las variables a las cuales responde esta especie mediante el incremento de la nocturnidad.

En general los patrones de actividad identificados en función de las variables presentan segregación temporal por lo que se afirma que las variables determinan la cantidad de actividad del Coatí de montaña, la cual fue restringida hacia zonas con mayor intervención en horas de la noche y zonas con menor intervención en horas del día para el caso de las vías tipo 2.

La actividad humana y sus efectos derivados son un determinante de la distribución espacio-temporal de las especies como mecanismo para evitar el contacto con el ser humano. De tal manera, las variaciones en el patrón de actividad del Coatí de montaña en función de la actividad humana demarcan cambios en los porcentajes de actividad en ciertas horas de la noche, restringiéndose en periodos horarios específicos o disminuyendo la actividad paulatinamente a lo largo del gradiente de intervención humana.

Se infiere que la distribución temporal en el espacio de la Zarigüeya Orejiblanca no se ve significativamente influenciada por la intervención antrópica y sus derivados posiblemente debido a su carácter generalista y amplio margen de tolerancia a los hábitats intervenidos.

La Zarigüeya Orejiblanca Andina es una especie con un patrón de actividad regularmente nocturno con mayor uso de periodos de tiempo desde las 19:00 hasta las 23:00 h con mayores proporciones de captura. Su actividad disminuye gradualmente desde las 4:00 h generando valles con bajas frecuencias de captura.

Pese a que se encontró ligera variación en el patrón de actividad de *Didelphis pernigra* a lo largo de las áreas de estudio las variables de intervención seleccionadas no explican esta variación ni parecen incidir en la distribución temporal de esta especie por lo cual es necesario generar posteriores estudios donde se asocien distintas variables para determinar las causas de la variación temporal en el espacio de *D. pernigra*.

Elaborado por:	Juan Camilo Rubiano Pérez
Revisado por:	Silvia Gómez Daza

Fecha de elaboración del Resumen:	18	06	2019
--	----	----	------

Contenido

1	Introducción	24
2	Justificación	26
3	Problema	27
4	Pregunta de investigación	30
5	Objetivos.....	30
5.1	General.....	30
5.2	Específicos	30
6	Antecedentes	31
6.1	Carácter internacional.....	31
6.2	Carácter Nacional	34
7	Marco teórico	38
7.1	Generalidades Coatí de Montaña Occidental y Zarigüeya Orejiblanca Andina	38
7.1.1	Coatí De Montaña Occidental (<i>Nasuaella olivacea</i>)	38
7.1.2	Zarigüeya Orejiblanca Andina (<i>Didelphis pernigra</i>)	39
7.2	Concepto de nicho.....	40
7.3	Ecología comportamental y factores que inciden en la temporalidad	42
7.3.1	Ecología comportamental.....	42
7.3.2	Patrones de actividad.....	44
7.3.3	Efectos de la intervención humana sobre los patrones de actividad...	45
8	Metodología	47

8.1 Áreas de estudio	47
8.1.1 Cundinamarca.....	48
8.1.2 Reserva Protectora Forestal de Los Cerros Orientales	49
8.1.3 Medina	49
8.1.4 Gachalá	50
8.1.5 Reserva Natural de la Sociedad Civil, Parque Jaime Duque	51
8.2 Métodos.....	51
8.2.1 Análisis de patrones de actividad	51
8.2.2 Características de paisaje	52
8.2.3 Análisis de datos.....	55
9 Resultados	56
9.1 <i>Nasuella olivacea</i>	56
9.1.1 Patrón de Actividad	56
9.1.2 Características paisajísticas	58
9.1.3 Análisis de Datos	64
9.2 <i>Didelphis pernigra</i>	68
9.2.1 Patrón de actividad	68
9.2.2 Características paisajísticas.....	71
9.2.3 Análisis de datos.....	77
10 Discusión.....	79
10.1 <i>Nasuella olivacea</i>	79

10.2 <i>Didelphis pernigra</i>	82
11 Conclusiones	84
12 Recomendaciones	86
13 Literatura citada	88

Listado de tablas

Tabla 1. Distancia (m) de cada variable y valor del Índice de Influencia Humana, (HII), asociado a las cámaras trampa, Cundinamarca, Colombia.....54

Tabla 2. Gradiente de intervención humana para *N. olivacea* asociado a vías tipo 1,2,3, Poblados e Índice de Influencia Humana, Departamento de Cundinamarca, Colombia.....59

Tabla 3. Valores índices de Pianka observado de los patrones de actividad de *Nasuella olivacea* de acuerdo a las unidades muestrales asociadas a los rangos establecidos para cada variable.....65

Tabla 4. Gradiente de intervención humana para *D. pernigra* asociado a vías tipo 1,2,3, Poblados e Índice de Influencia Humana.....72

Tabla 5. Valores índices de Pianka observado de los patrones de actividad de *Didelphis pernigra* de acuerdo a las unidades muestrales asociadas a los rangos establecidos para cada variable.....77

Listado de figuras

Figura 1. Ubicación de los sitios de muestreo en las áreas descritas dentro del Departamento de Cundinamarca y en el contexto nacional.....	48
Figura 2. Patrón de actividad de <i>Nasuella olivacea</i> en el departamento de Cundinamarca, Colombia.....	56
Figura 3. Proporción de tiempo utilizado por <i>Nasuella olivacea</i> en el departamento de Cundinamarca, Colombia.....	58
Figura 4. Patrones de actividad de <i>N. olivacea</i> en función de distancia a vías tipo 1 en el departamento de Cundinamarca, Colombia. Color azul= rango 1, color naranja= rango 2.....	60
Figura 5. Patrones de actividad de <i>N. olivacea</i> en función de distancia a vías tipo 2 en el departamento de Cundinamarca, Colombia. Color azul= rango 1, color Naranja= rango 2, color gris=rango 3.....	61
Figura 6. Patrones de actividad de <i>N. olivacea</i> en función de distancia a vías tipo 3 en el departamento de Cundinamarca, Colombia. Color azul= rango 1, color Naranja= rango 2, color gris=rango 3, color amarillo= rango 4.....	62
Figura 7. Patrones de actividad de <i>N. olivacea</i> en función de distancia a poblados en el departamento de Cundinamarca, Colombia. Color azul= rango 1, color Naranja= rango 2, color gris=rango 3, color amarillo= rango 4.....	63
Figura 8. Figura 8. Patrones de actividad de <i>N. olivacea</i> en función del HII en el departamento de Cundinamarca, Colombia. color gris=rango 3, color amarillo= rango 4.....	64
Figura 9. Relación de Riesgo entre actividad temporal y distancia a vías tipo 1, 2 y HII para <i>Nasuella olivacea</i> en el departamento de Cundinamarca, Colombia.....	65
Figura 10. Relación de Riesgo entre actividad temporal y distancia a vías tipo 3 para <i>Nasuella olivacea</i> en el departamento de Cundinamarca, Colombia.....	66

Figura 11. Relación de Riesgo entre actividad temporal y distancia a poblados para <i>Nasuella olivacea</i> en el departamento de Cundinamarca, Colombia.....	67
Figura 12. Análisis de regresión lineal para distancia a vías tipo 3 en <i>Nasuella olivacea</i> en el departamento de Cundinamarca, Colombia.....	68
Figura 13. Análisis de regresión lineal para distancia a poblados en <i>Nasuella olivacea</i> en el departamento de Cundinamarca, Colombia.....	68
Figura 14. Patrón de actividad de <i>Didelphis pernigra</i> en el departamento de Cundinamarca, Colombia.....	69
Figura 15. Proporción de tiempo utilizado por <i>Didelphis pernigra</i> en el departamento de Cundinamarca, Colombia.....	70
Figura 16. Patrones de actividad de <i>D. pernigra</i> en función de variable distancia a vías tipo 1 en el departamento de Cundinamarca, Colombia. Color azul= rango 1, color Naranja= rango 2, color gris=rango 3, color amarillo= rango 4, color morado= rango 5.....	73
Figura 17. Patrones de actividad de <i>D. pernigra</i> en función de distancia a vías tipo 2 en el departamento de Cundinamarca, Colombia. Color azul= rango 1, color Naranja= rango 2, color gris=rango 3, color amarillo= rango 4, color morado= rango 5.....	74
Figura 18. Patrones de actividad de <i>D. pernigra</i> en función de distancia a vías tipo 3 en el departamento de Cundinamarca, Colombia. Color azul= rango 1, color Naranja= rango 2, color gris=rango 3, color amarillo= rango 4, color morado= rango 5.....	75
Figura 19. Patrones de actividad de <i>D. pernigra</i> en función de distancia a poblados en el departamento de Cundinamarca, Colombia. Color azul= rango 1, color Naranja= rango 2, color gris=rango 3, color amarillo= rango 4, color morado= rango 5.....	76

Figura 20. Patrones de actividad de *D. pernigra* en función del HII en el departamento de Cundinamarca, Colombia. Color azul= rango 1, color Naranja= rango 2, color gris=rango 3.....77

Figura 21. Relación de Riesgo entre actividad temporal y distancia a vías tipo 1, 2, 3, poblados y HII para *D. pernigra* en el departamento de Cundinamarca, Colombia.....78

Listado de imágenes

Imagen 1. Individuo de *Nasuella olivacea* en Reserva Protectora Forestal Parque Jaime Duque.....57

Imagen 2. Individuo de *Didelphis pernigra* Reserva Protectora Forestal Parque Jaime Duque.....70

1. Introducción

Dentro de los factores que permiten la enorme gama de biodiversidad que alberga Colombia se encuentran diferentes variables ambientales y físicas, una de estas es la amplia variación altitudinal del territorio como producto de la orogenia andina (Etter, 1993); la cual, ha determinado gran diversidad de climas que junto con miles de años de evolución han dado vida a una gran variedad de ecosistemas (Corzo et al., 2010). Estos, hacen parte de la extensa cobertura boscosa del país, representando más del 55% de superficie del territorio nacional (Ojeda et al., 2001), por lo que Colombia se posiciona a nivel mundial como uno de los países con mayor riqueza de especies.

En esta medida, los estudios más recientes sobre mamíferos en Colombia han aportado información relevante sobre su riqueza, exactamente 518 especies reportadas para el país (Ramírez et al., 2016). Con base en ello, se han realizado investigaciones en materia de estado de conservación e historia natural. Para este último caso se encuentra el estudio sobre patrones de actividad, los cuales, son características de suma importancia en la historia natural de una especie para comprender su ecología y papel en los ecosistemas (González-Maya et al., 2009,2015). Los patrones de actividad, corresponden a la proporción de tiempo en que los animales pasan activos, de tal manera, son una métrica del comportamiento y ecología que proporciona un indicador de la energía, el esfuerzo de forrajeo y exposición al riesgo por parte de otros depredadores (Rowcliffe et al., 2014).

Teniendo en cuenta lo mencionado, estos patrones describen la variación temporal en la actividad de las especies, la cual, se encuentra fuertemente determinada por diferentes factores ecológicos como las relaciones interespecíficas. Estas, desde un punto de vista temporal permiten analizar una posible coexistencia entre los competidores y entre los depredadores y presas (Kronfeld & Dayan, 2003). De tal manera, aunque la variación temporal está implícita en las propiedades de la historia de vida intrínseca al organismo, los cambios temporales en la distribución también son causados por factores extrínsecos como el clima y la variación del hábitat (Hewitt & Butlin, 1997).

Así, la presente investigación busca describir y analizar los patrones de actividad de dos especies de mamíferos medianos tales como el Coatí De Montaña Occidental (*Nasua olivacea*) y la Zarigüeya Orejiblanca Andina (*Didelphis pernigra*), sobre un gradiente de intervención humana con datos obtenidos a partir de muestreos sistemáticos entre los años 2015 y 2017 a lo largo de cuatro zonas en el Departamento de Cundinamarca. Esto, con el fin de evaluar las principales variables abióticas que determinan la distribución temporal de dichas especies, debido a que los cambios de comportamiento que siguen a la perturbación antropogénica pueden afectar los patrones de actividad espacio-temporal de las especies y modificar las interacciones, y así influir en las preferencias del hábitat (Shamoon et al., 2018).

2. Justificación

La importancia central de las redes tróficas se deriva del hecho de que los enlaces entre especies a menudo se identifican fácilmente y el andamiaje trófico resultante proporciona un descriptor tentador de la estructura de la comunidad (Paine, 1980). Esta, a su vez, desde el estudio de patrones de actividad puede ser comprendida desde un punto de vista no sólo espacial sino temporal que brinda respuestas a posibles adaptaciones fisiológicas y comportamentales ante las distintas variables ambientales que inciden en el comportamiento de las especies (Kronfeld & Einat, 2011).

El análisis de los patrones de actividad, aporta anotaciones de suma importancia para la ecología, tales como: las variaciones en el entorno y factores que determinan la temporalidad de las especies. Sin embargo, pocos estudios se han centrado en los cambios temporales inducidos tanto como por las interacciones como por las variaciones en el ambiente, inclinándose mayoritariamente en conocer la fase de actividad preferida por los animales (Kronfeld & Dayan, 2003; Gaynor et al., 2016).

De tal manera, la presente investigación aporta un levantamiento de información importante para comprender no sólo los patrones de actividad de *Nasua olivacea* y *Didelphis pernigra*, sino el impacto de la actividad antrópica en su distribución espaciotemporal. Estas especies fueron escogidas como objeto de estudio por la representatividad de sus registros a lo largo de los muestreos realizados entre los años 2015 y 2017, por la fundación ProCAT Colombia, ajustándose a la necesidad de una muestra de datos significativa para trabajar bajo el concepto de gradiente en el Departamento de Cundinamarca.

En relación con lo mencionado, una de las causas de mayor preocupación desde una perspectiva de conservación, es la fragmentación del paisaje por causa de la acción humana (Santos et al., 2006). Esta, no sólo tiene impacto en la pérdida progresiva de especies sino en las alteraciones de la red trófica, pues se ha demostrado que la presencia humana puede infundir un gran temor en los animales silvestres, forzándolos a ajustar su actividad para evitar el contacto con estos (Gaynor et al., 2018; Frid & Dill, 2002). Como resultado, el patrón de

actividad regular se ve alterado, lo que conlleva a que se desencadenen cadenas tróficas inusuales mediadas por mayor inversión energética, aumentando la vulnerabilidad a otros depredadores o la emigración por parte de las presas (Preisser et al., 2005).

Por lo tanto, es de suma importancia generar información que permita cuantificar y analizar el efecto de la intervención humana sobre los patrones de actividad de la fauna silvestre, particularmente mamíferos medianos, pues, aunque a nivel internacional se han realizado estudios que analizan dicho efecto (Frid & Dill, 2002; Huijbers et al., 2013; Gaynor et al., 2018; Shamoan et al., 2018), no existe un estudio a nivel nacional que evalúe la incidencia de la intervención antrópica sobre la actividad de la fauna silvestre.

Así, esta investigación se constituye como la primera en Colombia dentro de esta categoría de la ecología comportamental y biología de la conservación, puesto que según Shamoan et al., (2018): es necesario considerar los patrones de actividad de la fauna silvestre para la conservación y la planificación del manejo ambiental.

3. Problema

Entendiendo que el ambiente es un complejo de variables que fluctúan con una periodicidad de 24 horas con variaciones abióticas tales como luz, temperatura y variables bióticas que inciden fuertemente en la complejidad ecológica de las comunidades (Daan, 1981), se considera que los patrones de actividad de las especies han evolucionado para hacer frente a la estructura temporal del entorno (Kronfeld & Dayan, 2003).

De tal manera, a nivel nacional se han adelantado diversos estudios sobre patrones de actividad de mamíferos medianos y grandes (Delgado et al., 2011; González-Maya et al., 2015; Cáceres-Martínez et al., 2016). No obstante, la falta de información sobre ecología temporal ha causado que se desconozcan las implicaciones ecosistémicas que tienen los patrones de actividad irregulares en términos de cambios poblacionales, mayor riesgo de depredación y apertura de nuevos nichos a especies invasoras (Preisser et al., 2005; Huijbers et al., 2013;

Hebblewhite et al., 2004). Así, aunque se conoce que las especies pueden responder de distintas maneras a escalas espaciales y temporales ante la actividad humana, tales respuestas pueden interrumpir los procesos ecológicos y su impacto aun es desconocido (Rogala et al., 2011).

Teniendo en cuenta lo mencionado, la poca información sobre ecología temporal de los mamíferos silvestres ha dificultado la comprensión de su papel en los ecosistemas conservados y perturbados o su respuesta a la intervención humana (González-Maya et al., 2015). Así, el poco conocimiento preciso a nivel nacional sobre la respuesta de las especies a las variaciones ambientales expresada en su distribución temporal, conduce gradualmente a la necesidad de realizar estudios sobre los patrones de actividad como mecanismo de respuesta a la influencia humana.

Para ello, es indispensable empezar a cuantificar y analizar las variaciones no sólo espaciales sino temporales de la distribución de los mamíferos como consecuencia del efecto antrópico. Esto debido a que, la rápida expansión de la actividad humana ha conducido cambios bien documentados en la distribución espacial de la vida silvestre, pero el efecto acumulativo de la perturbación humana en la dinámica temporal de los animales no ha sido cuantificado (Gaynor et al., 2018).

Lo anterior, posiblemente se debe a que la distribución temporal es uno de los ejes menos estudiados dentro de la ecología y comportamiento de las especies (Carothers, 1984), pues se infiere que la mayoría de estos estudios han sido considerados como investigaciones de laboratorio con condiciones controladas, por lo tanto, en vida silvestre han sido más escasos (Castro-Arellano, 2010).

En este sentido, el principal problema de estudio del que parte la presente investigación es no sólo describir sino analizar la incidencia de la perturbación humana sobre los patrones de actividad del Coatí de Montaña y de la Zarigüeya Andina. Para ello, se plantea la hipótesis de que existe variación de los patrones de actividad de las dos especies de mamíferos mencionadas, en función del grado de intervención humana en distintos fragmentos de bosque. Esta, es apoyada por previas investigaciones, las cuales demuestran que las especies

cambian su distribución temporal en el espacio para evitar el contacto con el ser humano (Frid & Dill, 2002; Huijbers et al., 2013; Gaynor et al., 2018; Shamoan et al., 2018).

4. Pregunta de investigación

¿Cómo varían los patrones de actividad del Coatí De Montaña (*Nasua olivacea*) y la Zarigüeya Orejiblanca Andina (*Didelphis pernigra*) con respecto a un gradiente de intervención humana en el departamento de Cundinamarca?

5. Objetivos

5.1 General

Evaluar el efecto de la intervención humana y la fragmentación del hábitat sobre los patrones de actividad de del Coatí De Montaña (*Nasua olivacea*) y la Zarigüeya Orejiblanca Andina (*Didelphis pernigra*) en el Departamento de Cundinamarca.

5.2 Específicos

- Identificar los patrones de actividad de dos especies de mamíferos medianos a través de un gradiente de intervención en el departamento de Cundinamarca.
- Evaluar el efecto de diferentes grados de intervención sobre los patrones de actividad de dos especies de mamíferos medianos.
- Determinar el efecto de diferentes variables de intervención sobre los cambios en los patrones de actividad de dos especies de mamíferos medianos.

6 Antecedentes

Para el presente trabajo de grado se tomaron como antecedentes diferentes investigaciones a nivel internacional y nacional en torno a los patrones de actividad de mamíferos y el efecto de la intervención humana sobre su distribución temporal en el espacio.

6.1 Carácter internacional

Son múltiples los estudios realizados sobre patrones de actividad en mamíferos medianos y grandes. A continuación, se presentan los más relevantes para la presente investigación.

Lucherini et al., (2009) en su estudio denominado “*Activity pattern segregation of carnivores in the high Andes*” describen y evalúan a partir de 1596 fotos de cámaras trampa los patrones de actividad de pequeños y grandes carnívoros en los desiertos de la altura de los andes, comparándolos con los de algunas de sus presas. Estos carnívoros como los gatos pampa, gatos andinos, pumas y zorros, poseen un patrón de actividad que tiende a ser restringido positivamente hacia las horas de la noche en términos de todo el ensamble, sin embargo, los gatos andinos presentaron el mayor porcentaje de frecuencias de capturas en periodo diurno con un 28%, lo cual coincide con el patrón de actividad de la vizcacha (*Lagidium viscasa*) que es su principal presa, mientras que los gatos de las pampas y pumas (*Leopardus colocolo* y *Puma concolor*) presentaron el mayor porcentaje de actividad crepuscular (34,4% y 32,7%).

Del mismo modo, en este estudio los autores evaluaron la incidencia de factores ambientales abióticos como la cantidad de luz dependiendo la fase lunar; sin embargo, aunque observaron que los depredadores como los gatos andinos, gatos de las pampas y zorros culpeos presentaron mayor actividad durante los periodos sin luna, el segundo mayor porcentaje de frecuencias de captura fue en periodos con máxima iluminación lunar, por lo que este parece no ser un determinante en los patrones de actividad de estos carnívoros. Este estudio también revela que existe cierto grado de segregación de nicho temporal entre

gatos andinos y pampeanos como mecanismo para reducir la competencia entre especies simpátricas, facilitando su coexistencia.

Así pues, trabajos como el mencionado, son de suma importancia debido a que revelan datos sobre la estructura temporal de un fragmento de la comunidad estudiada. En esa medida, estas investigaciones son un referente para comprender como las especies pueden superponerse espacial pero no temporalmente en el caso de felinos silvestres como los gatos de las pampas y andinos, posibilitando la coexistencia y evitando la competencia sea por explotación o interferencia. Lo anterior es un importante levantamiento de información base para poder comprender algunos de los factores ecológicos y ambientales que determinan los patrones de actividad de las especies.

Por su parte Cortés et al., (2014) en su investigación: "Diversidad, abundancia relativa y patrones de actividad de mamíferos medianos y grandes en una selva seca del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México" describen el patrón de actividad de siete mamíferos (Zarigüeya, Armadillo de nueve bandas, coyote, ocelote, coatí de nariz blanca, pecarí de collar y venado de cola blanca) de mediano y gran porte. Para poder identificar el patrón de actividad en este estudio se seleccionaron las especies que tuviesen como mínimo 11 registros independientes en las cámaras trampa, clasificando las imágenes obtenidas en intervalos de dos horas y los patrones de actividad en tendencia diurna, nocturna, crepuscular y vespertina, y añadiendo otra clasificación que corresponde a especies catemerales, las cuales no muestran un patrón de actividad claro.

Estos investigadores obtuvieron resultados de tres especies con tendencias a un patrón de actividad diurno, como el pecarí de collar (*Pecarí tajacu*) con picos de mayor actividad entre 6:00-12:00 h, el coatí de nariz blanca (*Nasua narica*) con mayor frecuencia de actividad entre 8:00-16:00h y el venado colablanca (*Odocoileus virginianus*) alcanzando los picos de mayor actividad entre las 8:00-20:00h. Por otra parte, el armadillo de nueve bandas (*Dasybus novemcintus*) y la zarigüeya (*Didelphis virginiana*) presentaron un patrón de actividad nocturno (20:00-6:00h y 20:00h-4:00h, respectivamente), mientras que en este estudio el ocelote (*Leopardus pardalis*) y el coyote (*Canis latrans*) no presentaron un patrón de actividad definido, por lo que se les consideró como especies catemerales.

El estudio mencionado, es importante puesto que brinda datos que permiten ser extrapolados para establecer comparaciones sobre la distribución temporal de especies ecológicamente similares a las de la presente investigación tales como la zarigüeya (*Didelphis virginiana*) y el coatí de nariz blanca (*Nasua narica*) siendo esta última una de las tres especies de Coatí que se registran para Colombia (Solari et al., 2013; Ramírez et al., 2016)

Otra investigación denominada “*The influence of human disturbance on wildlife nocturnality*” realizada por Gaynor et al., (2018), muestra un meta-análisis elaborado a nivel global con 62 especies de seis continentes. Se encontró que los animales aumentaron su nocturnidad en respuesta a la perturbación humana, demostrando que las especies que antes dividían su actividad temporal proporcionalmente entre el día y la noche aumentaron su actividad 68% a tendencia nocturna. De los 141 análisis realizados se obtuvo que un 83% de los resultados corresponden a especies que variaron su patrón de actividad a nocturno. Este trabajo evaluó la variación temporal de una amplia gama de especies desde mamíferos de mediano porte como zarigüeyas hasta el elefante africano, por lo que brinda un andamiaje de información ecológica comportamental imprescindible para otras investigaciones.

La anterior investigación analizó el efecto de distintas actividades humanas y su efecto sobre el patrón de actividad de diversos mamíferos, entre las variables se encontraron: la agricultura, el desarrollo rural, el desarrollo urbano, la industria extractiva, la creación de senderos, la ganadería, recolección de recursos y el paso de vehículos. En esa medida, esta investigación permite establecer una base conceptual sobre el efecto de las variables antrópicas en la distribución temporal de las especies como mecanismo de respuesta a la intervención humana. Esto, con el fin de determinar las implicaciones en la red trófica que puede tener el cambio de una especie diurna a nocturna, lo cual aporta a la presente investigación una metodología de análisis que no sólo describe los patrones de actividad sino posibles efectos de variables antrópicas en la distribución temporal de las especies.

Finalmente, Shamoan et al., (2018) en su investigación “*Increased mammal nocturnality in agricultural landscapes results in fragmentation due to cascading*

effects” presentan un análisis realizado sobre patrones de actividad de mamíferos silvestres medianos y grandes en función de la intervención y actividad humana en un paisaje agrícola en el Parque Natural Ramat Hanadiv. En este, se identificó una matriz de producción agrícola de 42 km² con algunos cultivos que representan corredores y factores que posibilitan la permanencia de especies silvestres. No obstante, en la misma matriz de producción el grado de intervención representa un fuerte impacto en la actividad espacio-temporal de las especies. Por lo tanto, para cuantificar estos efectos se realizó un muestreo de 100 unidades espaciales con cámaras trampa sobre un gradiente de intervención con cinco categorías (A-E) de menor a mayor grado de intervención respectivamente.

Los resultados muestran que especies distribuidas en zonas con menor grado de intervención que tienden a ser totalmente diurnas como las gacelas, presentan un patrón de actividad con picos durante todo el día, mientras que en zonas con mayor grado de intervención estas especies cambian su patrón de actividad a una tendencia totalmente nocturna, con el fin de evitar la actividad humana. Del mismo modo, otras especies como los chacales mostraron una distribución espacio-temporal alta en áreas donde la actividad humana era baja, mientras que en las zonas categorizadas con alta actividad presentaron poca actividad y restringida a la noche.

Esta investigación aporta un amplio bagaje conceptual sobre la relación de los aspectos ecológicos de las especies que poco se tienen en cuenta, como los patrones de actividad, con propuestas de conservación. Esto, con el fin de identificar la distribución temporal de las especies en función de factores de intervención para plantear propuestas que mitiguen el daño en la matriz ecológica, producto de alteraciones en la estructura trófica de la comunidad.

6.2 Carácter Nacional

A continuación, se presentan antecedentes de carácter nacional donde se evidencia que algunos de los estudios de patrones de actividad generalmente son de carácter descriptivo, pero no todos evalúan y analizan las variables

ambientales que determinan la distribución temporal en el espacio de los mamíferos, o los factores abióticos que en ello inciden.

Cáceres-Martínez et al., (2016) en su investigación “*Terrestrial medium and large-sized mammal’s diversity and activity patterns from Tamá National Natural Park and buffer zone, Colombia*” evaluaron patrones de actividad de mamíferos de mediano y gran porte en el Parque Nacional Natural Tamá y dos de sus zonas de amortiguación. Este estudio muestra el patrón de actividad del ensamblaje de mamíferos de la zona indicando una tendencia de actividad con mayores picos durante la noche, donde sólo algunas especies como *Dasyprocta punctata*, *Notosciurus granatensis*, *Mustela frenata* y *Tremarctos ornatus* presentaron actividad diurna, mientras que especies como el coatí de montaña (*Nasuella olivacea*) y la Zarigüeya Andina (*Didelphis pernigra*) en esta investigación, presentaron un patrón de actividad con tendencia en horas de la noche.

Este trabajo también muestra un grado de superposición bajo, particularmente para el caso de los principales depredadores, lo cual puede señalar un posible efecto de segregación evitando la competencia. Del mismo modo, también indica la posibilidad de variaciones temporales en el ensamblaje en función de la presencia de especies domésticas como perros y gatos.

La investigación mencionada aporta resultados relevantes al ser de carácter nacional y evaluar los patrones de actividad del Coatí de Montaña y de la Zarigüeya Andina bajo patrones ecológicos propios del ensamblaje como la sobreposición y segregación entre especies simpátricas o presas y depredadores, donde para el caso de las dos especies de Coatís (*Nasuella olivacea* y *Nasua nasua*) los patrones de actividad difieren a lo largo del espacio. Esta investigación también brinda datos importantes que pueden ser usados como referentes sobre el patrón de actividad de *N. olivacea* y *D. pernigra* en áreas con presencia de especies domésticas.

El estudio realizado por Ramírez-Mejía y Sanchez, (2016), “*Activity patterns and habitat use of mammals in an Andean forest and a Eucalyptus reforestation in Colombia*”, determinó el uso de hábitat y patrones de actividad de mamíferos medianos y grandes en dos zonas de estudio adyacentes, un bosque nativo y

una zona con reforestación de eucalipto (*Eucalyptus grandis*) en la Reserva Hidroeléctrica Central de Caldas. Aunque los patrones de actividad corresponden a 11 especies encontradas en las dos zonas, particularmente en este trabajo también se evaluó el patrón de actividad de la Zarigüeya Orejiblanca Andina y el Coatí de Montaña y su preferencia de hábitat y actividad espacio-temporal bajo patrones ecológicos como la segregación entre especies simpátricas como el Coatí de Montaña y Coatí de Cola Anillada (*Nasua nasua*).

En concordancia, en este estudio se encontró que estas dos especies de Coatís presentaron segregación espacio-temporal, posiblemente como un mecanismo para evitar la competencia, puesto que *N. olivacea* presentó un patrón de actividad con tendencia nocturna y crepuscular mientras que *N. nasua* estuvo principalmente activo durante el día. En lo que respecta a uso de hábitat el Coatí de Montaña presentó preferencia por el uso de la reforestación de eucalipto mientras que el Coatí de Cola Anillada presentó una distribución espacial asociada al bosque nativo.

Este trabajo es un antecedente relevante ya que provee un referente de información sobre los periodos temporales con mayor actividad de *Nasua olivacea* y *Didelphis pernigra*; siendo la Zarigüeya para este estudio una especie con un patrón de actividad exclusivamente nocturno, mientras que el Coatí de Montaña presentó bajas proporciones de frecuencias de captura en horas del día, lo cual, permite establecer relaciones y análisis sobre las causas de los cambios del patrón de actividad y su relación con los cambios de hábitat.

Delgado et al., (2014) en su estudio "*Behaviour of the Tayra (Eira barbara) near Medellín, Colombia: preliminary data from a video-capturing survey*" describen el patrón de actividad de la Tayra a partir de videos obtenidos por cámaras trampa instaladas en la Reserva Ecológica San Sebastián-La Castellana ubicada a 30 km de Medellín, en este se obtuvieron un total de 11 capturas de esta especie con las que a partir de las frecuencias de captura y las horas de registro se estimó el patrón de actividad. Los resultados de esta investigación demuestran que, para la zona, la tayra tiene un patrón de actividad con dos picos de mayor frecuencia: al medio día 13:00-15:00h y antes del anochecer 17:00-18h:00. Aunque se presentó un periodo de baja actividad (07:00-09:00h), siete de las

capturas de la Tayra en todo el estudio muestran que este pequeño carnívoro tiende a ser de hábitos diurnos con mayor frecuencia de actividad entre las 11:00-15:00h.

Lozano, (2010), en su investigación titulada “Abundancia relativa y distribución de mamíferos medianos y grandes en dos coberturas vegetales en el Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya mediante el uso de cámaras trampa” determinó la abundancia relativa de tres especies de mamíferos medianos, el zorro (*Cerdocyon thous*), el ñeque o aguti (*Dasyprocta punctata*) y el armadillo de nueve bandas (*Dasybus novemcinctus*), mediante un arreglo de siete cámaras trampa donde se obtuvieron un total de 77 capturas positivas. Aunque este trabajo no tenía como fundamento evaluar aspectos de la ecología comportamental como los patrones de actividad, los resultados obtenidos arrojaron datos que fueron secundariamente usados para determinar la hora preferida de actividad de estos mamíferos.

En esa medida, Lozano, (2010) presenta que las especies en mención poseen un patrón de actividad con tendencia nocturna a excepción de *Dasyprocta punctata* que alcanzó los mayores picos de actividad entre las 16:00-18:00 h, mientras que *Cerdocyon thous* alcanzó los mayores picos de actividad entre 1:00-3:00 h y 19:00-20:00 h, y *Dasybus novemcinctus* presentó los picos de actividad entre las 22:00h-23:00 h y 1:00-2:00 h.

Resultados como los encontrados en este estudio muestran que los patrones de actividad presentan variaciones a lo largo del espacio, lo que da indicios de que la actividad horaria de las especies no es homogénea en todos los tipos de paisaje, lo cual es un punto fundamental del presente trabajo de grado.

De tal manera, los estudios recopilados permiten observar tendencias sobre la distribución temporal de los mamíferos y su variación a lo largo de distintos tipos de paisaje, comprobando que la distribución temporal a lo largo del espacio, no es igual para la misma especie en diferentes ecosistemas. Esto, permite analizar las posibles causas como factores ambientales y abióticos, propios de cada paisaje, y su efecto sobre los patrones de actividad de las especies.

7 Marco teórico

Para el presente trabajo de grado se tomaron distintos referentes que nutren el bagaje conceptual de la investigación. Para ello se recopilieron diferentes fuentes teóricas que parten de la revisión de artículos científicos y libros de texto que aportan elementos clave para comprender con mayor detalle el fundamento científico del problema investigativo y los objetivos a desarrollar.

7.1 Generalidades Coatí de Montaña Occidental y Zarigüeya Orejiblanca Andina

7.1.1 Coatí De Montaña Occidental (*Nasuella olivacea*)

El Coatí de Montaña Occidental, Coatí Andino o Cosumbo Andino (*Nasuella olivacea*) (Gray, 1865) es una especie de mamífero mediano distribuida a lo largo de los Andes de Ecuador y Colombia (Helgen et al., 2009). Anteriormente se creía que su distribución comprendía también los Andes venezolanos, no obstante, actuales estudios de orden taxonómico y molecular indican que las referencias de su ocurrencia en Venezuela se refieren a otra especie (*Nasuella meridensis*) (González-Maya et al., 2016; Helgen et al., 2009). Debido a la escasa información publicada sobre ambas especies, se considera que el género *Nasuella* es el género de carnívoros menos estudiado a nivel mundial (Helgen et al., 2009), existiendo, particularmente para *N. olivacea* en Colombia, poca información sobre su ecología e historia natural. No obstante, se conoce que su distribución comprende un rango desde los 1.300 a los 4.000 msnm en bosques alto-andinos y paramos (Balaguera-Reina et al., 2009).

En lo que respecta a su ecología e historia natural es poco lo que se conoce sobre esta especie, sin embargo, se sabe que posee patrones alimenticios asociados al consumo de artrópodos principalmente, pequeños vertebrados como anfibios y en menor porcentaje fruta y restos vegetales (Rodríguez-Bolaños et al., 2000). Esta característica alimenticia hace a *Nasuella olivacea* similar a otros prociónidos por el hecho de ser omnívoro (González-Maya et al., 2016). No obstante, se conoce que esta especie de pequeño carnívoro

particularmente posee un comportamiento de forrajeo especializado a la búsqueda de recursos edáficos (Rodríguez-Bolaños et al., 2000).

Respecto a su estado de conservación y amenazas, esta especie se encuentra categorizada como Casi Amenazada (NT) según la Unión Internacional para la Conservación Natural (UICN) y principalmente es susceptible a atropellamientos y sacrificio debido a que su área de distribución coincide con áreas altamente pobladas (González-Maya et al., 2016).

En cuanto al comportamiento de *Nasuella olivacea*, existen pocas anotaciones puntuales sobre su conformación gregaria, pues, aunque esta especie fue descrita hace más de 135 años aún se desconocen aspectos relevantes de su historia natural (Rodríguez-Bolaños et al., 2000). Sin embargo, se sabe que las especies de los géneros *Nasua* y *Nasuella* son los únicos prociénidos verdaderamente sociales y los grupos muestran comportamientos cooperativos que no se aprecian en otros grupos de la misma familia como mapaches y kinkajus (Gompper, 1996).

Particularmente, esta especie, es de hábitos nocturnos y posee una organización social que consiste en grupos formados por hembras adultas y jóvenes del mismo sexo, mientras que los machos adultos son generalmente solitarios, excepto en épocas de apareamiento (Rodríguez-Bolaños et al., 2000; Rodríguez-Bolaños et al., 2003). Es preciso anotar que para esta especie la causa de algunos comportamientos gregarios es aún desconocida. No obstante, es posible extrapolar información de investigaciones realizadas en especies simpátricas tales como *Nasua nasua* (Arias-Alzate et al., 2016) en la que se considera que el comportamiento gregario de hembras y juveniles está determinado por la protección ante ataques por parte de machos adultos hacia individuos juveniles (Russell, 1981).

7.1.2 Zarigüeya Orejiblanca Andina (*Didelphis pernigra*)

La zarigüeya Orejiblanca Andina (*Didelphis pernigra*) (Allen, 1900) es una de las dos especies de Zarigüeyas registradas para Colombia (Solari et al., 2013; Ramírez et al., 2016). Esta Zarigüeya posee un amplio margen de distribución a lo largo del continente suramericano encontrándose desde Venezuela y

Colombia hasta Bolivia, y considerada una especie generalista con altas tasas de migración entre poblaciones a comparación de otros mamíferos neotropicales (Pérez-Hernández et al., 2016).

Del mismo modo, se ha considerado que este marsupial puede tolerar niveles moderados de actividad antrópica en zonas altas de los Andes (López-Barragán y Sánchez, 2017). Esta especie comprende un rango de hogar asociado a las áreas abiertas y montañosas de los Andes (Rademaker & Cerqueira, 2002; Lemos & Cerqueira, 2002) y generalmente posee hábitos solitarios y nocturnos como la mayoría de especies de marsupiales (Rademaker & Cerqueira, 2002). Al igual que todas las especies del género *Didelphis* la Zarigüeya Orejiblanca también es omnívora. Sin embargo, se sabe que en zonas altas de los andes prefiere alimentos ricos en azúcares ante aquellos ricos en proteínas, posiblemente debido a la demanda calórica requerida por las bajas temperaturas (Lopez-Barragan y Sánchez, 2017). En cuanto a su estado de conservación esta especie se encuentra categorizada en preocupación menor según la UICN y no se conocen amenazas significativas para sus poblaciones (Pérez-Hernández et al., 2016).

Morfológicamente, *Didelphis pernigra* tiene cierto grado de similitud con otras dos especies de zarigüeyas también denominadas orejiblancas, *Didelphis imperfecta* y *Didelphis albiventris*, sin embargo, estudios de orden morfológico indican que *Didelphis pernigra* posee diferencias en la composición dentaria debido a que tiene un tercer premolar superior de mayor tamaño a comparación de las otras dos especies de zarigüeya cuyo tercer premolar es más pequeño (Lemos & Cerqueira, 2002).

7.2 Concepto de nicho

El nicho, es un concepto de suma importancia en este estudio tanto en su dimensión ecológica como temporal. En esa medida es importante mencionar que este concepto ha sufrido una serie de transformaciones a lo largo de la historia y se remonta a inicios del siglo XX con Grinnell, (1917), quien define el nicho como un hábitat, micro hábitat o espacio con condiciones ambientales adecuadas que determinan la permanencia y distribución de una especie

(Grinnell, 1917). No obstante, aunque el nicho ha sido un concepto clave en el desarrollo del pensamiento ecológico, desafía una definición precisa (Rickfles, 2009) y esto es debido quizá a que puede ser abordado desde distintas dimensiones y enfoques dentro de la historia natural de los organismos.

Teniendo en cuenta lo anterior, el nicho también puede ser revisado conceptualmente desde dos puntos de vista, un nicho fundamental y un nicho efectivo. El nicho fundamental se define como un espacio o sistema físico donde todos los puntos de este tienen la misma probabilidad de persistencia para la especie, por lo tanto, todos los puntos fuera este espacio o nicho fundamental, representan cero probabilidades para la especie (Hutchinson, 1957). En otras palabras, este nicho representa las combinaciones de condiciones y recursos bajo los cuales un individuo o una población podría persistir, en ausencia de competidores, depredadores y patógenos (Rickfles, 2009). En lo que respecta al nicho efectivo según Smith & Smith, (2007): este es la porción del nicho fundamental que una especie realmente utiliza como resultado de las interacciones con otras especies (tales como la competencia, parasitismos, mutualismos etc.).

Ahora bien, como se mencionó, el nicho puede ser abordado conceptualmente desde distintas dimensiones. En los anteriores párrafos se hizo hincapié en como este se describe desde una dimensión espacial, sin embargo, en el estudio de patrones de actividad el nicho puede abordarse conceptualmente desde una dimensión temporal. Así pues, el eje de un nicho temporal puede facilitar la partición de nicho (espacial) entre organismos coexistentes o especies simpátricas (Kronfeld & Dayan, 2003), ya que, la segregación temporal es una característica común, incluso intrínseca, de las comunidades ecológicas, que da forma a los patrones espacio temporales de depredación y competencia (Gaynor et al., 2018; Kronfeld & Dayan, 2003).

Lo anterior, desde un enfoque teórico-práctico puede permitir comprender como se estructura una comunidad ecológica no sólo espacial sino temporalmente. Por ello, el nicho temporal se puede considerar como la distribución de la especie a través de la matriz ecológica, y refleja su conjunto de respuestas conductuales al riesgo percibido, tales respuestas generalmente fluctúan durante el ciclo de 24

horas (Shamoon et al., 2018). Aunque el tiempo de actividad ha sido considerado uno de los ejes más importantes del espacio de nicho (después del hábitat y comida) a lo largo del cual los organismos se segregan con mayor frecuencia (Schoener, 1974), su desarrollo teórico está muy por detrás del de los otros dos (Carothers, 1984); por lo que es indispensable seguir levantando información ecológica, sobre la dinámica temporal de las especies y los factores que la determinan.

7.3 Ecología comportamental y factores que inciden en la temporalidad

7.3.1 Ecología comportamental

La ecología del comportamiento o ecología comportamental es una ciencia que recientemente ha tenido como foco de estudio los procesos evolutivos que han llevado al desarrollo y adaptación de las estrategias comportamentales de los individuos en su medio ambiente (Krebs & Davies, 1993). En esa medida, se puede abordar conceptualmente la ecología como un escenario sobre el que los animales deben llevar a cabo sus conductas, y la selección natural como un proceso que selecciona individuos cuyo comportamiento resulta exitoso en la lucha por aportar genes a la población (Krebs & Davies, 1993). Así, el comportamiento hace parte de los procesos adaptativos y juega un papel de suma importancia en el rol de las especies en los ecosistemas. Según Pengelley y Asmundson, (1971), el rol de una especie es determinado por caracteres etológicos y fisiológicos. De tal manera:

Se sabe que muchas especies poseen ritmos diarios de comportamiento o fisiología que parecen ser endógenos, es decir, generados internamente. Ahora bien, estos ritmos comportamentales y fisiológicos pueden mantenerse al compás de los cambios ambientales de tres maneras: respondiendo directamente a los cambios en el medio, estando internamente “programados” para responder de una forma específica y en un momento específico, independientemente de las señales ambientales, y, combinando ambos tipos de respuesta (p.129).

A estos ritmos biológicos se les atribuyó el nombre de: ciclos circadianos y corresponden a ritmos realmente endógenos pues nunca tienen un periodo exacto de 24 horas. No obstante, se considera que este “reloj” endógeno debe haber tenido su origen evolutivo en condiciones relacionadas con la duración del día (Pengelley & Asmundson, 1971). Estos ciclos posiblemente están relacionados con procesos rítmicos, como la rotación de la tierra alrededor de sí misma y alrededor del sol, lo cual causa ritmos diarios y estacionales en intensidad de luz, temperatura, humedad etc; donde los patrones de actividad de las especies han sido una de las maneras más óptimas de adaptarse a dichos cambios (Kronfeld & Einat, 2011).

Como se mencionó, los ritmos que pueden ser de carácter comportamental o fisiológico también presentan variaciones en función de los cambios ambientales. Para llegar a esta premisa muchos investigadores han analizado con detalle los ritmos circadianos de muchos animales a partir de tácticas como el planteamiento de inferencias sobre las propiedades del sistema. Esto a partir de examinar cómo dicho sistema reacciona a varias manipulaciones del ambiente, generalmente involucrando cambios en los periodos de luz y oscuridad (Alcock, 1998).

El estudio de las respuestas fisiológicas y comportamentales ante los cambios ambientales, hace parte del amplio bagaje conceptual de la ecología comportamental, como lo afirman (Krebs & Davies, 1993):

Los objetivos del tema son entender por qué las distintas especies se comportan de diferente manera y por qué dentro de una especie también puede haber diferencias individuales en el comportamiento. Para abordar estos problemas es necesario aprender sobre la ecología de las especies y también sobre como los individuos en una población compiten por recursos, como alimentos y territorio (p.22).

Dicho esto, ante las distintas adaptaciones que presentan las especies a los cambios en el entorno y variables ambientales, la variación de la distribución espacio-temporal es un fuerte mecanismo de supervivencia y coexistencia, que posibilita la permanencia de dos o más especies simpátricas o ecológicamente

similares en un mismo ecosistema (Lucherini et al., 2009). Del mismo modo, estos procesos que han sido estudiados por la ecología comportamental, actualmente levantan un nuevo foco de estudio y es la respuesta no sólo a los cambios ambientales sino a la perturbación humana en el ecosistema, puesto que las fluctuaciones comportamentales de las especies, también representan un mecanismo de respuesta en los lugares donde los animales silvestres coexisten con los humanos; pues se ha determinado que los animales pueden minimizar el riesgo al separarse en el tiempo en lugar de en el espacio (Gaynor et al., 2018, Kronfeld & Dayan, 2003).

7.3.2 Patrones de actividad

Los patrones de actividad, son características ecológicas de la historia natural de las especies y corresponden a la proporción de tiempo en que los animales pasan activos. De tal manera, son una métrica del comportamiento y ecología que proporciona un indicador de la energía, el esfuerzo de forrajeo y exposición al riesgo (Rowcliffe et al., 2014). Dicho esto, la actividad es un factor fundamental para la vida, pero con un mayor costo energético que el descanso (Rowcliffe et al., 2014). Debido a ello, los animales se ven obligados a optimizar el tiempo de forrajeo para satisfacer sus necesidades y disminuir algunos costos como el riesgo de depredación (Downes, 2001; Rowcliffe et al., 2014). Esto, es logrado a partir de picos de actividad característicos de cada especie concentrados en zonas horarias que definen a los animales como diurnos, nocturnos o crepusculares (Lucherini et al., 2009).

Un patrón de actividad regular, generalmente está determinado por los factores de segregación y solapamiento, los cuales desde un punto de vista temporal posibilitan la coexistencia entre especies ecológicamente similares y entre los depredadores y presas (Kronfeld & Dayan, 2003). De tal manera, aunque la variación temporal es un factor intrínseco de la historia de vida del organismo, los cambios en esta también puede estar fuertemente determinado por cambios ambientales y del hábitat (Hewitt & Butlin, 1997). Por lo tanto, los patrones de actividad son características de suma importancia en la historia natural de una especie para comprender su ecología y papel en los ecosistemas (González-Maya, et al., 2009,2015).

7.3.3 Efectos de la intervención humana sobre los patrones de actividad

Aunque las dinámicas de perturbación sobre los ecosistemas pueden estar mediadas por efectos naturales cíclicos; son los efectos antrópicos como la fragmentación y pérdida de hábitat unas de las principales causas de la crisis de la biodiversidad (Santos y Tellería, 2006). Así, los efectos acumulativos de muchos cambios locales son el fenómeno global de la influencia humana en la naturaleza (Sanderson, 2002), siendo la producción y aprovechamiento de bienes y servicios una de las mayores causas de alteración humana sobre la composición del paisaje, que alteran la estructura y función de los ecosistemas (Vitousek et al., 1997).

En esa medida, la transformación del paisaje ha sido reconocida como la mayor amenaza para la diversidad biológica (Sanderson, 2002). Dicho esto, aunque la rápida expansión de la actividad humana ha conducido cambios bien documentados en la distribución espacial de la vida silvestre, el efecto acumulativo de la perturbación humana en la dinámica temporal de los animales no ha sido cuantificado (Gaynor et al., 2018).

Así pues, los cambios comportamentales en los organismos son un importante foco de estudio para el campo de la ecología, puesto que, comprender cómo la actividad humana afecta el comportamiento de la vida silvestre y cómo dichos cambios de comportamiento se amplían a la comunidad, puede mejorar la efectividad de los esquemas de conservación (Shamoon et al., 2018). Dicho esto, al igual que las especies simpátricas pueden variar su patrón de actividad para coexistir, evitar temporal a los seres humanos puede facilitar la coexistencia entre estos y la fauna silvestre (Kronfeld & Dayan, 2003; Gaynor et al., 2018). Sin embargo, no es de obviar que los cambios que se generan en la dinámica comportamental de las especies pueden ampliarse hacia el resto de la comunidad, generando alteración en la cadena trófica (Preisser et al., 2005).

Lo anterior es posible de afirmar puesto que se ha determinado que el efecto de la actividad humana sobre la distribución temporal de las especies afecta fuertemente la dinámica ecológica de la comunidad a tal punto que se pueden generar nuevos nichos para especies invasoras (Huijbers et al., 2013),

representando una amenaza directa para los ecosistemas y la biodiversidad en general. En esa medida, el efecto de la actividad humana sobre la fauna silvestre puede resultar devastador puesto que los efectos antrópicos pueden imponer costos sustanciales de acondicionamiento físico de los individuos, análogos a los efectos del riesgo de depredación en sistemas depredadores-presas (Gaynor et al., 2018; Creel & Christianson, 2007). Como resultado es posible que se altere la cadena trófica sustancialmente generando variaciones en las densidades poblacionales a raíz del cambio del patrón de actividad temporal de especies clave para el ecosistema (Hebblewhite et al., 2004).

8 Metodología

Para esta investigación se evaluaron patrones de actividad de la Zarigüeya Andina y el Coatí de Montaña Occidental con un set de datos obtenido por esfuerzos sistemáticos de muestreo con cámaras trampa a lo largo de la jurisdicción del Departamento de Cundinamarca entre los años 2015 y 2017 (ProCAT Colombia y Corpoguavio, 2015; ProCAT Colombia, 2016; ProCAT Colombia, 2017). Estos, incluyen un esfuerzo de muestreo total de 5.971 noches-trampa para todos los sitios de estudio, siendo este el número total de noches trampa por cámara. Los datos fueron obtenidos a través de tres eventos de muestreo y 62 cámaras trampa a lo largo de las cuatro áreas de estudio.

8.1 Áreas de estudio

Se presentan a continuación las generalidades del Departamento de Cundinamarca como área geográfica general de estudio y posteriormente, los cuatro sitios de muestreo y sus características geográficas donde se ubicaron las cámaras trampa definidas como unidades muestrales independientes (Figura 1)

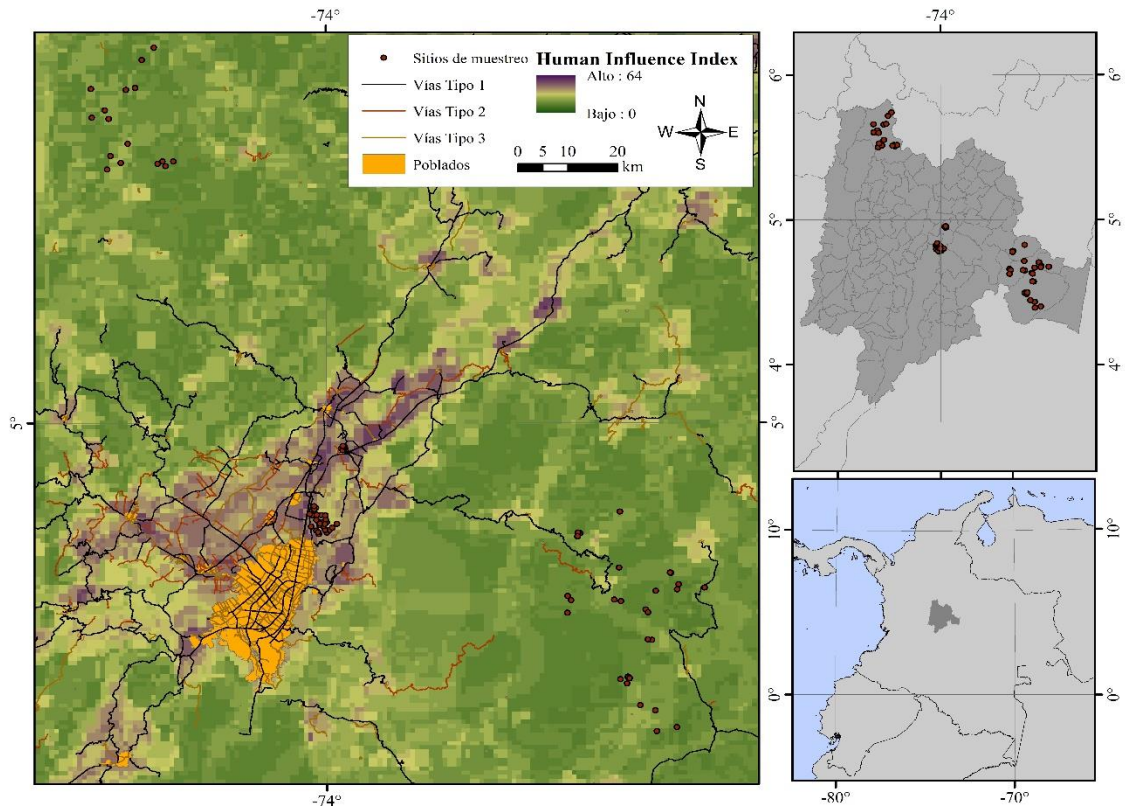


Figura 1. Ubicación de los sitios de muestreo en las áreas descritas dentro del Departamento de Cundinamarca y en el contexto nacional

8.1.1 Cundinamarca

El departamento de Cundinamarca se encuentra ubicado en un rango altitudinal que comprende desde los 300 hasta los 3.500 msnm (Gobernación de Cundinamarca, 2013) con una temperatura promedio de 14°C. Posee 116 municipios abarcando una totalidad de 24.210 km² que limitan al norte con el Departamento de Boyacá, al oriente con el Meta, al sur con el Huila y al occidente con Caldas y Tolima. (Ministerio de Comercio, Industria y Turismo, 2012). Este departamento, ubicado en el centro del país, presenta un territorio con relieves bajos, planos y montañosos, debido a las características topográficas de las cordilleras de los Andes (Ministerio de Comercio, Industria y Turismo, 2012). Este, se encuentra ubicado específicamente en la Cordillera Oriental. Así, pese a que el departamento de Cundinamarca se establece como uno de los principales ejes de desarrollo nacional debido a su infraestructura e importante conexión vial, cuenta con importantes áreas protegidas como los Parques Nacionales Naturales Chingaza y Sumapaz y otras áreas protegidas como

reservas forestales, distritos de manejo, reservas naturales, entre otras. (Ministerio de Comercio, Industria y Turismo, 2012).

8.1.2 Reserva Protectora Forestal de Los Cerros Orientales

Los cerros orientales hacen parte de la cordillera de los Andes, se sitúan en la cordillera oriental y se encuentran bajo la figura de Reserva Forestal Protectora Bosque Oriental de Bogotá (Alcaldía de Bogotá, 2007). Esta reserva se encuentra localizada en el costado oriental del casco urbano de Bogotá y tiene una extensión aproximada de 13.142 hectáreas que van desde los 2.650 a los 3.775 msnm (CAR, 2016). A mediados de la década de los 70 y 80 los Cerros Orientales fueron declarados como reserva forestal por parte del Instituto Nacional de Recursos Naturales Renovables y del Ambiente (INDERENA) debido al fuerte impacto de la urbanización (Alcaldía de Bogotá, 2007).

Los sitios de muestreo corresponden a remanentes de bosque ubicados en los siguientes conjuntos residenciales dentro de la reserva: conjunto residencial Floresta de la Sabana (N 4.81379, W 74.02578), conjunto residencial Bosque de Torca (N 4.81906, W 74.02468), conjunto residencial Portal de Fusca (N 4.82984, W 74.01627) y la finca Miravalle (N 4.79658, W 74.01099) (ProCAT Colombia, 2016). Para este set de datos se cuenta con un esfuerzo de muestreo de 3.993 noches-trampa obtenido de 46 cámaras trampa distribuidas en 23 puntos de muestreo donde se instaló un par de cámaras por cada punto.

8.1.3 Medina

El municipio de Medina hace parte de la provincia del Guavio y tiene una extensión total de 1.192 km² (Alcaldía municipal de Medina, 2012), se encuentra ubicado al nororiente del Departamento de Cundinamarca y su casco urbano está a 576 msnm. Limita con los municipios de Gacheta, Paratebuena, Cumaral y Gachalá (Alcaldía municipal de Medina, 2012). Posee una significativa variedad de ecosistemas debido al gradiente altitudinal en el que se encuentra y alcanza hasta los 4.020 msnm (ProCAT Colombia y CORPOGUAVIO, 2015). En cuanto al uso de suelos y bosques las políticas forestales de este municipio,

están encaminadas hacia una economía forestal que impulse nuevas opciones de empleo y de ingresos acorde a las posibilidades ambientales de la provincia, así se prioriza la incursión en bosques protectores productores, agroforestería y silvicultura (Alcaldía municipal de medina, 2001). Para este municipio se contó con un esfuerzo de muestreo de 675 noches-trampa, obtenidos de un total de 8 cámaras trampas ubicadas en las siguientes localidades: Vereda La Vega (N 4.71392, W 73.47245), Vereda Las Guacamayas (N 4.64984, W 73.55914), Vereda Palestina (N 4.62537, W 73.56574), Vereda Los Andes (N 4.65098, W 73.48136), Vereda Minas de Yeso (N 4.66814, W 73.40663) y Vereda Sinaí (N 4.49407, W 73.47065) (ProCAT Colombia y CORPOGUAVIO, 2015).

8.1.4 Gachalá

El municipio de Gachalá se encuentra ubicado al suroriente del Departamento de Cundinamarca, a aproximadamente 1.712 msnm con una temperatura promedio de 18° C (Alcaldía municipal de Gachalá, 2008). Este municipio cuenta con una población de 5.751 habitantes de los cuales más del 70% hacen parte de su población rural (Cámara de comercio, 2009). Gachalá posee 436 km² que corresponden al 26,4% de la superficie de la provincia del Guavio, limitando con el municipio de Ubalá, Medina, con el departamento de Boyacá, Fómeque, Junín, Gama y el departamento del Meta (Cámara de comercio, 2009).

En cuanto a su ubicación, el municipio de Gachalá se extiende en su totalidad sobre la cordillera oriental, por lo que representa una geografía quebrada en la que se forma un sistema montañoso del cerro de los Farallones (Alcaldía municipal de Gachalá, 2008). Dentro de su composición paisajística posee gran cantidad de extensiones de áreas intervenidas dentro de los bosques naturales de la región (ProCAT Colombia y CORPOGUAVIO, 2015) que se debe generalmente a factores promovidos por el auge de economías productivas como agricultura y minería. Para el set de datos correspondiente a este municipio se contó con un esfuerzo de muestreo de 692 noches-trampa provenientes de 8 cámaras trampa ubicadas en las siguientes localidades: Vereda Miralindo (N 4.57147, W 73.4135), Vereda Toquiza (N 4.63152, W 73.42468) y Vereda Periquito (N 4.49721, W 73.4552) (ProCAT Colombia y CORPOGUAVIO, 2015).

8.1.5 Reserva Natural de la Sociedad Civil, Parque Jaime Duque

Esta reserva se encuentra ubicada en el municipio de Tocancipá y se encuentra dividida en dos espacios físicos por la vía que conduce de Briceño a Zipaquirá (Fundación Jaime Duque, 2017). Específicamente, esta reserva se encuentra en la vereda de Tibitó a 2.229 msnm (Jiménez, 2017). Posee relictos de bosque que son hábitats para algunas especies de mamíferos medianos y son de suma importancia para los procesos de conectividad. En cuanto a su extensión, esta reserva tiene 60 hectáreas aproximadamente (Fundación Jaime Duque, 2017). Asimismo, las zonas colindantes poseen algunos fragmentos de bosque relictual con vegetación nativa, de las cuales se reconocen dos ecosistemas de origen natural: remanentes de bosque altoandino y humedales (Jiménez, 2017). Para este set de datos se contó con un esfuerzo de muestreo de 1.211 noches-trampa provenientes de 23 cámaras trampa ubicadas en dos localidades dentro de la reserva, estas fueron: Bioparque y Aposentos (ProCAT Colombia, 2017).

8.2 Métodos

8.2.1 Análisis de patrones de actividad

Para evaluar los patrones de actividad del Coatí de Montaña Occidental y de la Zarigüeya Andina se analizaron datos obtenidos a partir de la metodología de foto-trampeo, una técnica muy útil en ecología de vertebrados usada hace más de 40 años (Swan, 2004). Se elaboraron matrices para organizar y sistematizar las capturas de detección en periodos de 1 hora a lo largo del ciclo diario de 24 horas. Cada fotografía del individuo fue interpretada como un evento positivo. Para evitar las pseudoréplicas cada evento positivo dentro del mismo periodo de una hora en la misma cámara trampa, y el mismo día, fue considerado como un solo evento (Lucherini et al., 2009).

Los datos obtenidos se tabularon en periodos de una hora, agrupando las frecuencias de captura en el ciclo de día completo (24 h), para explorar los patrones de actividad y capturar frecuencias para determinar las tasas de captura más altas para cada muestreo (González-Maya et al., 2015). Esto, con el fin de establecer periodos de actividad tales como: especies diurnas (6:00-17:00h), nocturnas (18:00-5:00h) y crepusculares (5:00-6:00h y 17:00h-18:00h)

(González-Maya et al., 2009; Lucherini et al., 2009). Cada intervalo horario incluyó la sumatoria total de los eventos positivos. Posteriormente su frecuencia relativa ($n_i = F_i/N$), (F_i = frecuencia absoluta N = total de la muestra) fue graficada para establecer las proporciones y comparar entre los picos de actividad.

8.2.2 Características de paisaje

Se estableció un gradiente de intervención humana a partir de distintas variables antrópicas asociadas a cada una de las cámaras trampa a lo largo de las áreas de estudio. En esa medida, la primer variable asociada a cada cámara fue el Índice de Influencia Humana (HII por su nombre en inglés), el cual posee un rango de que va desde 0 hasta 72, siendo los valores más bajos aquellos que indican poca influencia humana, y los más altos mayor influencia (Sanderson et al., 2002). Este índice se encuentra determinado por parámetros como la densidad de población humana, acceso a vías, alcance de entornos construidos, tierras de cultivos, luces nocturnas, caminos y vías navegables (Venter et al., 2016; Sanderson et al., 2002).

Las siguientes variables asociadas corresponden a distancia a vías tipo 1, vías tipo 2, vías tipo 3 y poblados, las cuales fueron obtenidas a partir de la Cartografía base 1:100.000 IGAC (IGAC, 2016). Cada tipo de vía se define según el Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC) (2016) como:

1. Vías tipo 1: pavimentadas, mayores a 5 metros con dos o más carriles caracterizadas por ser conectores principales entre ciudades. Presentan elevado flujo vehicular con obras de arte (separadores, cunetas, bermas, alcantarillas etc.)
2. Vías tipo 2: No pavimentadas, mayores a 5 metros, con afirmado, dos o más carriles y con obras de arte (separadores, cunetas, bermas, alcantarillas etc.)
3. Vías tipo 3: Pavimentadas, entre 2 y 5 metros, de uno a dos carriles. Se caracterizan por ser vías alternas a los conectores principales (secundarias). Presentan bajo flujo vehicular con pocas obras de arte (en su mayoría cunetas).

Cada variable fue asociada a las cámaras trampa como unidad muestral independiente utilizando el Software ArcGIS para determinar la distancia de cada cámara a cada una de las variables (Tabla 1). La distancia de cada cámara a vías tipo 1, 2,3 y poblados, fue inversamente proporcional al HII de cada unidad de muestreo, siendo las cámaras trampa más cercanas a cada variable aquellas con un Índice de Huella Humana más alto.

Para la elaboración del gradiente de intervención se utilizó la fórmula de clases de Sturges (Scott, 1979; Wand, 1997) para definir el número de intervalos óptimos de cada variable y así, dividir las unidades muestrales en función de su cercanía o lejanía para el caso de las variables vías tipo 1,2,3 y poblados. Para el caso del índice de influencia humana, los intervalos correspondieron a las cámaras trampa que presentaron desde menor hasta mayor HII. De tal manera se usó la fórmula $K=1+(\text{Log}2n)$ donde n es el tamaño de la muestra (Scott, 1979; Wand, 1997), es decir el número de cámaras trampa o unidades muestrales independientes para cada especie. Estos intervalos corresponden a la distancia expresada en unidad de metros para todas las variables exceptuando el HII el cual posee su propia escala. Los intervalos se usaron para definir el grado de intervención humana al cual se encontraban asociadas las unidades muestrales, y por lo tanto el patrón de actividad.

Tabla 1. Distancia (m) de cada variable y valor del Índice de Influencia Humana, (HI), asociado a las cámaras trampa, Cundinamarca, Colombia.

Cámara	Zona de estudio	Vías tipo 1	Vías tipo 2	Vías tipo 3	Poblados	HI
1		1719.63	7908.67	1868.39	3128.34	41
2		1638.98	6651.69	3654.93	4012.16	34
3		2677.26	7698.15	3704.35	4447.51	34
4		1343.24	6313.69	3596.71	4054.53	42
5		2369.53	8182.30	1672.08	3865.92	41
6		3240.36	8407.76	3086.16	4688.87	33
7		884.20	5311.27	3046.80	3150.49	42
8		1135.68	5297.48	2911.66	3357.82	42
9		833.06	5616.69	3337.90	3287.56	42
10	Reserva	1438.04	7396.91	1739.80	1690.79	41
11	Protectora	1068.65	6667.00	2189.86	2162.75	46
12	Forestal de	2332.39	6943.00	4138.48	5135.95	30
13	los Cerros	580.00	5403.27	3889.23	3655.36	45
14	Orientales	135.52	4894.58	3444.55	3088.59	45
15		1498.09	6315.98	4203.13	4339.11	42
16		397.75	5473.99	1875.82	2275.82	45
17		3179.87	8041.43	3649.30	5079.94	34
18		2170.97	8390.13	2435.77	3226.96	41
19		739.52	4925.38	2801.03	2824.43	42
20		2984.29	8518.76	1506.26	4635.95	33
21		3180.72	7115.96	4158.55	5835.47	30
22		2578.06	7864.63	3174.86	3598.12	34
28		299.72	1428.09	5209.13	887.28	45
29		781.54	1041.99	5116.85	790.78	42
30		419.28	1382.93	5068.62	725.09	45
31	Reserva	549.56	1042.05	5621.57	1267.45	45
32	Natural de	736.39	1099.25	5035.75	702.92	42
33	la Sociedad	345.76	1445.98	5079.74	750.61	45
34	Civil Parque	424.70	1437.42	4842.46	500.93	42
35	Jaime	670.22	972.99	5490.33	1139.85	45
36	Duque	624.88	1169.43	5140.02	788.31	45
37		964.15	652.54	5423.40	1328.32	45
38		794.95	881.20	5142.72	865.51	42
39		217.17	1413.95	5440.94	1130.53	45
43		13031.76	18397.47	7996.13	7835.66	13
44		5098.94	5592.39	5863.30	5824.02	17
45	Gachalá	3359.83	8289.50	7256.83	7254.09	18
46		7779.19	13474.41	12655.2	12649.25	17
47		4904.20	6237.67	5984.21	5943.36	17
51	Medina	11440.75	17168.49	8229.47	8092.86	16

8.2.3 Análisis de datos

Para evaluar la sobreposición temporal se utilizó el índice de Pianka, (1973) mediante el uso de un algoritmo de aleatorización denominado ROSARIO el cual emplea una cantidad de 10.000 iteraciones manteniendo la correlación temporal inherente en los patrones de actividad comparados. Esto se hizo utilizando el Software *Time Overlap* (Castro-Arellano et al., 2010). Para realizar esta comparación se tomó el patrón de actividad de cada especie, dividido en los intervalos que agruparon la cantidad de cámaras trampa correspondientes a distintas distancias respecto a las variables y el grado de intervención según el índice de Influencia Humana. De tal manera, se compararon distintos patrones de actividad para la misma especie en función del grado de intervención donde se situaron las unidades de muestreo. La escala de este índice corresponde a valores que oscilan entre 0 y 1, donde valores superiores a 0,5 corresponden a una sobreposición temporal alta y valores inferiores a 0,5 corresponden a una baja sobreposición o segregación temporal (Pianka, 1973).

Se calculó la relación de riesgo, RR (Risk Ratio), siguiendo a Gaynor et al., (2018). El RR se determinó comparando el coeficiente de nocturnidad (X_h) con actividad nocturna en unidades muestrales que presentaron baja perturbación (X_i), así, $RR = \ln(X_h/X_i)$. Valores positivos indican un grado mayor de nocturnidad en respuesta a los seres humanos y un RR negativo, indica disminución de la actividad nocturna (Gaynor et al., 2018). El coeficiente de nocturnidad fue calculado hallando la proporción de actividad nocturna para cada unidad de muestreo ($x_h = n/N$), donde n = número de registros en horas de la noche y N = número total de registros para la unidad de muestral.

Posteriormente, se realizó un análisis de regresión lineal simple entre el coeficiente de nocturnidad y las variables regresoras de intervención antrópica (Distancia a vías 1-2-3, distancia a poblados e índice de influencia humana). Se construyeron todos los modelos posibles junto con sus combinaciones y se utilizó un método de selección por pasos (*stepwise selection*) para identificar el mejor modelo. Se reportó el valor del superíndice R^2 , el cual indica la proporción de variabilidad de la actividad nocturna explicada por las variables identificadas, así como los coeficientes de la variable y el valor de probabilidad.

9 Resultados

Los resultados presentados a continuación se describen según la ruta metodológica mencionada anteriormente. Por lo tanto, se muestran inicialmente aspectos relevantes sobre el patrón de actividad encontrado de las dos especies focales. Posteriormente, se presentan los resultados correspondientes a la influencia de la intervención humana en la variación del patrón de actividad de estas dos especies.

9.1 *Nasuella olivacea*

9.1.1 Patrón de Actividad

Se obtuvieron un total de 253 eventos positivos con el fin de ser analizados. (N=253). Se encontró que el Coatí de montaña (Imagen 1) presenta un patrón de actividad regularmente nocturno (Figura 2) con el mayor pico de actividad entre las 19:00 h—20:00h con una frecuencia relativa (n_i) de 0,086.

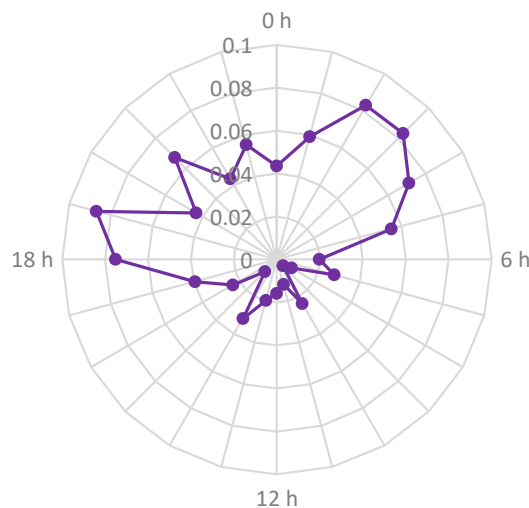


Figura 2. Patrón de actividad de *Nasuella olivacea* en el departamento de Cundinamarca Colombia

Para el caso del periodo de actividad en horas de la madrugada se encontraron otros dos picos con altas frecuencias de captura, entre las 2:00—3:00h y 3:00—4:00h con una frecuencia relativa de 0,083 para ambos periodos de actividad. Los otros periodos horarios que presentaron mayores picos de actividad fueron entre las 4:00—5:00h y 18:00—19:00h con $n_i=0,075$ y 0,071 respectivamente,

indicando que, pese a que el patrón de actividad del Coatí es regularmente nocturno, hay heterogeneidad entre la distribución temporal de los registros, pues las mayores proporciones se concentran en horas de la madrugada e inicios de la noche.



Imagen 1. Individuo de *Nasuella olivacea* en Reserva Protectora Forestal Parque Jaime Duque.

La especie presentó un 71,14% de actividad nocturna de la totalidad de eventos positivos analizados (Figura 3). Sin embargo, el Coatí de Montaña también presentó una distribución temporal bimodal con dos periodos de baja actividad en horas crepusculares, con un 5,5% y un 3,9% para el caso del amanecer y atardecer, respectivamente. *Nasuella olivacea* presentó del mismo modo una proporción de actividad diurna de 19,3% para toda la muestra de eventos positivos.

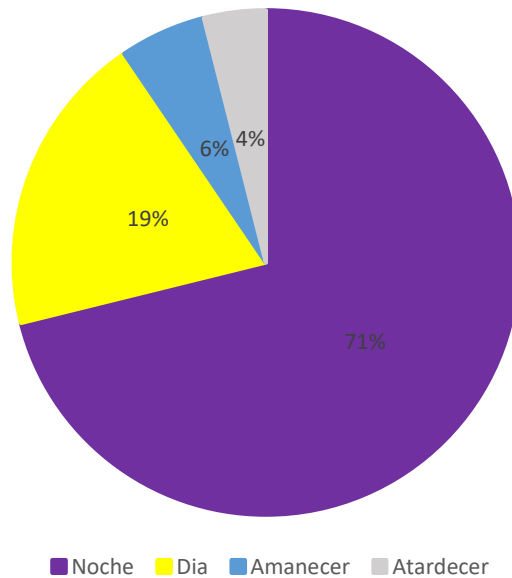


Figura 3. Proporción de tiempo utilizado por *Nasuella olivacea* en el departamento de Cundinamarca, Colombia.

En lo que respecta a las frecuencias de captura durante las horas del día, se encontraron algunos periodos de actividad representados por pocos eventos positivos con baja frecuencia relativa donde las horas con mayor actividad dentro del día oscilan entre las 7:00—8:00h y 14:00—15:00h con $n_i=0,027$ y $0,031$ respectivamente. Las frecuencias de captura se distribuyen de modo discontinuo sobre el ciclo de las 24 horas pese a que los mayores picos representan un patrón de actividad nocturno. Por lo tanto, los resultados obtenidos permiten señalar que temporalmente esta especie utilizó todos los periodos horarios de las 24 horas, aunque con bajas proporciones para los periodos que corresponden a una actividad diurna, siendo entre las 9:00—10:00h el rango horario con menor actividad ($n_i=0,003$)

9.1.2 Características paisajísticas

Según la fórmula de clases de Sturges $K=1+(\text{Log}_2 n)$, donde n es el tamaño de la muestra (Scott, 1979; Wand, 1997), se obtuvieron el siguiente número de rangos óptimos para dividir la muestra de cámaras trampa donde se registró esta especie, según su distancia a las variables asociadas y grado de intervención según el HII.

Nasuella olivacea: $K=1+ (\text{Log}_2 (27)) = 5,75$.

Así, el número de intervalos obtenidos según la fórmula de clases de Sturges es 6 aproximadamente para las unidades muestrales. No obstante, en algunos intervalos no se sitúa ninguna cámara trampa debido a que gran parte de estas se encuentran concentradas a cierta distancia de las distintas variables. Por lo tanto, se presentan a continuación únicamente los intervalos obtenidos para cada variable que poseen cámaras trampas asociadas: (Tabla 2).

Tabla 2. Gradiente de intervención humana para *N. olivacea* asociado a vías tipo 1-2-3, Poblados e Índice de Influencia Humana, Departamento de Cundinamarca, Colombia.

Variable	Número de intervalos	Intervalos/Rangos	Número de Cámaras trampa
Vías tipo 1	3	1. 135.52-2019.73	17
		2. 2019.73-3903.93	9
		3. 9556.54-11440.75	1
Vías tipo 2	4	1. 652.54-3405.20	8
		2. 3405.20-6157.86	5
		3. 6157.86-8910.51	13
		4. 14415.83-17168.49	1
Vías tipo 3	5	1. 1506.26-2626.79	4
		2. 2626.79-3747.33	11
		3. 3747.33-4867.86	3
		4. 4867.86-5988.40	7
		5. 7108.93-8229.47	2
Poblados	6	1. 500.93-1766.25	8
		2. 1766.25-3031.57	1
		3. 3031.57-4296.89	10
		4. 4296.89-5562.22	5
		5. 5562.22-6827.54	1
		6. 6827.54-8092.86	2
HII	4	1. 16.00-20.83	2
		2. 25.67-30.50	1
		3. 30.50-35.33	6
		4. 40.17-45.00	18

Para la variable de intervención vías tipo 1 se encontró un aumento en las proporciones de actividad diurna para el caso de las unidades muestrales en el rango número 2, es decir, en las cámaras trampa situadas entre 2019.73 y 3903.93 metros respecto a esta variable. El porcentaje de actividad diurna del Coatí de Montaña en estas unidades muestrales fue de 21% alcanzado los mayores picos de actividad durante el día entre las 14:00—15:00h (Figura 4). Se encontró que los mayores porcentajes de actividad, tanto diurna como nocturna, también se sitúan en este rango de distancias a vías tipo 1, con un 52% de la actividad total de toda la muestra, por lo que se asume que esta especie utiliza

temporalmente con mayor proporción, horas de la noche y del día respecto a unidades de muestreo del rango número 1, donde el porcentaje de actividad diurna es de 16%. A su vez, en la unidad muestral más alejada respecto a este tipo de vía, el porcentaje de actividad diurna es de 0. Esta última, correspondiente al rango 3, sólo presentó una captura positiva, por lo cual es omitida en la gráfica.

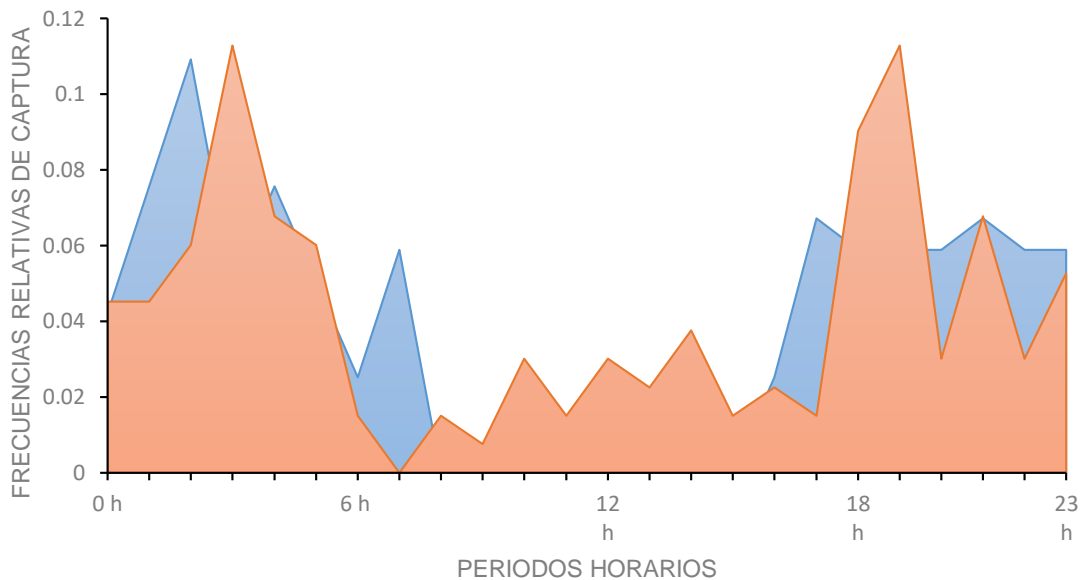


Figura 4. Patrones de actividad de *N. olivacea* en función de distancia a vías tipo 1 en el departamento de Cundinamarca, Colombia. Color azul= rango 1, color naranja= rango 2.

El patrón de actividad en función de la variable vías tipo 2 (Figura 5) presentó poca proporción de actividad para el caso de las unidades de muestreo más cercanas a este tipo de vías (652.54-3405.20) con un 31% de actividad de toda la muestra. A su vez, las unidades muestrales ubicadas en el rango número 3 presentaron la mayor proporción de frecuencias de captura en con un 58% de todos los registros. En el rango número 4 sólo se presentó una captura positiva por lo cual la unidad muestral correspondiente a esta distancia a vías tipo 2 es omitida en la gráfica. Para esta variable, el Coatí presentó disminución de su actividad diurna en zonas muy cercanas a las vías tipo 2 mientras que la actividad diurna y nocturna fue predominante en zonas más alejadas (3747.33-4867.86)

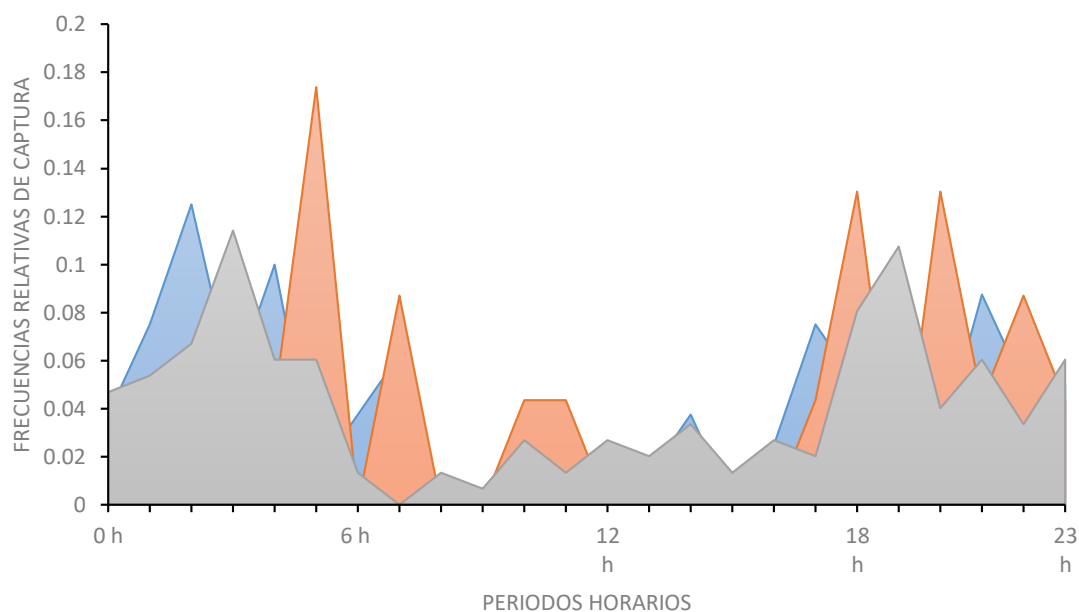


Figura 5. Patrones de actividad de *N. olivacea* en función de distancia a vías tipo 2 en el departamento de Cundinamarca, Colombia. Color azul= rango 1, color Naranja= rango 2, color gris=rango 3.

Para el caso del patrón de actividad de *N. olivacea* en función de la variable distancia a vías tipo 3 (Figura 6) se encontró variación en la temporalidad de esta especie en términos de cambios en las proporciones de actividad, puesto que la mayor cantidad de frecuencias de captura positivas a lo largo del ciclo de 24 horas se encontraron restringidas hacia las cámaras trampa ubicadas en el rango número 2 y 4, con un $n_i = 0,517$ y $0,312$ de todos los eventos positivos, respectivamente. A su vez, la nocturnidad para el caso de las unidades muestrales más cercanas a este tipo de vías (rangos 1 y 2) fue alta, con un 67,2% de la actividad nocturna a lo largo del gradiente de intervención. Las unidades muestrales ubicadas en el rango número 5 para esta variable, sólo presentaron dos capturas positivas por lo cual son omitidas de la gráfica.

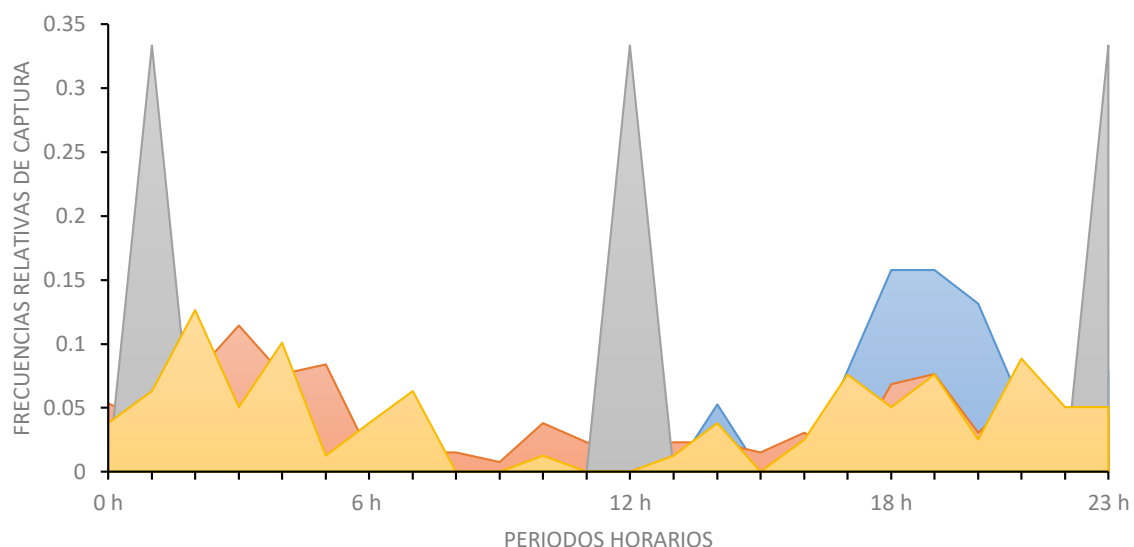


Figura 6. Patrones de actividad de *N. olivacea* en función de distancia a vías tipo 3 en el departamento de Cundinamarca, Colombia. Color azul= rango 1, color Naranja= rango 2, color gris=rango 3, color amarillo= rango 4.

La distribución temporal de esta especie en función de la variable distancia a poblados (Figura 7), presentó las mayores proporciones de actividad en las cámaras trampa situadas en el rango número 4 (4296.89-5562.22) con un 39,5% de la actividad total. No obstante, el mayor porcentaje de nocturnidad se evidenció en las cámaras trampa más cercanas a este tipo de vías, es decir en los rangos 1 y 3 con un 58,8% de la totalidad de actividad nocturna (110/187). Las cámaras situadas en los rangos 5 y 6 presentaron disminución de la actividad tanto diurna como nocturna a lo largo de todo el gradiente de intervención, con un 0,39 y 0,79% respectivamente de la actividad total. Por lo tanto, se omiten de la gráfica pese a ser interpretadas en la comparación.

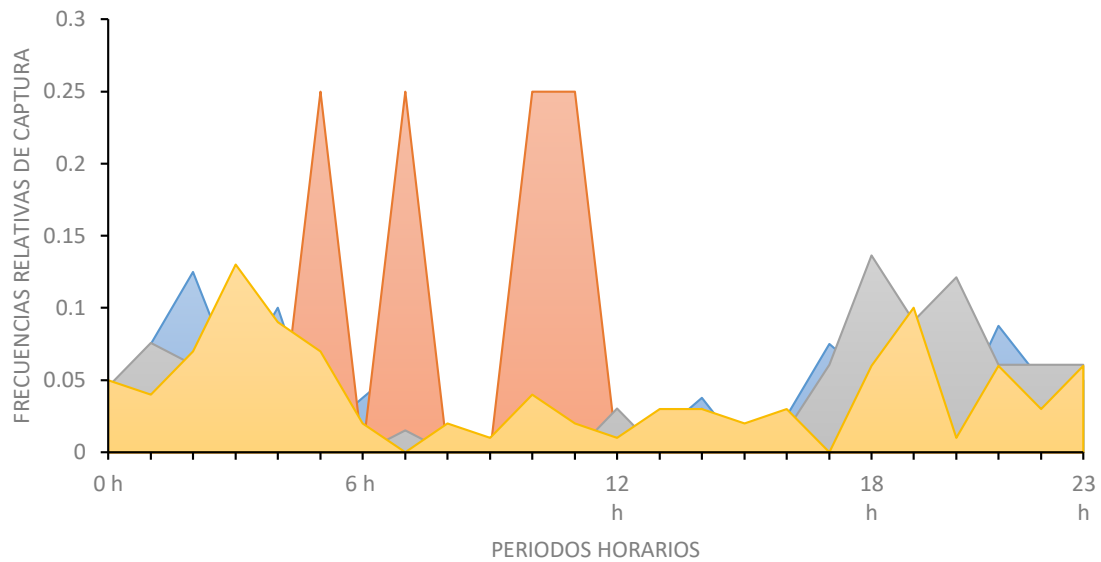


Figura 7. Patrones de actividad de *N. olivacea* en función de distancia a poblados en el departamento de Cundinamarca, Colombia. Color azul= rango 1, color Naranja= rango 2, color gris=rango 3, color amarillo= rango 4.

En cuanto al Índice de Influencia Humana las mayores proporciones de actividad se encontraron concentradas en los dos últimos rangos, es decir las cámaras con mayor influencia humana según este índice (Figura 8), representando el 98% de la actividad en todos los periodos del ciclo de 24 horas. Las unidades muestrales situadas en los dos primeros rangos presentaron muy bajas frecuencias de captura con un 0,39 y 0,79% de actividad respectivamente en toda la muestra por lo que se omiten de la gráfica.

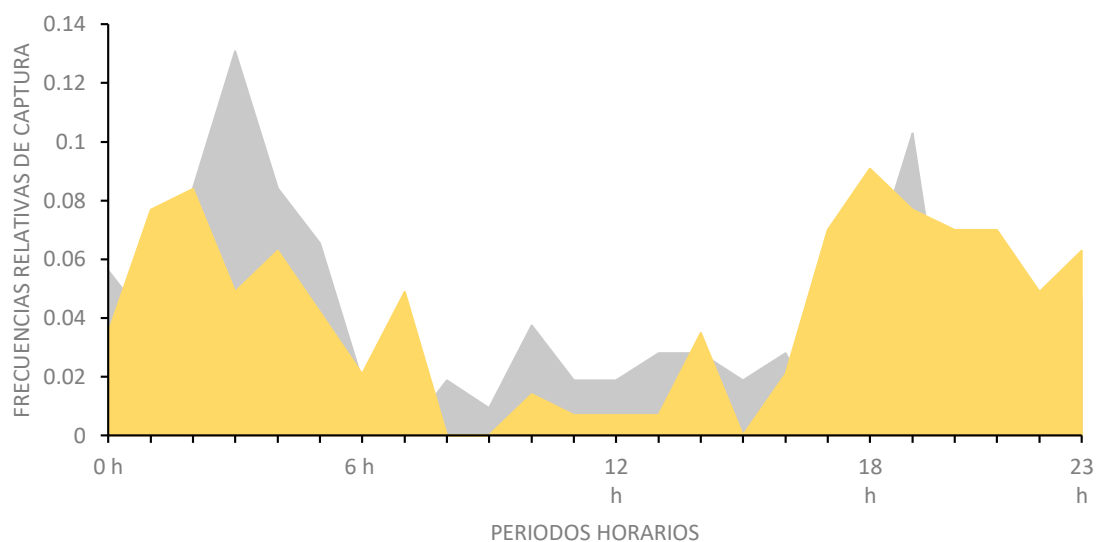


Figura 8. Patrones de actividad de *N. olivacea* en función del HII en el departamento de Cundinamarca, Colombia. color gris=rango 3, color amarillo= rango 4.

9.1.3 Análisis de Datos

En lo que respecta a la similitud de los patrones de actividad asociados a cada una de las variables, se encontró para todos los casos una baja sobreposición temporal mediante el uso del índice de Pianka, (1973), por lo que se asume que el índice observado corresponde a una segregación temporal entre cada uno de los patrones de la misma especie en función de las variables (tabla 3). Es decir, se presentan diferencias entre las proporciones de actividad a lo largo de los rangos establecidos en el gradiente de intervención. La segregación temporal entre los patrones de actividad se ve demarcada en el aumento de la nocturnidad para las cámaras trampa ubicadas en los rangos 1 y 2 respecto a los rangos 3-4 y 5 de las vías tipo 3.

Tabla 3. Valores índices de Pianka observado de los patrones de actividad de *Nasuella olivacea* de acuerdo a las unidades muestrales asociadas a los rangos establecidos para cada variable.

Patrón de actividad según variable	Intervalos	Índice de Pianka observado
Distancia a vías tipo 1.	1 vs 2 vs 3	0.3181
Distancia a vías tipo 2	1 vs 2 vs 3 vs 4	0.3519
Distancia a vías tipo 3	1 vs 2 vs 3 vs 4 vs 5	0.3403
Distancia a poblados	1 vs 2 vs 3 vs 4 vs 5 vs 6	0.2542
HII	1 vs 2 vs 3 vs 4	0.2166

Al hallar la relación de riesgo (Risk Ratio), siguiendo a Gaynor et al., (2018), se encontró que para las variables distancia a vías tipo 1, 2 y HII en algunas unidades muestrales se presentó aumento de la nocturnidad en función de la perturbación humana (Figura 9). Del mismo modo, para estas variables también se encuentran algunas unidades muestrales donde se presenta disminución de la actividad nocturna con una cantidad relativamente mayor de valores negativos para este coeficiente.

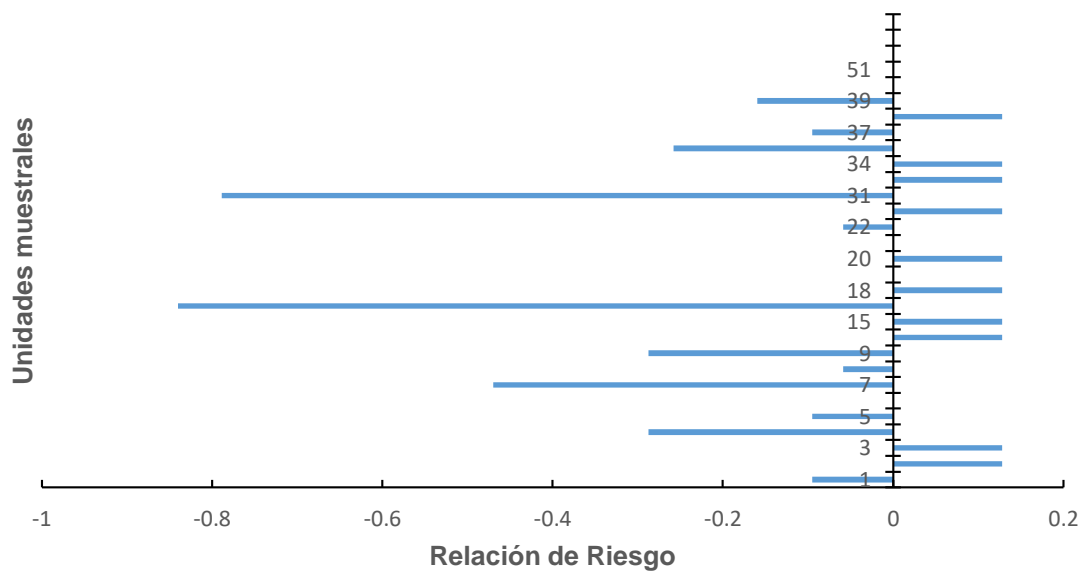


Figura 9. Relación de Riesgo entre actividad temporal y distancia a vías tipo 1, 2 y HII para *Nasuella olivacea* en el departamento de Cundinamarca, Colombia.

Para el caso de la variable distancia a vías tipo 3 se encontró un aumento significativo de la actividad nocturna en respuesta a la perturbación humana, es decir a este tipo de vías (Figura 10). El coeficiente encontrado para todas las unidades muestrales fue positivo, exceptuando la cámara trampa número 17 donde la actividad nocturna del Coatí fue relativamente baja, por lo cual el coeficiente es negativo, como una posible métrica de disminución de la actividad nocturna.

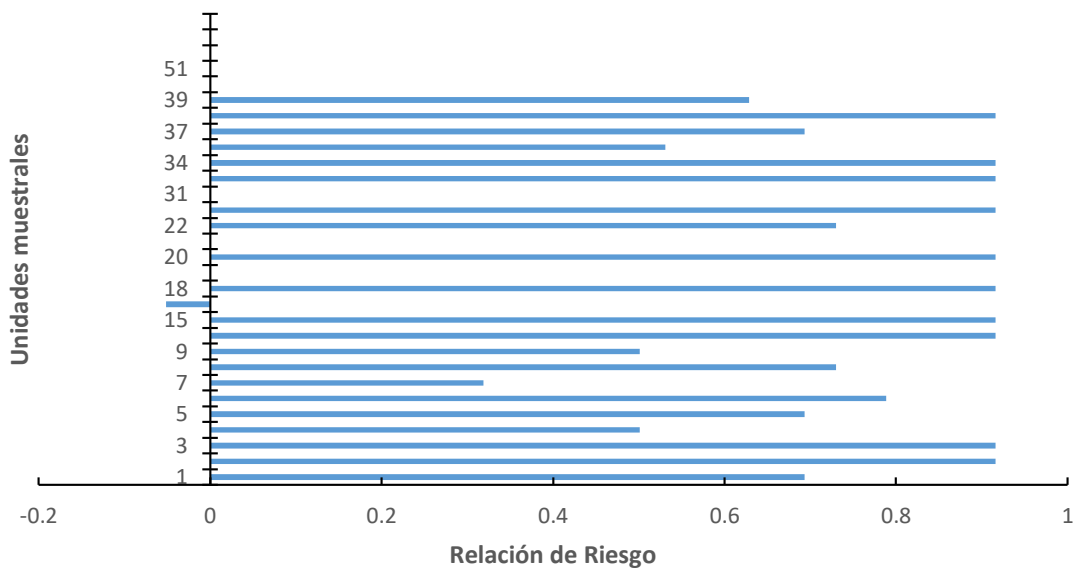


Figura 10. Relación de Riesgo entre actividad temporal y distancia a vías tipo 3 para *Nasuella olivacea* en el departamento de Cundinamarca, Colombia.

En cuanto a la variable distancia a poblados se encontró un demarcado aumento de la nocturnidad según el coeficiente de Relación de Riesgo (Figura 11), donde todas las unidades muestrales evaluadas presentaron valores positivos, indicando aumento de la actividad nocturna del Coatí de Montaña en respuesta a la perturbación humana.

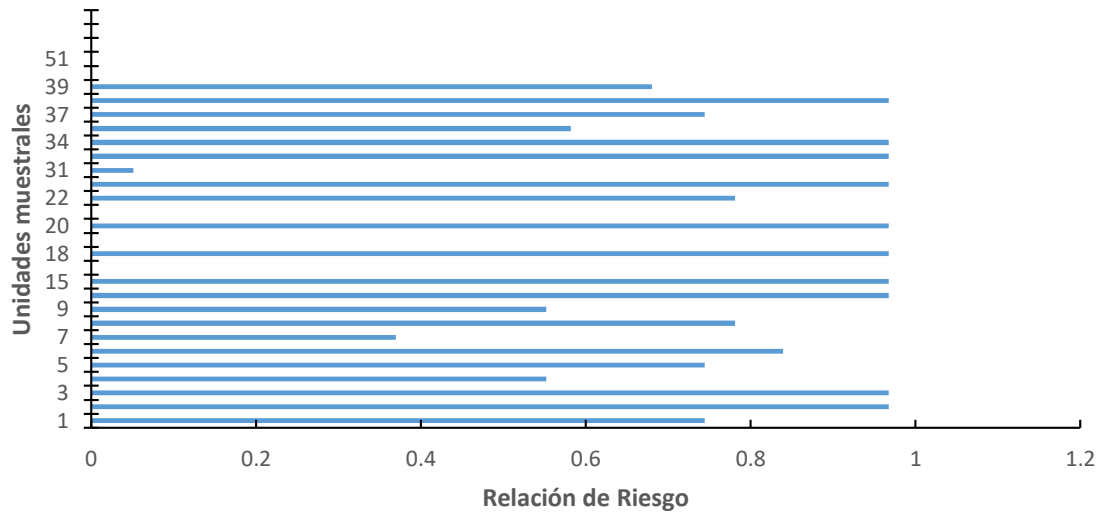


Figura 11. Relación de Riesgo entre actividad temporal y distancia a poblados para *Nasuella olivacea* en el departamento de Cundinamarca, Colombia.

Seguido a ello al elaborar un análisis con un modelo de regresión lineal simple para *Nasuella olivacea*, se encontró que la distancia a poblados y la distancia a vías tipo 3 explican el 40,7% de la variación en la nocturnidad (Poblados= -0.00009, $p=0.0037$; Vías 3= -0.00008, $p=0.0301$), lo cual se puede contrastar con la Relación de Riesgo calculada anteriormente. El análisis de regresión lineal indicó un efecto negativo entre las variables independientes (Distancia a vías tipo 3 y poblados) y variable dependiente (actividad nocturna). Así, a medida que aumenta la distancia a vías tipo 3 y poblados aumenta la actividad nocturna de esta especie de mamífero (Figura 12 y 13).

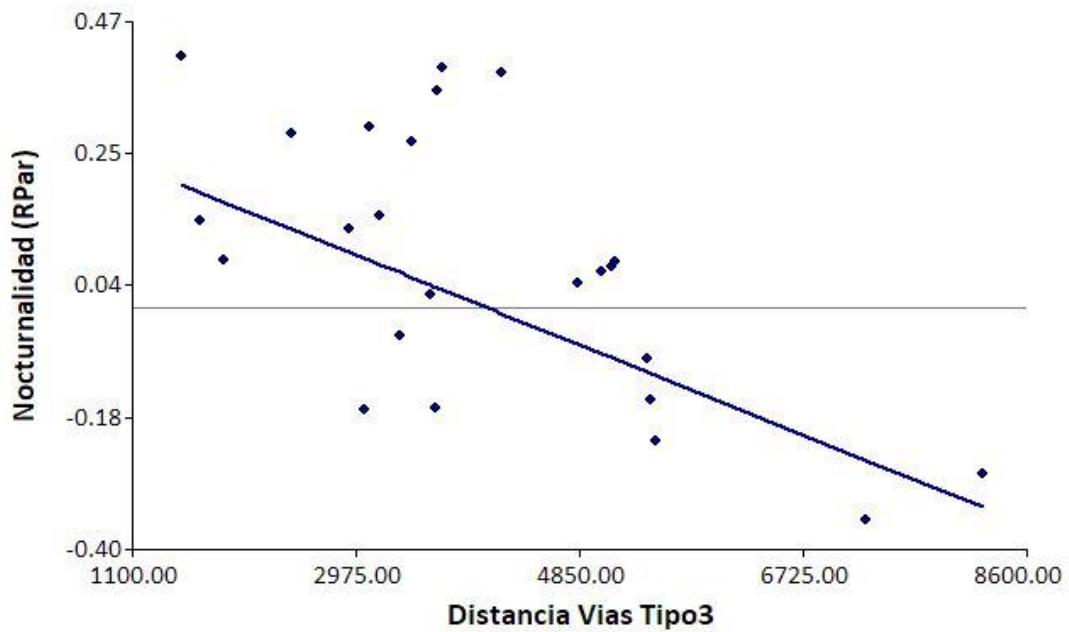


Figura 12. Análisis de regresión lineal para distancia a vías tipo 3 en *Nasuella olivacea* en el departamento de Cundinamarca, Colombia.

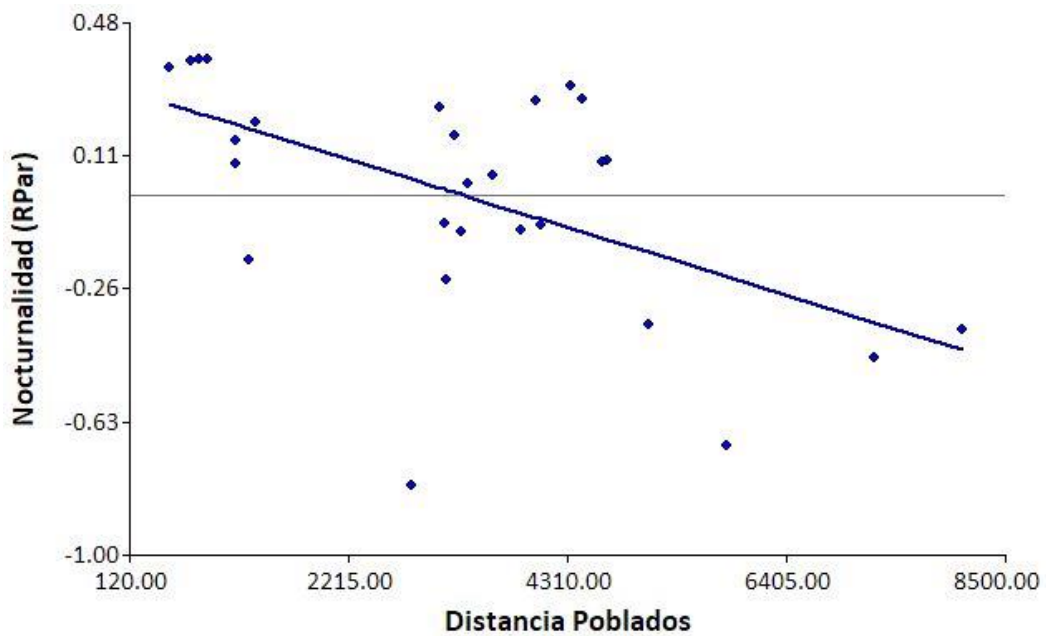


Figura 13. Análisis de regresión lineal para distancia a poblados en *Nasuella olivacea* en el departamento de Cundinamarca, Colombia.

9.2 *Didelphis pernigra*

9.2.1 Patrón de actividad

Para esta especie se obtuvieron un total de 209 eventos positivos de captura a lo largo de los distintos sitios de estudio (N=209). Se encontró que la Zarigüeya

Orejiblanca (imagen 2) presenta un patrón de actividad regularmente nocturno (Figura 14) con el mayor pico de actividad concentrado entre las 23:00—24:00h presentando la mayor frecuencia relativa de captura para este periodo horario dentro del ciclo de 24 horas $n_i = 0,105$.

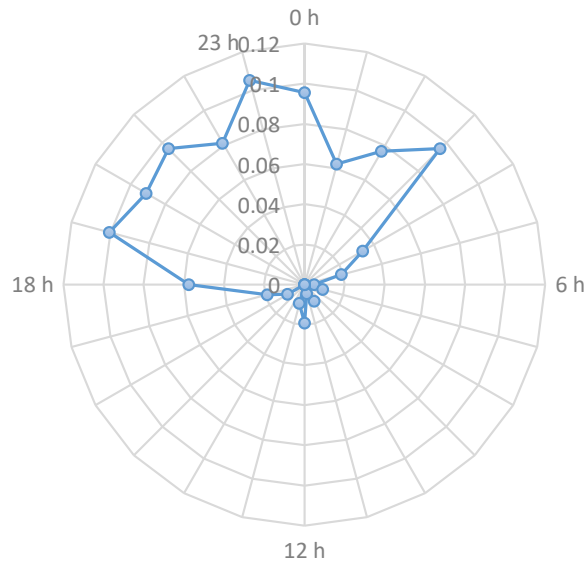


Figura 14. Patrón de actividad de *Didelphis pernigra* en el departamento de Cundinamarca, Colombia.

Otra serie de picos de actividad se encontraron en periodos continuos, siendo entre las 19:00h—20:00 h, 21:00—22:00h 20:00—21:00h y tres periodos de actividad con alta detección, con una frecuencia relativa de con un porcentaje de 10, 9,5 y 9 % respectivamente. En lo que respecta a la actividad en horas de la madrugada, se encontró que entre las 3:00—4:00h hay una alta proporción de frecuencias de captura respecto a los otros periodos de actividad adyacentes, demostrando que la zarigüeya redujo su actividad gradualmente desde las 4:00—5:00h.



Bushnell

05-26-2017 00:31:58

Imagen 2. Individuo de *Didelphis pernigra* Reserva Protectora Forestal Parque Jaime Duque.

D. pernigra presentó un 89,4% de actividad nocturna de todos los datos analizados en las 24 horas (Figura 15). Seguido a ello la Zarigüeya Orejiblanca presentó una baja proporción de actividad diurna con tan sólo un 6,6% mientras que los periodos correspondientes a la actividad crepuscular tuvieron una representatividad de 1,9% a lo largo de las zonas de estudio.

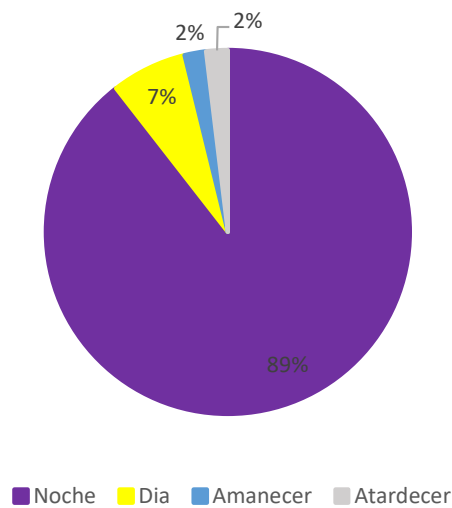


Figura 15. Proporción de tiempo utilizado por *Didelphis pernigra* en el departamento de Cundinamarca, Colombia.

En cuanto a eventos positivos en horas del día, esta especie pese a ser mayoritariamente nocturna, también presentó poca actividad durante el día heterogéneamente. De tal manera, se evidenció un periodo de poca actividad entre las 12:00—13:00h con $n_i = 0,019$. La Zarigüeya presentó cuatro periodos de inactividad total durante el día, siendo entre las 8:00—9:00, 9:00—10:00 h y 14:00—15:00, 15:00—16:00h las horas donde no se presentó ningún registro de actividad a través de las cámaras trampa. Las frecuencias relativas se distribuyeron de manera continua a lo largo de la noche. Sin embargo, se encontró que la actividad de la zarigüeya aumenta de manera sucesiva conforme inician los periodos horarios nocturnos. Del mismo modo, su actividad demostró disminución hacia las últimas horas de la madrugada e inicios del día.

9.2.2 Características paisajísticas

Según la fórmula de clases de Sturges, se obtuvieron el siguiente número de intervalos óptimos para dividir la muestra de cámaras trampa donde se registró esta especie, según su distancia a las variables asociadas y grado de intervención según el HII.

$$\textit{Didelphis pernigra}: K=1+(\text{Log}_2 (30)) = 5,906$$

Así, el número de intervalos obtenidos según la fórmula de clases de Sturges es 6 aproximadamente para las unidades muestrales. No obstante, en algunos intervalos no se sitúa ninguna cámara trampa debido a que gran parte se encuentran concentradas a cierta distancia de las distintas variables. Por lo tanto, se presentan a continuación sólo los intervalos obtenidos para cada variable que poseen cámaras trampas asociadas: (Tabla 4).

Tabla 4. Gradiente de intervención humana para *D. pernigra* asociado a vías tipo 1,2,3, Poblados e Índice de Influencia Humana.

Variable	Número de intervalos	Rango Intervalos	Número de cámaras trampa por rango
Vías tipo 1	5	1. 135.52-2284.89	21
		2. 2284.89-4434.27	5
		3. 4434.27-6583.64	2
		4. 6583.64-8733.01	1
		5. 10882.39-13031.76	1
Vías tipo 2	5	1. 972.99-3877.07	9
		2. 3877.07-6781.15	12
		3. 6781.15-9685.23	7
		4. 12589.31-15493.39	1
		5. 15493.39-18397.47	1
Vías tipo 3	5	1. 1672.08-3502.61	10
		2. 3502.61-5333.14	13
		3. 5333.14-7163.67	4
		4. 7163.67-8994.20	2
		5. 10824.74-12655.27	1
Poblados	5	1. 500.93-2525.65	12
		2. 2525.65-4550.37	11
		3. 4550.37-6575.09	4
		4. 6575.09-8599.81	2
		5. 10624.53-12649.25	1
HII	3	1. 13.00-18.50	5
		2. 29.50-35.00	4
		3. 40.50-46.00	21

Para el caso de la actividad de *D. pernigra* asociada a la variable vías tipo 1 (Figura 16), se encontró que la mayor cantidad de frecuencias de captura están situadas hacia las cámaras trampa más cercanas a esta variable, es decir aquellas en el rango número 1 (135.52-2284.89) con un 66% de actividad. Posteriormente, a lo largo de los siguientes tres rangos en el gradiente de intervención, se evidenció decrecimiento de la proporción de actividad de la Zarigüeya con frecuencias relativas de 0,129, 0,043 y 0,019 respectivamente. No obstante, para las cámaras trampa ubicadas en el último intervalo se evidencia de nuevo un aumento en la proporción de actividad con una $n_i=0,143$.

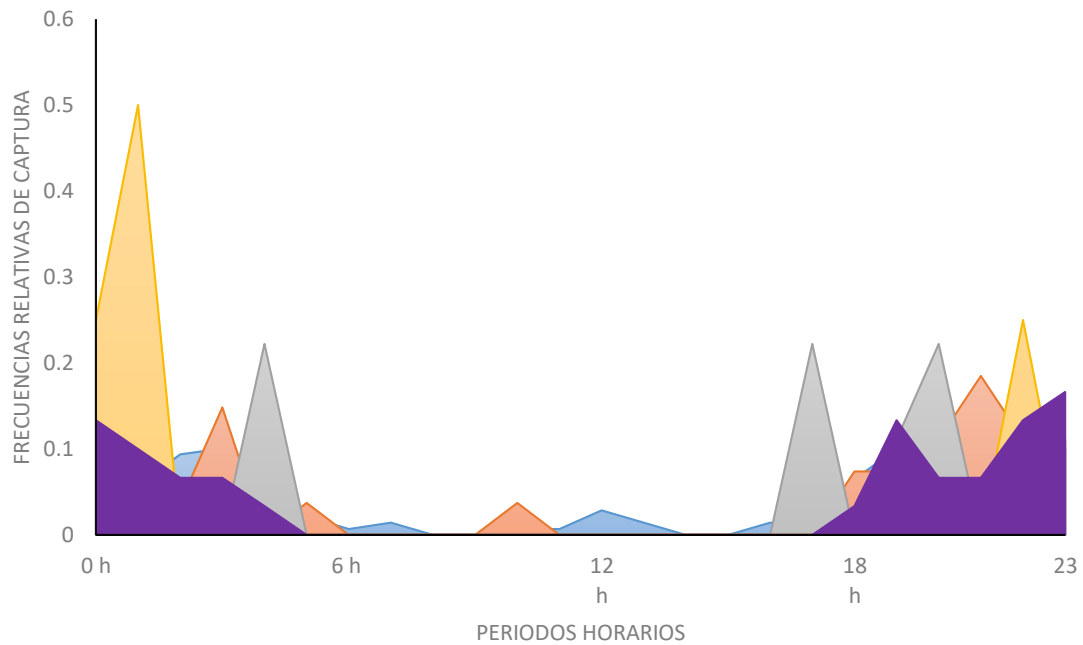


Figura 16. Patrones de actividad de *D. pernigra* en función de variable distancia a vías tipo 1 en el departamento de Cundinamarca, Colombia. Color azul= rango 1, color Naranja= rango 2, color gris=rango 3, color amarillo= rango 4, color morado= rango 5.

En lo respectivo al patrón de actividad de la Zarigüeya Andina en función de la variable vías tipo 2 (Figura 17), sólo las cámaras ubicadas en el rango número 4 (entre 12589.31 y 15493.39 metros de distancia a estas vías) del gradiente de intervención, presentaron baja frecuencia de actividad en todos los periodos de las 24 horas con una $n_i = 0,019$. A su vez, las cámaras trampa cercanas a este tipo de vías (rango 2), presentaron la mayor proporción de actividad tanto diurna como nocturna para esta especie, con una frecuencia relativa de 0,55. Por otro lado, las unidades muestrales en los rangos 1, 3 y 5 del gradiente de intervención, comprendieron porcentajes de actividad similares que oscilaron entre el 10 y el 18% de la actividad total de la zarigüeya, generalmente en periodos nocturnos y crepusculares, exceptuando una sola captura positiva entre las 10:00—11:00h en una cámara trampa del rango 3.

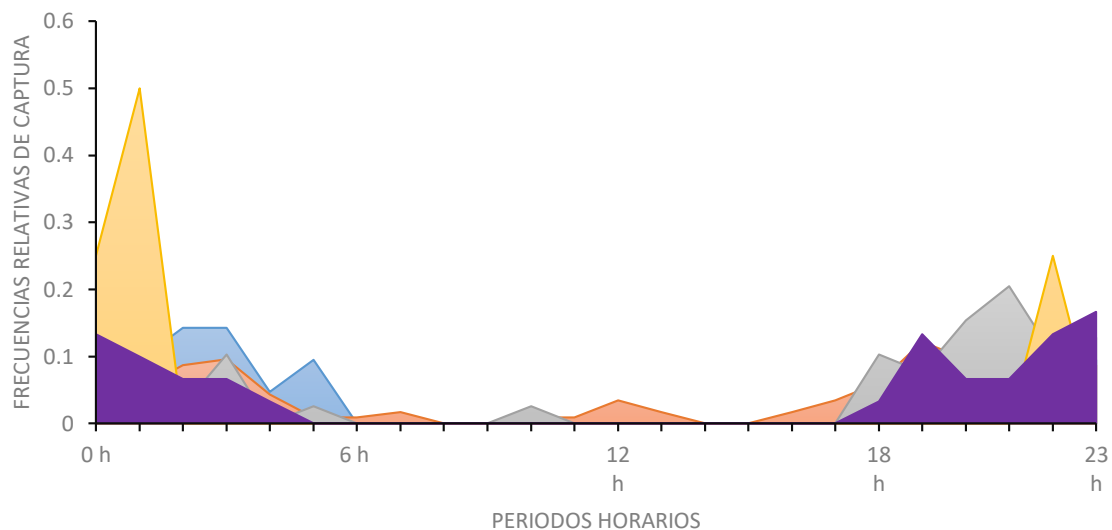


Figura 17. Patrones de actividad de *D. pernigra* en función de distancia a vías tipo 2 en el departamento de Cundinamarca, Colombia. Color azul= rango 1, color Naranja= rango 2, color gris=rango 3, color amarillo= rango 4, color morado= rango 5.

El patrón de actividad de *D. pernigra* en función de la variable vías tipo 3 (Figura 18), presentó altas frecuencias de captura en las cámaras más cercanas a este tipo de vía con 43,5 y 32,5% de la actividad total en las 24 horas del día. La proporción total de actividad diurna se concentró en las cámaras ubicadas en el rango 1 (1672.08-3502.61) con una representatividad de 6,6% para la muestra total de eventos. Por lo tanto, en el resto de rangos las proporciones de actividad diurna no presentaron diferencias temporalmente y no se evidenció mayor variación.

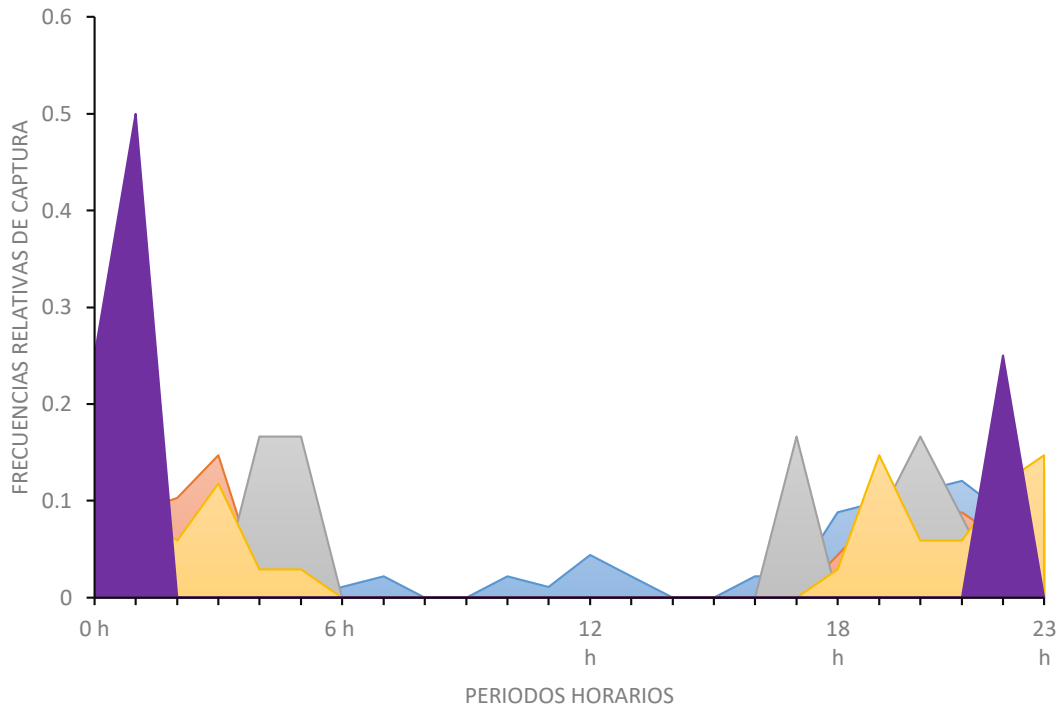


Figura 18. Patrones de actividad de *D. pernigra* en función de distancia a vías tipo 3 en el departamento de Cundinamarca, Colombia. Color azul= rango 1, color Naranja= rango 2, color gris=rango 3, color amarillo= rango 4, color morado= rango 5.

Respecto a la variable distancia a poblados, la Zarigüeya Andina presentó un patrón de actividad restringido mayoritariamente hacía las cámaras trampa ubicadas cerca a esta variable (Figura 19). De tal manera, las unidades muestrales ubicadas en el rango número dos (2525.65-4550.37) presentaron la mayor proporción de actividad con el 51,1% de los eventos positivos de toda la muestra. Las proporciones de actividad diurna se encontraron asociadas a las cámaras trampa en los rangos 1 y 2 con un 2,39 y 4,3% de capturas en horas del día de la muestra total de eventos positivos. A su vez, las proporciones de actividad nocturna se redujeron de manera considerable para las cámaras trampa en los últimos intervalos del gradiente, presentándose en el último sólo 1,9% de actividad en horas de la noche.

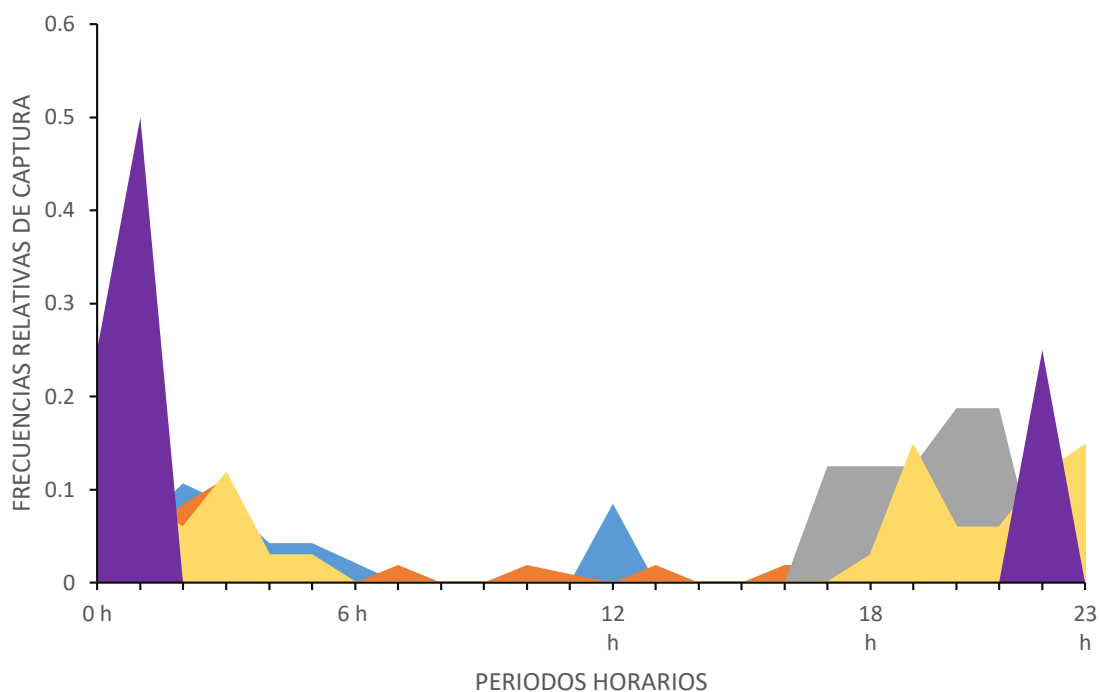


Figura 19. Patrones de actividad de *D. pernigra* en función de distancia a poblados en el departamento de Cundinamarca, Colombia. Color azul= rango 1, color Naranja= rango 2, color gris=rango 3, color amarillo= rango 4, color morado= rango 5.

En cuanto al patrón de actividad de *D. pernigra* respecto a el HII de cada unidad muestral (Figura 20), se encontró que la mayor proporción de actividad se está concentrada en el rango número 3 (40.50-46.00), es decir las cámaras trampa con mayor intervención según este índice. En estas se concentró un 52,1% de actividad del total de la muestra. Asimismo, en las cámaras trampa situadas en los rangos número 1 y 2 se evidenciaron proporciones similares de actividad de la Zarigüeya Andina con un 22,4 y 20,5% de actividad en todos los periodos del día, respectivamente. Del mismo modo, se observó que toda la actividad diurna se restringe a las cámaras con mayor intervención según el índice de influencia humana.

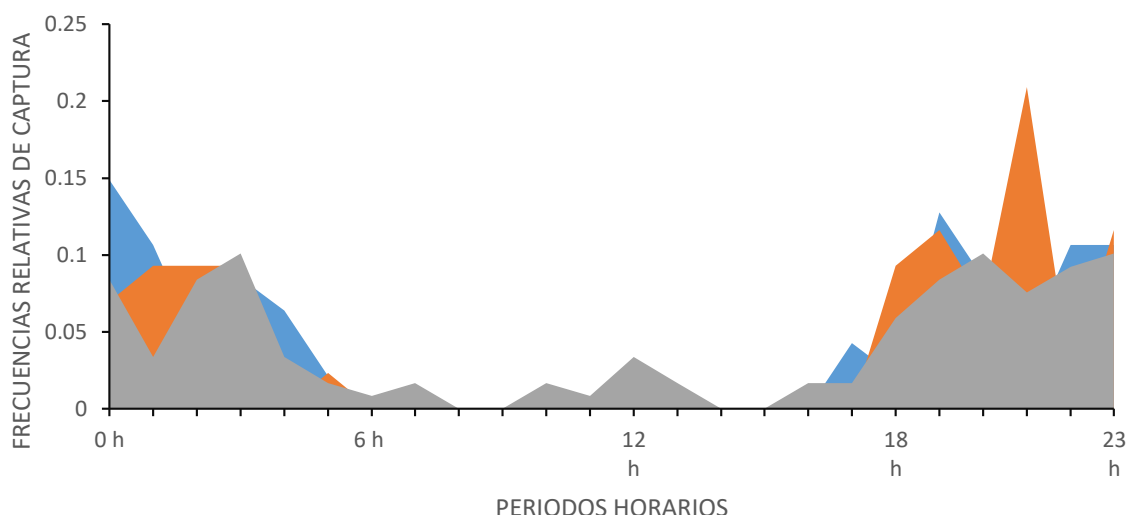


Figura 20. Patrones de actividad de *D. pernigra* en función del HII en el departamento de Cundinamarca, Colombia. Color azul= rango 1, color Naranja= rango 2, color gris=rango 3.

9.2.3 Análisis de datos

Al evaluar la sobreposición entre los patrones de actividad de la Zarigüeya Orejiblanca Andina mediante el índice de Pianka, (1973), aplicado a los datos de frecuencias de captura correspondientes a cada una de las variables, se encontró una sobreposición alta (tabla 5). Es decir, los patrones de actividad presentaron similitud a lo largo de las unidades muestrales. Esto, se explica en términos de proporciones similares de frecuencias de captura, siendo los patrones de actividad en función de la variable HII aquellos que presentaron mayor similitud temporal, seguido de los patrones de actividad asociados a la variable vías tipo 2 donde el solapamiento temporal se explica en la similitud de proporciones de actividad de *D. pernigra* en las cámaras ubicadas en los rangos 1-3 y 5.

Tabla 5. Valores índices de Pianka observado de los patrones de actividad de *Didelphis pernigra* de acuerdo a las unidades muestrales asociadas a los rangos establecidos para cada variable.

Patrón de actividad según variable	Intervalos	Índice de Pianka observado
Distancia a vías tipo 1.	1 vs 2 vs 3 vs 4 vs 5	0.5156
Distancia vías tipo 2	1 vs 2 vs 3 vs 4 vs 5	0.6158
Distancia vías tipo 3 1	vs 2 vs 3 vs 4 vs 5	0.5330
Distancia a Poblados	1 vs 2 vs 3 vs 4 vs 5	0.6203
HII	1 vs 2 vs 3 vs 4	0.8256

Al calcular la relación de riesgo (Risk Ratio), se encontró que para todas las variables el coeficiente indica un valor negativo, es decir disminución de la nocturnidad (Figura 21), siendo para cada uno de los tratamientos en función de las variables el mismo porcentaje de actividad nocturna en unidades muestrales con baja intervención (Xi), por lo que se esquematiza la Relación de Riesgo en una sola gráfica que indica una posible métrica de disminución de la actividad nocturna.

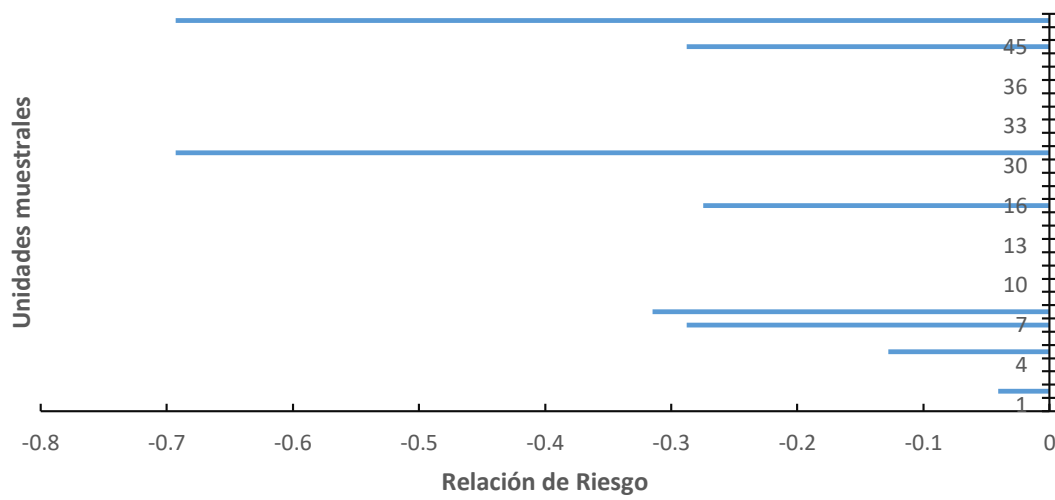


Figura 21. Relación de Riesgo entre actividad temporal y distancia a vías tipo 1, 2, 3, poblados y HII para *D. pernigra* en el departamento de Cundinamarca, Colombia.

El análisis de regresión lineal indicó que para *Didelphis pernigra*, ninguna de las variables de intervención explica significativamente la variación de la nocturnidad entre las unidades de muestreo independientes.

10. Discusión

10.1 *Nasuella olivacea*

La información base acerca del comportamiento y distribución temporal del Coatí de Montaña en Colombia indica que esta especie es exclusivamente nocturna (Rodríguez-Bolaños et al., 2003). Sin embargo, los resultados de la presente investigación demuestran que, aunque la mayor cantidad de frecuencias de captura se presentaron en las horas de la noche, la especie también presenta actividad en horas diurnas y crepusculares con pocas frecuencias de captura. Lo cual, coincide con autores que demuestran que esta especie también usa otros periodos horarios distintos a la noche y que esta variación en el patrón de actividad del Coatí puede depender de la zona donde se distribuye (Ramírez-Mejía y Sánchez, 2016; Cáceres-Martínez et al., 2016).

Es preciso anotar que el estudio elaborado por Rodríguez-Bolaños et al., (2003), donde se sugiere que el patrón de actividad de *Nasuella olivacea* es estrictamente nocturno, es realizado en una zona boscosa con buen estado de conservación al ser una reserva, mientras que otros estudios que presentan anotaciones sobre su distribución temporal en zonas intervenidas, indican que esta especie puede presentar tendencias diurnas también o crepusculares (Ramírez-Mejía y Sánchez, 2016; Cáceres-Martínez et al., 2016). Esto permite inferir que el grado de intervención de la zona es un factor determinante en la variación del patrón de actividad de esta especie.

Actualmente algunas investigaciones afirman que las especies pueden variar su patrón de actividad debido a la presencia humana o efectos derivados de la intervención (Frid & Dill, 2002; Huijbers et al., 2013; Gaynor et al., 2018; Shamoan et al., 2018). De tal manera, los resultados de este trabajo demuestran que existen variaciones en las proporciones de actividad en la distribución temporal del Coatí de Montaña, posiblemente debido al efecto de las variables antrópicas y el grado de intervención del hábitat. Los cambios se ven demarcados en proporciones de actividad decreciente, tal cual lo mencionan Shamoan et al., (2018): la actividad de las especies puede verse influenciada por la intervención humana y restringirse a periodos de tiempo cada vez más cortos.

En este caso, como se evidenció para la mayoría de variables exceptuando el HII, las cámaras trampa situadas en los últimos rangos presentaron poca actividad restringida a pocos periodos horarios, generalmente entre las 6:00-7:00h y 13:00-14:00h.

Las respuestas a la perturbación humana generalmente están asociadas a la presencia de hábitats adecuados cercanos (Gill et al., 2001) y en ello puede incurrir la plasticidad comportamental, la cual a su vez, está determinada por limitaciones ecológicas que explican la permanencia de los animales durante el día en sitios perturbados (Gill et al., 2001; Gaynor et al., 2018). Por esta razón, se asume que los cambios en el hábitat, determinados por la perturbación humana, son un fuerte determinante de la variación en la distribución temporal de las especies, como afirman Kronfeld & Dayan, (2003): los patrones de actividad han evolucionado como mecanismo de respuesta ante las variaciones del entorno.

Previas investigaciones también afirman que los mamíferos con actividad nocturna y crepuscular aumentan y restringen su actividad a estos periodos en zonas con alta influencia humana (Gaynor et al., 2018), posiblemente debido tanto a la intervención antrópica, como factores demográficos y disponibilidad de buenos hábitats para forrajeo (Hertel et al., 2017). Esta anotación explica algunos de los resultados evidenciados en los cambios en el patrón de actividad de *N. olivacea*, puesto que se evidenció para el caso de variables como vías tipo 1 que la actividad nocturna fue mayor en las cámaras trampa más cercanas a este tipo de variable, al ser conectores viales de enorme importancia con fuerte flujo vehicular (IGAC, 2016).

Pese a que se encontró segregación temporal entre los patrones de actividad usando el índice de Pianka, (1973) y esta se evidenció en cambios en los porcentajes de actividad en horas del día, el análisis estadístico permite afirmar que la variación de la distribución temporal del Coatí de Montaña en función de la perturbación humana, se ve demarcada en el aumento de la actividad nocturna en respuesta a la distancia a vías tipo 3 y poblados. Esto, posiblemente como efecto de respuesta comportamental ante la perturbación generada por este tipo de variables, pues como se ha registrado en la literatura científica, la luz artificial

producto de la actividad humana puede tener consecuencias en los procesos fisiológicos de los animales silvestres e interrumpir los ritmos circadianos (Dominoni et al., 2016), alterando el comportamiento individual con efectos drásticos y negativos sobre los ritmos biológicos propios de las especies (Raap et al., 2015).

Por lo tanto, estos resultados coinciden con estudios los cuales han determinado que la actividad diurna de los mamíferos es mínima en zonas con alta influencia humana, mientras que, por el contrario, la actividad nocturna es predominante en zonas con alta perturbación antrópica (Shamoon et al., 2018; Doormaal, et al., 2015), lo cual se evidenció en la poca actividad diurna para el caso de zonas cercanas a vías tipo 2. Esto, es posiblemente debido a que las especies varían sus patrones espacio-temporales respondiendo a los cambios del hábitat (Rogala, et al., 2011). No obstante, la implicación de dicha variación en los patrones de actividad puede generar desde alteraciones en la cadena trófica por mayor riesgo de depredación (Preisser et al., 2005; Rowcliffe et al., 2014), hasta variaciones fisiológicas individuales como incremento del estrés (Kronfeld & Dayan, 2003).

Es importante destacar que las otras variables consideradas en el presente estudio no poseen una explicación estadística según los modelos utilizados, no obstante, no se descarta la necesidad de utilizar otro tipo de explicaciones a la variación de la temporalidad del Coatí respecto a la distancia a vías tipo 1 y 2, donde en dichos conectores viales la especie presentó altas proporciones de actividad nocturna muy cerca de las vías y del mismo modo disminución de la actividad diurna. Esto, posiblemente a la disminución de actividad diurna de las especies en sitios con gran cantidad de perturbación humana (Doormaal, et al., 2015).

Es importante mencionar que *Nasuella olivacea* es una de las especies de prociónidos menos estudiadas (Helgen et al., 2009; Rodríguez-Bolaños et al., 2000). Esto, sumado al desconocimiento sobre las implicaciones ecológicas que tiene la variación inusual de la actividad temporal de una especie (Rogala et al., 2011), dificulta la comprensión de los efectos antrópicos sobre la ecología y el comportamiento del Coatí de Montaña. Sin embargo, es posible afirmar que su

distribución temporal en el espacio puede variar a lo largo de las zonas geográficas en función de la intervención humana.

Finalmente, aunque la variación se evidenció en términos de cambios en las proporciones de actividad y mayor nocturnidad en función de ciertas zonas, los procesos evolutivos de los patrones de actividad obedecen a largas escalas geológicas, al punto que se infiere que en algunos linajes de mamíferos los patrones de actividad nocturnos se han mantenido durante 350 millones de años aproximadamente (Anderson & Wiens, 2017).

10.2 *Didelphis pernigra*

Los resultados presentados coinciden con literatura científica la cual afirma que esta especie es nocturna con baja actividad en horas crepusculares (Cáceres-Martínez et al., 2016; Zapata-Ríos et al., 2016; Ramírez-Mejía y Sánchez, 2016). Comprendiendo el uso del tiempo como un recurso ecológico según Kronfeld & Dayan, (2003) *D. pernigra* mostró en este estudio una tendencia por el uso de periodos nocturnos para realizar sus actividades. No obstante, el patrón de actividad de esta especie no es exclusivamente nocturno y se encontraron bajas proporciones de capturas positivas asociadas a horas del día. Esto puede ser explicado posiblemente a la plasticidad comportamental y carácter generalista de esta especie de Zarigüeya la cual se considera tolerante a la intervención antrópica y ambientes urbanos (Pérez-Hernández et al., 2016; Tardieu et al., 2017).

Es importante anotar el posible efecto de variables antrópicas sobre la distribución temporal de especies como esta, pues se ha demostrado que su frecuencia de actividad puede disminuir en presencia de especies domesticas como perros y gatos en horas de la madrugada (Tardieu et al., 2017).

Pese a que se evidenció ligera variación en la distribución temporal de esta especie, en términos de cambios en las proporciones de su actividad en función de algunas variables de intervención, el análisis estadístico mediante el modelo de regresión lineal, demostró que ninguna de las variables utilizadas explica significativamente la variación de su patrón de actividad a través de las áreas de estudio.

Dicho lo anterior, aunque no se descarta la necesidad de continuar asociando otras variables de intervención a las unidades de muestreo, es importante destacar que las especies que muestran una fuerte evitación de la presencia humana, a menudo se consideran en mayor necesidad de protección contra las perturbaciones que aquellas que no lo hacen (Gill et al., 2001). Por esto, el comportamiento generalista de esta especie y su tolerancia a los hábitats intervenidos (Pérez-Hernández et al., 2016; López-Barragán y Sánchez, 2017) pueden ser factores determinantes de la poca influencia de las variables de intervención antrópica en su patrón de actividad.

11 Conclusiones

- Se encontró que, para las zonas de estudio mencionadas, el Coatí de Montaña Occidental es una especie de mamífero nocturno con el pico de mayor actividad entre las 19:0-20:00h y altas proporciones de actividad en las horas de la madrugada en mayores proporciones. No obstante, su actividad no se restringió exclusivamente a horas de la noche por lo que es posible afirmar que esta especie utiliza con poca frecuencia horas crepusculares y del día para realizar sus actividades y su patrón de actividad no es netamente nocturno.
- El patrón de actividad de *Nasuella olivacea* se ve influenciado por variables de intervención del hábitat que determinan las proporciones de sus registros de actividad restringidos a zonas con distintas distancias a diferentes tipos de vías y poblados.
- Se infiere que el Coatí de Montaña incrementa su actividad nocturna como mecanismo de respuesta a las variables que mejor explican su distribución temporal para este estudio, siendo la distancia a vías tipo 3 y poblados las variables a las cuales responde esta especie mediante el incremento de la nocturnidad.
- En general los patrones de actividad identificados en función de las variables presentan segregación temporal por lo que se afirma que las variables determinan la cantidad de actividad del Coatí de montaña concentrada en zonas con mayor intervención en horas de la noche y zonas con menor intervención en horas del día para el caso de las vías tipo 2.
- La actividad humana y sus efectos derivados son un determinante de la distribución espacio-temporal de las especies como mecanismo para evitar el contacto con el ser humano. De tal manera, las variaciones en el patrón de actividad del Coatí de montaña en función de la actividad humana demarcan cambios en los porcentajes de actividad en ciertas horas de la noche, restringiéndose en periodos horarios específicos o disminuyendo la actividad paulatinamente a lo largo del gradiente de intervención humana.

- La Zarigüeya Orejiblanca Andina es una especie con un patrón de actividad regularmente nocturno con mayor uso de periodos de tiempo desde las 19:00 hasta las 23:00 h con mayores proporciones de captura. Su actividad disminuye gradualmente desde las 4:00h generando valles con bajas frecuencias de captura.
- Se infiere que la distribución temporal en el espacio de *Didelphis pernigra* no se ve significativamente influenciada por la intervención antrópica y sus derivados posiblemente debido a su carácter generalista y amplio margen de tolerancia a los hábitats intervenidos.
- Pese a que se encontró ligera variación en el patrón de actividad de *Didelphis pernigra* a lo largo de las áreas de estudio las variables de intervención seleccionadas no explican esta variación ni parecen incidir en la distribución temporal de esta especie por lo cual es necesario generar posteriores estudios donde se asocien distintas variables para determinar las causas de la variación temporal en el espacio de *D. pernigra*.

12 Recomendaciones

- Debido a que el análisis estadístico indicó que para *Nasuella olivacea* las variables distancia a vías tipo 3 y poblados explican el 40.7 % de variación en la nocturnidad para este estudio, el porcentaje restante es explicado aun por variables desconocidas, por lo tanto, es indispensable generar posteriores investigaciones asociando otro tipo de variables, que permitan determinar y explicar el efecto de la actividad antrópica sobre la distribución temporal en el espacio de mamíferos como el Coatí de Montaña.
- Se sugiere evaluar la variación de los patrones de actividad en función de otro tipo de vías y demás variables adyacentes a los sitios de estudio como variables del hábitat y características paisajísticas, con el fin de seguir generando información sobre la ecología temporal de *Nasuella olivacea*.
- Para el caso de *Didelphis pernigra* se recomienda definir y asociar a las unidades de muestreo otro tipo de variables que permitan explicar la variación de su patrón de actividad a lo largo de los sitios de estudio.
- Del mismo modo es importante continuar el levantamiento de información ecológica en esta especie de marsupial para determinar si su carácter generalista es un factor determinante de la poca influencia encontrada de la perturbación humana sobre su actividad temporal.
- Debido a que las escalas temporales en la distribución de las especies han recibido poca atención en el desarrollo de procesos de planificación ambiental, es relevante considerar el levantamiento de información sobre ecología temporal de la fauna silvestre, en la creación de esquemas de conservación como es el caso de los procesos de conectividad. Por lo tanto, se sugiere que la consideración de las variables que inciden en los patrones de actividad de las especies pueden mejorar el eje de conectividad estructural en una escala paisajística al momento de diseñar corredores ecológicos.
- Finalmente, se considera relevante ampliar este tipo de investigaciones no sólo a mamíferos sino otras especies neotropicales debido a la falta de

estos estudios en Colombia. Esto, con el fin de levantar información base para determinar la influencia de la actividad humana en los patrones de actividad de las especies y las implicaciones ecosistémicas asociadas a esta variación.

13 Literatura citada

- Alcaldía municipal de Medina. (2012). Plan integral de convivencia y seguridad ciudadana (2012-2015). Alcaldía Municipal de Medina. Medina, Colombia. 32 pp.
- Alcaldía municipal de Medina. (2001). Esquema de Ordenamiento Territorial. Alcaldía municipal de Medina. Medina, Colombia. 58 pp.
- Alcaldía municipal de Gachalá. (2008). Esquema de Ordenamiento Territorial. Alcaldía municipal de Gachalá. Gachalá, Colombia. 210 pp.
- Alcock, J. (1998). *Animal Behavior. An Evolutionary Approach*. 6th ed. Sunderland, UK: Sinauer Associates.
- Arias-Alzate, A., Delgado V., C., y Navarro, J. (2016). Nuevos registros de simpatria de *Nasua nasua* y *Nasuella olivacea* (Carnivora: Procyonidae) en el Valle de Aburrá (Antioquia) y anotaciones sobre sus distribuciones en Colombia. *Mammalogy Notes*, 3(1), 49-53.
- Anderson, R., y Wiens, J. (2017). Out of the dark: 350 million years of conservatism and evolution in diel activity patterns in vertebrates. *Evolution*, 71(8), 1944-1959.
- Balaguera-Reina, A., Cepeda, A., Zárrate-Charry, D., y González-Maya, J.F. (2009). The state of knowledge of Western Mountain Coati *Nasuella olivacea* in Colombia, and extent of occurrence in the Northern Andes. *Small Carnivore Conservation*, 41, 35-40.
- Cáceres-Martínez, H., Acevedo, A., y González-Maya, J.F. (2016). Terrestrial medium and large-sized mammal's diversity and activity patterns from Tamá National Natural Park and buffer zone. *Therya*, 7(2), 285-298.
- Cámara de comercio de Bogotá. (2009). Plan de desarrollo turístico de la provincia del Guavio. Cámara de comercio de Bogotá. Bogotá D.C., Colombia 49 pp.

- Carothers, J., y Jaksic, F. (1984). Time as a niche difference: the role of interference competition. *Oikos*, 42(3), 403-406.
- Castro-Arellano, I. (2010). Cronoecología y su aplicación al estudio de mamíferos. *Revista Mexicana de Mastozoología*, 14(4), 4-6.
- Cortés, M., y Briones, M. (2014). Diversidad, abundancia relativa y patrones de actividad de mamíferos medianos y grandes en una selva seca del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Revista de Biología Tropical*, 62(4), 1433-1448.
- Corzo, G., Ramírez, W., Salamanca, B., Londoño, M., C., Fonseca, C., Castellanos, C., y otros. (2010). Planeación ambiental para la conservación de la biodiversidad en las áreas operativas de Ecopetrol localizadas en el Magdalena Medio y los Llanos Orientales. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Ecopetrol S.A. Bogotá D.C., Colombia. 28 pp.
- Creel, S., y Christianson, D. (2007). Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in ecology and evolution*, (23), 194-201.
- Daan, S. (1981). Adaptive daily strategies in: J. Achoff (4th edition). Handbook of Behavioral Neurobiology. (pp. 275). New York, United States: Springer.
- Delgado, V., C., Arias-Alzate, A., Botero, S., y Sánchez-Londoño, J. (2011). Behaviour of the Tayra *Eira barbara* near Medellín, Colombia: preliminary data from a video-capturing survey. *Small Carnivore Conservation*, 44, 19-21.
- Dominoni, M., Borniger, C., y Nelson, J. (2016). Light and night, clocks and health: From humans to wild organisms. *Biology Letters*, 12, 1-3.
- Doormaal, N., Ohashi, H., Koike, S., y Kaji, K. (2015). Influence of human activities on the activity patterns of japanes sika deer (*Cervus nippon*) and wild boar (*Sus scrofa*) in central Japan. *European Journal of Wildlife Research*, 61, 517-527.

- Downes, S. (2001). Trading heat and food for safety: costs of predator avoidance in a lizard. *Ecology*, 82, 2870-2881.
- Etter, A. (1993). Diversidad ecosistémica en Colombia hoy. Nuestra diversidad biótica. CEREC y Fundación Alejandro Ángel Escobar. Bogotá D.C., Colombia. 43-61 pp.
- Fundación Jaime Duque. (2017). Informe de gestión. Fundación Jaime Duque. Tocancipá, Colombia. Pp 34.
- Frid, A., y Dill, L. (2002). Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, 6(1), 1-11.
- Gaynor, M., Cheryl, E., Carter, N., y Brahares, J. (2018). The influence of human disturbance on wildlife nocturnality. *Science*, 360, 1332-1335.
- Gobernación de Cundinamarca, (2013). Análisis de situación de salud con el modelo de los determinantes sociales de salud. Gobernación de Cundinamarca. Bogotá, Colombia. 19 pp.
- Gompper, E. (1996). Sociality and asociality in White-nosed coatis (*Nasua narica*): foraging costs and benefits. *Behavioral ecology*, 7, 254-263.
- González-Maya, J., F., Schipper J., y Benítez, A. (2009). Activity patterns and community ecology of small carnivores in the Talamanca region, Costa Rica. *Small Carnivore Conservation*, 41, 9-14.
- González-Maya, J., F., Zárrate, D., Vela, M., Jiménez, J., y Gómez, D. (2015). activity patterns of tayra (*Eira Barbara*) populations from Costa Rica and Colombia: evidence of seasonal effects. *Biodiversidad Neotropical*, 5(2), 96-104.
- González-Maya, J.F. Reid, F. y Helgen, K. (2016). *Nasuella olivacea*. The IUCN Red List of Threatened Species. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. Recuperado de: <https://www.iucnredlist.org/species/72261737/45201571>.

- Gill, A., Norris, K., y Sutherland, J. (2001). Why behavioural responses may not reflect the population consequences of human disturbance. *Biological Conservation*, 97, 265-268.
- Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California thrasher. *The American Ornithologists Union*, 34(4), 427–433.
- Hutchinson, E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, 415-427.
- Hertel, G., Swenson, E., y Bischof, R. (2017). A case for considering individual variation in diel activity patterns. *Behavioral Ecology*, 28(6), 1524-1531.
- Hewitt, M., y Butlin, K. (1997). Causes and Consequences of Population Structure. In: J. Krebs, y N. Davies. (4th edition). *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach* (pp 350-352). Victoria-Australia: Blackwell Publishing.
- Hebblewhite, M., White, A., Nietvelt, G., McKenzie, A., Hurd, E., y otros. (2004). Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology*, 86(8), 2135-2144.
- Helgen, K., Kays, R., Helgen, L., Tsuchiya-Jerep, M., Pinto, C., Koepfli, K., y otros. (2009). Taxonomic boundaries and geographic distributions revealed by an integrative systematic overview of the mountain coatis, *Nasuella* (Carnivora: Procyonidae). *Small Carnivore Conservation*, 41, 65-74.
- Huijbers, M., Schlacher, A., Schoeman, D., Weston, M., y Connolly, M. (2013). Urbanisation alters processing of marine carrion on Sandy beaches. *Landscape and urban planning*, 119, 1-8.
- Instituto Geográfico Agustín Codazzi (IGAC) (2016). Cartografía básica digital integrada. República de Colombia. Escala 1:100.000. I.G.A.C. (IGAC). Bogotá, Colombia, IGAC.
- Jiménez-Alvarado, J.S., Tovar, V., Muñoz-Rojas, D., Sánchez-Muñoz, M., Moreno-Díaz, C., y González-Maya, J.F. (2017). Monitoreo y Caracterización de los Mamíferos Medianos Presentes en el Bioparque Wakatá, Parque

- Jaime Duque, Colombia. Parque Jaime Duque y Proyecto de Conservación de Aguas y Tierras ProCAT Colombia. Bogotá, Colombia. 17 pp.
- Krebs, J., y Davies, N. (1993). *An Introduction to Behavioural Ecology*. Victoria, Australia: Blackwell Publishing.
- Kronfeld, N., y Einat, H. (2011). Circadian rhythms and depression: Human psychopathology and animal models. *Neuropharmacology*, 62(1), 1-14.
- Kronfeld, N., y Tamar, D. (2003). Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34, 153-181.
- Lemos, B., y Cerqueira, R. (2002). Morphological differentiation in the white-eared opossum group (Didelphidae: *Didelphis*). *Journal of Mammalogy*, 83(2), 354-369.
- Lucherini, M., Reppucci, J., Walker, R., Villalba, L., Wurstten, A., y otros. (2009). Activity patterns segregation of carnivores in the high Andes. *Journal of Mammalogy*, 90(6), 1404-1409.
- Lozano, A. (2010). Abundancia relativa y distribución de mamíferos medianos y grandes en dos coberturas vegetales en el Santuario de Fauna y Flora Otún Quimbaya mediante el uso de cámaras trampa. Universidad Javeriana. Bogotá D.C., Colombia.
- Lopez-Barragán, C., y Sanchez, F. (2017). Food selection and predation risk in the Andean white-eared opossum (*Didelphis pernigra* Allen, 1900) in a suburban area of Bogotá, Colombia. *Mammalian Biology*, 86, 79-83.
- Ojeda, D., Barbosa, C., Pinto, J., Cardona, M., Cuellar, M., y otros. (2001). Ecosistemas, 278-340, en: Leyva, P. *El medio ambiente en Colombia*. Bogotá D.C., Colombia.
- Paine, T. (1980). Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology*, 49, 667-685.

- Pengelley, T., y Asmundson, J. (1971). Relojes Biológicos Anuales. En: O. Wilson y T. Eisner. Comportamiento animal (pp 127). Massachusetts, Estados Unidos: H. Blume.
- Perez-Hernandez, R., Solari, S., Tarifa, T. y Lew, D. (2016). *Didelphis pernigra*. The IUCN Red List of Threatened Species. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. Recuperado de: <https://www.iucnredlist.org/species/136395/22176668>.
- Preisser, L., Bolnick, D., y Bernad, F. (2005). Scared to death? the effects of intimidation and consumption in predator–prey interactions. *Ecology*, 86, 501-509.
- ProCAT Colombia y CORPOGUAVIO. (2015). Análisis de conectividad ecológica usando mamíferos como herramientas de gestión entre los Farallones de Medina / Gachalá y el PNN Chingaza. Proyecto de Conservación de Aguas y Tierras – ProCAT Colombia, Corporación Autónoma Regional del Guavio – CORPOGUAVIO. Gachalá, Cundinamarca, Colombia. 105 pp.
- ProCAT Colombia y CORPOGUAVIO. (2015). Diagnóstico y propuesta de mitigación a la problemática de conflictos ocasionados por Jaguar (*Panthera onca*) y Puma (*Puma concolor*) en la jurisdicción de la Corporación Autónoma Regional del Guavio–CORPOGUAVIO, departamento de Cundinamarca. Informe Técnico Final. Proyecto de Conservación de Aguas y Tierras – ProCAT Colombia, The Sierra To Sea Institute – S2S, Corporación Autónoma Regional del Guavio–CORPOGUAVIO. Bogotá, Colombia. 98 pp.
- Ramírez-Chaves, H., Suárez-Castro, F., y González-Maya J.F. (2016). Cambios recientes a la lista de mamíferos de Colombia. *Mammalogy notes*, 3(1), 1-21.
- Raap, T., Pixten, R., y Eens, M. (2015). Light pollution disrupts sleep in free-living animals. *Scientific Reports*, 5, 1-8.
- Ricklefs, E. (2009). Evolutionary diversification, coevolution between populations and their antagonists, and the filling of niche space. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(4), 1265-1272.

- Rademaker, V., y Cerquera, R. (2002). Variation in the latitudinal reproductive patterns of the genus *Didelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae). *Austral Ecology*, 31, 337-342.
- Ramirez-Mejia, F., y Sanchez, F. (2016). Activity patterns and habitat use of mammals in an Andean forest and a *Eucalyptus* reforestation in Colombia. *Histryx, the Italian Journal of Mammalogy*, 27(2), 1-6.
- Rodríguez-Bolaños, A., Cadena, A., y Sánchez, P. (2000). Trophic characteristics in social groups of the Mountain coati, *Nasuella olivacea* (Carnivora: Procyonidae). *Small Carnivore Conservation*, 23, 1-25.
- Rodríguez-Bolaños, A., Sánchez, P., y Cadena, A. (2003). Patterns of activity and home range of Mountain Coati *Nasuella olivacea*. *Small Carnivore Conservation*, 29, 16-19.
- Rogala, J., Hebblewhite, M., Whittington, J., White, C.A., Coleshill, J., y Musiani, M. (2011). Human activity differentially redistributes large mammals in the Canadian Rockies national parks. *Ecology and Society*, 16(3), 1-16.
- Rowcliffe, J. M., Kays, R., Kranstauber, B., Carbone, C., y Jansen, A. (2014). Quantifying levels of animal activity using camera trap data. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 1170-1179.
- Russell, K. (1981). Exclusion of Adult Male Coatis from Social Groups: Protection from predators. *Journal of Mammalogy*, 62(1), 206-208.
- Sanderson, W., Malanding, J., Levy, A., Redford, H., Wannebo, A., y Woolmer, G. (2002). The Human Footprint and the Last of the Wild. *BioScience*, 52(10), 891-904.
- Santos, T., y Telleria, J. (2006). Perdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas*, 15(2), 3-12.
- Shamoon, H., Maor, R., Saltz, D., y Dayan, T. (2018). Increased mammal nocturnality in agricultural landscapes results in fragmentation due to cascading effects. *Biological Conservation*, 226, 32-41.

- Scott, D. (1979). On Optimal and Data-Based Histograms. *Biometrika*, 66(3), 605-610.
- Schoener, T. (1974). A Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185, 27-39.
- Solari, S., Muñoz-Saba, Y., Rodríguez-Mahecha, J., Defler, T., Ramírez-Chaves, E., y otros. (2013). Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. *Mastozoología Neotropical*, 20, 301-365.
- Swan, E., Hass, C., Dalton, D., y Wolf, A. (2004). Infrared-triggered cameras for detecting wildlife: an evaluation and review. *Wildlife Society Bulletin*, 32(2), 357-365.
- Smith., T y Smith, L. (2007). *Ecología*. Madrid, España: Pearson.
- Venter, O., Sanderson, W., Magrach A., Allan, R., Beher J., Jones, R., y otros. (2016). Sixteen years of change in the global terrestrial human footprint and implications for biodiversity conservation. *Nature communications*, 7, 1-10.
- Vitousek, P. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277, 494-499.
- Wand, M.P. (1997). Data-Based Choice of Histogram Bin Width. *The American Statistician*, 51(1), 59-64.