

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA
LA MOLINA**

FACULTAD DE CIENCIAS



**"LA COMUNIDAD DE MAMÍFEROS ARBÓREOS Y SU
ESTRATIFICACIÓN VERTICAL EN EL ÁMBITO DE LA ESTACIÓN
BIOLÓGICA COCHA CASHU, PARQUE NACIONAL MANU"**

Presentada por:

DIEGO JOSÉ BALBUENA DE LOS RÍOS

Tesis para Optar Título Profesional de:

BIÓLOGO

Lima – Perú

2023

Document Information

Analyzed document	Diego José Balbuena De los Ríos Tesis.pdf (D158204658)
Submitted	2023-02-09 03:12:00
Submitted by	Liz Zaida Castañeda Córdova
Submitter email	lizcastaneda@lamolina.edu.pe
Similarity	0%
Analysis address	lizcastaneda.unalm@analysis.arkund.com

Sources included in the report

Entire Document

UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA LA MOLINA FACULTAD DE CIENCIAS "LA COMUNIDAD DE MAMÍFEROS ARBÓREOS Y SU ESTRATIFICACIÓN VERTICAL EN EL ÁMBITO DE LA ESTACIÓN BIOLÓGICA COCHA CASHU, PARQUE NACIONAL MANU" TESIS PARA OPTAR TÍTULO DE BIÓLOGO DIEGO JOSÉ BALBUENA DE LOS RÍOS LIMA – PERÚ 2023 La UNALM es titular de los derechos patrimoniales de la presente investigación (Art. 24 - Reglamento de Propiedad Intelectual) UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA LA MOLINA FACULTAD DE CIENCIAS "LA COMUNIDAD DE MAMÍFEROS ARBÓREOS Y SU ESTRATIFICACIÓN VERTICAL EN EL ÁMBITO DE LA ESTACIÓN BIOLÓGICA COCHA CASHU, PARQUE NACIONAL MANU" Presentada por: DIEGO JOSÉ BALBUENA DE LOS RÍOS Tesis para Optar el Título Profesional de: BIÓLOGO Sustentada y aprobada por el siguiente jurado: _____ Mg. Sc. Diana Zulema Quinteros Carlos PRESIDENTE _____ Mg. Sc. Juan Jesús Torres Guevara MIEMBRO _____ Mg. Sc. Pedro Vásquez Ruesta MIEMBRO _____ Mg.

Sc. Liz Zaida Castañeda Córdova ASESORA

AGRADECIMIENTOS Agradezco al equipo de San Diego Zoo Global Peru y SDZG, en especial a Mark Bowler y Mathias Tobler, quienes me permitieron ser parte de este proyecto y me guiaron en el inicio de mi carrera profesional. A Alberto Escudero, experto en escalada. A Salomón, Álvaro, Juan, y demás miembros de la Comunidad Nativa Tsirerishi. A Liz Castañeda, quien fue mi guía durante el largo proceso de la elaboración de la tesis. ¡Gracias por la paciencia y el empuje! A Melissa Merrick y John L. Koprowski, especialistas quienes me ayudaron en la determinación de las ardillas; y Jan Vermeer, quien ayudó en la determinación de los monos tocones. A Tremaine Gregory y Alfonso Alonso, quienes me guiaron profesionalmente y me incentivaron a finalizar este trabajo. A mi familia.

i	ÍNDICE GENERAL RESUMEN.....	viii	ABSTRACT.....
ix	I. INTRODUCCIÓN	1	II. REVISIÓN DE LITERATURA
3	2.1. RIQUEZA DE ESPECIES	3	2.2. RIQUEZA DE MAMÍFEROS ARBÓREOS
3	2.3. CÁMARAS TRAMPA ARBÓREAS.....	5	2.4. ESTRATIFICACIÓN VERTICAL DEL DOSEL
6	2.5. COMUNIDAD DE MAMÍFEROS ARBÓREOS	7	2.5.1. Huamburushu (Leopardus wiedii)
7	2.5.2. Manco (Eira barbara)	7	2.5.3. Olingo (Bassaricyon alleni)
8	2.5.4. Chosna (Potos flavus)	8	2.5.5. Achuni (Nasua nasua)
9	2.5.6. Zarigüeya lanuda (Caluromys lanatus)	9	2.5.7. Zarigüeya de hombros negros (Caluromysiops irrupta).....
9	2.5.8. Intuto (Didelphis marsupialis)	10	2.5.9. Zarigüeya de cola tupida (Glironia venusta)
10	2.5.10. Perezoso de tres dedos (Bradypus variegatus)	10	2.5.11. Perezoso de dos dedos (Choloepus hoffmanni)
10	2.5.12. Serafín (Cyclopes thomasi)	11	

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA
LA MOLINA**

FACULTAD DE CIENCIAS

**"LA COMUNIDAD DE MAMÍFEROS ARBÓREOS Y SU
ESTRATIFICACIÓN VERTICAL EN EL ÁMBITO DE LA ESTACIÓN
BIOLÓGICA COCHA CASHU, PARQUE NACIONAL MANU"**

Presentada por:

DIEGO JOSÉ BALBUENA DE LOS RÍOS

Tesis para Optar el Título Profesional de:

BIÓLOGO

Sustentada y aprobada por el siguiente jurado:

Ph.D. Diana Zulema Quinteros Carlos
PRESIDENTE

Mg. Sc. Pedro Gonzalo Vásquez Ruesta
MIEMBRO

Maest.Cs. Juan Jesús Torres Guevara
MIEMBRO

Mg. Sc. Liz Zaida Castañeda Córdova
ASESORA

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al equipo de San Diego Zoo Global Peru y SDZG, en especial a Mark Bowler y Mathias Tobler, quienes me permitieron ser parte de este proyecto y me guiaron en el inicio de mi carrera profesional.

A Alberto Escudero, experto en escalada. A Salomón, Álvaro, Juan, y demás miembros de la Comunidad Nativa Tsirerishi.

A Liz Castañeda, quien fue mi guía durante el largo proceso de la elaboración de la tesis. ¡Gracias por la paciencia y el empuje!

A Melissa Merrick y John L. Koprowski, especialistas quienes me ayudaron en la determinación de las ardillas; y Jan Vermeer, quien ayudó en la determinación de los monos tocones.

A Tremaine Gregory y Alfonso Alonso, quienes me guiaron profesionalmente y me incentivaron a finalizar este trabajo.

A mi familia.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	VII
ABSTRACT	VIII
I. INTRODUCCIÓN	1
II. REVISIÓN DE LITERATURA	3
2.1. RIQUEZA DE ESPECIES	3
2.2. RIQUEZA DE MAMÍFEROS ARBÓREOS	3
2.3. CÁMARAS TRAMPA ARBÓREAS.....	5
2.4. ESTRATIFICACIÓN VERTICAL DEL DOSEL	6
2.5. COMUNIDAD DE MAMÍFEROS ARBÓREOS	7
2.5.1. Huamburushu (<i>Leopardus wiedii</i>)	7
2.5.2. Manco (<i>Eira barbara</i>)	7
2.5.3. Olingo (<i>Bassaricyon alleni</i>)	8
2.5.4. Chosna (<i>Potos flavus</i>)	8
2.5.5. Achuni (<i>Nasua nasua</i>)	9
2.5.6. Zarigüeya lanuda (<i>Caluromys lanatus</i>)	9
2.5.7. Zarigüeya de hombros negros (<i>Caluromysiops irrupta</i>).....	9
2.5.8. Intuto (<i>Didelphis marsupialis</i>)	10
2.5.9. Zarigüeya de cola tupida (<i>Glironia venusta</i>)	10
2.5.10. Perezoso de tres dedos (<i>Bradypus variegatus</i>)	10
2.5.11. Perezoso de dos dedos (<i>Choloepus hoffmanni</i>)	10
2.5.12. Serafín (<i>Cyclopes thomasi</i>)	11
2.5.13. Shiwi (<i>Tamadua tetradactyla</i>)	11
2.5.14. Cotomono (<i>Alouatta seniculus</i>)	11
2.5.15. Maquisapa (<i>Ateles chamek</i>)	12
2.5.16. Mono choro (<i>Lagothrix cana</i>)	12
2.5.17. Musmuqui (<i>Aotus nigriceps</i>)	12
2.5.18. Supay pichico (<i>Callimico goeldii</i>)	13
2.5.19. Leoncito (<i>Cebuella pygmaea</i>)	13
2.5.20. Machín blanco (<i>Cebus cuscinus</i>)	13
2.5.21. Pichico común (<i>Leontocebus weddelli</i>)	14

2.5.13. Shiwi (<i>Tamadua tetradactyla</i>)	11
2.5.14. Cotomono (<i>Alouatta seniculus</i>)	11
2.5.15. Maquisapa (<i>Ateles chamek</i>)	12
2.5.16. Mono choro (<i>Lagothrix cana</i>)	12
2.5.17. Musmuqui (<i>Aotus nigriceps</i>)	12
2.5.18. Supay pichico (<i>Callimico goeldii</i>)	13
2.5.19. Leoncito (<i>Cebuella pygmaea</i>)	13
2.5.20. Machín blanco (<i>Cebus cuscinus</i>)	13
2.5.21. Pichico común (<i>Leontocebus weddelli</i>)	14
2.5.22. Pichico emperador (<i>Saguinus imperator</i>)	14
2.5.23. Pichico barba blanca (<i>Saguinus mystax</i>)	14
2.5.24. Mono fraile (<i>Saimiri boliviensis</i>)	14
2.5.25. Machín negro (<i>Sapajus macrocephalus</i>)	15
2.5.26. Huapo negro (<i>Pithecia irrorata</i>)	15
2.5.27. Tocón colorado (<i>Plecturocebus toppini</i>)	16
2.5.28. Tocón (<i>Plecturocebus urubambensis</i>)	16
2.5.29. Puercoespín (<i>Coendou bicolor</i>)	16
2.5.30. Puercoespín enano (<i>Coendou cf. ichillus</i>)	17
2.5.31. Ardilla enana (<i>Microsciurus flaviventer</i>)	17
2.5.32. Ardilla boliviana (<i>Sciurus ignitus</i>)	18
2.5.33. Ardilla roja (<i>Sciurus spadiceus</i>)	18
2.6. ESTRATIFICACIÓN DE LA COMUNIDAD DE MAMÍFEROS	
ARBÓREOS.....	19
2.6.1. Estratificación temporal.....	19
2.6.2. Estratificación por gremios alimenticios.....	20
2.6.3. Estratificación vertical.....	20
III. METODOLOGÍA.....	22
3.1. ÁREA DE ESTUDIO	22
3.2. ESTRATOS DEL DOSEL Y SELECCIÓN DE ÁRBOLES	23
3.3. CÁMARAS TRAMPA Y PROCESAMIENTO DE IMÁGENES.....	23
3.3.1. Configuración e instalación.....	23
3.3.2. Organización de imágenes e identificación de especies.....	25
3.4. HIPÓTESIS	25

3.5.	RIQUEZA DE ESPECIES	26
3.6.	ESTRATIFICACIÓN DE LA COMUNIDAD DE MAMÍFEROS ARBÓREOS.....	26
3.6.1.	Estratificación temporal.....	26
3.6.2.	Gremios alimenticios y masa corpora.....	27
3.6.3.	Estratificación vertical.....	29
IV.	RESULTADOS Y DISCUSIÓN	30
4.1.	RESULTADOS	30
4.1.1.	Riqueza de especies.....	30
4.1.2.	Estratificación de la comunidad de mamíferos arbóreos.....	32
4.1.2.1.	Estratificación temporal.....	32
4.1.2.2.	Gremios alimenticios y masa corporal.....	33
4.1.2.3.	Estratificación vertical.....	37
4.2.	DISCUSIÓN	41
4.2.1.	Riqueza de especies	41
4.2.2.	Estratificación en el dosel.....	44
4.2.2.1.	El dosel durante el día.....	45
4.2.2.2.	El dosel durante la noche.....	48
4.2.2.3.	El dosel durante el crepúsculo.....	50
V.	CONCLUSIONES	52
VI.	RECOMENDACIONES	53
VII.	BIBLIOGRAFÍA	55
VIII.	ANEXOS	73

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Riqueza de especies de mamíferos arbóreos identificables por cámaras trampa esperada para Cocha Cashu (Pitman <i>et al.</i> 2003). Algunos nombres han sido actualizados.....	4
Tabla 2: Riqueza de especies de mamíferos arbóreos identificables por cámaras trampa en la Estación Biológica Cocha Cashu, entre agosto del 2016 y febrero del 2017.....	30
Tabla 3: Hábito diario de las especies de mamíferos arbóreos de la EBCC registrados entre setiembre del 2016 y febrero del 2017	32
Tabla 4: Gremio alimenticio y masa corporal de los mamíferos arbóreos de la EBCC registrados entre setiembre del 2016 y febrero del 2017.....	33

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Puntos de la red TEAM alrededor de la EBCC	22
Figura 2: Cámara trampa montada en soportes en L	24
Figura 3: Curva de acumulación de especies de mamíferos arbóreos no voladores identificables por cámaras trampa en la EBCC. La línea negra horizontal marca el número de especies captadas por las cámaras trampa durante este muestreo (n = 28).....	31
Figura 4: Distribución temporal de los distintos gremios alimenticios por a) número de especies y b) número de eventos. Para el número de especies se excluyó el hábito crepuscular debido a su corto rango de horas, y se incluyó al catameral dentro de diurno y nocturno.....	35
Figura 5: Porcentaje de cada categoría de masa corporal y su distribución en cada periodo del día.....	36
Figura 6: Distribución vertical de la comunidad de mamíferos arbóreos de la EBCC en el dosel por masa corporal durante a) el día, b) la noche y c) el crepúsculo	38
Figura 7: Distribución vertical de los distintos gremios alimenticios durante a) el día, b) la noche y c) el crepúsculo, medida en porcentaje de eventos por estrato.....	40

ÍNDICE DE ANEXOS

ANEXO 1: Imágenes de las especies registradas por cámaras trampa en el dosel del ámbito de la EBCC	73
ANEXO 2. Total de eventos diurnos y nocturnos en los distintos estratos, y su proporción (eventos/100 días-cámara)	77
ANEXO 3. Tabla de uso del dosel y grupo trófico reportado por Janson & Emmons (1990) de los mamíferos arbóreos no voladores registrados en este muestreo, modificado. Uso de dosel: F = árboles frutales, St = sotobosque (<5m), DB = dosel bajo (5-25m), DA = dosel alto (>25m). Recursos alimenticios: Fp = pulpa de frutos, I = invertebrados, N = néctar, Hj = hojas, Fi = frutos inmaduros, Se = semillas, V = vertebrados, Sa = savia, Ho = hormigas	79
ANEXO 4. Machín negro (<i>Sapajus macrocephalus</i> , A) siendo ahuyentado por un puercoespín enano (<i>Coendou cf. ichillus</i> , B)	80

RESUMEN

La Estación Biológica Cocha Cashu ha sido estudiada por más de 50 años; sin embargo, no se había realizado un estudio en el dosel con cámaras trampa. La presente investigación tuvo como objetivo el monitoreo de la comunidad de mamíferos arbóreos con estos equipos para caracterizar su riqueza, generar nuevos registros y diferenciar su actividad en dos estratos del dosel, durante los distintos periodos del día. Se instalaron 60 cámaras trampa en 30 puntos separados por 1.5 Km de distancia formando una grilla, una en el dosel alto (25m+) y otra en el bajo (15-25m de altura), por un periodo de 6861 días-cámara abarcando la temporada seca y la de lluvias. Se registraron 27 especies de mamíferos arbóreos, siendo una de estas, el puercoespín enano *Coendou cf. ichillus*, un posible nuevo registro para el Parque Nacional del Manu. La comunidad de mamíferos arbóreos presentó una marcada estratificación temporal entre el día y la noche, mientras que el crepúsculo fue un periodo de transición sin diferencia significativa a los otros periodos. Se determinó también que la masa corporal y grupo trófico de las especies influyó en su actividad temporal y su uso de los distintos estratos del dosel.

Palabras clave: especies simpátricas, fototrampeo arbóreo, dosel, cámaras trampa, estratificación vertical, Parque Nacional del Manu

ABSTRACT

Cocha Cashu Biological Station has been studied for more than 50 years; however, a study had not been conducted in the canopy with camera traps. The objective of this research was to monitor the arboreal mammal community with this equipment in order to characterize their richness, generate new records and differentiate their activity in two strata of the canopy, during different periods of the day. Sixty camera traps were installed at 30 points separated by 1.5 km, forming a grid, one in the high canopy (25m+) and the other in the low canopy (15-25m high), for a period of 6861 camera-days covering the dry and rainy seasons. Twenty-seven species of arboreal mammals were recorded, one of which, the dwarf porcupine *Coendou* cf. *ichillus*, is a possible new record for Manu National Park. The arboreal mammal community presented a marked temporal stratification between day and night, while twilight was a transition period with no significant difference to the other periods. It was also determined that the body mass and trophic group of the species influenced their temporal activity and their use of the different canopy strata.

Keywords: sympatric species, arboreal camera-trapping, canopy, camera traps, vertical stratification, Manu National Park

I. INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales amazónicos son focos de biodiversidad vegetal y animal, además de uno de los ecosistemas más biodiversos del mundo (Brooks *et al.* 2006; Ceballos y Ehrlich 2006; Mittermeier *et al.* 1998; Myers 1988). Éstos han sido estudiados durante décadas y a pesar de esto se siguen descubriendo nuevas especies constantemente. Solo en los dos años previos al monitoreo (2014 y 2015) se describieron 381 nuevas especies en la Amazonía: 216 especies de plantas, 93 especies de peces, 32 especies de anfibios, 19 especies de reptiles, una especie de ave y 20 especies de mamíferos (Valsecchi *et al.* 2017). Lamentablemente, esta riqueza de biodiversidad que va acompañada de riqueza de recursos, también va acompañada de conflictos sociales (Vasquez 2014).

La Amazonía peruana, en los últimos años, ha sido deforestada de manera alarmante. Los impulsores de este impacto han sido: la agricultura, la ganadería, la minería, y los caminos y carreteras (Finer y Mamani 2018). Hasta el 2019, antes de la temporal expulsión de los mineros informales de La Pampa, la deforestación por la minería aurífera en Madre de Dios alcanzó picos históricos (Finer y Mamani 2019); no obstante, luego de ser expulsada de esta zona, la minería se abre paso en nuevos lugares (Finer y Mamani 2021). Esta continua pérdida de hábitat no solo amenaza a las poblaciones humanas locales que viven de los ríos, sino también a la flora y fauna. Las áreas naturales protegidas, y en especial los parques nacionales, nos muestran cómo interacciona el ecosistema amazónico de manera casi natural, con una perturbación antropogénica mínima; por ello, es necesario estudiarlos a profundidad y entender las relaciones e interacciones que en estos ocurren para tener una línea base apropiada a la cual comparar zonas impactadas y zonas en regeneración.

En el Parque Nacional del Manu (PNM), a lo largo del Río Manu, viven comunidades nativas de distintas etnias, como las comunidades Machiguengas de Tayacome, Yomibato, y Tsirerishi (antes Maizal), y pueblos indígenas en aislamiento y contacto inicial (PIACI) de otras etnias, como la Mascho-Piro y la Yora (Ráez Luna y Soria 2018).

Los mamíferos arbóreos constituyen aproximadamente el 30 por ciento de carne de la dieta de las comunidades Machiguengas del PNM (Ohl-Schacherer *et al.* 2007), por lo que el SERNANP presenta interés en estudiar más a fondo los principales primates objeto de la cacería de subsistencia: el maquisapa (*Ateles chamek*) y el mono choro (*Lagothrix cana*) (SERNANP 2014, 2018).

Dentro del PNM se encuentra la Estación Biológica Cocha Cashu (EBCC), la cual fue fundada en 1969 y desde entonces se han llevado exhaustivos estudios del ecosistema (Ahumada *et al.* 2011; Duellman y Thomas 1996; Janson y Emmons 1990; Munn y Terborgh 1979; Stevens 1975; Terborgh 1983; Willard 1979), dando como resultado importantes publicaciones y conocimiento sobre la dinámica, ecología, y diversidad de los bosques amazónicos. El ámbito de la EBCC es uno de los bosques tropicales más conservados del mundo, ya que se encuentra dentro de un parque nacional, y no se realizan actividades de caza por las comunidades Machiguengas gracias a un acuerdo (Ráez Luna y Soria 2018); siendo los PIACI los únicos que cazarían en la zona.

Las características únicas del bosque que rodea a la EBCC las hacen el lugar perfecto para realizar monitoreos en forma de línea base. Ya que los mamíferos arbóreos, en general, han sido poco estudiados (Kays y Allison 2001) y son los más afectados por las actividades antropogénicas (Whitworth *et al.* 2019) que cada vez van aumentando, realizar un monitoreo de esta comunidad en la EBCC fue necesario ahora más que nunca.

Este estudio fue parte de un proyecto más amplio titulado "Monitoreo de mamíferos arbóreos en el Parque Nacional del Manu usando cámaras trampa" (Resolución N° 10-2016-SERNANP- PNM-JEF). El objetivo general del presente estudio fue caracterizar la riqueza y estratificación vertical de las especies de mamíferos arbóreos medianos que habitan el dosel del bosque que rodea la EBCC, mediante un novedoso método de muestreo. Además, presentan cuatro objetivos específicos: 1) caracterizar la riqueza de especies de la comunidad de mamíferos arbóreos identificables por fototrampeo de la EBCC, 2) probar un nuevo método de muestreo que podría identificar nuevas especies arbóreas, o nuevos registros, en la EBCC, 3) diferenciar su actividad entre los tres periodos del día (diurno, nocturno, crepuscular) y 4) determinar si existe diferenciación en el uso de estratos verticales entre especies simpátricas de la comunidad de mamíferos arbóreos de la EBCC.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. Riqueza de especies

La riqueza de especies se puede definir como «el número total de especies diferentes en la comunidad» (Campbell y Reece 2005:1165). Este número se puede especificar de acuerdo con la comunidad a la que se refiere. Por ejemplo, si se habla de la comunidad de mamíferos terrestres y arbóreos de los alrededores de la EBCC y el Puesto de Control Pakitza, la riqueza de esta es de 86 especies (Pitman, Beck, y Velazco 2003).

2.2. Riqueza de mamíferos arbóreos

El PNM cuenta con una gran diversidad de mamíferos arbóreos, variable de acuerdo con los cambios taxonómicos que se llevan a cabo. Muchas de estas especies, en general las de mayor tamaño corporal, son cazadas a lo largo de la Amazonía (Peres 1990; Peres y Dolman 2000). Dentro del PNM, a lo largo del Río Manu, las comunidades nativas Machiguengas realizan actividades de cacería de subsistencia con arco y flecha, y los mamíferos arbóreos constituyen casi el 30 por ciento de las carnes de su dieta, siendo los primates grandes como los maquisapas (*Ateles chamek*) y monos choros (*Lagothrix cana*) los más cazados (Ohl-Schacherer *et al.* 2007). El Plan Maestro del PNM (SERNANP 2014, 2018) enfatiza el interés de estudiar a estos primates debido a ser especies paraguas, ya que su conservación, al tener un amplio rango de distribución, protegería también a las demás especies con las que comparten el hábitat.

Comparado a los primates, otras especies de mamíferos arbóreos han sido poco estudiadas (Kays y Allison 2001). Los chosnas (*Potos flavus*), por ejemplo, por su hábito arbóreo y nocturno, no son registrados fácilmente en muestreos usando métodos tradicionales (Bowler *et al.* 2016; Schipper 2007; Whitworth *et al.* 2016); sin embargo, al monitorear la actividad arbórea usando cámaras trampa, los registros de esta especie pueden conformar casi un

cuarto de la actividad total en el dosel (Balbuena *et al.* 2019; Bowler *et al.* 2016). De manera similar, otros mamíferos arbóreos nocturnos como el olingo (*Bassaricyon alleni*), el puercoespín enano (*Coendou ichillus*) y la zarigüeya lanuda (*Caluromys lanatus*), han sido muy poco estudiados a pesar de ser muy comunes y activas en el dosel durante la noche (Gregory *et al.* 2022). Según relató un miembro de la Comunidad Nativa Tsirerishi, también se han visto primates similares a «maquisapas grandes y sin cola que rompen palmeras a la mitad para comerse el cogollo» (Salomón, com pers). De las 86 especies de mamíferos de la lista de Pitman *et al.* (2003), la riqueza de mamíferos arbóreos (de actividad predominantemente arbórea) y escansoriales (adaptadas a moverse por el suelo y el dosel) de la zona de influencia de la EBCC y el Puesto de Control Pakitza se reduce a 49 especies. Además, al descartar las especies de mamíferos pequeños que no se podrían identificar confiablemente mediante imágenes de cámaras trampa convencionales, esta lista se reduce a 32 especies (Tabla 1).

Tabla 1: Riqueza de especies de mamíferos arbóreos identificables por cámaras trampa esperada para Cocha Cashu. Tabla modificada de Pitman *et al.* 2003.

Orden	Familia	Nombre común	Nombre científico	
Carnivora	Felidae	Huamburushu	<i>Leopardus wiedii</i>	
	Mustelidae	Manco	<i>Eira barbara</i>	
		Olingo	<i>Bassaricyon alleni*</i>	
	Procyonidae	Achuni	<i>Nasua nasua</i>	
		Chosna	<i>Potos flavus</i>	
Zarigüeya lanuda		<i>Caluromys lanatus</i>		
Didelphimorphia	Didelphidae	Intuto	<i>Didelphis marsupialis</i>	
		Zarigüeya de cola tupida	<i>Glironia venusta</i>	
		Zarigüeya de hombros negros	<i>Caluromysiops irrupta</i>	
		Perezoso de tres dedos	<i>Bradypus variegatus</i>	
Pilosa	Bradyrodidae	Serafin	<i>Cyclopes thomasi*</i>	
	Cyclopedidae	Perezoso de dos dedos	<i>Choloepus hoffmanni</i>	
	Megalonychidae	Shiwi	<i>Tamandua tetradactyla</i>	
Primates	Myrmecophagidae	Cotomono	<i>Alouatta seniculus</i>	
		Atelidae	Maquisapa	<i>Ateles chamek</i>
		Mono choro	<i>Lagothrix cana*</i>	
	Cebidae	Musmuqui	<i>Aotus nigriceps</i>	
		Supay-pichico	<i>Callimico goeldii</i>	
		Leoncito	<i>Cebuella pygmaea</i>	
		Machín blanco	<i>Cebus cuscinus*</i>	
		Pichico común	<i>Leontocebus weddelli*</i>	

Continuación...

Orden	Familia	Nombre común	Nombre científico
Primates	Cebidae	Pichico emperador	<i>Saguinus imperator</i>
		Pichico barba blanca	<i>Saguinus mystax</i>
		Mono fraile	<i>Saimiri boliviensis*</i>
		Machín negro	<i>Sapajus macrocephalus*</i>
	Pitheciidae	Huapo negro	<i>Pithecia irrorata*</i>
		Tocón colorado	<i>Plecturocebus toppini*</i>
		Tocón	<i>Plecturocebus urubambensis*</i>
			<i>Coendu bicolor</i>
Rodentia	Erethizontidae	Puercoespín	
		Ardilla enana	<i>Microsciurus flaviventer</i>
	Sciuridae	Ardilla boliviana	<i>Sciurus ignitus</i>
		Ardilla roja	<i>Sciurus spadiceus</i>

Nota: Los nombres científicos actualizados han sido marcados con un asterisco (*).

FUENTE: Elaboración propia, modificado de Pitman *et al.* 2003.

2.3. Cámaras trampa arbóreas

La comunidad de mamíferos arbóreos en la EBCC y su estratificación vertical ha sido descrita hace varias décadas (Janson y Emmons 1990); sin embargo, solo se han realizado muestreos de mamíferos desde el suelo. Las nuevas tecnologías y métodos de monitoreo, como el uso de cámaras trampa en el dosel, permiten estudios más efectivos, y registrar especies que no tienden a ser observadas en transectos lineales (Bowler *et al.* 2016; Debruille *et al.* 2020; Fang *et al.* 2020; Moore *et al.* 2020, 2021; Whitworth *et al.* 2016), ya que estos dispositivos funcionan continuamente durante el día y la noche.

El uso de cámaras trampa para muestrear vida silvestre ha aumentado considerablemente con el paso de los años (Rowcliffe y Carbone 2008). Esto se ha debido a su facilidad de uso, ahorro de tiempo y su característica no invasiva para obtener datos de la fauna a estudiar (O'Connell, Nichols, y Karanth 2011).

El uso de cámaras trampa en el dosel se ha popularizado en los últimos años (Moore *et al.* 2021), variando desde monitoreos de conectividad (Balbuena *et al.* 2019; Chan *et al.* 2020; Gregory *et al.* 2014, 2017; Yokochi y Bencini 2015), inventarios de mamíferos arbóreos (Hongo *et al.* 2020; Whitworth *et al.* 2016), estimación de riqueza y ocupación (Bowler *et al.* 2016; Chen *et al.* 2021), monitoreo de patrones de actividad (Astiazarán Azcarraga,

Gallina Tessaro, y Delfin-Alfonso 2020; Gregory *et al.* 2022; Oliveira-Santos, Tortato, y Graipel 2008), estudios de presencia/ausencia de especies arbóreas en peligro crítico (Olson *et al.* 2012), entre otros (Balbuena *et al.* en revisión; Kierulff *et al.* 2004; Méndez-Carvajal 2014; Moore *et al.* 2021; Scabin y Peres 2021; Schipper 2007). La efectividad de este método para detectar especies crípticas arbóreas nocturnas se puede observar en los nuevos registros que se han dado de serafín (*Cyclopes didactylus*) (Balbuena *et al.* 2019; Whitworth *et al.* 2016) y puercoespín enano (*Coendou ichillus*) (Balbuena *et al.* 2019; Gregory *et al.* 2015), además de la actividad nocturna de mamíferos diurnos como el maquisapa (*Ateles chamek*) (Whitworth *et al.* 2016) y la descripción de patrones de actividad de especies que, a pesar de ser muy comunes, han sido poco estudiadas (Gregory *et al.* 2022).

Para que un monitoreo de riqueza que abarca un área amplia sea robusto en zonas tropicales (> 1Km de distancia entre cámaras), se recomienda instalar las cámaras en aproximadamente 35 estaciones por un periodo de al menos un mes (Kays *et al.* 2020). En general, este esfuerzo en monitoreos con cámaras trampa se mide en días o noches cámara, los cuales son equivalentes. Para obtener el total de días-cámara, se suma el total de días que funcionó cada cámara, desde su instalación hasta que es retirada, deja de funcionar, o es movida.

2.4.Estratificación vertical del dosel

La estratificación vertical del dosel es difícil de definir (Parker y Brown 2000), y más aun de delimitar en un bosque como el de la Amazonía donde el dosel es dinámico, variable y complejo (Terborgh y Petren 1991); sin embargo, esta puede definir la presencia de ciertas especies de animales debido al uso que le dan (Grelle 2003; MacKinnon y MacKinnon 1980; Thiel *et al.* 2020; Vitt y Zani 1996). Parker y Brown (2000) mencionan 10 definiciones de estratificación vertical diferentes usadas a lo largo de los años en distintos estudios, y recomienda usar alternativas. Sin embargo, este estudio no plantea definir los estratos del dosel amazónico, ya que es muy complicado (Terborgh y Petren 1991). Mas bien, se tomará como referencia el estudio de Bowler *et al.* (2016), en el cual definieron la base del dosel guiándose a la descripción de Asner *et al.* (2002).

Bowler *et al.* (2016) mencionan que aumentar el rango de altura de las cámaras trampa en el dosel podría aumentar la probabilidad de detección de especies que utilizan espacios fuera

del rango de su estudio (promedio = 22.5 ± 3.1 m), por lo que el dosel en este estudio solo se dividió en dos estratos: dosel bajo (15-25m) y dosel alto (>25m), ya que estas medidas son los promedios de la base de la corona de los árboles del sotobosque (15.7m) y de la altura de los árboles dominantes (25.3m) (Asner *et al.* 2002); además, las detecciones de mamíferos arbóreos pueden ser reducidas por debajo de los 18m (Whitworth *et al.* 2016). Anteriormente, Janson & Emmons (1990) utilizaron una división similar para categorizar el uso del dosel de los mamíferos no voladores de Cocha Cashu (sotobosque: <5m; sub-dosel: 5-25m; y dosel: >25m). En Tambopata, Warner (2002) dividió el dosel en un mayor número de estratos para estudiar la estratificación vertical de primates, pero diferenció el sotobosque (5-14m), el dosel bajo y medio (15-24m), y el dosel alto y emergente (>25m). Esta división del dosel en estratos basados en rangos de altura también se ha usado en bosques lluviosos en otros continentes, como el de la Reserva de Vida Silvestre Krau, en Malasia (MacKinnon y MacKinnon 1980).

2.5.Comunidad de mamíferos arbóreos

2.5.1.Huamburushu (*Leopardus wiedii*)

Los huamburushus o margays son félidos generalmente nocturnos y arbóreos (Oliva y Ceballos 2005), a diferencia de otros félidos simpátricos como el yaguarundi (*Herpailurus yagouarundi*) que es de hábito predominantemente terrestre y diurno (Giordano 2016; Oliva y Ceballos 2005) y el tigrillo (*Leopardus pardalis*) que es principalmente terrestre y ocasionalmente utiliza ramas como refugio (Oliva y Ceballos 2005). Sus patas traseras pueden rotar, permitiéndoles subir, bajar, y moverse ágilmente por el dosel (Jenkins y McClearn 1984); de esta manera, pueden cazar aves y mamíferos pequeños en los árboles (Oliva y Ceballos 2005).

2.5.2.Manco (*Eira barbara*)

A diferencia de otros carnívoros, esta especie es generalista. Los mancos se alimentan tanto de carne como de frutos, esta amplia selección de alimentos podría ser el motivo por el cual su rango es tan extendido por el neotrópico, ya que de esta manera pueden evitar la

competencia por recursos (Presley 2000). Su alimento carnívoro consta de medianos y pequeños marsupiales y roedores (Konecny 1989; Sunquist et. al., en: Presley 2000), aunque también pueden cazar a mamíferos más grandes como perezosos (Bezerra *et al.* 2009; Sobroza, Gonçalves, y dos Santos 2016) y primates (Asensio y Gómez-Marín 2002; Bezerra *et al.* 2009; Defler 1980).

Los mancos son generalmente diurnos, aunque existen registros de actividad nocturna (Presley 2000; Villafaña-Trujillo *et al.* 2021). En el dosel, generalmente buscan frutos durante el día (Presley 2000), pero también pueden cazar animales arbóreos si se les presenta la oportunidad, como se mencionó antes.

2.5.3. Olingo (*Bassaricyon alleni*)

Los olingos son mamíferos muy parecidos a los chosnas (*Potos flavus*); lo que más los diferencia de estos es la ausencia de cola prensil. Al igual que los chosnas, sin embargo, son arborícolas y nocturnos (Gregory *et al.* 2022), y pueden juntarse con estos en árboles frutales a comer (Glatston 1994); no obstante, los chosnas tienden a ahuyentar a los olingos fácilmente (Kays 2000). Es posible que la agilidad de los olingos les permitan alimentarse más de otros animales que dé frutos, y de esta manera eviten la competencia con los chosnas (Balbuena *et al.* en revisión; Kays 2000).

2.5.4. Chosna (*Potos flavus*)

Los chosnas son casi exclusivamente arbóreos y nocturnos (Gregory *et al.* 2022), y poseen una larga lengua que les permite alimentarse de frutos (Nowak y Walker 1999) y néctar (Kays *et al.* 2012). También cazan mamíferos pequeños, aves, e insectos, y si se presenta la oportunidad se pueden alimentar de huevos y miel (Husson 1978). En algunos casos pueden ser considerados polinizadores, ya que se alimentan del néctar de ciertas flores (Janson, Terborgh, y Emmons 1981; Kays *et al.* 2012), mientras que en otros casos se alimentan de partes de la flor, destruyéndola (Kays 1999). En un estudio sobre su dieta en Panamá, Kays (1999) encontró que esta estuvo conformada aproximadamente en un 90.6% de frutos maduros y en menos de 10% de hojas, sin evidencia de restos animales, comparándola a la

dieta de los monos araña (*Ateles geoffroyi*). Por ello, el chosna es considerado un mamífero predominantemente frugívoro.

2.5.5. Achuni (*Nasua nasua*)

Los achunis o coatíes son omnívoros. Su dieta se compone de frutos, invertebrados (insectos, milpiés, arañas), y vertebrados (anuros) (Hirsch 2009). La proporción puede variar de acuerdo a la disponibilidad, la cual cambia por temporadas (Hirsch 2009). Su hábito es diurno, y tanto terrestre como arbóreo (Glatston 1994).

2.5.6. Zarigüeya lanuda (*Caluromys lanatus*)

Las zarigüeyas del género *Caluromys* son conocidas como zarigüeyas lanudas por su tupido pelaje. *C. lanatus* es una especie de hábito arborícola y principalmente nocturna (Gregory *et al.* 2022; Nowak y Walker 1999). Son omnívoras, alimentándose principalmente de frutas (Smythe 1986), pero también de semillas, hojas, vegetales, insectos, y pequeños vertebrados como aves y mamíferos (Balbuena *et al.* en revisión; Casella y Cáceres 2006; Nowak y Walker 1999). Esta especie también ha sido vista alimentándose de néctar, y podría ser considerado un polinizador de ciertas especies de plantas (Gribel 1988), como lo es *C. derbianus* en Panamá (Kays *et al.* 2012).

2.5.7. Zarigüeya de hombros negros (*Caluromysiops irrupta*)

Se conoce poco de la historia natural de esta especie. En la EBCC, Janson *et al.* (1981) la observaron alimentándose de néctar de las flores de un sapote (*Quararibea cordata*) en 10 oportunidades durante la noche (18:30 – 02:00). A diferencia de otras especies, se alimentaba del mismo árbol por horas, o incluso días, restringiendo bastante su desplazamiento. Se trasladaban por las ramas más delgadas de los árboles, donde encontraba las inflorescencias, colgándose por la cola o posicionándose al lado de las ramas.

2.5.8. Intuto (*Didelphis marsupialis*)

Los intutos son las zarigüeyas más grandes del PNM. Son predominantemente terrestres (72% vs 28%) (Handley Jr 1976), a pesar de tener una cola prensil que les facilita trepar (Nowak y Walker 1999), y nocturnas (Husson 1978). Se alimentan de animales pequeños como mamíferos, aves, cangrejos, insectos y otros invertebrados, pero también comen frutas (Husson 1978; Janson y Emmons 1990).

2.5.9. Zarigüeya de cola tupida (*Glironia venusta*)

Debido al bajo número de registros, esta especie es uno de los marsupiales menos conocidos de Suramérica (da Silveira, de Melo, y Lima 2014). Los hábitos que se conocen de la especie son arbóreos y nocturnos, y se cree que su dieta está compuesta por insectos, semillas, frutos, huevos, y savia (Gardner 2007; da Silveira *et al.* 2014).

2.5.10. Perezoso de tres dedos (*Bradypus variegatus*)

A diferencia de los perezosos de dos dedos (*Choloepus* spp.), que son más generalistas, los de tres dedos como *Bradypus variegatus* son especialistas, utilizando recursos de menos especies de árboles (Mendoza *et al.* 2015). La dieta de *B. variegatus* es estrictamente folívora (Hayssen 2010), y cada individuo puede especializarse en un grupo de especies en particular (Montgomery & Sunquist, 1978 en: Hayssen 2010). Ambas especies son casi totalmente arborícolas, descendiendo de vez en cuando para defecar e ingerir otros nutrientes (Voirin *et al.* 2013). Su hábito es tanto diurno como nocturno, pero su actividad se reduce drásticamente al amanecer y en menor nivel al anochecer (Sunquist y Montgomery 1973).

2.5.11. Perezoso de dos dedos (*Choloepus hoffmanni*)

Los perezosos de dos dedos (*Choloepus* spp.) son más generalistas que los folívoros estrictos del género *Bradypus*, alimentándose de una mayor diversidad de especies y partes de plantas, como flores y frutos; además, logran sobrevivir en hábitats donde los perezosos de tres dedos no (Mendoza *et al.* 2015). Al igual que *B. variegatus*, *C. hoffmanni* es una especie

estrictamente arborícola, que desciende del dosel para defecar y obtener nutrientes extras (Voirin *et al.* 2013); sin embargo, su actividad es estrictamente nocturna (Sunquist y Montgomery 1973).

2.5.12. Serafín (*Cyclopes thomasi*)

Exclusivamente nocturnos y arborícolas, los serafines se desplazan por el dosel en busca de pequeñas hormigas de alrededor de 4 mm (Oliva y Ceballos 2005), avispas, y termitas para alimentarse (Husson 1978). A diferencia de hormigueros más grandes como el oso bandera (*Myrmecophaga tridactyla*) y el shiwi (*Tamandua tetradactyla*), no hacen mucho daño a los nidos de hormigas que visitan, ya que solo se alimentan de una pequeña proporción de individuos (Oliva y Ceballos 2005); sin embargo, lo mismo no ocurre con los nidos de avispa (Husson 1978). *Cyclopes didactylus* ha sido dividido recientemente en seis especies (Miranda *et al.* 2018), siendo *C. thomasi* la especie que habita el área de estudio.

2.5.13. Shiwi (*Tamandua tetradactyla*)

Los shiwis son hormigueros escansoriales; en Venezuela, Handley Jr (1976) capturó el 64% de individuos en el dosel, y el 36% en el suelo (24% en el suelo y 12% muertos en carreteras). En sitios donde la especie es simpátrica con el oso bandera (*Myrmecophaga tridactyla*) existe competencia por alimento, ya que se alimentan de las mismas hormigas, pero los shiwis tienen la ventaja de poder escalar (Hayssen 2011). Se alimentan tanto de hormigas y termitas sociales, como de otros insectos que las imitan, además de algunos frutos en ciertas ocasiones (Hayssen 2011). Su actividad es casi totalmente nocturna hasta crepuscular, movilizándose por el suelo y por el dosel, generalmente mediante ramas y no lianas (Hayssen 2011).

2.5.14. Cotomono (*Alouatta seniculus*)

Los cotomonos son primates diurnos, arborícolas, y principalmente folívoros, aunque su dieta también incluye frutos y otra materia vegetal (Andresen 1999; Nowak y Walker 1999). A diferencia de otros primates más frugívoros, los cotomonos solo llegan a ser dispersores

de un reducido número de especies de plantas; en la EBCC, los cotomonos dispersan frutos de 14 especies de plantas, a diferencia de los maquisapas que dispersan frutos de 71 especies (Andresen 1999).

2.5.15. Maquisapa (*Ateles chamek*)

Los maquisapas son importantes dispersores de semillas en el área de influencia de la EBCC. Llegan a dispersar semillas de hasta 71 especies de plantas diferentes, ya que pasan el 80% del tiempo que buscan alimentos colectando y comiendo frutos; el otro 20% se alimentan de néctar (Andresen 1999). Son principalmente diurnos; sin embargo, recientemente se ha detectado actividad nocturna de estos primates (Whitworth *et al.* 2016). Estos se mueven principalmente por las ramas de los estratos altos del dosel, gracias a sus largas extremidades y cola prensil (Nowak y Walker 1999).

2.5.16. Mono choro (*Lagothrix cana*)

Los monos choros son grandes primates arborícolas diurnos que se desplazan por el dosel alto de manera similar a los maquisapas (Nowak y Walker 1999). Se alimentan casi exclusivamente de plantas y ocasionalmente pueden capturar artrópodos, generalmente desenrollándolos de las hojas (Peres 1994). Aproximadamente el 80% de su dieta herbívora está constituida por frutos, aunque también se alimentan de hojas jóvenes, flores, y peciolos de hojas maduras (Peres 1994).

2.5.17. Musmuqui (*Aotus nigriceps*)

Los musmuquis son primates estrictamente nocturnos (Gregory *et al.* 2022; Khimji y Donati 2014; Wright 1989), y muy hábiles trasladándose por el dosel (Nowak y Walker 1999). Su dieta es frugívora-omnívora (Robinson y Redford 1986) y consiste en frutos, nueces, hojas, corteza, flores, savia, insectos, y pequeños vertebrados (Coimbra-Filho, 1977 en: Nowak y Walker 1999). Al ser principalmente activos en la noche, los musmuquis evitan confrontaciones con grupos de primates diurnos, a diferencia de los tocones (*Plecturocebus* sp.), de similar tamaño y dieta (Wright 1989). Los encuentros con otras especies nocturnas

como olingos y chosnas al momento de forrajear no causan interferencia, y distintas especies se alimentan en el mismo árbol sin conflicto (Wright 1989). Otra ventaja de la vida nocturna es que no corren riesgo de depredación por rapaces grandes, por lo que suelen usar constantemente estratos altos del dosel y en menor porcentaje (28% del tiempo) estratos por debajo de los 10m (Wright 1989).

2.5.18. Supay pichico (*Callimico goeldii*)

El supay-pichico es uno de los primates más raros de la Amazonía. Habita bosques primarios y secundarios, así como bosques de bambú, donde se encuentra generalmente en el sotobosque y el suelo (Nowak y Walker 1999). Su dieta se compone principalmente de frutos, hongos, y artrópodos, pero también se alimentan ocasionalmente de vertebrados y néctar (Porter 2001).

2.5.19. Leoncito (*Cebuella pygmaea*)

Los leoncitos son los monos vivientes más pequeños, y se desplazan por el bosque a través de la densa vegetación bajo el dosel, a una altura promedio de 6.2 ± 2.5 m (Moynihan 2015; Youlatos 2009). A diferencia de otros primates, y de manera similar a los pichicos (*Saguinus* sp. y *Leontocebus* sp.), estos monos se movilizan más en busca de alimento brincando entre lianas y troncos verticales que por ramas horizontales (Moynihan 2015; Youlatos 2009). Su dieta es muy particular, su alimento más conspicuo es la savia de algunos árboles; perforan la corteza del árbol y la succionan, dejando varias marcas de mordidas (Moynihan 2015). Además de la savia, su dieta también incluye insectos, arañas, frutos, algunos brotes (Moynihan 2015), y néctar (Janson *et al.* 1981).

2.5.20. Machín blanco (*Cebus cuscinus*)

Los machines blancos en la EBCC consumen una dieta muy similar a la de los machines negros, compartiendo 58 de las 68 especies que consumen (Janson 1986). Los machines blancos, para evitar competencia inter- e intraespecífica, se alimentan en proporción considerable (50%) en árboles con coronas amplias, de más de 20m de diámetro (Janson

1986). Esta especie puede formar tropas mixtas con monos fraile (*Saimiri boliviensis*) para alimentarse (Terborgh, 1983 en: Haugaasen y Peres 2009).

2.5.21. Pichico común (*Leontocebus weddelli*)

Ambas especies de pichicos del ámbito de la EBCC (*Leontocebus weddelli* y *Saguinus imperator*) son diurnas (Nowak y Walker 1999) y forman tropas mixtas entre ellas, las cuales pueden durar años (Terborgh, 1983 en: Haugaasen y Peres 2009). Esta especie se desplaza por el dosel, generalmente bajo los 10 m (Bicca-Marques *et al.* 2018), tanto por ramas como saltando entre troncos verticales (Moynihan 2015), en busca de insectos (Wright 1989), frutos, néctar, y otros exudados, movilizándose de la manera más eficiente por rutas predeterminadas (Porter y Garber 2013).

2.5.22. Pichico emperador (*Saguinus imperator*)

Los pichicos emperadores son diurnos (Nowak y Walker 1999) y forman tropas mixtas con los pichicos comunes (*Leontocebus weddelli*) en la EBCC (Terborgh, 1983 en: Haugaasen y Peres 2009). Esta especie se desplaza por estratos más altos que el pichico común, como el dosel bajo y medio, sobre los 10 m de altura (Bicca-Marques *et al.* 2018). Su dieta es similar a la de otros pichicos, ya que está compuesta de frutos, flores, néctar, exudados de plantas, y animales (Bicca-Marques *et al.* 2018).

2.5.23. Pichico barba blanca (*Saguinus mystax*)

El pichico de barba blanca solo ha sido observado una vez en el ámbito de la EBCC, cerca al límite del PNM con el Parque Nacional Alto Purús (Pitman *et al.* 2003), por lo que su presencia en el ámbito de la EBCC no está confirmada.

2.5.24. Mono fraile (*Saimiri boliviensis*)

Los monos fraile tienden a formar tropas mixtas con otras especie de primates como los machines negros (*Sapajus macrocephalus*), machines blancos (*Cebus cuscinus*), cotomonos

(*Alouatta seniculus*), y maquisapas (*Ateles chamek*) (Podolsky, 1985 en: Podolsky 1990). Solos, los frailes forrajean en alrededor del 90% de árboles con coronas entre 0 y 20m de diámetro, y un 10% en árboles de corona >20m de diámetro; este último porcentaje aumenta a 23.7% al forrajear en tropas mixtas con machines negros (Podolsky 1990).

Su dieta se conforma de frutas, néctar, y artrópodos; la proporción de alimento también varía dependiendo si el grupo solo lo conforman frailes o si es una tropa mixta (Podolsky 1990). La dieta de los *Saimiri* puede variar de acuerdo a la disponibilidad de alimento, aumentando su ingesta de frutos en temporadas de lluvias y abundancia y la de insectos en la seca (Lima y Ferrari 2003).

2.5.25. Machín negro (*Sapajus macrocephalus*)

Al igual que los machines blancos (*Cebus cuscinus*) en la EBCC, los machines negros forman tropas mixtas con monos fraile (Terborgh, 1983 en: Haugaasen y Peres 2009). Dentro de los grupos de machines negros, sin embargo, hay conflictos agresivos por alimentos (Janson 1986). Esta especie se alimenta de frutos y semillas de especies similares a las de las que se alimentan los machines blancos; sin embargo, tienden a forrajear en mayor proporción (63%) en árboles con coronas de 0 a 10m (Janson 1986). A pesar de ser una especie diurna, existen reportes de actividad durante la noche (Balbuena *et al.* 2019; Gregory *et al.* 2017).

2.5.26. Huapo negro (*Pithecia irrorata*)

Los huapos negros, como otros monos de la subfamilia Pitheciinae, tienen una dieta conformada en gran parte (>70%) de frutos (Norconk 2007). Sin embargo, para evitar competencia con otros primates frugívoros simpátricos, el huapo negro se alimenta principalmente de frutos inmaduros, particularmente de las semillas (Palminteri 2010). Además, mientras otros depredadores de semillas como los guacamayos (*Ara spp.*) forrajean en los bordes del dosel, los huapos se alimentan dentro de este (Palminteri *et al.* 2013). Ahí, los huapos negros tienden a usar los estratos más bajos (12 a 25m) con mayor frecuencia (65%) que el sotobosque (5 a 12m, 1.4%) y el dosel alto (>25m, 33%) (Palminteri 2010).

2.5.27. Tocón colorado (*Plecturocebus toppini*)

Los tocones en la EBCC suelen alimentarse principalmente de frutos de árboles de corona pequeña, en los que pasan alrededor del 79% de su tiempo de forrajeo (Wright 1989). Una manera de evitar la competencia con primates frugívoros más grandes como el maquisapa (*Ateles chamek*) es alimentándose de frutos inmaduros, que este último tiende a ignorar (Wright 1989). Del 10-15% de su tiempo lo pasan en busca de insectos y arañas pequeñas (<2cm); además, su dieta varía entre la temporada seca y la húmeda, siendo un 25% compuesta de hojas en la temporada húmeda y 40% en la seca (Wright 1989). Para evitar depredación por rapaces diurnas, se mantienen en los estratos bajos del dosel, pasando el 50% de su tiempo bajo los 10m de altura (Wright 1989).

2.5.28. Tocón (*Plecturocebus urubambensis*)

Ambas especies de tocones en la EBCC estaban consideradas como parte del grupo *Callicebus moloch*, y han sido recientemente divididas (Vermeer y Tello-Alvarado 2015). Los estudios que se tienen sobre esta especie son escasos, ya que se encuentra al lado sur del Río Manu (Vermeer y Tello-Alvarado 2015), mientras la EBCC se encuentra al norte.

2.5.29. Puercoespín (*Coendou bicolor*)

Los puercoespines (*Coendou* sp.) son frugívoros (Paglia *et al.* 2012; Robinson y Redford 1986) que también se alimenta de hojas y corteza (Emmons & Feer, 1997 en: Delgado 2016), aunque la corteza pueda ser solo retirada para alimentarse del cambium (Starrett, 1967 en: Nowak y Walker 1999). Su cola es prensil y adaptada para la vida arbórea, donde pasan la mayor parte del tiempo, ya que son roedores nocturnos y casi exclusivamente arbóreos (Nowak y Walker 1999).

En Los Tuxlas, México, Estrada y Coates-Estrada (1985) reportan que *C. mexicanus* comparte el dosel con especies similares a las de la EBCC, su dieta se conforma principalmente por frutos (82%), y utiliza en mayor proporción el dosel medio (75%) entre

los 10m y 20m de altura. Sin embargo, Janson y Emmons (1990) indican que su principal fuente de alimento en la EBCC son las hojas.

2.5.30. Puercoespín enano (*Coendou cf. ichillus*)

Hasta el 2013, esta especie solo se había registrado en Ecuador y el norte de Perú, en Loreto (Bowler *et al.* 2016; Patton, Pardiñas, y D'Elía 2015); sin embargo, recientemente fue registrada en el bajo Urubamba (Gregory *et al.* 2015), y una revisión de especímenes de museo halló un registro histórico en Brasil (Menezes *et al.* 2020). Ha vuelto a ser registrada en monitoreos posteriores del bajo Urubamba (Balbuena *et al.* 2019) y posiblemente también en el Manu (Whitworth *et al.* 2019) y en Tambopata (Mark Bowler, com. pers.). Álvaro Ahuanari, comunero Machiguenga de la comunidad de Tsirerishi, afirmó que hay puercoespines pequeños en el PNM (com. pers.); sin embargo, no han sido registrados en monitoreos científicos previos.

Su historia natural es muy poco conocida; se sabe que son arbóreos y nocturnos (Gregory *et al.* 2015, 2022; Patton *et al.* 2015), que aparentemente no pueden saltar entre ramas, trasladándose solo por árboles conectados, y que su actividad en el dosel es afectada por la fase lunar, siendo esta mayor en las fases con menos luz (Gregory *et al.* 2015).

2.5.31. Ardilla enana (*Microsciurus flaviventer*)

Las ardillas enanas son roedores diurnos que se desplazan por todos los niveles del bosque, desde el suelo, el sotobosque, y el dosel (Jessen *et al.* 2016). Se alimentan de artrópodos en troncos y lianas, corteza, una sustancia que rasca de la corteza de algunos árboles (*Inga* sp.), hongos, y potencialmente de huevos de ranas (Jessen *et al.* 2016).

Moynihan (2015) reporta un caso de interacción indirecta entre la ardilla enana y el leoncito (*Cebuella pygmaea*) en la región de Putumayo, Colombia. En un árbol de *Inga* sp. observó marcas de alimentación de leoncitos, y además vio a una ardilla enana mordiendo la corteza del árbol para alimentarse. Concluyó que ambas especies pueden compartir el mismo árbol

y alimentarse del mismo recurso, ya que su actividad durante el día no solapa considerablemente (Moynihan 2015).

2.5.32. Ardilla boliviana (*Sciurus ignitus*)

S. ignitus es más similar físicamente a *M. flaviventer* que a *S. spadiceus*. Su longitud de cabeza a cola varía entre 290mm a 450mm, lo que la hace más grande que la ardilla enana (236mm a 310mm) y más pequeña que la ardilla roja (475mm a 628mm) (Gwinn *et al.* 2012; Jessen *et al.* 2016; Merrick, Ketcham, y Koprowski 2014).

Esta especie es diurna, y se desplaza por el sotobosque y el dosel bajo, en bosques densos y con lianas (Merrick *et al.* 2014) como el de la EBCC. Su dieta ha sido descrita como frugívora-granívora (Robinson y Redford 1986) y omnívora (Merrick *et al.* 2014), ya que se conforma de nueces, hongos, frutos, e insectos (Emmons & Feer, 1999 en: Merrick *et al.* 2014).

2.5.33. Ardilla roja (*Sciurus spadiceus*)

A diferencia de las otras dos especies de ardillas que habitan el área de influencia de la EBCC, las ardillas rojas son las de mayor tamaño. *M. flaviventer* alcanza un tamaño de aproximadamente <30% del tamaño corporal de *S. spadiceus*, y *S. ignitus* alrededor de <60% (Gwinn *et al.* 2012). Además, presenta un pelaje rojizo, el lomo marrón oscuro a negro, y el vientre amarillo pálido (Thorington *et al.* 2012).

Esta especie es generalmente encontrada en el suelo y el sotobosque, aunque durante temporadas de inundación es más común que se mantengan en el dosel en lugar de buscar terrenos menos inundados (Gwinn *et al.* 2012). Su periodo de actividad se restringe al día, y su dieta consiste en nueces grandes con endocarpo grueso, y frutos de los géneros *Astrocaryum*, *Attalea*, *Scheela*, y *Dipteryx*, y ocasionalmente han sido vistas consumiendo arcilla y suelo (Gwinn *et al.* 2012). Se conoce muy poco sobre las interacciones agonísticas de ardillas neotropicales (Mendes, Koprowski, y Galetti 2019); *S. spadiceus* ha sido

reportada luchando contra un leoncito (*Cebuella pygmaea*) que forrajeara en busca de insectos cerca de la ardilla (Canizo y Calouro 2011).

2.6. Estratificación de la comunidad de mamíferos arbóreos

2.6.1. Estratificación temporal

Ya que las cámaras trampa permiten monitoreos continuos durante el día y la noche, este método tiene el potencial de incrementar el conocimiento que se tiene del dosel durante la noche, como la actividad nocturna de algunos mamíferos diurnos (Balbuena *et al.* 2019; Gregory *et al.* 2017; Whitworth *et al.* 2016) y los patrones de actividad de mamíferos arbóreos nocturnos poco estudiados (Gregory *et al.* 2022). Los métodos más usados para el monitoreo de mamíferos arbóreos han sido el *focal-animal sampling* y el *scan sampling* (Altmann 1974), mediante los cuales se monitorean a individuos o grupos durante un periodo, por lo que generalmente el periodo elegido para el monitoreo de mamíferos diurnos es del amanecer al anochecer (Alegría Meneses 2019; Chaves, Stoner, y Arroyo-Rodríguez 2011; Janson 1988; Palmer y Koprowski 2014; Peres 1993, 1994; Pillco Huarcaya 2019; Podolsky 1990), y para los nocturnos del anochecer al amanecer (Kays 2000; Wright 1989), limitando la posibilidad de estudiar el comportamiento diurno de mamíferos nocturnos, y viceversa.

En Loreto, Bowler *et al.* (2016) registraron una clara distinción durante la actividad diurna y nocturna, ya que de las 18 especies que registraron ocho eran nocturnas y 10 diurnas. Mientras los primates dominaban el dosel durante el día, durante la noche la mayor actividad fue de los prociónidos (*Potos flavus* y *Bassaricyon alleni*) y marsupiales (*Caluromys lanatus*). Por otro lado, en un monitoreo de conectividad mediante puentes de dosel naturales, Balbuena *et al.* (2019) registraron una clara distinción entre la comunidad de mamíferos que usaba los puentes durante el día y la que lo usaba durante la noche.

La estratificación temporal le permite a especies con dietas y tamaños muy similares coexistir en el mismo espacio explotando los mismos recursos (Janson *et al.* 1981; Wright 1989). Además, durante la noche se cree que el riesgo de depredación por carnívoros y

rapaces es considerablemente menor, por lo que los mamíferos arbóreos de menor tamaño pueden desplazarse sin correr este riesgo por los distintos estratos del dosel (Wright 1996).

2.6.2. Estratificación por gremios alimenticios

La alta oferta de frutos en la EBCC, principalmente en la temporada de lluvias (Goldizen *et al.* 1988; Janson *et al.* 1981; Peres 1994), le permite a la mayoría de los mamíferos arbóreos explotar este recurso como parte de su dieta (Janson y Emmons 1990). Estas especies logran repartirse este recurso alimentándose a distintas horas, consumiéndolos en distintos estados fenológicos (inmaduros o maduros) o distintas partes de estos (Janson y Emmons 1990; Thiel *et al.* 2020; Wright 1989).

Generalmente los mamíferos arbóreos también explotan otros recursos vegetales además de frutos o sus partes, como las flores, su néctar, hojas y savia (Janson y Emmons 1990). En la temporada seca, cuando se reduce la disponibilidad de frutos y flores, algunas especies modifican su dieta incrementando la ingesta de estas alternativas (Peres 1993, 1994; Wright 1989), así como también la de insectos (Lima y Ferrari 2003). Janson y Emmons (1990) clasifican a la mayoría de marsupiales, la mayoría arbóreos o escansoriales, como principalmente insectívoros. Algunos cébidos, como los frailes y machines, se alimentan de insectos en proporciones altas (Podolsky 1990); por otro lado, los pichicos solo complementan su dieta vegetal con una baja proporción de insectos (Peres 1993).

De las tres especies de mirmecófagos que habitan la EBCC, una es arbórea y otra es escansorial: el serafín y el shiwi respectivamente. Ambas especies se alimentan casi exclusivamente de hormigas y termitas (Hayssen 2011; Hayssen, Miranda, y Pasch 2012). Durante el día, algunos primates también se alimentan de termitas arbóreas (Peres 1993, 1994; Pillco Huarcaya 2019).

2.6.3. Estratificación vertical

La estratificación vertical permite que dos o más especies simpátricas, con nichos similares, coexistan al diferenciarse en la manera en la que acceden a los recursos, la cual puede surgir debido a interacciones (Vitt, Zani, y Esposito 1999). Las lagartijas, por ejemplo, se dividen

en microhábitats en base a sustratos, ya sean troncos, ramas, hojarasca, entre otros (Vitt y Zani 1996), en cuanto al tamaño de presa que pueden consumir (Schoener 1968), o al ciclo diario (Vitt *et al.* 2003). En el Parque Estadual do Rio Doce, en Brasil, la comunidad de mamíferos pequeños presenta estratificación vertical entre el suelo y el sotobosque (Grelle 2003).

Thiel *et al.* (2020) realizaron una revisión literaria de la estratificación vertical de los dispersores de semillas (aves y mamíferos) en bosques tropicales. Determinaron que, en los distintos estratos del dosel, en algunos grupos de especies la composición y la riqueza varían, su tamaño está relacionado al estrato, existe diferenciación en los gremios alimenticios, entre otras conclusiones. Si bien en un hábitat algunas especies simpátricas de mamíferos arbóreos pueden mostrar este tipo de estratificación, existen otros modos de evitar el uso del mismo espacio, como los patrones de actividad, el tipo de dieta, y las actividades a realizarse en cada estrato del dosel (MacKinnon y MacKinnon 1980).

III. METODOLOGÍA

3.1. Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Estación Biológica Cocha Cashu (EBCC) (11°22'S, 71°22'W, 400 msnm), dentro del PNM, en Madre de Dios, Perú, entre los meses de agosto del 2016 y febrero del 2017, abarcando el fin de la temporada seca y el inicio de la de lluvias. El PNM es el segundo parque nacional más extenso del país, abarcando más de 17000 km² (SERNANP 2014). La estación se encuentra en la zona de vida bosque húmedo tropical bajo (Holdridge, 1967), rodeado de distintos tipos de bosques poco impactados (Symington 1988). La precipitación promedio pasa los 2000 mm y se encuentra distribuida temporalmente por 2 temporadas, la de lluvias o húmeda (noviembre a mayo) y la seca (junio a octubre), y la temperatura media anual es de 24°C (Terborgh 1983).

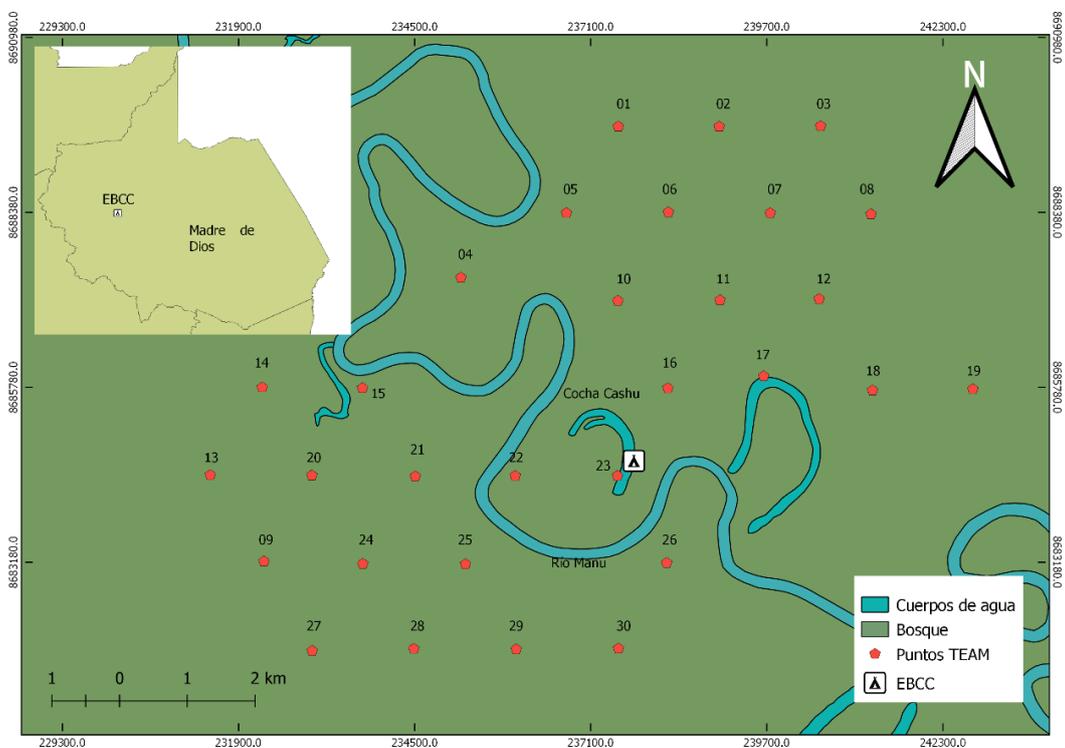


Figura 1: Puntos de la red TEAM alrededor de la EBCC.

FUENTE: Elaboración propia.

El PNM fue creado en 1973 y se ubica en las regiones de Cusco y Madre de Dios, entre los 400 y 4000 m.s.n.m. Este rango altitudinal hace que abarque diversas ecorregiones como pajonales, selva alta, selva baja y ecosistemas acuáticos (SERNANP 2018). La ecorregión de selva baja donde se realizó el estudio abarca el 72.2% de toda el área del Parque, y en esta se concentran el 42% de todos los ecosistemas presentes en este, además es territorio de comunidades indígenas asentadas y PIACI (SERNANP 2018).

Se seleccionaron 30 de los puntos de muestreo de la red de Tropical Ecology Assessment and Monitoring (TEAM) ubicados en el área de influencia de la EBCC (Figura 1). La red abarcó 52.5 km², tomando puntos en ambos márgenes del Río Manu.

3.2. Estratos del dosel y selección de árboles

El dosel se dividió en dos estratos: dosel bajo (15-25m sobre el suelo) y dosel alto (>25m sobre el suelo). Estas medidas son los promedios de la base de la corona de los árboles del sotobosque (15.7m) y la altura de los árboles dominantes (25.3m) (Asner *et al.* 2002).

En cada punto se seleccionaron dos árboles, uno donde se pueda colocar una cámara en el dosel bajo, y otro donde se pueda colocar en el dosel alto. Se seleccionaron árboles aptos para escalar, con puntos de anclaje seguros y ramas horizontales donde se esperaba haya mayor actividad de fauna (Gregory *et al.* 2014), que estén bien conectados al resto de árboles, y como máximo a 200m del punto. Este último requerimiento no se pudo cumplir en los puntos 03, 11, 12 y 26. Esto se debió a que los hábitats como pacaes, y áreas inundables, como renacaes y aguajales, eran escasos en árboles bien conectados y de suficiente tamaño.

3.3. Cámaras trampa y procesamiento de imágenes

3.3.1. Configuración e instalación

Se colocaron 60 cámaras trampa (Bushnell Trophy Cam HD) en los 30 puntos TEAM del área de influencia de la EBCC (Figura 1). En cada punto se colocó una cámara en el dosel bajo y otra en el dosel alto, y se midió la altura a la que se colocaron. Cada cámara se colocó

mirando horizontalmente hacia la rama, sin hacer distinción entre Norte y Sur, y se configuró de la siguiente manera:

- Modo híbrido
- Resolución de fotos de 5MP
- Resolución de videos de 720p
- Flash LED bajo
- Sensibilidad automática
- Intervalo de 10 segundos

A pesar de no ser una posición de cámara óptima para todas las especies, es la más eficiente para monitorear la comunidad de mamíferos arbóreos (Bowler *et al.* 2016). Para obtener una mejor versatilidad al colocar las cámaras, se usaron monturas metálicas en forma de L (Figura 2), para poder apuntar el lente hacia el punto deseado, ya que utilizar pretinas o correas limita el posicionamiento de estos equipos en el dosel (Moore *et al.* 2021).



Figura 2: Cámara trampa montada en soportes en L.

FUENTE: Foto propia.

El punto 12 (Figura 1) se ubicó en un área predominada por vegetación herbácea, mayormente del género *Heliconia*, donde los árboles eran escasos. El árbol más alto que se

encontró con las características adecuadas para colocar una cámara era una Euphorbiaceae que medía aproximadamente 25 metros; la cámara perteneciente al dosel alto en este punto se instaló a 19.30 metros, mientras que la del dosel bajo se instaló en un *Ficus*, de aproximadamente 24 metros, a 15 metros de altura. De manera similar, el punto 3 se ubicó en un pacal, un área dominada por *Guadua* sp., por lo que no se pudieron ubicar árboles óptimos para colocar cámaras en el dosel alto. Por ello, la cámara del dosel alto se colocó a 23 metros, en una Fabaceae de aproximadamente 28 metros de altura, mientras que la del dosel bajo se colocó a 16.60 metros en un *Ficus* de aproximadamente 25 metros de altura. Por otro lado, en el punto 1 no se encontraron árboles aptos para la instalación de cámaras en el dosel bajo, así que se optó por instalar la cámara más baja en una catahua (*Hura crepitans*), de aproximadamente 35 metros de altura, a 28.90 metros. La cámara del dosel alto se colocó en un árbol de aproximadamente 43 metros de alto del género *Dipteryx*, a una altura de 33 metros.

3.3.2. Organización de imágenes e identificación de especies

Se cargaron las imágenes de las cámaras trampa al *software* Camera Base 1.7 (Tobler 2015) y se extrajeron los siguientes metadatos de interés de las imágenes: fecha, hora, nombre del archivo. Luego, se determinaron manualmente las especies y se generó una hoja de datos que incluyó, además de los metadatos de interés, el nombre común y científico, el número de individuos, el número de estación (en este caso el punto TEAM), el nombre de la cámara, y la independencia entre eventos (siendo un evento independiente del otro luego de un lapso de 60 minutos (Bowler *et al.* 2016), o al ser una especie distinta).

La base de datos exportada presentó algunos errores. Ciertos eventos independientes estaban marcados como dependientes, y viceversa. Se volvió a revisar la independencia de los eventos, la correcta determinación de las especies, la separación entre eventos diurnos, nocturnos y crepusculares y la estratificación del dosel.

3.4. Hipótesis

Se planteó la siguiente hipótesis: La comunidad de mamíferos arbóreos de la EBCC, al contener poblaciones de especies simpátricas que requieren recursos similares, presentará

estratificación en el dosel. Además, al ser la primera vez que se realiza un muestreo con cámaras en el dosel, se tendrá otra perspectiva de esta comunidad. Se espera que se cumplan, entonces, las siguientes predicciones: (1) las cámaras trampa permitirán caracterizar la riqueza de especies de la comunidad de mamíferos arbóreos no voladores de la EBCC, (2) mediante este método se podrán obtener posibles nuevos registros de especies para la localidad, (2) la comunidad de mamíferos arbóreos presentará estratificación temporal entre el día y la noche, y (3) ciertas especies de mamíferos arbóreos simpátricos utilizarán los distintos estratos del dosel durante el mismo periodo del día en proporciones diferentes.

3.5.Riqueza de especies

Se utilizó el paquete *vegan* (Oksanen *et al.* 2019) en el programa R 3.6.3 (R Core Team 2020) utilizando la interfaz RStudio 1.2.5042 (RStudio Team 2020) para producir una curva de acumulación de especies y rarefacción. De esta manera se estimó si el esfuerzo fue apropiado.

3.6.Estratificación de la comunidad de mamíferos arbóreos

3.6.1. Estratificación temporal

Utilizando la versión de prueba del *software* Moonrise 3.5 (Sidell 2002), se definió que las horas del crepúsculo en la EBCC durante el estudio fueron entre las 5:00 a.m. y 6:00 a.m., y las 6:00 p.m. y 7:00 p.m. Se consideraron eventos diurnos aquellos registrados entre las 6:00 a.m. y 6:00 p.m., y nocturnos aquellos registrados entre las 7:00 p.m. y 5:00 a.m. Debido a que la EBCC se encuentra en una latitud menor a 20°N, no fue necesario hacer un ajuste temporal a pesar de la duración del muestreo (Vazquez *et al.* 2019).

Se calculó el índice de Sørensen (Sørensen 1948) para comparar la comunidad de mamíferos que utiliza el dosel durante el crepúsculo, el día y la noche. Este índice permite comparar la disimilitud entre los distintos estratos temporales utilizando los datos de presencia/ausencia de las especies (Magurran 2004). Además, se calculó la nueva versión del índice normalizado de especies esperadas (NNESS por sus siglas en inglés) (Trueblood, Gallagher, y Gould 1994), el cual es una versión del índice de Morisita-Horn (Horn 1966) modificado

para reducir la sensibilidad que tiene este índice ante las especies más abundantes, dándole más valor a las especies raras (Wolda 1983). Este índice permite determinar si, además de disimilitud en la riqueza de especies que usan los distintos estratos del día, existe también disimilitud en su proporción.

El índice de Sørensen (C_S) se calculó utilizando la función `vegdist()` del paquete *vegan* (Oksanen *et al.* 2019). Por otro lado, el NNESS (C_m) se calculó mediante la función `dis.nness()` del paquete *CommEcol* (Melo 2019) con $m = 20$ (Wolda 1983). Ya que los índices de Sørensen y NNESS miden similitud y tanto la función `vegdist()` como `dis.nness()` miden disimilitud, los valores obtenidos incrementan de 0 a 1 a mayor disimilitud.

Finalmente, se categorizaron las especies como diurnas, nocturnas, crepusculares o catamerales de acuerdo con su hábito. Esta división se llevó a cabo siguiendo a el método de van Schaik y Griffiths (1996), modificado para incluir el hábito crepuscular en comunidades de mamíferos amazónicos (Gómez *et al.* 2005), de la siguiente manera:

- Crepuscular: Una especie se consideró crepuscular si el 50% de las observaciones se dieron durante el crepúsculo.
- Diurna: Una especie se consideró diurna si <30% de los eventos fueron registrados durante la noche.
- Nocturna: Una especie se consideró nocturna si >70% de eventos fueron registrados durante la noche.
- Catameral: El resto de las especies que no cumplieron con ninguna de las 3 consignas se clasificaron como catamerales.

3.6.2. Gremios alimenticios y masa corporal

Se categorizaron las especies por gremio alimenticio como omnívoras, frugívoras, folívoras, insectívoras, mirmeecófagas, carnívoras o granívoras dependiendo del alimento predominante en su dieta (Anexo 3). Una especie se consideró omnívora si incluye tanto recursos vegetales como invertebrados en su dieta (Fleagle y Mittermeier 1980). Se siguieron, en general, las determinaciones de Janson y Emmons (1990), ya que determinaron en base a observaciones y estudios previos en la EBCC la dieta de la mayoría de las especies

que habitan el dosel que la rodea. No obstante, se añadió información sobre sus dietas de acuerdo con lo hallado en otras fuentes más actualizadas (ver acápite 2.5).

Se realizó la prueba U de Mann-Whitney (Mann y Whitney 1947) en el programa R 3.6.3 (R Core Team 2020), utilizando la interfaz RStudio 1.2.5042 (RStudio Team 2020), mediante la función `wilcox.test()` para probar si hubo diferencia significativa entre el número de especies por gremios durante los periodos del día. De esta manera se pudo probar la similitud entre las distribuciones de los gremios durante el día y la noche (Zar 2010). Además, se realizó una prueba de independencia de chi-cuadrado (χ^2) mediante la función `chisq.test()` para determinar si existió dependencia entre los gremios alimenticios y los periodos del día (McHugh 2013). De esta manera se pusieron a prueba las siguientes hipótesis:

H_0 = La actividad de los distintos gremios alimenticios no es dependiente de los distintos periodos del día.

H_1 = La actividad de los distintos gremios alimenticios es dependiente de los distintos periodos del día.

Se obtuvo la masa corporal de las distintas especies de distintas fuentes. La mayoría se obtuvo de Janson y Emmons (1990); no obstante, los datos restantes se obtuvieron de otras fuentes (Tabla 4). Se realizó una prueba de independencia de chi-cuadrado (χ^2) para determinar si existe dependencia entre la masa corporal y los periodos del día, poniéndose a prueba las siguientes hipótesis:

H_0 = La actividad de los mamíferos en el dosel durante los distintos periodos del día no es dependiente de la masa corporal de estos.

H_1 = La actividad de los mamíferos en el dosel durante los distintos periodos del día es dependiente de la masa corporal de estos.

Se calcularon los promedios de las masas corporales (\bar{m}) de las comunidades diurnas y nocturnas, así como los de las composiciones (\bar{M}) que presentaron actividad en cada periodo del día y estrato del dosel utilizando la siguiente fórmula (creación propia):

$$\bar{M} = \frac{\sum m_{ij}N_{ij}}{N_j}$$

donde \bar{M} es el promedio de masa corporal de la composición de especies, m la masa corporal de la especie i en el estrato o periodo j , y N el número de eventos de la especie i en el estrato o periodo j o el número total de eventos en el estrato o periodo j . Esta fórmula permite utilizar la variable m para comparar la actividad entre ambos estratos y entre los periodos del día, ya que si solo se usa la masa promedio de la riqueza no se podría evaluar la composición y el uso que las especies le dan a cada uno.

3.6.3. Estratificación vertical

Se dividieron las observaciones crepusculares, diurnas y nocturnas. Luego, se calculó el índice de Sørensen para comparar la riqueza de especies de las comunidades que utilizaron cada estrato del dosel en cada periodo del día. Además, se calculó el índice NNESS para comparar la disimilitud entre el uso que les dieron a los distintos estratos.

Para evaluar si el uso de los distintos estratos del dosel fue dependiente del nicho de las especies (hábito, gremio alimenticio, y masa corporal) se realizaron pruebas de independencia de chi-cuadrado (χ^2) con las siguientes hipótesis por gremio:

H_0 = La actividad de los mamíferos en los distintos estratos del dosel durante el periodo x no es dependiente de su gremio alimenticio.

H_1 = La actividad de los mamíferos en los distintos estratos del dosel durante el periodo x es dependiente de su gremio alimenticio.

y las siguientes por masa corporal:

H_0 = La actividad de los mamíferos en los distintos estratos del dosel durante el periodo x no es dependiente de su masa corporal.

H_1 = La actividad de los mamíferos en los distintos estratos del dosel durante el periodo x es dependiente de su masa corporal.

donde x fue uno de los tres periodos del día (diurno, nocturno, crepuscular).

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. Resultados

4.1.1. Riqueza de especies

El sitio se monitoreó durante 6861 días-cámara (3360 días-cámara en el dosel alto y 3501 días-cámara en el dosel bajo). Dos de las cámaras pertenecientes al dosel alto fueron excluidas ya que no operaron de manera correcta, una de ellas se encontró rota y mojada en el suelo, y la tarjeta quedó inoperativa, posiblemente removida por un machín negro (Moore *et al.* 2021), mientras que la otra solo funcionó por menos de un día y no colectó datos significativos. En los 6861 días-cámara, las cámaras registraron 28 especies de mamíferos pertenecientes a 14 familias, incluyendo a las ratas espinosas arbóreas en la familia Echimyidae, en el dosel de la EBCC (Tabla 2) en un total de 3096 eventos independientes.

Tabla 2: Riqueza de especies de mamíferos arbóreos identificables por cámaras trampa en la Estación Biológica Cocha Cashu, entre agosto del 2016 y febrero del 2017.

Orden	Familia	Nombre común	Nombre científico
Carnivora	Felidae	Tigrillo	<i>Leopardus sp.</i>
	Mustelidae	Manco	<i>Eira barbara</i>
		Olingo	<i>Bassaricyon alleni</i>
	Procyonidae	Achuni	<i>Nasua nasua</i>
		Chosna	<i>Potos flavus</i>
Zarigüeya lanuda		<i>Caluromys lanatus</i>	
Didelphimorphia	Didelphidae	Intuto	<i>Didelphis marsupialis</i>
		Zarigüeya de cola tupida	<i>Glironia venusta</i>
	Bradypodidae	Perezoso de tres dedos	<i>Bradypus variegatus</i>
Pilosa	Cyclopedidae	Serafin	<i>Cyclopes thomasi</i>
	Megalonychidae	Perezoso de dos dedos	<i>Choloepus hoffmanni</i>
	Myrmecophagidae	Shiwi	<i>Tamandua tetradactyla</i>
Primates	Atelidae	Cotomono	<i>Alouatta seniculus</i>
		Maquisapa	<i>Ateles chamek</i>

Continuación...

Orden	Familia	Nombre común	Nombre científico	
Primates	Atelidae	Mono choro	<i>Lagothrix cana</i>	
	Aotidae	Musmuqui	<i>Aotus nigriceps</i>	
		Machín blanco	<i>Cebus cuscinus</i>	
		Pichico común	<i>Leontocebus weddelli</i>	
	Cebidae	Pichico emperador	<i>Saguinus imperator</i>	
		Mono fraile	<i>Saimiri boliviensis</i>	
		Machín negro	<i>Sapajus macrocephalus</i>	
		Huapo negro	<i>Pithecia irrorata</i>	
	Rodentia	Pitheciidae	Tocón	<i>Plecturocebus</i> sp.
		Echimyidae	Rata espinosa arbórea	Echimyidae
Erethizontidae		Puercoespín enano	<i>Coendu</i> cf. <i>ichillus</i>	
		Puercoespín	<i>Coendu bicolor</i>	
		Sciuridae	Ardilla boliviana	<i>Sciurus ignitus</i>
		Ardilla roja	<i>Sciurus spadiceus</i>	

FUENTE: Elaboración propia.

Se registraron en total 27 especies de mamíferos arbóreos y escansoriales identificables con cámaras trampa (26 de las 32 especies esperadas), excluyendo a la familia Echimyidae. De estas, una sería el posible primer registro de puercoespín enano (*Coendou* cf. *ichillus*) en el PNM.

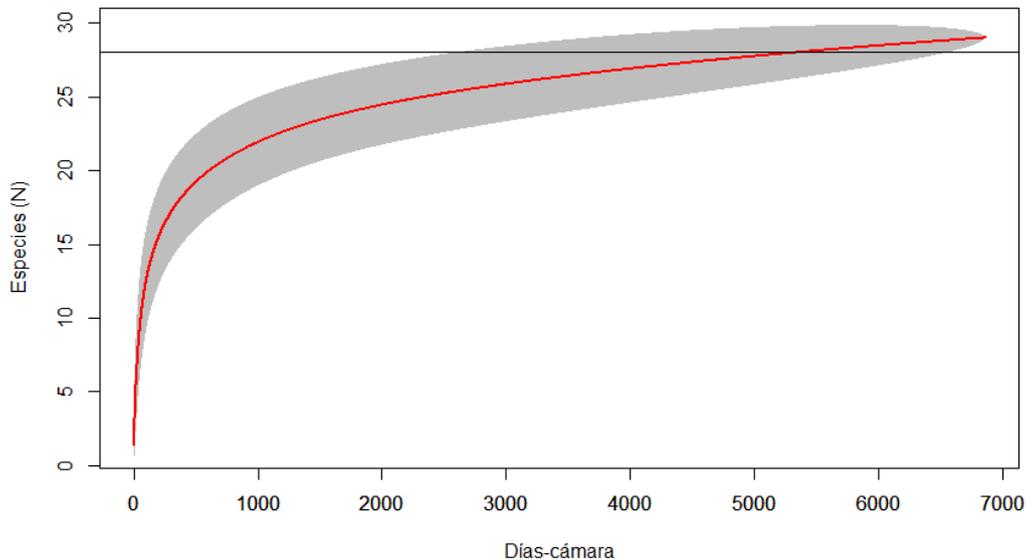


Figura 3: Curva de acumulación de especies de mamíferos arbóreos no voladores identificables por cámaras trampa en la EBCC. La línea negra horizontal marca el número de especies captadas por las cámaras trampa durante este muestreo (n = 28).

FUENTE: Elaboración propia.

La curva de acumulación de especies creció rápidamente en los 500 primeros días-cámara, y siguió creciendo pasados los 5000 días-cámara (Figura 3). La curva creció pasado el número de especies registradas en el presente muestreo.

4.1.2. Estratificación de la comunidad de mamíferos arbóreos

4.1.2.1. Estratificación temporal

La disimilitud entre la comunidad de mamíferos que usan el dosel durante el día y la noche fue la más alta ($C_S = 0.706$), mientras que entre el día y el crepúsculo fue menor ($C_S = 0.438$) y entre la noche y el crepúsculo fue la más baja ($C_S = 0.353$). La proporción de las especies activas durante el día y la noche también mostraron la mayor disimilitud ($C_m = 0.888$), mientras que entre el crepúsculo y el día ($C_m = 0.339$) y el crepúsculo y la noche ($C_m = 0.361$) fueron menores.

Se determinó que 13 especies presentaron hábitos diurnos en el dosel; por otro lado, 14, incluyendo a la familia Echimyidae como una y a los roedores y marsupiales menores no identificados como otra, presentaron hábitos nocturnos; además, una especie presentó hábito crepuscular, y una última presentó hábito catameral (Tabla 3). Algunos primates diurnos como el maquisapa, el machín negro, el machín blanco y el mono fraile, sin embargo, presentaron actividad nocturna rara vez registrada.

Tabla 3: Hábito diario de las especies de mamíferos arbóreos de la EBCC registrados entre setiembre del 2016 y febrero del 2017.

Familia	Especie	Número y porcentaje de eventos			Hábito
		Crepuscular	Diurno	Nocturno	
Aotidae	<i>Aotus nigriceps</i>	18 (12)	1 (1)	128 (87)	Nocturno
	<i>Alouatta seniculus</i>	1 (2)	51 (98)		Diurno
Atelidae	<i>Ateles chamek</i>	112 (13)	684 (82)	34 (4)	Diurno
	<i>Lagothrix cana</i>	2 (11)	16 (89)		Diurno
Bradypodidae	<i>Bradypus variegatus</i>			1 (100)	Nocturno
	<i>Cebus cuscinus</i>	13 (9)	122 (89)	2 (1)	Diurno
	<i>Leontocebus weddelli</i>		16 (100)		Diurno
Cebidae	<i>Saguinus imperator</i>		3 (100)		Diurno
	<i>Saimiri boliviensis</i>	31 (43)	41 (57)		Diurno
	<i>Sapajus macrocephalus</i>	22 (10)	201 (88)	5 (2)	Diurno

Continuación...

Familia	Especie	Número y porcentaje de eventos			Hábito
		Crepuscular	Diurno	Nocturno	
Cyclopedidae	<i>Cyclopes thomasi</i>			6 (100)	Nocturno
	<i>Caluromys lanatus</i>	7 (4)		170 (96)	Nocturno
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	2 (9)		20 (91)	Nocturno
	<i>Glironia venusta</i>			6 (100)	Nocturno
Echimyidae	Echimyidae	1 (1)		90 (99)	Nocturno
Erethizontidae	<i>Coendou bicolor</i>			12 (100)	Nocturno
	<i>Coendou ichillus</i>	8 (11)		62 (89)	Nocturno
Felidae	<i>Leopardus</i> sp.			1 (100)	Nocturno
Megalonychidae	<i>Choloepus hoffmanni</i>			1 (100)	Nocturno
Mustelidae	<i>Eira barbara</i>		2 (100)		Diurno
Myrmecophagidae	<i>Tamandua tetradactyla</i>		4 (40)	6 (60)	Catameral
No identificado	Roedor o marsupial menor	6 (3)		183 (97)	Nocturno
Pitheciidae	<i>Pithecia irrorata</i>		2 (100)		Diurno
	<i>Plecturocebus</i> sp.	1 (11)	8 (89)		Diurno
Procyonidae	<i>Bassaricyon alleni</i>	19 (6)		292 (94)	Nocturno
	<i>Nasua nasua</i>		1 (100)		Diurno
Sciuridae	<i>Potos flavus</i>	20 (7)		272 (93)	Nocturno
	<i>Sciurus ignitus</i>		31 (100)		Diurno
	<i>Sciurus spadiceus</i>	28 (54)	24 (46)		Crepuscular
Total		291	1207	1291	

FUENTE: Elaboración propia.

4.1.2.2. Gremios alimenticios y masa corporal

De las 29 especies registradas en la EBCC durante el muestreo, incluyendo a la familia Echimyidae, y a los roedores y marsupiales menores como dos especies, 16 fueron omnívoras ($\bar{m} = 1.55$ Kg), cinco frugívoras ($\bar{m} = 4.25$ Kg), tres folívoras ($\bar{m} = 5.20$ Kg), dos granívoras ($\bar{m} = 0.41$ Kg), dos mirmecófagas ($\bar{m} = 2.70$ Kg) y una carnívora ($\bar{m} = 9.00$ Kg). Las masas corporales de la comunidad de mamíferos arbóreos identificables en cámaras trampa variaron entre 0.15 – 9.00 Kg (Tabla 4).

Tabla 4: Gremio alimenticio y masa corporal de los mamíferos arbóreos de la EBCC registrados entre setiembre del 2016 y febrero del 2017.

Familia	Especie	Gremio alimenticio	Masa corporal (Kg)
Aotidae	<i>Aotus nigriceps</i>	Omnívoro	0.70
Atelidae	<i>Alouatta seniculus</i>	Folívoros	6.00

Continuación...

Familia	Especie	Gremio alimenticio	Masa corporal (Kg)
Atelidae	<i>Ateles chamek</i>	Frugívoro	7.00
	<i>Lagothrix cana</i>	Frugívoro	8.00
Bradypodidae	<i>Bradypus variegatus</i>	Folívoro	3.90*
	<i>Cebus cuscinus</i>	Omnívoro	2.40
	<i>Leontocebus weddelli</i>	Omnívoro	0.35
Cebidae	<i>Saguinus imperator</i>	Omnívoro	0.40
	<i>Saimiri boliviensis</i>	Omnívoro	0.80
	<i>Sapajus macrocephalus</i>	Omnívoro	2.60
Cyclopedidae	<i>Cyclopes thomasi</i>	Mirmecófago	0.40*
	<i>Caluromys lanatus</i>	Omnívoro	0.44*
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	Omnívoro	1.00
	<i>Glironia venusta</i>	Omnívoro	0.15*
Echimyidae	Echimyidae	Omnívoro	0.30
Erethizontidae	<i>Coendou bicolor</i>	Frugívoro	4.50
	<i>Coendou ichillus</i>	Frugívoro	0.77***
Felidae	<i>Leopardus</i> sp.	Carnívoro	9.00*
Megalonychidae	<i>Choloepus hoffmanni</i>	Folívoro	5.70*
Mustelidae	<i>Eira barbara</i>	Omnívoro	7.00*
Myrmecophagidae	<i>Tamandua tetradactyla</i>	Mirmecófago	5.00
No Identificado	Roedor o marsupial menor	Omnívoro	0.20**
Pitheciidae	<i>Pithecia irrorata</i>	Frugívoro	1.00
	<i>Plecturocebus</i> sp.	Omnívoro	0.70
	<i>Bassaricyon alleni</i>	Omnívoro	1.00
Procyonidae	<i>Nasua nasua</i>	Omnívoro	4.50
	<i>Potos flavus</i>	Frugívoro	2.20
	<i>Sciurus ignitus</i>	Granívoro	0.22
Sciuridae	<i>Sciurus spadiceus</i>	Granívoro	0.60

Datos de masa corporal obtenidos de Janson y Emmons (1990). En caso no haya estado definida, se completó con la información de las siguientes fuentes:

*(Paglia *et al.* 2012)

**masa corporal estimada menor a la de la especie de menor masa identificable (*S. ignitus*), y mayor a la de los indicados de las posibles especies de roedores y marsupiales arbóreos indicadas en Janson y Emmons (1990) y Paglia *et al.* (2012)

***(Gregory *et al.* 2015)

FUENTE: Elaboración propia.

El número de especies con actividad diurna o nocturna en cada gremio no varió significativamente (Mann-Whitney U p-valor = 0.8241); sin embargo, la actividad total de cada gremio sí fue considerablemente distinta durante el día y la noche (Figura 4). La mayor actividad diurna fue de los frugívoros, en particular de maquisapas (n = 684). La actividad del mono choro (n = 16), la otra especie frugívora diurna, fue considerablemente menor. Por

otro lado, la actividad de omnívoros, a pesar de ser el grupo con mayor número de especies, fue casi la mitad de la de los frugívoros (n = 395). Durante este periodo también hubo actividad de granívoros (n = 57) y folívoros (n = 51).

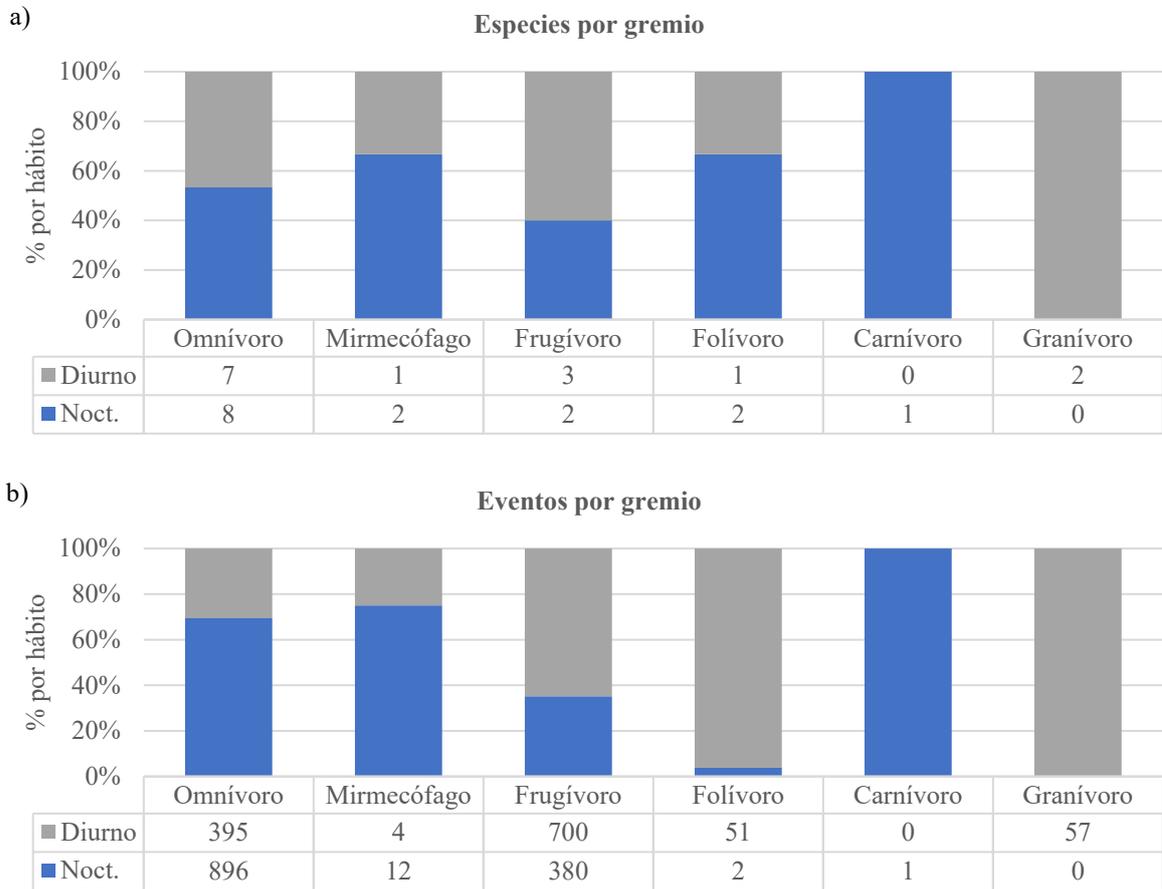


Figura 4: Distribución temporal de los distintos gremios alimenticios por a) número de especies y b) número de eventos. Para el número de especies se excluyó el hábito crepuscular debido a su corto rango de horas, y se incluyó al catameral dentro de diurno y nocturno.

FUENTE: Elaboración propia.

Mediante la prueba de independencia de chi-cuadrado, se determinó con un 95% de confianza que la actividad de los distintos gremios alimenticios, excluyendo a los carnívoros (n = 1), es dependiente de los periodos del día ($\chi^2 = 444.58$, gl = NA, p-valor simulado = 0.0004998). Se utilizó el p-valor Simulado (Monte Carlo) debido a que solo se registraron menos de cinco eventos de ciertos gremios durante algunos periodos.

La masa corporal promedio de la riqueza de mamíferos diurnos ($\bar{m} = 3.15$ Kg), fue mayor a la de los nocturnos ($\bar{m} = 2.16$ Kg). Los hábitos catameral y crepuscular solo fueron representados por una especie cada uno, y estas tienen masas corporales de 5.00 Kg y 0.60 Kg respectivamente (Tabla 3). Además, la masa corporal promedio de la composición de los mamíferos arbóreos activos durante el día fue de casi cuatro veces la de los nocturnos (día: $\bar{M} = 5.09$ Kg; noche: $\bar{M} = 1.20$ Kg). Durante el crepúsculo este valor fue intermedio entre los otros dos periodos ($\bar{M} = 3.52$ Kg). Se observó predominancia de mamíferos con masa corporal >5.00 Kg durante el día, y ≤ 1.00 Kg durante la noche (Figura 5).

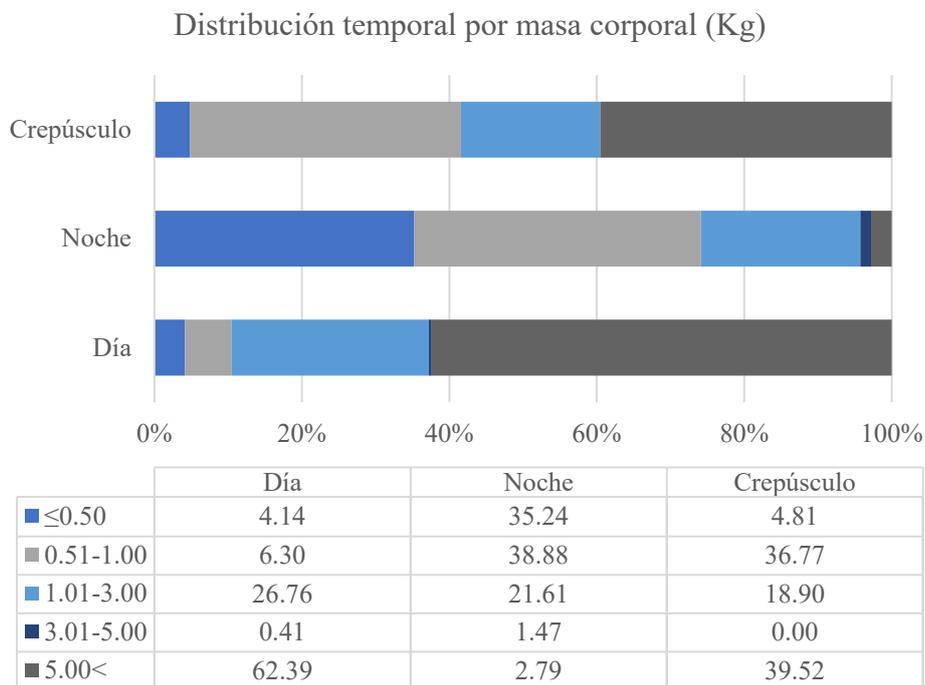


Figura 5: Porcentaje de cada categoría de masa corporal y su distribución en cada periodo del día.

FUENTE: Elaboración propia.

Mediante la prueba de independencia chi-cuadrado se determinó con un 95% de confianza que la actividad de los mamíferos arbóreos en los distintos periodos del día es dependiente de la masa corporal ($\chi^2 = 1356.5$, gl = NA, p-valor simulado = 0.0004998).

4.1.2.3. Estratificación vertical

El estrato alto fue usado por 21 especies, de las cuales 20 también estuvieron presentes en el dosel bajo. Por otro lado, 28 especies fueron registradas en el dosel bajo, de las cuales solo 20 también estuvieron presentes en el dosel alto. La disimilitud, por ende, no fue alta ($C_S = 0.176$) y tampoco lo fue el uso que les dieron a los estratos ($C_m = 0.080$). Tampoco se halló disimilitud alta entre ambos estratos durante el crepúsculo ($C_S = 0.260$, $C_m = 0.201$), el día ($C_S = 0.185$, $C_m = 0.081$), ni la noche ($C_S = 0.167$, $C_m = 0.048$).

Durante el día y la noche la composición de especies del dosel alto presentó mayor masa corporal promedio que la del dosel bajo (día: $\bar{M}_{alto} = 5.808$ Kg, $\bar{M}_{bajo} = 4.741$ Kg; noche: $\bar{M}_{alto} = 1.430$ Kg, $\bar{M}_{bajo} = 1.002$ Kg), lo que no ocurrió durante el crepúsculo ($\bar{M}_{alto} = 3.509$ Kg, $\bar{M}_{bajo} = 3.530$ Kg). Sin embargo, estas masas corporales promedio fueron considerablemente mayores durante el día que durante la noche, y de valores intermedios en el crepúsculo. Esta diferencia se observó en las proporciones de la actividad los distintos tamaños de especies durante los tres periodos del día (Figura 6).

Durante el periodo diurno se halló, con un 95% de confianza, que la actividad de los mamíferos en los distintos estratos del dosel fue dependiente de su masa corporal ($\chi^2 = 79.559$, gl = NA, p-valor simulado = 0.0004998). Se registró una clara predominancia de mamíferos de gran tamaño ($m > 5$ Kg), la cual fue considerablemente mayor en el dosel alto (76.26%) que en el bajo (49.37%) (Figura 6a). Por otro lado, la actividad de los mamíferos de menor tamaño ($m < 1$ Kg) fue considerablemente menor y predominó en el dosel bajo.

Durante el periodo nocturno se halló, con un 95% de confianza, que la actividad de los mamíferos en los distintos estratos del dosel fue dependiente de su masa corporal ($\chi^2 = 86.822$, gl = 4, p-valor $< 2 \cdot 10^{-16}$). La composición de especies varió y aumentó la actividad de especies de menor tamaño (Figura 6b). Las especies de porte mediano y grande ($m > 3$ Kg) redujeron su actividad considerablemente en ambos estratos, mientras que las pequeñas ($0.5 < m \leq 3$ Kg) mostraron mayor actividad en el dosel alto y las más pequeñas ($m \leq 0.5$ Kg) en el bajo.

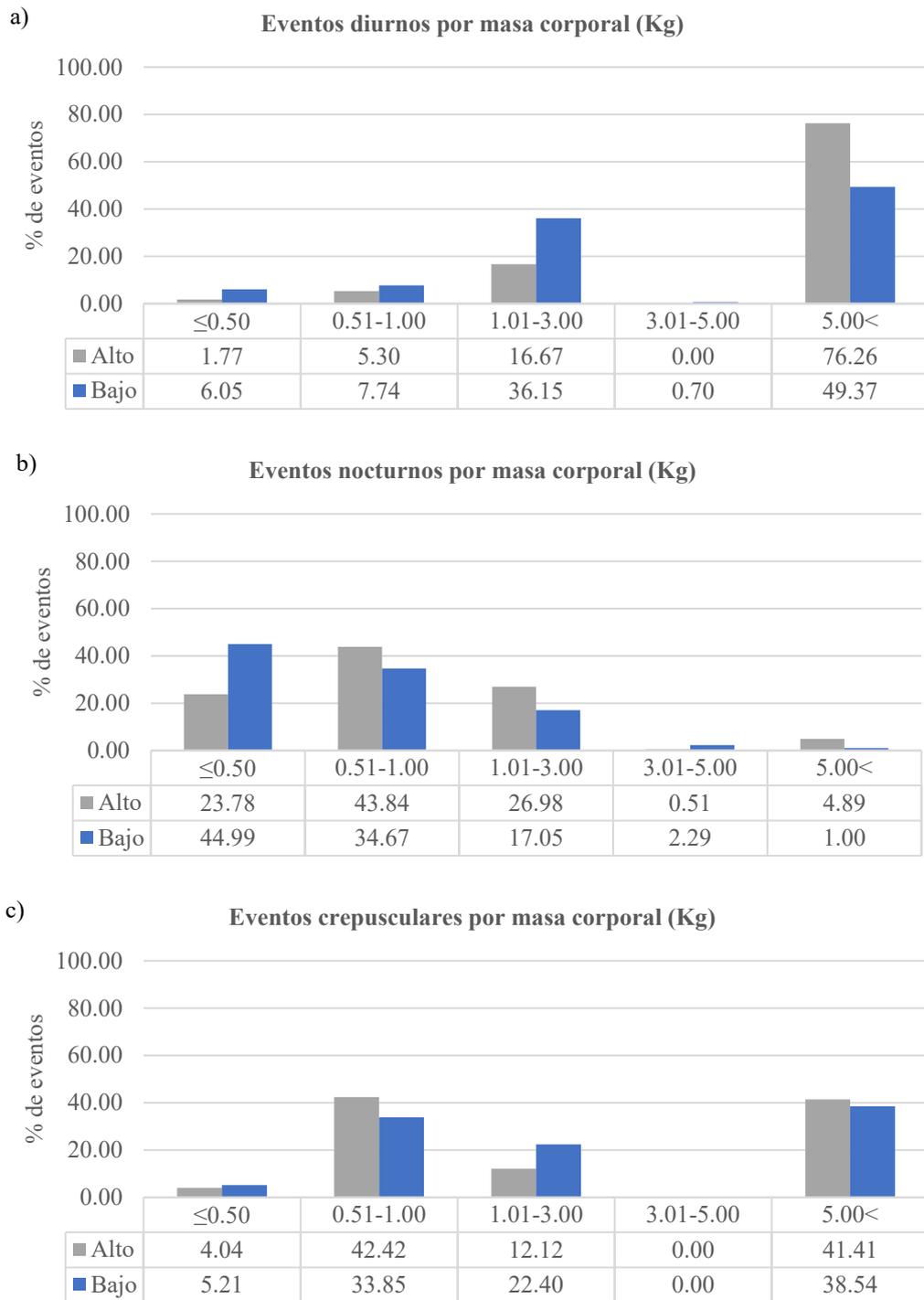


Figura 6: Distribución vertical de la comunidad de mamíferos arbóreos de la EBCC en el dosel por masa corporal durante a) el día, b) la noche y c) el crepúsculo.

FUENTE: Elaboración propia

A diferencia de lo hallado en los otros dos periodos previos, no se pudo rechazar, con un 95% de confianza, que la actividad de los mamíferos arbóreos en los distintos estratos del dosel fuera independiente de su masa corporal durante el crepúsculo (χ^2 5.2747, gl = NA,

p-valor simulado = 0.1599). Las proporciones de actividad en los estratos del dosel fueron similares entre sí en el 80% de rangos de masa corporal (Figura 6c). En este periodo inicia y culmina la actividad de los mamíferos grandes que predominan en el día ($m > 5\text{Kg}$), y de los pequeños que predominan durante la noche ($m \leq 1\text{Kg}$).

El uso de ambos estratos del dosel por parte de los distintos gremios alimenticios fue similar durante la noche, mas no durante el día y el crepúsculo (Figura 5). El uso del dosel alto por parte de los gremios varió considerablemente entre el día y la noche; además, al igual que ocurrió con la masa corporal, el crepúsculo presentó proporciones de transición entre estos dos periodos.

Se determinó, con un 95% de confianza, que la actividad de los mamíferos en los distintos estratos del dosel durante el periodo diurno dependió de su gremio alimenticio (χ^2 68.348, gl = 3, p-valor = 9.638×10^{-15}), excluyendo a los carnívoros ($n = 0$) y mirmecófagos ($n = 4$). Se registró mayor actividad de los gremios especialistas (Figura 7a). De estos, los frugívoros fueron los más activos durante el día en ambos estratos y, en relación con los otros gremios, utilizaron el dosel alto con más frecuencia que el dosel bajo (alto: 75.26%; bajo: 49.94%); en contraste, los omnívoros, en relación con los otros gremios, utilizaron con mayor frecuencia el dosel bajo (38.72%) que el alto (20.45%). La actividad de los folívoros, representados solo por los cotomonos, se registró en mayor proporción en el dosel bajo (5.55%) que en el alto (1.52%), al igual que la de los granívoros (alto: 3.03%; bajo: 5.30%), representados por las ardillas (Sciuridae). Se registraron cuatro eventos de mirmecófagos, y todos se encontraron en el dosel bajo. No se registraron carnívoros durante este periodo.

Durante el periodo nocturno, en contraste, el uso del dosel cambió considerablemente (Figura 7b). La actividad de omnívoros fue predominante tanto en el dosel alto (64.42%) como en el bajo (73.64%), y la de herbívoros especialistas descendió considerablemente en ambos estratos. La diferencia en el uso del dosel de los frugívoros se redujo en proporción con respecto al periodo diurno. El único carnívoro registrado (*Leopardus* sp.) se registró durante la noche en el dosel bajo. Durante este periodo no se registraron granívoros, y la actividad folívora se restringió a dos eventos de perezosos en el dosel bajo. El único gremio que mantuvo un uso similar en el dosel durante el día y la noche fue el mirmecófago, el cual solo se registró en el dosel bajo. Se pudo determinar, además, con un 95% de confianza, que la actividad de los mamíferos en los distintos estratos del dosel durante este periodo dependió

de su gremio alimenticio (χ^2 28.188, gl = 2, p-valor = 7.571×10^{-7}), excluyendo a los folívoros (n = 2), carnívoros (n = 1) y granívoros (n = 0).

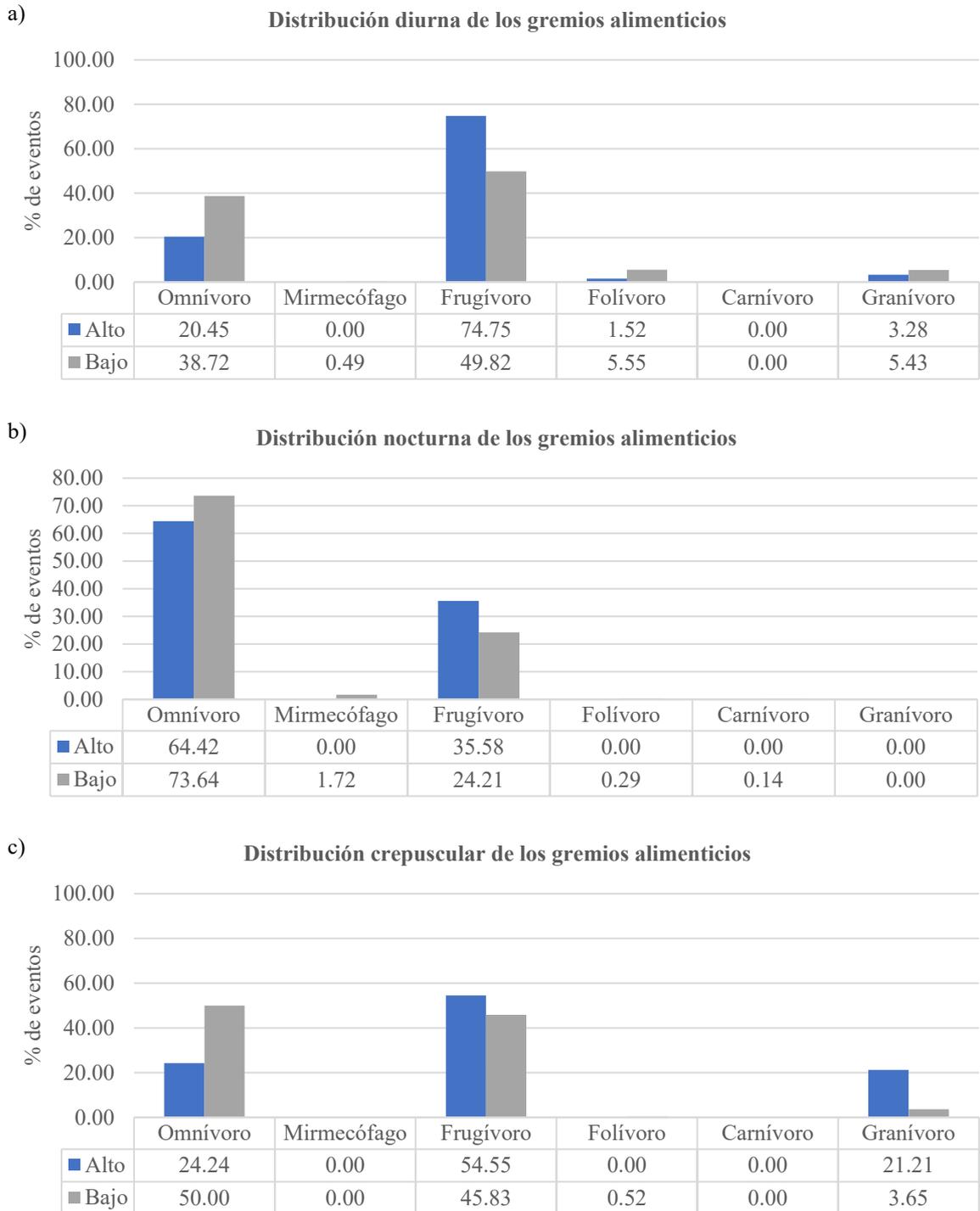


Figura 7: Distribución vertical de los distintos gremios alimenticios durante a) el día, b) la noche y c) el crepúsculo, medida en porcentaje de eventos por estrato.

FUENTE: Elaboración propia.

El periodo crepuscular fue un periodo de transición entre la actividad diurna y nocturna (Figura 7c), al igual que ocurrió con la masa corporal; sin embargo, sí se pudo determinar, con un 95% de confianza, que la actividad de los mamíferos en los distintos estratos del dosel durante este periodo dependió de su gremio alimenticio (χ^2 32.417, gl = 2, p-valor = 9.135×10^{-8}), excluyendo a los mirmecófagos (n = 0), folívoros (n = 1), y carnívoros (n = 0). La actividad de los frugívoros en este periodo fue proporcionalmente menor en el dosel alto que la actividad de este grupo durante el día, y mayor durante la noche con respecto a los otros gremios; en cambio, la de los omnívoros fue en aumento con respecto a la diurna, principalmente en el dosel bajo. La variación más notoria, sin embargo, fue la alta actividad de granívoros en el dosel alto (21.21%), la cual no se registró durante la noche, y fue considerablemente más baja durante el día (3.03%).

4.2. Discusión

4.2.1. Riqueza de especies

Bowler *et al.* (2016) hallaron una curva de acumulación de especies similar en Sucusari, Loreto, y lograron incrementar el número de especies registradas complementando dos métodos: cámaras en el dosel y transectos lineales. Sin embargo, esto muestra el potencial que tienen las cámaras trampa en el dosel como método de estudio de riqueza, ya que se podría esperar que se detecten más especies si se prolonga el tiempo de monitoreo. Como se mencionó, el método utilizado es el óptimo para estudiar la comunidad de mamíferos arbóreos, pero cinco especies esperadas no se lograron registrar. Estas especies fueron el leoncito (*Cebuella pygmaea*), el supay-pichico (*Callimico goeldii*), el pichico de barba blanca (*Saguinus mystax*), la zarigüeya de hombros negros (*Caluromysiops irrupta*) y la ardilla enana (*Microsiurus flaviventer*).

El pichico de barba blanca solo ha sido observado una vez en el límite del PNM con la entonces Zona Reservada Alto Purús, a orillas de la quebrada Playa Bonita por Pitman (2003). Al no tener las coordenadas, es difícil estimar dónde fue avistada la especie; sin embargo, por la descripción, parece ser fuera del área estudiada. Las tres especies restantes, por otro lado, han sido confirmadas en el ámbito de la EBCC desde hace casi 30 años (Pacheco *et al.* 1993; Voss y Emmons 1996). El comportamiento de estas especies hace poco

probable que se registren con el método de muestreo utilizado. En el caso del leoncito, esta especie suele desplazarse por lianas y troncos verticales en el sotobosque (Youlatos 2009); en Loreto, Bowler *et al.* (2016) detectaron la presencia del leoncito mediante transectos lineales, mas no en las cámaras arbóreas. De manera similar, la ardilla enana utiliza en mayor porcentaje soportes verticales en el sotobosque (Youlatos 1999); además, posiblemente ha sido identificada erróneamente en monitoreos con cámaras trampa arbóreas previos que excluyen la presencia de la muy similar ardilla boliviana (*Sciurus ignitus*) (Whitworth *et al.* 2019). En monitoreos de conectividad mediante puentes de dosel en el Bajo Urubamba, las cámaras arbóreas tampoco lograron registrar esta especie, pero sí a la ardilla boliviana (Balbuena *et al.* 2019; Gregory *et al.* 2017). Una de las pocas especies de marsupiales arbóreos que se pueden identificar de manera confiable en imágenes de cámaras trampa es la zarigüeya de hombros negros, de la cual se conoce muy poco (Gardner 2007) ya que existen escasos registros de la especie entre Perú, Colombia y Brasil (Santori, Astúa, y Martins 2016; Voss y Jansa 2021:31). Esta especie utiliza el dosel (Janson y Emmons 1990) y el sotobosque (Santori *et al.* 2016); sin embargo, puede alimentarse del mismo árbol incluso por días, trasladándose por ramas delgadas y perchándose a los lados de ramas más grandes para alimentarse, restringiendo su desplazamiento horizontal (Janson *et al.* 1981). La ausencia de registros de la especie en este estudio, al igual que en otros muestreos de cámaras arbóreas dentro de su rango de distribución (Bowler *et al.* 2016; Whitworth *et al.* 2019), podría deberse a su uso del dosel o su baja densidad; no obstante, debido a la poca información que se tiene de la especie no se puede definir con certeza. Finalmente, el supay-pichico también suele trasladarse por el sotobosque, principalmente por debajo de los 10m de altura y brincando entre soportes verticales (Porter 2004); Bowler *et al.* (2016) tampoco lograron detectar la presencia del supay-pichico mediante ningún método, a pesar de haber reportes pasados de la especie en el área (Watsa *et al.* 2012).

El mono tocón (*Plecturocebus urubambensis*), endémico y recientemente descrito (Vermeer y Tello-Alvarado 2015), está reportado hacia el lado sur del Río Manu. Tocones oscuros con las características de *P. urubambensis*, sin embargo, han sido reportados al norte del Río Manu desde el 2010, en el Puesto de Vigilancia Limonal (Ana Peralta, com. pers.). Por otro lado, el tocón colorado (*Plecturocebus toppini*), en el ámbito de la EBCC, se reporta al lado norte del Río Manu (Vermeer y Tello-Alvarado 2015). Tocones con características de *P. urubambensis* fueron registrados al lado norte del Río Manu durante el muestreo (Anexo 1).

Lamentablemente, las imágenes de las cámaras trampa no brindan la suficiente calidad como para discernir con certeza la especie a la que pertenecen la mayoría de los tocones registrados (Mark Bowler & Jan Vermeer, com. pers.), ya que los tonos de los colores variaron con la iluminación. Por ello, a pesar de haber logrado determinar algunos tocones como *P. toppini*, se han agrupado todos los registros como *Plecturocebus* sp., el cual anteriormente era conocido como el grupo *P. moloch*. El bajo registro de eventos de estas especies se debió, probablemente, al método empleado, ya que se monitoreó el dosel a partir de los 15m de altura cuando estas especies pasan el 50% de su tiempo bajo los 10m (Wright 1989).

En el ámbito de la EBCC habitan dos especies del género *Leopardus*: el tigrillo u ocelote (*L. pardalis*) y el huamburushu o margay (*L. wiedii*). El tigrillo es considerado terrestre; sin embargo, también trepa árboles, aunque no tan hábilmente como el huamburushu (Oliva y Ceballos 2005). Se esperó registrar a este último; sin embargo, el único registro que se obtuvo de *Leopardus* fue en el dosel bajo, y no se pudo determinar la especie ya que solo se pudo fotografiar las patas (Anexo 1.1).

Por primera vez en más de 50 años de monitoreos en la EBCC se ha obtenido un potencial registro verificable de puercoespín enano (*Coendou* cf. *ichillus*) durante un monitoreo científico, el cual ha sido reportado recientemente en el Bajo Urubamba (Balbuena *et al.* 2019; Gregory *et al.* 2015), y posiblemente en otras localidades del Manu (Whitworth *et al.* 2019), y Tambopata (Abanto 2020, Mark Bowler, com pers.), extendiendo su rango hacia el sureste (Menezes *et al.* 2020). Este presentó mayor actividad en el dosel que el puercoespín (*C. bicolor*), por lo que es posible que haya sido identificado erróneamente como esta especie en el pasado.

Para estudiar a los mamíferos arbóreos más pequeños es necesario usar otro tipo de método con el que se podrían identificar de manera confiable, además de extender el rango de muestreo para incluir el sotobosque (Grelle 2003). Estudios recientes también sugieren que se podrían adaptar las cámaras, o el método de instalación, para detectar e identificar con mayor confiabilidad animales de menor tamaño (Gracanin, Gracanin, y Mikac 2019; Thomas *et al.* 2020; Welbourne *et al.* 2019).

4.2.2. Estratificación en el dosel

Existe una clara distinción entre las especies que predominan la actividad en el dosel durante el día y la noche. La riqueza de mamíferos arbóreos activos durante la noche y el crepúsculo fue similar, esto se debió tanto a la actividad crepuscular y nocturna de los primates diurnos como el maquisapa y machines negros y blancos, como a las últimas horas de actividad de algunos mamíferos nocturnos como el musmuqui (Wright 1989). Hasta el año 2016 no se habían publicado reportes de maquisapas activos durante la noche (Whitworth *et al.* 2016), y lo poco que se ha descrito se basa en interacciones intraespecíficas (Hidalgo-Aguirre *et al.* 2020). Tampoco se conoce la actividad de los machines negros durante la noche, pero monitoreos con cámaras trampa arbóreas los han registrado trasladándose a lo largo de puentes de dosel para cruzar sobre estructuras lineales (Balbuena *et al.* 2019; Gregory *et al.* 2017). Esto puede deberse a los métodos de monitoreo de *scan sampling* y *focal sampling* (Altmann 1974) que se ha usado comúnmente para el estudio de mamíferos arbóreos, los cual generalmente solo se lleva a cabo durante el día para estudiar a los primates diurnos (Alegria Meneses 2019; Chaves *et al.* 2011; Janson 1988; Peres 1993; Pillco Huarcaya 2019; Podolsky 1990), y durante la noche para los nocturnos (Kays 2000; Wright 1989). Por otro lado, el shiwi que es descrito como una especie principalmente nocturna (Hayssen 2011) presentó hábito catameral; no obstante, esta especie solo fue registrada 10 veces. Las cámaras trampa, al monitorear el dosel constantemente las 24 horas del día, resultan ser un método que podrá aportar mucho a la información que se tiene de la actividad de los mamíferos arbóreos fuera de sus rangos de actividad alta.

A pesar que el número de especies de hábito diurno fue muy similar al de hábito nocturno, la masa corporal promedio varió, en promedio, en 1.01Kg, un valor muy similar a lo hallado por Wright *et al.* (1996). Si bien la mayoría de las masas corporales se obtuvieron de la misma fuente, los hábitos se definieron por distintos métodos. Sin embargo, la variación fue mucho mayor si se considera la actividad de estas especies durante estos periodos. Durante el día la masa promedio de la composición de especies fue casi el cuádruple de la nocturna, y la crepuscular casi el triple. Esto se debió principalmente a la mayor actividad y tamaño de los primates, los cuales son predominantemente diurnos. Ya que durante el día el riesgo de depredación es mayor debido a las grandes rapaces que habitan el neotrópico, el tener mayor tamaño los hace menos vulnerables a estos depredadores (Terborgh 1983 en: Wright 1989). Durante la noche, los mamíferos de menor tamaño como el musmuqui son menos

vulnerables a ser depredados por estas aves (Wright 1989); no obstante, la actividad crepuscular de estas especies posiblemente sea más riesgosa, ya que rapaces como el águila arpía (*Harpia harpyja*) llegan a alimentarse de mamíferos nocturnos (Bowler *et al.* 2020) posiblemente en este periodo.

Como es de esperarse en grupos como los primates y marsupiales en general, como ejemplo de mamíferos arbóreos, los herbívoros (frugívoros y folívoros) tienen mayor masa corporal que los omnívoros, lo cual les permite alimentarse de los recursos más comunes (Price y Hopkins 2015). Los musmuquis, siendo omnívoros nocturnos, evitan la competencia por recursos con especies de mayor tamaño, ya que estas son generalmente diurnas, y logran alimentarse de recursos que no están disponibles durante el día para los tocones, que ocupan nichos ecológicos similares durante el día (Wright 1989).

El número de especies que representa a cada gremio alimenticio durante el día y la noche no es significativamente distinta, como también lo menciona Wright (1996); sin embargo, su proporción de actividad sí varía a lo largo del día. Los mamíferos especialistas dominan el dosel durante el día, mientras que durante la noche lo hacen los omnívoros.

4.2.2.1.El dosel durante el día

La comunidad de mamíferos arbóreos diurnos está compuesta principalmente por primates, los cuales en general inician sus actividades al amanecer y continúan a lo largo del día hasta la puesta del sol (Alegría Meneses 2019; Janson 1988; Peres 1993; Pillco Huarcaya 2019). Este grupo se alimenta de recursos vegetales (frutos, hojas, flores, savia y néctar), invertebrados e incluso vertebrados. Las dos familias taxonómicas más grandes de los primates diurnos presentan hábitos alimenticios similares; por ejemplo, los atélidos son principalmente especialistas, mientras los cébidos son generalistas. Los pitécidos, sin embargo, pueden ser especialistas (huapo negro) o generalistas (mono tocón). Las especies especialistas tienen algo más en común: presentan, en general, mayor masa corporal que las generalistas.

Durante el periodo diurno los estratos más altos del dosel presentaron mayor actividad de frugívoros de más de 5 Kg. Este grupo lo predominaron los maquisapas, los primates con la

segunda mayor densidad poblacional en la EBCC (Endo *et al.* 2010). Su dieta durante la temporada de abundancia consiste principalmente de frutos maduros, y en los de escasez aumenta su ingesta de hojas y frutos de árboles con fructificación anual como las moráceas (Alegría Meneses 2019; van Schaik, Terborgh, y Wright 1993; Terborgh 1983). Entre los frugívoros grandes, los monos choro se distribuyen de manera particular. En el ámbito de la EBCC, por ejemplo, solo se encuentran al sur del Río Manu (Terborgh 1983); no obstante, existen dos registros al lado norte: uno en los años noventa (César Flores, com. pers) y otro a fines del 2016 (Alexsander Quispe Ñaupá, com. pers.). Endo *et al.* (2010) reportaron bajas densidades de choros en la EBCC; sin embargo, los transectos que hicieron fueron muy cerca al río, y los reportes fueron tanto visuales como acústicos, por lo que es muy probable que hayan oído a la especie desde el otro lado del río. La densidad de los maquisapas tanto al norte como al sur del Río Manu es alta, y la de los monos choro en Alto Panagua, al suroeste del ámbito de la EBCC, es casi un tercio de la de los maquisapas (Endo *et al.* 2010). Al norte, los maquisapas usaron el dosel en proporciones muy similares durante el día; en cambio, al sur, donde conviven con los monos choro, los maquisapas usaron el dosel bajo más del doble de veces que el dosel alto. Los monos choro y los maquisapas tienen dietas muy similares y principalmente frugívoras. Cuando no existe competencia por recursos entre choros y maquisapas, la dieta de los monos choro puede estar compuesta en un 80.7% por frutos (Peres 1994); por otro lado, en sitios donde ambas especies coexisten, los frutos pueden reducirse al 46.6% de su dieta, buscando alternativas como hojas y artrópodos (Pillco Huarcaya 2019). En sitios como estos, ambas especies pueden alimentarse del mismo árbol simultáneamente; no obstante, los maquisapas tienen la prioridad, haciendo que los choros esperen que estos terminen de alimentarse para acercarse al árbol (Pillco Huarcaya 2019). A pesar de esto, posiblemente los maquisapas al sur del Río Manu utilicen en mayor proporción el dosel bajo para evitar competir con los choros. Otro método de separación de nicho es la especialización a algún recurso en particular. En Rondônia, Brasil, Iwanaga & Ferrari (2001) hallaron que los maquisapas incluyen en su dieta frutos de la familia Arecaceae que los choros excluyen; a la vez, estos incluyen frutos de la familia Lauraceae que los maquisapas ignoran.

Los maquisapas también dominaron la actividad diurna en el dosel bajo, aunque en menor porcentaje que en el alto, demostrando una vez más que no tienen reales competidores por alimento. Por otro lado, los omnívoros de mediano porte ($1\text{Kg} < m < 3\text{Kg}$) fueron más activos en este estrato que en el alto. Este grupo también fue representado por primates: los

cébidos. Ambas especies de machines tienden a desplazarse en mayor proporción por el dosel bajo. La principal diferencia de uso del espacio entre ambas especies es horizontal, mediante su actividad dentro de su *home range* (Terborgh 1983). En zonas de solapamiento, o al formar tropas mixtas, estas especies evitan la competencia al alimentarse de árboles de distinto tamaño. Mientras los machines blancos buscan árboles de corona amplia (más de 20m de diámetro), los machines negros tienden a forrajear en árboles de corona menor a los 10m de diámetro (Janson 1986). Estos también forman tropas mixtas con los monos fraile, y se mueven en los mismos espacios, beneficiándose mutuamente (John Terborgh, 1983 en: Haugaasen & Peres, 2009). En Surinam, Fleagle *et al.* (1981) hallaron que, a pesar de moverse en tropas mixtas, los frailes (*S. sciureus*) se trasladaban por ramas delgadas por el sotobosque en mayor proporción; también, Warner (2002) halló un mayor uso del sotobosque por parte de los frailes en Tambopata (*S. boliviensis*). La población de frailes en la EBCC presenta mayor densidad que la de los maquisapas (Endo *et al.* 2010), por lo que posiblemente fue subrepresentada en el muestreo realizado. El bajo número de registros de esta especie con respecto a su densidad pudo deberse a su método de locomoción en el dosel, además de su predominancia en los estratos más bajos como el sotobosque y ramas delgadas donde no se colocaron cámaras.

Los pichicos (Callitrichinae) fueron los primates diurnos de menor tamaño registrados en la EBCC durante el muestreo. Tanto el pichico común como el emperador solo presentaron actividad diurna. Ambas especies suelen formar tropas mixtas, las cuales pueden durar años (Terborgh, 1983 en: Haugaasen y Peres 2009). En los estratos medios y bajos del dosel, estas especies suelen estratificarse verticalmente; los emperadores utilizan en mayor frecuencia los estratos sobre los 10m de altura y los pichicos comunes los estratos bajo los 10m (Bicca-Marques *et al.* 2018). Durante el presente estudio, los pichicos comunes solo fueron registrados en el dosel bajo, mientras los emperadores solo fueron registrados en el dosel alto. En el Bajo Urubamba, Balbuena *et al.* (2019) registraron pichicos emperadores cruzando puentes de dosel naturales sobre los 25m de altura, mas no registraron pichicos comunes a pesar de estar presentes en el área (Gregory *et al.* 2012). Si bien las condiciones de los registros fueron diferentes (los puentes de dosel son los únicos puntos de conexión en un bosque fragmentado, por lo que los mamíferos arbóreos tienden a cruzar por estos en lugar de por el suelo (Gregory *et al.* 2017)). Existe poca información sobre la actividad de estos primates pequeños en los estratos más altos del dosel.

Dos especies de ardillas (Sciuridae) fueron registradas en el dosel durante el día, la ardilla roja y la ardilla boliviana. Ambas granívoras y de masa corporal $< 1\text{Kg}$, estas presentaron mayor actividad en el dosel bajo que en el alto durante el periodo diurno. La densidad poblacional del otro granívoro diurno, el huapo negro, es considerablemente baja (1.1 ind/Km^2) en la EBCC (Endo *et al.* 2010), y este solo fue registrado en dos oportunidades en el presente estudio, una en el dosel alto y otra en el dosel bajo. El uso considerablemente mayor que le dieron las ardillas al dosel bajo podría deberse a la competencia con los grandes depredadores de semillas que no fueron objetivo de este estudio: los guacamayos (*Ara* spp.). Estas aves evitan la competencia con los huapos negros alimentándose de géneros de plantas distintas en diferentes momentos, además de tener distintos hábitos de forrajeo (Palminteri *et al.* 2013). Las ardillas rojas forrajean generalmente en el suelo, utilizando el dosel más que nada para trasladarse (Palmer y Koprowski 2014), lo cual posiblemente sea una estrategia para evitar la competencia con los guacamayos. Además, principalmente se alimentan de palmeras como *Astrocaryum* spp. y *Attalea* spp. (Palmer y Koprowski 2014), las cuales no son muy consumidas por los guacamayos (Palminteri *et al.* 2013).

4.2.2.2.El dosel durante la noche

Durante el periodo nocturno, a diferencia de lo que se observa en sitios impactados (Gregory *et al.* 2022), el número de especies diurnas y nocturnas, así como el total de actividad entre ambos periodos, es similar; al igual que el número de especies de cada gremio alimenticio. No obstante, se observaron claras variaciones en la composición de estas. En este periodo del día predominó la actividad de mamíferos omnívoros pequeños ($< 1.00\text{ Kg}$) en ambos estratos del dosel.

Los omnívoros predominaron en el dosel alto y bajo con una proporción de 10 veces la de los frugívoros, el siguiente gremio alimenticio más abundante. Con respecto a la masa corporal, en el dosel alto se observaron mayores proporciones de eventos de mamíferos con más masa corporal ($0.51\text{-}3.00\text{ Kg}$), mientras que en el dosel bajo se observó mayor proporción de mamíferos pequeños ($\leq 0.50\text{ Kg}$). En este último grupo predominaron los roedores y marsupiales medianos, como las ratas espinosas (Echimyidae) y las zarigüeyas lanudas; también los mamíferos pequeños que no pudieron ser determinados taxonómicamente con confianza.

En la EBCC, los chosnas y olingos conformaron la mayor proporción de actividad nocturna. Ambas especies son muy parecidas y tienen hábitos alimenticios y de uso del dosel similares; no obstante, el chosna es principalmente frugívoro (Anexo 3). Su actividad en el dosel durante el estudio fue muy similar en ambos estratos durante la noche. Existen registros de ambas especies alimentándose en los mismos árboles (Glatston 1994); sin embargo, los chosnas, de mayor tamaño, logran ahuyentar a los olingos fácilmente (Kays 2000). En la EBCC, Janson & Emmons (1990) reportan invertebrados en la dieta de los olingos, mas no en la de los chosnas; además, se han observado recientemente olingos depredando invertebrados en trampas de captura arbóreas (Balbuena et al. en revisión). Esta diferencia puede permitirle a los olingos buscar otras fuentes de alimento para evitar competencia gracias a su agilidad (Janson *et al.* 1981; Kays 2000). Ambas especies son nectarívoras, no obstante, los chosnas visitan árboles para alimentarse de néctar en mayor proporción que los olingos (Janson *et al.* 1981; Kays *et al.* 2012). Estas distinciones en alimentación, más la mayor proporción de uso del dosel alto que del bajo por parte de los chosnas, podría permitirles a estas especies coexistir en el mismo bosque, ya que los olingos pueden alimentarse de los mismos recursos en alturas más bajas del dosel (Janson *et al.* 1981), algo que también se observó en el presente estudio. Gregory *et al.* (2022) compararon los patrones de actividad de ambas especies en puentes de dosel naturales, hallando una ligera variación en su uso del dosel durante las distintas horas de la noche. Esto podría significar una división de nicho temporal; sin embargo, se necesitan más estudios al respecto.

Los musmuquis, a diferencia de lo reportado por Janson & Emmons (1990), tuvieron una mayor proporción de actividad en el dosel alto que en el bajo. El movilizarse en las noches les permite acceder a recursos que estarían siendo utilizados por otras especies durante el día, además de evitar a los depredadores diurnos (Wright 1989). Al forrajear en árboles de corona amplia, los musmuquis como los prociónidos nocturnos pueden alimentarse al mismo tiempo en los mismos árboles (Wright 1989). El motivo de su mayor presencia en el dosel alto podría deberse a la disponibilidad de frutos, ya que los mamíferos diurnos presentaron mayor actividad en el dosel bajo, lo que podría resultar en un menor número de frutos disponibles en los estratos más bajos del dosel.

Hasta el año 2016 no se habían publicado reportes de maquisapas activos durante la noche (Whitworth *et al.* 2016), y lo poco que se ha descrito se basa en interacciones intraespecíficas

(Hidalgo-Aguirre *et al.* 2020). Durante este periodo los maquisapas presentaron mayor actividad en el dosel alto que en el bajo, y se registraron actividades como locomoción y reposo. Tampoco se conoce la actividad de los machines negros durante la noche, pero monitoreos con cámaras trampa arbóreas han permitido registrarlos trasladándose a lo largo de puentes de dosel para cruzar sobre estructuras lineales (Balbuena *et al.* 2019; Gregory *et al.* 2017).

Hasta el año 2015 se desconocía la presencia del puercoespín enano (*C. ichillus*) al sur del Perú (Gregory *et al.* 2015), y su presencia solo se conocía en Loreto y Ecuador (Patton *et al.* 2015). Además, recientemente se halló un registro histórico en Brasil (Menezes *et al.* 2020). Si bien no se ha confirmado que esta es la especie que habita en el PNM, es la más probable. Debido a la poca información que se tiene sobre la especie, se desconocen sus hábitos en el dosel, alimentación, y competencia con otras especies. En el presente estudio, sin embargo, se registró la interacción de un individuo de puercoespín enano y machín negro (Anexo 4). El 11 de enero del 2017 a las 2:40 a.m., una cámara captó un video de un machín negro mirando atento hacia una rama y luego escapando; a los pocos segundos, un puercoespín enano llega de esa rama. En la siguiente secuencia de fotos, se observa que el puercoespín enano avanza hacia donde estaba el machín, el cual ya había escapado, y luego vuelve por la rama donde vino. Aparentemente, este estaba repeliendo al machín negro del árbol.

4.2.2.3.El dosel durante el crepúsculo

El crepúsculo es el periodo de transición entre el diurno y el nocturno, esto hace que sus características sean un balance entre estos. Durante este periodo predominaron las especies de masa corporal entre 0.51 y 1.00 Kg, y de 5.00+ Kg, con proporciones de actividad similares en ambos estratos del dosel; además, la actividad en los distintos estratos no dependió de la masa corporal, como ocurrió durante los otros periodos. Los mamíferos diurnos registraron mayor actividad (n = 182) que los nocturnos (n = 81) durante este periodo.

Durante el crepúsculo se observaron proporciones similares de omnívoros y frugívoros en el dosel bajo, mas no en el alto, donde predominaron los frugívoros; como se esperaba en un periodo de transición. El 78.87% de los eventos de frugívoros registrados durante este periodo fueron maquisapas (n = 142). Los omnívoros, en cambio, fueron representados por

especies diurnas como: *Cebus cuscinus*, *Sapajus macrocephalus*, *Saimiri boliviensis* y *Plecturocebus* sp., y nocturnas como: *Aotus nigriceps*, *Bassaricyon alleni*, *Caluromys lanatus* y *Didelphis marsupialis*.

Mientras que durante el día los granívoros presentaron mayor actividad en el dosel bajo, durante el crepúsculo fueron más activos en el dosel alto. Ya que la competencia por semillas entre las ardillas (*Sciuridae*) y los guacamayos (*Ara* sp.) es alta durante el día, es posible que las primeras presenten mayor actividad en el dosel alto mientras los guacamayos no inician su actividad diaria. Esto no se puede afirmar sin un monitoreo de los patrones de actividad y comportamiento de forrajeo de ambos grupos durante este periodo.

V. CONCLUSIONES

- 5.1. Se registraron 27 especies de mamíferos arbóreos identificables por imágenes de cámaras trampa (26 de las 32 especies esperadas), excluyendo a la familia Echimyidae, durante los años 2016 y 2017 en el ámbito de la EBCC. Algunas especies probablemente no fueron registradas por su hábito, uso del dosel, y modo de traslado entre los árboles.
- 5.2. El novedoso método del fototrampeo en el dosel usado en la EBCC permitió registrar, potencialmente, una especie que no había sido reportada antes en el ámbito: el puerospín enano (*Coendou cf. ichillus*). De confirmarse, este sería un nuevo registro para la EBCC, el PNM y Madre de Dios.
- 5.3. La comunidad de mamíferos arbóreos de la EBCC presentó una marcada estratificación temporal entre el día y la noche, mientras que el crepúsculo es un periodo de transición. La comunidad diurna fue muy similar a la nocturna en cuanto a grupos tróficos; sin embargo, se diferenciaron en la masa corporal de las distintas especies. Los mamíferos diurnos, en general, fueron de mayor tamaño que los nocturnos.
- 5.4. Durante el día, los mamíferos de mayor tamaño utilizaron los estratos más altos del dosel, mientras que los de menor tamaño los más bajos; sin embargo, durante la noche esto se invirtió ya que la actividad de los primates grandes, como los maquisapas, se vio considerablemente reducida durante este periodo. En cuanto a grupos tróficos, los frugívoros dominaron el dosel alto durante el día, mientras que los omnívoros se encontraron en mayor proporción en el dosel bajo; por otro lado, durante la noche, ambos estratos fueron usados en proporciones similares.

VI. RECOMENDACIONES

La población de tocones (*Plecturocebus urubambensis*) al sur del Río Manu ha sido pobremente estudiada, tanto que la especie que habita esa área ha sido descrita recién el año 2015 (Vermeer y Tello-Alvarado 2015). Las detecciones de ambas especies de tocones (*P. urubambensis* y *P. toppini*), al igual que los pichicos (*Leontocebus weddelli*) y pichicos emperadores (*Saguinus imperator*) fueron muy bajas, a pesar de no estar presentes en densidades bajas en el PNM (Endo *et al.* 2010). Se sugiere realizar un nuevo monitoreo con cámaras trampa en el dosel que incluya los estratos más bajos (5-15m) a ambos lados del río, ya que estas especies usan, en mayor frecuencia, los estratos bajos del dosel entre 5-25m (Janson y Emmons 1990).

Ya que la dieta de los animales varía de acuerdo con la disponibilidad de alimento, y esta varía de acuerdo con las temporadas, se sugiere extender el muestreo a al menos dos años consecutivos para obtener una mejor imagen del uso del dosel por la comunidad de mamíferos arbóreos en ambas temporadas. Además, se sugiere caracterizar los hábitats y la composición florística de la zona, ya que el ámbito de la EBCC abarca diversos ecosistemas que incluyen pacales, renacales, aguajales, zonas inundables, *terra firme*, entre otros.

Este estudio permite tener una idea de la composición de la comunidad de mamíferos arbóreos en un bosque libre de caza, tala, y demás impactos antropogénicos. Esta comunidad es distinta a la de otros sitios dentro del PNM, donde no hay caza, o donde las comunidades nativas practican la caza para subsistencia (Endo *et al.* 2010). Replicar este estudio en estos sitios, además de zonas con ganadería, agroforestería, tala, minería, entre otros impactos, como lo hicieron Whitworth *et al.* (2019), permitiría obtener una mejor idea de los impactos de estas actividades en la comunidad de mamíferos arbóreos.

Los vacíos de información que no permitieron discutir apropiadamente ciertos resultados fueron, principalmente, cuatro: (1) lo poco que se conoce del puercoespín enano (*Coendou*

ichillus), (2) la falta de información comparativa entre la dieta de los atélidos y disponibilidad de frutos entre el norte y sur del Río Manu, así como en el dosel alto y bajo, (3) la falta de información sobre la actividad nocturna de los primates diurnos de los géneros *Ateles* y *Sapajus* y (4) la escasez de información sobre la actividad de los mamíferos arbóreos nocturnos. Se recomienda profundizar en estos temas, ya que aportan información valiosa para conocer más sobre la ecología y dinámica de esta comunidad.

VII. BIBLIOGRAFÍA

- Abanto, N. (2020, mayo 25). Streaked Dwarf Porcupine (*Coendou ichillus*). iNaturalist; iNaturalist. <https://www.inaturalist.org/observations/47282476>
- Ahumada, J. A., Silva, C. E. F., Gajapersad, K., Hallam, C., Hurtado, J., Martin, E., McWilliam, A., Mugerwa, B., O'Brien, T., Rovero, F., Sheil, D., Spironello, W. R., Winarni, N., & Andelman, S. J. (2011). Community structure and diversity of tropical forest mammals: Data from a global camera trap network. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1578), 2703–2711. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0115>
- Alegría Meneses, D. O. (2019). Influencia de la disponibilidad de frutos (familia Moraceae) en las dinámicas de fisión-fusión de *Ateles chamek* (Humboldt, 1812) en el Parque Nacional de Manu (Tesis de pregrado, Universidad Nacional Agraria La Molina). <http://repositorio.lamolina.edu.pe/handle/UNALM/4262>
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: Sampling methods. *Behaviour*, 49(3–4), 227–266.
- Andresen, E. (1999). Seed Dispersal by Monkeys and the Fate of Dispersed Seeds in a Peruvian Rain Forest. *Biotropica*, 31(1), 145–158. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00125.x>
- Asensio, N., & Gómez-Marín, F. (2002). Interspecific interaction and predator avoidance behavior in response to tayra (*Eira barbara*) by mantled howler monkeys (*Alouatta palliata*). *Primates*, 43(4), 339–341. <https://doi.org/10.1007/BF02629607>
- Asner, G. P., Palace, M., Keller, M., Pereira Jr, R., Silva, J. N., & Zweede, J. C. (2002). Estimating canopy structure in an Amazon forest from laser range finder and IKONOS satellite observations. *Biotropica*, 34(4), 483–492.

- Astiazarán Azcarraga, A., Gallina Tessaro, S., & Delfin-Alfonso, C. A. (2020). Activity patterns of arboreal mammals in a tropical rain forest in México. *Therya*, 11(2), 225–231. <https://doi.org/10.12933/therya-20-779>
- Balbuena, D., Alonso, A., Panta, M., Garcia, A., & Gregory, T. (2019). Mitigating Tropical Forest Fragmentation with Natural and Semi-Artificial Canopy Bridges. *Diversity*, 11(4), 66. <https://doi.org/10.3390/d11040066>
- Balbuena, D., Inga, G., Ponce, L., Zuniga, R., Kays, R. (en revisión). Olingos do eat insects: Records of nocturnal mammals preying on arthropods in arboreal live-capture traps. *Food Webs*.
- Bezerra, B. M., Barnett, A. A., Souto, A., & Jones, G. (2009). Predation by the tayra on the common marmoset and the pale-throated three-toed sloth. *Journal of Ethology*, 27(1), 91–96. <https://doi.org/10.1007/s10164-008-0090-3>
- Bicca-Marques, J., Calouro, A. M., Heymann, E. W., Mittermeier, R. A., Ravetta, A. L., Rohe, F., Rylands, A. B., & Wallace, R. (2018). *Saguinus imperator*. The IUCN Red List of Threatened Species. <https://www.iucnredlist.org/species/39948/17931139>
- Bowler, M., Couceiro, D., Martinez, R., Orihuela, G., Shoobridge, J. D., Nycander, E., de Miranda, E. B. P., & Tobler, M. W. (2020). Harpy eagles (*Harpia harpyja*) nesting at Refugio Amazonas, Tambopata, Peru feed on abundant disturbance-tolerant species. *Food Webs*, 24, e00154. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2020.e00154>
- Bowler, M. T., Tobler, M. W., Endress, B. A., Gilmore, M. P., & Anderson, M. J. (2016). Estimating mammalian species richness and occupancy in tropical forest canopies with arboreal camera traps. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*. <https://doi.org/10.1002/rse2.35>
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., da Fonseca, G. A., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J. F., Mittermeier, C. G., Pilgrim, J. D., & Rodrigues, A. S. (2006). Global biodiversity conservation priorities. *Science*, 313(5783), 58–61.
- Campbell, N. A., & Reece, J. B. (2005). *Biology: Concepts & Connections* (Sétima edición, Edición Internacional). Pearson/Benjamin Cummings.

- Canizo, R. O. A., & Calouro, A. M. (2011). Observação de Comportamento Agonístico de *Cebuella pygmaea* Sobre *Sciurus spadiceus* em um Fragmento Florestal No Estado do Acre, Brasil. *Neotropical Primates*, 18(2), 60–62. <https://doi.org/10.1896/044.018.0207>
- Casella, J., & Cáceres, N. C. (2006). Diet of four small mammal species from Atlantic forest patches in South Brazil. *Neotropical Biology and Conservation*, 1(1), 5–11.
- Ceballos, G., & Ehrlich, P. R. (2006). Global mammal distributions, biodiversity hotspots, and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(51), 19374–19379.
- Chan, B. P. L., Lo, Y. F. P., Hong, X.-J., Mak, C. F., & Ma, Z. (2020). First use of artificial canopy bridge by the world’s most critically endangered primate the Hainan gibbon *Nomascus hainanus*. *Scientific Reports*, 10(1), 15176. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-72641-z>
- Chaves, Ó. M., Stoner, K. E., & Arroyo-Rodríguez, V. (2011). Seasonal Differences in Activity Patterns of Geoffroy’s Spider Monkeys (*Ateles geoffroyi*) Living in Continuous and Fragmented Forests in Southern Mexico. *International Journal of Primatology*, 32(4), 960–973. <https://doi.org/10.1007/s10764-011-9515-x>
- Chen, D. M., Narváez-Torres, P. R., Tiafinjaka, O., Farris, Z. J., Rasoloharijaona, S., Louis, E. E., & Johnson, S. E. (2021). Lemur paparazzi: Arboreal camera trapping and occupancy modeling as conservation tools for monitoring threatened lemur species. *American Journal of Primatology*, 83(7), e23270. <https://doi.org/10.1002/ajp.23270>
- da Silveira, T. B., de Melo, F. R., & Lima, J. E. P. (2014). New field data on reproduction, diet, and activity of *Glironia venusta* Thomas, 1912 (Didelphimorphia, Didelphidae) in northern Brazil. *Mammalia*, 78(2). <https://doi.org/10.1515/mammalia-2013-0013>
- Debruille, A., Kayser, P., Veron, G., Vergniol, M., & Perrigon, M. (2020). Improving the detection rate of binturongs (*Arctictis binturong*) in Palawan Island, Philippines, through the use of arboreal camera-trapping. *Mammalia*, 84(6). <https://doi.org/10.1515/mammalia-2019-0113>

- Defler, T. R. (1980). Notes on Interactions between the Tayra (*Eira barbara*) and the White-Fronted Capuchin (*Cebus albifrons*). *Journal of Mammalogy*, 61(1), 156–156. <https://doi.org/10.2307/1379979>
- Delgado, C. I. (2016). *Coendou bicolor*. The IUCN Red List of Threatened Species. IUCN Red List of Threatened Species. <https://www.iucnredlist.org/en>
- Duellman, W. E., & Thomas, R. (1996). Anuran amphibians from a seasonally dry forest in southeastern Peru and comparisons of the anurans among sites in the upper Amazon basin. *Occasional papers of the Natural History Museum, the University of Kansas, Lawrence, Kansas.*, 180, 1–34.
- Endo, W., Peres, C. A., Salas, E., Mori, S., Sanchez-Vega, J.-L., Shepard, G. H., Pacheco, V., & Yu, D. W. (2010). Game Vertebrate Densities in Hunted and Nonhunted Forest Sites in Manu National Park, Peru. *Biotropica*, 42(2), 251–261. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00546.x>
- Estrada, A., & Coates-Estrada, R. (1985). A preliminary study of resource overlap between howling monkeys (*Alouatta palliata*) and other arboreal mammals in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 9(1), 27–37. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350090104>
- Fang, Y.-H., Li, Y.-P., Ren, G.-P., Huang, Z.-P., Cui, L.-W., zhang, L.-X., Garber, P. A., Pan, R.-L., & Xiao, W. (2020). The effective use of camera traps to document the northernmost distribution of the western black crested gibbon in China. *Primates*, 61(2), 151–158. <https://doi.org/10.1007/s10329-019-00774-5>
- Finer, M., & Mamani, N. (2018, diciembre 3). MAAP Síntesis #3: Deforestación en la Amazonía Andina (Tendencias, Hotspots y Drivers). MAAP. <https://maaproject.org/2018/sintesis3/>
- Finer, M., & Mamani, N. (2019). MAAP #96: Minería Aurífera alcanza Máximo Histórico en la Amazonía Sur Peruana. MAAP. <https://maaproject.org/2019/peru-mineria-2018/>
- Finer, M., & Mamani, N. (2021, mayo 4). New Illegal Gold Mining Hotspot in Peruvian Amazon – Pariamanu. MAAP: 137. MAAP. <https://maaproject.org/2021/mining-peru-pariamanu/>

- Fleagle, J. G., & Mittermeier, R. A. (1980). Locomotor behavior, body size, and comparative ecology of seven Surinam monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 52(3), 301–314. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330520302>
- Fleagle, J. G., Mittermeier, R. A., & Skopec, A. L. (1981). Differential habitat use by *Cebus apella* and *Saimiri sciureus* in central surinam. *Primates*, 22(3), 361–367. <https://doi.org/10.1007/BF02381576>
- Gardner, A. L. (Ed.). (2007). *Mammals of South America, Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats*. University of Chicago Press.
- Giordano, A. J. (2016). Ecology and status of the jaguarundi *Puma yagouaroundi*: A synthesis of existing knowledge: Jaguarundi ecology and status. *Mammal Review*, 46(1), 30–43. <https://doi.org/10.1111/mam.12051>
- Glatston, A. R. (1994). The red panda, olingos, coatis, raccoons, and their relatives: Status survey and conservation action plan for procyonids and ailurids. IUCN.
- Goldizen, A. W., Terborgh, J., Cornejo, F., Porras, D. T., & Evans, R. (1988). Seasonal Food Shortage, Weight Loss, and the Timing of Births in Saddle-Back Tamarins (*Saguinus fuscicollis*). *The Journal of Animal Ecology*, 57(3), 893. <https://doi.org/10.2307/5099>
- Gómez, H., Wallace, R. B., Ayala, G., & Tejada, R. (2005). Dry season activity periods of some Amazonian mammals. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40(2), 91–95. <https://doi.org/10.1080/01650520500129638>
- Gracanin, A., Gracanin, V., & Mikac, K. M. (2019). The selfie trap: A novel camera trap design for accurate small mammal identification. *Ecological Management & Restoration*, 20(2), 156–158. <https://doi.org/10.1111/emr.12345>
- Gregory, T., Carrasco Rueda, F., Balbuena, D., & Kolowski, J. (2022). Rush hour: Arboreal mammal activity patterns in natural canopy bridges in the Peruvian Amazon. *Folia Primatologica*. <https://doi.org/10.1163/14219980-20211209>
- Gregory, T., Carrasco Rueda, F., Deichmann, J., Kolowski, J., & Alonso, A. (2014). Arboreal camera trapping: Taking a proven method to new heights. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(5), 443–451. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12177>

- Gregory, T., Carrasco-Rueda, F., Alonso, A., Kolowski, J., & Deichmann, J. L. (2017). Natural canopy bridges effectively mitigate tropical forest fragmentation for arboreal mammals. *Scientific Reports*, 7(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-017-04112-x>
- Gregory, T., Lunde, D., Zamora-Meza, H. T., & Carrasco-Rueda, F. (2015). Records of *Coendou ichillus* (Rodentia, Erethizontidae) from the Lower Urubamba Region of Peru. *ZooKeys*, 509, 109–121. <https://doi.org/10.3897/zookeys.509.9821>
- Gregory, T., Rueda, F. C., Deichmann, J. L., Kolowski, J., & Alonso, A. (2012). Primates of the Lower Urubamba Region, Peru, with comments on other mammals. *Neotropical primates*, 19(1), 16–24.
- Grelle, C. E. V. (2003). Forest Structure and Vertical Stratification of Small Mammals in a Secondary Atlantic Forest, Southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38(2), 81–85. <https://doi.org/10.1076/snfe.38.2.81.15926>
- Gribel, R. (1988). Visits of *Caluromys lanatus* (Didelphidae) to flowers of *Pseudobombax tomentosum* (Bombacaceae): A probable case of pollination by marsupials in central Brazil. *Biotropica*, 20(4), 344–347. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/2388329>
- Gwinn, R. N., Koprowski, J. L., Jessen, R. R., & Merrick, M. J. (2012). *Sciurus spadiceus* (Rodentia: Sciuridae). *Mammalian Species*, 44, 59–63. <https://doi.org/10.1644/896.1>
- Handley Jr, C. O. (1976). Mammals of the Smithsonian Venezuelan project. *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series*, 20(5), 1.
- Haugaasen, T., & Peres, C. A. (2009). Interspecific primate associations in Amazonian flooded and unflooded forests. *Primates*, 50(3), 239–251. <https://doi.org/10.1007/s10329-009-0135-4>
- Hayssen, V. (2010). *Bradypus variegatus* (Pilosa: Bradypodidae). *Mammalian Species*, 42(850), 19–32.
- Hayssen, V. (2011). *Tamandua tetradactyla* (Pilosa: Myrmecophagidae). *Mammalian Species*, 43(875), 64–74.

- Hayssen, V., Miranda, F., & Pasch, B. (2012). *Cyclopes didactylus* (Pilosa: Cyclopedidae). *Mammalian Species*, 44(895), 51–58. <https://doi.org/10.1644/895.1>
- Hidalgo-Aguirre, R. M., Cruz-Aguilar, M. A., Hernández-González, M., Guevara, M. A., & Roviroso-Hernández, M. de J. (2020). Nocturnal mother–juvenile offspring interaction at the beginning of the juvenile period in free-ranging spider monkeys (*Ateles geoffroyi*): A report on two cases. *Ethology Ecology & Evolution*, 1–15.
- Hirsch, B. T. (2009). Seasonal variation in the diet of ring-tailed coatis (*Nasua nasua*) in Iguazu, Argentina. *Journal of Mammalogy*, 90(1), 136–143.
- Holdridge, L. R. (1967). *Life zone ecology: With photographic supplement prepared by Joseph A. Tosi*. Tropical Science Center.
- Hongo, S., Dzefack, Z. C. B., Vernyuy, L. N., Minami, S., Nakashima, Y., Djiéto-Lordon, C., & Yasuoka, H. (2020). Use of Multi-Layer Camera Trapping to Inventory Mammals in Rainforests in Southeast Cameroon. *African Study Monographs. Supplementary Issue.*, 60, 21–37. <https://doi.org/10.14989/250126>
- Horn, H. S. (1966). Measurement of “Overlap” in Comparative Ecological Studies. *The American Naturalist*, 100(914), 419–424.
- Husson, A. M. (1978). *The Mammals of Suriname*. Brill Archive.
- Iwanaga, S., & Ferrari, S. F. (2001). Party Size and Diet of Syntopic Atelids (*Ateles chamek* and *Lagothrix cana*) in Southwestern Brazilian Amazonia. *Folia Primatologica*, 72(4), 217–227. <https://doi.org/10.1159/000049941>
- Janson, C. H. (1986). The mating system as a determinant of social evolution in capuchin monkeys (*Cebus*). En *International Primatological Society*, J. G. Else, & P. C. Lee (Eds.), *Primate ecology and conservation*. Cambridge University Press. https://books.google.com.pe/books?redir_esc=y&id=b49RwQEACAAJ&q=cebus#v=snippet&q=mating%20system&f=false
- Janson, C. H. (1988). Food Competition in Brown Capuchin Monkeys (*Cebus apella*): Quantitative Effects of Group Size and Tree Productivity. *Behaviour*, 105(1–2), 53–76. <https://doi.org/10.1163/156853988X00449>
- Janson, C. H., & Emmons, L. H. (1990). Ecological structure of the nonflying mammal community at Cocha Cashu biological station, Manu National Park, Peru. En A.

- H. Gentry (Ed.), Four neotropical rainforests (pp. 314–338). Yale University Press.
- Janson, C. H., Terborgh, J., & Emmons, L. H. (1981). Non-Flying Mammals as Pollinating Agents in the Amazonian Forest. *Biotropica*, 13(2), 1. <https://doi.org/10.2307/2388065>
- Jenkins, F. A., & McClearn, D. (1984). Mechanisms of hind foot reversal in climbing mammals. *Journal of Morphology*, 182(2), 197–219. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051820207>
- Jessen, T. G., Kilanowski, A. L., Gwinn, R. N., Merrick, M. J., & Koprowski, J. L. (2016). *Microsciurus flaviventer* (Rodentia: Sciuridae). *Mammalian Species*, 48(935), 59–65. <https://doi.org/10.1093/mspecies/sew006>
- Kays, R. (1999). Food Preferences of Kinkajous (*Potos flavus*): A Frugivorous Carnivore. *Journal of mammalogy*, 80(2), 589–599.
- Kays, R. (2000). The behavior and ecology of olingos (*Bassaricyon gabbii*) and their competition with kinkajous (*Potos flavus*) in central Panama. *Mammalia*, 64(1), 1–10. <https://doi.org/10.1515/mamm.2000.64.1.1>
- Kays, R. (2012). Visita de Animales y Polinización de Árboles de Balso (*Ochroma pyramidale*) en Panamá. *MESOAMERICANA*, 16(3), 56–70.
- Kays, R., & Allison, A. (2001). Arboreal tropical forest vertebrates: Current knowledge and research trends. En K. E. Linsenmair, C. M. Davis, B. Fiala, & M. R. Speight (Eds.), *Tropical Forest Canopies: Ecology and Management* (pp. 109–120). Springer Netherlands. http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-017-3606-0_9
- Kays, R., Arbogast, B. S., Baker-Whatton, M., Beirne, C., Boone, H. M., Bowler, M., Burneo, S. F., Cove, M. V., Ding, P., Espinosa, S., Gonçalves, A. L. S., Hansen, C. P., Jansen, P. A., Kolowski, J. M., Knowles, T. W., Lima, M. G. M., Millspaugh, J., McShea, W. J., Pacifici, K., ... Spironello, W. R. (2020). An empirical evaluation of camera trap study design: How many, how long and when? *Methods in Ecology and Evolution*, 11(6), 700–713. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13370>

- Khimji, S. N., & Donati, G. (2014). Are rainforest owl monkeys cathemeral? Diurnal activity of black-headed owl monkeys, *Aotus nigriceps*, at Manu Biosphere Reserve, Peru. *Primates*, 55(1), 19–24.
- Kierulff, M. C. M., dos Santos, G. R., Canale, G., Guidorizzi, C. E., & Cassano, C. (2004). The use of camera-traps in a survey of the buffheaded capuchin monkey, *Cebus xanthosternos*. *Neotropical Primates*, 12(2), 56.
- Konecny, M. J. (1989). Movement patterns and food habits of four sympatric carnivore species in Belize, Central America. En K. H. Redford & J. F. Eisenberg (Eds.), *Advances in Neotropical mammalogy* (pp. 243–264). Sandhill Crane Press.
- Lima, E. M., & Ferrari, S. F. (2003). Diet of a Free-Ranging Group of Squirrel Monkeys (*Saimiri sciureus*) in Eastern Brazilian Amazonia. *Folia Primatologica*, 74(3), 150–158. <https://doi.org/10.1159/000070648>
- MacKinnon, J. R., & MacKinnon, K. S. (1980). Niche Differentiation in a Primate Community. En D. J. Chivers (Ed.), *Malayan Forest Primates: Ten Years' Study in Tropical Rain Forest* (pp. 167–190). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0878-3_6
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. Blackwell Pub.
- Mann, H. B., & Whitney, D. R. (1947). On a Test of Whether one of Two Random Variables is Stochastically Larger than the Other. *Annals of Mathematical Statistics*, 18(1), 50–60. <https://doi.org/10.1214/aoms/1177730491>
- McHugh, M. L. (2013). The Chi-square test of independence. *Biochemia Medica*, 23(2), 143–149. <https://doi.org/10.11613/BM.2013.018>
- Melo, A. S. (2019). CommEcol: Community Ecology Analyses (1.7.0) [Computer software]. <https://CRAN.R-project.org/package=CommEcol>
- Mendes, C. P., Koprowski, J. L., & Galetti, M. (2019). NEOSQUIRREL: A data set of ecological knowledge on Neotropical squirrels. *Mammal Review*. <https://doi.org/10.1111/mam.12152>
- Méndez-Carvajal, P. G. (2014). The Orion camera system, a new method for deploying camera traps in tree canopy to study arboreal primates and other mammals: A case study in Panama. *Mesoamericana*, 18(1), 9–23.

- Mendoza, J. E., Peery, M. Z., Gutiérrez, G. A., Herrera, G., & Pauli, J. N. (2015). Resource use by the two-toed sloth (*Choloepus hoffmanni*) and the three-toed sloth (*Bradypus variegatus*) differs in a shade-grown agro-ecosystem. *Journal of Tropical Ecology*, 31(1), 49–55. <https://doi.org/10.1017/S0266467414000583>
- Menezes, F. H., Garbino, G. S. T., Semedo, T. B. F., Lima, M., Feijó, A., Cordeiro-Estrela, P., & Costa, I. R. da. (2020). Major range extensions for three species of porcupines (Rodentia: Erethizontidae: *Coendou*) from the Brazilian Amazon. *Biota Neotropica*, 20(2), e20201030. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-bn-2020-1030>
- Merrick, M. J., Ketcham, S. L., & Koprowski, J. L. (2014). *Sciurus ignitus* (Rodentia: Sciuridae). *Mammalian Species*, 915, 93–100. <https://doi.org/10.1644/915.1>
- Miranda, F. R., Casali, D. M., Perini, F. A., Machado, F. A., & Santos, F. R. (2018). Taxonomic review of the genus *Cyclopes* Gray, 1821 (Xenarthra: Pilosa), with the revalidation and description of new species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 183(3), 687–721. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx079>
- Mittermeier, R. A., Myers, N., Thomsen, J. B., Fonseca, G. A. B. D., & Olivieri, S. (1998). Biodiversity Hotspots and Major Tropical Wilderness Areas: Approaches to Setting Conservation Priorities. *Conservation Biology*, 12(3), 516–520. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1998.012003516.x>
- Moore, J. F., Pine, W. E., Mulindahabi, F., Niyigaba, P., Gatorano, G., Masozera, M. K., & Beaudrot, L. (2020). Comparison of species richness and detection between line transects, ground camera traps, and arboreal camera traps. *Animal Conservation*. <https://doi.org/10.1111/acv.12569>
- Moore, J. F., Soanes, K., Balbuena, D., Beirne, C., Bowler, M., Carrasco-Rueda, F., Cheyne, S. M., Coutant, O., Forget, P.-M., Haysom, J. K., Houlihan, P. R., Olson, E. R., Lindshield, S., Martin, J., Tobler, M., Whitworth, A., & Gregory, T. (2021). The potential and practice of arboreal camera trapping. *Methods in Ecology and Evolution*, 12(10), 1768–1779. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13666>
- Moynihan, M. (2015). *The New World Primates: Adaptive Radiation and the Evolution of Social Behavior, Languages, and Intelligence*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400870448>

- Munn, C. A., & Terborgh, J. W. (1979). Multi-species territoriality in Neotropical foraging flocks. *The Condor*, 81(4), 338–347.
- Myers, N. (1988). Threatened biotas: “hot spots” in tropical forests. *Environmentalist*, 8(3), 187–208.
- Norconk, M. A. (2007). Sakis, uakaris, and titi monkeys. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41, 291–309.
- Nowak, R. M., & Walker, E. P. (1999). *Walker’s Mammals of the World*. JHU Press.
- O’Connell, A. F., Nichols, J. D., & Karanth, K. U. (2011). *Camera Traps in Animal Ecology*. Springer Japan. <http://link.springer.com/10.1007/978-4-431-99495-4>
- Ohl-Schacherer, J., Shepard Jr, G. H., Kaplan, H., Peres, C. A., Levi, T., & Yu, D. W. (2007). The sustainability of subsistence hunting by Matsigenka native communities in Manu National Park, Peru. *Conservation Biology*, 21(5), 1174–1185.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O’Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., & Wagner, H. (2019). *vegan: Community Ecology Package (2.5-6)* [Computer software]. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Oliva, G., & Ceballos, G. (2005). *Los Mamíferos Silvestres de México* (G. Ceballos, Ed.; 1a. ed). Fondo de Cultura Económica.
- Oliveira-Santos, L. G. R., Tortato, M. A., & Graipel, M. E. (2008). Activity pattern of Atlantic Forest small arboreal mammals as revealed by camera traps. *Journal of Tropical Ecology*, 24(05), 563–567. <https://doi.org/10.1017/S0266467408005324>
- Olson, E. R., Marsh, R. A., Bovard, B. N., Randrianarimanana, H. L. L., Ravaloharimanitra, M., Ratsimbazafy, J. H., & King, T. (2012). Arboreal camera trapping for the Critically Endangered greater bamboo lemur *Prolemur simus*. *Oryx*, 46(04), 593–597. <https://doi.org/10.1017/S0030605312000488>
- Pacheco, V., Patterson, B. D., Patton, J. L., Emmons, L. H., Solari, S., & Ascorra, C. F. (1993). List of mammal species known to occur in Manu Biosphere Reserve, Peru. *Publ. Mus. Hist. Nat. UNMSM.(A)*, 44, 1–12.

- Paglia, A. P., Fonseca, G. da, Rylands, A. B., Herrmann, G., Aguiar, L. M., Chiarello, A. G., Leite, Y. L., Costa, L. P., Siciliano, S., & Kierulff, M. C. M. (2012). Lista anotada dos mamíferos do Brasil. *Occasional papers in conservation biology*, 6, 1–76.
- Palmer, R. R., & Koprowski, J. L. (2014). Feeding behavior and activity patterns of Amazon red squirrels. *Mammalia*, 78(3), 303–313. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2013-0083>
- Palminteri, S. (2010). Determinants of primate distribution and abundance in south-western Amazonia, with a focus on bald-faced saki monkeys (*Pithecia irrorata*) (Tesis doctoral, University of East Anglia). <https://ueaeprints.uea.ac.uk/id/eprint/20507/>
- Palminteri, S., Powell, G., Adamek, K., & Tupayachi, R. (2013). Competition between pitheciines and large *Ara* macaws, two specialist seed-eaters. En L. M. Veiga, A. A. Barnett, S. F. Ferrari, & M. A. Norconk (Eds.), *Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris* (pp. 114–126). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139034210.016>
- Parker, G. G., & Brown, M. J. (2000). Forest Canopy Stratification—Is It Useful? *The American Naturalist*, 155(4), 473–484. <https://doi.org/10.1086/303340>
- Patton, J. L., Pardiñas, U. F. J., & D'Elía, G. (2015). *Mammals of South America, Volume 2: Rodents (Vol. 2)*. University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226169606.001.0001>
- Peres, C. A. (1990). Effects of hunting on western Amazonian primate communities. *Biological Conservation*, 54(1), 47–59.
- Peres, C. A. (1993). Diet and feeding ecology of saddle-back (*Saguinus fuscicollis*) and moustached (*S. mystax*) tamarins in an Amazonian terra firme forest. *Journal of Zoology*, 230(4), 567–592. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1993.tb02707.x>
- Peres, C. A. (1994). Diet and feeding ecology of gray woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha cana*) in central Amazonia: Comparisons with other atelines. *International Journal of Primatology*, 15(3), 333–372.

- Peres, C. A., & Dolman, P. M. (2000). Density compensation in neotropical primate communities: Evidence from 56 hunted and nonhunted Amazonian forests of varying productivity. *Oecologia*, 122(2), 175–189.
- Pillco Huarcaya, R. (2019). Uso de bosques en regeneración por el mono choro (*Lagothrix lagotricha cana* E. Geoffroy, 1812) en la reserva de biosfera del Manu-Madre De Dios, Perú (Tesis de Pre-grado, Universidad Nacional San Antonio Abad del Cusco). <http://repositorio.unsaac.edu.pe/handle/UNSAAC/3812>
- Pitman, R. L., Beck, H., & Velazco, P. M. (2003). Mamíferos terrestres y arbóreos de la selva baja de la Amazonía Peruana; entre los ríos Manu y Alto Purús. En R. Leite Pitman, N. Pitman, & P. Álvarez (Eds.), *Alto Purus: Biodiversidad, Conservación y Manejo*. (pp. 109–122). Center for Tropical Conservation. <http://www.paulvelazco.com/uploads/8/3/7/7/8377762/2003-leite-pitmanbeckvelazco.pdf>
- Podolsky, R. D. (1990). Effects of mixed-species association on resource use by *Saimiri sciureus* and *Cebus apella*. *American Journal of Primatology*, 21(2), 147–158. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350210207>
- Porter, L. M. (2001). Dietary differences among sympatric Callitrichinae in northern Bolivia: *Callimico goeldii*, *Saguinus fuscicollis* and *S. labiatus*. *International Journal of Primatology*, 22(6), 961–992.
- Porter, L. M. (2004). Forest use and activity patterns of *Callimico goeldii* in comparison to two sympatric tamarins, *Saguinus fuscicollis* and *Saguinus labiatus*. *American Journal of Physical Anthropology*, 124(2), 139–153. <https://doi.org/10.1002/ajpa.10343>
- Porter, L. M., & Garber, P. A. (2013). Foraging and Spatial Memory in Wild Weddell's Saddleback Tamarins (*Saguinus fuscicollis weddelli*) When Moving Between Distant and Out-of-Sight Goals. *International Journal of Primatology*, 34(1), 30–48. <https://doi.org/10.1007/s10764-012-9644-x>
- Presley, S. J. (2000). *Eira barbara*. *Mammalian species*, 2000(636), 1–6.
- Price, S. A., & Hopkins, S. S. B. (2015). The macroevolutionary relationship between diet and body mass across mammals. *Biological Journal of the Linnean Society*, 115(1), 173–184. <https://doi.org/10.1111/bij.12495>

- R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing (3.6.3) [Computer software]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Ráez Luna, E., & Soria, C. (2018). Derechos ancestrales y conservación de la naturaleza en debate: El caso de los pueblos indígenas del Parque Nacional del Manu. SEPIA. <https://cochacashu.sandiegozooglobal.org/wp-content/uploads/2018/03/Mesa-Tematica-Pueblos-Ancestrales...-WEB.pdf>
- Robinson, J. G., & Redford, K. H. (1986). Body size, diet, and population density of Neotropical forest mammals. *The American Naturalist*, 128(5), 665–680.
- Rowcliffe, J. M., & Carbone, C. (2008). Surveys using camera traps: Are we looking to a brighter future? *Animal Conservation*, 11(3), 185–186.
- RStudio Team. (2020). RStudio: Integrated Development Environment for R (1.2.5042) [Windows]. RStudio, Inc.
- Santori, R., Astúa, D., & Martins, M. (2016). An additional record for the rare Black-Shouldered Opossum *Caluromysiops irrupta* Sanborn, 1951 (Didelphimorphia: Didelphidae) in Northwestern Brazil. *Check List*, 12(3), 1–3. <https://doi.org/10.15560/12.3.1890>
- Scabin, A. B., & Peres, C. A. (2021). Hunting pressure modulates the composition and size structure of terrestrial and arboreal vertebrates in Amazonian forests. *Biodiversity and Conservation*, 30(12), 3613–3632. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02266-9>
- Schipper, J. (2007). Camera-trap avoidance by Kinkajous *Potos flavus*: Rethinking the “non-invasive” paradigm. *Small Carnivore Conservation*, 36, 38–41.
- Schoener, T. W. (1968). The Anolis Lizards of Bimini: Resource Partitioning in a Complex Fauna. *Ecology*, 49(4), 704–726. <https://doi.org/10.2307/1935534>
- SERNANP. (2014). Parque Nacional del Manu: Plan Maestro 2013-2018. SERNANP.
- SERNANP. (2018). Plan Maestro del Parque Nacional del Manu 2019-2023. SERNANP.
- Sidell, B. P. (2002). Moonrise (3.5) [Computer software]. <https://moonrise.informer.com/>

- Smythe, N. (1986). Competition and resource partitioning in the guild of neotropical terrestrial frugivorous mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17(1), 169–188.
- Sobroza, T. V., Gonçalves, A. L., & dos Santos, L. S. (2016). Predation attempt and abnormal coat coloration of the tayra (*Eira barbara*) in the Brazilian Central Amazon. *Studies on neotropical fauna and environment*, 51(3), 231–234.
- Sørensen, T. J. (1948). A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Biologiske Skrifter*, 5(4), 1–34.
- Stevens, R. B. (1975). Colombian and Peruvian Primate Censusing Studies. National Research Council Washington DC Inst. of Lab Animal Resources.
- Sunquist, M. E., & Montgomery, G. G. (1973). Activity Patterns and Rates of Movement of Two-Toed and Three-Toed Sloths (*Choloepus hoffmanni* and *Bradypus infuscatus*). *Journal of Mammalogy*, 54(4), 946–954. <https://doi.org/10.2307/1379088>
- Symington, M. M. (1988). Demography, ranging patterns, and activity budgets of black spider monkeys (*Ateles paniscus chamek*) in the Manu National Park, Peru. *American Journal of Primatology*, 15(1), 45–67.
- Terborgh, J. (1983). *Five New World Primates: A Study in Comparative Ecology*. Princeton University Press.
- Terborgh, J., & Petren, K. (1991). Development of habitat structure through succession in an Amazonian floodplain forest. En S. S. Bell, E. D. McCoy, & H. R. Mushinsky (Eds.), *Habitat Structure: The physical arrangement of objects in space* (pp. 28–46). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-011-3076-9_2
- Thiel, S., Tschapka, M., Heymann, E. W., & Heer, K. (2020). Vertical stratification of seed-dispersing vertebrate communities and their interactions with plants in tropical forests. *Biological Reviews*, brv.12664. <https://doi.org/10.1111/brv.12664>
- Thomas, M. L., Baker, L., Beattie, J. R., & Baker, A. M. (2020). Determining the efficacy of camera traps, live capture traps, and detection dogs for locating cryptic small

- mammal species. *Ecology and Evolution*, 10(2), 1054–1068.
<https://doi.org/10.1002/ece3.5972>
- Thorington, R. W., Koprowski, J. L., Steele, M. A., & Whatton, J. F. (2012). *Squirrels of the World*. JHU Press.
- Tobler, M. W. (2015). Camera base (1.7) [Computer software]. San Diego Zoo Global.
<http://www.atrium-biodiversity.org/tools/camerabase/>
- Trueblood, D. D., Gallagher, E. D., & Gould, D. M. (1994). Three stages of seasonal succession on the Savin Hill Cove mudflat, Boston Harbor. *Limnology and Oceanography*, 39(6), 1440–1454.
- Valsecchi, J., Marmontel, M., Franco, C. L. B., Cavalcante, D. P., COBRA, I. V. D., Lima, I. J., Lanna, J. M., Ferreira, M. T. M., Nassar, P. M., Botero-Arias, R., & Monteiro, V. (2017). Update and compilation of the list untold treasures: New species discoveries in the Amazon 2014-15. WWF and Mamiraua Institute of Sustainable Development. <https://www.wwf.org.uk/sites/default/files/2017-09/UntoldDiscoveriesAmazonUK.pdf>
- van Schaik, C. P., & Griffiths, M. (1996). Activity Periods of Indonesian Rain Forest Mammals. *Biotropica*, 28(1), 105. <https://doi.org/10.2307/2388775>
- van Schaik, C. P., Terborgh, J. W., & Wright, S. J. (1993). The phenology of tropical forests: Adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of ecology and Systematics*, 353–377.
- Vasquez, P. I. (2014). *Oil Sparks in the Amazon: Local Conflicts, Indigenous Populations, and Natural Resources*. University of Georgia Press.
- Vazquez, C., Rowcliffe, J. M., Spoelstra, K., & Jansen, P. A. (2019). Comparing diel activity patterns of wildlife across latitudes and seasons: Time transformations using day length. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(12), 2057–2066.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.13290>
- Vermeer, J., & Tello-Alvarado, J. C. (2015). The Distribution and Taxonomy of Titi Monkeys (*Callicebus*) in Central and Southern Peru, with the Description of a New Species. *Primate Conservation*, 29(1), 9–29.
<https://doi.org/10.1896/052.029.0102>

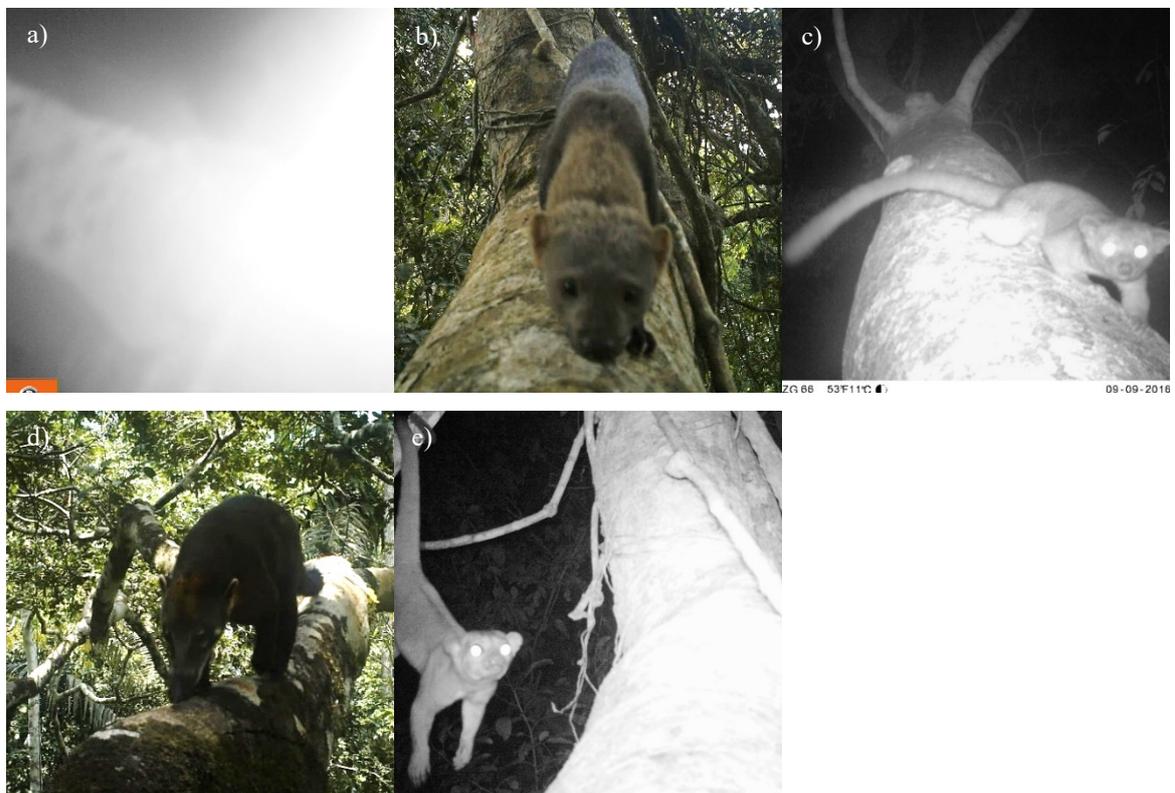
- Vitt, L. J., Avila-Pires, T. C. S., Espósito, M. C., Sartorius, S. S., & Zani, P. A. (2003). Sharing Amazonian Rain-Forest Trees: Ecology of *Anolis punctatus* and *Anolis transversalis* (Squamata: Polychrotidae). *Journal of Herpetology*, 37(2), 276–285. [https://doi.org/10.1670/0022-1511\(2003\)037\[0276:SARTEO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1670/0022-1511(2003)037[0276:SARTEO]2.0.CO;2)
- Vitt, L. J., & Zani, P. A. (1996). Organization of a taxonomically diverse lizard assemblage in Amazonian Ecuador. *Canadian Journal of Zoology*, 74(7), 1313–1335.
- Vitt, L. J., Zani, P. A., & Esposito, M. C. (1999). Historical Ecology of Amazonian Lizards: Implications for Community Ecology. *Oikos*, 87(2), 286. <https://doi.org/10.2307/3546743>
- Voirin, B., Kays, R., Wikelski, M., & Lowman, M. (2013). Why Do Sloths Poop on the Ground? En M. Lowman, S. Devy, & T. Ganesh (Eds.), *Treetops at Risk* (pp. 195–199). Springer. https://link.springer.com/chapter/10.1007%2F978-1-4614-7161-5_19
- Voss, R. S., & Emmons, L. (1996). Mammalian diversity in Neotropical lowland rainforests: A preliminary assessment. *Bulletin of the AMNH*, 230.
- Voss, R. S., & Jansa, S. A. (2021). *Opossums: An adaptive radiation of new world marsupials*. Johns Hopkins University Press.
- Warner, M. D. (2002). Assessing habitat utilization by neotropical primates: A new approach. *Primates*, 43(1), 59–71. <https://doi.org/10.1007/BF02629577>
- Watsa, M., Erkenwick, G. A., Rehg, J. A., & Leite Pitman, R. (2012). Distribution and New Sightings of Goeldi's Monkey (*Callimico goeldii*) in Amazonian Perú. *International Journal of Primatology*, 33(6), 1477–1502. <https://doi.org/10.1007/s10764-012-9632-1>
- Welbourne, D. J., Claridge, A. W., Paull, D. J., & Ford, F. (2019). Improving Terrestrial Squamate Surveys with Camera-Trap Programming and Hardware Modifications. *Animals*, 9(6), 388. <https://doi.org/10.3390/ani9060388>
- Whitworth, A., Beirne, C., Pillco Huarcaya, R., Whittaker, L., Serrano Rojas, S. J., Tobler, M. W., & MacLeod, R. (2019). Human disturbance impacts on rainforest mammals are most notable in the canopy, especially for larger-bodied species. *Diversity and Distributions*, ddi.12930. <https://doi.org/10.1111/ddi.12930>

- Whitworth, A., Brauholtz, L. D., Huarcaya, R. P., MacLeod, R., & Beirne, C. (2016). Out on a Limb: Arboreal Camera Traps as an Emerging Methodology for Inventorying Elusive Rainforest Mammals. *Tropical Conservation Science*, 9(2), 675–698. <https://doi.org/10.1177/194008291600900208>
- Willard, D. E. (1979). Comments on the Feeding Behavior of the Boat-billed Heron (*Cochlearius cochlearius*). *Biotropica*, 11(2), 158–158.
- Wolda, H. (1983). Diversity, diversity indices and tropical cockroaches. *Oecologia*, 58(3), 290–298. <https://doi.org/10.1007/BF00385226>
- Wright, P. C. (1989). The nocturnal primate niche in the New World. *Journal of Human Evolution*, 18(7), 635–658. [https://doi.org/10.1016/0047-2484\(89\)90098-5](https://doi.org/10.1016/0047-2484(89)90098-5)
- Wright, P. C. (1996). The Neotropical Primate Adaptation to Nocturnality. En M. A. Norconk, A. L. Rosenberger, & P. A. Garber (Eds.), *Adaptive Radiations of Neotropical Primates* (pp. 369–382). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-8770-9_21
- Yokochi, K., & Bencini, R. (2015). A remarkably quick habituation and high use of a rope bridge by an endangered marsupial, the western ringtail possum. *Nature Conservation*, 11, 79–94. <https://doi.org/10.3897/natureconservation.11.4385>
- Youlatos, D. (1999). Locomotor and postural behavior of *Sciurus igniventris* and *Microsciurus flaviventer* (Rodentia, Sciuridae) in eastern Ecuador. *Mammalia*, 63(4). <https://doi.org/10.1515/mamm.1999.63.4.405>
- Youlatos, D. (2009). Locomotion, Postures, and Habitat Use by Pygmy Marmosets (*Cebuella pygmaea*). En S. M. Ford, L. M. Porter, & L. C. Davis (Eds.), *The Smallest Anthropoids* (pp. 279–297). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-0293-1_15
- Zar, J. H. (2010). *Biostatistical analysis* (5th ed). Prentice-Hall/Pearson.

VIII. ANEXOS

Anexo 1: Imágenes de las especies registradas por cámaras trampa en el dosel del ámbito de la EBCC.

1.1. Carnivora



a) *Leopardus* sp. (patas), b) *Eira barbara*, c) *Bassaricyon alleni*, d) *Nasua nasua*, e) *Potos flavus*

1.2. Didelphimorphia



a) *Caluromys lanatus*, b) *Didelphis marsupialis*, c) *Glironia venusta*

1.3. Pilosa



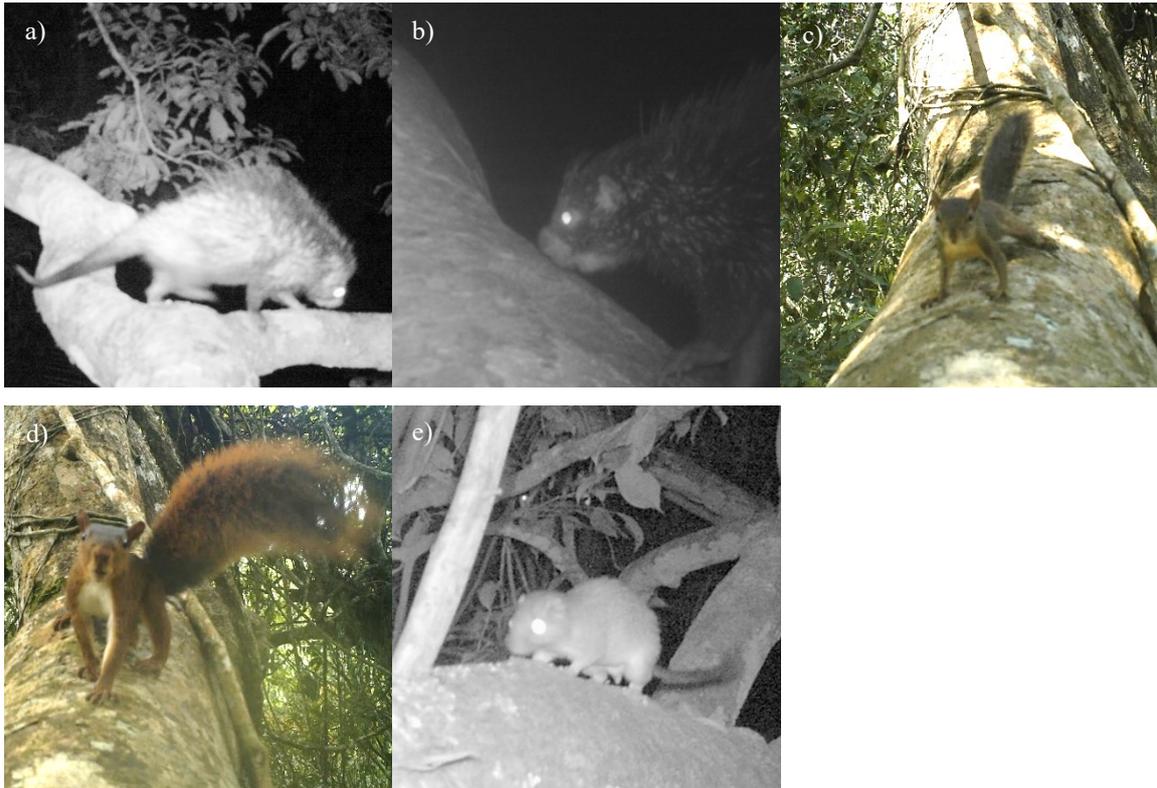
a) *Bradypus variegatus*, b) *Cyclopes thomasi*, c) *Choloepus hoffmanni*, d) *Tamandua tetradactyla*

1.4. Primates



a) *Alouatta seniculus*, b) *Ateles chamek*, c) *Lagothrix cana*, d) *Aotus nigriceps*, e) *Cebus cuscinus*, f) *Leontocebus weddelli*, g) *Saguinus imperator*, h) *Saimiri boliviensis*, i) *Sapajus macrocephalus*, j) *Pithecia irrorata*, k) *Plecturocebus toppini*

1.5.Rodentia



a) *Coendou cf. ichillus*, b) *Coendou bicolor*, c) *Sciurus ignitus*, d) *Sciurus spadiceus*, e) Echimyidae

FUENTE: Capturas obtenidas durante el proyecto.

Anexo 2: Total de eventos registrados por especie en cada estrato durante los tres periodos del día y su proporción (eventos/100 días-cámara).

Familia	Especie	Crepúsculo		Día		Noche		Total
		Alto	Bajo	Alto	Bajo	Alto	Bajo	
Aotidae	<i>Aotus nigriceps</i>	10 (0.36)	8 (0.29)	0 (0)	1 (0.04)	87 (3.12)	41 (1.47)	147 (5.27)
	<i>Alouatta seniculus</i>	0 (0)	1 (0.04)	6 (0.22)	45 (1.61)	0 (0)	0 (0)	52 (1.86)
Atelidae	<i>Ateles chamek</i>	39 (1.4)	73 (2.62)	288 (10.33)	396 (14.2)	29 (1.04)	5 (0.18)	830 (29.76)
	<i>Lagothrix cana</i>	2 (0.07)	0 (0)	8 (0.29)	8 (0.29)	0 (0)	0 (0)	18 (0.65)
Bradypodidae	<i>Bradypus variegatus</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (0.04)	1 (0.04)
	<i>Cebus cuscinus</i>	0 (0)	13 (0.47)	24 (0.86)	98 (3.51)	0 (0)	2 (0.07)	137 (4.91)
	<i>Leontocebus weddelli</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	16 (0.57)	0 (0)	0 (0)	16 (0.57)
Cebidae	<i>Saguinus imperator</i>	0 (0)	0 (0)	3 (0.11)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	3 (0.11)
	<i>Saimiri boliviensis</i>	1 (0.04)	30 (1.08)	8 (0.29)	33 (1.18)	0 (0)	0 (0)	72 (2.58)
	<i>Sapajus macrocephalus</i>	2 (0.07)	20 (0.72)	42 (1.51)	159 (5.7)	3 (0.11)	2 (0.07)	228 (8.17)
Cyclopedidae	<i>Cyclopes thomasi</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	6 (0.22)	6 (0.22)
	<i>Caluromys lanatus</i>	4 (0.14)	3 (0.11)	0 (0)	0 (0)	81 (2.9)	89 (3.19)	177 (6.35)
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>	0 (0)	2 (0.07)	0 (0)	0 (0)	3 (0.11)	17 (0.61)	22 (0.79)
	<i>Glironia venusta</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2 (0.07)	4 (0.14)	6 (0.22)
Echimyidae	<i>Echimyidae</i>	0 (0)	1 (0.04)	0 (0)	0 (0)	21 (0.75)	69 (2.47)	91 (3.26)
	<i>Coendou bicolor</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	3 (0.11)	9 (0.32)	12 (0.43)
Erethizontidae	<i>Coendou ichillus</i>	3 (0.11)	5 (0.18)	0 (0)	0 (0)	22 (0.79)	40 (1.43)	70 (2.51)
Felidae	<i>Leopardus sp.</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (0.04)	1 (0.04)
Megalonychidae	<i>Choloepus hoffmanni</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (0.04)	1 (0.04)

Cotinuación...

Familia	Especie	Crepúsculo		Día		Noche		Total
		Alto	Bajo	Alto	Bajo	Alto	Bajo	
Mustelidae	<i>Eira barbara</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	2 (0.07)	0 (0)	0 (0)	2 (0.07)
Myrmecophagidae	<i>Tamandua tetradactyla</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	4 (0.14)	0 (0)	6 (0.22)	10 (0.36)
No identificado	Roedor o marupial menor	0 (0)	6 (0.22)	0 (0)	0 (0)	37 (1.33)	146 (5.23)	189 (6.78)
Pitheciidae	<i>Pithecia irrorata</i>	0 (0)	0 (0)	1 (0.04)	1 (0.04)	0 (0)	0 (0)	2 (0.07)
	<i>Plecturocebus sp.</i>	1 (0.04)	0 (0)	4 (0.14)	4 (0.14)	0 (0)	0 (0)	9 (0.32)
Procyonidae	<i>Bassaricyon alleni</i>	6 (0.22)	13 (0.47)	0 (0)	0 (0)	148 (5.31)	144 (5.16)	311 (11.15)
	<i>Nasua nasua</i>	0 (0)	0 (0)	0 (0)	1 (0.04)	0 (0)	0 (0)	1 (0.04)
	<i>Potos flavus</i>	10 (0.36)	10 (0.36)	0 (0)	0 (0)	157 (5.63)	115 (4.12)	292 (10.47)
Sciuridae	<i>Sciurus ignitus</i>	0 (0)	0 (0)	4 (0.14)	27 (0.97)	0 (0)	0 (0)	31 (1.11)
	<i>Sciurus spadiceus</i>	21 (0.75)	7 (0.25)	8 (0.29)	16 (0.57)	0 (0)	0 (0)	52 (1.86)
Total		99 (3.55)	192 (6.88)	396 (14.2)	811 (29.08)	593 (21.26)	698 (25.03)	2789 (100)

FUENTE: Elaboración propia.

Anexo 3: Tabla modificada de uso del dosel y grupo trófico reportado por Janson & Emmons (1990) de los mamíferos arbóreos no voladores registrados en este muestreo. Uso de dosel: F = árboles frutales, St = sotobosque (<5m), DB = dosel bajo (5-25m), DA = dosel alto (>25m). Recursos alimenticios: Fp = pulpa de frutos, I = invertebrados, N = néctar, Hj = hojas, Fi = frutos inmaduros, Se = semillas, V = vertebrados, Sa = savia, Ho = hormigas.

Familia	Especie	Uso del dosel				Recursos alimenticios								
		F	St	DB	DA	Fp	I	N	Hj	Fi	Se	V	Sa	Ho
Aotidae	<i>Aotus nigriceps</i>	X	X	X		X	X	X	X					
	<i>Alouatta seniculus</i>	X		X	X	X			X	X				
Atelidae	<i>Ateles chamek</i>	X			X	X		X	X					
	<i>Lagothrix cana</i>	X			X	X			X					
Bradypodidae	<i>Bradypus variegatus</i>				X				X					
	<i>Cebus cuscinus</i>	X	X	X	X	X	X	X		X	X			
	<i>Leontocebus weddelli</i>			X	X	X	X	X					X	
Cebidae	<i>Saguinus imperator</i>		X	X		X	X	X					X	
	<i>Saimiri boliviensis</i>	X		X	X	X	X	X						
	<i>Sapajus macrocephalus</i>	X	X	X	X	X	X	X		X	X			
Cyclopedidae	<i>Cyclopes thomasi</i>				X									X
	<i>Caluromys lanatus</i>			X	X	X	X	X		X	X			
Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>			X	X	X	X							
	<i>Glironia venusta</i>				X	X	X			X			X	
Echimyidae	Echimyidae		X	X	X	X	X		X	X				
Erethizontidae	<i>Coendou bicolor</i>			X	X	X		X		X				
	<i>Coendou ichillus</i>							X						
Felidae	<i>Leopardus sp.</i>												X	
Megalonychidae	<i>Choloepus hoffmanni</i>				X									
Mustelidae	<i>Eira barbara</i>			X	X	X							X	
Myrmecophagidae	<i>Tamandua tetradactyla</i>			X	X									X
Pitheciidae	<i>Pithecia irrorata</i>			X	X	X								
	<i>Plecturocebus sp.</i>		X	X	X	X	X		X	X				
	<i>Bassaricyon alleni</i>			X	X	X	X	X						
Procyonidae	<i>Nasua nasua</i>			X	X	X	X							
	<i>Potos flavus</i>			X	X	X		X						
Sciuridae	<i>Sciurus ignitus</i>		X	X		X					X			
	<i>Sciurus spadiceus</i>		X	X		X					X			

FUENTE: Elaboración propia.

Anexo 4: Machín negro (*Sapajus macrocephalus*, A) siendo ahuyentado por un puercoespín enano (*Coendou cf. ichillus*, B).



FUENTE: Capturas obtenidas durante el proyecto.