

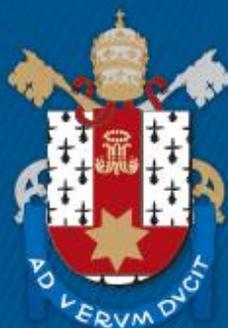
ESCOLA DE CIÊNCIAS DA SAÚDE E DA VIDA
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO
ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA BIODIVERSIDADE

ARTHUR VENANCIO DE SANTANA

**ANÁLISE DOS PADRÕES DE ATIVIDADE DO GRAXAIM-DO-MATO (*CERDOCYON THOUS*)
(CARNIVORA: CANIDAE) NO LIMITE SUL DA MATA ATLÂNTICA**

Porto Alegre
2021

PÓS-GRADUAÇÃO - *STRICTO SENSU*



Pontifícia Universidade Católica
do Rio Grande do Sul

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL

ESCOLA DE CIÊNCIAS DA SAÚDE E DA VIDA

**PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA
BIODIVERSIDADE**

**Análise dos padrões de atividade do graxaim-do-mato (*Cerdocyon thous*) (Carnivora:
Canidae) no limite sul da Mata Atlântica**

Arthur Venancio de Santana

Orientador: Dr. Eduardo Eizirik

Coorientadora: Dr. Flávia Pereira Tirelli

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL

Av. Ipiranga 6681 - Caixa Postal 1429

Fone: (051) 320-3500

CEP 90619-900 Porto Alegre - RS

Brasil

2021

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL

ESCOLA DE CIÊNCIAS DA SAÚDE E DA VIDA

**PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA
BIODIVERSIDADE**

**Análise dos padrões de atividade do graxaim-do-mato (*Cerdocyon thous*)
(Carnivora: Canidae) no limite sul da Mata Atlântica**

Arthur Venancio de Santana

Orientador: Eduardo Eizirik

Coorientadora: Flávia Pereira Tirelli

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL

Porto Alegre - RS

Brasil

2021

PONTIFÍCIA UNIVERSIDADE CATÓLICA DO RIO GRANDE DO SUL

ESCOLA DE CIÊNCIAS DA SAÚDE E DA VIDA

PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DA BIODIVERSIDADE

**Análise dos padrões de atividade do graxaim-do-mato (*Cerdocyon thous*)
(Carnivora: Canidae) no limite sul da Mata Atlântica**

**Dissertação apresentada como requisito para obtenção
do grau de Mestre pelo Programa de Pós Graduação
em Ecologia e Evolução da Biodiversidade da Escola de
Ciências da Saúde e da Vida da Pontifícia Universidade
Católica do Rio Grande do Sul.**

Aprovada em: _____ de _____ de _____.

Banca examinadora:

Prof^a. Dr^a. Caroline Leuchtenberger

Prof. Dr. Diego Queirolo

Prof. Dr. Frederico Gemesio Lemos

PORTO ALEGRE – RS - BRASIL

2021

Agradecimentos

Gostaria de agradecer inicialmente aos professores com o quais tive a oportunidade de ter contato ao longo deste mestrado, pois com eles pude crescer não somente profissional como também pessoalmente neste curtos dois anos, mostrando que mesmo neste ambiente de egos enormes há espaço para compreensão, paciência e parcerias.

Destaco destes o Prof. Dr. Eduardo Eizirik, por todas as correções e ensinamentos mesmo em meio às mil outras tarefas desempenhadas simultaneamente, assim como por ter aceitado me orientar na elaboração do presente estudo. Da mesma forma, agradeço imensamente pelas colaborações da minha coorientadora Prof. Dr. Flávia Tirelli que contribui desde o início na escolha do assunto até as mínimas correções desta dissertação.

Incluo neste agradecimento os professores com os quais pude ter contato durante disciplinas, em especial o Prof Dr. Pedro Maria de Abreu Ferreira que, com muita paciência, conseguiu me inserir com muita clareza no complexo mundo da análise estatística e o Prof. Dr. Nelson Fontoura não somente por também ajudar neste processo de crescimento profissional como por avaliar como banca de acompanhamento o presente projeto.

Também é necessário agradecer ao Instituto do Meio Ambiente pela parceria e a permissão para realizar as coletas de dados na RPPN Pró-Mata, fazendo com que toda a questão logística para a realização deste estudo se tornasse mais fácil, assim com ao gestor desta unidade, Glauco Schüssler, que não somente foi essencial para a continuidade da pesquisa neste momento de pandemia como por toda as outras ajudas e conversas durante as revisões, tornando-se um grande amigo que fiz ao longo destes dois anos.

A minha parceira de vida Cassiana Aguiar, agradeço por todos esses anos de parceria incondicional e amor, apoiando minhas escolhas e ajudando nos mais diversos temas, sempre me incentivando e cobrando para ser sempre um melhor pesquisador e profissional possível.

Agradeço também a todos os meus colegas genômicos que não somente acolheram um ecólogo (estranho no ninho) como demonstraram que o ambiente de um laboratório pode ser um local agradável onde todos estão sempre dispostos a ajudar o próximo, gastando preciosas horas

conferindo até os mínimos detalhes de cada apresentação ou simplesmente as gastando com conversas dos mais variados assuntos na apertada sala do café.

Por fim sou mais do que agradecido a toda minha família, meus irmãos Diógenes, Caio e Pauline e aos meus pais, Paula e Marcos, que, independente do momento, nunca deixaram faltar apoio, carinho e amor ao longo de toda a minha vida, possibilitando chegar até o presente momento e a atingir minhas metas de vida.



“Só vemos o que observamos e só observamos coisas que já conhecemos.”

Alphonse Bertillon

Sumário

RESUMO	8
ABSTRACT	9
INTRODUÇÃO GERAL	10
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	14
CAPITULO 1 - PADRÕES DE ATIVIDADE DO GRAXAIM-DO-MATO (<i>CERDOCYON THOUS</i>) (CARNIVORA: CANIDAE) NO LIMITE SUL DA MATA ATLÂNTICA	19
INTRODUÇÃO	20
MATERIAL E MÉTODOS	21
Área de estudo	21
Coleta de dados	22
Análises estatísticas	23
RESULTADOS	24
DISCUSSÃO	288
AGRADECIMENTOS	322
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	322
MATERIAL SUPLEMENTAR	399

Resumo

O graxaim-do-mato (*Cerdocyon thous*), embora seja uma espécie abundante em várias áreas, podendo ocupar diversos tipos de ambientes, apresenta diversas lacunas de conhecimento quanto aos seus padrões ecológicos. Neste contexto, questões como quais fatores moldam os períodos de atividade circadianos e circanuais, assim como interações interespecíficas ao longo do tempo ainda não são completamente compreendidas para a espécie. Com isso em mente, o presente estudo objetivou avaliar os padrões circadianos e circanuais de *Cerdocyon thous* em uma área de Mata Atlântica, correlacionando a atividade da espécie com variáveis abióticas e comparando-a com a atividade de outras espécies. Para tal, entre julho de 2019 e julho de 2020 foram instaladas oito armadilhas fotográficas na RPPN Pró-Mata com a finalidade de registrar a atividade dos mamíferos presentes no local. Foi possível obter um total de 657 registros independentes dos quais 46% pertenciam a *C. thous* e o restante a outras 20 espécies e um grupo de espécies (roedores pequenos). Estes registros de *C. thous* puderam ser comparados quanto a sobreposição de atividade com cinco outras espécies de mamíferos registrados na área, bem como avaliados quanto à frequência de atividade ao longo do ciclo lunar. Para tal, foram utilizados os testes de Rayleigh para avaliação dos padrões circadianos e circanuais e o teste de densidade de Kernel para a sobreposição de atividade com as outras espécies comparadas assim como testes de Qui-quadrado para o ciclo lunar e diferenças entre os fotoperíodos. Com a finalidade de um maior entendimento dos fatores que afetam estes padrões de atividade também foi realizado uma busca bibliográfica extensiva que pode identificar 25 referências que citam o comportamento circadiano e/ou circanual da espécie. Os resultados demonstram que a espécie apresenta um padrão de atividade preferencialmente noturno com variação apenas nos picos de atividade dentre os diferentes locais de ocorrência da espécie. Quando comparado a outras espécies de mamíferos sintópicos, *C. thous* aparenta apenas evitar encontros com mamíferos de maior porte como *P. concolor*, utilizando horários diferentes ou mesmo evitando locais preferenciais dessa espécie. A comparação com as outras referências bibliográficas revelou que variáveis abióticas pouco afetam a atividade circadiana deste canídeo, indicando que a disponibilidade de recursos alimentares, assim como a presença de predadores e competidores, sejam os fatores-chave que influenciam o padrão da espécie.

Palavras-chave:

Sobreposição de atividade; Armadilha-fotográfica; Circadiano; Circanual; Análises circulares

Abstract

The crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) is a widespread Neotropical carnivoran that is locally abundant in many areas and occupies a variety of habitats, but that still presents important knowledge gaps regarding its ecology and behavior. This includes uncertainties with respect to the factors that drive its circadian and circannual activity patterns, as well as its interspecific interactions and how they vary over time. In this context, the present study aimed to characterize its circadian and circannual activity patterns at an Atlantic Forest field site, correlating it with abiotic variables and activity patterns of other sympatric mammals. To accomplish that, we deployed eight camera traps at RPPN Pró-Mata, southernmost Brazil, between July 2019 and July 2020. We obtained 657 records of 21 mammalian species and one group of species (small rodents); the most frequent of all (with 46% of the records) was *C. thous*. These records were compared to those from five other species/groups and assessed with respect to activity frequency relative to the lunar cycle. The results indicate that this canid presents a preferentially nocturnal activity pattern, with peaks of activity that vary relative to other geographic regions. When compared to other mammals, *C. thous* appears to avoid encounters with larger species, such as pumas (*P. concolor*) by using different times or avoiding their preferred locations. Our results were compared to previously reported data for other areas by performing an intensive bibliographic survey, which revealed 25 publications addressing this species' activity pattern. This comparison indicated that abiotic variables play a minor role in driving this canid's activity pattern, which seems to be influenced more strongly by biotic factors such as food availability and the presence of potential predators and competitors.

Keywords:

Activity overlap; Camera-trap; Circadian; Circannual; Circular analysis

Análise dos padrões de atividade do graxaim-do-mato (*Cerdocyon thous*) (Carnivora: Canidae) no limite sul da Mata Atlântica

Introdução geral

A ordem Carnivora (Mammalia: Carnivora) é agrupada pela presença de um par de dentes carniceiros especializados no corte da carne de suas presas (Wilson and Mittermeier 2009). A ordem é reconhecida pela presença de espécies predadoras que possuem papéis importantes em ecossistemas terrestres e aquáticos, ainda que haja outras que secundariamente evoluíram para hábitos onívoros ou mesmo frugívoros e herbívoros. Há registros de representantes dessa ordem ao longo de todo o globo terrestre, incluindo 286 espécies atualmente reconhecidas, as quais se distribuem em 16 famílias (Wilson and Mittermeier 2009; Eizirik et al. 2010). No Brasil, são registradas 37 espécies da ordem (Abreu et al. 2020), sendo que, destas, 17 apresentam registro de ocorrência no Rio Grande do Sul (Trigo et al. 2014). Os carnívoros distribuídos no país são agrupados em cinco famílias: Canidae, Procyonidae, Felidae, Mustelidae e Mephitidae (Abreu et al. 2020).

Dentre estas cinco famílias, Canidae é composta por 35 espécies atuais que tiveram sua irradiação no período terciário (Eizirik et al. 2010; Perini et al. 2010). O grupo se destaca por incluir espécies com complexas relações sociais e grande variedade de hábitos alimentares (incluindo em sua dieta itens animais e vegetais), bem como alguns representantes, como o graxaim-do-mato (*Cerdocyon thous*) e o graxaim-do-campo (*Lycalopex gymnocercus*), com grande capacidade de sobreviver em ambientes alterados por atividades antrópicas (Ferraz et al. 2010; Czarnobai 2012). Outra questão relacionada a esta família se dá por sua importância ecológica, como mesopredadores, controlando as populações de diversos outros organismos (Crooks and Soule 1999; Brook et al. 2012; Newsome et al. 2017). Estes organismos podem também atuar como dispersores de sementes em alguns casos (Terborgh 1992; Alves-Costa and Eterovick 2007).

Entretanto, em uma mesma comunidade pode ocorrer mais de uma espécie de predador, o que possivelmente acarreta em uma competição que pode ser evitada de diversas formas, sendo elas: diferentes dietas, diferentes usos do habitat, alternância no período de atividade ou até mesmo eliminação de um indivíduo competidor (Domínguez-Rodrigo 2001; Caro and Stoner 2003; Hunter and Caro 2008). Nestes locais onde há predadores simpátricos, a predação interespecífica intraguilda pode trazer consigo diversas vantagens a uma das espécies pois, embora os custos sejam maiores, ao remover um possível competidor, este predador consome uma importante fonte energética e elimina aquele que poderia vir a ser seu predador ou de sua futura prole (Eaton 1979; Palomares and Caro 1999; Fedriani et al. 2000). Assim, a maneira como as espécies utilizam o espaço e o tempo são atributos essenciais do comportamento de um animal, que podem trazer consequências significativas à dinâmica populacional, assim como às interações interespecíficas dessas comunidades (Morris 1987; Mortelliti and Boitani 2008; Chanchani et al. 2018).

A forma como as espécies utilizam o tempo disponível (padrões de atividade) faz parte das adaptações desses animais ao ambiente que habitam, e pode ser moldada por questões abióticas, como clima, e bióticas como a disponibilidade de recursos alimentares ali presentes (Enright 1970; Daan and Aschoff 1975; Kaunda 2000; Oliveira-Santos et al. 2008; Porfírio et al. 2016; Kämmerle et al. 2020). Ao longo do ciclo circadiano, apenas algumas poucas espécies estão ativas o tempo todo, pois a maioria alterna entre períodos ativos e períodos de repouso. Durante o período ativo, as espécies podem percorrer sua área de vida em busca de alimentos ou parceiros sexuais além de, em alguns casos, fazerem patrulhamento defendendo seu território; já no período de repouso, procuram repor os gastos de energia (Halle and Stenseth 2000).

Dentre os mamíferos carnívoros, os ciclos circadianos da atividade e vulnerabilidade de presas (ou seja, a disponibilidade desse recurso) tendem a ser um dos principais fatores que determinam a atividade dos predadores (Ferguson et al. 1983; Zielinski 1986, 1988; Lode 1995; Tomotani and Oda 2012). Além disso, algumas dessas espécies podem ajustar seu período de forrageamento para se alinhar com a atividade de sua presa principal, diminuindo assim o gasto de energia na busca de alimentos (Karanth and Sunquist 2000; Foster et al. 2013). Embora as características naturais do local onde as espécies se encontram sejam determinantes para a atividade das espécies, constantes alterações causadas por ações antropogênicas, como por exemplo a construção de estradas, o aumento gradativo da urbanização próxima aos ambientes naturais, o aumento na quantidade de espécies exóticas como cães e gatos domésticos, entre outras, podem influenciar diretamente nos padrões de atividade dos mamíferos carnívoros (Tester 1987; Ngoprasert et al. 2007; Paschoal et al. 2012).

Um exemplo de bioma que ao longo dos anos vem sofrendo severas alterações antropogênicas é a Mata Atlântica, que se estende por todo o litoral do Brasil adentrando as regiões continentais de estados como Bahia, Espírito Santo, Rio Grande do Sul, São Paulo, entre outros (Morellato and Haddad 2000). Embora este bioma cobrisse originalmente mais de 1.000.000 Km² no Brasil, com o crescimento das cidades e constante conversão em pastagens e áreas rurais, atualmente, dependendo do critério adotado, a Mata Atlântica tem como porcentagem de cobertura entre 12% e 28% de sua extensão original, a maior parte em áreas pequenas e fragmentadas (Ribeiro et al. 2009; Rezende et al. 2018). Ainda assim, este bioma apresenta grande diversidade de espécies de mamíferos (Graipel et al. 2017).

Ao todo, podem ser encontradas na Mata Atlântica cerca de 320 espécies de mamíferos, distribuídas em 35 famílias (Graipel et al. 2017). No âmbito da mastofauna terrestre da Mata Atlântica do Rio Grande do Sul, são catalogadas 45 espécies (Weber et al. 2014). Grande parte dessa diversidade de mamíferos pode ser encontrada na região nordeste do estado, que pode destacar-se por abrigar 14 espécies da ordem Carnívora, das quais, 5 destas espécies estão categorizadas em algum grau de ameaça (FZB 2014; Trigo et al. 2014; ICMBio 2018). Embora possua toda esta diversidade, pouco se sabe sobre questões básicas da biologia e ecologia de espécies comuns e abundantes, como o graxaim-do-mato (*Cerdocyon thous*).

Cerdocyon thous, descrito por Linnaeus em 1766, é o único representante de seu gênero, e um dentre seis representantes da família Canidae com ocorrência no Brasil (Wilson and Mittermeier 2009; Abreu et al. 2020). Como característica de diagnose da espécie, apresenta focinho e orelhas curtas em relação a seu corpo, e embora sua pelagem exiba bastante variação entre os indivíduos, o padrão mais comumente observado é de uma pelagem acinzentada com amarelo, patas e lábios escuros assim como uma faixa dorsal de pelos escuros que vai do seu pescoço até a ponta de sua cauda (Berta 1982; Trigo et al. 2014). Considerado um mamífero de porte médio, seu peso varia entre 4,5 e 8,5 quilogramas, com tamanho atingindo até 118 cm do início de seu focinho até a ponta da cauda (Berta 1982; Wilson and Mittermeier 2009; Trigo et al. 2014).

Este canídeo está presente em quase todo o território do Brasil, ainda que haja pouca informação sobre a sua ocorrência na região central da Amazônia brasileira (Cheida et al. 2006). A espécie estende-se também a regiões da Argentina, Colômbia, Guiana, Paraguai, Suriname, Uruguai e Venezuela (Figura 1), apresentando-se abundante em diversas áreas (Eisenberg and Redford 1999). Esta espécie pode ocupar diversos tipos de ambientes como florestas ou até mesmo campos (Eisenberg and Redford 1999). Pode incluir em sua dieta animais invertebrados e vertebrados além de frutos, variando sazonalmente a proporção de cada item ingerido de acordo com sua disponibilidade (Facure et al. 2003; Bueno and Motta-Júnior 2004; Gatti et al. 2006; Raíces and Bergallo 2010; Bossi et al. 2019; Kotviski et al. 2019). Quanto a seu período de atividade, parece predominar a atividade noturna crepuscular, com alguns registros de atividade durante o dia (Di Bitetti et al. 2009; Faria-Corrêa et al. 2009).

Entretanto, questões como quais fatores moldam os seus períodos de atividade circadianos e circanuais, assim como a interação interespecífica ao longo do tempo, ainda não são completamente compreendidas. Estes aspectos, considerados como pontos-chave na biologia do animal, permitem evitar possíveis competidores intra e interespecíficos, bem como facilitar o encontro de recursos alimentares ou de parceiros reprodutivos (Halle and Stenseth 2000; Lockard 2013).

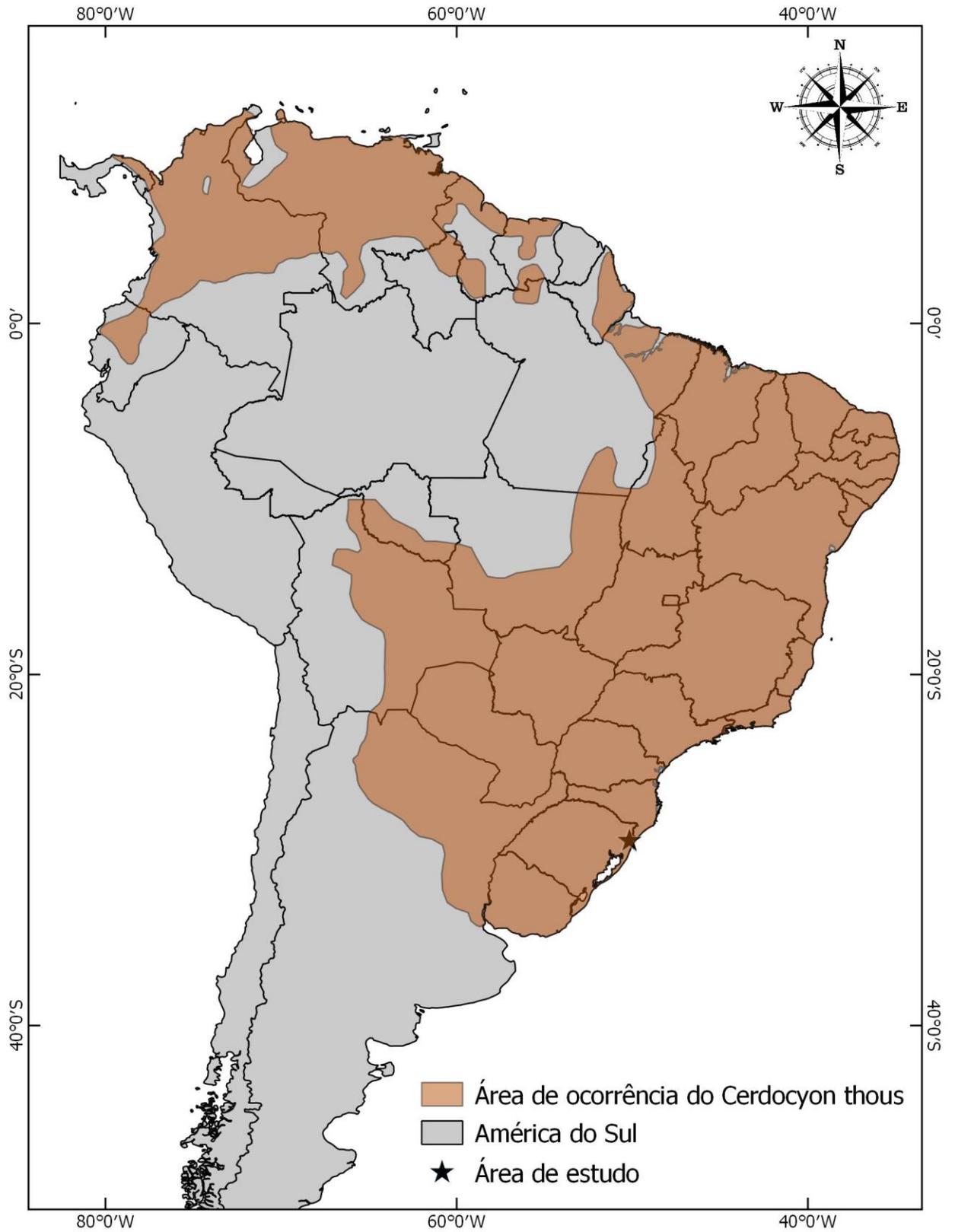


Figura 1: Área de distribuição de *Cerdocyon thous* por IUCN versão 2020-3.

Referências bibliográficas

- Abreu EF, Casali DM, Garbino GST, et al (2020) Lista de Mamíferos do Brasil. In: Com. Taxon. da Soc. Bras. Mastozool. <https://www.sbmz.org/mamiferos-do-brasil>. Accessed 14 Dec 2020
- Alves-Costa CP, Eterovick PC (2007) Seed dispersal services by coatis (*Nasua nasua*, Procyonidae) and their redundancy with other frugivores in southeastern Brazil. *Acta Oecologica* 32:77–92. doi: 10.1016/j.actao.2007.03.001
- Berta A (1982) *Cerdocyon thous*. *Mamm species* 186:1–4
- Bossi MAS, Migliorini RP, Santos TG, Kasper CB (2019) Comparative trophic ecology of two sympatric canids in the Brazilian Pampa. *J Zool* 307:215–222. doi: 10.1111/jzo.12636
- Brook LA, Johnson CN, Ritchie EG (2012) Effects of predator control on behaviour of an apex predator and indirect consequences for mesopredator suppression. *J Appl Ecol* 49:1278–1286. doi: 10.1111/j.1365-2664.2012.02207.x
- Bueno A de A, Motta-Junior JC (2004) Food habits of two syntopic canids, the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) and the crab-eating fox (*Cerdocyon thous*), in southeastern Brazil. *Rev Chil Hist Nat* 77:5–14
- Caro TM, Stoner CJ (2003) The potential for interspecific competition among African carnivores. *Biol Conserv* 110:67–75
- Chanchani P, Gerber BD, Noon BR (2018) Elevated potential for intraspecific competition in territorial carnivores occupying fragmented landscapes. *Biol Conserv* 227:275–283. doi: 10.1016/j.biocon.2018.08.017
- Cheida CC, Nakano-Oliveira E, Fusco-Costa R, et al (2006) Ordem Carnivora. In: Reis NR, Peracchi AL, Pedro WA, Lima IP (eds) *Mamíferos do Brasil*. Londrina, pp 231–276
- Crooks KR, Soule ME (1999) Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400:563–566
- Czarnobai S (2012) Diet and habitat use by mammalian carnivores mosaic Formed by remnants of Atlantic forest and plantations forest. Universidade Estadual do Oeste do Paraná
- Daan S, Aschoff J (1975) Circadian Rhythms of Locomotor Activity in Captive Birds and Mammals: Their Variations with Season and Latitude. *Oecologia* 18:269–316

- Di Bitetti MS, Blanco YE, Pereira JA, et al (2009) Time Partitioning Favors the Coexistence of Sympatric Crab-Eating Foxes (*Cerdocyon thous*) and Pampas Foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *J Mammal* 90:479–490. doi: 10.1644/08-mamm-a-113.1
- Domínguez-Rodrigo M (2001) A study of carnivore competition in riparian and open habitats of modern savannas and its implications for hominid behavioral modelling. *J Hum Evol* 40:77–98. doi: 10.1006/jhev.2000.0441
- Eaton RL (1979) Interference competition among carnivores: a model for the evolution of social behavior. *Carnivore* 2:8290
- Eisenberg JFY, Redford KH (1999) *Mammals of the Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil, Vol 3*. The University of Chicago Press
- Eizirik E, Murphy WJ, Koepfli K, et al (2010) Molecular Phylogenetics and Evolution Pattern and timing of diversification of the mammalian order Carnivora inferred from multiple nuclear gene sequences. *Mol Phylogenet Evol* 56:49–63. doi: 10.1016/j.ympev.2010.01.033
- Enright JT (1970) Ecological aspects of endogenous rhythmicity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 1:221–238. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.01.110170.001253>
- Facure KG, Giaretta AA, Monteiro-Filho ELA (2003) Food habits of the crab-eating-fox, *Cerdocyon thous*, in an altitudinal forest of the Mantiqueira Range, southeastern Brazil. *Mammalia* 67:503–511. doi: 10.1515/mamm-2003-0404
- Faria-Corrêa M, Balbuena RA, Vieira EM, de Freitas TRO (2009) Activity, habitat use, density, and reproductive biology of the crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and comparison with the pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*) in a Restinga area in the southern Brazilian Atlantic Forest. *Mamm Biol* 74:220–229. doi: 10.1016/j.mambio.2008.12.005
- Fedriani JM, Fuller TK, Sauvajot RM, York EC (2000) Competition and intraguild predation among three sympatric carnivores. *Oecologia* 125:258–270. doi: 10.1007/s004420000448
- Ferguson JWH, Nel JAJ, Wet MJ (1983) Social organization and movement patterns of Black-backed jackals *Canis mesomelas* in south Africa. *J Zool* 199:487–502
- Ferraz KMPMB, Siqueira MF, Martin PS, et al (2010) Assessment of *Cerdocyon thous* distribution in an agricultural mosaic, southeastern Brazil. *Mammalia* 74:275–280. doi: 10.1515/MAMM.2010.036

- Foster VC, Sarmiento P, Sollmann R, et al (2013) Jaguar and Puma activity patterns and predator-prey interactions in four Brazilian biomes. *Biotropica* 45:373–379. doi: 10.1111/btp.12021
- FZB Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul (2014) Avaliação do Estado de Conservação de Espécies Fauna – RS. https://secweb.procergs.com.br/livlof/?id_modulo=1&id_uf=23&ano=2012. Accessed 20 Sep 2020
- Gatti A, Bianchi R, Rosa CRX, Mendes SL (2006) Diet of two sympatric carnivores, *Cerdocyon thous* and *Procyon cancrivorus*, in a restinga area of Espírito Santo State, Brazil. *J Trop Ecol* 22:227–230. doi: 10.1017/S0266467405002956
- Graipel ME, Cherem JJ, Monteiro-Filho ELA, Carmignotto AP (2017) Mamíferos da Mata Atlântica. In: Conte CE (ed) Revisões em Zoologia: Mata Atlântica. Ed. UFPR, Curitiba, pp 391–482
- Halle S, Stenseth N (2000) Activity Patterns in Small Mammals: An Ecological Approach. Springer, New York
- Hunter J, Caro T (2008) Interspecific competition and predation in American carnivore families. *Ethol Ecol Evol* 20:295–324. doi: 10.1080/08927014.2008.9522514
- ICMBio Instituto Chico Mendes de conservação de biodiversidade (2018) Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção: Volume II–Mamíferos. In: Livro Vermelho da Fauna Brasileira Ameaçada de Extinção
- Kämmerle JL, Rondeaux S, Storch I (2020) Circadian activity patterns of red foxes (*Vulpes vulpes*) in montane forests under different culling regimes. *Mammal Res* 65:615–619. doi: 10.1007/s13364-020-00496-w
- Karanth KU, Sunquist ME (2000) Behavioural correlates of predation by tiger (*Panthera tigris*), leopard (*Panthera pardus*) and dhole (*Cuon alpinus*) in Nagarhole, India. *J Zool* 250:255–265. doi: 10.1017/S0952836900002119
- Kaunda SKK (2000) Activity patterns of Black-backed jackals at Mokolodi Nature Reserve, Botswana. *African J Wildl Res* 30:157–162
- Kotviski BM, Facure KG, de Azevedo FC, et al (2019) Trophic niche overlap and resource partitioning among wild canids in an anthropized neotropical ecotone. *Mastozool Neotrop* 26:368–376. doi: 10.31687/saremMN.19.26.2.0.29

- Lockard RB. (2013) Seasonal Change in the Activity Pattern of *Dipodomys spectabilis*. *J Mammal* 59:563–568
- Lode T (1995) Activity Pattern of Polecats *Mustela putorius* L. in Relation to Food Habits and Prey Activity. *Ethology* 100:295–308
- Morellato LPC, Haddad CFB (2000) Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. *Biotropica* 32:786–792. doi: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00618.x>
- Morris DW (1987) Ecological Scale and Habitat use. *Ecology* 68:362–369. doi: 10.2307/1939267
- Mortelliti A, Boitani L (2008) Interaction of food resources and landscape structure in determining the probability of patch use by carnivores in fragmented landscapes. *Landsc Ecol* 23:285–298. doi: 10.1007/s10980-007-9182-7
- Newsome TM, Greenville AC, Cirovic D, et al (2017) Top predators constrain mesopredator distributions. *Nat Commun* 8:1–7. doi: 10.1038/ncomms15469
- Ngoprasert D, Lynam AJ, Gale GA (2007) Human disturbance affects habitat use and behaviour of Asiatic leopard *Panthera pardus* in Kaeng Krachan National Park, Thailand. *Oryx* 41:343–351. doi: 10.1017/S0030605307001102
- Oliveira-Santos LGR, Tortato MA, Graipel ME (2008) Activity pattern of Atlantic Forest small arboreal mammals as revealed by camera traps. *J Trop Ecol* 24:563–567. doi: 10.1017/S0266467408005324
- Palomares F, Caro TM (1999) Interspecific Killing Among Mammalian Carnivores. *Am Nat* 153:492–508. doi: 10.2307/2463664
- Paschoal AMO, Massara RL, Santos JL, Chiarello AG (2012) Is the domestic dog becoming an abundant species in the Atlantic forest? A study case in southeastern Brazil. *Mammalia* 76:67–76. doi: 10.1515/mammalia-2012-0501
- Perini FA, Russo CAM, Schrago CG (2010) The evolution of South American endemic canids: A history of rapid diversification and morphological parallelism. *J Evol Biol* 23:311–322. doi: 10.1111/j.1420-9101.2009.01901.x
- Porfirio G, Foster VC, Fonseca C, Sarmento P (2016) Activity patterns of ocelots and their potential prey in the Brazilian Pantanal. *Mamm Biol* 81:511–517. doi: 10.1016/j.mambio.2016.06.006

- Raíces D, Bergallo H (2010) Diet and seed dispersion of the crab-eaten fox, *Cerdocyon thous* (Linnaeus, 1766) in Restinga de Jurubatiba National Park, Rio de Janeiro State, Brazil. *Neotrop Biol Conserv* 5:24–30. doi: 10.4013/nbc.2010.51.04
- Rezende CL, Scarano FR, Assad ED, et al (2018) From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspect Ecol Conserv* 16:208–214. doi:10.1016/j.pecon.2018.10.002
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, et al (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol Conserv* 142:1141–1153. doi: 10.1016/j.biocon.2009.02.021
- Terborgh J (1992) Maintenance of Diversity in Tropical Forests. *Biotropica* 24:283–292
- Tester JR (1987) Changes in daily activity rhythms of some free-ranging animals in Minnesota. *Can. Field-Naturalist* 101:13–21
- Tomotani BM, Oda GA (2012) Diurnos ou Noturnos? Discutindo padrões temporais de atividade. *Rev da Biol* 9:1–6. doi: 10.7594/revbio.09.03.01
- Trigo TC, Rodrigues MLF, Kasper CB (2014) Carnívoros Continentais. In: Weber MM., Roman C., Cáceres NC. (eds) *Mamíferos do Rio Grande do Sul*. UFSM editora, Santa Maria, p 556
- Weber MM, Ramon C, Cáceres NC (2014) *Mamíferos do Rio Grande do Sul*. UFSM editora, Santa Maria
- Wilson DE, Mittermeier RA (2009) *Handbook of the mammals of the world. Volume 1: Carnivores*. Editora Linx, Barcelona
- Zielinski WJ (1986) Circadian Rhythms of Small Carnivores and the Effect of Restricted Feeding on Daily Activity. *Physiol Behav* 38:613–620
- Zielinski WJ (1988) The influence of daily variation in foraging cost on the activity of small carnivores. *Anim Behav* 36:239–249

Manuscrito a ser traduzido para o inglês e submetido para o periódico **Mammal Research**

Padrões de atividade do graxaim-do-mato (*Cerdocyon thous*) (Carnivora: Canidae) no limite sul da Mata Atlântica

Arthur Venancio de Santana¹, Glauco Schüssler², Flávia Pereira Tirelli³, Eduardo Eizirik¹

¹ Laboratório de Biologia Genômica e Molecular, sala 134, Escola de Ciências da Saúde e da Vida, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS), Porto Alegre - Rio Grande do Sul, Brasil. arthurvenancio@hotmail.com; eduardo.eizirik@pucrs.br

² Instituto do Meio Ambiente, prédio 5, sala 307, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS), Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil

³ Laboratório de Ecologia, Sistemática e Evolução de Mamíferos e Aves, Sala 106, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre – Rio Grande do Sul, Brasil.

Resumo

O graxaim-do-mato (*Cerdocyon thous*), embora seja uma espécie abundante em várias áreas, apresenta diversas lacunas de conhecimento quanto aos seus padrões ecológicos, inclusive quanto aos fatores que afetam seus períodos de atividade. O presente estudo objetivou avaliar os padrões de atividade circadianos e circanuais de *Cerdocyon thous* em uma área de Mata Atlântica, correlacionando a atividade da espécie com variáveis abióticas e comparando-a com a atividade de outras espécies. Para tal, entre julho de 2019 e julho de 2020 foram instaladas oito armadilhas fotográficas na Reserva Particular do Patrimônio Natural Pró-Mata, localizado em São Francisco de Paula, RS. Foram obtidos 657 registros pertencentes a 21 espécies e pequenos roedores, agrupados em um único taxon. Os resultados demonstram que a espécie apresenta um padrão preferencialmente noturno. Quando comparado a outras espécies de mamíferos simpátricos, *C. thous* apresentou sobreposição moderadas com todas as espécies, no entanto parece evitar espacialmente potenciais predadores, como *P. concolor*. Os resultados aqui obtidos foram comparados com dados reportados para outras áreas através de uma busca bibliográfica intensiva. Esta comparação revelou que variáveis abióticas pouco afetam a atividade circadiana deste canídeo, indicando que a disponibilidade de recursos alimentares e a presença de potenciais predadores e competidores são os fatores-chave que influenciam o padrão da espécie.

Palavras-chave:

Sobreposição de atividade; Armadilha-fotográfica; Circadiano; Circanual; Análises circulares.

Introdução

O padrão de atividade dos animais, ou seja, a forma como as espécies utilizam o tempo disponível, faz parte das suas adaptações ao ambiente que habitam, sendo este padrão moldado por variáveis abióticas e bióticas (Enright 1970; Daan and Aschoff 1975; Kaunda 2000; Oliveira-Santos et al. 2008; Porfirio et al. 2016; Kämmerle et al. 2020). Ao longo do ciclo circadiano, apenas algumas poucas espécies apresentam atividades o tempo todo, pois a maioria alterna entre períodos ativos e períodos de repouso. Durante o período ativo, as espécies podem percorrer sua área de vida em busca de alimentos ou parceiros sexuais, além de, em alguns casos, fazerem patrulhamento defendendo seu território; já no período de repouso, procuram repor os gastos de energia (Halle 2000). Neste sentido, caracterizar os períodos em que os animais estão ativos pode ser importante para a compreensão de seu nicho ecológico, incluindo suas interações com o ambiente e com espécies simpátricas (Hwang and Garshelis 2007).

No caso de mamíferos carnívoros, principalmente de espécies florestais, a dificuldade de visualização dos animais se torna um empecilho para registrar suas atividades, questão essa que foi superada com a utilização de armadilhas fotográficas (Burton et al. 2015). No âmbito dos estudos sobre o período de atividade dos carnívoros, Ables (1969) foi o pioneiro, avaliando o período de atividade de raposas vermelhas (*Vulpes vulpes fulva*), o que abriu caminho para diversos outros estudos similares com outras espécies (e.g. Ikeda et al. 1983; Ferguson et al. 1988; Servin et al. 1991; Doncaster and Macdonald 1997; Kauhala et al. 2007; Monteverde and Piudo 2011; Díaz-Ruiz et al. 2016; Parres et al. 2020). Porém, mesmo com diversos estudos empregados com as mais variadas espécies, ainda há muito a se descobrir sobre o padrão de atividade, mesmo para espécies de ampla distribuição e comuns, como o graxaim-do-mato (*Cerdocyon thous*).

Este canídeo está presente em grande parte da América do Sul, ainda que haja pouca informação sobre a sua ocorrência contínua na região amazônica (Cheida et al. 2006). Sua distribuição inclui quase todo o território brasileiro, além de se estender a regiões da Argentina, Bolívia, Colômbia, Paraguai, Suriname, Uruguai e Venezuela (Eisenberg and Redford 1999). Quanto a seu período de atividade, os estudos publicados até o momento sugerem um padrão com atividade noturna/crepuscular, com picos ao ocaso e ao nascer do sol, embora também ocorram registros da espécie durante o período diurno (Di Bitetti et al. 2009; Faria-Corrêa et al. 2009). Estes padrões foram observados em localidades de Mata Atlântica, nos estados do Rio Grande do Sul, Santa Catarina e Espírito Santo; na Caatinga (Piauí e Sergipe), no Cerrado de Minas Gerais e Goiás, assim como nos Chacos bolivianos (Macdonald and Courtenay 1996; Jácomo et al. 2004; Vieira and Port 2007; Maffei et al. 2007; Di Bitetti et al. 2009; Faria-Corrêa et al. 2009; Tortato and Althoff 2009; Dias and Bocchiglieri 2015; Hatakeyama 2015; Penido et al. 2017; Monteiro-Alves et al. 2019). Apesar da documentação destes padrões em várias regiões, ainda sabe-se pouco sobre a sua relação com variáveis bióticas e abióticas ao longo da distribuição da espécie, e também sobre a variação e seus padrões circanuais de atividade. De forma mais ampla, a literatura carece de uma comparação sistemática e abrangente entre os padrões de atividade circadiana e circanual

observados nos diferentes locais e sua relação com as variáveis bióticas e abióticas ali presentes, o que permitiria a obtenção de conclusões mais aprofundadas sobre os processos envolvidos.

Com isso em mente, o presente estudo teve como objetivo caracterizar os padrões circadianos e circanuais de *Cerdocyon thous* em uma área de Mata Atlântica, testando a uniformidade de ambas e avaliando sua possível correlação com variáveis abióticas como fotoperíodo e ciclo lunar, e variáveis bióticas como a atividade de possíveis predadores, competidores e presas, além de uma espécie exótica invasora. Especificamente, testamos as seguintes hipóteses: (i) a espécie exibe atividade predominantemente noturna; (ii) sua atividade circanual é uniforme ao longo dos meses, assim como para as variações no fotoperíodo; (iii) o padrão de atividade circadiano sobrepõe com a atividade de potenciais presas e não sobrepõem com a de potenciais competidores e predadores; e (iv) a espécie apresenta maior atividade em fases do ciclo lunar com baixa iluminação. Por fim, buscamos apresentar o estado atual do conhecimento acerca dos padrões de atividade de *C. thous* ao longo de sua distribuição geográfica, comparando os padrões reportados para diferentes regiões com aqueles observados em nosso estudo.

Material e Métodos

Área de estudo

O presente estudo foi realizado na Reserva Particular do Patrimônio Natural Pró-Mata (RPPN Pró-Mata), situado no município de São Francisco de Paula, RS, entre as coordenadas 29°27' e 29°35'S, e entre 50°08' e 50°15'W (Figura 1). O local constitui-se em uma Unidade de Conservação de cerca de 3100 ha, pertencente à Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (PUCRS). O clima da região é do tipo “Cfb” úmido a super-úmido, na classificação de Köppen, com índice pluviométrico médio anual de 2.252 mm, e temperatura média anual de 14,5°C (Bertoletti and Teixeira 1995; Alvares et al. 2013). Quanto às formações vegetacionais da área, identificam-se basicamente três componentes: (i) Floresta Ombrófila Mista, ocorrendo nos pontos mais altos, e com destaque para a presença de *Araucaria angustifolia*; (ii) Floresta Ombrófila Densa, ocorrendo nas áreas de encostas e escarpas; e (iii) Campos, localizados nas menores altitudes, e ocupando pequenas áreas da RPPN Pró-Mata (Pinheiro and Kux 2003).

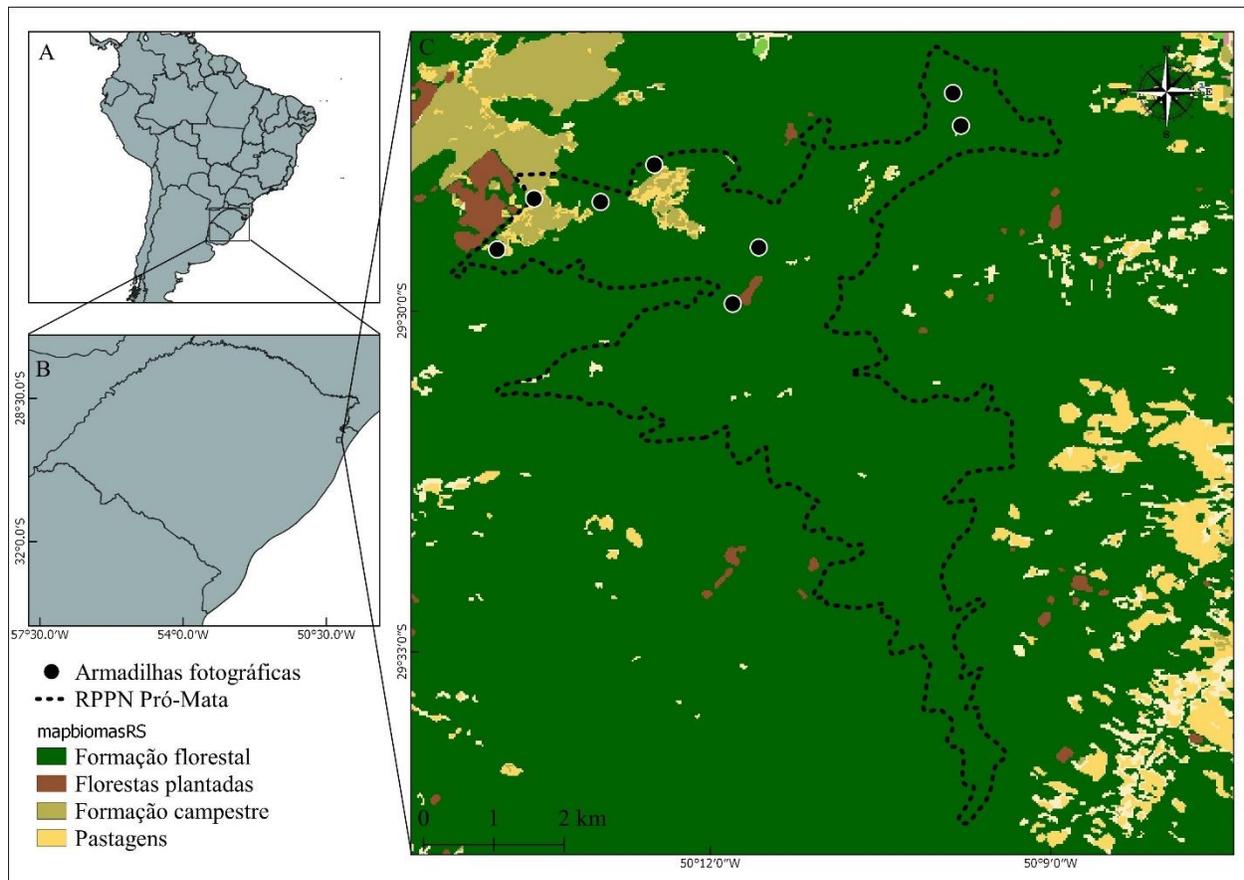


Figura 1. Mapa de localização da área de estudo representando: A) localização do Rio Grande do Sul (extremo sul do Brasil) na América do Sul; B) Localização da Reserva Particular do Patrimônio Natural Pró-Mata no Rio Grande do Sul; C) distribuição das armadilhas fotográficas na área de estudo (RPPN Pró-Mata), localizada no município de São Francisco de Paula, RS, Brasil.

Coleta de dados

Os dados foram coletados entre julho de 2019 e julho de 2020, utilizando armadilhas fotográficas (Bushnell, Inc.), dispostas em oito pontos fixos de estradas, trilhas e interior de matas da região norte da RPPN Pró-Mata (Figura 1). Os pontos foram selecionados com base em estudos anteriores (Bolze et al. 2019; Horn et al. 2020; Graves et al. 2021) de forma a incluir as três diferentes formações vegetacionais presentes, para que houvesse uma maior efetividade na captura de registros da espécie-alvo, assim como as de possíveis presas e competidores. As armadilhas foram instaladas a uma altura de 30 a 50cm do solo e a uma distância mínima de um km entre si. As armadilhas foram programadas para permanecer ativadas durante 24 horas e capturar imagens de vídeo com duração de 40s em intervalos de 10s. No presente estudo, não foram utilizadas quaisquer iscas para atração dos animais.

Para cada registro, as informações de espécie, data e horário de ocorrência foram anotadas e utilizadas nas análises do período de atividade. Para garantir a independência dos registros, foram considerados apenas os vídeos sequenciais da mesma espécie com intervalos superiores a uma hora. Os registros de *C. thous* foram separados com bases no dia em que foram obtidos, em dois blocos sendo um para dias com fotoperíodo com mais de 12 horas (correspondente as datas entre 21 de setembro a 20 de março) e outro para dias com fotoperíodo com menos do que 12 horas (correspondente as datas entre 21 de março a 20 de setembro). Da mesma forma, através do dia e horário, os registros foram agrupados nas quatro diferentes fases lunares obtidas através do pacote “SunCalc” versão 0.5.0 (Thieurmél and Elmarhraoui 2019) do software R versão 3.6. (R Development Core Team 2019). A diferenciação das fases lunares foi realizada utilizando a função “getmoonillumination” que determina a fase lunar com base no dia dos registros, onde há um valor associado para aquele determinado dia, sendo uma variação entre 0 e 1 com as designações de 0 a 0,24 como Lua Nova, 0,25 a 0,49 como Quarto crescente, 0,5 a 0,74 como Lua Cheia e 0,75 a 1 como Quarto minguante.

Com a finalidade de propiciar um maior entendimento dos fatores que moldam os padrões de atividade da espécie, os resultados aqui obtidos foram comparados com a bibliografia publicada entre 1970 e 2021, em que sejam reportados de forma direta os padrões de atividade de *C. thous*. Para tal, foram realizadas buscas nos sites Google scholar e Periódicos Capes, utilizando os termos: “*Cerdocyon thous*”; “padrão de atividade”; “diel use”; “activity patterns”; “circadian activity” Também foram incluídas referências citadas na bibliografia encontrada a partir das buscas iniciais. Em cada um dos artigos identificados, foram extraídas as informações de: “País”; “Bioma”; “Ambiente amostral”; “Método aplicado”; “Teste estatístico aplicado para atividade circadiana”; “Padrão de atividade circadiana”; “horário do Pico de atividade no ciclo circadiano”; “Valor do teste estatístico aplicado à atividade circadiana”; “Padrão de atividade circanual”; “Teste estatístico aplicado para a sobreposição de atividade com outras espécies avaliadas”; “Espécies comparadas no estudo”; “Sobreposição de atividade informado”; “Valor do teste aplicado para a sobreposição de atividade”; “Teste estatístico aplicado às variáveis abióticas avaliadas”; Variáveis abióticas avaliadas”; e “Valor do teste aplicado às variáveis abióticas avaliadas”.

Análises estatísticas

A atividade circadiana e circanual de *C. thous* foi testada quanto à uniformidade, utilizando o teste de Rayleigh (Landler et al. 2018) realizado através do pacote ‘circular’ versão 0.4-93 do software R (Lund et al. 2017). Com base nos valores de nascer e pôr do sol, obtidos através de uma média desses valores ao longo dos meses, o padrão circadiano de *C. thous* foi classificado como diurno quando os registros noturnos obtidos eram menores ou iguais a 10%, principalmente diurno com 10% a 29% dos registros à noite, noturno com mais do que 90% dos registros à noite, preferencialmente noturno com 70% a 89% dos registros à noite, ou catemeral sendo de 30% a 69% dos registros à noite de acordo com Gómez et al. (2005). Foram classificados como registros diurnos todos aqueles que aconteceram após o nascimento do sol e como registros noturnos aqueles

ocorridos após o pôr do sol. Para testar se a espécie apresenta diferenças em sua atividade entre as quatro fases lunares (Nova, Crescente, Cheia e Minguante) e nos fotoperíodos com mais ou menos do que 12 horas, utilizou-se o teste de qui-quadrado.

A sobreposição do período de atividade de *C. thous* com outras espécies foi estimada apenas para mamíferos que apresentaram número de registros independentes superior a 20 e que, com base na literatura, possivelmente atuam como predadores, competidores ou presas, sendo elas: pequenos roedores (Rodentia) (como possíveis presas), *Puma concolor* e *Leopardus pardalis* (como possíveis competidores e/ou predadores) *Leopardus wiedii* (como possível competidor) e *Sus scrofa* (como espécie exótica invasora, possível competidor e/ou predador). A intensidade da sobreposição temporal entre *C. thous* e os outros mamíferos foi classificada com base em uma variação nos valores de 0 a 1, sendo sobreposição baixa ($\leq 0,5$), sobreposição moderada ($0,5 \leq 0,75$) ou sobreposição alta ($> 0,75$) (Monterroso et al. 2014). Esta análise foi realizada utilizando o pacote ‘overlap’ versão 0.3.3 (Meredith and Ridout 2020) do *software* R.

Resultados

O esforço amostral total foi de 2928 armadilhas/dia foram obtidos 657 registros independentes de mamíferos pertencentes a 21 espécies de 13 famílias e um grupo de espécies (roedores pequenos da ordem Rodentia) (Figura 2). *C. thous*, foi a espécie com maior número de registros, compreendendo 45,8% do total. Outras espécies que se destacaram pelo número de registros foram *Puma concolor* com 69 registros (10,5%), *Sus scrofa* com 45 (6,7%) e pequenos roedores com 37 (5,5%). De forma semelhante, os locais e seus respectivos números de registros independentes variam de acordo com a espécie, sendo *C. thous*, *P. concolor* e *S. scrofa* as únicas espécies a serem registradas em todos os locais amostrais (Figura 3).

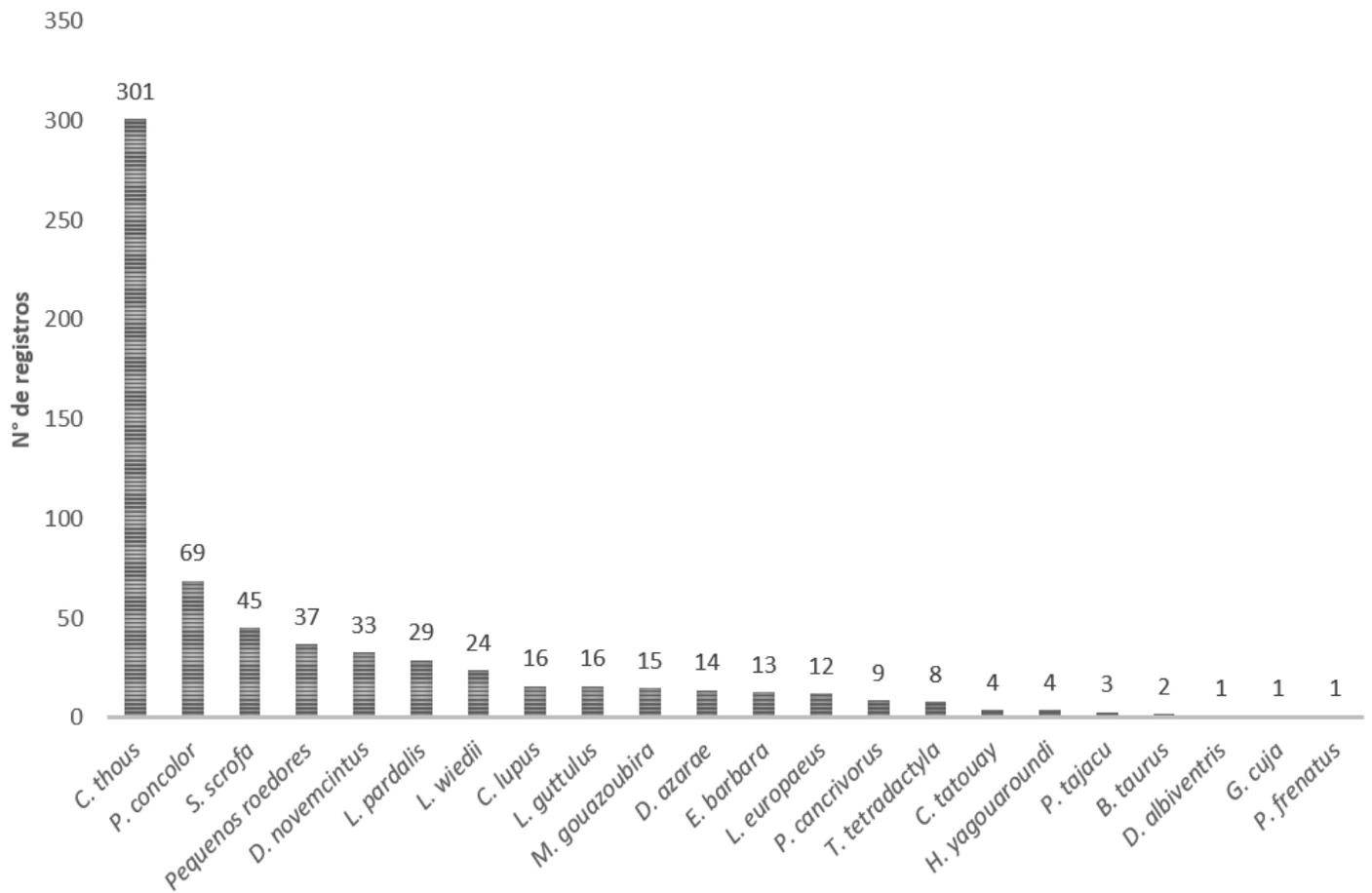


Figura 2. Estrutura da comunidade obtida com base no número de registros fotográficos independentes de espécies de mamíferos terrestres amostrados com armadilhas fotográficas na Reserva Particular do Patrimônio Natural Pró-Mata, durante os meses de Julho de 2019 a julho de 2020.

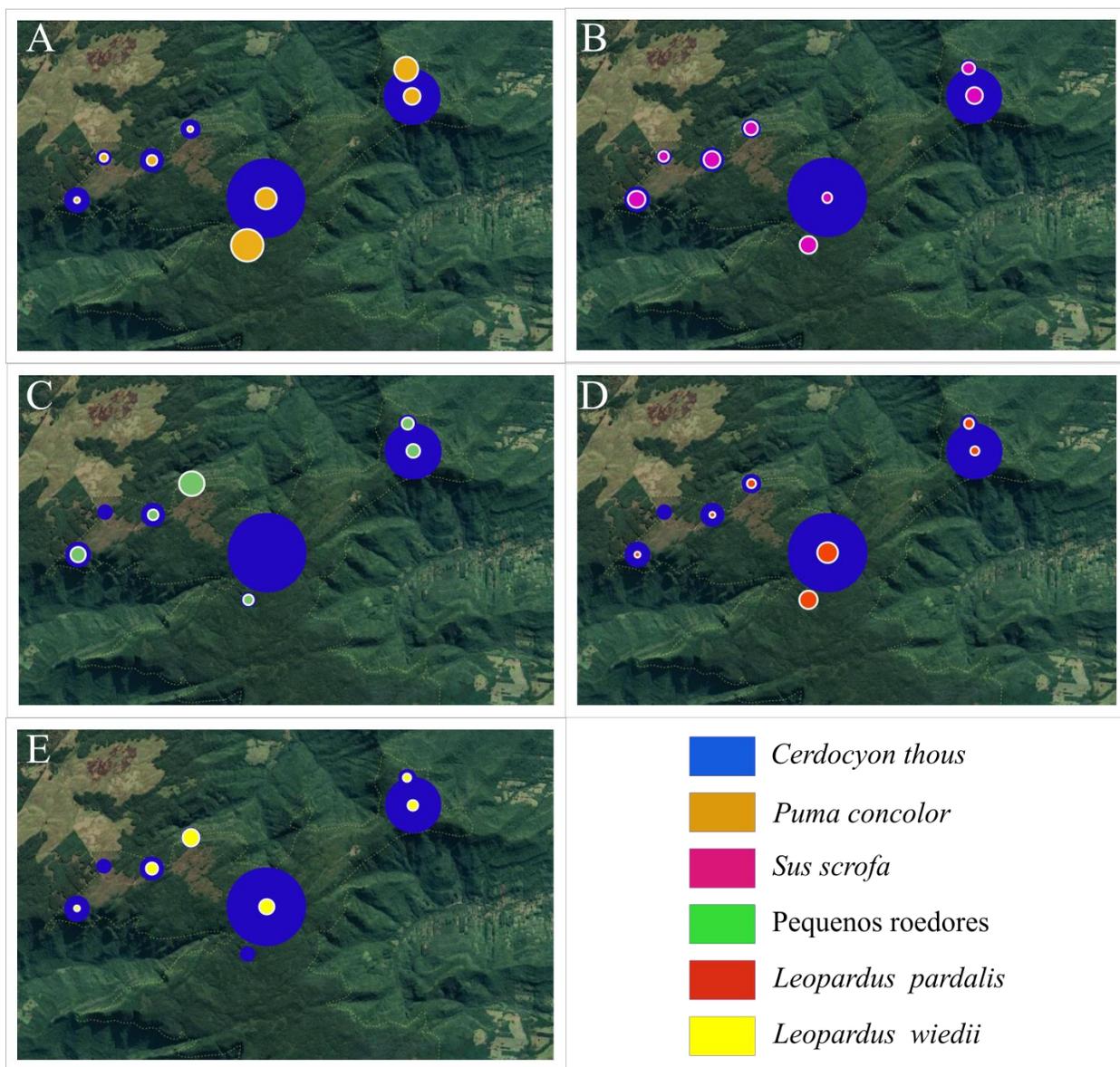


Figura 3. Gráfico de bolhas indicando o número relativo de registros para cada espécie utilizada nas respectivas comparações: a) *C. thous* e *P. concolor*; b) *C. thous* e *S. scrofa*; c) *C. thous* e pequenos roedores; d) *C. thous* e *L. pardalis*; e) *C. thous* e *L. wiedii*, nas armadilhas fotográficas onde foram registradas.

Seguindo o modelo de Gómez e colaboradores (2005), é possível constatar através dos registros obtidos ao longo das 24 horas que *C. thous* é uma espécie preferencialmente noturna, tendo em vista que mais de 80% dos registros encontram-se no período noturno. A espécie apresenta dois picos de atividade, sendo um deles iniciado às 17h e diminuindo às 23h e o outro iniciando por volta das 2h e diminuindo após as 5h, sendo a média angular entre 22h e 23h (Rayleigh: 0,3831; $P < 0,05$) (Figura 4a). Quanto ao padrão circanual, é possível notar que, assim

como a atividade circadiana, há concentração distinta dos registros da espécie ao longo do ano (Rayleigh: 0,2351; $P < 0,05$), com picos entre os meses de fevereiro e março e um segundo pico no mês de agosto. A espécie apresenta uma diminuição na frequência de registros nos meses entre setembro e dezembro, a média angular ficou entre os meses de abril e maio (Figura 4b).

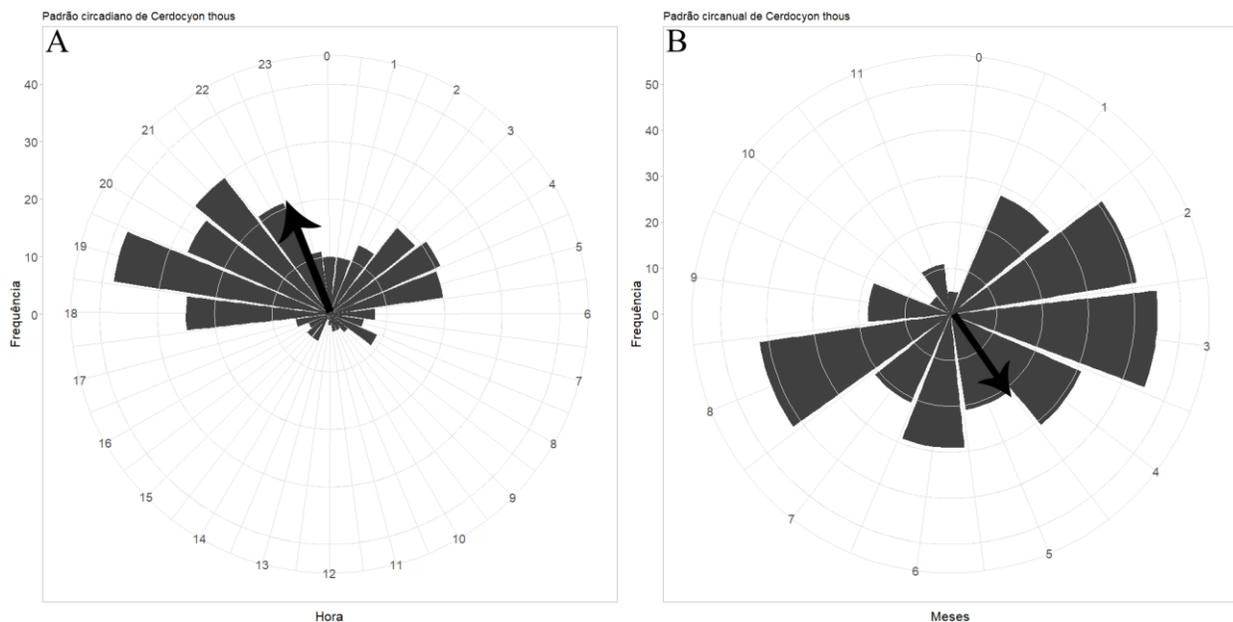


Figura 4. Frequência de registros de *Cerdocyon thous* no ciclos: A) circadiano e B) circannual com valores teste de Rayleigh (0,3831; $P < 0,05$ e 0,2351; $P < 0,05$, respectivamente), entre julho de 2019 e julho 2020 na RPPN Pró-Mata.

Ao compararmos a atividade de *C. thous* com os diferentes estágios do ciclo lunar, podemos observar que não houve influência direta desta variável sobre a atividade de espécie, que utilizou de forma semelhante todos os períodos lunares ($\chi^2 = 2.5518$; $P = 0,466$). Já para a variação do fotoperíodo ao longo do ano, *C. thous* apresentou um maior número de registros ($n = 193$) em épocas com fotoperíodo menor que 12 horas, enquanto para épocas com mais de 12 horas apresentou 108 registros ($\chi^2 = 24.003$; $P < 0,05$).

A sobreposição média da atividade de *C. thous* com as cinco espécies e grupo analisados foi classificada como moderada (Figura 5), seguindo o modelo de Monterroso e colaboradores (2014). Dentre essas espécies, o padrão de atividade dos dois felinos menores e dos roedores se assemelha ao de *C. thous*, com picos de atividade ao ocaso e pouco antes do nascer do sol (*L. pardalis* $\Delta \hat{=} 0.78$ (0.71-0.94IC); *L. wiedii* $\Delta \hat{=} 0.72$ (0.61-0.86IC); pequenos roedores $\Delta \hat{=} 0.71$ (0.59-0.80IC)), já para *P. concolor*, o padrão de atividade apresenta-se mais disperso, iniciando após o nascer do sol, com maior utilização do período diurno e outro pico após o pôr do sol

($\Delta \hat{=} 0.71$ (0.62-0.82IC)). *S. scrofa*, exibiu atividade ao longo do período diurno e a menor sobreposição com *C. thous* ($\Delta \hat{=} 0.60$ (0.44-0.70IC)).

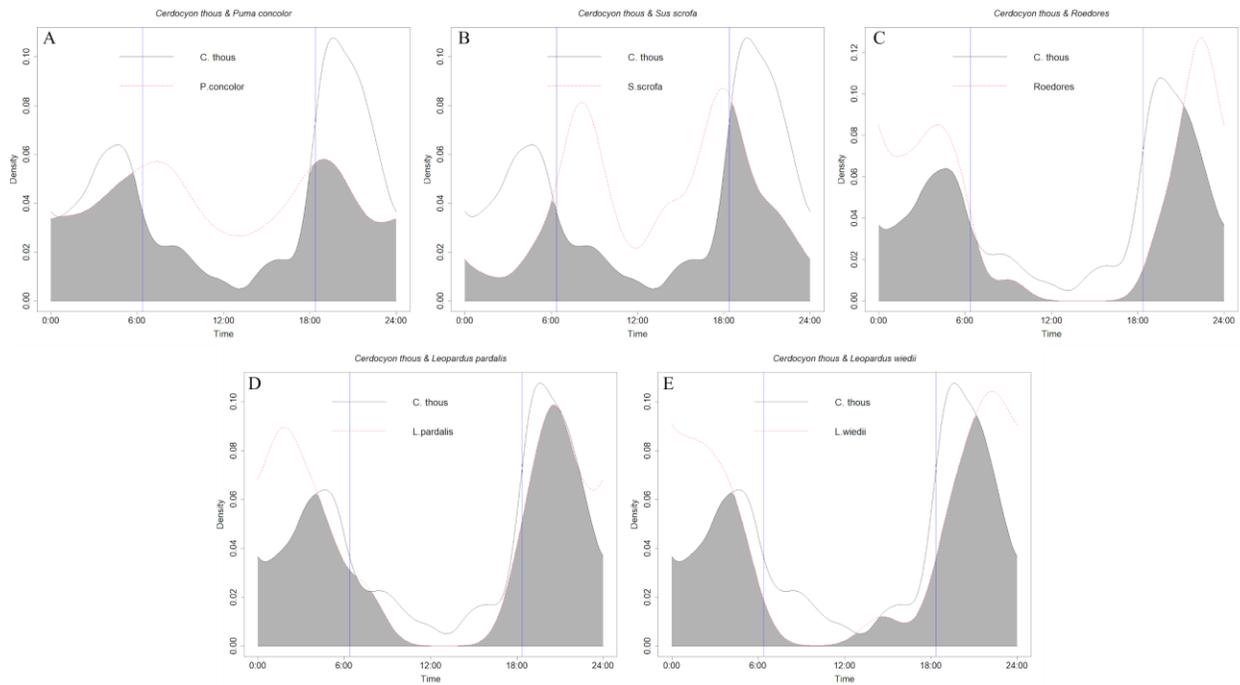


Figura 5. Gráficos de sobreposição de atividade circadiana entre *Cerdocyon thous* e as quatro espécies e um grupo simpátricas de mamíferos. As linhas sólidas são estimativas de densidade de kernel para *C. thous*, enquanto as linhas tracejadas são A) *P. concolor*, B) *S. scrofa*, C) pequenos roedores, D) *L. pardalis* E) *L. wiedii*. O coeficiente de sobreposição é representado pela área cinza. As linhas azuis representam o horário médio de nascer e pôr do sol para a região.

A partir da pesquisa em bases de dados bibliográficos, foi possível obter um total de 25 referências que citam ou avaliam de alguma forma os padrões de atividade de *C. thous* (ver Tabela S1 em Material Suplementar). Dentre essas 25 referências, 16 incluíam *C. thous* no título ou nas palavras-chave; oito das 25 abordaram exclusivamente aspectos desta espécie, enquanto em 13 há comparações com outras espécies e em quatro, os autores apenas relatam a presença e a atividade da espécie para o local.

Discussão

No presente estudo *C. thous* apresentou uma preferência pelo período noturno, o que corrobora com outros estudos realizados com a espécie em diferentes regiões (e. g. Macdonald and Courtenay 1996; Jácomo et al. 2004; Maffei et al. 2007; Vieira and Port 2007; Di Bitetti et al. 2009; Tortato and Althoff 2009; Hatakeyama 2015; Matos-Dias and Bocchiglieri 2015; Penido et al. 2017; Monteiro-Alves et al. 2019). Segundo Brady (1978), essa preferência pelo período noturno parece estar ligada a uma dificuldade de termoregulação pela espécie, embora mais estudos sejam necessários para testar esta hipótese de forma mais conclusiva.

Com relação ao padrão circanual, a baixa concentração dos registros obtidos no presente estudo, aliada à significativa diferença de uso entre os fotoperíodos, demonstra que, ao longo do ano, a espécie pode ser encontrada ocupando a área, porém com diminuição de atividade entre outubro e dezembro. Esta variação na atividade circanual pode ser explicada por duas hipóteses: a) maior necessidade de obtenção energética faz com que *C. thous* apresente atividade por mais tempo para que consiga uma maior quantidade de presas e conseqüentemente maior aporte calórico (Anderson and Jetz 2005; Zub et al. 2009; Torretta et al. 2016), e b) os meses com mais de 12 horas de fotoperíodo coincidem com a época de filhotes, quando ambos os pais se envolvem no cuidado parental, reduzindo a movimentação e, conseqüentemente, o número de registros (Brady 1978; Nowak 1999; Parera 2002; Faria-Corrêa et al. 2009).

O ciclo lunar tende a afetar a atividade de espécies, uma vez que o aumento da luminosidade, conferido pela fase de lua cheia, aumenta a capacidade de detecção de presas por predadores (Kotler et al. 1992; Nash 2007). Porém, isso parece não ser uma regra, variando de acordo com a espécie avaliada (Prugh and Golden 2014). Assim, embora seja ativo principalmente no período noturno, o ciclo lunar parece não influir sobre a atividade de *C. thous*. No presente estudo, observamos que a frequência de registros de *C. thous* não se altera ao longo das diferentes fases do ciclo lunar e, conseqüentemente, da luminosidade por ela ofertada, assim como encontrado em outros estudos como o de Tortato e Althoff (2009). Dessa forma, outras questões como inércia filogenética (ou seja, o histórico evolutivo progresso da sua linhagem), atividade de predadores e competidores, assim como a disponibilidade e atividade das presas, podem ter maior influência no padrão de atividade de *C. thous*.

Como dito anteriormente, a região contém um grande mosaico de paisagens, o que viabiliza a ocorrência de diversas espécies de animais e plantas, porém isso também faz com que haja sobreposição de espécies de hábitos parecidos como felinos de pequeno porte e outros mesopredadores. No presente estudo, podemos observar sobreposição de atividade moderada com todas as espécies comparadas. Nesse sentido, embora esses animais possuam hábitos circadianos similares, outros aspectos das suas ecologias como por exemplo os itens consumidos nas suas dietas podem ser bastante variados como postula a hipótese de complementariedade de nicho que nós diz que, quando há um alto grau de sobreposição de algum aspecto entre as espécies, há baixo grau de sobreposição de outro aspecto, viabilizando assim sua coexistência (Schoener 1974; Jiménez et al. 1996).

Leopardus pardalis, apresentou o maior valor de sobreposição entre as espécies comparadas o que pode estar relacionado à sua relação de predação com *C. thous*, conforme Bolze e colaboradores (2019) na mesma área de estudo. Embora essa espécie apresente certa similiaridade com a dieta de *C. thous* (e. g. Wang 2002; Abreu et al. 2008; Bianchi et al. 2010; Migliorini et al. 2018), seu comportamento hípercarnívoro faz com que haja grandes diferenças nos itens consumidos pelas duas espécies. Além disso, a variação do tamanho entre as duas espécies sugere

que *L. pardalis* atue mais como um predador de *C. thous* do que um competidor (Oliveira and Pereira 2014).

Embora também se enquadre como um mamífero hípercarnívoro, *L. wiedii*, apresenta menor tamanho corporal e sua dieta concentra-se em pequenos mamíferos não voadores e outros táxons como aves (Wang 2002; Migliorini et al. 2018), o que o aproxima de *C. thous* em termos de itens consumidos. Porém, a atividade circadiana das duas espécies pode sugerir que a área apresenta ampla disponibilidade de recursos e/ou que a busca por itens alimentares não afeta diretamente atividades da outra espécie, já que ambas apresentam padrão muito similar ao longo das 24 horas. Neste caso, embora a variação em sua dieta seja o suficiente para a segregação entre as espécies, outros aspectos podem ser relevantes para essa segregação ecológica, como o uso diferencial do habitat, tendo em vista que *L. wiedii* pode utilizar de forma mais acentuada os estratos arbóreos da floresta para o seu deslocamento e potencialmente também para o forrageio (Oliveira 1998; Migliorini et al. 2018).

Pequenos roedores apresentaram a terceira maior sobreposição da atividade circadiana com *C. thous*. Embora esta sobreposição seja um resultado esperado, a presença de predadores aqui encontrados podem influenciar diretamente na abundância das espécies e, além disso, causar impactos nos comportamentos das presas (Lagos et al. 1995). Entre essas mudanças de comportamento, um uso diferente do nicho temporal pode garantir um menor risco de predação (Kotler et al. 1992; Lagos et al. 1995). Porém, o que observamos aqui são padrões de atividade circadianos muito parecidos, o que pode indicar que, embora *C. thous* seja uma espécie com dieta onívora, ela possa alterar seu período de atividade para coincidir com o de roedores por estes serem uma refeição mais energética, assim como a raposa-do-ártico (*Vulpes lagopus*) que altera seus períodos de atividade para coincidir com o de suas presas (Angerbjörn et al. 1999).

Puma concolor também apresentou sobreposição moderada com *C. thous*. No entanto, as espécies apresentaram pouca sobreposição espacial, o que pode indicar que *C. thous* evita o potencial predador. Isso fica claro ao olharmos novamente a Figura 3, e observarmos que nos locais onde há maior frequência de registros de *P. concolor*, há baixa frequência de *C. thous*. O tamanho avantajado de *P. concolor*, sua dieta hípercarnívora focada em mamíferos, assim como o padrão de atividade apresentado, podem demonstrar que espécies de menor porte como *C. thous* evitam encontros com este predador (Brook et al. 2012).

A espécie invasora *S. scrofa* ficou com a menor sobreposição de atividade em relação a *C. thous*. Essa espécie é listada como uma das 100 espécies exóticas invasoras com efeitos mais severos do mundo (Lowe et al. 2000); esta classificação é atribuída devido às suas altas taxas de reprodução e dispersão, assim como baixas taxas de predação pela ausência de predadores capacitados para tal (Mapston 2007). Embora preferencialmente herbívora, a espécie pode incluir em sua dieta outras categorias de itens, atuando em diferentes níveis tróficos e competindo com espécies nativas (Mapston 2007). Dessa forma, embora existam estudos a respeito da ecologia e

impactos causados pela espécie no locais de figuram como espécie invasora, pouco se sabe sobre o quanto a espécie pode realmente afetar as comunidades de carnívoros.

Oliveira e colaboradores (2020), em uma área próxima a do presente estudo, sugerem relação inversa e negativa de dominância de *C. thous* em relação à ocorrência de *S. scrofa*. Embora não interfira diretamente, a presença dessa espécie exótica invasora pode fazer com que espécies nativas, como *C. thous*, evitem os locais com maior presença da espécie invasora. Nossos resultados apontam que ambas as espécies ocorrem ao longo de toda a área amostral. Porém, é possível notar que *S. scrofa* utiliza preferencialmente período diurno, impactando pouco *C. thous*.

A revisão bibliográfica realizada no presente estudo indica que o padrão de atividade da espécie é consistente entre diferentes regiões. Além disso, é possível notar que questões como pluviosidade, ciclo lunar e até mesmo a diferença entre as estações afetam pouco o período circadiano da espécie (Sunquist et al. 1989; Silveira 2004; Faria-Corrêa et al. 2009; Tortato and Althoff 2009; Monteiro-Alves et al. 2019), ao mesmo tempo em que a simpatria com predadores como *Pantera onca*, *P. concolor* e *L. pardalis*, ou a presença de roedores (recurso alimentar), parece induzir variação dos picos de atividade ou até mesmo a diminuição do uso dos ambientes preferenciais dessas espécies (Perez 2008; Penido et al. 2017). Quando presente em áreas com a ocorrência de competidores de tamanho similar, como por exemplo *Lycalopex gymnocercus*, o padrão circadiano da espécie parece não se alterar, ao mesmo tempo que dessas outras espécies como *L.gymnocercus* altera seus picos de atividade (Di Bitetti et al. 2009). Por fim, embora *C. thous* seja uma espécie bastante plástica quanto à gama de ambientes ocupados, ela aparenta diminuir sua atividade quando em ambientes com altas densidades de gado, o que pode vir a ser um problema futuro frente às constantes conversões de ambientes naturais em áreas direcionadas à pecuária (Nanni 2015).

Como conclusão, podemos notar que *C. thous* apresenta um padrão de atividade circadiana e circannual consistente entre diferentes áreas, o qual parece ser pouco afetado por variáveis abióticas. A constância de um padrão predominantemente noturno/crepuscular pode ser relacionada a adaptações da espécie relacionadas à termorregulação, como proposto anteriormente, uma hipótese que pode ser explorada em mais profundidade com estudos ecofisiológicos. Ao mesmo tempo, a regulação dos padrões apresentados pela espécie parece ser predominantemente afetada por fatores bióticos, como a presença de competidores, predadores e disponibilidade de recursos alimentares. Esta hipótese poderá ser testada através de estudos de longa duração, realizados de forma padronizada e comparativa em ambientes distintos, e englobando diferentes dimensões dos nichos ecológicos das espécies avaliadas, como padrão de atividade, uso de habitat e dieta. Em conjunto, estas abordagens permitirão uma compreensão cada vez mais detalhada dos processos ecológicos que regulam a composição e dinâmica espaço-temporal destas comunidades de mamíferos.

Agradecimentos

Agradecemos ao Instituto do Meio Ambiente (IMA) por permitir a realização deste estudo na Reserva Particular do Patrimônio Natural Pró-Mata e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES 88887.343069/2019-00) pelo apoio financeiro.

Referências bibliográficas

- Ables ED (1969) Activity Studies of Red Foxes in Southern Wisconsin. *J Wildl Manage* 33:145–153
- Abreu KC, Moro-Rios RF, Silva-Pereira JE, et al (2008) Feeding habits of ocelot (*Leopardus pardalis*) in Southern Brazil. *Mamm Biol* 73:407–411. doi: 10.1016/j.mambio.2007.07.004
- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, et al (2013) Köppens's climate classification map for Brazil. *Meteorol Zeitschrift* 22:711–728. doi: 10.1127/0941-2948/2013/0507
- Anderson KJ, Jetz W (2005) The broad-scale ecology of energy expenditure of endotherms. *Ecol Lett* 8:310–318. doi: 10.1111/j.1461-0248.2005.00723.x
- Angerbjörn A, Tannerfeldt M, Erlinge S (1999) Predator - prey relationships: arctic foxes and lemmings. *J Anim Ecol* 68:34–49
- Azevedo FC, Lemos FG, Freitas-Junior MC, et al (2018) Puma activity patterns and temporal overlap with prey in a human-modified landscape at Southeastern Brazil. *J Zool* 305:246–255. doi: 10.1111/jzo.12558
- Bertoletti JJ, Teixeira MB (1995) Centro de Pesquisas e Conservação da Natureza Pró-Mata. Termo de Referência. Divulgações do Museu de Ciências e Tecnologia, 2nd edn. UBEA/PUCRS
- Bianchi RDC, Mendes SL, Marco Júnior P (2010) Food habits of the ocelot, *Leopardus pardalis*, in two areas in southeast Brazil. *Stud Neotrop Fauna Environ* 45:111–119. doi: 10.1080/01650521.2010.514791
- Bolze GJ, Tirelli FP, Horn PE, et al (2019) Registro de interação antagonista entre *Leopardus pardalis* e *Cerdocyon thous* no limite sul da Mata Atlântica. *Bol da Soc Bras Mastozool* 85:110–113
- Brady CA (1978) Reproduction, growth and parental care in Crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) at the National Zoological Park, Washington. In: *Internacional zoo yearbook*

- Brook LA, Johnson CN, Ritchie EG (2012) Effects of predator control on behaviour of an apex predator and indirect consequences for mesopredator suppression. *J Appl Ecol* 49:1278–1286. doi: 10.1111/j.1365-2664.2012.02207.x
- Burton AC, Neilson E, Moreira D, et al (2015) Wildlife camera trapping: A review and recommendations for linking surveys to ecological processes. *J Appl Ecol* 52:675–685. doi: 10.1111/1365-2664.12432
- Cheida CC, Nakano-Oliveira E, Fusco-Costa R, et al (2006) Ordem Carnivora. In: Reis NR, Peracchi AL, Pedro WA, Lima IP (eds) *Mamíferos do Brasil*. Londrina, pp 231–276
- Daan S, Aschoff J (1975) Circadian Rhythms of Locomotor Activity in Captive Birds and Mammals : Their Variations with Season and Latitude. *Oecologia* 18:269–316
- Dias DM, Bocchiglieri A (2015) Trophic and spatio-temporal niche of the crab-eating fox, *Cerdocyon thous* (Linnaeus, 1766) (Carnivora: Canidae), in a remnant of the Caatinga in northeastern Brazil. *Mammalia* 80:281–291. doi: 10.1515/mammalia-2014-0108
- Díaz-Ruiz F, Caro J, Delibes-Mateos M, et al (2016) Drivers of red fox (*Vulpes vulpes*) daily activity: Prey availability, human disturbance or habitat structure? *J Zool* 298:128–138. doi: 10.1111/jzo.12294
- Di Bitetti MS, Blanco YE, Pereira JA, et al (2009) Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) and pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *J Mammal* 90:479–490. doi: 10.1644/08-MAMM-A-113.1
- Doncaster CP, Macdonald DW (1997) Activity patterns and interactions of red foxes (*Vulpes vulpes*) in Oxford city. *J Zool* 241:73–87. doi: 10.1111/j.1469-7998.1997.tb05500.x
- Eisenberg JFY, Redford KH (1999) *Mammals of the Neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil, Vol 3*. The University of Chicago Press
- Enright JT (1970) Ecological aspects of endogenous rhythmicity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 1:221–238. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.01.110170.001253>
- Faria-Corrêa M, Balbuena RA, Vieira EM, de Freitas TRO (2009) Activity, habitat use, density, and reproductive biology of the crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and comparison with the pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*) in a Restinga area in the southern Brazilian Atlantic Forest. *Mamm Biol* 74:220–229. doi: 10.1016/j.mambio.2008.12.005
- Ferguson JWH, Galpin JS, Wet MJ (1988) Factors affecting the activity patterns of black-backed jackals *Canis mesomelas*. *J Zool* 214:55–69

- Gómez H, Wallace RB, Ayala G, Tejada R (2005) Dry season activity periods of some Amazonian mammals. *Stud Neotrop Fauna Environ* 40:91–95. doi: 10.1080/01650520500129638
- Graves V, Tirelli F, Pereira MJ, et al (2021) Impact of anthropogenic factors on occupancy and abundance of carnivores in the Austral Atlantic forest. *J Nat Conserv* 59:125951. doi: 10.1016/j.jnc.2020.125951
- Halle S (2000) Ecological relevance of daily activity patterns. In: Halle S, Stenseth N (eds) *Activity Patterns in Small Mammals: An Ecological Approach*. Springer, pp 67–90
- Hatakeyama R (2015) Ocupação e padrões de atividades de mamíferos de médio e grande porte em um mosaico de Mata Atlântica e plantações de eucalipto. Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG)
- Horn PE, Pereira MJR, Trigo TC, et al (2020) Margay (*Leopardus wiedii*) in the southernmost Atlantic Forest: Density and activity patterns under different levels of anthropogenic disturbance. *PLoS One* 15:1–25. doi: 10.1371/journal.pone.0232013
- Hwang MH, Garshelis DL (2007) Activity patterns of Asiatic black bears (*Ursus thibetanus*) in the Central Mountains of Taiwan. *J Zool* 271:203–209. doi: 10.1111/j.1469-7998.2006.00203.x
- Ikeda H, Izawa M, Baba M, et al (1983) Range size and activity pattern of three nocturnal carnivores in Ethiopia by radio-telemetry. *J Ethol* 1:109–111. doi: 10.1007/BF02347837
- Jácomo AT de A, Silveira L, Diniz-Filho JAF (2004) Niche separation between the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*), the crab-eating fox (*Dusicyon thous*) and the hoary fox (*Dusicyon vetulus*) in central Brazil. *J Zool* 262:99–106. doi: 10.1017/S0952836903004473
- Jiménez JE, Yáñez JL, Tabilo EL, Jaksic FM (1996) Niche-complementarity of South American foxes: Reanalysis and test of a hypothesis. *Rev Chil Hist Nat* 69:113–123
- Kämmerle JL, Rondeaux S, Storch I (2020) Circadian activity patterns of red foxes (*Vulpes vulpes*) in montane forests under different culling regimes. *Mammal Res* 65:615–619. doi: 10.1007/s13364-020-00496-w
- Kauhala K, Holmala K, Schregel J (2007) Seasonal activity patterns and movements of the raccoon dog, a vector of diseases and parasites, in southern Finland. *Mamm Biol* 72:342–353. doi: 10.1016/j.mambio.2006.10.006

- Kaunda SKK (2000) Activity patterns of Black-backed jackals at Mokolodi Nature Reserve, Botswana. *African J Wildl Res* 30:157–162
- Kotler BP, Blaustein L, Brown JS (1992) Predator facilitation : the combined effect of snakes and owls on the foraging behavior of gerbils. *Ann Zool Fennici* 29:199–206
- Lagos VO, Contreras LC, Meserve PL, et al (1995) Effects of Predation Risk on Space Use by Small Mammals : A Field Experiment with a Neotropical Rodent. *Oikos* 74:259–264
- Landler L, Ruxton GD, Malkemper EP (2018) Circular data in biology: advice for effectively implementing statistical procedures. *Behav Ecol Sociobiol* 72:1–10. doi: 10.1007/s00265-020-02881-6
- Lowe S, Browne M, Boudjelas S, Poorter M (2000) 100 of the World’s Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database. IUCN
- Lund U, Agostinelli C, Arai H, et al (2017) R package “circular”: Circular Statistics (version 0.4-93). 138
- Macdonald DW, Courtenay O (1996) Enduring social relationships in a population of crab-eating zorros, *Cerdocyon thous*, in Amazonian Brazil (Carnivora, Canidae). *J Zool* 239:329–355. doi: 10.1111/j.1469-7998.1996.tb05454.x
- Maffei L, Paredes R, Segundo A, Noss A (2007) Home range and activity of two sympatric fox species in the Bolivian dry chaco. *Canid News* 1–7.
- Mapston ME (2007) Feral Hogs in Texas. Texas Cooperative Extension - Wildlife Services, Texas
- Meredith M, Ridout M (2020) R Package “Overlap” - Estimates of Coefficient of Overlapping for Animal Activity Patterns. 14
- Migliorini RP, Peters FB, Favarini MO, Kasper CB (2018) Trophic ecology of sympatric small cats in the Brazilian Pampa. *PLoS One* 13:1–13. doi: 10.1371/journal.pone.0201257
- Monteiro-Alves PS, Helmer DM, Ferregueti AC, et al (2019) Occupancy, detectability and density of Crab-eating Fox *Cerdocyon thous* in two protected areas of restinga habitats in Brazil. *Can J Zool* 97:952–959
- Monterroso P, Alves PC, Ferreras P (2014) Plasticity in circadian activity patterns of mesocarnivores in Southwestern Europe: Implications for species coexistence. *Behav Ecol Sociobiol* 68:1403–1417. doi: 10.1007/s00265-014-1748-1

- Monteverde MJ, Piudo L (2011) Activity Patterns of the Culpeo Fox (*Lycalopex Culpaeus Magellanica*) in a Non-Hunting Area of Northwestern Patagonia, Argentina. *Mammal Study* 36:119–125. doi: 10.3106/041.036.0301
- Nanni AS (2015) Dissimilar responses of the Gray brocket deer (*Mazama gouazoubira*), Crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and Pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*) to livestock frequency in subtropical forests of NW Argentina. *Mamm Biol* 80:260–264. doi: 10.1016/j.mambio.2015.04.003
- Nash LT (2007) Moonlight and Behavior in Nocturnal and Cathemeral Primates, Especially *Lepilemur leucopus*: Illuminating Possible Anti-Predator Efforts. In: Gursky SL, Nekaris KAI (eds) *Primate Anti-Predator Strategies*. Springer US, Boston, MA, pp 173–205
- Nowak RM (1999) *Walker's mammals of the world*. Johns Hopkins University Press, Baltimore
- Oliveira-Santos LGR, Tortato MA, Graipel ME (2008) Activity pattern of Atlantic Forest small arboreal mammals as revealed by camera traps. *J Trop Ecol* 24:563–567. doi: 10.1017/S0266467408005324
- Oliveira ÊS, Rodrigues MLF, Severo MM, Kasper CB (2020) Who's afraid of the big bad boar? Assessing the effect of wild boar presence on the occurrence and activity patterns of other mammals. *PLoS One* 15:1–15. doi: 10.1371/journal.pone.0235312
- Oliveira TG (1998) *Leopardus wiedii*. *Mamm species* 1–6
- Oliveira TG, Pereira JA (2014) Intraguild Predation and Interspecific Killing as Structuring Forces of Carnivoran Communities in South America. *J Mamm Evol* 21:427–436. doi: 10.1007/s10914-013-9251-4
- Parera A (2002) *Los mamíferos de la Argentina: Y la región austral de Sudamerica.*, 1° ed. El Ateneo, Buenos Aires
- Parres A, Palazón S, Afonso I, et al (2020) Activity patterns in the reintroduced Pyrenean brown bear population. *Mammal Res* 65:435–444. doi: 10.1007/s13364-020-00521-y
- Penido G, Astete S, Jácomo ATA, et al (2017) Mesocarnivore activity patterns in the semiarid Caatinga: Limited by the harsh environment or affected by interspecific interactions? *J Mammal* 98:1732–1740. doi: 10.1093/jmammal/gyx119
- Perez SEA (2008) Ecologia da onça-pintada nos Parques Nacionais Serra da Capivara e Serra das Confusões, Piauí. *Ecologia* 106

- Pinheiro ES, Kux HJH (2003) Uso de imagens quickbird para o mapeamento de um setor da Mata Atlântica no RS: estudo de caso, CPCN Pró-Mata. An XI SBSR 293–296
- Porfirio G, Foster VC, Fonseca C, Sarmiento P (2016) Activity patterns of ocelots and their potential prey in the Brazilian Pantanal. *Mamm Biol* 81:511–517. doi: 10.1016/j.mambio.2016.06.006
- Prugh LR, Golden CD (2014) Does moonlight increase predation risk ? Meta-analysis reveals divergent responses of nocturnal mammals to lunar cycles. *J Anim Ecol* 83:504–514. doi: 10.1111/1365-2656.12148
- R Core Team (2019) R: A language and environment for statistical computing.
- Schoener TW (1974) Resource partitioning in Ecological communities. *Science* (80-) 185:27–39
- Servin J, Rau JR, Delibes M (1991) Activity pattern of the red fox *Vulpes vulpes* in Doñana, SW Spain. *Acta Theriol (Warsz)* 36:369–313
- Silveira L (2004) Ecologia comparada e conservação da onça-pintada (*Panthera onca*) e onça-parda (*Puma concolor*), no Cerrado e Pantanal. Universidade de Brasília
- Sunquist ME, Sunquist F, Daneke DE (1989) Ecological separation in a Venezuelan llanos carnivore community. *Adv Neotrop Mammal* 197–232
- Thieurmel B, Elmarhraoui A (2019) R Package “suncalc”: Compute Sun Position, Sunlight Phases, Moon Position and Lunar Phase. 10
- Torretta E, Serafini M, Puopolo F, Schenone L (2016) Spatial and temporal adjustments allowing the coexistence among carnivores in Liguria (N-W Italy). *Acta Ethol* 19:123–132. doi: 10.1007/s10211-015-0231-y
- Tortato FR, Althoff SL (2009) Avaliação de fatores abióticos sobre o período de atividade do graxaim (*Cerdocyon thous* Carnívora: Canidae). *Biotemas* 22:147. doi: 10.5007/2175-7925.2009v22n4p147
- Trigo TC, Rodrigues MLF, Kasper CB (2014) Carnívoros Continentais. In: Weber MM., Roman C., Cáceres NC. (eds) Mamíferos do Rio Grande do Sul. UFSM editora, Santa Maria, p 556
- Vieira EM, Port D (2007) Niche overlap and resource partitioning between two sympatric fox species in southern Brazil. *J Zool* 272:57–63. doi: 10.1111/j.1469-7998.2006.00237.x

Wang E (2002) Diets of Ocelots (*Leopardus pardalis*), Margays (*L. wiedii*), and Oncillas (*L. tigrinus*) in the Atlantic Rainforest in Southeast Brazil. *Stud Neotrop Fauna Environ* 37:207–212

Zub K, Szafrńska PA, Konarzewski M, et al (2009) Trade-offs between activity and thermoregulation in a small carnivore, the least weasel *Mustela nivalis*. *Proc R Soc B Biol Sci* 276:1921–1927. doi: 10.1098/rspb.2008.1936

Material suplementar

Tabela 1. Informações sobre os estudos revisados. Estudo = País onde foi executado (AR= Argentina; BO= Bolívia; BR= Brasil; VZ= Venezuela); Bioma; Ambiente amostral; Método aplicado (AF = Armadilha Fotográfica; OD= Observações Diretas; RB= Revisão bibliográfica; RC= Rádio Colar); Teste estatístico aplicado para atividade circadiana; Padrão de atividade circadiana descrito (CA= Catemeral; CR = Crepuscular N = Noturno; PN= Preferencialmente noturno); Pico de atividade no ciclo circadiano descrito em horas do dia com maior atividade; Valor do teste estatístico aplicado à atividade circadiana; Padrão de atividade circannual; Teste estatístico aplicado para a sobreposição de atividade com outras espécies avaliadas; Espécies comparadas no estudo; Sobreposição de atividade informado; Valor do teste aplicado para a sobreposição de atividade; Teste estatístico aplicado às variáveis abióticas avaliadas; Variáveis abióticas avaliadas; Valor do teste aplicado às variáveis abióticas avaliadas.

Fonte	Montgomery and Lubin 1979	Berta 1982	Medel and Jaksic 1988	Sunquist et al. 1989	Macdonald and Courtenay 1996;	Juarez 1997	Rodríguez and Nassar 1999	Juarez and Marinho-Filho 2002
País	VZ	X	X	VZ	BR	BR	VZ	BR
Bioma	Llanos	X	X	Llanos	Cerrado	Cerrado	Floresta tropical	Cerrado
Ambiente	Palmeiral	X	X	Alto e baixo Llano	Savanas alagáveis	Cerrado estrito senso	Floresta tropical úmida	Cerrado estrito senso
Método	OD	X	RB	RC	RC	RC	OD	RC
Teste para ativ. circadiana	X	X	X	Qui-quadrado	X	X	X	X
Padrão circadiano	N	PN	C/N	PN	N	N	PN	N
Picos de atividade	X	X	X	Entre 19h-20h; 1h - 2h e 4h - 5h	19h	Entre 20h e 24h	Entre 18h e 24h	Entre 19h e 01h
Valor do teste para ativ. circadiana	X	X	X	p < 0.05	X	X	X	X
Padrão circannual	X	X	X	Sem diferenças entre os meses	X	X	X	X
Teste de sobreposição aplicado	X	X	X	X	X	X	X	X
Espécies comparadas	X	X	X	<i>L. pardalis</i> ; <i>E. barbara</i> ; <i>G. vitata</i> ; <i>C. semistriatus</i>	X	<i>L. vetulus</i>	X	X
Sobreposição de atividade	X	X	X	Moderada; Baixa; Alta; Moderada	X	Similar entre as espécies	X	X
Valor do teste para sobreposição	X	X	X	X	X	X	X	X
Teste para as v. abióticas aplicado	X	X	X	Teste T	X	X	X	X
Variáveis abióticas avaliadas	X	X	X	Diferentes estações	X	X	X	X
Valor do teste para influência das variáveis	X	X	X	p > 0.05	X	X	X	X

Fonte	Maffei and Taber 2003	Silveira 2004	Jácomo et al. 2004	Kasper et al. 2007	Maffei et al. 2007	Vieira and Port 2007
País	BO	BR	BR	BR	BO	BR
Bioma	Chiquitanía	Cerrado e Pantanal	Cerrado	Mata Atlântica	Chaco-boliviano	Mata Atlântica
Ambiente	Floresta Chaquenha, Mata ciliar; Floresta montana	Campo sujo; Matas de galerias; Pantanal da Nhecolândia; Ecótone de cerrado-floresta amazônica	Vegetação arbustiva	Mata pluvial do alto Uruguai	Chaco-Chiquitano - Floresta chiquitana seca	Floresta ombrófila mista; Campos de cima da serra
Método	RC	AF	AF	AF	AF	OD
Teste para ativ. circadiana	X	Qui-quadrado	X	X	X	X
Padrão circadiano	PN	C	C	PN	C	PN
Picos de atividade	Entre 5-6h e 19-20h	Entre 19h e 5h	1 no turno da manhã e 1 no turno da noite	Entre 22h e 02h	Entre 5h-11h e 18h-5h	X
Valor do teste para ativ. circadiana	X	295.291; p < 0.01	X	X	X	X
Padrão circannual	Menor atividade de janeiro a março	X	X	X	X	X
Teste de sobreposição aplicado	X	X	Qui-quadrado	X	X	Watson para médias circulares
Espécies comparadas	X	X	<i>C. brachyurus</i> ; <i>L. vetulus</i>	X	<i>L. gymnocercus</i>	<i>L. gymnocercus</i>
Sobreposição de atividade	X	X	Indicou diferenças nos padrões de atividade entre as 3 espécies	X	Similar entre as espécies	Ambos noturnos com picos de atividade diferentes
Valor do teste para sobreposição	X	X	$\chi^2 = 23.88$, p = 0.0005	X	X	F = 6.06, p = 0.02
Teste para as v. abióticas aplicado	X	Coeficiente de Phi	X	X	X	X
Variáveis abióticas avaliadas	X	Locais amostrais (Ver ambientes)	X	X	X	X
Valor do teste para influência das variáveis	X	0.198; p < 0,05	X	X	X	X

Fonte	Perez 2008	Bianchi 2009	Di Bitetti et al. 2009	Tortato and Althoff 2009	Faria-Corrêa et al. 2009	Oliveira santos et al 2013
País	BR	BR	AR	BR	BR	BR
Bioma	Caatinga	Pantanal	Mata Atlântica/Campo	Mata Atlântica	Mata atlântica	Pantanal
Ambiente	Vegetação arbustivo	Pantanal da Nhecolândia	Florestas de galerias; Campos arbustivos	Floresta ombrófila mista e densa	Restinga	Planícies alagáveis
Método	AF	AF	AF	AF	OD	AF
Teste para ativ. circadiana	X	Mardia-Watson-Wheeler	Mardia-Watson-Wheeler	X	ANOVA	Densidade de Kernel
Padrão circadiano	PN	C/N	PN	C	PN	PN
Picos de atividade	2h	Entre 17h e 21h	Entres 19h-22h e 06h-07h	04h e 20h;	X	4h-5h e 17h-18h
Valor do teste para ativ. circadiana	X	X	$\chi^2= 2.918$; $p > 0.20$	X	$p = 0.002$	X
Padrão circannual	X	X	X	X	Sem diferenças entre os meses	X
Teste de sobreposição aplicado	X	X	Mardia-Watson-Wheeler	X	X	Densidade de Kernel
Espécies comparadas	<i>P. onca</i> ; <i>P. concolor</i> ; <i>L. pardalis</i>	<i>N. nasua</i> ; <i>P. cancrivorus</i> ; <i>L. pardalis</i>	<i>L. gymnocercus</i>	X	<i>L. gymnocercus</i>	<i>D. agouti</i>
Sobreposição de atividade	Padrões semelhantes com diferentes picos de atividade	Baixa para <i>N. Nasua</i> e alta para as demais espécies com diferentes picos de atividade	Padrão similar, porém, quando em simpatria, <i>L. gymnocercus</i> aumenta o número de horas ativo	X	Noturnos com picos de atividade diferentes	Baixo
Valor do teste para sobreposição	X	X	$\chi^2= 7.423$, $p < 0.025$	X	X	X
Teste para as v. abióticas aplicado	X	X	X	Qui-quadrado; Regressão	ANOVA	X
Variáveis abióticas avaliadas	X	X	X	Pluviosidade(P); Ciclo lunar (CI); Temperatura(T)	Ciclo lunar; Estações do ano	X
Valor do teste para influência das variáveis	X	X	X	P ($\chi^2= 1,85$, $p > 0,05$); CL ($\chi^2=3,83$; $p > 0,05$); T ($R^2= 0,0231$)	$p = 0.45$; $p = 0.76$	X

Fonte	Matos-Dias and Bocchiglieri 2015	Hatakeyama 2015	Nanni 2015	Penido et al. 2017	Monteiro-Alves et al. 2019
País	BR	BR	AR	BR	BR
Bioma	Caatinga	Cerrado	Chacos	Caatinga	Mata Atlântica
Ambiente	Caatinga arbustiva-florestal, Floresta de galerias úmidas, Floresta ripária	Silvicultura de eucaliptos	Bacia subtropical de Tapia-Trancas	Campos arbustivos	Restinga; Vegetação arbustiva
Método	AF	AF	AF	AF	AF
Teste para ativ. circadiana	Kruskal-Wallis (H) Mann-Whitney's (U); Rayleigh (Z)	X	X	X	X
Padrão circadiano	PN	PN	PN	PN	PN
Picos de atividade	X	Entre 18h-21h e 02h-04h	20h-21h	19h e 3h	Entre 19h-21h e 04h-06h
Valor do teste para ativ. circadiana	U = 14.50; p = 0.0009; H = 13.0505; p = 0.1101; Z = 28.235; p ≤ 0.0001	X	X	X	X
Padrão circannual	Aumento de registros em junho e novembro sem diferenças significativas	X	X	X	X
Teste de sobreposição aplicado	X	Rayleigh	Correlação de Spearman/independência	Coefficiente de sobreposição de kernel; Kolmogorov-Smirnov (K-S test)	X
Espécies comparadas	X	X	Gado; <i>L. gymnocercus</i>	<i>L. pardalis</i> ; <i>L. tigrinus</i> ; <i>P. onca</i> ; <i>P. cancrivorus</i> ; Roedores	X
Sobreposição de atividade	X	X	diminuição de atividade em altas frequências de gado; padrão semelhante, mas com diferentes picos	Similar entre as espécies, porém com diminuição de <i>C. thous</i> em picos de <i>L. pardalis</i>	X
Valor do teste para sobreposição	X	X	rho = -0.20, p = 0.12; $\chi^2 = 19.51$, p < 0.001	Média de sobreposição de kernel = (Ct-Lp = 0.86; Ct-Lt = 0.77; Ct-Po = 0.85; Ct-Pc = 0.89); K-S = (Ct-Lp = 0.032; Ct-Lt = 0.117; Ct-Po = 0.085; Ct-Pc = 0.095; Ct-roed = 0.127 (significante apenas para Lt e roedores))	X
Teste para as v. abióticas aplicado	X	X	X	X	Kolmogorov-Smirnov com duas amostras
Variáveis abióticas avaliadas	X	X	X	X	Temporada chuvosa e seca
Valor do teste para influência das variáveis	X	X	X	X	D = 0.34; p = 0.02 (maior na estação seca)



Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul
Pró-Reitoria de Graduação
Av. Ipiranga, 6681 - Prédio 1 - 3º. andar
Porto Alegre - RS - Brasil
Fone: (51) 3320-3500 - Fax: (51) 3339-1564
E-mail: prograd@pucrs.br
Site: www.pucrs.br