



Universidad Nacional del Litoral

Facultad de Ciencias Veterinarias

*Tesis presentada para optar por el grado académico de
Doctor en Ciencias Veterinarias*

Tema

Caracterización y Endogenicidad de la Ritmicidad de Actividad Reposo en Felinos Sudamericanos.

AUTOR: Veterinario. Antonio Alejandro Sciabarrasi Bagilet

DIRECTOR: Dr. Raúl Delmar Cerutti (FCV-UNL)

CODIRECTOR: Dra. María Cristina Scaglione (FCV-UNL)

AÑO 2025

A mí madre.

Agradecimientos

La presente tesis no hubiera sido posible sin la implicancia de mucha gente, porque "ha llevado su tiempo". El apoyo y el esfuerzo de todas esas personas e Instituciones que han entregado parte de sus vidas en pos de la conservación de la fauna y de mí formación. **¡A todos ellos gracias!**

He de expresar mi profundo agradecimiento al **director** de este trabajo el Dr. Raúl D. Cerutti, por su apropiada dirección y enorme paciencia en todo este largo proceso. Agradecer por su comprensión y su tiempo invertido en mí formación. También a mí **codirectora** de esta tesis, Dra. María Cristina Scaglione, por todo su tiempo y conocimientos brindados durante el desarrollo de este trabajo. Ambos Raúl y Cristina ("*Los Cerutis*") sin dudas que han dejado en mí una gran enseñanza no solo en el tema en cuestión sino también en temas relacionados con las Ciencias Veterinarias, la Docencia y las relaciones interpersonales. También agradecer a los **revisores y jurados** que con sus valiosos aportes contribuyeron a la mejora sustancial del manuscrito.

A la **Universidad Nacional del Litoral**, por el subsidio al proyecto titulado: *Caracterización y endogenicidad de la ritmicidad de actividad reposo en felinos sudamericanos* en el marco del Curso de Acción para la Investigación el Desarrollo (CAI+D 2011), a través de lo cual hizo posible concretar parte de la presente tesis doctoral.

Mi más profundo agradecimiento a las autoridades de la **Facultad de Ciencias Veterinarias**, de la Universidad Nacional del Litoral, en la que actualmente me desempeño como docente, quienes de una u otra manera han contribuido a la realización de este trabajo.

A mí querida **Cátedra de Zoología, Diversidad y Ambiente** (FCV-UNL) y sus integrantes a los cuales les he restado horas en pos del desarrollo de esta tesis.

Agradecer a las Instituciones faunísticas que me han abierto sus puertas desinteresadamente cediendo sus conocimientos y preciados animales para que podamos realizar los muestreos, ellas son: Estación Biológica *La Esmeralda* (Santa Fe), Centro de Rescate, rehabilitación y cría de fauna silvestre *Güira Oga* (Puerto Iguazú-Misiones), Parque Ecológico *El Puma* (Candelaria-Misiones), Jardín *Zoológico de Córdoba* (Córdoba), Reserva Ecológica *Guaicolec* (Formosa), Complejo Ecológico Municipal de

Roque *Sáenz Peña* (Chaco), Zoológico *Tatú Carreta* (Casa Grande - Córdoba), Ex *Zoológico de Buenos Aires* (Buenos Aires), *Reserva Fitozoológica Carlos Pellegrini* (Tucumán), Reserva Ecológica *Bela Vista* (Foz do Iguaçu - Brasil) y Centro de Rescate *Sacha Yacu* (Puyo – Ecuador)

A un gran colega y amigo, el **MV. Alcides Sensevy** el cual hizo honor a su especialidad en medicina felina ya que junto al **MV. Daniel Hunziker** han sido mi gran ayuda para todo lo concerniente al manejo, sujeción y entendimiento de estos felinos.

Del mismo modo, extender mí agradecimiento a los valiosos **colaboradores, becarios y pasantes** de este proyecto como Gabriela Barrera, Magdalena y Mariana Marozzi, Stella Tejerina, Adrián Cornejo, Mauro Pergazere, Pablo Radosevich y Paulina Imoberdorf.

Agradecer a mis **padres** (Antonio y Graciela) y **hermana** (Alejandra) quienes me enseñaron todo basado en un hogar de respeto, equidad y por sobre todo de libertad donde se tenía claro que las limitaciones o incapacidades nos las ponemos nosotros mismos.

Quisiera agradecer muy afectuosamente a mí pareja **Valeria Devoto** por estar, entender, comprender, ceder, apoyar, aconsejar y acompañarme en este largo camino, no solo de formación sino también de vida que elegimos transitar juntos.

Por último y no por ser menos importantes, agradezco **a los felinos** que me han permitido asomarme a sus vidas con la idea de hacer que éstas en cautiverio sean cada día un poco mejor ya que muchas veces son incomprendidos, teniendo que soportar el cautiverio y las malas condiciones que no se reflejan en su bienestar, por lo cual y acentuando la importancia que el conocimiento y la educación tiene sobre estos temas de concientización, me despido con una frase del Ecólogo africano Babba Dioum quien resume lo antes dicho:

“Al final, conservaremos lo que amamos, amamos lo que entendemos, entendemos lo que nos enseñen...”.



INDICE GENERAL

Índice de Figuras	i
Índice de Tablas	ix
Abreviaturas y Símbolos	xi
Resumen	xii
Summary	xiv
I. INTRODUCCIÓN	2
I.1. Cronobiología	2
I.1.1. Introducción	2
I.1.2. Ritmos biológicos	3
I.1.3. Metodología y análisis de fenómenos rítmicos	10
I.1.4. Ritmos de la actividad reposo en mamíferos	16
I.1.5. Implicancias de la actimetría en medicina veterinaria	22
I.2. Felinos	22
I.2.1. Felino doméstico	26
I.2.2. Felinos silvestres sudamericanos	32
I.3. Enriquecimiento Ambiental en Felinos.	55
I.3.1. Tipos de enriquecimiento	57
II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	60
II.1. Objetivo General	60
II.2. Objetivos Específicos:	60
II.3. Hipótesis	61
III. MATERIALES Y MÉTODOS	63
III.1. Lugar de trabajo y animales	63
III.2. Sistema de monitoreo de actividad	64
III.3. Diseño experimental	65
III.3.1 EXPERIMENTO I: Caracterización de la ritmicidad diaria de actividad reposo en felinos domésticos y felinos sudamericanos silvestres en cautiverio bajo condiciones de fotoperiodo natural.	65
III.3.1.1. Procedimientos	67
III.3.1.2. Análisis de los datos	68

III.3.2. EXPERIMENTO II: Caracterización y determinación del origen de la ritmicidad diaria de actividad reposo en felinos domésticos (<i>Felis catus</i>), en gato montés (<i>Leopardus geoffroyi</i>) y en yaguarundí (<i>Puma yaguarundi</i>).....	69
III.3.2.1. Procedimientos.....	70
III.3.2.2. Análisis de datos	71
III.3.3. EXPERIMENTO III: Influencia del enriquecimiento ambiental en las conductas de gato doméstico (<i>Felis catus</i>), gato montés (<i>Leopardus geoffroyi</i>) y yaguarundí (<i>Puma yaguarundi</i>).	71
III.3.3.1. Diseño fase enriquecimiento	72
III.3.3.2. Análisis de los datos.....	75
III.4. Aspectos éticos	75
IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	77
IV.1. EXPERIMENTO I: Caracterización de la ritmicidad diaria de actividad reposo en felinos domésticos y felinos sudamericanos silvestres en cautiverio bajo condiciones de fotoperiodo natural.	77
IV.1.1 Variaciones cronobiológicas diarias e individuales de actividad reposo en felinos domésticos y felinos sudamericanos silvestres.....	77
Gato Doméstico (<i>Felis catus</i>):.....	78
Gato Montés (<i>Leopardus geoffroyi</i>):	83
Ocelote (<i>Leopardus pardalis</i>):	88
Puma (<i>Puma concolor</i>):	94
Yaguarundí (<i>Puma yaguarundi</i>):	100
Yaguareté (<i>Panthera onca</i>):.....	102
Tigrina (<i>Leopardus tigrinus</i>):	106
Gato del Pajonal (<i>Leopardus colocolo</i>):.....	111
Margay (<i>Leopardus wiedii</i>):.....	112
IV.1.2 Patrón de actividad reposo característico de la especie.	117
IV.1.3 Diferencia interespecie en actividad reposo.	126
IV.2. EXPERIMENTO II: Caracterización y determinación del origen de la ritmicidad diaria de actividad reposo en felinos domésticos (<i>Felis catus</i>), en gato montés (<i>Leopardus geoffroyi</i>) y en yaguarundí (<i>Puma yaguarundi</i>).	138
IV.2.1 Origen de los ritmos biológicos de actividad reposo y patrones particulares de la especie en condiciones controladas de LO.	139
Gato doméstico (<i>Felis catus</i>).....	139

Gato montés (<i>Leopardus geoffroyi</i>)	155
Jaguarundi (<i>Puma yagouarundi</i>)	163
IV.2.2 Diferencia interespecie en actividad reposo en condiciones controladas de LO.	170
IV.3. EXPERIMENTO III: Influencia del enriquecimiento ambiental en las conductas de gato doméstico (<i>Felis catus</i>), gato montés (<i>Leopardus geoffroyi</i>) y jaguarundi (<i>Puma yaguarundi</i>).	176
Gato doméstico (<i>Felis catus</i>)	176
Gato montés (<i>Leopardus geoffroyi</i>)	181
Jaguarundi (<i>Puma yaguarundi</i>)	189
V. CONCLUSIONES	202
VI. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	206

Índice de Figuras

Figura 1. Representación gráfica de los parámetros característicos de un ritmo, utilizando el ajuste de la serie temporal a una función cosenoidal. Están representados los puntos correspondientes a los valores de la serie junto con la función ajustada.....	12
Figura 2. Representación polar de la acrofase y la amplitud estimadas mediante el método cosenoidal junto a la elipse de confianza para un 95%. El área negra indica el período de oscuridad, el área gris marca la zona de transición del período luz-oscuridad entre las estaciones.....	14
Figura 3. Representación gráfica de un actograma y sus partes.....	15
Figura 4. Especies de felinos silvestres presentes en Argentina.	34
Figura 5. Especies de felinos silvestres utilizados para el estudio, su distribución histórica, actual y área de muestreo.....	63
Figura 6. Recinto en el que se alojó la especie yaguararé durante el estudio. El animal puede ser visto acostado en la estructura de madera en el centro de la fotografía.	66
Figura 7. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato doméstico, individuo número 1.	79
Figura 8. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato doméstico, individuo número 2.	79
Figura 9. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato doméstico, individuo número 3.	80
Figura 10. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato doméstico, individuo número 4.	80
Figura 11. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato doméstico, individuo número 5.	81
Figura 12. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato doméstico, individuo número 6.	81
Figura 13. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato Montés, individuo número 1.....	84
Figura 14. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato Montés, individuo número 2.....	84
Figura 15. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato Montés, individuo número 3.....	85

Figura 16. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato Montés, individuo número 4.....	85
Figura 17. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato Montés, individuo número 5.....	86
Figura 18. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato Montés, individuo número 6.....	86
Figura 19. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato Montés, individuo número 7.....	87
Figura 20. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato Montés, individuo número 8.....	87
Figura 21. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Ocelote, individuo número 1.....	89
Figura 22. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Ocelote, individuo número 2.....	90
Figura 23. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Ocelote, individuo número 3.....	90
Figura 24. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Ocelote, individuo número 4.....	91
Figura 25. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Ocelote, individuo número 5.....	91
Figura 26. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Ocelote, individuo número 6.....	92
Figura 27. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Puma, individuo número 1.....	94
Figura 28. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Puma, individuo número 2.....	95
Figura 29. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Puma, individuo número 3.....	95
Figura 30. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Puma, individuo número 4.....	96
Figura 31. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Puma, individuo número 5.....	96
Figura 32. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Puma, individuo número 6.....	97

Figura 33. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Puma, individuo número 7.	97
Figura 34. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Puma, individuo número 8.	98
Figura 35. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Yaguarundí, individuo número 1.....	100
Figura 36. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Yaguarundí, individuo número 2.....	101
Figura 37. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Yaguarundí, individuo número 3.....	101
Figura 38. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Yaguareté, individuo número 1.	103
Figura 39. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Yaguareté, individuo número 2.	104
Figura 40. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Yaguareté, individuo número 3.	104
Figura 41. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Tigrina, individuo número 1.....	106
Figura 42. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Tigrina, individuo número 2.....	107
Figura 43. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Tigrina, individuo número 3.....	107
Figura 44. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Tigrina, individuo número 4.....	108
Figura 45. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Tigrina, individuo número 5.....	108
Figura 46. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Tigrina, individuo número 6.....	109
Figura 47. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) del Gato del Pajonal, individuo número 1.....	111
Figura 48. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Margay, individuo número 1.	113
Figura 49. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Margay, individuo número 2.	114

Figura 50. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Margay, individuo número 3.	114
Figura 51. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Margay, individuo número 4.	115
Figura 52. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Margay, individuo número 5.	115
Figura 53. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Margay, individuo número 6.	116
Figura 54. Media de actividad diaria en <i>Felis catus</i> durante el ensayo (A) y la media de actividad diaria de cada <i>Felis catus</i> durante el ensayo (B).....	118
Figura 55. Media de actividad diaria en <i>Leopardus geoffroyi</i> durante el ensayo (A) y la media de actividad diaria de cada <i>Leopardus geoffroyi</i> durante el ensayo (B).....	119
Figura 56. Media de actividad diaria en <i>Leopardus pardalis</i> durante el ensayo (A) y la media de actividad diaria de cada <i>Leopardus pardalis</i> durante el ensayo (B).....	119
Figura 57. Media de actividad diaria en <i>Puma concolor</i> durante el ensayo (A) y la media de actividad diaria de cada <i>Puma concolor</i> durante el ensayo (B).....	120
Figura 58. Media de actividad diaria en <i>Puma yagouarundi</i> durante el ensayo (A) y la media de actividad diaria de cada <i>Puma yagouarundi</i> durante el ensayo (B).....	121
Figura 59. Media de actividad diaria en <i>Panthera onca</i> durante el ensayo (A) y la media de actividad diaria de cada <i>Panthera onca</i> durante el ensayo (B).....	121
Figura 60. Media de actividad diaria en <i>Leopardus tigrinus</i> durante el ensayo (A) y la media de actividad diaria de cada <i>Leopardus tigrinus</i> durante el ensayo (B).....	122
Figura 61. Media de actividad diaria en <i>Leopardus colocolo</i> durante el ensayo (A)..	122
Figura 62. Media de actividad diaria en <i>Leopardus wiedii</i> durante el ensayo (A) y la media de actividad diaria de cada <i>Leopardus wiedii</i> durante el ensayo (B).....	123
Figura 63. Mapa de Fase. Acrofases desvíos estándares en los diferentes individuos de cada una de las 9 especies. GD: Gato Doméstico; GM: Gato Montés; O: Ocelote; P: Puma; PJ: Puma Yaguarundí; LAG: Yaguareté; T: Tigrina; GP: Gato del Pajonal; M: Margay. Los puntos representan las acrofases y los trazos los intervalos de confianza. Las áreas grises indican la fase oscura del ciclo de luz-oscuridad.	124
Figura 64. Estadísticos de la actividad diurna (barra azul) y nocturna (barra negra) en felinos domésticos y silvestres sudamericanos.....	126
Figura 65. Representación gráfica de los estadísticos de la actividad diurna (negro) y nocturna (rojo) en <i>Felis catus</i> 1, <i>Leopardus geoffroyi</i> 2, <i>Leopardus pardalis</i> 3, <i>Puma</i>	

<i>concolor</i> 4, <i>Puma yaguaroundi</i> 5, <i>Panthera onca</i> 6, <i>Leopardus tigrinus</i> 7, <i>Leopardus colocolo</i> 8 y <i>Leopardus wiedii</i> 9.....	127
Figura 66. Gráficas diarias de actividad de cada una de las nueve especies de felinos estudiados.	130
Figura 67. Cuantificación de la acrofase, robustez del ritmo y diurnalidad de las nueve especies. Medias (+SEM) de las acrofases, robustez y diurnalidad de los ritmos de actividad de las nueve especies felinas. En cada panel, las barras con la misma letra (a, b, c, d, o e) no son significativamente diferentes entre sí, según lo determinado por las comparaciones post hoc con la prueba HSD de Tukey. Las áreas grises en el panel superior denotan la fase oscura del ciclo luz-oscuridad.	131
Figura 68. Actogramas de doble trazo de los cuatro <i>Felis catus</i> bajo diferentes fotoperíodos: LO (12:12), LO (24:00), LO (12:12), LO (00:24), LO (12:12), OL (12:12), LO (12:12), pulsos LO (3:3), LO (12:12).....	140
Figura 69. Actividad promedio en cada uno de las cuatro <i>Felis catus</i> , representada por los Peridiogramas (A), Ondas medias (B) y Gráficos polares (C) bajo fases de LO 12:12. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.	140
Figura 70. Actividad promedio de los cuatro <i>Felis catus</i> , representada por los Peridiogramas (A), Ondas medias (B) y Gráficos polares (C) bajo fases de LO 12:12. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.....	141
Figura 71. Actividad promedio en cada uno de las cuatro <i>Felis catus</i> , representada por los Peridiogramas (A), Ondas medias (B) y Gráficos polares (C) bajo fases de LO 24:00. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.	143
Figura 72. Actividad promedio de los cuatro <i>Felis catus</i> , representada por los Peridiogramas (A), Ondas medias (B) y Gráficos polares (C) bajo fases de LO 24:00. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.....	144
Figura 73. Actividad promedio en cada uno de las cuatro <i>Felis catus</i> , representada por los peridiogramas (A), ondas medias (B) y gráficos polares (C) bajo fases de LO 12:12. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.	145

Figura 74. Actividad promedio de los cuatro <i>Felis catus</i> , representada por los Peridiogramas (A), Ondas medias (B) y Gráficos polares (C) bajo fases de LO 12:12. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.....	146
Figura 75. Actividad promedio en <i>Felis catus</i> . Ondas medias (A, y D) y gráfico polar (B, C, E y F) de bajo fases de LO 12:12 (A, B y C) y con inversión de fases (D, E y F). La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.....	149
Figura 76. Periodograma y Ondas medias diarias de <i>Felis catus</i> (n = 4) bajo luz continua LO 24:00 (A y B), condiciones de oscuridad constante LO 00:24 (C y D) y pulsos ultradianos LO 03:03 (E y F): En las ondas media la duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra sobre la gráfica, la actividad expresada en cantidad de movimiento cada 15 minutos y los valores representan la media \pm SEM.	151
Figura 77. Actogramas de doble trazo de los cuatro <i>Leopardus geoffroyi</i> bajo diferentes fotoperíodos: LO (12:12), LO (24:00), LO (12:12), LO (00:24), LO (12:12).	156
Figura 78. Actividad promedio en cada uno de las cuatro <i>Leopardus geoffroyi</i> , representada por los Peridiogramas (A), Ondas medias (B) y Gráficos polares (C) bajo fases de LO 12:12. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.	157
Figura 79. Actividad promedio de los cuatro, <i>Leopardus geoffroyi</i> representada por los Peridiogramas (A), Ondas medias (B) y Gráficos polares (C) bajo fases de LO 12:12. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.....	157
Figura 80. Actividad promedio en cada uno de las cuatro, <i>Leopardus geoffroyi</i> representada por los Peridiogramas (A), Ondas medias (B) y Gráficos polares (C) bajo fases de LO 24:00. Los valores representan la media \pm SEM.....	159
Figura 81. Actividad promedio de los cuatro <i>Leopardus geoffroyi</i> , representada por los Peridiogramas (A), Ondas medias (B) y Gráficos polares (C) bajo fases de LO 24:00. Los valores representan la media \pm SEM.	160
Figura 82. Actividad promedio en cada uno de las cuatro <i>Leopardus geoffroyi</i> , representada por los peridiogramas (A), ondas medias (B) y gráficos polares (C) bajo fases de LO 12:12. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.	161

Figura 83. Actividad promedio de los cuatro <i>Leopardus geoffroyi</i> , representada por el peridiograma (A), ondas medias (B) y gráficos polares (C) bajo fases de LO 12:12. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.....	162
Figura 84. Actograma de doble trazo de <i>Puma yagouaroundi</i> bajo diferentes fotoperíodos: LO (12:12), LO (24:00), LO (12:12).....	164
Figura 85. Actividad promedio de <i>Puma yagouaroundi</i> representada por el peridiograma (A), ondas medias (B) y gráfico polar (C) bajo fases de LO 12:12. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.	165
Figura 86. Actividad promedio de <i>Puma yagouaroundi</i> representada por el peridiograma (A), ondas medias (B) y gráfico polar (C) bajo fases de LO 24:00.....	166
Figura 87. Actividad promedio de <i>Puma yagouaroundi</i> representada por el peridiograma (A), ondas medias (B) y gráficos polares (C) bajo fases de LO 12:12. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.	168
Figura 88. Mapa de Fase de las Acrofases de cada uno de los individuos de <i>Felis catus</i> (FC), <i>Leopardus geoffroyi</i> (LG) y <i>Puma yagouaroundi</i> (JP _x) bajo diferentes fotoperíodos. Los puntos representan las acrofases y los trazos los intervalos de confianza.....	170
Figura 89. Actogramas de doble trazo de gato doméstico (<i>Felis catus</i>), gato montés (<i>Leopardus geoffroyi</i>) y yaguarundí (<i>Puma yaguarundi</i>), bajo diferentes fotoperíodos: LO (12:12), LO (24:00), LO (12:12).	171
Figura 90. Mapa de Fase de las Acrofases de las especies <i>Felis catus</i> (GD), <i>Leopardus geoffroyi</i> (GM) y <i>Puma yagouaroundi</i> (Ja) bajo diferentes fotoperíodos. Los puntos representan las acrofases y los trazos los intervalos de confianza.	173
Figura 91. Tasa de presentación de las diferentes conductas observadas en gatos domésticos en aislamiento previo al enriquecimiento (columna celeste), durante el enriquecimiento (columna roja) y post enriquecimiento (columna verde).....	179
Figura 92. Tasa de presentación de las diferentes conductas observadas en gato doméstico en aislamiento, agrupadas como ambiente (línea azul), alimento (línea naranja) y sensorial (línea gris).....	180
Figura 93. Tasa de presentación de las diferentes conductas observadas en gato montés en aislamiento (A) e intemperie (B) en los días previos al enriquecimiento (columna	

celeste), durante el enriquecimiento (columna roja) y post enriquecimiento (columna verde).....	186
Figura 94. Tasa de presentación de las diferentes conductas observadas en gato montés, agrupadas como ambiente (línea azul), alimento (línea naranja) y sensorial (línea gris) con aislamiento.	188
Figura 95. Tasa de presentación de las diferentes conductas observadas en gato montés, agrupadas como ambiente (línea azul), alimento (línea naranja) y sensorial (línea gris) sin aislamiento.....	189
Figura 96. Tasa de presentación de las diferentes conductas observadas en yaguarundí con aislamiento (A) y sin aislamiento (B) en los días previos al enriquecimiento (columna celeste), durante el enriquecimiento (columna roja) y post enriquecimiento (columna verde).....	193
Figura 97. Tasa de presentación de las diferentes conductas observadas en yaguarundí, agrupadas como ambiente (línea azul), alimento (línea naranja) y sensorial (línea gris) con aislamiento.	194
Figura 98. Tasa de presentación de las diferentes conductas observadas en yaguarundí, agrupadas como ambiente (línea azul), alimento (línea naranja) y sensorial (línea gris) sin aislamiento.....	195

Índice de Tablas

Tabla 1. Tipos de Enriquecimiento Ambiental (Manteca, 2003).	58
Tabla 2. Especies, masa corporal media, número de individuos y sexo, sitio de estudio y tamaño de recinto durante el estudio.	65
Tabla 3. Especies, cronograma de alimentación de cada Institución y caracterización del recinto para el estudio.	67
Tabla 4. Enriquecedores utilizados.	72
Tabla 5. Cronograma de Enriquecimiento.	72
Tabla 6. Parámetros de análisis cosinor (mesor, amplitud y acrofase) de los 46 felinos correspondientes a las 9 especies estudiadas, con significación estadística para un período de 24 horas.	77
Continuación Tabla 6.	78
Tabla 7. Resultados del ANOVA que expresan los efectos Luz-Oscuridad y la interacción Animal*hora sobre la actividad en felinos domésticos y silvestres sudamericanos.	117
Tabla 8. Estadísticos de la actividad diurna y nocturna en felinos domésticos y silvestres sudamericanos.	125
Tabla 9. Estadísticos de la actividad diurna y nocturna entre los diferentes grupos de felinos.	126
Tabla 10. Parámetros de análisis cosinor (mesor, amplitud y acrofase) de los 9 felinos correspondientes a las 3 especies estudiadas, con significación estadística bajo diferentes fotoperíodos: LO (12:12), LO (24:00), LO (12:12) y sus promedios.	138
Tabla 11. Medias de actividad (X, movimientos/15 minutos), porcentajes (%) y tasas registradas en cada felino y el promedio bajo un ciclo LO 12:12.	148
Tabla 12. Parámetros de análisis cosinor (mesor, amplitud y acrofase) correspondientes a gato doméstico (<i>Felis catus</i>), yaguarundí (<i>Puma yaguarundi</i>) y gato montés (<i>Leopardus geoffroyi</i>), con significación estadística para un período cercano a 24 horas.	172
Tabla 13. Frecuencias de observación de las diferentes conductas en <i>Felis catus</i> en aislamiento durante el experimento (día previo=1, etapa de enriquecimiento= 2 a 6 y post enriquecimiento=7) con diferentes maniobras de enriquecimiento.	176
Tabla 14. Frecuencias de observación de las diferentes conductas los gatos domésticos agrupadas por tipo de estímulo.	179
Tabla 15. Frecuencias de observación de las diferentes conductas en <i>Leopardus geoffroyi</i> durante el experimento en aislamiento (día previo=1, etapa de enriquecimiento= 2 a 6 y post enriquecimiento=7).	181

Tabla 16. Frecuencias de observación de las diferentes conductas en <i>Leopardus geoffroyi</i> durante el experimento a la intemperie (día previo=1, etapa de enriquecimiento= 2 a 6 y post enriquecimiento=7).	184
Tabla 17. Frecuencias de observación de las diferentes conductas de los gatos monteses agrupadas por tipo de estímulo en condiciones de aislamiento.....	186
Tabla 18. Frecuencias de observación de las diferentes conductas de los gatos monteses agrupadas por tipo de estímulo a la intemperie.	187
Tabla 19. Frecuencias de observación de las diferentes conductas en <i>Puma yaguarundi</i> durante el experimento en aislamiento (día previo=1, etapa de enriquecimiento= 2 a 6 y post enriquecimiento=7).	189
Tabla 20. Frecuencias de observación de las diferentes conductas en <i>Puma yaguarundi</i> durante el experimento a la intemperie (día previo=1, etapa de enriquecimiento= 2 a 6 y post enriquecimiento=7).	191
Tabla 21. Frecuencias de observación de las diferentes conductas del yaguarundí agrupadas por tipo de estímulo en condiciones controladas.	193
Tabla 22. Frecuencias de observación de las diferentes conductas del yaguarundí agrupadas por tipo de estímulo a la intemperie.	195

Abreviaturas y Símbolos

Φ	Acrofase
A ₀	MESOR
A ₁	Amplitud
t	Tiempo
<i>t</i>	<i>Tau</i>
T	Período
W	Frecuencia angular
NSQ	Nucleo supra quiasmático
LO	Ciclo Luz-Oscuridad
<i>zeitgeber</i>	Sincronizador
TR	Temperatura rectal
TCC	Temperatura corporal central
TP	Temperatura perisférica
ω	Omega
OTI	Organización temporal interna
<i>sp</i>	Especie
<i>spp</i>	Especies
<i>ssp</i>	Subespecie
<i>sspp</i>	Subespecies
EA	Enriquecimiento ambiental
M	Macho
H	Hembra
Loco	Locomoción
Olis	Olisqueo
Post	Postura pasiva
Desc	Descanso
Groo	Grooming y cuidado corporal
Fro	Frote
Pac	Pacing

Resumen

Los estudios sobre patrones de actividad locomotora en vertebrados aportan conocimientos que ayudan a establecer el estatus del sistema circadiano y sirven de herramientas para estimar el bienestar animal. El objetivo del presente trabajo fue caracterizar los patrones rítmicos de la actividad locomotora de felinos domésticos y silvestres sudamericanos en cautiverio, efectuando un estudio que permita esclarecer las bases de la ritmicidad circadiana, los factores externos que afectan a la manifestación de los ritmos y determinar los cambios producidos en los comportamientos como consecuencia de la aplicación de diferentes estrategias de enriquecimiento ambiental, mediante tres experimentos. Se utilizaron gatos domésticos (*Felis catus*) y 8 especies de felinos silvestres sudamericanos *Leopardus geoffroyi*; *Leopardus colocolo*, *Panthera onca*, *Puma yagouaroundi*, *Leopardus wiedii*, *Leopardus pardalis*, *Puma concolor* y *Leopardus tigrinus*. El estudio se llevó a cabo en la Estación Biológica La Esmeralda (Santa Fe, Argentina), Centro de Conservación de Vida Silvestre GüiraOga (Puerto Iguazú, Argentina), Reserva Ecológica El Puma (Candelaria, Argentina), Zoológico de Córdoba (Córdoba, Argentina) y Refugio Biológico Bela Vista (Foz do Iguazu, Brasil). Los sitios de estudio se ubicaron aproximadamente en el centro de la distribución geográfica de las diversas especies y, por lo tanto, tenían un rango representativo de temperaturas ambientales, particularmente durante los equinoccios. La actividad motora se determinó individualmente en cada animal a intervalos de 15 minutos con actímetros ACTIWATCH® adosados a un collar. Los registros de actividad a lo largo del año en condiciones de iluminación y temperatura natural se realizaron durante los equinoccios, ciclo de luz-oscuridad de 12L:12D. Se obtuvieron los registros de la hora de salida y puesta del sol, temperatura y humedad relativa correspondiente al muestreo. Para evitar distorsiones en la actividad debido a la influencia reproductiva estacional, en la mayoría de las especies se utilizaron individuos machos. Para analizar en condiciones naturales de luz oscuridad las variaciones cronobiológicas diarias de actividad reposo y caracterizar los ritmos (periodo, amplitud, mesor, acrofase) de cada individuo de cada especie se analizaron los datos correspondientes al intervalo de 13 días consecutivos. Para determinar el origen de los ritmos biológicos de actividad reposo, se sometieron los animales a diferentes fotoperíodos. Se controló el fotoperíodo de forma automática, las actividades de control se realizaron por medio de cámaras infrarrojas y las maniobras de limpieza fueron realizadas en horarios aleatorios. Para evaluar si el enriquecimiento ambiental produce cambios en las conductas de *Felis catus*, *Leopardus geoffroyi* y *Puma yagouaroundi* y si éstas se mantienen una vez finalizadas las maniobras de enriquecimiento, se diseñó y aplicó un programa de enriquecimiento ambiental a estas especies. En las especies de felinos estudiadas se evidenció organización temporal donde la actividad-reposo se ajustó a ritmos diarios. En condiciones naturales, las señales ambientales permitieron que el período y la fase del ritmo biológico se ajusten a cada día. En condiciones de fotoperíodo natural (equinoccios) las variaciones cronobiológicas diarias de actividad reposo mostraron un patrón crepuscular para

Felis catus (gato doméstico), *Puma concolor* (puma), *Leopardus colocolo* (gato del pajonal), diurna para *Panthera onca* (yaguareté) y *Puma yaguarundi* (jaguarundí), y nocturna para *Leopardus tigrinus* (tigrina), *Leopardus pardalis* (ocelote), *Leopardus geoffroyi* (gato montés), *Leopardus wiedii* (margay). Los ritmos biológicos de *Felis catus*, *Leopardus geoffroyi* y *Puma yaguarundi* continuaron expresándose en condiciones de libre curso en ausencia de señales fóticas. Las tres especies antes mencionadas mostraron un marcapaso circadiano endógeno con plasticidad que les permitió su rápida resincronización tras la inversión del ciclo LO y entrar en libre curso (LL-OO). En cuanto al enriquecimiento ambiental, *Felis catus* manifestó un cambio favorable ante la mayoría de los enriquecedores ofrecidos. El enriquecimiento en *Leopardus geoffroyi* fue efectivo para disminuir conductas negativas y mitigar los efectos del ambiente y antropogénicos. *Puma yaguarundi* exhibió dificultad de comportamiento frente al cautiverio, exacerbadas en intemperie por lo que en esta especie el enriquecimiento tuvo efecto disminuyendo conductas negativas en aislamiento, pero no en intemperie en la que se manifestaron con mayor frecuencia. Los resultados obtenidos en esta tesis, aportan datos para comprender los fenómenos orgánicos, desde la adaptación de organismos a las temporizaciones impuestas por el ambiente. Los comportamientos adaptativos, expresados en nuestros estudios, deben tomarse en consideración como herramienta práctica, para ayudar a los parques zoológicos y centros de rehabilitación a brindar un cuidado adecuado para estas especies.

Palabras claves: cronobiología; ritmos biológicos; ritmos circadianos; actividad reposo; felinos silvestres; gatos.

Summary

Studies on locomotor activity patterns in vertebrates provide knowledge that helps establish the status of the circadian system and serve as tools for assessing animal welfare. The objective of this study was to characterize the rhythmic patterns of locomotor activity in captive domestic and wild South American cats. This study sheds light on the basis of circadian rhythmicity, the external factors that affect the manifestation of rhythms, and the behavioral changes resulting from the application of different environmental enrichment strategies. The animals used were domestic cats (*Felis catus*) and eight species of South American wild cats: *Leopardus geoffroyi*, *Leopardus colocolo*, *Panthera onca*, *Puma yagouaroundi*, *Leopardus wiedii*, *Leopardus pardalis*, *Puma concolor*, and *Leopardus tigrinus*. The study was carried out at La Esmeralda Biological Station (Santa Fe, Argentina), Güira-Oga Wildlife Conservation Center (Puerto Iguazú, Argentina), El Puma Ecological Reserve (Candelaria, Argentina), Córdoba Zoo (Córdoba, Argentina), and Bela Vista Biological Refuge (Foz do Iguacu, Brazil). The study sites were located approximately at the center of the geographic distribution of the various species and therefore had a representative range of ambient temperatures, particularly during the equinoxes. Motor activity was determined individually in each animal at 15-minute intervals using ACTIWATCH® actimeters attached to a collar. Activity records were made throughout the year under natural lighting and temperature conditions during the equinoxes, with a 12-day light-dark cycle. Records of sunrise and sunset times, temperature, and relative humidity were obtained during the sampling period. To avoid distortions in activity due to seasonal reproductive influences, males were used in most species. To analyze daily chronobiological variations in resting-activity under natural light-dark conditions and to characterize the rhythms (period, amplitude, mesor, acrophase) of each individual of each species, data corresponding to a 13-day interval were analyzed. To determine the origin of the biological rhythms of resting-activity, the animals were subjected to different photoperiods. The photoperiod was automatically controlled, monitoring activities were carried out using infrared cameras, and cleaning maneuvers were performed at random times. To evaluate whether environmental enrichment produces changes in the behavior of *Felis catus*, *Leopardus geoffroyi*, and *Puma yaguarundi*, and whether these changes are maintained after the enrichment maneuvers are completed, an environmental enrichment program was designed and implemented for these species. In the feline species studied, temporal organization was evident, where activity-rest was adjusted to daily rhythms. Under natural conditions,

environmental cues allowed the period and phase of the biological rhythm to adjust to each day. Under natural photoperiod conditions (equinoxes), daily chronobiological variations in rest-activity showed a crepuscular pattern for *Felis catus* (domestic cat), *Puma concolor* (puma), and *Leopardus colocolo* (grassland cat), a diurnal pattern for *Panthera onca* (jaguar) and *Puma yaguarundi* (jaguarundi), and a nocturnal pattern for *Leopardus tigrinus* (tigrina), *Leopardus pardalis* (ocelot), *Leopardus geoffroyi* (wildcat), and *Leopardus wiedii* (margay). The biological rhythms of *Felis catus*, *Leopardus geoffroyi*, and *Puma yaguarundi* continued to express themselves under free-roaming conditions in the absence of photic cues. All three species displayed endogenous circadian pacemakers with plasticity that allowed rapid resynchronization after the LO cycle inversion and entry into free-roaming (LL-OO). Regarding environmental enrichment, *Felis catus* showed a favorable change in response to most of the enrichments offered. Enrichment in *Leopardus geoffroyi* was effective in reducing negative behaviors and mitigating environmental and anthropogenic effects. *Puma yaguarundi* exhibited behavioral difficulties in captivity, which were exacerbated in the open. Therefore, in this species, enrichment was effective in reducing negative behaviors in isolation, but not in the open, where they were most frequently manifested. The results obtained in this thesis provide data for understanding organic phenomena, from the adaptation of organisms to the timescales imposed by the environment. The adaptive behaviors expressed in our studies should be considered as a practical tool to help zoos and rehabilitation centers provide adequate care for these species.

Keywords: chronobiology; biological rhythms; circadian rhythms; activity-rest; wild cats; cats.

I. INTRODUCCION

I. INTRODUCCIÓN

I.1. Cronobiología

I.1.1. Introducción

Las funciones vitales de los organismos se ven condicionadas por el movimiento cíclico de nuestro planeta y de la luna en el sistema solar debido a que estos provocan variaciones ambientales periódicas (como las estaciones del año, los ciclos luz/oscuridad del fotoperiodo o las mareas) (Amélia y Silva, 1997). A lo largo de la evolución, los seres vivos, han desarrollado y mantenido mecanismos capaces de generar ritmos biológicos y una organización temporal interna (OTI), que les confiere la capacidad de anticipar estos cambios cíclicos ambientales y adaptar su fisiología a ellos (Lemmer, 1996).

La cronobiología (del griego kronos -tiempo, bios -vida y logos -ciencia) se refiere al estudio sistemático de las características temporales de la materia viva, incluye el análisis de ritmos biológicos como, por ejemplo, las oscilaciones periódicas en variables biológicas y los cambios asociados al desarrollo (Reinberg, 1982). El eje central de la cronobiología se basa en la existencia de relojes biológicos endógenos en los organismos, desde el nivel molecular al nivel anatómico, que posibilitan la ejecución de una actividad biológica en un punto temporal concreto (Golombek, 2007) y considera que los ritmos no son respuestas pasivas a los cambios cíclicos ambientales sino una anticipación a los mismos (Reinberg, 1982).

Para los seres vivos, estos ritmos biológicos son fundamentales (Weinert y Waterhouse, 2007) ya que sincronizan funciones tales como el reposo y la actividad, la temperatura del cuerpo, el latido cardíaco, el consumo de oxígeno, sueño y la vigilia hasta la secreción de neurotransmisores y el metabolismo celular (Madrid, 2006; Eckel-Mahan y Sassone-Corsi, 2013). Su conservación a lo largo de la cadena evolutiva, desde los organismos unicelulares hasta los mamíferos, demuestra que son imprescindibles para la supervivencia (Madrid, 2006).

Se sabe que los ritmos biológicos son de origen genético (Hardin y col., 1990; Young, 1992), y característicos de cada especie animal, aunque pueden observarse acusadas variaciones interindividuales. Estos ritmos se ven influenciados o condicionados por factores externos ambientales, o por hábitos de vida, denominados sincronizadores (Steimbach y col., 1976; Reinberg, 1979). Entonces así, el reloj biológico puede ser ajustado por diferentes estímulos ambientales (Costas y col., 1989).

Es de resaltar que, en los últimos años, la cronobiología ha experimentado un notable impulso, con importantes avances en la investigación acerca de la variabilidad fisiológica del organismo vivo (Díez Noguera y Cambras, 1989; Golombek, 2007).

I.1.2. Ritmos biológicos

La sucesión de acontecimientos que tienen lugar de forma repetitiva con el mismo orden y sin tener en cuenta el tiempo en que se producen se denomina ciclo, cuando este ocurre en un intervalo de tiempo constante y previsible se habla de ritmo (Diez-Noguera, 2002).

El ritmo biológico se define como “el componente que se repite regularmente en una serie de mediciones de una variable biológica obtenida como una función del tiempo” (American Association of Medical Chronobiology and Chronotherapeutics, 2000).

Estos ritmos biológicos no constituyen un fenómeno casual ni un seguimiento pasivo de las condiciones ambientales, sino que forman parte de una adaptación al entorno que es fundamental para la supervivencia de las especies y tienen un origen genético, por tanto, son endógenos (Gruart y col., 2002).

Los seres vivos muestran algún tipo de variación rítmica fisiológica (tasa metabólica, producción de calor, floración, etc.) que suele estar asociada con un cambio ambiental rítmico (Pittendrigh y Minis, 1964; Reinberg y Smolensky, 1993).

La presencia de variaciones rítmicas en las funciones fisiológicas, que no reaccionan, sino que anticipan las perturbaciones predecibles, ha conducido a una segunda definición del término homeostasis. Son homeostáticas no sólo las estrategias que permiten al organismo una respuesta apropiada ante cambios en el medio ambiente (homeostasis reactiva), sino también las respuestas periódicas (ritmos biológicos) que permiten al organismo predecir el momento de probable aparición de los estímulos ambientales y así iniciar anticipadamente la corrección adecuada (homeostasis predictiva) (Moore-Ede, 1986).

I.1.2.1. Tipos de ritmos biológicos

Los ritmos biológicos según Reinberg y Smolensky (1993) se clasifican en:

-Ritmos circadianos: caracterizados por presentar una frecuencia próxima a la diaria, tienen un período comprendido entre 20 y 24 h. Son los más estudiados desde el punto de vista biológico y médico. Entre ellos cabe citar el ciclo sueño-vigilia, los ritmos

de la mayoría de las hormonas o la incidencia de infartos de miocardio y hemorragias cerebrales (Reinberg, 1982; Cardoniga, 1990).

-Ritmos ultradianos: tienen una frecuencia superior a la diaria, algunos autores consideran que su período es inferior a 20 h. Entre ellos tenemos los ciclos de sueño REM-nREM, el latido cardíaco, la ventilación pulmonar y los pulsos de la hormona de crecimiento, hormona luteinizante y hormona estimulante del folículo (Golombek, 2007).

-Ritmos infradianos: presentan una frecuencia inferior a la diaria, es decir, con un período superior a las 28 h. Dentro de ellos existen varias categorías de acuerdo con el ciclo ambiental al que se sincronizan. Numerosos autores como Davis (1976), Reinberg (1982), Cardoniga (1990) y Boggio (1993), los clasifican en:

-Circaseptanos, es aquel ritmo que oscila con un período de 7 ± 3 días de duración.

-Circalunares, se ajustan a los ritmos lunares, con un período de frecuencia de aproximadamente 28-29 días. Entre ellos se encuentra la menstruación y reproducción en animales de zona intermareal.

-Circanuales, ritmos con un período de curso libre cercano al año, aproximadamente 365 días. Este patrón está presente en la migración y reproducción de especies con reproducción estacional y la hibernación y estivación.

No es infrecuente que una misma variable biológica presente de forma simultánea ritmos de frecuencia diferente; así, la actividad cardíaca se manifiesta según ritmos donde los períodos son de alrededor de un segundo, de alrededor de 24 horas, o de alrededor de un año (Bingham y col., 1984).

I.1.2.2. Parámetros del ritmo

Para una mejor interpretación de los ritmos biológicos, estos pueden representarse gráficamente. Según lo establecen Halberg y col. (1977); Haus y col. (1988) y Reinberg (1992), la función periódica más utilizada para ello es la cosenoidal, a partir de la cual pueden determinarse una serie de parámetros como el nivel medio o MESOR (A_0), la amplitud (A_1), la fase o acrofase (Φ) y el período (T).

I.1.2.2.1. Mesor (Midline Estimating Statistic of Rhythm)

Es el valor medio de una función rítmica (curva coseno) ajustada a los datos de una serie temporal; normalmente es el punto medio entre los picos y valles de la curva coseno (Halberg y col., 1977).

I.1.2.2.2. Amplitud

Es la mitad de la variabilidad total del ritmo por el período considerado, o como la mitad del cambio predecible que se produce en un ciclo estimado mediante una función (sinusoidal u otra). En una curva coseno ideal es la distancia que hay desde el pico de la curva hasta el MESOR. El cambio total predecible es la doble amplitud (Halberg y col., 1977).

I.1.2.2.3. Fase o Acrofase

Definida como la medida de tiempo transcurrido entre un instante (fase) de referencia y la fase donde es mayor la probabilidad de ser encontrado el valor más elevado de una variable, a partir de una curva senoidal ajustada a los datos (Golombek, 2007).

La referencia puede ser arbitraria, como por ejemplo la hora 00:00 del día de inicio de estudio, externa como el comienzo de la fase de la luz de un ciclo luz/oscuridad o también interna, como la acrofase de otro ritmo biológico con la misma frecuencia en el mismo organismo (Diez-Noguera, 2002).

I.1.2.2.4. Período

En cronobiología se utiliza para identificar la duración de un ciclo. Se usa la letra T para identificar ciclos impuestos a un determinado ciclo biológico (Diez-Noguera, 2002).

I.1.2.3. Características de los ritmos biológicos

I.1.2.3.1. Carácter endógeno de los ritmos biológicos

Los ritmos son evidentes en la mayoría de los seres vivos con períodos que van desde fracciones de segundo hasta años. Estos ritmos persisten en condiciones de laboratorio, aún sin las señales temporales, es decir, son de carácter endógenos (Aschoff, 1981).

Para examinar el carácter endógeno de los ritmos de actividad locomotora, se suele aislar a los animales de cualquier estímulo temporal externo mediante el uso de oscuridad constante (DD), luz constante (LL) o pulsos LO ultradianos, las cuales son las llamadas “condiciones de curso libre” (Sánchez-Vázquez y col., 1998).

Los relojes biológicos representan el funcionamiento de programas temporales incrustados en el genoma, los cuales son el resultado de la adaptación de los organismos

a un entorno físico que presenta variaciones cíclicas originadas principalmente por los movimientos de rotación y traslación de la tierra y la luna alrededor del sol (Gruart y col., 2002).

Estos relojes sirven para medir con gran precisión el tiempo, tanto geográfico como biológico, a fin de programar las diversas funciones y actividades de los organismos, para mantener su precisión en cualquier latitud y época del año (Gruart y col., 2002).

La preparación con antelación de los organismos, para así hacer frente a los cambios de las circunstancias del ambiente que les rodea se denomina programación temporal. Esta consiste en la armonización de las fases de los ritmos de la especie con aquellas de los ciclos ambientales. Esto implica que los estados de los ritmos fisiológicos y de comportamiento están asociados a las fases más propicias del ciclo ambiental para la supervivencia de la especie. Esta armonización de fases se alcanza a través de la sincronización, en que el ritmo en libre curso, generado por el oscilador interno, tiene su fase y frecuencia ajustadas por uno o más factores cíclicos del ambiente (Pittendrigh, 1981).

El interés por los ritmos oscilatorios se debe al papel que desempeñan en el mantenimiento de la salud y en el desarrollo de algunos estados patológicos (Mahe y Chevalier, 1995). Las transiciones entre estados, como del sueño a la vigilia o del ayuno a la alimentación, se preparan progresivamente antes que el individuo se despierte o se alimente. La preparación para la vigilia en humanos, por ejemplo, implica la liberación de hormonas, como el cortisol, y la elevación de la temperatura interna en las últimas etapas del sueño (Czeisler y col., 1980).

Los parámetros biológicos, incluyendo el comportamiento, sufren fluctuaciones en el organismo vivo. El rasgo fundamental de estas variaciones es su carácter cíclico, periódico. Los seres vivos, por lo tanto, se mantienen en un continuo movimiento ondulatorio, con tendencia a un valor medio, pero sin llegar nunca al equilibrio estable (Betes de Toro, 1994).

I.1.2.3.2. Sincronización por ciclos ambientales

La sincronización es el proceso de ajuste temporal de organismos a ciclos ambientales, como por ejemplo la sincronización de ritmo de la temperatura central a la luz/oscuridad ambiental (Marques y col., 1997)

Así que como resultado de la sincronización se establece y mantiene una relación de fase estable entre el sincronizador y el ritmo endógeno donde se asegura la correspondencia del tiempo biológico con el geológico (Aguilar-Robledo, 1993).

Este fenómeno de sincronización, en general, puede solamente efectuarse dentro de un rango de períodos, cercanos al período natural del sistema sincronizado (Pittendrigh y Bruce, 1959).

La estabilidad en la duración del período está íntimamente relacionada con señales del ambiente que dependen de los ciclos geofísicos, como la salida y puesta del sol, la duración del día y la noche, las fases de la luna, las mareas, los cambios de humedad, temperatura y la presión atmosférica que caracterizan a las estaciones del año, o la combinación de algunos de estos fenómenos (Amélia y Silva, 1997). Estas señales ambientales permiten que cada día, mes o año, se ajuste el período y la fase del ritmo biológico que se trate, fenómeno que se llama sincronización (Gruart y col., 2002).

Al cambio cíclico ambiental que es capaz de sincronizar un ritmo endógeno se le denomina "zeitgeber" o "dador de tiempo" (Halberg y col., 1977) y según la evolución temporal del sincronizador, la duración de los ciclos será diferente (Costas y col., 1989).

Desde la aparición de la vida en la Tierra hace unos 4.500 millones de años, ésta ha dado aproximadamente 1,5 billones de vueltas. Eso por sí solo justifica que los organismos hayan ajustado el período de sus oscilaciones al ciclo diario ambiental más importante que es la alternancia día/noche (Moore-Ede, 1986).

El ciclo luz-oscuridad, es el sincronizador ambiental más poderoso, tanto para los animales como para las plantas, al que se suman, en los mamíferos, otros factores sociales y ambientales. Varios autores describen Zeitgeberes secundarios, como la disponibilidad de alimentos, ruido, actividad motora o temperatura afectan significativamente a los ciclos circadianos en muchas circunstancias (Steimbach y col., 1976; Reinberg, 1979).

Se han propuesto también como sincronizadores a otros fenómenos geofísicos como el magnetismo terrestre, las radiaciones cósmicas y los campos electromagnéticos débiles (Moore-Ede, 1986).

En ausencia de sincronización, el individuo no podría ajustar sus funciones a los cambios que ocurren en el ambiente, como la duración del día durante el año, o los que dependen de la localización geográfica del individuo (Moore-Ede, 1986).

I.1.2.3.3. Ritmos de curso libre

El carácter endógeno de la ritmicidad biológica se demuestra al mantener los ritmos en ambiente constante, por ejemplo, en condiciones constantes de laboratorio, diversos ritmos biológicos continúan expresándose durante días, meses o años, dependiendo de la especie y de las condiciones experimentales. Estos ritmos son conocidos como ritmos en libre curso y son la expresión de relojes biológicos endógenos (Gruart y col., 2002).

En estas condiciones de libre curso, el período se vuelve ligeramente diferente de aquel exhibido en condiciones naturales, desviándose del valor preciso del ciclo ambiental. De allí viene la denominación “circa” adoptada para ritmos de diferentes frecuencias, como los circadianos, circalunares, circamareales y circanuales (Marques y col., 1997).

El ritmo en libre curso se caracteriza por su período, período de libre curso, representado por la letra τ (tau). El valor de tau es característico de una especie, sin embargo, muestra variaciones interespecíficas e interindividuales, como fue demostrado en cuatro especies de roedores nocturnos por Daan y Pittendrigh (1976).

Los osciladores son estructuras endógenas relacionadas con los sincronizadores que regulan los ritmos biológicos internos. Se pueden clasificar como osciladores centrales y periféricos (Lemmer, 2000).

El núcleo supraquiasmático (NSQ) es uno de los principales osciladores centrales en mamíferos (Lemmer, 2000). Otros osciladores centrales están ubicados en la corteza cerebral y en la hipófisis (Arendt, 1995). La vía retino-hipotalámica es la encargada de transmitir información relativa a la presencia de luz ambiental a los NSQ y consecuentemente al resto del organismo. La extensión de la noche se evalúa a partir de una señal humoral dada por la hormona melatonina (Arendt, 1995).

Los osciladores periféricos son órganos o estructuras que presentan ritmicidad en sus funciones y generalmente son controlados por osciladores centrales, principalmente el NSQ. Se ha determinado que órganos como la retina, pulmones, hígado y músculos pueden ejercer funciones como osciladores periféricos (Lemmer, 2000).

I.1.2.3.4. Factores enmascaradores de los ritmos

La expresión de un ritmo puede ser modificada por los factores ambientales, sin que se involucre al reloj biológico. A este fenómeno se lo llamó enmascaramiento (Aschoff, 1960).

Según Folkard (1989) el enmascaramiento es un problema, al cual considera como un obstáculo para determinar el modo de acción y la expresión del sistema temporizador endógeno. Sin embargo, Mrosovsky (1994) considera al enmascaramiento como parte del sistema circadiano, con importancia similar a la sincronización.

La posibilidad de responder directamente a un estímulo ambiental, sin que necesariamente este estímulo sea un ciclo, proporciona al organismo una flexibilidad que no le es permitida en los mecanismos rígidos de la sincronización y otorga al enmascaramiento un papel importante en la adaptación temporal, el de agente de la plasticidad (Page, 1989).

El hecho que cada especie responda a un determinado agente enmascarador de manera característica y constante (Marques y Waterhouse, 1994) puede ser una indicación de que el enmascaramiento está actuando junto al zeitgeber, proporcionando un refinamiento y una aceleración del ajuste del organismo al ambiente (Cerutti, 2007; Widenhorn, 2016).

I.1.2.3.5. Características de los ritmos circadianos

El sistema circadiano no está completamente presente en el momento del nacimiento de un individuo, sino que, se desarrolla durante el período postnatal (Haus y Touitou, 1992). En el momento del nacimiento, la mayoría de los animales presentan ritmos ultradianos en la mayor parte de sus variables. La maduración de los ritmos representa un cambio de ritmicidad de ultradiana a circadiana. En la maduración de los ritmos existen una serie de influencias procedentes de la madre que ya empiezan en la etapa fetal (Rivkees y Reppert, 1992), y del ambiente, como son la luz y el acceso a la comida (Cerutti, 2007).

En los ritmos circadianos, el período equivale al tiempo que tarda la tierra en una rotación completa (alrededor de 24 horas). Su valor de período les permite sincronizar a los ritmos ambientales que posean un período de 24 h, como son los ciclos de luz y de temperatura (Cardoniga, 1990).

Los ritmos endógenos circadianos, establecen una fase estable con los ciclos externos alargando o acortando su valor de período e igualándolo al del ciclo ambiental.

Poseen las siguientes características (Reinberg y Halberg, 1971; Pittendrigh, 1972; Aschoff, 1981):

- a) Son endógenos, persisten durante generaciones sin la presencia de claves temporales.
- b) En condiciones constantes se presenta una oscilación espontánea con un período que podrá apartarse de las 24 h, pero oscilará entre las 20 y 28 horas. Son circadianos, etimológicamente de *circa*=alrededor y *diem*=día.
- c) La longitud del período en oscilación espontánea se puede modificar ligeramente al variar la temperatura, es decir, poseen mecanismos de compensación de temperatura.
- d) Son susceptibles de sincronizar a los ritmos ambientales que posean un valor de período de 24 h, como los ciclos de luz y de temperatura.
- e) La ritmicidad puede dejarse de expresar bajo ciertas condiciones ambientales como luz brillante.
- f) En oscilación libre o espontánea, generalmente el período para especies diurnas es mayor de 24 h y para especies nocturnas el período es menor a las 24 h (Ley de Aschoff).

Las características de los ritmos circadianos se mantienen a lo largo de la vida adulta. No obstante, en la vejez, se producen una serie de cambios como son un acortamiento del período, una disminución de la amplitud del ritmo circadiano, la aparición de un ritmo ultradiano y una desincronización interna (Cerutti, 2007).

I.1.3. Metodología y análisis de fenómenos rítmicos

I.1.3.1. Aspectos metodológicos de la cronobiología

La cronobiología ha sido definida como la ciencia que cuantifica e investiga mecanismos de estructuras temporales biológicas (Halberg y col., 1977) y la inclusión del tiempo como un factor primordial en las investigaciones cronobiológicas constituye la principal diferencia en relación a estudios clásicos de biología (Amélia y Silva, 1997).

Según Moreno y col. (1997) observar a la materia viva en función del tiempo significa una comprensión de los fenómenos biológicos e implica una nueva lectura del análisis e interpretación de los resultados de un experimento.

La incorporación del tiempo como una variable que puede alterar la expresión cuantitativa y cualitativa de la mayoría de los procesos biológicos, añade una nueva dimensión a la biología que enriquece y permite mejorar la comprensión del funcionamiento de los organismos (Moreno y col., 1997).

Para comprender la variación estacional en la dinámica de los ecosistemas es necesario observar la influencia de la luz sobre los organismos, la cual debe ser considerada como un factor ecológico de fundamental importancia (Figala y Tester, 1990).

El análisis cronobiológico de series temporales abarca el estudio descriptivo y la detección de periodicidades. El análisis matemático de las series de tiempo sirve para determinar, en primer lugar, si existe o no un fenómeno periódico. En caso afirmativo, el análisis se utiliza para describir las características del ritmo y para comparar dichas características entre distintos grupos experimentales (Minors y Waterhouse, 1989).

I.1.3.2. Análisis matemático y estadístico de los ritmos biológicos

I.1.3.2.1. Método del cosinor para el análisis de los ritmos circadianos

Un ritmo biológico es el cambio de una función fisiológica que recurre con un patrón de onda reproducible y con significación estadística, por lo que, para caracterizar un ritmo biológico, se pueden utilizar procedimientos análogos a los que se emplean para el análisis de cualquier otro acontecimiento periódico (Halberg, 1979).

La presencia de ritmo o sus armónicos se puede demostrar a través del método cosinor con el cual se obtiene una curva coseno adaptada, en la que se identifican diversos parámetros. La adaptación de una curva coseno a un ritmo se hace por el método de regresión de los mínimos cuadrados (Corominas, 2004).

El método de cosinor consiste en ajustar los datos experimentales a una función cosenoidal y realizar posteriormente una representación gráfica (Haus y Touitou, 1992; Diez-Noguera, 2002). Esto obedece al hecho que, cuando se analiza un ritmo circadiano del que no se conoce su naturaleza, el modelo matemático más adecuado es el correspondiente a una función cosenoidal (Scaglione, 2006).

En el análisis matemático de los ritmos se utiliza una serie de parámetros: Mesor o medida ajustada al ritmo que representa el valor intermedio entre el valor más alto y el más bajo del ritmo ajustado a una función matemática, generalmente cosenoidal (Figura

1) (Díez-Noguera y Cambras, 1989). Se utiliza debido a que la media aritmética simple no representa la media del ritmo ya que puede estar sesgada por la diferente densidad de muestreo. En el modelo cosenoidal, el Mesor será igual a la media aritmética de los datos sólo si éstos se han recogido a intervalos regulares a lo largo de todo el ciclo del ritmo (Díez- Noguera, 1998).

La amplitud, como se expresó anteriormente, se define como la mitad de la distancia entre el punto más alto y el más bajo del modelo matemático. Una vez aplicado el modelo matemático apropiado, la situación del ritmo en el tiempo define la acrofase por el punto más alto y la batifase por el punto más bajo en referencia a una relación escogida por el investigador. El tiempo transcurrido entre la referencia y la fase se conoce como ángulo de fase y se expresa en unidades de tiempo o en grados angulares (un período = 360°) en sentido horario. Así, se pueden observar avances o retrasos de fase en un ciclo de diferentes parámetros medidos en diferentes circunstancias (Cugini y col., 1988, Díez-Noguera, 2002).

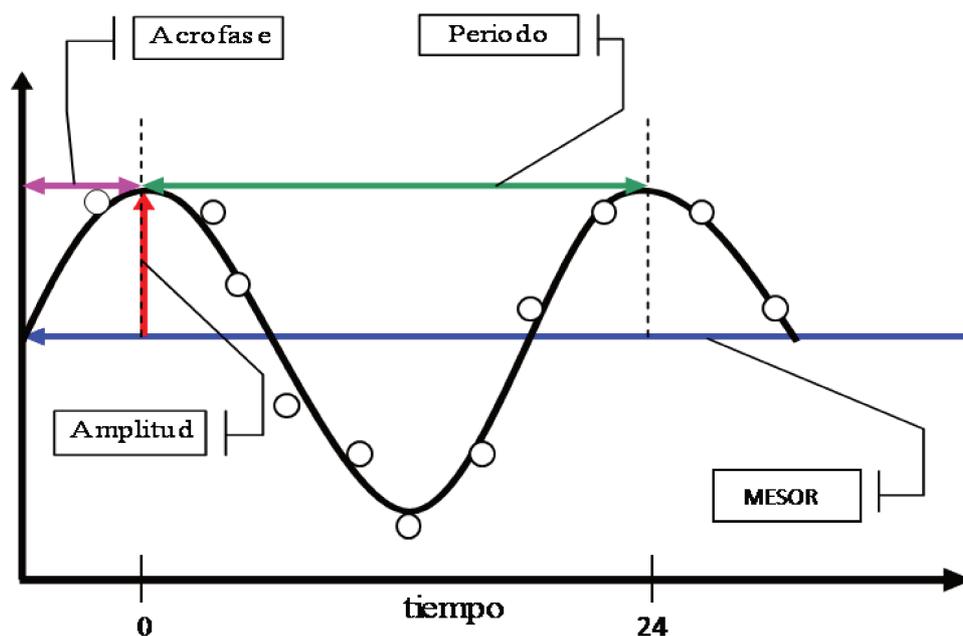


Figura 1. Representación gráfica de los parámetros característicos de un ritmo, utilizando el ajuste de la serie temporal a una función cosenoidal. Están representados los puntos correspondientes a los valores de la serie junto con la función ajustada.

El ajuste de datos a una función cosenoidal se expresa matemáticamente de la siguiente forma:

$$Y(t) = A_0 + A_1 \cdot \cos(w \cdot t + \Phi)$$

Donde “ t ” es la variable tiempo, “ $Y(t)$ ” es el valor de la variable en el tiempo, “ A_0 ” es el valor medio de la función (MESOR), “ A_1 ” es la amplitud de la oscilación, “ w ” representa la frecuencia y “ Φ ” la acrofase.

En este método, A_0 recibe el nombre de Mesor (Midline Estimated Statistics Of Rhythm) y Φ recibe el nombre de acrofase (fase más alta).

El procedimiento matemático consiste en hallar los valores de A_0 , A_1 , y Φ que hacen que la función cosenoidal se ajuste lo máximo posible a los valores experimentales de la variable $Y(t)$ (Haus y Touitou, 1992).

Se puede aplicar a cualquier serie de datos siempre y cuando se conozca el período del ritmo que se está analizando; no es necesario que el muestreo sea regular, aunque es recomendable que se obtengan datos a lo largo de todo el ciclo (Cornélissen y col., 1980).

Los valores de amplitud y acrofase se representan en forma de vector sobre un círculo horario (gráfico polar) en el que una vuelta representa un intervalo de tiempo equivalente al período de ajuste de la función, generalmente 24 h (Figura 2).

El origen del vector se encuentra en el centro del círculo, la longitud del vector es proporcional a la amplitud del ritmo y cuyo extremo apunta a la hora del día correspondiente a la acrofase, el vector apunta el momento del ciclo en que la función ajustada tiene su valor máximo (Cugini y col., 1988).

El vector se halla incluido dentro de una elipse de confianza que es la región en la cual se encontrará el extremo del vector con un 95% de probabilidad. Las tangentes a la elipse, trazadas a partir del centro del círculo, delimitan un intervalo de tiempo que es el intervalo de confianza de la acrofase (Halberg, 1969).

Una elipse que cubra el origen del vector indica que el ritmo no es estadísticamente significativo ya que cabe la posibilidad de que existan vectores con amplitud cero (Diez-Noguera, 2002).

También se suele representar una elipse que engloba el extremo del vector y que indica la región en la que se encuentra el extremo del vector con un 95% de probabilidad. Esta elipse permite determinar los límites de confianza de la amplitud y de la acrofase (Cugini y col., 1988).

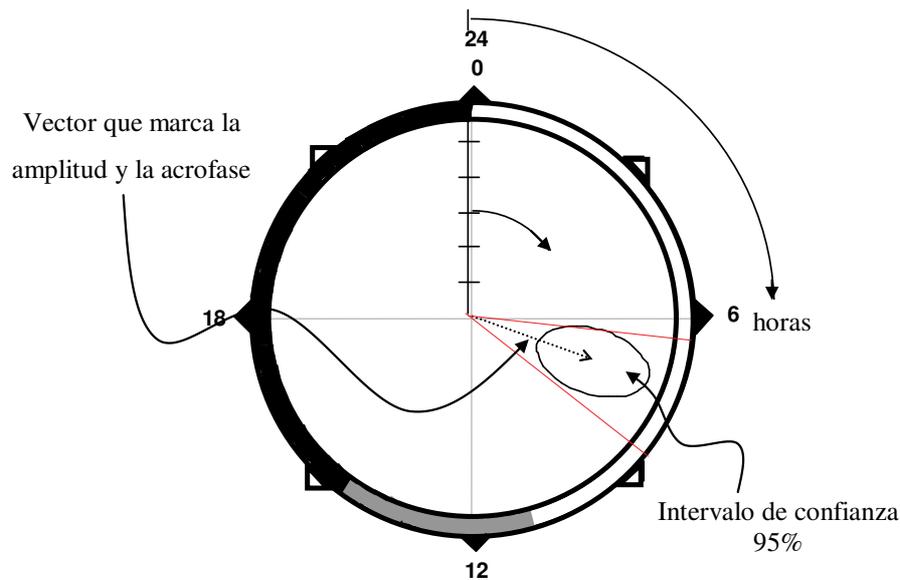


Figura 2. Representación polar de la acrofase y la amplitud estimadas mediante el método cosenoidal junto a la elipse de confianza para un 95%. El área negra indica el período de oscuridad, el área gris marca la zona de transición del período luz-oscuridad entre las estaciones.

En un mismo círculo horario se pueden representar vectores y elipses de confianza que correspondan a serie de datos diferentes. Esto permite comparar las características rítmicas de las dos series, por ejemplo, de animales en condiciones experimentales diferentes. Para determinar si los ritmos son significativamente diferentes basta con analizar si las elipses de confianza están superpuestas o no. En el caso de que no estén superpuestas, sería imposible encontrar un vector que explique simultáneamente las características rítmicas de las dos series por lo que se podría afirmar que los ritmos presentan diferencias estadísticas entre ellos. En el caso de existir superposición, total o parcial, de las elipses, los vectores no son diferentes entre sí (Halberg, 1969).

En el caso de encontrar diferencias significativas entre los dos ritmos, se puede calcular si la diferencia radica en la amplitud, la acrofase, o en ambos parámetros. Una vez ajustada la serie de datos a una función cosenoidal, se pueden restar a los valores de una nueva serie de datos para calcular la varianza residual que es aquella no explicada por el cosinor y que no debería ser superior al 40 % de la varianza total. No obstante, es frecuente que, en los registros de presión arterial, el cosinor explique sólo un 40 % de la varianza total del sistema (Diez-Noguera, 1998).

En lo que se refiere a las desventajas, como no toda serie temporal tiene forma de coseno, no siempre es conveniente aplicar el Cosinor. Además, el método exige que los errores residuales sean independientes, tengan distribución normal, con promedio cero y varianza igual en todos los puntos de medida, ya que realiza una transformación lineal y un simple ajuste por mínimos cuadrados (Diez-Noguera, 2002).

I.1.3.2.2. Representación gráfica y determinación de períodos (actograma, periodograma, ondas medias)

Cuando se dispone de series temporales relativamente cortas, la representación cartesiana de las mismas puede ser útil para detectar visualmente la presencia de periodicidades. En cambio, cuando se trata de series muy largas, como las que frecuentemente se utilizan en cronobiología, resulta imposible intentar observar cualquier tipo de estructura, a no ser que se trate de la simple tendencia a aumentar o disminuir de forma global. Para tal fin la utilización de métodos gráficos tales como el conocido como doble gráfica, o “double plot” o actogramas (Figura 3), resulta muy eficiente y siendo esta herramienta una de las más utilizadas en la actualidad (Diez-Noguera, 2002).

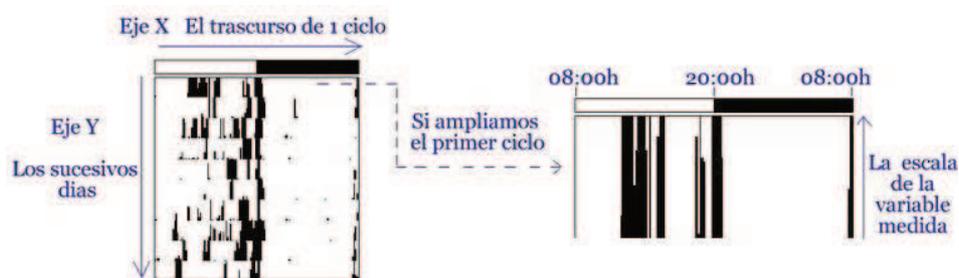


Figura 3. Representación gráfica de un actograma y sus partes.

Un actograma es la representación gráfica de una variable bajo estudio, en la cual el eje X (abscisas) contiene la actividad de esa variable en el transcurso de 1 ciclo, mientras que en el eje Y (ordenadas) se va añadiendo la actividad de cada ciclo siguiente. Normalmente se representan como gráfica duplicada, para poder así diferenciar mejor las distintas etapas durante el día, la noche y las transiciones en los respectivos días (Haus y Touitou, 1992).

La inspección detenida de estas gráficas permite detectar componentes rítmicos que se pueden encontrar enmascarados por otros de mayor entidad, o que están presentes durante intervalos de tiempo relativamente cortos permitiendo seguir la evolución de

componentes rítmicos que pueden presentar cambios en su período, o en la forma de los mismos (Diez-Noguera, 1998).

Los actogramas muestran la actividad de un solo animal y no la actividad media del grupo dentro de las especies estudiadas. Debe considerarse que la distribución diaria de la actividad difiere no sólo de una especie a otra, sino también de un individuo a otro dentro de la misma especie. Entonces, la presencia de un pico puede ser debido a una respuesta individual a las noxas, pero el valor de la actividad diaria media no cambia (Refinetti, 2006).

La determinación matemática del período de un ritmo, y la verificación estadística de su nivel de significación se realiza mediante el empleo de periodogramas el cual se trata siempre de una gráfica en la que se representan horizontalmente los períodos, y en ordenadas se representa una variable que indica el “grado de presencia” de cada período en la serie temporal. Para completar la representación de un periodograma, se suele incluir una línea que señala el nivel de significación correspondiente a una p de 0.05, de modo que únicamente podrán considerarse significativos aquellos picos que superen dicha línea (Diez-Noguera, 2002).

Dentro de los periodogramas más comúnmente empleados se resaltan el periodograma de Sokolove-Bushell (1978), también conocido como χ^2 , el regresivo o de regresión (Minors y Waterhouse, 1989; Klemfuss y Clopton, 1993), el de máxima entropía (Ables, 1974; Girling, 1995) o MESA (maximum entropy spectral analysis).

Otra de las representaciones del período son los gráficos de ondas los cuales muestran la dispersión de la actividad media de los individuos. Este gráfico permite observar la actividad expresada en el tiempo poniendo de manifiesto si es diurno, nocturno o crepuscular, como así también la caracterización de dicha medición, si manifiesta una gran amplitud y sus desvíos (Tipler, 2000).

I.1.4. Ritmos de la actividad reposo en mamíferos

Los ritmos diarios de actividad reposo se han reportado en un gran número de especies de mamíferos. La mayoría de los estudios se han llevado a cabo en roedores, incluyendo ratas de laboratorio, ratones domésticos, hámster, ardillas, ratas, cobayos, ratas de pasto del Nilo, pero también conejos, gatos, perros, ovejas, cabras, vacas, caballos y aguará guazú (Refinetti, 2006; Bertolucci, 2008; Piccione y col., 2007, 2008; Cerutti, 2007; Spanó y col., 2019).

La organización temporal de los ritmos de actividad reposo vigilia para los mamíferos está regulada por la interacción del ciclo de luz oscuridad y los relojes circadianos. Los mecanismos neuronales y moleculares que confinan la fase activa al período diurno o nocturno para los mamíferos diurnos y nocturnos no están claros. La procineticina 2, molécula de salida del reloj circadiano, se expresa en las células del ganglio retiniano intrínsecamente fotosensibles, y la expresión de la procineticina 2 en las células del ganglio retinal intrínsecamente fotosensibles es oscilatoria de una manera dependiente del reloj. Por ello es probable que la diurnalidad o la nocturnidad de los mamíferos esté determinada por la señalización diferencial de procineticina 2 de las células del ganglio retiniano intrínsecamente fotosensibles en sus dianas cerebrales retino recipientes (Zhou y col., 2016).

Los patrones rítmicos de actividad locomotora se manifiestan en muchas especies (Enrigh, 1980), esto se logra a través de la puesta en fase de distintos osciladores internos que se sincronizan con factores ambientales rítmicos (Pittendrigh, 1981).

Para el estudio de los sistemas de temporización se plantearon modelos que insinúan la presencia de uno o más osciladores internos acoplados que generan ritmos observables en la mayoría de los mamíferos, dependiendo la expresión del ritmo del grado de sincronía que mantienen los osciladores. El roedor subterráneo *Spalax ehrenbergi*, presenta ritmos monofásicos en la mayoría de los individuos, posiblemente debido a la robustez del acoplamiento de los osciladores de fotoperíodo y temperatura (Pevet y col., 1984; Heth y col., 1986).

Disponer de un reloj biológico interno permite a los organismos adelantarse a determinados acontecimientos cíclicos. De este modo, el organismo estará preparado para aprovechar una determinada situación ambiental desde el primer momento en que se produce (Marques y col., 1997). Por ejemplo, los animales que se reproducen una vez al año, concentrando el período reproductor, aumentan las posibilidades que sus descendientes sobrevivan a la presión de los depredadores. Además, si las crías nacen en la época del año donde existe una mayor abundancia de alimento, contarán con una ventaja añadida frente a aquellas que nazcan en épocas donde el alimento escasee o los depredadores abundan. De este modo, se seleccionan aquellos animales provistos de relojes biológicos precisos que inducen la reproducción en el momento más favorable para la especie (Scaglione, 2006).

El sistema circadiano de los mamíferos está compuesto por un componente visual, integrado por 2 fotorreceptores acoplados a vías visuales que median la sincronización, estructuras marcapasos que generan la señal circadiana y vías eferentes desde los marcapasos a los sistemas efectores (De Prins, 2000).

El fotoperiodismo permite a los animales de diferentes latitudes adecuarse a las condiciones óptimas del medio de acuerdo con los cambios estacionales del mismo. Estudios realizados en ovejas revelan que los días largos tienen una marcada influencia sobre la estacionalidad del período reproductivo del rebaño (Malpaux y col., 1989).

La sincronización fótica como un sincronizador primario del reloj circadiano es una real adaptación a la vida terrestre. Sin embargo, un individuo puede tener ventajas biológicas importantes si su sistema circadiano es sensible a los estímulos no fóticos (Hastings y col., 1998).

A pesar de no conocerse completamente la función de la glándula pineal en distintos procesos fisiológicos, se puede afirmar que es el principal mediador de la respuesta fisiológica en los ritmos circanales y un poderoso modulador de los ritmos circadianos (Cardinali, 1981).

Esta glándula es la principal interfase entre el ciclo luz-oscuridad ambiental y el sistema nervioso central y endocrino, siendo la secreción de melatonina es el resultado de la situación de iluminación ambiental (Pevet, 1987).

La actimetría es una de las metodologías usadas para el estudio de la actividad motora. Si únicamente se registra la actividad locomotora, se puede clasificar a la especie estudiada en diurnas o nocturnas y se estudian varias especies, se encuentra que la distinción entre animales diurnos y nocturnos no es tan clara. Además de la variabilidad dentro de una especie, los factores intrínsecos del ritmo diario, como la robustez y el índice de diurnidad, afecta la diurnidad o la nocturnidad del ritmo de actividad locomotora. Por lo tanto, los ritmos que muestran un alto índice de robustez y diurnidad más cercano a la separación teórica entre animales nocturnos y diurnos, y los ritmos que muestran baja robustez y alto índice de diurnidad aparecen pobres (Refinetti, 2006).

Entre otras metodologías se encuentran los estudios realizados mediante la observación, por ejemplo, con cámaras fotográficas/filmadoras trampa, donde a los animales se los clasifica, según sus patrones de actividad, en tres categorías: diurnas (-15 % de las observaciones de su actividad fueron en la noche), nocturnos (+85 % de las

observaciones fueron en la noche) y catemerales (individuos que se encuentran intermitentemente activos tanto de noche como de día) (Gómez y col., 2005).

En roedores de superficie *Microtus agrestis* y *M. arvalis*, se observó la existencia de una relación entre el fotoperíodo y la actividad locomotora diaria (Halle y Lehmann, 1987, Lehmann y Halle, 1987). Mientras en otros microtininos los ritmos de actividad no manifestaron correlación con el ciclo diario de luz-oscuridad de 24 h, pudiendo correlacionarse con el tamaño corporal, la calidad de alimento disponible y con la tasa metabólica (Halle y Stensteh, 1994). *Geomys bursarius* presentó poca actividad durante el día, debido a las temperaturas ambientales extremas dentro de la cueva (Benedix 1994). Ratas topas presentaron ritmos circadianos, monofásicos y diurnos (Rado y col., 1991). En roedores subterráneos *Ctenomys talarum* que viven en un ambiente que no está sujeto a fluctuaciones de luz, temperatura y humedad, se observó que la mayoría de los individuos no presentan ritmos marcados en sus actividades locomotoras. Por lo tanto, ni la luz y ni la temperatura ambiental, serían factores determinantes en la sincronización de sus actividades (Luna y col., 2000).

En monos se ha observado que el comportamiento grupal responde a una sincronización social, así cuando se encuentran presentes otros congéneres presentan exactamente el perfil motor del animal dominante del grupo; mientras que cuando se colocaron en jaulas individuales, sin que pudiesen interactuar entre sí, mostraron gran similitud en su actividad motora, descansando durante la noche y moviéndose por el día, pero con diferencias significativas en los perfiles rítmicos (Gruart y col., 2002).

En vacas, caballos, ovejas, cabras y conejos, estudios indicaron un ritmo diario de actividad locomotora. La actividad principal se observó durante la fotofase en ovejas, cabras, vacas y caballos, y durante la escotofase en conejos. La comparación entre estas especies marcó un ritmo diario estable de actividad locomotora en vacas y caballos, mientras que las ovejas, cabras y conejos mostraron un débil ritmo diario de actividad locomotora (Piccione y col., 2010).

La variabilidad de la actividad motora entre especies de mamíferos que difieren en la masa corporal no muestra correlación entre la masa corporal y la cantidad de actividad motora. Sin embargo, en animales de la misma especie que difieren en raza o biotipo, como caballos y ponis, las diferencias sobre la cantidad de toda la actividad motora, podrían ser diferencias físicas (Piccione y col., 2011).

En perro, un estudio anterior mostró que la actividad locomotora exhibe una rítmica diaria robusta en perros (Siwak y col., 2003, Zanghi y col., 2016). Sin embargo, se sabe que los perros son capaces de adaptar sus ritmos de actividad a sus condiciones de vida. La presencia del propietario influyó en la actividad en perros la robustez del ritmo (Siwak y col., 2003).

Se sabe que la consecuencia de la domesticación incluye modificaciones de muchos rasgos que determinan la capacidad de adaptación del animal, incluyendo el comportamiento, la fisiología y la morfología. En la cautividad, muchos comportamientos cambian con respecto a las especies silvestres y son controlados parcialmente por los seres humanos (Piccione y col., 2003).

I.1.4.1. Ritmos de la actividad reposo en felinos

El ciclo de luz/oscuridad es reconocido como la señal más potente para sincronizar el patrón rítmico diario de la actividad locomotora en la mayoría de los organismos. Ya que la luz suprime la actividad locomotora en algunas especies, mientras que promueve la actividad en otras (Enrigh, 1980).

La mayoría de estas especies presentan dos picos de actividad, este patrón se observó en insectos, crustáceos, peces, reptiles, aves y 45 especies diferentes de mamíferos (Aschoff, 1962). Existe un período de inactividad antes de la actividad previa a la aparición de la luz; otro período de inactividad posterior a la actividad inmediata después de la aparición de la oscuridad; ausencia de un claro patrón (diurno o nocturno), aunque con una tendencia nocturna y la presencia de dos bandas de actividad agrupadas sobre la transición de luz a oscuridad (crepuscular) (Randall y col., 1987).

En la literatura científica de felinos, sin embargo, existen sólo unos pocos y contradictorios trabajos cronobiológicos de actividad reposo en gatos domésticos (Piccione y col., 2013; Randall y col., 1987) y escasos en felinos silvestres sudamericanos.

Algunos autores describen a el gato doméstico como diurno (Szymanski, 1919), nocturno (McDonald y Apps, 1978), crepuscular (Kavanau, 1971; Cerutti y col., 2019) y policíclico (Lucas y Serman, 1974). Este comportamiento podría deberse a que los patrones de actividad de los carnívoros en general son influenciados por diferentes factores como: las variaciones de temperatura ambiental (Schmidt-Nielsen, 1983), la interacción con los competidores (Carothers y Jaksic, 1984), el comportamiento social

(Ewer, 1973), la disponibilidad de alimentos (Boulos y Terman, 1980; Johnson y col., 1983; Zielinski, 1988; Parker y col., 2022), y el ciclo de la actividad propio de la presa (Zielinski, 1988) atribuyendo así a las discrepancias encontradas por diferentes autores en los patrones de actividad a que los estudios realizados en gatos se han limitado principalmente a períodos cortos de observación (24 a 48 h) y de adaptación al laboratorio. Actualmente se utilizan métodos de monitoreo que permiten registros constantes y prolongados (Piccione y col., 2013) por lo que la actimetría, fue escogida por ser un método no invasivo, de registro constante, prolongado e indicador fiable de la operatividad del reloj biológico para evaluar el bienestar del animal (Diéz-Noguero, 2002).

En cautiverio, muchos comportamientos cambian respecto a las especies silvestres y están parcialmente controlados por el hombre. La consecuencia de la domesticación incluye modificaciones de muchos rasgos que determinan la capacidad de adaptación de los animales, incluyendo el comportamiento, la fisiología y la morfología (Piccione y col., 2003).

En este grupo taxonómico, algunos autores reportan la presencia de ritmos circadianos y otros proporcionan evidencia y afirmación de que no presentan una organización circadiana (Kuwabara y col., 1986). Un estudio previo realizado sobre gatos domésticos (Piccione y col., 2013) mostró, que la interacción de los gatos con sus propietarios ha modificado la actividad locomotora en esta especie felina, lo que resulta en ausencia de ritmicidad diaria, situación opuesta a lo demostrado en perros (Siwak y col., 2003; Widenhorn, 2016).

Existen pruebas de que el patrón que muestran los animales está fuertemente influenciado por diferentes factores tales como la interacción con los competidores, el comportamiento social y la disponibilidad de alimentos. Piccione y col., (2013) en un experimento con *F. catus*, estudio la actividad en dos grupos de gatos con diferente influencia antrópica, observando que la actividad de los animales estaba relacionada a los hábitos de las personas con quién interactuaban. Esto puede ser causa de cambios en la fase activa diurna/nocturna, generar falsos ritmos (Hilmer y col., 2010), o la ausencia del ritmo (Piccione y col., 2013).

En felinos silvestres, cada especie hace uso del tiempo de acuerdo a diferentes factores, como lo son: patrones de alimentación (Scognamillo y col., 2003), temperatura (Hernández-Saint Martín y col., 2013), disturbios naturales y perturbaciones humanas

(Paviolo y col., 2009), depredadores, codepredadores (Scognamillo y col., 2003), presas (Carrillo y col., 2009) e inclusive algunos estudios han encontrado modificaciones en los patrones de actividad de algunas poblaciones silvestres de felinos de acuerdo a la disponibilidad de presas (Sunquist y Sunquist, 2002).

I.1.5. Implicancias de la actimetría en medicina veterinaria

La actimetría (o actigrafía) es un método nada invasivo para estudiar el patrón actividad-reposo y guarda, evidentemente, una estrecha relación con el patrón de sueño, ya que durante el sueño la actividad es mucho menor (casi nula) y menos variable que durante la vigilia. Para el registro de la actividad física se utilizan actímetros (o actígrafos) colocados en varios lugares, por ejemplo, en el cuello, donde se sabe que en animales es la más precisa y que su estandarización es posible y no es probable que afecte la actividad del sensor (Piccione y col., 2007).

Aunque el método más común es la monitorización de la actividad en la muñeca, los sistemas que lo miden en el brazo se están haciendo más frecuentes. La mayoría de los sistemas registran cuentas de actividad, algunos añaden información de cuánto se ha desplazado el acelerómetro entre un movimiento y el siguiente, unos pocos informan además de cuánto tiempo ha estado el individuo moviéndose en el intervalo entre una medida y la siguiente (Ortíz-Tudela y col., 2010).

El mayor problema de la actimetría reside en que la inmensa mayoría de los dispositivos comerciales pre procesan la información registrada, de forma que no se puede acceder a los datos reales de actividad del sujeto sino a la interpretación que de ellos realiza el software del fabricante (Touitou y Selmaoui, 2012).

Al igual que todos los ritmos circadianos, la actividad está sujeta a la influencia de multitud de variables, incluyendo situaciones externas que alteran el registro como pueden ser las vibraciones, el movimiento del entorno o a la retirada voluntaria del sensor. Por ello, su registro debe ser suficientemente largo (al menos 5-7 días), pero a pesar de estas desventajas, se han convertido en método de elección para evaluar trastornos circadianos del sueño (Van Someren, 2000).

I.2. Felinos

Los primeros carnívoros de apariencia felina surgieron hace 35 millones de años, durante el Oligoceno. El largo proceso de diversificación de aquellos antepasados dio origen no solo a los felinos contemporáneos sino también a otros grupos tan

espectaculares como los tigres diente de sable, actualmente extintos. Debido a las técnicas para el análisis del ADN se ha construido el árbol genealógico de los félidos, partiendo del hecho de que todos los felinos actuales descienden de un depredador similar a la pantera, el cual rondaba por el sudeste asiático hace 10,8 millones de años, luego se procedió a la determinación de las ramificaciones del árbol, las cuales se determinaron después de realizar una comparación de la secuencia del ADN de 30 genes en las especies de felinos que existen actualmente y el momento en el cual divergieron las diferentes especies unas de otras, esto se logró gracias al método del reloj molecular; ahora bien, la recreación de la cronología con sus bifurcaciones se dio a partir del registro fósil (Don y DeeAnn, 2005).

El producto de la investigación antes mencionada, no sólo permitió comprender cuándo los felinos depredadores se radicaron en todos los continentes sino también sus rutas migratorias (Wilson y Mittermeier, 2009).

La comparación entre las secuencias genéticas permitió que se estableciera el orden de aparición, y además que se pudiera hacer una identificación de los linajes, los cuales se dividen en ocho grupos que han sido definidos, además del análisis molecular, por características morfológicas, biológicas y fisiológicas propias del mismo linaje (Johnson, 2006).

En cuanto a la migración y las especies que se originaron; el primer grupo desciende del “*Pseudaelurus*”, originó el linaje *Panthera*, que en el presente abarca a los felinos con capacidad de rugir de gran tamaño, incluyendo a su paso a las dos especies que existen de pantera nebulosa, estos animales de tamaño mediano a grande suelen pesar de quince a trescientos cincuenta kilogramos, se distribuyen por todo el planeta; se caracterizan por ser depredadores dominantes en cualquier ecosistema (Wilson y Mittermeier, 2009).

Un segundo grupo se presentó aproximadamente 1,4 millones de años después de esta primera especie, en el continente de Asia, el cual abrió el linaje del gato bayo; hoy en día está integrado por tres pequeños felinos que evolucionaron y que aún viven en el suroeste de Asia éstos son animales de tamaño reducido a mediano, pesan entre dos a dieciséis kilogramos y rondan en la selva subtropical del sudeste asiático (Stephen y col. 2007; Wilson y Mittermeier, 2009; Seidensticker y Lumpkin, 1992).

El tercer grupo originado fue el linaje del Caracal, actualmente es representado por cuatro especies de felinos, estos son de tamaño mediano, su peso oscila entre 1,5 a 16

kilogramos, sus antecesores se desplazaron hacia África hace aproximadamente ocho u once millones de años; son pioneros entonces de la primera migración intercontinental, es de suma importancia tener en cuenta que el nivel del mar se redujo sesenta metros por debajo del nivel que se conoce hoy en día; debido a esto la península Arábiga y África quedaron conectados por puentes de tierra en los extremos del mar rojo y gracias a esto la migración hacia África fue de más fácil trayectoria (Seidensticker y Lumpkin, 1992).

Los felinos emigran por instinto; cada vez que uno alcanza la adolescencia, los machos y en algunas ocasiones las hembras, emprender un viaje que los aleja del área natal; debido a la gran cantidad de felinos que emigran, estos necesitan cada vez más espacio para expandirse; además de esto, la necesidad de perseguir a las presas que también migran ya sean por condiciones climáticas, o por instintos natos, podría explicar el por qué los felinos lograron colonizar todos los continentes (Don y DeeAnn, 2005).

Gran parte de lo anterior se concretó con los felinos domésticos, animales que viven en el entorno social y que se esparcen a lo largo y ancho del mundo, estos animales emergieron de la selva para asentarse entonces en los hogares de las personas; su historia yace de los inmensos y a simple vista interminables bosques y desiertos de la cuenca mediterránea, para ese lado del mundo, fueron naciendo pequeñas cantidades de felinos demasiado pequeños, quienes no pesaban más de diez kilogramos, con razas tales como el gato de los pantanos del este asiático, el gato de pies negros africanos, el gato de arenas de Oriente medio y una curiosa y particular especie de gatos salvajes de las cuales se desprende otras cuatro especies que fueron reconocidas, la europea, centroasiática, de China y del Oriente próximo y gracias a una de esas subespecies salvajes se llevó a cabo la domesticación del gato (O'Brien y Johnson, 2007).

Los felinos modernos, mamíferos placentarios, conforman un grupo particular de carnívoros, que apareció en la faz de la tierra hace unos 13 ó 14 millones de años. Pese a su diversidad y amplia distribución (solo faltan en Australasia y Antártida), las 37 especies que componen el grupo comparten un hábito singular: una dieta casi exclusivamente carnívora. Su dependencia de la carne, fuente de proteínas, es tal que hasta se los describe como hipercarnívoros. La necesidad común de acechar, comportamiento casi uniforme entre especies desde el poderoso tigre siberiano, hasta el diminuto gato de patas negras. Su belleza, fuerza, agilidad y destreza han cautivado desde siempre al hombre, que los convirtió en dioses, símbolos de poder e íconos estéticos (Don y DeeAnn, 2005).

Su anatomía es reflejo de los hábitos depredadores, cada pieza corporal parece diseñada para garantizar éxito en la cacería. El rostro corto y los ojos grandes al frente les conceden una visión binocular de excelencia captando un amplio abanico de condiciones lumínicas debido a una retina con gran cantidad de bastones (células fotosensibles) y a una estructura reflectiva conocida como *tapetum lucidum*, ubicada por detrás de aquella, que actúa como espejo y permite aprovechar la luz con mayor eficacia (Kitchener, 1991).

Tienen menos dientes que otros carnívoros (entre 28 y 30) aunque altamente especializados y dispuestos sobre una corta mandíbula para aumentar la fuerza de mordida. Bigotes desarrollados que brindan información útil para manipular las presas de manera segura y con una lengua cubierta de papilas afinadas y curvadas hacia adentro, adecuadas para lacerar y retener la comida dentro de la boca y extraer la suciedad del pelaje (Johnson, 2006).

Para matar una presa de tamaño pequeño acostumbran emplear un mordisco certero en la base del cráneo, pero para las de porte mayor acuden a la asfixia (una mordedura en la garganta o en el hocico que obstruye el paso del aire), cabe resaltar que son cazadores instintivos y, si se les presenta la oportunidad matarán más animales de los que pueden consumir (Chávez y Ceballos, 2006).

También poseen cuerpo esbelto, columna vertebral flexible y extremidades largas de cinco dedos en miembro anterior y cuatro en posterior con garras retractiles (excepto una especie: Guepardo), filosas curvas y comprimidas lateralmente que les permite sujetar firmemente las presa mientras asestan el mordisco fatal (Parera, 2002).

La mayoría de las especies suma a este equipamiento una larga cola, que sirve para mantener el equilibrio cuando de correr o trepar se trata y comunicar estados de ánimo o posición social mediante el lenguaje corporal (Pereira y Aprile, 2012).

Todos son digitígrados (caminan sobre sus dedos) condición que les favorece el sigilo y la rapidez, sumado a almohadillas plantares suaves y mullidas. Su sistema digestivo es corto lo que implica menos peso a la hora de acelerar la carrera (Lavorde, 2016).

Destacando en su anatomía osteológica al hueso hioides el cual dependiendo si su osificación es completa o no, divide a la familia Felidae en la SubFamamilia Felinae (especies que ronronean, no rugen) de osificación completa y la Pantherinae (las que rugen) de osificación parcial (Bárcenas, 2010).

Pero nuevos estudios afirman que la capacidad de rugir se debe a adaptaciones morfológicas, sobre todo en la laringe y en las cuerdas vocales. El leopardo de las nieves, (*Panthera uncia*), posee igualmente el hueso hioides semi-osificado, pero no en el mismo grado de desarrollo de las adaptaciones en la laringe y las cuerdas vocales, por lo que es incapaz de rugir (Lavorde, 2016).

Sus pelajes son con diseños usualmente intrincados, que oficia de camuflaje que en regiones frondosas suelen lucir una rutilante gama de colores y diseños que incluyen puntos, manchas, rayas, rosetas e incluso, ocelos. La función de estos ornatos no es otra que alterar al contorno de los individuos en las cambiantes condiciones de la luz del bosque y/o monte a fin de que pasen desapercibidos. En cambio, los que viven en áreas abiertas presentan un pelaje más uniforme y de colores más apagados, sumado a lo antes dicho en cuanto al pelaje se le adiciona la presencia del melanismo de mayor o menor intensidad del color negro en todas las especies (Pereira y Aprile, 2012).

I.2.1. Felino doméstico

Felis silvestris catus (Linnaeus, 1758).

Es una subespecie de mamífero carnívoro de la familia Felidae. La especie presenta subespecies: como el gato montés europeo (*Felis silvestris silvestris*), el gato salvaje asiático (*Felis silvestris ornata*), el gato salvaje africano (*Felis silvestris lybica*) y el gato doméstico (*Felis silvestris catus*); este último considerado con ese nombre en relación a la actividad humana, vulgarmente se lo conoce como "gato" y su nombre científico en la actualidad es aceptado también como su forma abreviada de *Felis catus* (Vitoux, 2008).

El gato está en convivencia cercana al ser humano desde hace unos 9500 años, periodo superior al estimado anteriormente, que oscilaba entre 3500 y 8000 años. Con 100 razas oficialmente reconocidas por las distintas federaciones internacionales, algunas sin pelo o incluso sin cola, como resultado de mutaciones genéticas y años de selección artificial, y existen en una amplia variedad de colores (Pickrell, 2004).

Son depredadores por naturaleza, siendo sus presas potenciales más de cien especies diferentes de animales. Son capaces de asimilar algunos conceptos, y ciertos ejemplares han sido entrenados para manipular mecanismos simples. Se comunican principalmente a través del maullido; también con gemidos, gruñidos y con diferentes vocalizaciones, además del lenguaje corporal (Vitoux, 2008).

Sin embargo, al tratarse de una subespecie puede intercambiar, y de hecho lo hace, material genético con otras subespecies de *Felis silvestris*. Se ha detectado hibridación con el gato montés europeo. Esta hibridación masiva se considera la principal amenaza para la conservación de las variantes silvestres (Li, y col., 2005).

También, de forma excepcional, se han obtenido híbridos fértiles con gatos silvestres fuera de la especie; en la década de 1960, la criadora Jean Mill comenzó un programa de cría cruzando gatos domésticos con un ejemplar hembra de *Prionailurus bengalensis* y obtuvo tras diversos cruces la actual raza de gato bengalí (Pickrell, 2004).

Debido a su domesticación relativamente reciente y a la ausencia de una fuerte selección para las características físicas específicas a diferencia de muchos otros mamíferos domésticos, pueden vivir en ambientes silvestres formando pequeñas colonias relacionándose con otros gatos monteses y los seres humanos no controlan el suministro de alimentos o la cría (Driscoll, y col., 2007).

Etológicamente, los gatos domésticos ven a los humanos como a un sustituto de sus madres, viviendo una especie de prolongación durante su madurez de la época en la que son cachorros (Vitoux, 2008).

En líneas generales, estos animales pueden ser, *Solitarios*: Individuos que no forman relaciones sociales duraderas, viviendo la mayor parte de sus vidas en una condición solitaria sin formar parejas. *Asociales*: Individuos que no entran en interacciones sociales con otros, evitan el contacto con miembros de la misma especie, establecen métodos de caza en solitario, sólo entran en interacciones sociales durante la época de celo. *Agregarios*: Individuos que se reúnen alrededor de un recurso común como alimento y agua, no existe una organización interna que provoque proximidad entre los individuos ni conductas de cooperación social. *Sociales*: Individuos que forman parejas duraderas y viven en grupos con sociedades relativamente estables a largo plazo, miembros de un grupo social exhiben reconocimiento individual, conductas de cooperación y una comunicación recíproca (Horwitz y Heath, 2002).

Sin embargo, Vitoux (2008) establece, que en estado salvaje el gato es un animal muy social, que llega a establecer colonias más o menos jerarquizadas, capaces de formar lazos sociales, tanto con miembros de su especie, como con el humano. Es un animal cazador y los machos marcan el territorio orinando.

En cuanto a la reproducción, presentan apareamiento poliándrico, los machos alcanzan la madurez sexual a los 6-7 meses; las hembras en un tiempo de entre 4-5 meses, con estros a lo largo de todo el año, que suelen durar de cuatro a siete días, con ovulación inducida y la gestación dura 65-67 días. En la camada pueden aparecer de 1 a 10 crías, manteniéndose con la madre al menos 30 días (Wozencraft, 2005).

Pesan entre 2,5 y 7 kg; sin embargo, algunas razas se pueden exceder los 11,3 kilogramos (Kingdon, 1988).

Los machos tienen una esperanza de vida de entre 12 y 14 años, mientras que las hembras suelen vivir uno o dos años más. Los gatos, como la mayoría de los felinos, poseen una extraordinaria agilidad para su relación tamaño/peso corporal (Wozencraft, 2005).

Con respecto al color del pelaje, pueden ser de un solo color, de dos colores, o bien pueden tener tres colores combinados. Los gatos tricolores o de hasta cuatro colores son exclusivamente hembras, o en machos que tengan por anomalía genética dos cromosomas X (machos XXY), lo que habitualmente produce un macho estéril (Li, y col., 2005).

Los gatos conservan la energía durmiendo más que cualquier otro animal, especialmente a medida que envejecen. Es común en ellos las largas siestas, usualmente de 13 a 14 horas como promedio de duración (Kahn, y col., 2007). Algunos pueden dormir hasta 20 horas (Kahn, y col., 2007).

Debido a su naturaleza nocturna, frecuentemente entran en un período de hiperactividad y "alegría" por la tarde, apodado vulgarmente como "locura de la tarde", "locura de la noche", "la hora del gato loco" o "demencia de media hora" por algunos científicos. Su temperamento puede variar dependiendo de la raza y la sociabilidad del animal. Los de pelo corto tienden a ser delgados y activos, mientras que los de pelo largo generalmente son más pesados y menos enérgicos (Hoffman, 2014).

Normalmente, su temperatura corporal ronda entre los 38 y 39 °C. Se considera que tiene fiebre si su temperatura es mayor a los 39,5 °C, o baja (hipotermia) si es menor a los 37,5 °C. Comparativamente, los humanos tienen una temperatura corporal aproximada de 36,9 °C. El ritmo cardíaco de un gato doméstico normalmente se encuentra entre los 120 y máximo de 220 latidos por minuto, dependiendo ampliamente de cuán excitado está el animal. Cuando descansa, en promedio, el ritmo cardíaco oscila entre los 150 y 180 latidos por minuto (Kahn, y col., 2007).

Sus sentidos del olfato y oído son superiores en muchos aspectos a los del ser humano. Estos, junto con avanzados receptores de la visión, gusto y tacto, lo hacen uno de los mamíferos con un sistema sensorial más sofisticado (Nowak, 1997).

Su visión es superior durante la noche a la de los humanos, e inferior a la de estos durante el día. Como los perros, poseen un *tapetum lucidum* que refleja la luz adicional hacia la retina. Aunque el *tapetum lucidum* le otorga la capacidad de ver con poca luz, parece reducir su precisión visual (Wozencraft, 2005).

El gato tiene la capacidad de utilizar al máximo la tenue luz visible y además existe la certeza de que pueden ver en el infrarrojo cercano. Posee un campo visual de 200°, mientras que en los humanos es de 180°, esto nos permite ver objetos de una manera definida a una distancia de entre 30 y 60 metros. Necesitan sólo el 17% de la cantidad de luz de la que tienen los humanos para distinguir objetos en la oscuridad (Wainwright, 2002). Como la mayoría de los depredadores, sus ojos se ubican frontalmente, sacrificando algunos grados del campo visual para ganar percepción de profundidad. Utilizando dos imágenes del mismo objeto proyectadas en la retina desde diferentes ángulos, triangula la distancia hacia un objeto con un alto grado de precisión, visión estereoscópica (Dewey, 2005).

Pueden diferenciar ciertos colores, perciben el color verde y son sensibles a longitudes de onda en el rango azul-violeta y amarillo-verde (Nowak, 1997); no obstante, se cree que los gatos no pueden ver los colores con mucha definición y solamente pueden percibirlos a una distancia corta (Pino, 2013). Los felinos en cautividad pueden aprender a distinguir los colores, pero sólo después de un extenso entrenamiento, por lo que se cree que el color prácticamente carece de sentido en estado salvaje (Wainwright, 2002). También tienen un sistema de percepción dicromático (dos tipos de conos), de forma que dentro del ámbito de colores no pueden ver el rojo, y una parte del espectro verde es indistinguible del blanco (Hugues y col., 2008).

Los humanos y los gatos poseen un rango de audición similar. Sin embargo, los gatos pueden oír sonidos a tonos más agudos, incluso mejor que los perros. Pueden escuchar 2 octavas más alto que los humanos y una octava y media más que los perros (Montague, y col., 2014). Aunque su capacidad para escuchar sonidos agudos también desciende con la edad). Esta habilidad les ayuda a detectar los sonidos ultrasónicos hechos

por roedores, la presa básica de muchas especies. El ultrasonido no viaja muy lejos, por lo que las orejas grandes, giratorias son útiles como amplificadores (Wainwright, 2002).

El sentido del olfato en el gato doméstico es catorce veces más fino que el del humano, además de poseer el doble de células olfativas en sus narices que una persona promedio. También poseen un órgano sensitivo en el paladar llamado órgano de Jacobson u órgano vomeronasal. Utiliza un movimiento facial característico llamado reflejo de Flehmen para enviar compuestos químicos a este órgano (Dewey, 2005).

Poseen cerdas sensitivas denominadas "vibrisas" en el labio superior y algunos en las mejillas, sobre los ojos y en el mentón. Eventualmente, estas cerdas también pueden encontrarse en la muñeca y las cejas. En el cerebro, cada vibrisa tiene asignado un barril, el cual es un conjunto de neuronas corticales morfológicamente relacionadas con una columna cortical funcional (Cuatrecasas, 2011).

De acuerdo con la revista National Geographic del 8 de diciembre de 2005, no pueden percibir el sabor dulce de los alimentos debido a la falta de un gen receptor. Algunos científicos creen que esta característica está relacionada con su dieta, la cual es naturalmente alta en proteínas; sin embargo, todavía es incierta la causa o el resultado de esta particularidad (Gill, 2009).

El maullido es el sonido típico que caracteriza a un gato. Usualmente vocalizan indicando sufrimiento, solicitando atención humana (por ejemplo, para ser alimentados) o como un saludo. Algunos vocalizan cuantiosamente, mientras que otros raramente lo hacen. Los gatos domésticos maúllan mucho más que los salvajes ya que es una de sus formas de llamar la atención. Existen varios tipos de maullidos (Lowe, y col., 2000) considerados normales, pero el maullido asociado a conductas estereotipadas, es considerado un signo patológico (Richards, 2012).

Los gatos como animales domesticados realizan varios tipos de ronroneo. Dos de los más importantes son: el ronroneo que muestra agradecimiento y el ronroneo anticipativo. El ronroneo que muestra agradecimiento se dirige a aquella persona que le ha proporcionado una sensación de placer y bienestar. El ronroneo anticipativo se produce cuando el gato quiere obtener lo que desea y ha aprendido que mediante este sonido puede manipular al ser humano (Montague, y col., 2014).

Puede ronronear, indicando típicamente que el animal está bajo un estado de placidez. Sin embargo, también puede significar que está angustiado, afligido o

experimentando dolor. Ronronean ante la presencia de otros gatos. Existen muchas teorías que compiten por la explicación de cómo ronronean, sin embargo, actualmente se cree que el ronroneo es el resultado de impulsos rítmicos hacia su laringe (Ring y Romhany, 1999).

Puede ronronear y maullar simultáneamente, especialmente aquellos que vocalizan copiosamente. Adicionalmente al ronroneo, en estado de relajación pueden parpadear lentamente o cerrar parcialmente sus ojos, indicando tranquilidad y serenidad ante una situación determinada (Richards, 2012).

Cada gato tiene una forma de ronronear diferente, puesto que la vocalización es individual y, por ello, cada gato tendrá una forma de ronronear muy diferenciada tanto entre especies, como en gatos de la misma familia (Hoffman, 2014).

La mayoría gruñe, bufar, sisea o silba cuando están enfadados o en peligro. Algunos pueden gorjear cuando observan a una presa o expresando interés en un objeto cercano. Cuando el sonido es dirigido hacia una presa fuera de alcance, no se sabe si es un sonido amenazador, una expresión de frustración o un intento de imitar la llamada de un ave (Richards, 2012). Un estudio, reporta que este sonido es un "comportamiento de ensayo" en el cual el gato anticipa o practica cómo matar a su presa, ya que el sonido usualmente acompaña un movimiento de la mandíbula similar al que utilizan para matar a su presa (Bradshaw, 2013).

Su dieta y posibilidades de caza van en relación a su tamaño, los gatos domésticos son depredadores muy eficaces. Pueden emboscar y abalanzarse sobre distintos vertebrados usando tácticas similares a los leopardos, pumas, y tigres; es entonces cuando asestan la mordida letal con sus largos dientes caninos que rompen la médula espinal de la víctima, o la asfixia comprimiendo su tráquea (Guilford, 1994).

Un resultado de este proceso de adaptación a la vida exclusivamente carnívora es que los gatos son incapaces de sintetizar ciertos ácidos grasos esenciales. Esto ha llevado a sugerir que los gatos utilizan una vía, aún desconocida, para generar estos ácidos grasos esenciales para el desarrollo normal de la salud y la reproducción (Rousseaux, y col., 1986).

Los ejemplares bien alimentados pueden cazar y matar aves, ratones, ratas, lagartos y otros pequeños animales en las inmediaciones, para luego mostrar el trofeo de caza a sus dueños. El motivo por el cual lo hacen, se cree que esta acción está relacionada con

los comportamientos de creación de lazos afectivos. Es probable que esperen ser elogiados por su contribución simbólica al grupo. Se sabe que, en la vida salvaje, incluso un macho puede compartir su caza con miembros de su familia. El obsequio de piezas por parte de un animal bien alimentado puede ser usual, e interpretarse como un gesto de cariño y familiaridad (Guilford, 1994).

Los gatos domésticos comen poca materia vegetal en relación a las especies silvestres. Sin embargo, es común que ocasionalmente suplementen su dieta carnívora con pequeñas cantidades de pasto y otras plantas para mejorar el tránsito digestivo y obtener ciertas vitaminas ausentes de la carne. Todos los felinos poseen una característica genética que les impide percibir los gustos dulces debido, en gran parte, a sus hábitos alimenticios y su aversión a los frutos (Rousseaux, y col., 1986).

I.2.2. Felinos silvestres sudamericanos

Los felinos silvestres desempeñan un papel ecológico primordial, ya que controlan las densidades poblacionales de sus presas; sin embargo, cada vez es más frecuente el reporte de ganado doméstico depredado por felinos en los alrededores de las comunidades y en los potreros cercanos al borde de los bosques tropicales de la región, razón por la cual muchos campesinos y ganaderos eliminan a estos felinos del lugar (Miller y Rabinowitz, 2002).

De las treinta y siete especies de felinos silvestres que pueblan el planeta, doce viven en América, dos de ellas son exclusivas de Norteamérica como son el Lince Canadiense (*Lynx canadensis*) y el Lince Rojo (*Lynx rufus*) y el resto de ellas habitan en Sudamérica. Estas representan a los tres de los ocho linajes o líneas evolutivas en que se diversificaron los felinos modernos (Lavorde, 2016). Los representantes actuales de dichas líneas son:

El Yaguareté o Yaguareté (*Panthera onca*) carnívoro tope por excelencia del subcontinente, es el único representante local del linaje de las panteras, grupo que comparte entre otras con el León (*Panthera leo*), el Tigre (*Panthera tigris*), el Leopardo (*Panthera pardus*) y el Leopardo de las Nieves (*Panthera uncina*) (Sunquist y Sunquist, 2002).

El Puma (*Puma concolor*) encabeza otro de los linajes, del que también forma parte el Jaguarundí, Jaguarundí, Gato Moro, Gato Eyra o también llamado Gato colorado

(*Puma yagouaroundi*) y, llamativamente, el Guepardo o Cheetah (*Acinonyx jubatus*) del hemisferio oriental (Kitchener, 1991).

La tercera línea evolutiva está compuesta por siete especies incluidas en el género *Leopardus*, con el Ocelote u Gato Onza (*Leopardus pardalis*) como especie bandera. Este linaje es el más asociado al subcontinente, ya que está compuesto por cuatro especies de distribución exclusivamente sudamericanas, como ser: el Gato Montés (*Leopardus geoffroyi*), el Gato del Pajonal (*Leopardus colocolo*), el Gato Huiña (*Leopardus guigna*) y el Gato Andino (*Leopardus jacobita*). Además, hay tres especies que, a lo sumo alcanzan el sur de América del norte: el Ocelote (*Leopardus pardalis*), el Gato Margay (*Leopardus wiedii*) y el Gato Tirica (*Leopardus tigrinus*) (Vaccaro y Canevari, 2007).

La distribución de tamaños corporales en los felinos de Sudamérica resulta única. Sólo dos revistan entre los grandes gatos (mayores de quince kilos): el Yaguareté y el Puma. Hay un peso mediano: el Ocelote. Y los siete restantes son de porte pequeño (menores de siete kilos): Tal cantidad de felinos chicos duplica casi a la existente en África, aunque queda por debajo de su correlato asiático (Miller y Everett, 1986).

Las características ecológicas de los felinos sudamericanos también resultan dispares y permiten conformar tres conjuntos bien definidos. El primero está integrado por especies especialistas, ligado a una o pocas eco-regiones, como el Yaguareté, el Gato Huiña y el Andino. El segundo, por especies con requerimientos menos estrictos y distribución más amplia (por ejemplo, el Ocelote, el Margay y el Tirica). Y, por último, por especies más generalistas y de amplia cobertura geográfica, entre las que revistan el Puma, el Yaguarundí, el Gato Montés y el de Pajonal (Di Bitetti y col., 2006).

En Argentina, se encuentran distribuidas las diez especies de felinos sudamericanos (Figura 4), siendo el único país con esta característica (Parera, 2002). Ocho de estas especies son felinos pequeños (*Leopardus pardalis*, *L. geoffroyi*, *L. colocolo*, *L. guigna*, *L. tigrinus*, *L. wiedii*, *L. jacobita* y *Puma yagouaroundi*) y su historia natural es pobremente conocida (Vaccaro y Canevari, 2007; Pereira y Aprile, 2012), entre los cuales el Gato Andino (*Leopardus jacobita*) y Gato Huiña (*Leopardus guigna*) no se encuentran en cautiverio en ninguna Institución Faunística del país (WAZA, 2017).

El resto de estas especies de felinos está representada en cautiverio con números dispares y oscilantes debido a que muchos de ellos ingresan a los centros resguardo de animales silvestres por tenencia ilegal de particulares, decomisos de tráfico ilegal de

fauna, atropellamientos, traslocaciones, rescate de catástrofes ambientales, etc., lo cual son devueltos a sus hábitats luego de su rehabilitación, a excepción de los grandes felinos, Yaguareté (*Panthera onca*) y Puma (*Puma concolor*) ya que su liberación es más limitada a consecuencia del conflicto con humanos (Lucherini y col., 2008a) y su ganado (Chebez, 2008).



Figura 4. Especies de felinos silvestres presentes en Argentina.

En cuanto a la conservación de estos carnívoros, cabe resaltar que éstos son un componente esencial para la estructuración de las comunidades naturales (Aranda, 2000) influyendo ampliamente sobre las poblaciones de sus especies presas, regulando su distribución, abundancia y previniendo la monopolización de los recursos disponibles; con lo cual impactan fuertemente sobre la estructura de las comunidades y su biodiversidad (Valenzuela-Galván y col., 2008; Davis y col., 2010; Steneck, 2010).

Los felinos enfrentan en la actualidad distintos problemas de conservación que van desde la pérdida de hábitat y la caza ilegal hasta la declinación de sus presas naturales y el atropellamiento en carreteras (Pautasso, 2008).

Otros agentes de mortalidad como las enfermedades infecciosas o la hibridación podrían constituir igualmente un problema serio para algunas especies. Varios proyectos de conservación desarrollados actualmente en el país focalizan en el gato montés, en tanto que un proyecto transnacional de conservación tiene al gato andino en el centro de sus acciones y una iniciativa regional tiende a favorecer la conservación de la huiña en los bosques patagónicos. En el plano ex situ, aún no se han realizado medidas concretas con implicancias para la conservación de estos depredadores (Scognamillo y col., 2002).

En los últimos años se evidencia una mayor interacción de los organismos estatales con injerencia en la conservación de la vida silvestres e instituciones académicas y ONGs ambientalistas, lo que podría estar sentando las bases para acciones coordinadas que se traduzcan en planes y estrategias de conservación de estos vertebrados en el corto plazo (Pereira, y col., 2011; WAZA, 2017).

Algunos felinos como el ocelote, puma y yagouareté, son especies focales en los procesos de conservación, debido a que sus amplios requerimientos de hábitat y su sensibilidad a las presiones antrópica, les confieren una gran importancia como especies paraguas, clave o indicadoras de la calidad ambiental (Moreno-Ruiz, 2006; Dalerum y col., 2008).

Por otra parte, las especies medianas de felinos como *Lynx rufus*, *Leopardus pardalis*, *Leopardus wiedii* y *Puma yagouaroundi*, son importantes depredadores de una gran variedad de especies de vertebrados terrestres (De Villa-Meza y col., 2002; Di Bitetti y col., 2006; Bárcenas, 2010) y por tanto son reguladores de éstas poblaciones (Vanderhoff y col., 2011).

En general, como se expresó anteriormente, los felinos desempeñan una importante función en los procesos ecológicos de los hábitat que utilizan (Miller y Rabinowitz, 2002; Di Bitetti y col., 2008), por lo que se pueden utilizar como una valiosa herramienta en los procesos de conservación de la biodiversidad. Por estas razones la protección de las especies de felinos beneficiará la presencia de otras especies simpátricas, de distribución y requerimientos más restringidos (Davis y col., 2010).

Además, son especies particularmente carismáticas y emblemáticas (“especie bandera”) que pueden incrementar la probabilidad de lograr metas de conservación en toda una región (Moreno y col., 2006).

En este sentido los felinos silvestres, son importantes agentes de cambio en los sistemas naturales, y deben ser una pieza muy valiosa en el cambio de estrategias para la conservación, ya que su extinción conlleva a una alteración en los ecosistemas (Miller y Rabinowitz, 2002).

Es importante mencionar que la estrategia más relevante de conservación, las áreas naturales protegidas, difícilmente pueden garantizar la permanencia de los grandes depredadores, debido a que sus características actuales son incapaces de mantener poblaciones viables de estos organismos (Craigie y col., 2010).

Sin embargo, las áreas naturales protegidas han sido establecidas principalmente para proteger lugares con ciertas características paisajísticas, o por intereses políticos y/o económicos y no por la presencia de especies importantes o por la diversidad biológica con la que cuentan (Hernández-Huerta, 1992) por lo que es necesario un cambio de estrategia en este sentido. Uno de los mayores retos para la conservación de los felinos silvestres, se debe al escaso conocimiento sobre aspectos claves de su biología, distribución, de las características de sus poblaciones, y el hábitat disponible para mantener poblaciones viables a mediano y largo plazo (Haines y col., 2006).

Además existe un sesgo de información hacia las especies carismáticas y de mayor tamaño, dejando de lado a las especies medianas con rangos de distribución pequeños, quienes suelen ser las más afectadas y amenazadas por las actividades humanas (Brodie, 2009).

La caza de animales silvestres fue señalada como la principal causa de disminución o extinción local de muchas especies de mamíferos grandes. La densidad de los grandes felinos estuvo correlacionada negativamente con la presión de caza (Paviolo y col., 2009).

Las características biológicas y de comportamiento de la mayoría de los felinos (grandes áreas de actividad, consumo de presas vivas una baja tasa reproductiva, etc.) por si solas representan serios problemas a la hora de establecer estrategias de conservación; pero adicionalmente enfrentan otros factores que afectan su sobrevivencia entre ellos, la pérdida del hábitat y la cacería ilegal de sus presas y de los propios felinos, de los cuales se comercializa ilegalmente tanto a ejemplares como algunos de sus derivados (Núñez y col., 2002).

También con frecuencia se considera a los felinos como especies "dañinas" que depredan ganado; y mascotas; motivos por los que han sido perseguidos y sacrificados constantemente, lo que ha llevado a que estén en alguna categoría de riesgo (Steneck, 2010).

Dentro de la afirmación anterior, el Yaguareté, felino de América más estudiado, se cree que existen menos de 300 yaguaretéés adultos en todo Argentina, en tres poblaciones aisladas a lo largo de seis provincias: menos de 55 ejemplares en el Bosque Atlántico de Misiones, entre 100 y 200 en la eco-región de las Yungas y probablemente no más de 25 en la eco-región del Chaco (Chebez, 2008).

Estos números representarían menos del 1 % de la población media histórica de 35.000 individuos que estimamos podría haber existido hace unos pocos cientos de años en el país. Un análisis de viabilidad de la población del Bosque Atlántico sugiere que, si no se reduce la caza ilegal de yaguaretés y sus presas, existe una alta probabilidad (>90%) de que la especie desaparezca en los próximos 50 años. Otros análisis sugieren que el yaguareté podría desaparecer de Argentina en las próximas décadas si no se implementan con urgencia medidas de conservación (Di Bitetti y col., 2016).

La clasificación del estado de conservación, para cada caso, la realizan la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) y la Convención Internacional para el Tratado de Especies Amenazadas de Flora y Fauna CITES).

La primera, IUCN (World Conservation Union) es la red de trabajo en Conservación más importante y más grande del mundo. La Lista Roja de Especies Amenazadas de la IUCN ofrece información sobre la taxonomía, distribución y estado de conservación de especies que han sido evaluadas por las Categorías y Criterios de la Lista Roja. Estas categorías y criterios pretenden establecer un sistema sencillo de clasificación de especies con alto riesgo de extinción global. A continuación se detallan las categorías en las que se incluyen especies de felinos sudamericanos. EN PELIGRO (EN=ENDANGERED): especie enfrentada a un riesgo muy alto de extinción en estado salvaje. VULNERABLE (VU=VULNERABLE): especie enfrentada a un riesgo alto de extinción en estado salvaje. CASI AMENAZADO (NT=NEAR THREATENED): especie evaluada según los criterios y no satisface, actualmente, los criterios para En Peligro Crítico, En Peligro o Vulnerable; pero está próximo a satisfacer los criterios, o posiblemente los satisfaga, en el futuro cercano. PREOCUPACIÓN MENOR (LC=LEAST CONCERN): especie evaluada según los criterios y no satisface, actualmente, los criterios para En Peligro Crítico, En Peligro, Vulnerable o Casi Amenazado. Se incluyen en esta categoría taxones abundantes y de amplia distribución (UICN, 2017).

La segunda, CITES (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora) es un acuerdo internacional entre gobiernos, que pretende asegurar que el comercio internacional de especies de animales salvajes y plantas, no amenace su supervivencia. Las especies incluidas en CITES están listadas en tres apéndices, de acuerdo al grado de protección que necesitan: Apéndice I: incluye especies amenazadas de extinción. El comercio de estas especies se permite sólo en circunstancias

excepcionales. Apéndice II: incluye especies no necesariamente amenazadas de extinción, pero en las que el comercio debe ser controlado para evitar la utilización incompatible con su supervivencia. Apéndice III: incluye especies protegidas en al menos un país, que haya solicitado a otros miembros de CITES asistencia para controlar el comercio (CITES, 2007).

A continuación describiremos las características anatomofisiológicas y ecológicas de cada una de éstas especies de felinos sudamericanos.

I.2.2.1. Gato Montés

Leopardus geoffroyi (D´Orbigny y Gervais, 1844).

Parecido a un gato doméstico, de cola más corta, cabeza aplanada y orejas redondeadas. Largo de 80 a 100 cm. Y su peso de 2,5 a 8 Kg. Tanto el tamaño y coloración varían geográficamente. El color de fondo del pelaje y el tamaño de las pintas varía para los individuos de Patagonia y Centro de Argentina, Noroeste Argentino y Este de Argentina y Uruguay, en donde los ejemplares más grandes pertenecen a la región del Chaco y los más chicos al Noroeste del País. El diseño básico es moteado sobre un fondo ocráceo, grisáceo y gris platinado en los del sur de Argentina. Las motas pueden tornarse ocelos. Presenta bandas transversas en patas y cola. El hocico y el rededor de los ojos son blancos y una mancha blanca característica detrás de las orejas (Pereira, 2011).

-Subespecies:

- *Leopardus geoffroyi geoffroyi*
- *Leopardus geoffroyi salinarum*
- *Leopardus geoffroyi paraguae*
- *Leopardus geoffroyi euxantha*

Desde los Andes Bolivianos hacia el este por Paraguay y sur de Brasil, y hacia el sur por la mayor parte de la Argentina, siendo el felino que posee la mayor parte de su distribución en nuestro País (Parera, 2002).

Casi en todas las eco regiones (Manfredi y col., 2006), donde solo está ausente en la altura y en la selva frondosa. En los bosques patagónicos es reemplazado por el Gato Huiña (*L. guigna*), de similar aspecto, pero menor tamaño (Canapuccia, 2007).

Normalmente nocturno, buen trepador y de dieta variada de presas pequeñas. El área ocupada por un macho es de unos 13 Kms², el doble de las hembras. No representa

peligro para las personas. En cambio, es un habitual predador de aves de corral (Manfredi y col., 2004). Las hembras presentan un único periodo de celo al año. Gestación de 66-76 días, con 1 a 4 crías (normalmente 2) que abren los ojos a las 2 semanas de vida, naciendo entre los meses de diciembre y mayo (Pereira y Aprile, 2012).

En la década del 70 se comercializaron en 3 años 340.000 ejemplares. CITES: Apéndice II en 2005 y en el Apéndice I, desde 2009. Para la IUCN: Casi amenazado (NT: Near threatened) (CITES, 2017).

I.2.2.2. Gato del Pajonal

Leopardus colocolo (Molina, 1782).

Algo mayor que el gato doméstico, con un largo total de 85-97 cm., alzada de 28 a 35 cm., posee cabeza aplanada, orejas triangulares y dentición menos desarrollada que otros gatos salvajes de la Argentina. Peso de 3 a 5 Kg hasta 7 en cautiverio. Su aspecto (pelaje y tamaño) es muy variable según la región. En 1994 (García-Perea), dada la extrema variabilidad geográfica, se propuso subdividirlo en tres subespecies, pero estudios genéticos posteriores (Ruíz-García y col., 2013) no apoyaron tal subdivisión, aunque se requieren nuevos enfoques para clarificar el punto. Normalmente pelaje largo e hirsuto hacia la parte posterior del tronco y corto en las extremidades y cabeza. El dorso es gris y las patas amarillentas, anaranjadas o acaneladas las cuales son surcadas por 3 o 4 bandas transversales oscuras. La cola corta que se afina hacia la punta, puede ser de color uniforme (oscura hacia la punta) o con anillos (completos o incompletos) en número variable (7-8). Otra variante que se da en el Noroeste, posee el pelo corto y grandes ocelos alargados en los flancos sobre un fondo amarillento (García Peréa, 1994).

-Subespecies:

- *Leopardus colocolo budín.*
- *Leopardus colocolo crespói.*
- *Leopardus colocolo pajeros.*
- *Leopardus colocolo crocinus.*

La más reciente revisión taxonómica, realizada por la UICN (Kitchener y col., 2017), indica la presencia de tres subespecies en Argentina: *L. c. budini*, *L. c. pajeros* y *L.c. munoai*. Al ser tomada como una especie politípica, la taxonomía de *L. colocolo* sigue poco clara (Oliveira Do Nascimento y Anderson Feijó, 2021).

Tiene una distribución discontinua, desde Ecuador hasta el estrecho de Magallanes, alcanzando así el océano Atlántico. Pero también se encuentra en las tierras bajas de Bolivia y Paraguay, el centro y sur de Brasil, Uruguay y el este de la Argentina. A pesar de su amplia distribución y estar presente en una mayor variedad de hábitat que cualquier otro pequeño felino sudamericano, continúa siendo uno de los gatos silvestres menos conocido (Pereira, 2002).

Tiene preferencia por espacios abiertos (pastizales, arbustales, desierto, semidesiertos, monte y puna), coexiste con *P. yaguarundí*, *L. geoffroyi* y *L. jacobitus* con el cual suele confundírsele (Ximenez, 1961).

Solitarios, crepusculares y nocturnos, debido al tipo de hábitat en el que se encuentre, por ejemplo, en los pastizales de Brasil sólo está activo durante las horas de sol mientras que en los roquedales andinos resulta predominantemente nocturno. Otra asimetría es la densidad ya que en el ejemplo de Brasil hay 0,1 individuos por Km. mientras que en los altos Andes es de 0,7 individuos por km. Trepan con poca frecuencia. Los machos ocupan un área de acción de 37 Km., mientras que las hembras 69 km. (Pereira y Aprile, 2012).

Los pocos datos que se tienen de su ciclo reproductivo provienen mayormente del cautiverio. Las hembras con un celo de 5 y 7 días empiezan a vocalizar. Su periodo de gestación es de 80 a 85 días (largo para un felino de su tamaño) con una camada de 1-3 crías nacen en cuevas o grietas entre las rocas, troncos huecos y oquedades entre las raíces de árboles grandes y en donde las hembras alcanzan su madurez sexual a los dos años de vida, siendo su época de nacimientos geográficamente variable. En cautiverio vive de 9 a 19 años, en donde las hembras pueden extender su edad reproductiva de los 2 a los 16 años de vida. No representa peligro para las personas (Parera, 2002).

La pérdida y degradación del hábitat resulta una de sus mayores amenazas, ya que aparenta ser más sensible a la alteración de su hábitat que otros felinos. Se dispone de poca información para evaluar su estado de conservación. Durante la década del 70, la especie fue intensamente perseguida, llegando a exportarse entre 1977 y 1979 alrededor de 78.000 pieles. Apéndice II del CITES hasta 2005 y desde 2009 en el Apéndice I. En Uruguay se lo considera un animal prioritario para la conservación y constituye un componente biológico clave para el diseño del Sistema Nacional de Áreas Protegidas. Para la IUCN: Casi amenazado, NT: Near threatened (CITES, 2017).

I.2.2.3. Gato Ocelote u Onza

Leopardus pardalis (Linnaeus, 1758).

Su peso es de 8 a 13 Kg, su largo total de 100 a 128 cm. Los machos son un 25 % más grande que las hembras. Es un gato mediano de cuerpo alargado y compacto, cola corta y extremidades robustas, con manos anchas. Su cabeza es redondeada, de hocico prominente, con ojos grandes y orejas retrasadas. Su pelaje es denso, corto y lustroso. La coloración de fondo varía del gris blanquecino al amarillento, que se va aclarando del dorso al vientre. Las partes inferiores son blancas, así como la garganta, las mejillas, el extremo del hocico, los costados de los ojos y una amplia mancha por detrás de las orejas. El patrón de manchas está conformado por ocelos en los flancos, estrías en el cuello y franjas en las extremidades y cola (Parera, 2002).

-Subespecies:

- *Leopardus pardalis pardalis*, Bosque lluvioso amazónico.
- *Leopardus pardalis aequatorialis*, Centroamérica y el norte de Los Andes.
- *Leopardus pardalis albescens*, México y suroeste de Texas.
- *Leopardus pardalis maripensis*
- *Leopardus pardalis mearnsi*
- *Leopardus pardalis mitis*, Argentina y Paraguay.
- *Leopardus pardalis nelsoni*, México
- *Leopardus pardalis pseudopardalis*, Colombia.
- *Leopardus pardalis puseaus*, Ecuador.
- *Leopardus pardalis sonoriensis*, México
- *Leopardus pardalis steinbachi*, Bolivia.
- *Leopardus pardalis melanurus*, Venezuela, Guyana, Trinidad, Barbados y Grenada.

Desde el Sur de Estados Unidos hasta la Argentina (De Oliveira, 2010) en donde baja por tres corrientes: 1- Misiones, 2- Formosa, Chaco, Santa Fe y 3- Región de Yungas. Chile es el único país de Sud América que no lo posee (Parera, 2002).

Desde el Sur de EE.UU. (Texas y Arizona), hasta el Norte de la Provincia de Santa Fe, siendo en Argentina más abundante en zonas asociadas a la selva Paranaense y ambientes húmedos del Noroeste (Pautasso, 2008).

Nocturno recorriendo unos 8 Km por noche (Parera, 2002), de hábitos diurnos en donde no se lo persigue o escasean los grandes depredadores (Pereira y Aprile, 2012) o puede estar activo todo el día (Crawshaw y Quigley, 1989). Son buenos nadadores y trepadores. Es solitario, los machos tienen un territorio de unos 40 Km² que no se superpone con el de otros machos, pero sí con el de una o más hembras. Estos machos recién fijan su territorio entre los 2 a 3 años de edad (Massara y col., 2015). Reposa muchas horas en ramas y troncos, en ocasiones a gran altura. Se alimenta de aves (tinámidos), mamíferos hasta el tamaño de corzuelas (*Mazama* spp.), reptiles, anfibios, insectos y frutos. En el agua puede obtener peces, cangrejos y otros invertebrados acuáticos (Ludlow y Sunquist, 1987).

En zonas tropicales no acusa estacionalidad reproductiva y la hembra puede tener más de una camada al año, reproduciéndose mayormente en otoño-invierno (Massara y col., 2015). En Argentina se reproduce entre octubre y enero con una gestación de 70-80 días y la camada resulta de 1 a 3 crías. Lo inusual de este gato es que el macho participa en el cuidado de las crías. No representa peligro para las personas en ambientes silvestres, ya que no hay registro de ataques, pero en cautiverio puede arremeter contra quien lo moleste (Parera, 2002).

Padeció una caza desmedida por su piel entre 1960 y 1980, mientras que sigue constantes las muertes por su conflicto con la gente de campo debido a sus ataques a aves de corral. Considerando el deterioro y destrucción de su hábitat como causa fundamental para todos los felinos silvestres, se destaca en esta especie una adaptabilidad a estos cambios mayor que la del Yaguareté (*Panthera onca*) y el Margay (*Leopardus wiedii*) a la vida en ambientes degradados. Perteneciendo dentro del CITES, al Apéndice I. Para la IUCN: Preocupación menor, LC: Least concern (CITES, 2017).

I.2.2.4. Gato Margay

Leopardus wiedii (Schinz, 1821).

Es muy similar al ocelote, confundiéndose especialmente con ejemplares juveniles. De adulto con menor tamaño (entre 40 y 60 cm. de cabeza y cuerpo) y un peso promedio de 3,5 Kg. Su coloración es muy variable, del ocelado del Onza al moteado del Montes. Siendo las rayas, manchas, bandas y ocelos del dorso y los flancos característicos de cada individuo. Muy arborícola, es sin dudas el más diestro de los gatos americanos y se diferencia del tirica por su mayor tamaño, por sus grandes orbitas oculares, rinario oscuro

y cola más larga que la de cualquier felino americano en relación a su cuerpo. Además, esta es una de las dos únicas especies con la capacidad de rotar el tobillo para descender de los árboles con la cabeza hacia abajo como las ardillas (Bertonatti y Aprile, 2002).

-Subespecies:

- *Leopardus wiedii wiedii*, Brasil oriental y central, Paraguay, Uruguay, y norte de Argentina.
- *Leopardus wiedii amazonicus*, Brasil occidental, en el interior de Perú, Colombia y Venezuela.
- *Leopardus wiedii boliviae*, Bolivia.
- *Leopardus wiedii cooperi*, zona norte de México.
- *Leopardus wiedii glauculus*, México central.
- *Leopardus wiedii nicaraguae*, Honduras, Nicaragua, Costa Rica.
- *Leopardus wiedii oaxacensis*, zona sur de México.
- *Leopardus wiedii pirrensis*, Panamá, Colombia, Ecuador, Perú.
- *Leopardus wiedii salvinius*, Chiapas, Guatemala, El Salvador.
- *Leopardus wiedii yucatanicus*, Yucatán.

Presenta las mayores distribuciones geográficas del grupo de los félidos para el continente, abarcando desde México (con un registro en Texas, EE.UU.) hasta el sur de Sudamérica con poblaciones en Uruguay, Norte de Argentina y Sur de Brasil. Con 10 s.p.p. (Parera, 2002).

Siempre asociado a hábitats selváticos, desde bosques húmedos a bosques tropicales secos, tanto primarios como secundarios, eventualmente también em áreas abiertas degradadas. Su rango altitudinal va desde el nivel del mar hasta los 1.200 metros de altura (Bertonatti y Aprile, 2002).

Solitario y nocturno. Arborícola con un área ocupada de 2 a 20 km² que delimita con orina y deposiciones a modo de mojones (Vanderhoff, 2011). Cazador más generalista que las otras especies manchadas de América, pero las cuales son mayormente arborícolas (mamíferos, aves, reptiles, artrópodos, sumados a huevos). Durante las horas del sol, se oculta en sitios de difícil acceso entre la vegetación o en cavidades de árboles (De la Maza, 2005).

En cuanto a su ciclo biológico, las hembras poseen solo dos mamás. Estro de 4 a 10 días dentro de un ciclo estral de hasta 36 días. Si bien en el período de celo son, tanto machos como hembras, muy vocalizadores se destaca un movimiento de cabeza en el macho que va de un lado al otro, comportamiento que es exclusivo de la especie. Se sospecha que la cópula se realiza arriba de los árboles. Con una gestación de 80 días, con nacimientos entre enero y abril, nace generalmente un único cachorro de 85 a 170 grs., peso elevado para un felino de tal porte, debido probablemente al prolongado período de gestación y a la gran disposición de alimento por parte de la cría la cual alcanza la madurez sexual a los dos años de vida. En cautiverio llega a vivir hasta 20 años (Pereira y Aprile, 2012).

Al ser selvático por excelencia, depende estrechamente de las áreas densamente arboladas. Actualmente, la preocupación se centra en las poblaciones que habitan fuera de la cuenca del Amazonas. Está incluida en el Apéndice I del CITES. Para la IUCN: Preocupación menor, LC: Least concern (CITES, 2017).

I.2.2.5. Gato Tigrina, Tirica u Oncila

Leopardus tigrinus (Schreber, 1775).

Su tamaño está entre 40 y 60 cm., con una cola de similar longitud. Su peso varía entre los 1,6 y 3,5 kg. Su coloración es muy variable, del ocelado del Onza al moteado del Montes, pero todas menos definidas, con rinario color rosado. El Tirica es el equivalente ecológico del gato montés en las selvas tropicales y subtropicales. Se cree que, originalmente, la distribución de ambas especies no se superponía. Pero la ruptura de barreras biogeográficas, producto de la expansión agropecuaria, estaría modificando esa situación. Anteriormente se consideraba pariente del ocelote y margay, pero nuevos estudios genéticos demostraron que está más estrechamente ligado a la huiña y al montés (Parera, 2002). Se propone el uso del nombre *Oncilla* por ser distintivo, porque no se comparte con otros nombres vernáculos del Margay o el Ocelote, por la similitud de la forma presente en el país con la subespecie de Centroamérica (González-Maya y Schipper 2008, Oliveira y col., 2010) y porque tiene ya gran aceptación internacional.

-Subespecies:

- *Leopardus tigrinus guttulus*. Se encuentra en el centro y sur de Brasil, en Uruguay, Paraguay, y al norte de Argentina.
- *Leopardus tigrinus tigrina*.

- *Leopardus tigrinus pardinoides*. Se encuentra al oeste de Venezuela, en Colombia y en Ecuador.
- *Leopardus tigrinus tigrinus*, se encuentra al este de Venezuela, en la Guyana, y al noreste.

De manera discontinua entre Costa Rica y la Argentina. Falta en Chile, Uruguay y los llanos de Venezuela y los de Colombia. En bosques y selvas densas, llanuras y zonas serranas con un rango altitudinal de 3.200 metros de altura. Comparte los bosques montanos y páramos andinos, con el puma. Y las tierras bajas con yagaretés, pumas, ocelotes, yaguarundíes y margays (Wang, 2002).

Sus costumbres son poco conocidas, siendo uno de los felinos menos investigados del mundo. Sus hábitos incluyen, por lo general terrestres, solitario y territorial con un área de distribución igual al del ocelote. Su densidad poblacional se estima en una a trece individuos cada 100 km² (Pereira y Aprile, 2012). Los patrones de actividad de la especie son mayormente nocturnos (Oliveira, 1994).

Prefiere cazar en el suelo, siendo sus presas son de manos tamaño que las de sus enemigos directos, el ocelote y margay, incluyendo invertebrados y huevos. En cuanto a sus vocalizaciones, sus maullidos y resoplidos, de susto o defensa, se parecen a los emitidos por un gato doméstico (Eizirik, 2006).

Las hembras, con estros en el mes de octubre de 3 a 9 días (acortándose a medida que envejece), tienen de 71 a 76 días de gestación, teniendo de uno a tres cachorros. Normalmente la madre sólo tiene un cachorro, pero pueden llegar a tener hasta tres. Dato curioso en cuanto a su o sus crías es que sus dientes erupcionan simultáneamente entre los 15 a 21 días de vida, cosa que en las otras especies primero lo hacen los dientes incisivos, se le suma a que aún no se sabe cuándo los cachorros alcanzan la independencia. Su madurez sexual a los dos años y medio (Núñez, 2007).

La longevidad se le estima ser de unos 11 años de forma silvestre, en cautiverio se le documenta hasta 20 años, sin embargo, es el felino americano menos frecuente en cautiverio (Oliveira Santos y col., 2012).

Con una densidad poblacional menor que la de los otros felinos selváticos y la preocupante deforestación, hacían preocupar sobre su futuro; sin embargo y a favor de la especie juega su capacidad de sobrevivir en porciones de selva altamente degradados con

poca protección ambiental y en ambientes sin otros felinos por la presencia humana, bastaría solo con conservar relictos boscosos para garantizar su futuro. Categorizada en el Apéndice I del CITES. Para la IUCN: Casi amenazado, NT: Near threatened (CITES, 2017).

I.2.2.6. Gato Huiña

Leopardus guigna (Molina, 1782).

Huiña deriva del mapudungun, y significa "cambio de morada", por su costumbre errante. En el lenguaje coloquial chileno, "huiña" es sinónimo de "ladrón". Su aspecto es similar al gato montés (por su patrón densamente moteado), pero de menor tamaño, ya que pesa de 2 a 3 Kgr. Posee rostro pequeño, cola importante y su pelaje es denso y aireado lo que parece esponjoso. Cabe destacar que los ejemplares melánicos parecen tener más carácter que los moteados, por lo que suelen resultar victoriosos cuando se enfrentan en peleas (Acosta y Lucherini, 2008).

-Subespecies:

- *Leopardus guigna guigna* en el Sur de Chile y de Argentina.
- *Leopardus guigna tigrillo* en el Centro de Chile.

Desde la zona central de Chile, hasta la Patagonia (Argentina y Chile):En Argentina desde el Norte de Neuquén (Parque Nacional Lanin) hasta Santa Cruz (Parque Nacional Los Glaciares), (Parera, 2002).

Es exclusivo de los bosques húmedos y de sus adyacencias, en la Patagonia argentino-chilena. Visita áreas abiertas en sus recorridas territoriales. Pero jamás se aleja demasiado del bosque, donde encuentra amparo, comida y cobijo para sus cachorros. La población efectiva ha sido estimada en menos de 10.000 individuos maduros, con una tendencia a la declinación debido a la pérdida de hábitat y de sus presas base; además, ninguna subpoblación tendría más de 1.000 individuos maduros (Acosta y Lucherini, 2008).

Se sabe que es muy buen trepador con hábitos arborícolas. Cazador nocturno de presas pequeñas con un rango de caza muy alto incluyendo pequeños roedores y marsupiales (arborícolas preferentemente), aves, insectos y vegetales (Pereira y Aprile, 2012).

En cuanto a sus aspectos reproductivos, casi nada se sabe, solo que las madres tienen una gestación de 75 días, construyen nidos de vegetación entre las ramas a unos dos metros de altura, que son sedentarias y suelen tener entre uno y cuatro cachorros que nacen en noviembre, deduciendo que su estro y cópula se desarrolla en el mes de agosto. Los machos, en cambio, patrullan constantemente su territorio que suele ser de 1 a 4 km². En cuanto a su longevidad o tiempo generacional, no existe un valor disponible en la literatura, aunque se estima que podría superar los 11 años. No representa peligro para las personas (Weiger, 1975).

Es insuficientemente conocida su población actual (Decreto N° 151/2007 de MINSEGPRES – Chile), siendo que la especie de felino sudamericana de menor tamaño y que depende exclusivamente del ambiente boscoso y con una distribución muy restringida, se lo considera vulnerable para la UICN, aunque no cumple con los umbrales para ser clasificada en algunas de las categorías de amenaza de dicha Organización (Acosta y col., 2003); y en el Apéndice II del CITES. Para la IUCN: Vulnerable, VU: Vulnerable (CITES, 2017).

Debido a todo lo antes expresado y fundamentalmente a que no hay individuos de esta especie cautivos en Argentina es que no se contó con dicha especie para nuestros estudios.

I.2.2.7. Gato Andino

Leopardus jacobita (Cornalia, 1865).

Pesa entre 4 y 8 Kg y mide de 92 a 140 cm. Su particular diseño de pelaje consiste franjas oceladas o parduscas que surcan los flancos en sentido transversal. Anchas en el lomo angostándose hacia el vientre y manchas irregulares en los costados. El color de fondo es blanco-amarillento sucio, mientras que la garganta y el hocico son blancos. La cola es larga y tupida con 7-9 anillos. Dedos de las manos muy grandes. Las patas presentan bandas difusas y variables entre un ejemplar y otro, recordando al *L. colocolo* con el que se confunde a menudo (Sanderson, 1999).

A nivel anatómico su cráneo es diferente de los demás gatos ya que el tamaño de la cámara anterior de la bulla timpánica es mayor que el de la posterior (al revés del resto de los felinos). Hasta el momento no se han citado subespecies (Yensen y Seymour, 2000).

Esta restringido a la región andina, desde el Sur de Perú, Norte de Chile, Sudoeste de Bolivia y Noroeste de Argentina (Jujuy, Salta, Tucumán, Catamarca, La Rioja y probablemente San Juan). Vive en prados, estepas y desiertos rocosos cercanos a cuerpos de agua por encima de los 3000 mts y hasta los 5000 mts de altura, asociado a colonias de chinchillones (*Lagidium viscacia*) y aves acuáticas, que son sus principales presas, le siguen los roedores y reptiles (Parera, 2002).

Son solitarios y de carácter confiado. No existen datos de cría en cautiverio y se desconocen sus aspectos reproductivos. Últimos estudios observacionales dan cuenta de avistajes de apareamiento entre julio y diciembre, dando lugar a un período de nacimientos entre octubre y abril. Se presume que son diurnos y que las hembras tendrían 2 crías. Estudios genéticos recientes confirmaron su parentesco directo con el Ocelote (*L. pardalis*) y no con otros gatos. No representa peligro para las personas. (Pereira y Aprile, 2012).

Su situación poblacional es desconocida. Si bien no es una especie utilizada para peletería, si se utiliza en prácticas religiosas y es cazado también por considerarlo un depredador de chivos y ovejas. Existen pocas fotos de ellos al igual que individuos en colecciones de museos y ninguno mantenido en cautiverio. Incluido en el Apéndice I CITES. Para la UCN: En peligro, EN: Endangered (CITES, 2017).

Debido a todo lo antes expresado y fundamentalmente a que no hay individuos de esta especie cautivos en Argentina es que no se contó con dicha especie para nuestros estudios.

I.2.2.8. Gato Yaguarundí

Puma yaguarondi (Etienne Geoffroy Saint-Hilaire, 1803).

Inconfundible, recuerda a un mustélido. Su cuerpo es alargado (largo 90 a 120 cm. y pesa de 2,5 a 6 Kg, hasta 11 en cautiverio) con cola larga y pelos cortos, cabeza pequeña y achatada, orejas redondeadas y pequeñas. Su cuello es largo y angosto. Pelaje corto y de coloración uniforme, monocromática con 2 fases de color (rojo y moro). Sus miembros traseros son más altos que los anteriores lo que hace que su desplazamiento sea al trote o galope (De Oliveira, 1998).

En Argentina se presentan las dos fases de color antes mencionadas: la oscura "Moro" con reflejos azulados o negros, ésta es predominante en bosques húmedos y la

otra parda rojiza, en ambientes secos y abiertos. Ambas pueden expresarse en la misma población e incluso en la misma camada. La subespecie (ssp) *eyras* posee tonalidades más vivas en cualquiera de las dos fases (Bertonatti y Aprile, 2002).

-Subespecies:

- *Puma yaguarondi ameghinoi*.
- *Puma yaguarondi eyra*.

Desde el sur de los Estados Unidos (Texas) hasta el centro de la Argentina y por el centro hasta el Norte de Río Negro. La s.s.p. *ameghinoi* ocupa las provincias del Oeste y Sur del País y la s.s.p. *eyras* las del Nordeste, a partir del Delta del Paraná (Parera, 2002).

Especie flexible, tanto en zonas abiertas (sabanas arboladas, pajonales inundables y arbustales) como boscosas, preferentemente cerca de los cursos de agua. Pero evita desiertos, bosques fríos y altitud superiores a los 2000 metros sobre el nivel del mar (Núñez, 2007).

Diurno, prefiere desplazarse por el suelo (Pereira y Aprile, 2012). Sin bien parece siempre ofuscado es fácil de ver, inclusive en parejas, pero nunca representa peligro alguno para nuestra especie. No es solitario estricto ya que se lo puede ver en pareja, junto a sus cachorros e incluso con otros miembros de su especie sin ser los antes nombrados, datos altamente únicos para los felinos americanos sumado a su actitud paterna. Gran cazador de pequeños mamíferos, aves, reptiles y peces incluida la carroña, pero con debilidad por las aves de corral (Vanderhoff y col., 2011).

Dicha especie está emparentada estrechamente con el puma y el guepardo africano con un común de 38 cromosomas (Don y DeeAnn, 2005). Con vocalizaciones muy variadas de hasta 13 voces incluido ladridos (De Oliveira, 1998).

Se reproducen durante todo el año. La hembra de talla casi similar al macho presenta, un ciclo estral de 55 días, un celo de 3 a 5 días y una gestación es de 70-75 días, con camadas de 1-4 crías (generalmente dos) que nacen con su coloración definitiva y bajo múltiples alternativas de refugio o intemperie, se destetan a los dos meses de vida y se independizan a los diez. Al segundo año de vida ya son sexualmente maduros, viviendo hasta los 15 años en estado silvestre, más aún en cautividad (Parera, 2002).

Los mayores problemas para la especie se evidencian en Norte América. No es apreciado comercialmente por su piel, aunque se lo caza por sus ataques en aves de corral.

Si bien se lo avista con frecuencia su densidad es baja, no abunda y ha experimentado extinciones locales por lo que su número está descendiendo en amplias zonas. Tiene a su favor los bajos requerimientos de hábitats. En Argentina no se conoce bien su estado de conservación. Aunque actualmente esté enmarcado en el Apéndice II del CITES. Si bien la IUCN lo cataloga como en: Preocupación menor (LC: Least concern), recomienda revisar periódicamente el estado de sus poblaciones. (CITES, 2017).

I.2.2.9. Puma

Puma concolor (Linnaeus, 1771).

Segundo felino en tamaño de América, aunque de tamaño casi tan grande como el yaguararé, incluso superándolo en algunas medidas, sin embargo, no alcanza su corpulencia. Su cabeza es más pequeña y tanto la cola como las extremidades son más largas que las de *P. onca*. Largo total de 140 a 230 cm., con un peso de 34 a 15 Kg. Su color en Argentina varía, va del bayo pálido (zona patagónica y andina) al marrón oscuro (zona de selvas tropicales), pasando por tonos grises o rojos más oscuros sobre la línea dorsal (zona de montes y serranías). El hocico, dorso de orejas, partes inferiores del cuerpo, la barbilla es blanca, con rinario de rojizo a negro (Parera, 2002).

Tras investigaciones, la 3ª edición de Mammal Species of the World (2000) reconoce seis subespecies, de los cuales cinco se encuentran únicamente en América Latina:

- Puma argentino (*Puma concolor cabreræ*): incluye las subespecies anteriores y sinónimos hudsonii y puma (Marcelli, 1922);
- Puma de Costa Rica (*Puma concolor costaricensis*);
- Puma oriental sudamericano (*Puma concolor anthonyi*): incluye las subespecies anteriores y sinónimos acrocodia, borbensis, capricornensis, concolor (Pelzeln, 1883), greeni y negra;
- Puma norteamericano (*Puma concolor cougar*): incluye las subespecies anteriores y sinónimos arundivaga, aztecas, browni, californica, coryi, floridana, hippolestes, improcera, kaibabensis, mayensis, missoulensis, menzbier, oregonensis, schorgeri, stanleyana, vancouverensis y youngi;
- Puma sudamericano del norte (*Puma concolor concolor*): incluye las subespecies anteriores y sinónimos bangsi, incarum, osgoodi, soasoaranna, soderstromii, sucuacuara y wavula;

- Puma chileno (*Puma concolor puma*): incluye las subespecies anteriores y sinónimos araucanus, concolor (Gay, 1847), patagonica, pearsoni y el puma (Erythrocebus, 1904).

Sin embargo, más recientemente Kitchener y col. (2017) reconocieron sólo dos subespecies para todo el continente americano, quedando de esta manera establecida la presencia de la subespecie *Puma concolor concolor* en todo el territorio de Argentina.

Siendo el animal terrestre nativo de distribución más amplia de América, va desde el sudoeste de Canadá hasta el estrecho de Magallanes, antiguamente sin solución de continuidad. Ocupa casi todo tipo de ambientes (selvas, montes, sabanas, praderas y desiertos), hasta los 5.800 m de altura (Currier, 1983).

Crepusculares y nocturnos, aunque en donde el hombre no lo persigue puede desplegar actividad nocturna. Solitarios, sedentario y territoriales (territorios mayores a 100 km² y los machos han llegado a dispersarse más de 450 km² a través de espacios altamente fragmentados), donde los recursos escasean tienden a ser más agresivos. Aunque no es frecuente, puede atacar al ser humano, se han registrado 15 ataques en un siglo, solo dos en América del Sur y según registros los habrían cometido ejemplares heridos, gerentes o de reciente emancipación. Gran corredor y trepador pudiendo saltar verticalmente los 6 m. (Pereira y Aprile, 2012).

Siendo el depredador tope en la cadena alimenticia en donde no está el yagareté, mata y consume desde pequeñas lagartijas hasta guanacos, pudiendo en estos casos alimentarse del mismo cadáver durante varios días (Shaw, 2007).

El macho madura sexualmente a los 30 meses mientras que la hembra lo hace desde los 20 meses de vida presenta un ciclo estral de 23 días con el celo de 7 a 9 días y acepta al macho en los últimos momentos de éste (acto sexual con maullidos como el gato doméstico), luego lo rechaza enérgicamente. Su gestación es de 3 meses. La camada está compuesta por 1-6 crías (con frecuencia 3, y en primerizas 1), éstas nacen moteadas de negro y de ojos celestes, patrón que desaparece a los 3 meses de vida y al año se independizan alcanzando la madurez sexual un año más tarde. En estado silvestre viven unos 10 años mientras que en cautiverio duplican ese número (Parera, 2002).

Aunque resiste a la presión humana y a las modificaciones ambientales, el puma ha desaparecido ya de extensas áreas de la Argentina debido a ser perseguido por su presión

sobre el ganado. Está actualmente incluido en el Apéndice II del CITES. Para la IUCN: Casi amenazado, NT: Near threatened (CITES, 2017).

I.2.2.10. Yaguareté o Yaguareté

Panthera onça (Linnaeus, 1758).

Es el mayor felino de América y el tercero del mundo, midiendo 57 a 75 cm. de alzada, 180 a 220 cm. de largo (record 270) y pesando de 90 a 150 kgr, con capacidad de rugir (el único felino de América con esta cualidad). Los ejemplares de mayor tamaño habitan la región chaqueña. Su cuerpo es grueso y compacto, patas corta, cabeza pesada y escasa altura. Pies y manos grandes y pesadas lo que le restan velocidad en carrera, pero le otorgan gran poder para derribar presas (Eizirik y col., 2001).

Pelaje corto y suave, más largo en las partes inferiores. Coloración amarilla, con las partes ventrales claras y el resto del cuerpo cubierto por ocelos negros que encierran, cada uno, un número variable de puntos de igual color, lo que se denomina roseta con pintas. Cada individuo exhibe un patrón de manchas distinto, incluso en ejemplares melánicos, lo cual forma su identificación, su huella digital. Los machos son de mayor tamaño y de coloración más intensa que las hembras. Es el felino con la mordedura más potente en relación a su peso, de todas las especies de felinos del mundo ya que puede atravesar cráneos y caparzones (Parera, 2002).

-Subespecies:

- *Panthera onca onca*, descrita por Linnaeus en 1758, de Venezuela y sur y este de Río Grande do Sul (Brasil).
- *Panthera onca palustris*, descrita por Ameghino en 1888. Viviría en Matto Grosso, Paraguay y Argentina y sería la de mayor tamaño corporal de todas las subespecies.
- *Panthera onca peruviana*. La describió Blainville en 1843 para la costa del Perú.
- *Panthera onca centralis*. Means (1901) la describe para Centroamérica y El Salvador a Colombia.
- *Panthera onca hernandesii*. Gray (1857) la ubica en el oeste de México.
- *Panthera onca veracruzis*. Según Nelson y Goldman (1933) viviría desde el centro de Texas hasta el sudeste de México.
- *Panthera onca goldmani*, de la Península de Yucatán hasta Guatemala y Belize (Meams, 1901).

Sin embargo, recientes análisis genéticos (Eizirik y col., 2001; Ruiz-García y col., 2006) y morfológicos (Larson, 1997) cuestionan la separación en tantas subespecies, considerando todas las poblaciones como una sola especie donde las mayores diferencias se encuentran entre los yagaretés en los extremos de su distribución latitudinal. Incluso sugieren la presencia de cuatro grupos filogeográficos incompletamente aislados que se encontrarían en México y Guatemala, el sur de América Central, el norte de América del Sur y el resto de Sudamérica al sur del río Amazonas (Eizirik y col., 2001).

La especie se extiende desde la frontera de Estados Unidos y México hasta el norte de Argentina (Jujuy-Salta, Formosa-Chaco, Misiones. En Santiago del Estero y Santa Fe no está confirmada su presencia), siendo su mayor densidad poblacional en la cuenca amazónica (Perovic, 2002).

En Argentina se estima que existen menos de 300 jaguares adultos en todo el país, en tres poblaciones aisladas a lo largo de seis provincias argentinas agrupadas en tres ecorregiones: Bosque Atlántico, Yungas y Chaco (Paviolo, 2010). Estos números representarían menos del 1 % de la población media histórica de 35,000 individuos que estimamos podría haber existido hace unos pocos cientos de años en el país (Perovic y col., 2015).

Para la población del Bosque Atlántico, un análisis de viabilidad sugiere que, si no se reduce la caza ilegal de jaguares y sus presas, existe una alta probabilidad (>90%) de que la especie desaparezca en los próximos 50 años. Otros análisis sugieren que el jaguar podría desaparecer de Argentina en las próximas décadas si no se implementan con urgencia medidas de conservación (Paviolo, 2016).

En la Yunga, hasta hace unos 75 años atrás, el yagareté ocupaba la totalidad de la ecorregión argentina, que se extendía alrededor de 5.480 km². Actualmente habita en una superficie aproximada de 1.160 km², el 22% de la superficie original. Sin embargo, la población de yagaretés de estas Yungas argentinas es la más numerosa y con mayor probabilidad de sobrevivir a largo plazo debido a la heterogeneidad geoambiental y por ser la menos afectada por las actividades humanas respecto a las otras dos regiones donde la especie está presente (Perovic y col., 2015).

Esta especie tiene un alto requerimiento territorial, el área de acción de los individuos depende de la región y el sexo. A mayor calidad de hábitat (disponibilidad de

presas, refugio, etc.) menor requerimiento territorial y mayor densidad de individuos. Los machos ocupan áreas de mayor tamaño que las hembras, las cuales comparten con estas. En la selva paranaense una hembra tiene en promedio un área de acción de 144 km² (De Angelo y col., 2011), mientras que estimaciones preliminares en las Yungas (Parque Nacional Baritú, Parque Provincial Pintascayo y entorno), el área de acción sería de 137,8 km² sin diferenciar sexos (Perovic y col., 2015).

En el chaco argentino, originalmente ésta especie se distribuía en toda su extensión (600.000 km²), sin embargo, de más del 80% de esta ecorregión fue convertida o degradada durante los últimos dos siglos, por lo que se estima una superficie actual apta/potencial de bosque, que podría albergar la población de jaguar más amenazada del país, (Perovic y col., 2015). Estudios recientes han estimado no más de 20 individuos para toda la región chaqueña semiárida de Argentina (Ramadori y col., 2017). Si bien hasta el año 2015 inclusive se han reportado registros de estos felinos en esa zona a través de entrevistas a pobladores locales, estos reportes no coinciden con los resultados de las cámaras-trampa del estudio de Ramadori (2017) ya que éstas reportaron cero individuos en igual locación. Probablemente, los rastros encontrados pertenezcan a individuos aislados o de paso en la zona, pero difícilmente a individuos pertenecientes a una población estable y/o abundante de jaguares (Ramadori y col., 2017).

En cuanto a su comportamiento se los describe como solitarios y territoriales, marcando con orina y arañeos de 50 cm. de largo por 19 cm. de ancho. Los machos tienen un territorio de unos 120 km², incluyendo una o dos hembras en el mismo. Su ritmo de actividad es alto comparado con los grandes felinos del Viejo Mundo. Por lo general, caza del atardecer al amanecer y descansa el resto del tiempo. Pero puede entrar en actividad en cualquier hora del día según sus necesidades, el grado de presión humana que soporte y los cambios de dieta o estación (Pereira y Aprile, 2012). Rara vez trepa; es un gran caminador y nadador, predando por emboscada mamíferos, aves y reptiles de mediano a gran tamaño e incluso peces. Se alimenta de la misma presa por dos o tres días, puede moverla y ocasionalmente subirla a un árbol. También ataca a otros carnívoros. El 60% de sus presas supera los 15 kg (Núñez, 2007).

Su estrategia reproductiva varía según la región. Parece no haber estacionalidad en zonas tropicales, pero si en los extremos de su distribución. El macho madura sexualmente a los tres años y medio; las hembras a los dos años y medios con un estro de

6 a 17 días. La gestación dura de 90 a 112 días donde los partos se extienden de mayo a julio, con camadas de 1 a 4 crías. Los nacimientos estarían relacionados al período de lluvias. La hembra es la única encargada del cuidado de los cachorros, que abren los ojos a la semana, y al mes pueden comer trozos de carne. Son destetados hacia los 3 meses y comienzan a independizarse al año, compartiendo el territorio materno por al menos 2 años más. En ese período pueden acompañar a la madre en viajes y compartir comidas (Paviolo, 2010).

Los adultos no tienen predadores naturales, aunque el Yurumí u oso hormiguero grande es la única de sus presas que lo enfrenta individualmente y en ocasiones le causa la muerte a este felino. El promedio de vida para la especie en la naturaleza es de 12 años mientras que en cautiverio va hasta los 32 años, pero su capacidad reproductiva natural se ajusta hasta los 12 años. Es una especie altamente peligrosa para los seres humanos, inclusive de complejo manejo en cautiverio ya que es un alto demandante de ambientes seguros (Paviolo, 2002).

Debido a todo lo antes dicho es que en cuanto a su conservación se encuentra incluido en el Apéndice I del CITES ya que es la especie que más ha perdido territorio en los últimos 200 años. Para la IUCN: Casi amenazado, NT: Near threatened (CITES, 2017). Pero dichas Instituciones aclaran que la especie tiene a su contra su alta demanda de superficie vital y libre de perturbaciones, pero a su vez resalta que la presencia de yagaretés en un área es un indicador de la salud del ecosistema.

I.3. Enriquecimiento Ambiental en Felinos.

Los felinos son animales especialmente sensibles al estrés (Griffith y col., 2000), el cual tiene una relevancia clínica muy marcada y puede originar alteraciones en su comportamiento (Bruno, 2017), las cuales pueden también ocasionar accidentes a su propietario, veterinario y/o cuidador (Manteca, 2003; Chan y col., 2025).

La mayoría de las especies de felinos, incluido el doméstico necesitan que su territorio sea un lugar conocido, estable y controlado para que fortalezca la reducción del estrés (Crowell, 2001; Chan y col., 2025). Si el felino se siente estresado, recurrirá a mecanismos de huida, lucha o tenderá a enmascarar síntomas de debilidad y/o enfermedad (Mateos Montero, 1994).

Proporcionarles un ambiente adecuado puede contribuir a prevenir, mejorar y/o resolver este estrés y problemas asociados tales como obesidad, ansiedad,

comportamientos extraños, alteraciones en la conducta de acicalamiento, marcaje con orina, falta de apetito, agresividad, etc. (Vargas, 1999).

Bajo condiciones de cautiverio, la vida de los felinos es afectada por factores físicos y biológicos, así como por restricciones sociales y espaciales, pero, sobre todo, por la presencia de otras especies, incluyendo a humanos, quienes influyen en la aparición de los comportamientos anormales (Carlstead, 1996), estresantes o poco habituales que se vuelven constantes y sin un propósito biológico determinado, los cuales se definen como estereotipias siendo éstas frecuentes en muchas cuarentenas de felinos en zoológicos y/o centros de fauna (Beresca, 2014), hospitales, clínicas y laboratorios que contienen este tipo de animales (Ellis, 2013).

Los lugares que albergan felinos silvestres han ido evolucionando hacia un manejo responsable (Rodríguez, 2006) con énfasis en el bienestar animal definiéndose a éste como un estado en el que se encuentra un animal que trata de adaptarse a su ambiente (Bump, 1997) incluyendo el alojamiento apropiado, alimentación, cuidado general y responsable, manejo, tratamiento y prevención de enfermedades (De la Sota, 2004), manipulación compasiva y cuando sea necesario, eutanasia humanitaria (Villafuerte, 2012).

Como herramienta para lograr el bienestar animal, se utiliza el enriquecimiento ambiental tanto físico como psicológico, identificando y proporcionando estímulos ambientales adecuados para reducir conductas estereotipadas e incluso disminuir las agresiones en diversas especies de animales en cautiverio (Skibieli y col., 2007), buscando siempre optimizar la calidad de vida del individuo (Horwitz, 2001; Ellis, 2013).

El enriquecimiento ambiental debe ir enfocado a respetar la etograma del individuo, es decir, el inventario de sus pautas de conducta, lo que implica conocer sus conductas y los métodos para medir el comportamiento (Lahitte y col., 2002), eliminando las conductas anormales presentadas en estos ejemplares (Shepherdson, 1993; Ellis y Wells, 2010; Chan y col., 2025).

La medición del comportamiento implica, en reconocer o identificar la conducta que se pretende medir (Batista y Nogueira, 2002; Venturieri y Le, 2006). En tal sentido, la observación previa a la medición sirve para definir las conductas, formular las hipótesis correspondientes y seleccionar la forma en que se tomarán los datos (Lahitte y Lázaro, 2002). Las categorías comportamentales pueden conformarse por eventos (sucesos) y/o

estados. Los eventos son pautas de comportamiento de duración relativamente corta que se pueden representar como puntos en el tiempo. La característica sobresaliente de los eventos es su frecuencia de aparición (Chan y col., 2025). Los estados son pautas de comportamiento de duración relativamente larga y la característica más sobresaliente es su duración. El comienzo o fin de un estado comportamental puede contabilizarse como un suceso y ser medido por su frecuencia (Medrano, 2008).

Los diferentes métodos para medir el comportamiento se dividen en muestreos; los cuales pueden ser: focales, de barrido y *ad libitum*. El muestreo focal implica la medición de la conducta de un individuo durante un período de tiempo determinado. Durante ese período se mide la duración de uno o más estados (alimentación) o la frecuencia de los distintos eventos (picoteo, pasos, etc.) realizados por ese individuo (Montes, 2010). El muestreo de barrido implica medir la actividad desarrollada por uno o varios individuos que se encuentran bajo observación (Vitela y col., 2005). El muestreo *ad libitum* involucra observaciones oportunistas o no pautadas sin restricciones en el tiempo de medición (Córdova-Rojas y Iannacone-Oliver, 2011). Este método es útil para la etapa de observaciones preliminares o para medir comportamientos raros pero importantes (Ruiz y Díaz, 2008).

A la hora de desarrollar un programa de enriquecimiento es importante estudiar la historia natural de la especie: la estructura social, el hábitat, las estrategias de alimentación, la dieta, los sentidos más desarrollados (Fowler, 1993), sus patrones de actividad diaria (Sutherland, 1998) y las oscilaciones en el comportamiento de esa actividad (Gordon, 1993; Gordon, 1995), esta últimas también se utilizan ampliamente como un indicador para evaluar el bienestar de los animales.

Todas estas características biológicas de los felinos, antes mencionadas, son consideradas herramientas para estimar el bienestar animal, por lo que, se debe considerar la evaluación de las mismas en cautiverio (Gordon, 1995; Manteca, 2003); como así también que propietarios, cuidadores, biólogos y veterinarios sean tomados en consideración antes de iniciar cualquier programa de este estilo (Alados, 1985; Donnell y Havilland, 1995).

I.3.1. Tipos de enriquecimiento

El aporte de cualquier estímulo que suscite el interés del felino de manera positiva puede ser considerado como enriquecimiento, incluyendo objetos naturales o artificiales,

aromas distintos, alimentos nuevos, introducción de nuevos miembros de su misma especie u otras (González-Ciccía y col., 2006).

Los estímulos de enriquecimiento ambiental que expresan comportamientos en los felinos se dividen en cinco tipos fundamentales (Tabla 1): sensoriales (olfato y vista), alimentación, manipulación, entorno y social (Manteca, 2003) intraespecífico (con otros congéneres) e interespecífico (con humanos u otras especies animales) (López-Goudard, 2009).

Tabla 1. Tipos de Enriquecimiento Ambiental (Manteca, 2003; Chan y col., 2025).

Tipos	Definición
Sensorial	Explorar del medio ambiente la información olfatoria.
Alimentación	Presentar el alimento para favorecer la conducta exploratoria y el juego.
Manipulación	Proporcionar recursos ambientales para reducir el riesgo de estrés y las enfermedades derivadas de este.
Entorno	Satisfacer las necesidades vitales del felino, respetando y favoreciendo los recursos claves.
Social	Interacción felina – felino, felino – propietario o felino – otra especie.

II. OBJETIVOS E HIPOTESIS

II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

II.1. Objetivo General

Caracterizar los patrones rítmicos de la actividad locomotora de felinos domésticos y felinos sudamericanos silvestres en cautiverio, efectuando un estudio que permita esclarecer las bases de la ritmicidad circadiana (fisiología del sistema circadiano), los factores externos que afectan a la manifestación de los ritmos (sincronización ambiental) y determinar los cambios producidos en los patrones actividad reposo como consecuencia de la aplicación de diferentes estrategias de enriquecimiento ambiental. Todo esto brindará un enfoque temporal que redundará en nuevos beneficios para la conservación de estas especies, mejorarán la comprensión de su etología, y contribuirán en la protección de la diversidad biológica. Además, los datos obtenidos en este estudio servirán como herramienta diagnóstica para verificar el patrón rítmico de actividad del animal en cautiverio y determinar el grado de adaptación al hábitat natural, evaluando la independencia antrópica, autosuficiencia para buscar refugio y alimento, aportando una nueva mirada al plan de conservación.

II.2. Objetivos Específicos:

1. Establecer las posibles variaciones cronobiológicas en valores de actividad reposo en condiciones de fotoperiodo natural en felinos domésticos *Felis catus* y en felinos sudamericanos silvestres en condiciones de cautiverio: *Leopardus geoffroyi* (Gato montés); *Leopardus colocolo* (Gato del pajonal), *Panthera onca* (Yaguareté); *Puma yagouaroundi* (Yaguarundí), *Leopardus wiedii* (Margay), *Leopardus pardalis* (Ocelote); *Puma concolor* (Puma) y *Leopardus tigrinus* (Tigrina).
2. Caracterizar los ritmos (periodo, amplitud, mesor, acrofase) de actividad reposo en condiciones de fotoperiodo natural de felinos domésticos y en felinos sudamericanos silvestres en condiciones de cautiverio.
3. Determinar si los ritmos biológicos de actividad reposo en *Felis catus* (Felinos domésticos), *Leopardus geoffroyi* (Gato montés) y en *Puma yagouaroundi* (Yaguarundí) son de origen exógeno o endógeno.
4. Determinar patrones de la especie y diferencias interespecies.

5. Identificar posibles enmascaradores de la actividad en condiciones de cautiverio como factores climáticos y antropogénicos.
6. Establecer si el enriquecimiento ambiental en *Felis catus* (Felinos domésticos), *Leopardus geoffroyi* (Gato montés) y en *Puma yagouaroundi* (Yaguarundi) produce cambios en sus conductas.

II.3. Hipótesis

1. Las variaciones cronobiológicas de actividad motora en condiciones de fotoperiodo natural en felinos domésticos y en felinos silvestres sudamericanos en condiciones de cautiverio se ajustan a ritmos diarios.
2. Los ritmos diarios de actividad motora en *Felis catus* (Felinos domésticos), *Leopardus geoffroyi* (Gato montés) y en *Puma yagouaroundi* (Yaguarundi) responden a mecanismos endógenos de medición del tiempo y son característicos de la especie y del género.
3. Los patrones rítmicos de actividad motora están asociados con un comportamiento antropofílico debido a la cautividad.
4. Animales destinados a vivir en cautiverio se benefician por actividades de enriquecimiento ambiental.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

III. MATERIALES Y MÉTODOS

III.1. Lugar de trabajo y animales

En el presente trabajo se utilizaron Gatos domésticos (*Felis catus*) y 8 especies de felinos sudamericanos silvestres (Fig. 5): Gato Montés (*Leopardus geoffroyi*); Gato del Pajonal (*Leopardus colocolo*), Yaguareté (*Panthera onca*); Yaguarundí (*Puma yagouaroundi*), Margay (*Leopardus wiedii*), Ocelote (*Leopardus pardalis*); Puma (*Puma concolor*) y Tigrina (*Leopardus tigrinus*).

El estudio se llevó a cabo en cinco lugares diferentes (Fig. 5): Estación Zoológica Experimental Granja La Esmeralda (Santa Fe, Argentina), Centro de Conservación de Vida Silvestre Güira Oga (Puerto Iguazú, Argentina), Reserva Ecológica El Puma (Candelaria, Argentina), Zoológico de Córdoba (Córdoba, Argentina) y Refugio Biológico Bela Vista (Foz do Iguacu, Brasil).

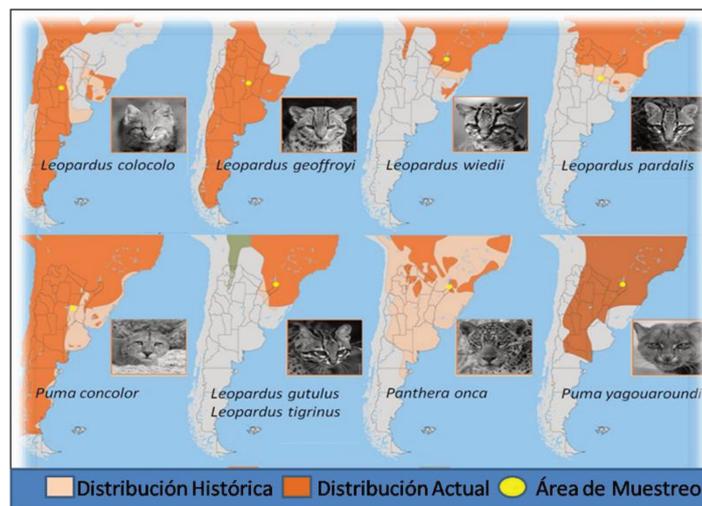


Figura 5. Especies de felinos silvestres utilizados para el estudio, su distribución histórica, actual y área de muestreo.

Los animales silvestres formaban parte de programas de rescate y rehabilitación de felinos salvajes en América del Sur que por diferentes motivos se encontraban en cautiverio. Su origen fue variable algunos fueron rescatados de diferentes ubicaciones, algunos provenían del tráfico ilegal y otros fueron entregados en forma voluntaria por sus tenedores. Todos estos felinos silvestres habían estado al menos 1 mes en cautiverio cuando comenzó el estudio, exceptuando a los yaguaretés los cuales tenían años de cautividad. Cabe aclarar que ninguno de los individuos silvestres nació en cautiverio. En cuanto a los gatos domésticos, ellos provenían de un refugio de rescate animal y luego de los estudios fueron dados en adopción responsable.

Los parámetros morfométricos de cada especie estaban dentro de los valores reportados (López Romero 2008; Ferreira y col. 2014; Sánchez y col. 2018, Palma Pecho, 2019; Macdonald y Loveridge, 2010). Aunque las edades exactas de los animales nacidos y criados en la naturaleza no se pueden determinar sin procedimientos invasivos, el examen visual general de los animales y en particular de la cronometría dental (Saggese, 1999; Tirira, 2008) permitió determinar que, excepto los jaguares (adultos mayores, aproximadamente 14 años), todos los animales eran adultos jóvenes.

Ningún ejemplar estaba en proceso de cuarentena, por lo que tenían buen estado de salud y no poseían lesiones aparentes. Puesto que las patologías podían alterar los estudios, se puso especial cuidado en el estado de salud de los animales. Se realizaron exámenes clínicos completos, analíticas sanguíneas y controles de manera periódica durante el tiempo en que transcurrieron los experimentos.

Los sitios de estudio se ubicaron aproximadamente en el centro de la distribución geográfica de las diversas especies y, por lo tanto, tenían un rango representativo de temperaturas ambientales, particularmente durante los equinoccios (temperatura promedio alta de marzo: 28 ° C, temperatura baja promedio: 18 ° C). La ubicación geográfica de estos sitios se indica en la Fig. 5, que también muestra la distribución histórica y actual de las diversas especies de este estudio.

III.2. Sistema de monitoreo de actividad

En los diferentes experimentos la actividad de los felinos fue determinada con actímetros ACTIWATCH® (Cambridge Neurotechnology Ltd.). Este dispositivo por medio de una piezo-electric accelerometer registra la cantidad, intensidad y duración del movimiento. El correspondiente voltaje producido es convertido y almacenado como cantidad de actividad en la unidad de memoria del ACTIWACH. La frecuencia de muestreo máxima es de 32 Hz.

Para determinar la actividad motora a cada animal se le colocó un collar con un actímetro adosado. El actímetro se programó con intervalos de 15 minutos para recolectar información durante la fase experimental. La actividad se definió como cualquier movimiento que hizo el animal, incluyendo diferentes comportamientos como alimentarse, beber, caminar y acicalarse, independientemente de la posición del animal, como estar acostado o de pie.

Para la colocación de los collares, los animales fueron anestesiados siguiendo los protocolos de cada Institución. Se utilizaron las siguientes drogas: ketamina, xilacina, tiletamina y zolazepam, reportadas para las especies de felinos manejadas en nuestros estudios (Brussel y col., 1989; Thurmon y col., 2003; Posner, 2007), las cuales mantuvieron en todo momento una estabilidad en el funcionamiento de su sistema cardiovascular.

Durante el tiempo en que los animales estuvieron bajo los efectos anestésicos, se registró la frecuencia cardíaca, presión arterial diastólica, media y sistólica para monitorear que éstas se mantuvieran dentro de los intervalos considerados normales para cada especie según Vivo Rodríguez (1995).

III.3. Diseño experimental

III.3.1 EXPERIMENTO I: Caracterización de la ritmicidad diaria de actividad reposo en felinos domésticos y felinos sudamericanos silvestres en cautiverio bajo condiciones de fotoperiodo natural.

Con el fin de analizar en condiciones de fotoperiodo natural las variaciones cronobiológicas diarias e individuales de actividad reposo, caracterizar los ritmos (periodo, amplitud, mesor, acrofase), determinar patrones particulares de la especie y diferencias interespecies, se formaron grupos constituidos con los individuos disponibles de cada especie.

En la Tabla 2 se presentan las especies utilizadas, cantidad y sexo, masa corporal media, sitio de estudio y tamaño del recinto durante el estudio.

Tabla 2. Especies, masa corporal media, número de individuos y sexo, sitio de estudio y tamaño de recinto durante el estudio.

Nombre Vulgar	Nombre Científico	Masa Corporal (Kg)	Tamaño Muestreal	Sitios de Estudio	Tamaño de Recinto (m)
Doméstico	<i>Felis catus</i>	4	6 (M)	La Esmeralda, Argentina.	1x2x1
Montés	<i>Leopardus geoffroyi</i>	4	8 (M)	La Esmeralda, Argentina.	3x3x3
Ocelote	<i>Leopardus pardalis</i>	7	6 (M)	La Esmeralda, Argentina.	6x4x4
Puma	<i>Puma concolor</i>	31	8 (M)	La Esmeralda, Argentina.	10x6x5
Yaguarundi	<i>Puma yagouaroundi</i>	5	3 (2M, 1 H)	Puerto Iguazú, Argentina.	4x10x5

Yagareté	<i>Panthera onca</i>	75	3 (M)	Candelaria, Argentina.	50x40x6
Tigrina	<i>Leopardus tigrinus</i>	4	6 (3M, 3H)	Candelaria, Argentina.	3x3x3
Pajonal	<i>Leopardus colocolo</i>	4	1 (M)	ZooCórdoba, Argentina.	2x1x1,5
Margay	<i>Leopardus wiedii</i>	4	6 (4M, 2H)	Foz do Iguazú, Brasil.	2x5x5

M= Macho; H: Hembra.

La Figura 6 muestra a un ejemplar de jaguareté durante la fase experimental en el recinto de la Reserva Ecológica El Puma (Candelaria, Argentina).



Figura 6. Recinto en el que se alojó la especie yaguararé durante el estudio. El animal puede ser visto acostado en la estructura de madera en el centro de la fotografía.

Los animales fueron sujetos a la variación natural del ciclo luz-oscuridad. Los registros de actividad a lo largo del año en condiciones de iluminación natural se realizaron durante los equinoccios para disminuir el efecto estacional provocado por la luz (variaciones fotoperiódicas) que podrían ser de importante influencia para los ritmos. Se obtuvieron los registros de la hora de salida y puesta del sol, temperatura y humedad relativa correspondiente al muestreo.

Para evitar distorsiones en la actividad debido a la influencia reproductiva estacional, en la mayoría de las especies se utilizaron solamente individuos machos. En los casos que no se dispuso de la totalidad de machos, se registró actividad en hembras. En esta situación los datos fueron analizados estadísticamente para comprobar la inexistencia de diferencias y así tomar la decisión de agrupar los individuos.

III.3.1.1. Procedimientos

Todos los felinos durante el estudio fueron alojados individualmente, durante 13 días consecutivos en condiciones naturales de iluminación y temperatura ambiente, ciclo de luz-oscuridad de 12L:12D. Los animales tenían libre acceso al agua y fueron alimentados de acuerdo con el procedimiento estándar de cada Institución. La alimentación consistió en carne bovina, equina, aviar de corral o presas vivas (ratas, palomas o codornices) provistos ya sea una vez al día o en días alternos según el caso (Tabla 3).

Tabla 3. Especies, cronograma de alimentación de cada Institución y caracterización del recinto para el estudio.

Nombre Vulgar (NV)	Nombre Científico (NC)	Cronograma de alimentación	Descripción de los recintos para el estudio
Doméstico	<i>Felis catus</i>	Días alternos con balanceado y carne aviar.	Jaulas de 1 m de ancho, por 2 m de largo y 1 m de alto.
Montés	<i>Leopardus geoffroyi</i>	Días alternos con carne aviar y roedores.	Jaulas de 3 m de ancho, por 3 m de largo y 3 m de alto más refugio techado de 1 m de ancho, por 1 m de largo y 1 m de alto. Piso de arena y tierra.
Ocelote	<i>Leopardus pardalis</i>	Días alternos con carne aviar, roedores y peces.	Jaulas de 6 m de ancho, por 4 m de largo y 4 m de alto más cajón interno (de 50 cm por 50 cm por 50 cm) como refugio. Piso de arena y tierra.
Puma	<i>Puma concolor</i>	Días alternos con carne aviar, bovina y equina.	Jaulas de 10 m de ancho, por 6 m de largo y 5 m de alto más refugio interno de 2 m de ancho, por 2 m de largo y 2 m de alto. Piso de arena, tierra y vegetación. Más plataforma de madera sobre elevada para descanso.
Yaguarundí	<i>Puma yagouaroundi</i>	Diariamente con presas vivas (ratas y palomas).	Jaulas de 4 m de ancho, por 10 m de largo y 5 m de alto; techadas en un 30%. Piso de arena y tierra.
Yaguareté	<i>Panthera onca</i>	Días alternos con carne aviar, bovina y equina.	Jaulas de 50 m de ancho, por 40 m de largo y 6 m de alto más refugio externo de 4 m de ancho, por 6 m de largo y 4 m de alto. Piso de arena, tierra y vegetación. Más plataforma de madera sobre elevada para descanso.
Tigrina	<i>Leopardus tigrinus</i>	Días alternos con carne aviar y roedores.	Jaulas de 3 m de ancho, por 3 m de largo y 3 m de alto más cajón interno (de 50 cm por 50 cm por 50 cm) como refugio. Piso de arena y tierra

Pajonal	<i>Leopardus colocolo</i>	Días alternos con carne aviar y roedores.	Jaula de 2 m de ancho, por 1 m de largo y 1,50 m de alto. Piso de concreto.
Margay	<i>Leopardus wiedii</i>	Diariamente con presas vivas (ratas y codornices).	Jaulas de 2 m de ancho, por 5 m de largo y 5 m de alto; techadas en un 30% y refugio (de 50 cm por 50 cm por 50 cm) en altura. Piso de arena y tierra.

III.3.1.2. Análisis de los datos

Para analizar en condiciones naturales de luz oscuridad las variaciones cronobiológicas diarias de actividad reposo y caracterizar los ritmos (periodo, amplitud, mesor, acrofase) de cada individuo de cada especie se analizaron los datos correspondientes al intervalo de 13 días consecutivos (624 puntos de datos). Los datos recogidos por los actímetros fueron transferidos por medio del lector provisto a un ordenador para su análisis. Se utilizó el programa Microsoft Excel y el software de cronobiología (Temps, v.1, 179 por Díez– Noguera, Universidad de Barcelona). Se realizaron actogramas a doble trazo para una mejor visualización, gráficos de ondas medias y la duración de los periodos se estudió utilizando el análisis del periodograma de Sokolove–Bushell.

La significación estadística de las diferencias entre medias del grupo se evaluó mediante análisis de varianza (ANOVA) con mediciones repetidas, mediante la opción REPEATED del procedimiento GLM (General Lineal Model) contenido en el paquete estadístico SAS®, seguido de comparaciones por pares *pos hoc* con la prueba de HSD de Tukey. El nivel de significancia ($p = 0.05$) se mantuvo en cada ANOVA.

El modelo estadístico fue el siguiente:

$$Y_{ijk} = m + [L:O]_i + [E]_j + [A]_k + e_{ijk}$$

Donde:

Y_{ijk} = variable dependiente,

m = media general, $[L:O]_i$ = efecto Luz Oscuridad ($i = 2$: Luz, Oscuridad),

$[E]_j$ = efecto Especie ($j = 9$: *Felis catus*, *Leopardus geoffroyi*; *Leopardus colocolo*, *Panthera onca*; *Puma yagouaroundi*, *Leopardus wiedii*, *Leopardus pardalis*; *Puma concolor* y *Leopardus tigrinus*),

$[A]_k$ = efecto animal ($k=9$) y e_{ijk} = error residual del modelo.

Para determinar diferencias entre las especies, con los promedios de los 13 días consecutivos de cada animal y luego promediando los animales de cada especie se generó el gráfico de ondas medias de actividad diaria, preservando la resolución temporal de los conjuntos de datos originales.

De los parámetros rítmicos se analizaron: acrofase, robustez y diurnalidad. El mesor (nivel medio) y la amplitud del ritmo no fueron considerados por dos razones. La primera, es que los recuentos de actividad registrados por los actímetros fueron programados para registrar actividad cada 15 minutos. La segunda razón es que los tamaños de los recintos de las diferentes especies no fueron iguales, lo que significa que algunas especies podrían estar más restringidas en sus movimientos que otras. Por lo tanto, el análisis de mesor y amplitud no pudo producir comparaciones entre especies válidas en este estudio.

La acrofase fue calculada por el procedimiento de cosinor único, que ajusta una onda de coseno a los datos con el fin de superar las diferencias en la forma de onda de la serie de tiempo bajo análisis. Esto es particularmente importante cuando se comparan diferentes especies, ya que se sabe que la forma de onda del ritmo de actividad varía mucho de una especie a otra.

El segundo parámetro del ritmo de actividad a analizar fue la robustez del ritmo. La robustez del ritmo indica la fuerza de la ritmicidad y es independiente de la amplitud. La robustez del ritmo se calculó como el valor de QP del estadístico del periodograma chi-cuadrado como un porcentaje del valor máximo de QP para el conjunto de datos.

El tercer parámetro a analizar fue la diurnalidad. Se calculó un índice de diurna para cada individuo dividiendo los recuentos totales de actividad acumulados durante la fase de luz del ciclo diario por los recuentos de actividad acumulados durante todo el día y multiplicando el resultado por 100.

III.3.2. EXPERIMENTO II: Caracterización y determinación del origen de la ritmicidad diaria de actividad reposo en felinos domésticos (*Felis catus*), en gato montés (*Leopardus geoffroyi*) y en yaguarundí (*Puma yaguarundi*).

Con el fin de analizar si las variaciones cronobiológicas diarias de actividad reposo en felinos domésticos (*Felis catus*), en gato montés (*Leopardus geoffroyi*) y en yaguarundí (*Puma yaguarundi*) son de origen endógeno, los animales de cada grupo se sometieron a diferentes fotoperíodos.

Este estudio se llevó a cabo bajo condiciones ambientales controladas en Granja la Esmeralda de la Ciudad de Santa Fe. Se estudiaron 4 gatos domésticos (*Felis catus*) castrados, 4 gatos monteses (*Leopardus geoffroyi*), ambas especies de aproximadamente 4 kg de peso corporal y 1 yaguarundí (*Puma yaguarondi*) con un peso de 5 kg; todos machos adultos, clínicamente sanos.

Todos estos animales se distribuyeron en jaulas de 1 m de ancho por 2 m de largo y 1 m de alto, permitiendo que se aclimaten antes de empezar el experimento (7 días). Cada jaula, estaba provista de agua, y comida *ad libitum* para impedir que cualquier rutina periódica pudiera actuar como sincronizador. Se mantuvo la temperatura del ambiente a 20°C manteniendo estable la temperatura de la habitación con un termostato electrónico, con fluctuaciones de $\pm 0,2^{\circ}\text{C}$ entre el día y la noche. Las jaulas tenían en su parte superior luces que proporcionaban una intensidad lumínica media de 200 lux a nivel de la misma. Se controló el fotoperiodo de forma automática mediante un reloj digital programable (Datamicro, Orbis, España). Para no interferir con los registros, las actividades de control se realizaron durante las 24 h por medio de cámaras de observación infrarrojas adosadas a cada jaula y las maniobras de limpieza diarias de los recintos individuales fueron realizadas en horarios aleatorios. Se obtuvieron registros de temperatura y humedad relativa del lugar donde se realizó el ensayo. En los diferentes experimentos la actividad en los felinos se determinó a intervalos de 15 minutos con actímetros ACTIWATCH® (Cambridge Neurotechnology Ltd.) adosados a collares.

III.3.2.1. Procedimientos

Por las diferencias biológicas entre estas tres especies el protocolo al que fue sometida cada especie fue diferente.

***Felis catus* (Gato Doméstico)**

Para averiguar la naturaleza circadiana, así como su sincronización a la luz, los ritmos circadianos se estudiaron bajo condiciones de curso libre, exponiendo a los gatos a luz constante (LO 24:00, 8 días) y oscuridad constante (LO 00:24, 14 días). Posteriormente, se analizó la resincronización tras invertir el ciclo LO, se cambió a OL (12:12, 11 días) doblando una de las fases de luz (luces encendidas a las 20:00 h y apagadas a las 8:00 h). Al invertir el ciclo LO, se estudió la influencia del marcapasos interno, ya que los ritmos controlados de forma endógena requieren cierto número de

ciclos para resincronizarse. Finalmente fueron sometidos a pulsos ultradianos LO (3:3, 5 días).

Para restablecer la sincronización a la luz y reajustar el marcapasos circadiano, se permitió que los felinos se sincronicen con un ciclo LO 12:12 durante un período mayor a 7 días, antes de exponerlos a cada fotoperíodo.

***Leopardus geoffroyi* (Gato Montés)**

Los animales fueron sometidos a los siguientes fotoperíodos LO (12:12, 28 días), LO (24:00, 7 días), LO (12:12, 17 días).

***Puma yagouaroundi* (Jaguarundí)**

Esta especie fue sometida a los siguientes fotoperíodos: LO (12:12, 21 días), LO (24:00, 9 días), LO (12:12, 8 días).

III.3.2.2. Análisis de datos

Los datos de actividad, fueron tratados de la misma manera que en el experimento I.

III.3.3. EXPERIMENTO III: Influencia del enriquecimiento ambiental en las conductas de gato doméstico (*Felis catus*), gato montés (*Leopardus geoffroyi*) y jaguarundí (*Puma yagouaroundi*).

Con el fin de establecer si el enriquecimiento ambiental en *Felis catus* (Gato, especie doméstica crepuscular/nocturna), *Leopardus geoffroyi* (Gato montés, especie silvestre nocturna) y en *Puma yagouaroundi* (Yaguarundí, especie silvestre diurna) produce cambios en sus conductas y si éstas se mantienen una vez finalizadas las maniobras de enriquecimiento y así evaluar su bienestar animal, se expusieron a un programa de enriquecimiento ambiental, los mismos individuos del experimento II.

Cada felino fue observado individualmente durante todo el experimento con cámaras filmadoras infrarrojas. Inicialmente, las tres especies permanecieron en condiciones de aislamiento en los mismos recintos y bajo las mismas condiciones de temperatura y humedad utilizadas en el experimento II. Posteriormente, las especies silvestres, fueron trasladados a recintos de 20 m² a la intemperie (Temperatura máxima y mínima promedio 28-18 °C respectivamente). En cada ambiente permanecieron 11 días, ese período fue dividido en tres etapas: previa, enriquecimiento y posterior, siempre provistos de bebederos con agua *ad libitum*.

III.3.3.1. Diseño fase enriquecimiento

El experimento se diseñó con un período pre enriquecimiento de 3 días (línea base) para evaluar comportamiento de los animales sin enriquecimiento; un período de enriquecimiento de 5 días con variadas maniobras de enriquecimiento dispuestas en un cronograma (Tabla 5) y posteriormente un período sin maniobras de 3 días de duración para evaluar la efectividad del enriquecimiento en los patrones comportamentales.

En la Tabla 4 se describen los objetos (enriquecedores) utilizados en el cronograma de enriquecimiento y los tipos de comportamiento que estimulan.

Tabla 4. Enriquecedores utilizados.

Objetos	Comportamiento esperado
1- Plataforma con rascador más caja escondite	Hábitat Físico, sensorial, cognitivo
2- Feromonas en tela	Sensorial cognitivo
3- Pelota con agujeros y comida adentro	Sensorial cognitivo alimentario
4- Pelota móvil con símil ratón	Sensorial cognitivo
5- Colgantes	Cognitivo sensorial
6- Hierba de gato (Cat nip, Ellis y Wells, 2010)	Sensorial
7- Tachito con comida adentro (resolución de problema)	Cognitivo alimenticio
8- Comida en plato	Alimenticio
9- Caja con comida (resolución de problema)	Alimenticio cognitivo

La Tabla 5 resume el cronograma de enriquecimiento y la disposición de los enriquecedores utilizados en las tres especies. Cada estímulo se presenta 2 veces en total y en distintos períodos horarios, excepto el estímulo comida en plato (8) que se presenta 4 veces en total. Dicho cronograma contempla comida 2 comidas al día durante todo el ensayo. Las actividades marcadas en gris corresponden a los estímulos que presentan comida.

Tabla 5. Cronograma de Enriquecimiento.

DIA	PERÍODO 1 (6:00-7:30 h)	PERÍODO 2 (9:00-10:30 h)	PERÍODO 3 (12:00-13.30 h)	PERÍODO 4 (15:00-16:30 h)
1	plataforma con rascador más caja escondite	pelota con agujeros y comida adentro	hierba de gato	caja con comida
2	comida en plato	feromonas en tela	pelota móvil con símil ratón	tachito con comida adentro
3	feromonas en tela	comida en plato	colgante	pelota con agujeros y comida adentro
4	tachito con comida adentro	hierba de gato	plataforma con rascador más caja escondite	comida en plato
5	caja con comida	colgante	comida en plato	pelota móvil con símil ratón

○ Momentos del día en los que se les ofreció alimento.

Estos estímulos fueron previamente utilizados en felinos por Macdonald y Loveridge (2010).

Elementos utilizados

- DVR Hikvision DS-7208HGHI-F1/N con 6 cámaras infrarrojas Hikvision DS-2CE16C0T-IRPF, turbo 4.0 bullet 720P con sensor CMOS resolución 720P 1Mpx, IR 20m, ICR, 0.01 lux/F1.2 Smart IR, lente fijo 2,8mm (92°), multinorma TVI/AHD/CVI/CVBS, alimentación 12VDC, apto exterior, protección IP66, carcasa plástica.
- Objetos de enriquecimiento o "enriquecedores"(Tabla 4).

Procedimiento

Las cámaras fueron colocadas y testeadas para que capturen los acontecimientos de la totalidad del recinto de cada animal.

Las maniobras de enriquecimiento ambiental se realizaron de las 6 h a las 18 h (Tabla 5) dividiendo este lapso en 4 períodos (6-9 h, 9-12 h, 12-15 h y 15-18 h). La primera mitad de cada período correspondió al momento de la maniobra de enriquecimiento con monitoreo y la segunda, correspondió al descanso para evitar el acostumbramiento y mantener el interés (Bentosela y col., 2016). De las filmaciones se extrajeron los primeros 90 minutos de cada período (6:00-7:30 h, 9:00-10:30 h, 12:00-13:30 h y 15:00-16:30 h), 6 h diarias. Esto acumuló un registro de 18 h para la línea base, 30 h de enriquecimiento y 18 h post enriquecimiento por animal.

Conductas evaluadas

Para la evaluación de las diferentes conductas observadas se utilizó la siguiente clasificación de comportamientos:

Locomoción (loco): Se define como un patrón de conducta dónde el animal realiza una traslación de un lugar a otro. Movimiento para desplazarse con un fin determinado (correr, caminar, saltar, etc.). Es una conducta que puede ser confundida con pacing, que es un tipo de locomoción en vaivén, la que será explicada más adelante.

Olisqueo (olis): Se define al olisqueo/olfateo cómo la acción que realiza el animal al respirar entrecortadamente para así poder percibir el olor proveniente de algo o alguien. Olfatear objetos, jaula, etc.

Postura pasiva (post): Patrón conductual dónde el animal se encuentra sin locomoción, de manera estática, permaneciendo en un estado de relajación, pero con movimientos oculares y de cabeza manteniendo la vigilia, a modo de conservar energías. Echado o sentado con los ojos abiertos.

Descanso (desc): Este patrón conductual es definido con una connotación hacia el estado de “sueño fisiológico” dónde el animal abandona totalmente el estado de vigilia, se posiciona en decúbito esternal o lateral, presenta un estado de relajación y reposo uniforme del organismo, sus variables fisiológicas se encuentran basales y tiene una baja respuesta a los estímulos externos. Echado con los ojos cerrados.

Grooming y cuidado corporal (groo): El acicalado en los animales comprende las actividades de limpieza, desparasitado o cualquier otra actividad por medio de la cual el animal cuida las partes exteriores de su cuerpo. En la mayoría de los animales es un comportamiento instintivo, aunque en los animales superiores también es parcialmente aprendido. Resumiéndose como autoacicalamiento (con la lengua), afilarse las uñas, rascarse. (Considerar en cada fase frecuencia de grooming como comportamiento estereotipado).

Frote (fro): Es una conducta realizada por los felinos que consiste en rozar su cuerpo contra objetos o personas con la finalidad de dejar sus feromonas con su olor característico y marcar territorio.

Pacing (pac): Es un comportamiento estereotipado, es decir constante y repetitivo que puede observarse en los felinos salvajes, consiste en movimientos repetitivos de locomoción sin ninguna aparente función, ir y venir de delante hacia atrás de la jaula o de un costado hacia el otro.

Posteriormente, al análisis individual por especie y por tipo de enriquecimiento se agruparon las conductas expresadas por los felinos a las maniobras realizadas, en:

- **Ambiental**, teniendo en cuenta el ambiente físico el cual incluyó a la plataforma con rascador más caja escondite y a los colgantes.

- **Alimenticio**, el mismo incluyó la pelota con comida, caja con comida, comida propiamente dicha y el tachito con comida dentro.

- **Sensorial**, en donde se engloba a hierba de gato y la feromona en tela.

III.3.3.2. Análisis de los datos

Se realizó el monitoreo focal de conductas cada 2 minutos en los días previos, durante y posteriores al enriquecimiento, usando el método *Scan Instantáneo* (Abwak, 1998), mediante el cual un grupo de actividades de individuos predeterminados son rápidamente escaneadas a intervalos regulares de tiempo, registrando así el comportamiento instantáneo de un individuo. Esta tarea fue realizada por dos observadores en paralelo (para evitar sesgos) y registradas en planillas *ad hoc*. Las etapas (previa, durante y posterior al enriquecimiento) y el tipo de comportamiento, según clasificación, fueron factores fijos y el número de comportamientos observados fue la variable dependiente correlacionándose con la frecuencia de observación (Bentosela y col., 2016). Para evaluar la confiabilidad entre observadores, se calcularon los coeficientes de correlación de Pearson.

III.4. Aspectos éticos

Las dimensiones de los recintos y/o jaulas utilizadas en nuestros estudios se encontraban dentro de los lineamientos para las mismas otorgados por la Asociación Mundial de Zoológicos y Acuarios (WAZA, 2005).

Los experimentos se realizaron de acuerdo con las regulaciones de la Guía para el cuidado y uso de animales de laboratorio (US National Research Council, 2011) y las Directrices de la sociedad estadounidense para el uso de mamíferos silvestres en la investigación y educación (Sikes y col., 2016) de la World Society for the Protection of Animal (WSPA, 2002).

El protocolo de investigación fue aprobado por el Comité de Ética de la Facultad de Ciencias Veterinarias – Universidad Nacional de Litoral, bajo el Expte. N° 14562 y la Resolución Consejo Directivo N° 949.

IV. RESULTADOS Y DISCUSION

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

IV.1. EXPERIMENTO I: Caracterización de la ritmicidad diaria de actividad reposo en felinos domésticos y felinos sudamericanos silvestres en cautiverio bajo condiciones de fotoperiodo natural.

A fin de analizar en condiciones de fotoperiodo natural las variaciones cronobiológicas diarias e individuales de actividad reposo, caracterizar los ritmos (periodo, amplitud, mesor, acrofase), determinar patrones particulares de la especie y diferencias interespecies, se efectuó con los datos registrados de cada individuo el análisis cosinor.

IV.1.1 Variaciones cronobiológicas diarias e individuales de actividad reposo en felinos domésticos y felinos sudamericanos silvestres.

A continuación, se presentarán y discutirán los resultados obtenidos de los individuos de cada especie. La Tabla 6 resume los principales estadísticos de actividad para cada uno de los individuos correspondientes a las nueve especies estudiadas.

Tabla 6. Parámetros de análisis cosinor (mesor, amplitud y acrofase) de los 46 felinos correspondientes a las 9 especies estudiadas, con significación estadística para un período de 24 horas.

Especie	Animal	Mesor			Amplitud			Acrofase		
		Promedio	Mínimo	Máximo	Promedio	Mínimo	Máximo	Promedio	Mínimo	Máximo
Doméstico	1	1254	1050	1458	592	231	952	08:26	05:56	10:56
	2	1009	817	1201	780	440	1119	07:56	06:13	09:39
	3	537	435	639	424	244	605	08:56	07:15	01:03
	4	460	334	585	66	-----	-----	06:59	-----	-----
	5	441	343	538	297	124	469	09:10	06:39	11:22
	6	421	305	537	413	208	618	07:40	05:41	09:38
Montés	1	2064	1901	2227	1003	714	-----	02:44	01:38	03:51
	2	1354	1222	1487	382	148	616	02:37	00:59	05:75
	3	10560	9939	11181	6164	5067	7261	00:16	23:34	00:56
	4	9701	9146	10257	7042	6061	8024	00:34	00:17	01:58
	5	3376	3149	3603	1764	1362	2165	03:43	02:50	04:35
	6	2203	2026	2380	1341	1028	1654	02:47	01:53	03:41
	7	11680	11142	12217	7418	6468	3368	01:34	01:50	02:38
	8	8726	8300	9153	6633	5879	7386	01:28	01:23	01:54
Ocelote	1	6135	5557	6712	3635	2615	4656	18:31	17:25	19:03
	2	2009	1806	2212	1403	1045	1762	00:58	23:07	01:49
	3	4627	4289	4964	2939	2343	3536	02:39	01:52	03:26
	4	10060	9282	10838	3011	1636	4386	01:46	23:58	03:35
	5	1555	1426	1683	1285	1058	1512	23:20	22:40	24:01
	6	3498	3250	3746	1739	1301	2178	19:36	18:37	20:34
Puma	1	211	97	325	150	-----	-----	05:46	-----	-----
	2	411	357	464	257	163	352	10:37	09:11	12:03
	3	3492	3117	3867	982	320	1644	19:50	17:06	22:39
	4	1951	1773	2129	2364	2050	2678	04:10	03:39	04:40

5	11161	10054	12269	147	-----	-----	21:31	-----	-----
6	1278	1149	1407	391	163	619	04:06	01:43	06:28
7	1785	1635	1934	363	98	627	20:10	16:54	23:07
8	690	627	753	588	476	700	23:59	23:16	24:42

Continuación Tabla 6.

Especie	Animal	Mesor		Amplitud			Acrofase			
		Promedio	Mínimo	Máximo	Promedio	Mínimo	Máximo	Promedio	Mínimo	Máximo
Yaguarundi	1	2417	2211	2622	3094	2731	3457	13:44	13:17	14:10
	2	7180	6491	7870	9197	7979	10416	12:23	11:53	12:53
	3	643	591	695	639	547	731	12:08	11:35	12:40
Yaguar	1	187	159	214	138	89	186	14:17	13:55	16:40
	2	120	101	138	82	50	114	14:11	12:40	15:43
	3	94	80	108	66	40	91	12:53	11:24	14:22
Tigrina	1	11357	10384	12329	7693	5975	9411	20:56	20:50	21:04
	2	3719	3351	4087	3070	2420	3720	21:49	22:40	22:37
	3	10065	9197	10933	7091	5558	8624	18:44	17:05	19:33
	4	2790	2425	3154	2039	1396	2683	21:31	19:49	22:16
	5	9574	8695	10453	5032	3480	6585	19:42	17:55	20:19
	6	1694	1449	1939	1674	941	1807	21:25	20:11	22:38
Pajonal	1	1733	1600	1867	1279	1043	1516	08:40	07:57	08:22
Margay	1	742	658	825	435	658	825	00:22	23:02	02:41
	2	4290	3953	4627	1629	1033	2224	02:36	00:10	03:02
	3	1476	1348	1603	657	431	882	01:46	23:25	02:05
	4	616	551	682	573	457	689	00:01	23:14	01:47
	5	4225	3871	4579	1982	1357	2607	01:02	24:48	02:15
	6	1475	1356	1595	740	529	952	01:52	24:45	02:58

Gato Doméstico (*Felis catus*):

Los parámetros (mesor, amplitud, acrofase y período) que caracterizaron el ritmo de cada individuo de esta especie se observan en la Tabla 6. Los valores individuales promedios para el mesor fueron: 1254, 1009, 537, 460, 441 y 421 cantidad de movimientos/15'; amplitud: 592, 780, 424, 66, 297 y 413 movimientos/15' y acrofase: 8:26, 7:56, 8:56, 6:59, 9:10 y 7:40 h respectivamente. Para esta especie doméstica el período en todos los casos fue cercano a 24 h (1440 minutos).

Para visualizar la caracterización de los ritmos de actividad de felinos domésticos, se presentan para cada uno de los individuos los resultados mediante actogramas, periodogramas y gráficos de ondas medias. Los actogramas y gráficos de ondas medias exponen en su parte superior una barra de color clara representando las horas de luz de día y consecutivamente una barra de color negro la cual representa la noche. En el gráfico de ondas medias se remarca los momentos del día en que los animales manifestaron mayor actividad.

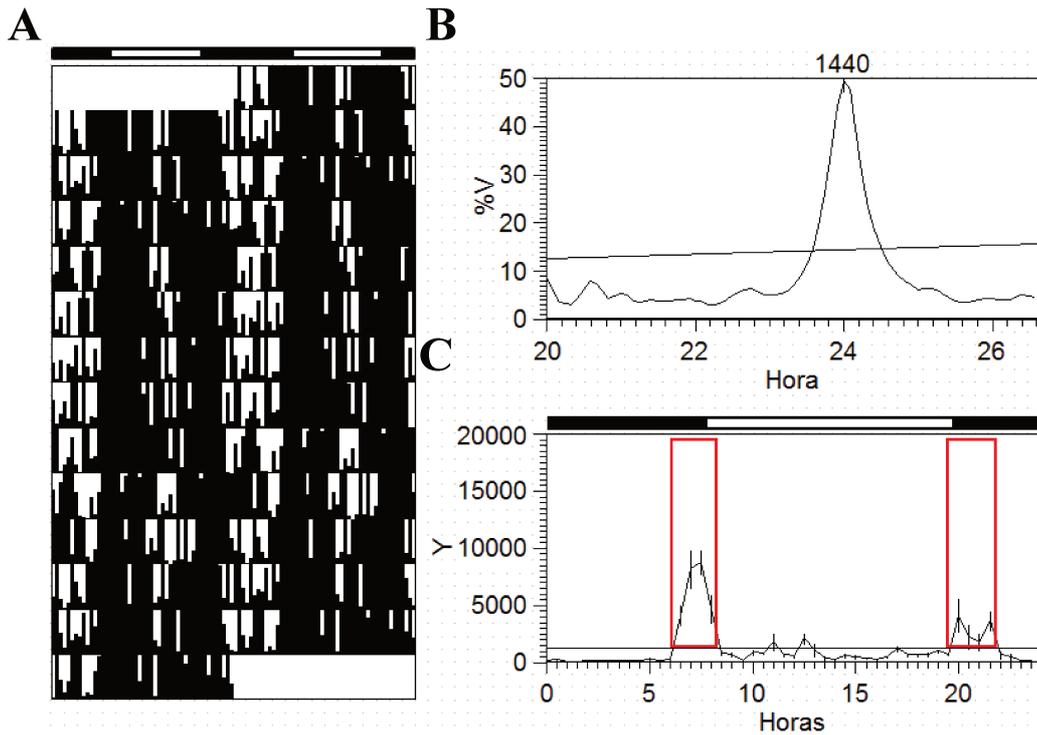


Figura 7. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato doméstico, individuo número 1.

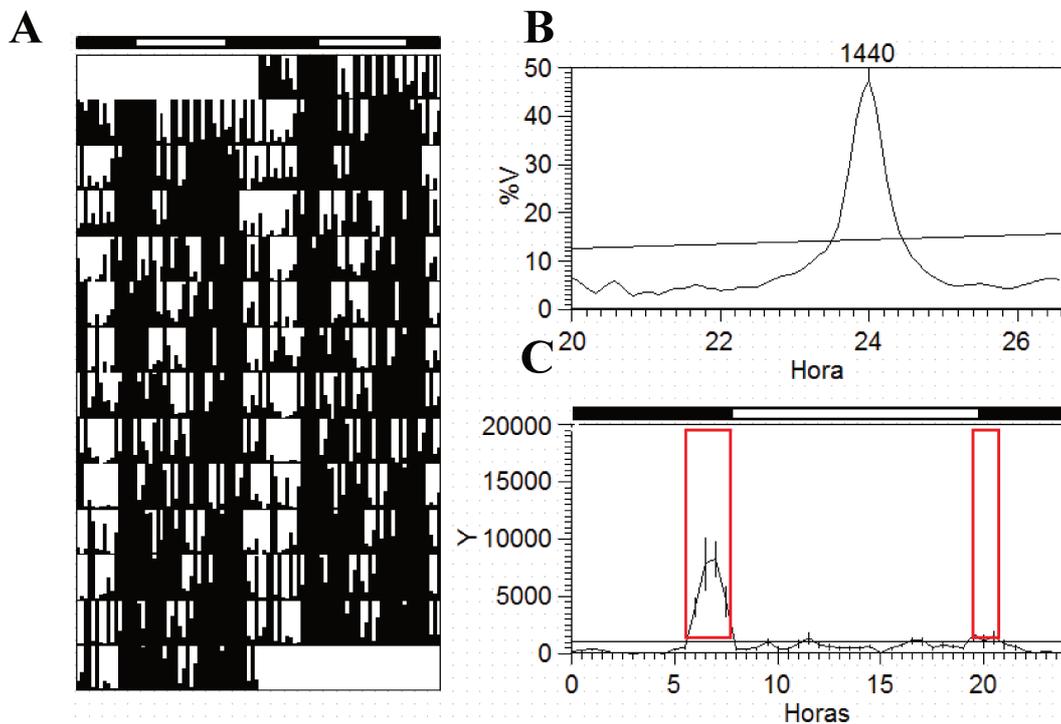


Figura 8. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato doméstico, individuo número 2.

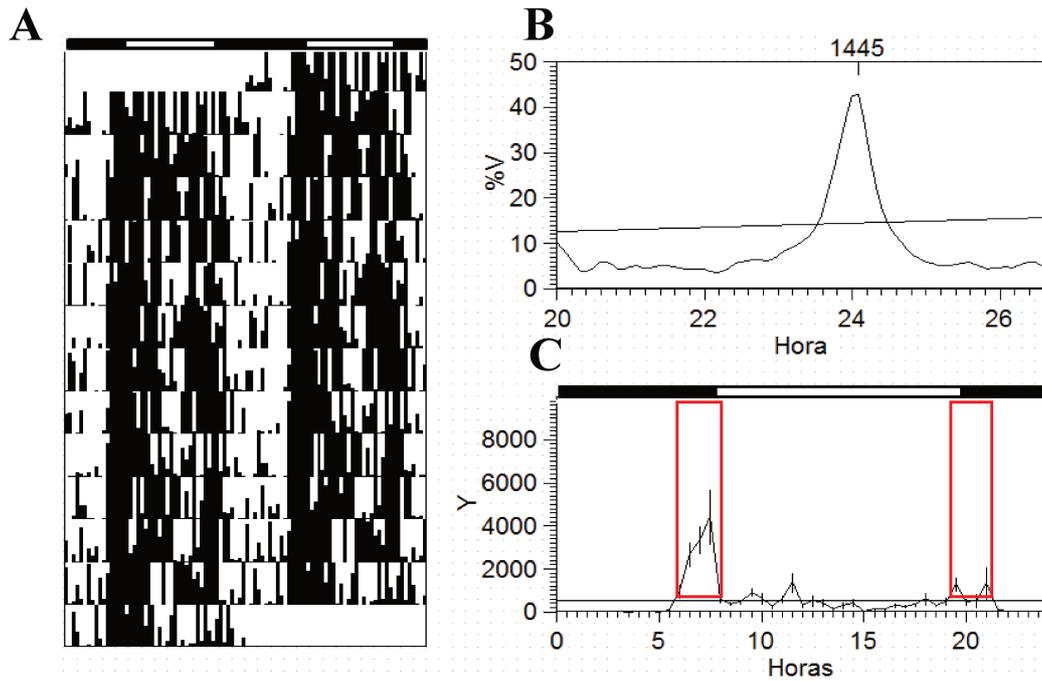


Figura 9. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato doméstico, individuo número 3.

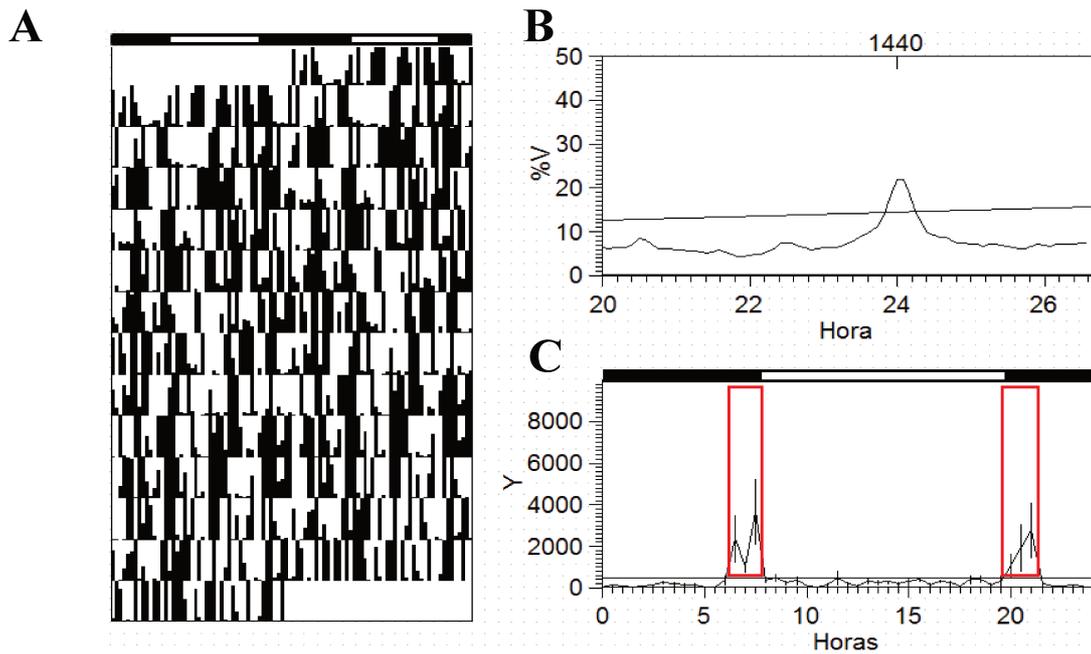


Figura 10. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato doméstico, individuo número 4.

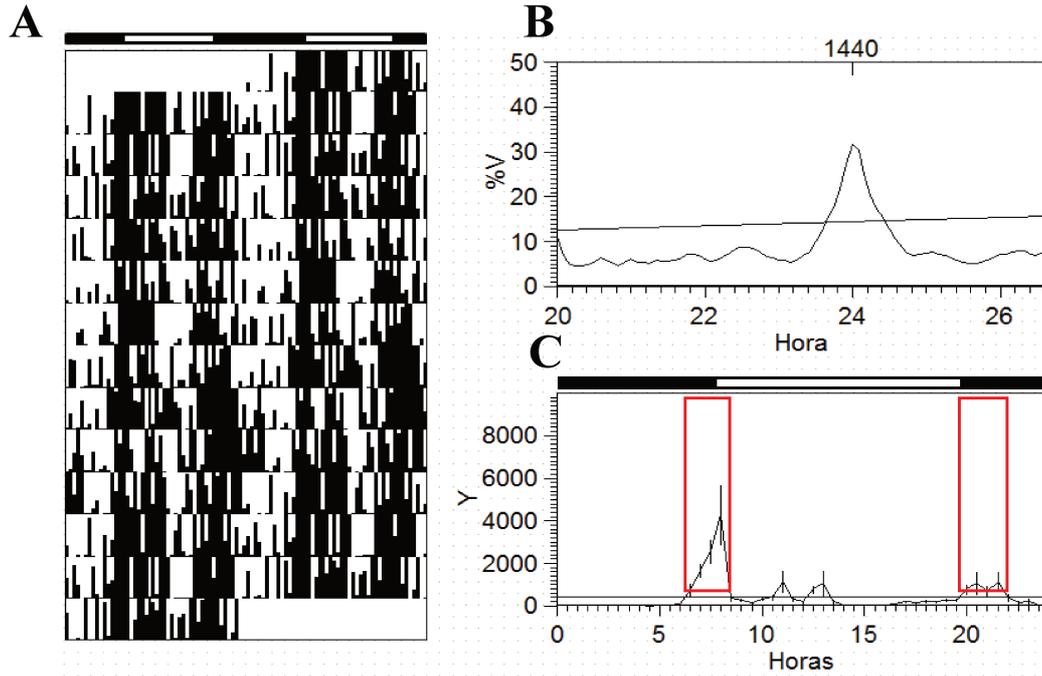


Figura 11. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato doméstico, individuo número 5.

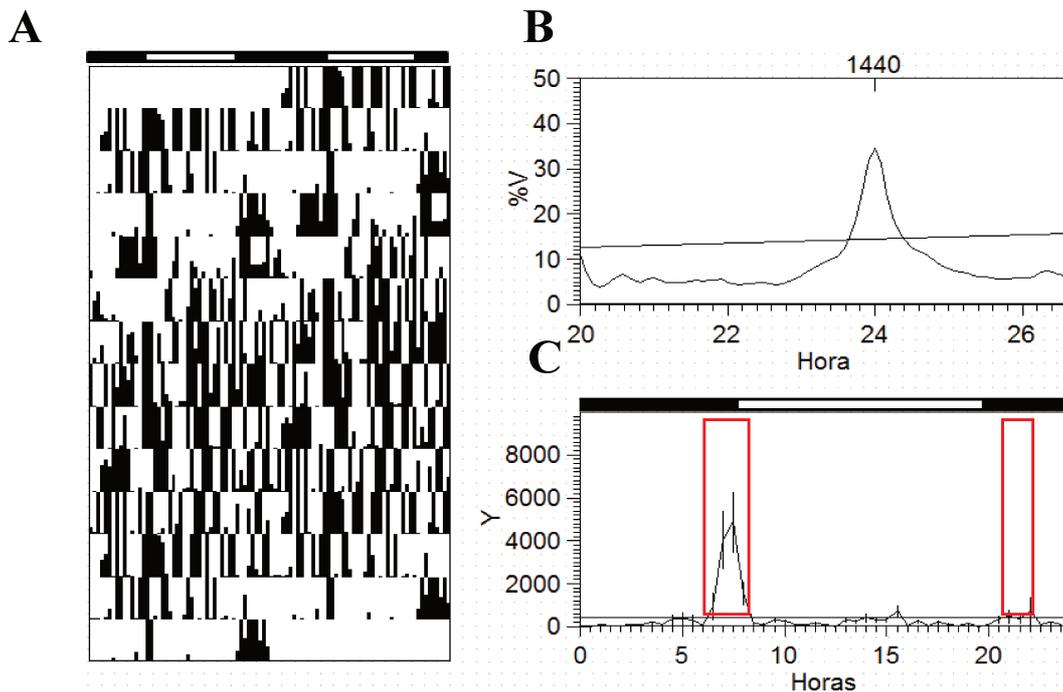


Figura 12. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato doméstico, individuo número 6.

Nuestros resultados indican que los periodos de actividad observados en los 6 gatos domésticos (*Felis catus*), se ajustaron a una ritmicidad diaria de 24 h (T), con un rango de variación entre 23:30 h y 24:30 h para un nivel de significación $p \leq 0.05$ graficado en el periodograma de las Figuras 7B, 8B, 9B, 10B, 11B y 12B.

Los actogramas (Figura 7A, 8A, 9A, 10A, 11A, 12A), mostraron en su mayoría una gran similitud en la actividad locomotora. En los individuos 4 y 6 si bien se manifiestan las bandas de mayor actividad siguiendo el patrón rítmico de los animales 1, 2, 3 y 5 se visualiza también actividad en el resto del período interfiriendo en la interpretación del actograma. Los actogramas representativos (Figura 7A, 8A, 9A, 11A) muestran un comportamiento en *Felis catus* coincidente con las observaciones expresadas por Randall y col. (1987), manifestando la existencia de un período de inactividad antes de la actividad previa a la aparición de la luz; otro período de inactividad posterior a la actividad inmediata después de la aparición de la oscuridad; ausencia de un claro patrón (diurno o nocturno), aunque con una tendencia nocturna y la presencia de dos bandas de actividad agrupadas sobre la transición de luz a oscuridad (crepuscular).

En los gráficos de ondas medias (Figura 7C, 8C, 9C, 10C, 11C, 12C) para la actividad promedio de ésta especie, se manifestó que los valores medios para cada punto y sus desvíos en la fase de oscuridad y en la de luz están separados de la media, la actividad empieza a disminuir antes de comenzar el día al igual que comienza a aumentar antes de la llegada de la noche mostrando una anticipación al cambio fotoperiódico por lo que a la inspección visual de los registros representativos, subrayan un patrón bien definido de actividad locomotora crepuscular similar en todos los individuos de ésta especie. En estos gráficos se aprecia que la actividad presenta dos picos durante la fase de oscuridad, uno de mayor intensidad antes del amanecer (7:30 h) y otro menor luego del atardecer (20:30 h), similar a los reportado por Parker y col., (2022) donde los gatos domésticos de su estudio también presentaron los picos de actividad locomotora alrededor del amanecer y el atardecer.

Por lo tanto, en nuestro estudio bajo condiciones naturales, los *Felis catus* expuestos a fotoperíodo LO 12:12 (equinoccio invernal), se comportaron como una especie crepuscular coincidiendo con lo reportado por Kavanau (1971). La acrofase en esta especie se manifestó siempre durante la escotofase/fotofase, con una reducida variación horaria (6:59 a 9:10 h). Mostraron dos picos de actividad, uno antes del amanecer y el otro al inicio de la noche, presentando mayor actividad acumulada en la escotofase (80,56%) y mostrando durante la fotofase actividad con periodos de descanso breve; similar a los encontrado por Aschoff (1962) en donde reportó que la mayoría de las 45 especies diferentes de mamíferos estudiadas presentaron dos picos. Algunos autores describen a el gato como diurno (Szymanski, 1919), nocturno (Macdonald y Apps, 1978),

crepuscular (Kavanau, 1971) y policíclico (Lucas y Sterman, 1974). Este comportamiento indiosincrásico podría deberse a que los patrones de actividad de los carnívoros son influenciados por diferentes factores, como las variaciones de temperatura ambiental (Schmidt-Nielsen, 1983), la interacción con los competidores (Carothers y Jaksic, 1984), el comportamiento social (Ewer, 1973), la disponibilidad de alimentos (Boulos y Terman, 1980; Zielinski, 1988), y el ciclo de la actividad propia de la presa (Zielinski, 1988). Piccione y col. (2013) atribuye las discrepancias encontradas por diferentes autores en los patrones de actividad a que los estudios realizados en gatos se han limitado principalmente a períodos cortos de observación (24 a 48 h) y de adaptación al laboratorio. Actualmente se utilizan métodos de monitoreo que permiten registros constantes y prolongados como los utilizados en este estudio.

Gato Montés (*Leopardus geoffroyi*):

En la Tabla 6 se observan los parámetros mesor, amplitud, acrofase y período de cada individuo correspondiente a esta especie estudiada. Para los 8 individuos de esta especie los valores promedios para el mesor fueron: 2064, 1354, 10560, 9701, 3376, 2203, 11680 y 8726 movimientos/15'; amplitud: 1003, 382, 6164, 7042, 1764, 1341, 7418 y 6633 movimientos/15' y de acrofase: 2:44, 2:37, 0:16, 0:34, 3:43, 2:47, 1:34 y 1:28 h, respectivamente. El período para todos los gatos monteses de este estudio fue cercano a las 24 h (1440 minutos).

Para visualizar la caracterización de dichos ritmos de actividad reposo en condiciones naturales de luz oscuridad de Gato Montés se presentan los resultados mediante actogramas, periodogramas y gráficos de ondas medias para cada uno de los individuos correspondientes a esta especie estudiada. Dichas Figuras exponen en su parte superior una barra de color clara representando las horas de luz de día y consecutivamente una barra de color negro la cual representa la noche. En el gráfico de ondas medias se marcan con un recuadro las horas de mayor actividad.

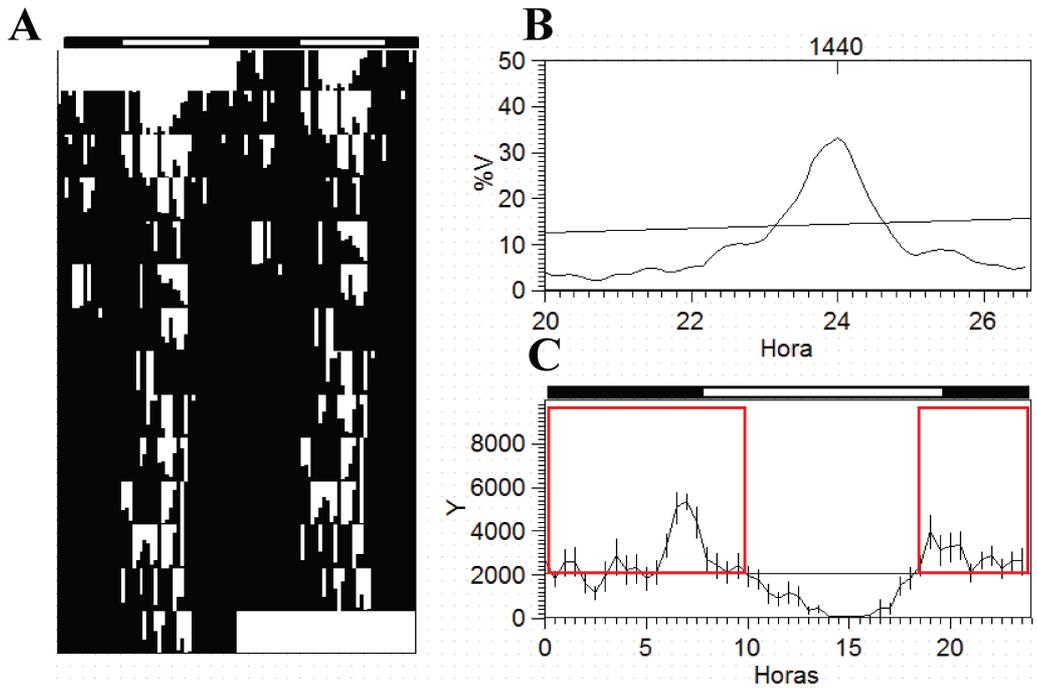


Figura 13. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato Montés, individuo número 1.

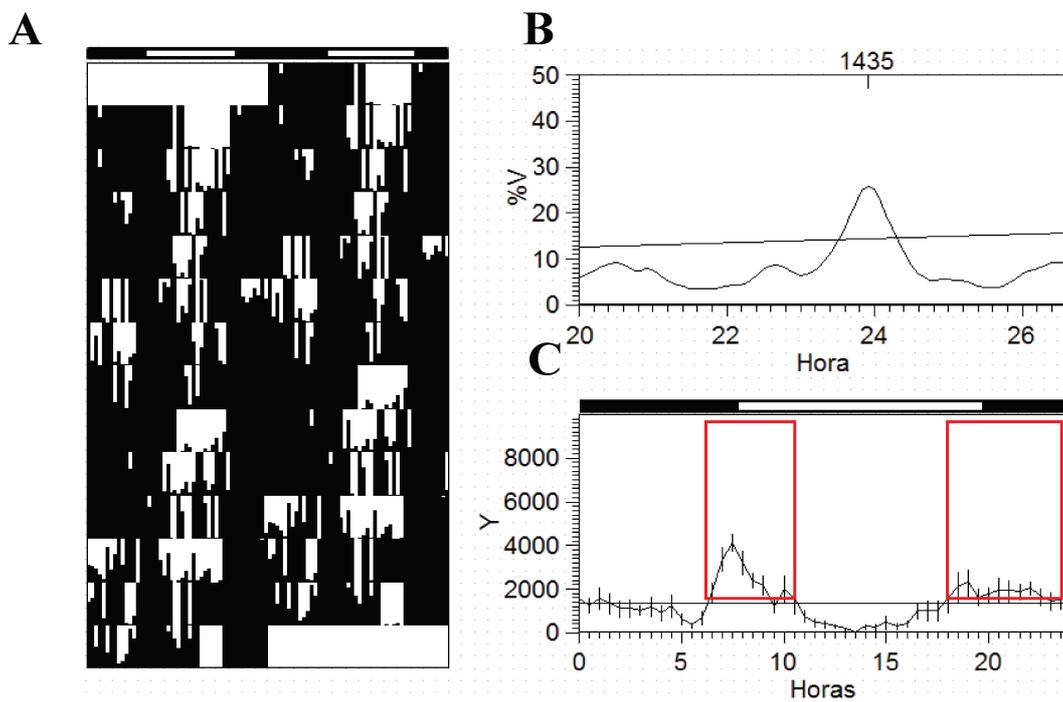


Figura 14. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato Montés, individuo número 2.

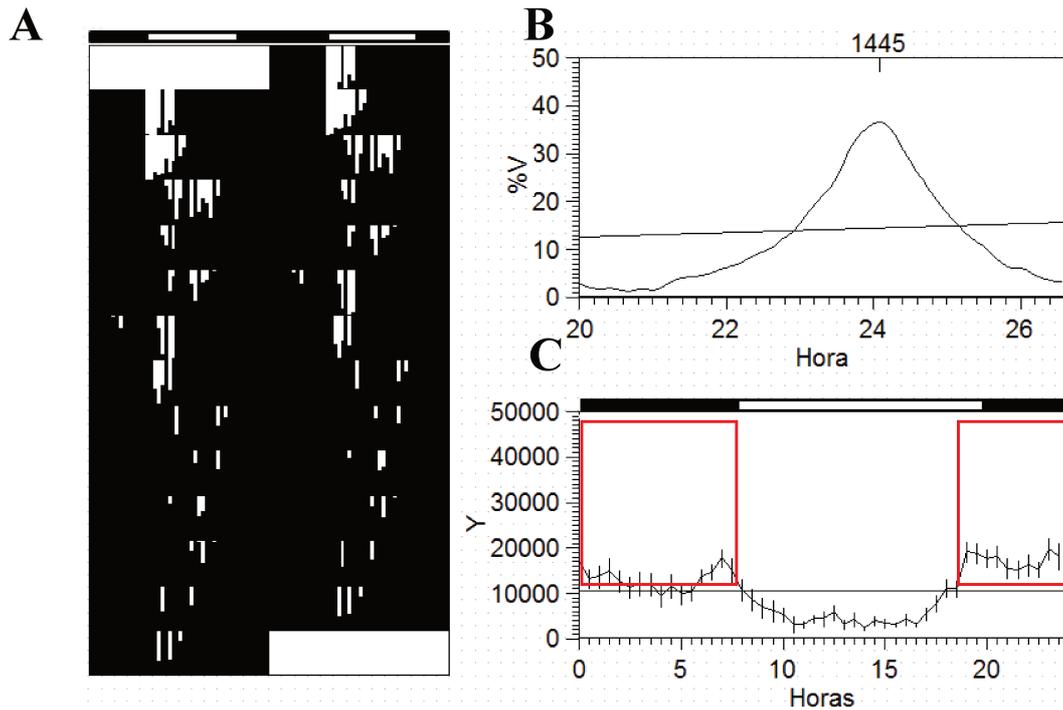


Figura 15. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato Montés, individuo número 3.

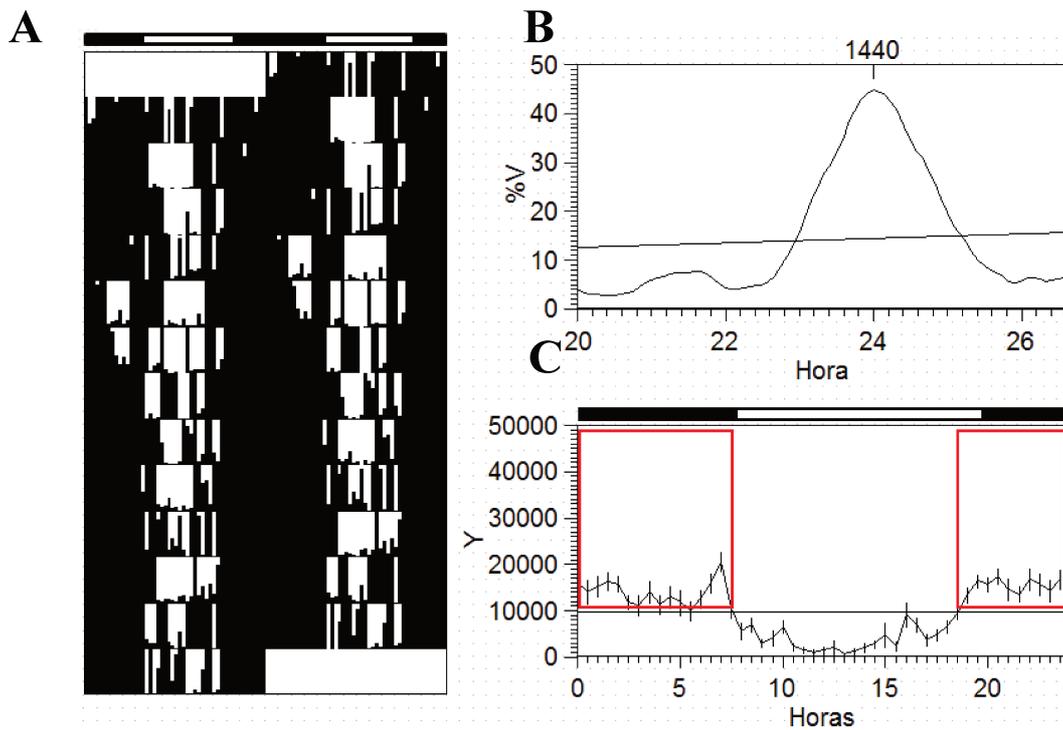


Figura 16. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato Montés, individuo número 4.

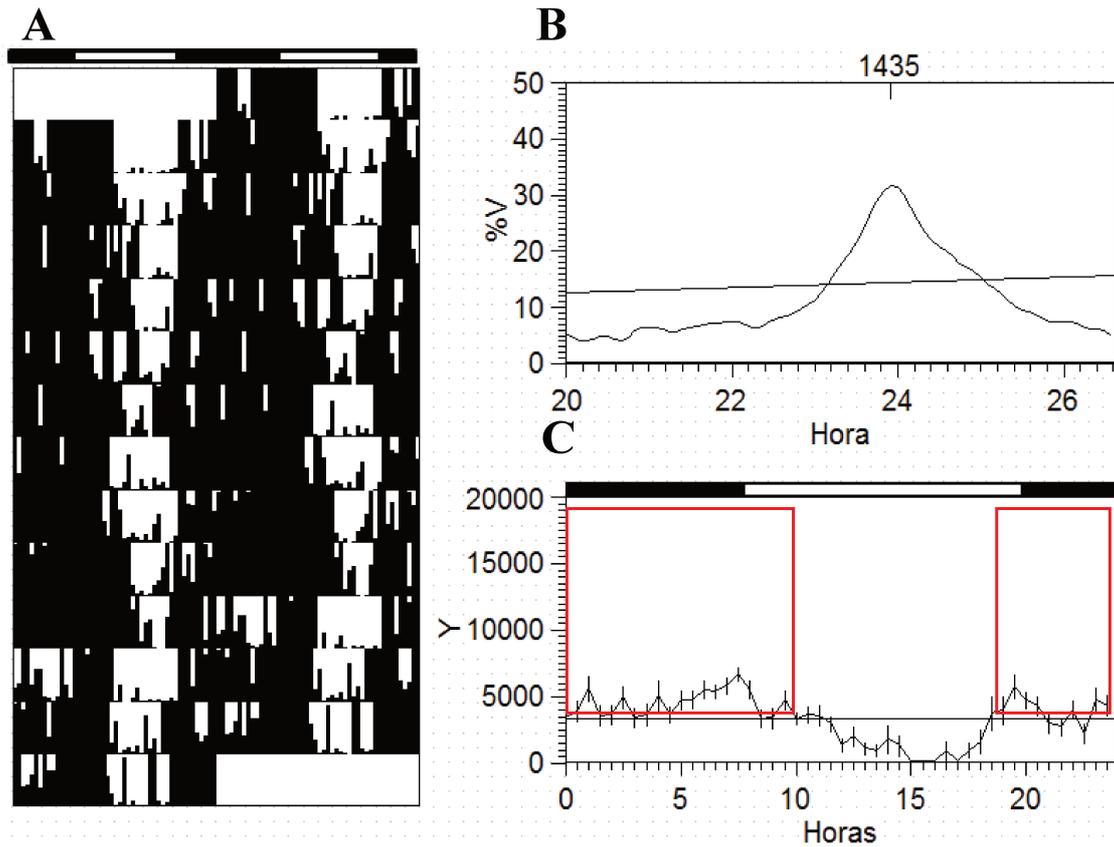


Figura 17. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato Montés, individuo número 5.

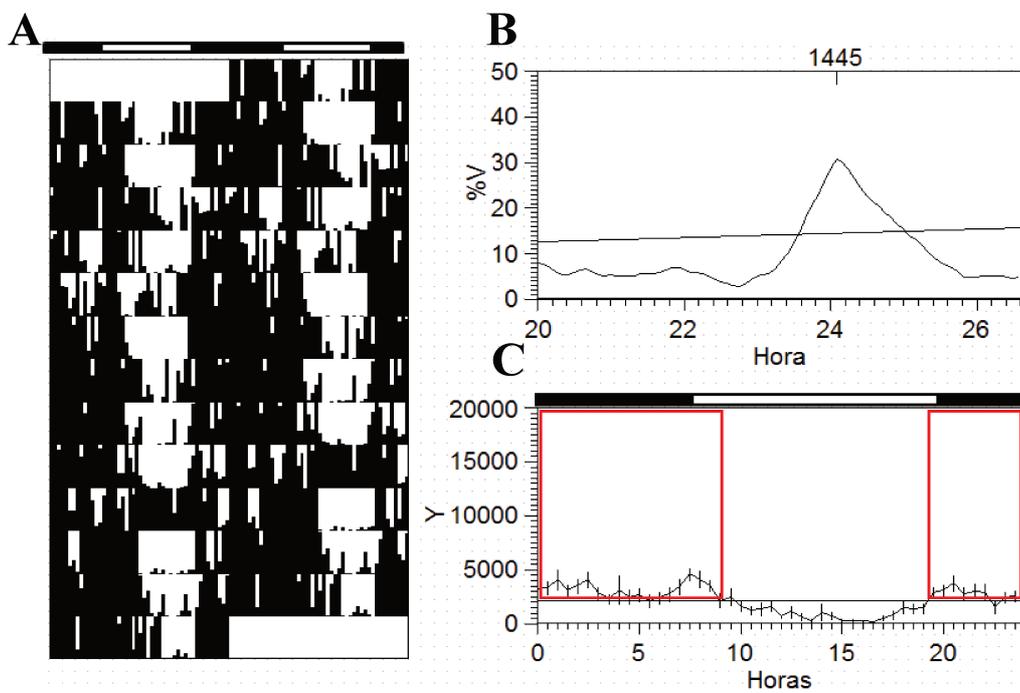


Figura 18. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato Montés, individuo número 6.

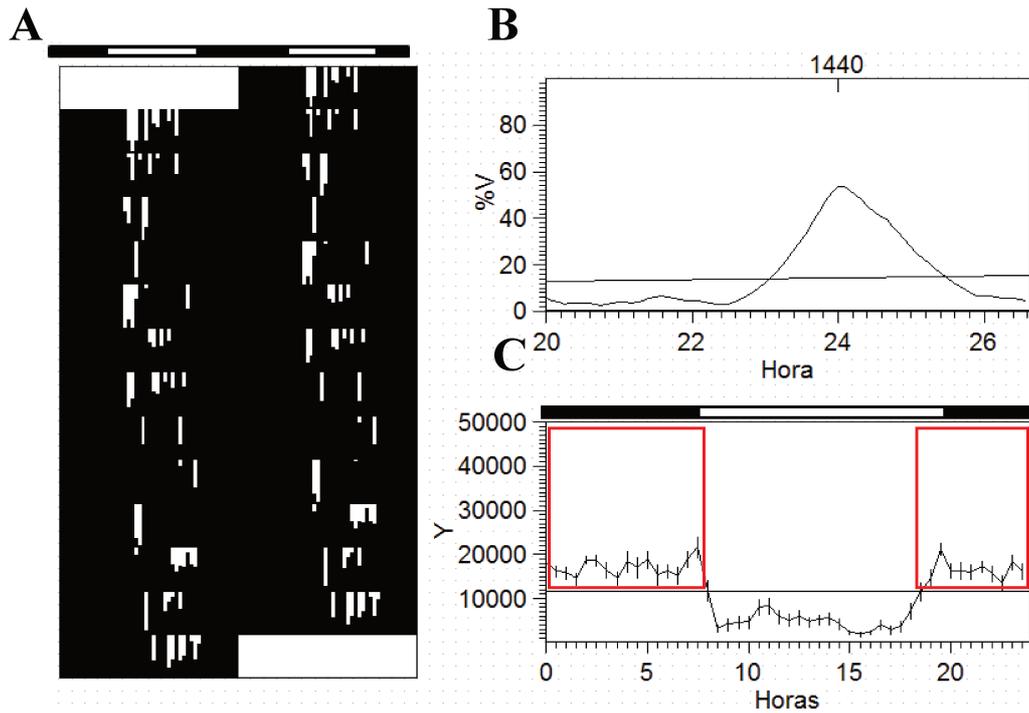


Figura 19. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato Montés, individuo número 7.

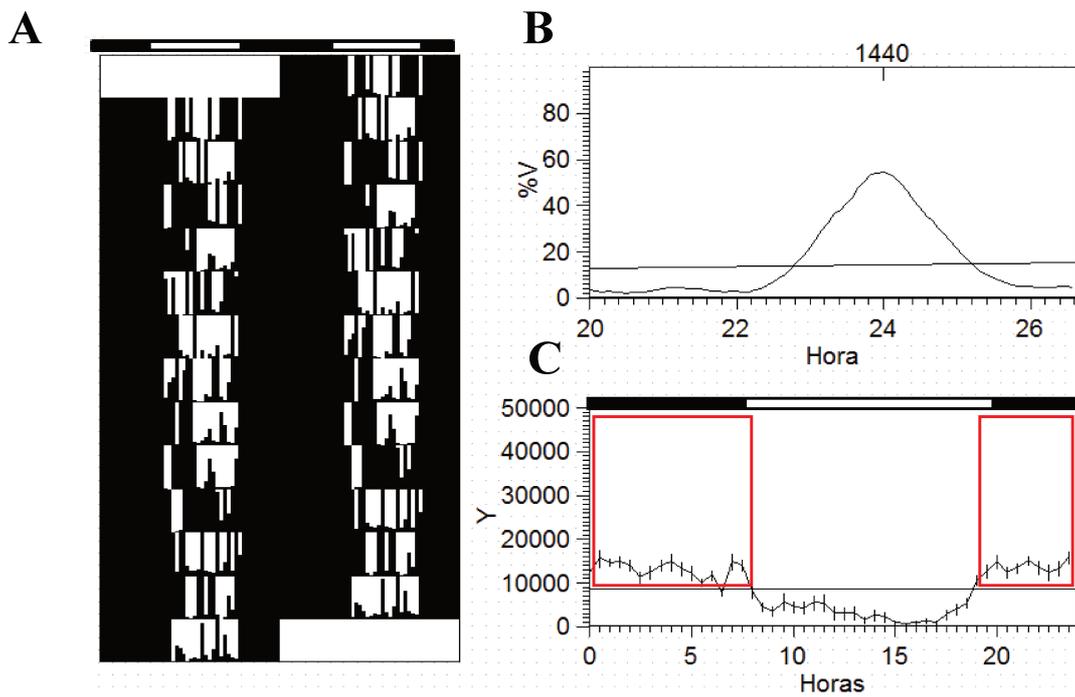


Figura 20. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Gato Montés, individuo número 8.

La actividad locomotora en gato montés (*Leopardus geoffroyi*) representada en los actogramas (Figura 13A, 14A, 15A, 16A, 17A, 18A, 19A y 20A), presenta patrones similares con menor actividad durante el período fótico.

Los períodos de la ritmicidad locomotora obtenidos mediante los periodogramas (Figura 13B, 14B, 15B, 16B, 17B, 18B, 19B y 20B) manifiestan una ritmicidad diaria $T = 24$ h para un nivel de significación $p \leq 0.05$.

Las Figuras de ondas medias (13C, 14C, 15C, 16C, 17C, 18C, 19C y 20C), manifiestan que los valores medios de actividad en la fase de oscuridad están separados de la media. Los animales 3, 4, 7, y 8 expresaron un comportamiento sanguíneo con mayor actividad que el resto de los animales, estos presentaron un mesor de 8726 a 11680 movimientos/15' y una amplitud de 6164 a 7418 movimientos/15'. Los animales 1, 2, 5 y 6 mostraron menor actividad (comportamiento linfático) con un mesor de 1354 a 3376 movimientos/15' y una amplitud de 382-1764 movimientos/15'. Todos los individuos presentaron su máxima actividad después de la medianoche (acrofase entre las 0:16 h a las 3:43 h) por lo que los gráficos de onda media del *L. geoffroyi* muestran un patrón predominantemente nocturno.

La actividad comienza a disminuir antes de comenzar el día al igual que comienza a aumentar antes de la llegada de la noche mostrando una anticipación al cambio fotoperiódico. Estos resultados concuerdan con los reportados por Romero-Muñoz (2008) en sus estudios con cámaras trampa en el Chaco Paraguayo, donde el registro de las observaciones en gato montés fue en un 70% durante la noche, con los principales picos antes del amanecer y después del anochecer. Ximenez (1975) consideró al gato montés (*Leopardus geoffroyi*) como una especie de hábitos nocturnos e infrecuentemente, crepusculares. De acuerdo a Cuellar y col. (2006) esta es una especie principalmente nocturna en bosques secos de Bolivia, pero con alguna actividad diurna, tanto en invierno como en verano. Resultados similares fueron obtenidos por Manfredi y col. (2011) en la región pampeana de Argentina, pero estos autores observaron algunas diferencias estacionales. Pereira y col. (2011) documentaron una gran plasticidad respecto del horario de actividad para esta especie y el cambio hacia un patrón predominantemente diurno durante un período de escasez de recursos alimenticios.

Ocelote (*Leopardus pardalis*):

En esta especie los parámetros (mesor, amplitud, acrofase y período) que caracterizaron el ritmo de cada individuo se observan en la Tabla 6. Los valores promedios para el mesor de los 6 individuos de esta especie fueron: 6135, 2009, 4627, 10060, 1555 y 3498 movimientos/15'; amplitud: 3635, 1403, 2939, 3011, 1285 y 1739 movimientos/15'; y de acrofase: 18:31, 0:58, 2:39, 1:46, 23:20 y 19:36 h respectivamente.

En comparación a los individuos 2, 5 y 6, los animales 1, 3 y 4 expresaron una marcada amplitud en la actividad. Los ocelotes 1 y 4 fueron los que presentaron mayor mesor. La acrofase en esta especie se manifestó siempre durante la escotofase, con una amplia variación horaria (18:31 a 2:39 h).

Para visualizar la caracterización de dichos ritmos de actividad reposo en condiciones naturales de luz oscuridad de Ocelote, a continuación, se presentan los resultados mediante actogramas, periodogramas y gráficos de ondas medias para cada uno de los individuos correspondientes a esta especie estudiada. Los actogramas y gráficos de ondas medias exponen en su parte superior una barra de color clara representando las horas de luz y consecutivamente una barra de color negro la cual representa la noche. En el gráfico de ondas medias se remarca los momentos del día en que los animales manifestaron mayor actividad.

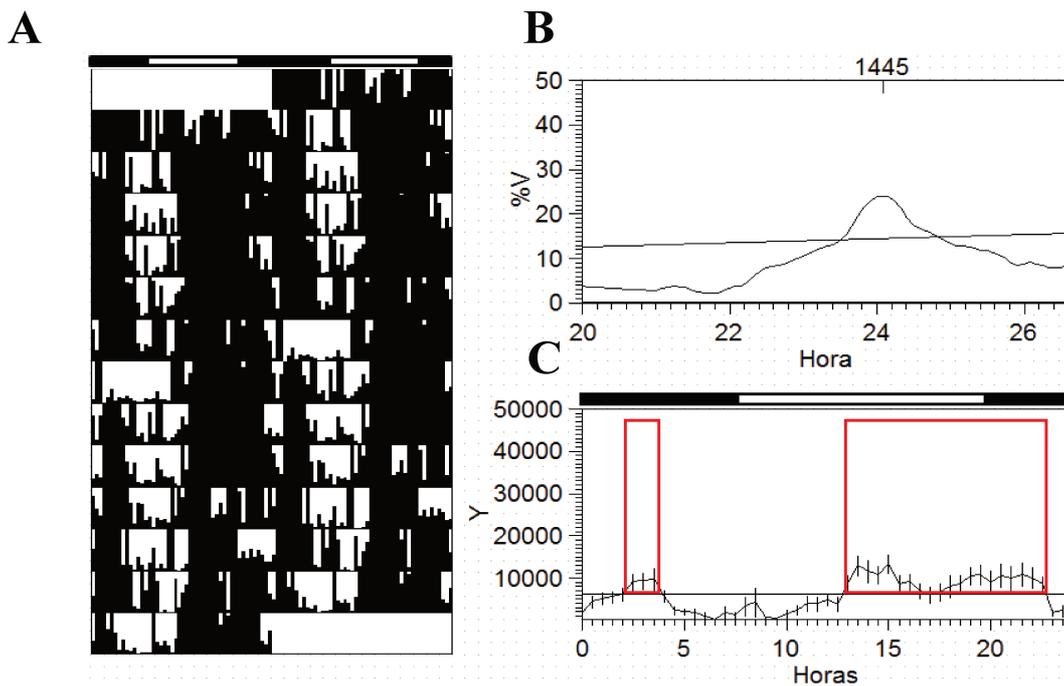


Figura 21. Actograma de doble trazo (A), periodograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Ocelote, individuo número 1.

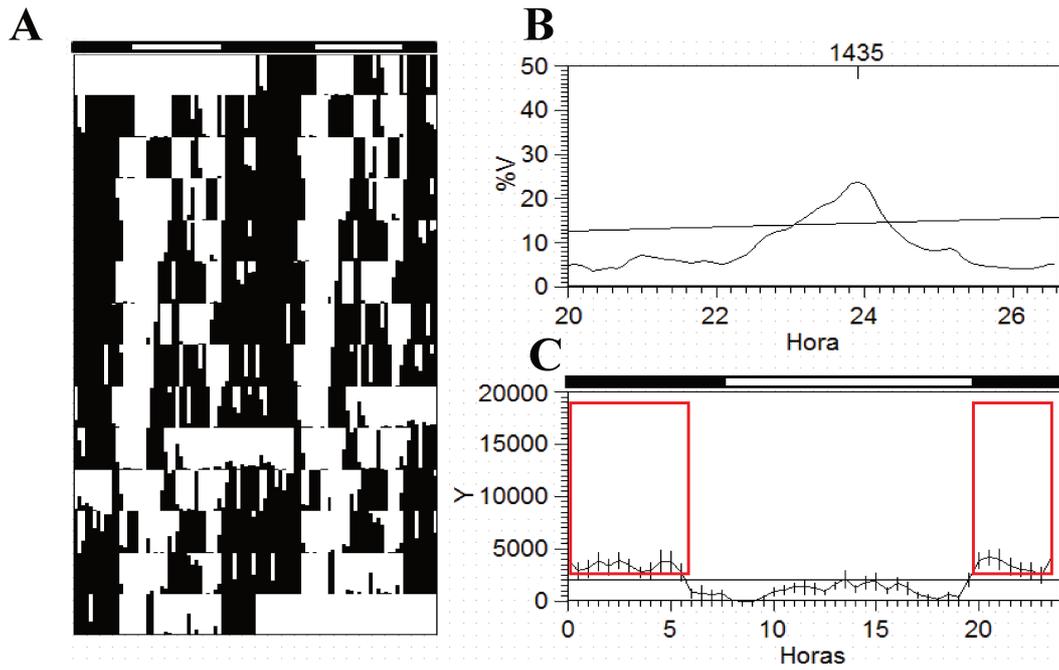


Figura 22. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Ocelote, individuo número 2.

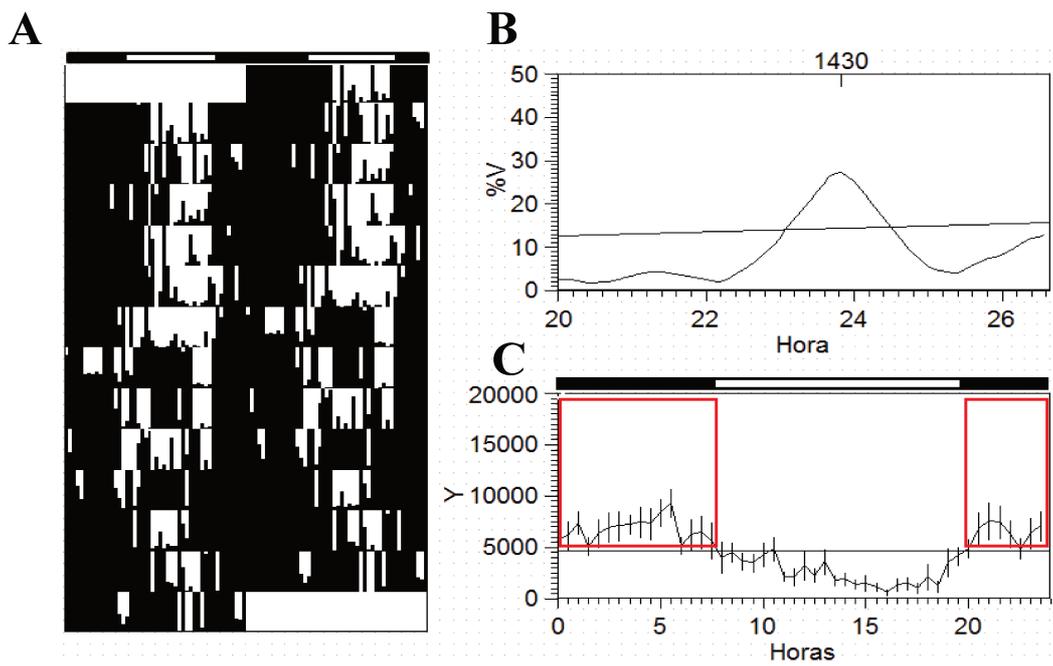


Figura 23. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Ocelote, individuo número 3.

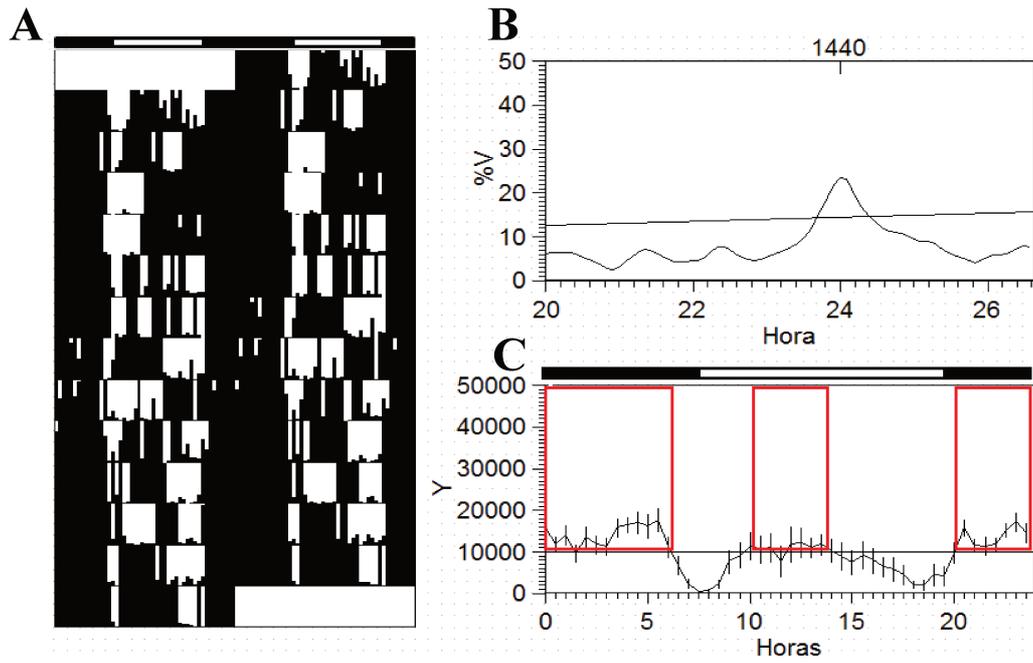


Figura 24. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Ocelote, individuo número 4.

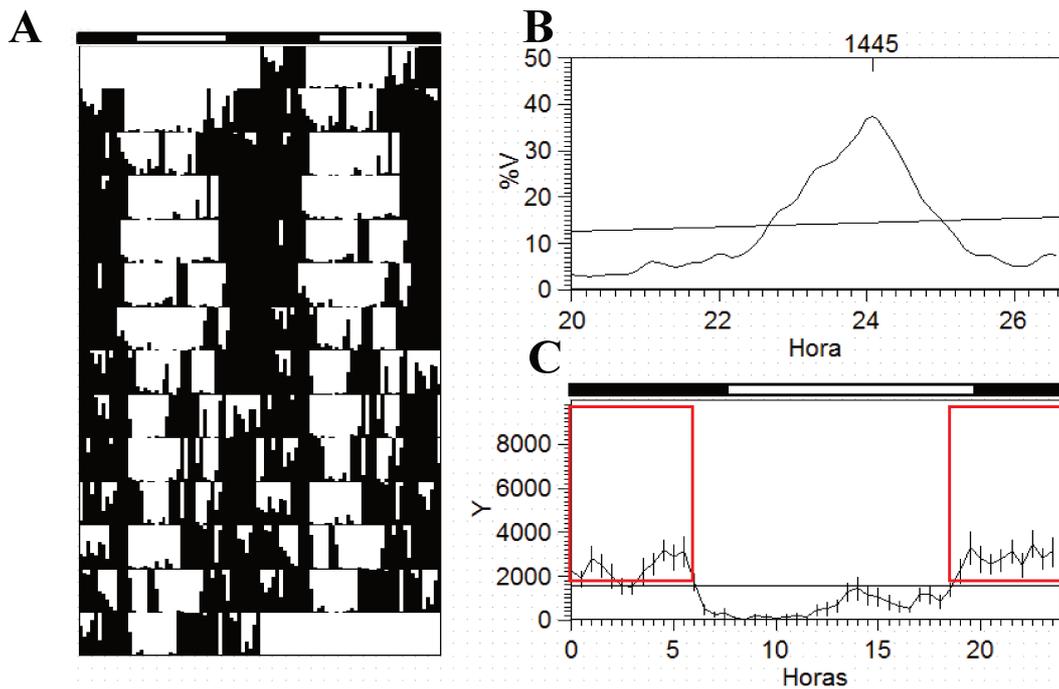


Figura 25. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Ocelote, individuo número 5.

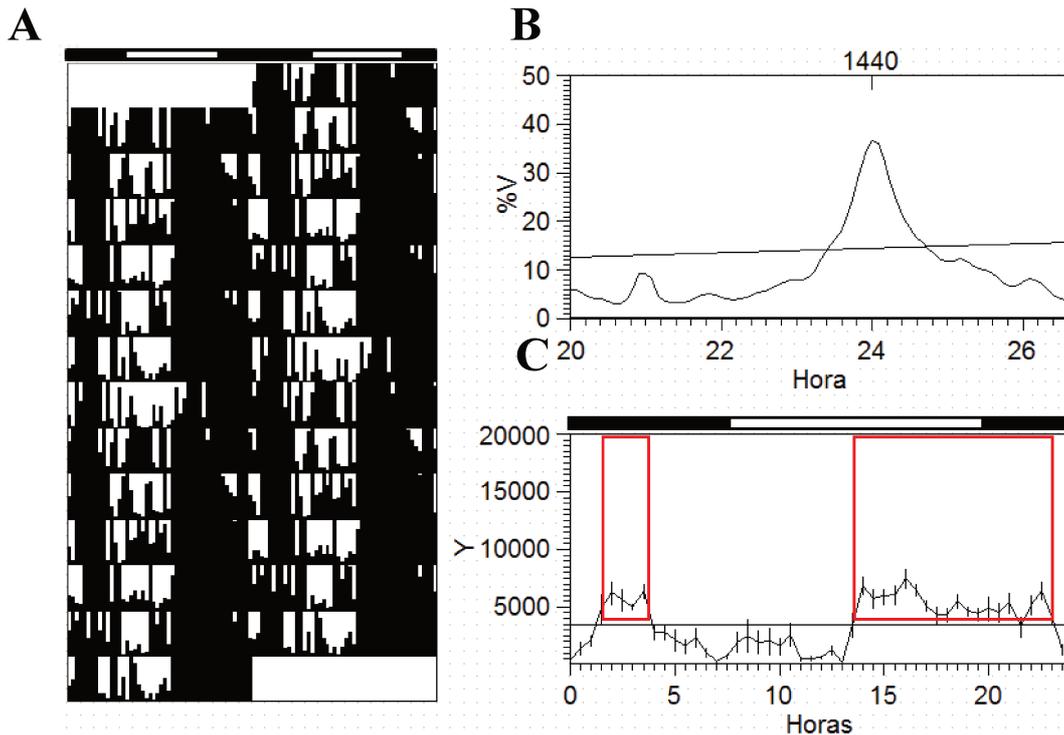


Figura 26. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Ocelote, individuo número 6.

Los periodos (T) de actividad observados se ajustaron a una ritmicidad diaria con un rango de variación entre 23:30 h y 24:30 h para un nivel de significación $p \leq 0.05$ graficado en los periodogramas de las Figuras 21B, 22B, 23B, 24B, 25B y 26B.

La inspección visual de los actogramas correspondientes a los individuos de esta especie (Figuras 21A, 22A, 23A, 24A, 25A y 26A) subrayan un patrón nocturno bien definido. En los gráficos de ondas medias (Figuras 21C, 22C, 23C, 24C, 25C y 26C) se observa gran similitud en la actividad locomotora mostrando una mayor actividad en las horas de oscuridad, con eventos aislados en horas del crepúsculo y durante el día. Mostraron anticipación al cambio fotoperiódico, la actividad disminuyó antes de comenzar el día y aumentó antes de la llegada de la noche. Esto es coincidente con el patrón de actividad observado para *Leopardus pardalis* por varios autores (Romero-Muñoz, 2008; Ayala y col., 2010; Hernández-Pérez y col., 2015; Mosquera-Muñoz y col., 2015; De la Torre y col., 2016) quienes reportan una mayor actividad por la noche y eventos aislados en horas crepusculares y durante el día. Maffei y col., (2005); Di Bitetti y col., (2010); Kolowski y Alonso (2010); Martínez-Hernández y col., (2015) y Salvador y Espinosa (2015), reportan que la actividad registrada con cámaras trampa y telemetría de los ocelotes en la naturaleza son principalmente nocturnos mientras que Di Bitetti y col., (2006); Pérez-Irineo y Santos-Moreno (2014); Briones-Salas y col., (2016) indican

que la especie es nocturna con un poco de actividad durante el día e independiente de las fases lunares. Por otra parte, un estudio de los patrones de actividad de esta especie en estado silvestre realizado por Albanesi y col. (2016) mediante cámaras trampa en la región de las yungas de Argentina, observó diferencias en los patrones de actividad entre las diferentes estaciones, donde en la estación húmeda predominó la actividad diurna y el pico de mayor actividad se produjo al atardecer, durante la seca la mayoría de los registros se agruparon en horarios nocturnos y el pico más importante se ubicó al amanecer. Otro estudio con radio-telemetría de ocelotes en regiones tropicales demostró que esta especie puede adaptarse a utilizar ambientes modificados por el hombre, lo que hace su actividad variable a expensas de la actividad antrópica (Cruz-Rodríguez y col., 2015).

Los individuos de este estudio manifestaron tres picos de actividad (dos en la fase no fótica y uno en la fótica). En todos los individuos durante las horas de oscuridad se observaron dos picos bien manifiestos que sobrepasaron la media. Durante la fase fótica los animales presentaron un aumento de actividad cercano o debajo de la media, a excepción del individuo 1 (Figura 21C) que la sobrepasó ampliamente. La actividad locomotora encontrada en nuestro trabajo es similar a lo descrito por De la Torre (2016) quien reporta, mediante cámara trampa, en ocelotes en estado silvestre tres picos de actividad, el primero en la madrugada (03:00 h a las 06:00 h), el segundo en la mañana (10:00 h a las 14:00 h) y el último en las horas de noche (21:00 h a las 23:30 h).

Observaciones realizadas por Romero y col., (2004) en ocelotes con cámaras trampa en los llanos colombianos y venezolanos (caracterizados por bosques de galería y sabanas abiertas sin grandes extensiones de bosque continuo) presentaron dos picos de actividad durante la noche.

En nuestro estudio, la actividad registrada, no dependía de la búsqueda de presa para su alimentación, la intervención humana era mínima y no tenía competencia por interferencia y/o depredación intragremio, sin embargo es coincidente a lo observado en vida libre donde la actividad está influenciada por los periodos de aparición de la presa (Emmons 1987; Harmsen y col., 2011; Pérez-Irinea y Santos-Moreno, 2014; Martínez-Hernández y col., 2015; Salvador y Espinosa, 2015), actividad y cacería humana que limita la actividad a la noche (Kolowski y Alonso, 2010; Pérez-Irinea y Santos-Moreno, 2014), competencia por interferencia y la depredación intragremio de las demás especies de felinos con las cuales coexisten (Di Bitetti y col., 2010; Salvador y Espinosa, 2015). La coincidencia con estos autores es indicio de que los animales estaban en bienestar y

no manifestaban cronodisrupción comportamental debida a posibles estresores como: iluminación artificial inadecuada, sonidos indeseados, olores, temperaturas incómodas, confinamiento, movimiento restringido, refugio inadecuado, alimentación reducida, malas prácticas de manejo y otras intervenciones antropogénicas.

Puma (*Puma concolor*):

Para los 8 individuos de esta especie los valores promedios para el mesor fueron: 211, 411, 3492, 1951, 11161, 1278, 1785 y 690 movimientos/15'; amplitud: 150, 257, 982, 2364, 147, 391, 363 y 588 movimiento/15' y de acrofase: 5:46, 10:37, 19:50, 4:10, 21:31, 4:06, 20:10 y 23:59 h respectivamente (Tabla 6).

Para visualizar la caracterización de dichos ritmos de actividad reposo en condiciones naturales de luz oscuridad de Puma a continuación se presentan los resultados mediante actogramas, periodogramas y gráficos de ondas medias para cada uno de los individuos correspondientes esta especie estudiada. En el actograma y en las ondas medias se exponen en su parte superior una barra de color clara representando las horas de luz y consecutivamente una barra de color negro la cual representa la noche.

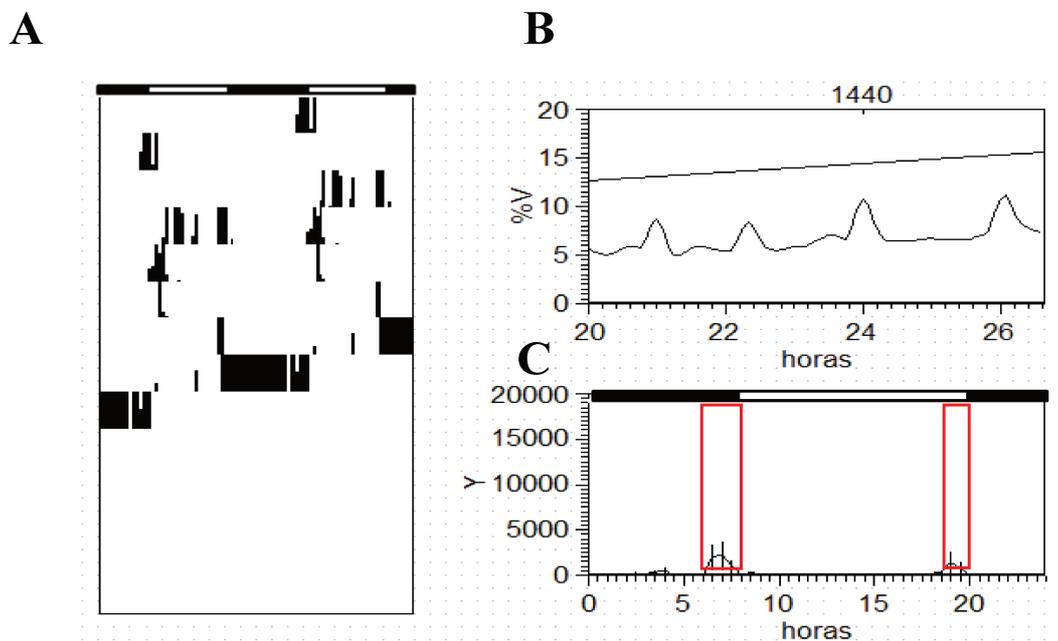


Figura 27. Actograma de doble trazo (A), periodograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Puma, individuo número 1.

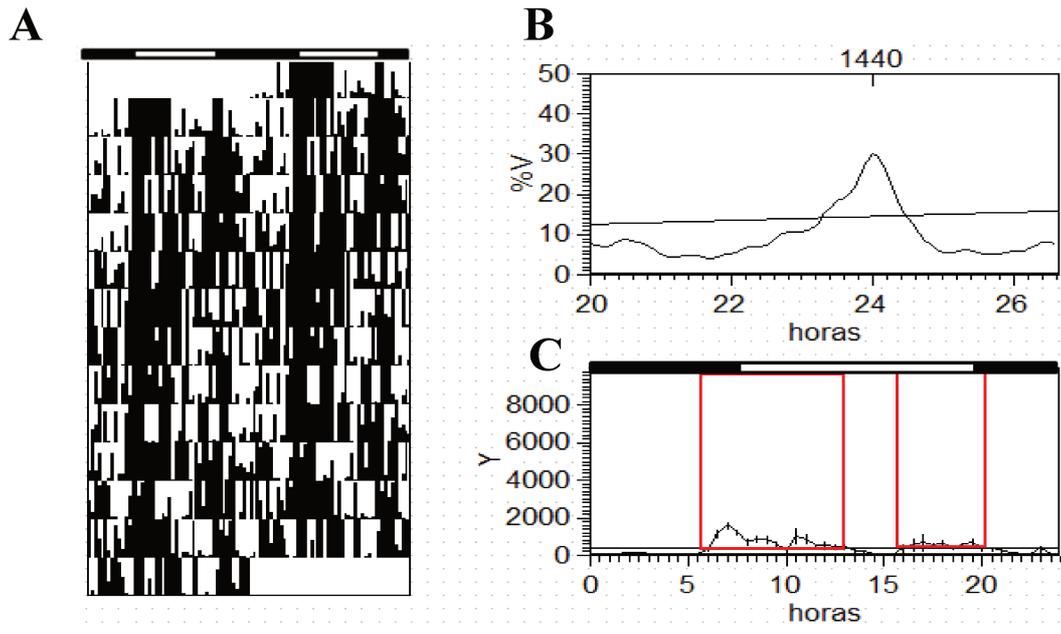


Figura 28. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Puma, individuo número 2.

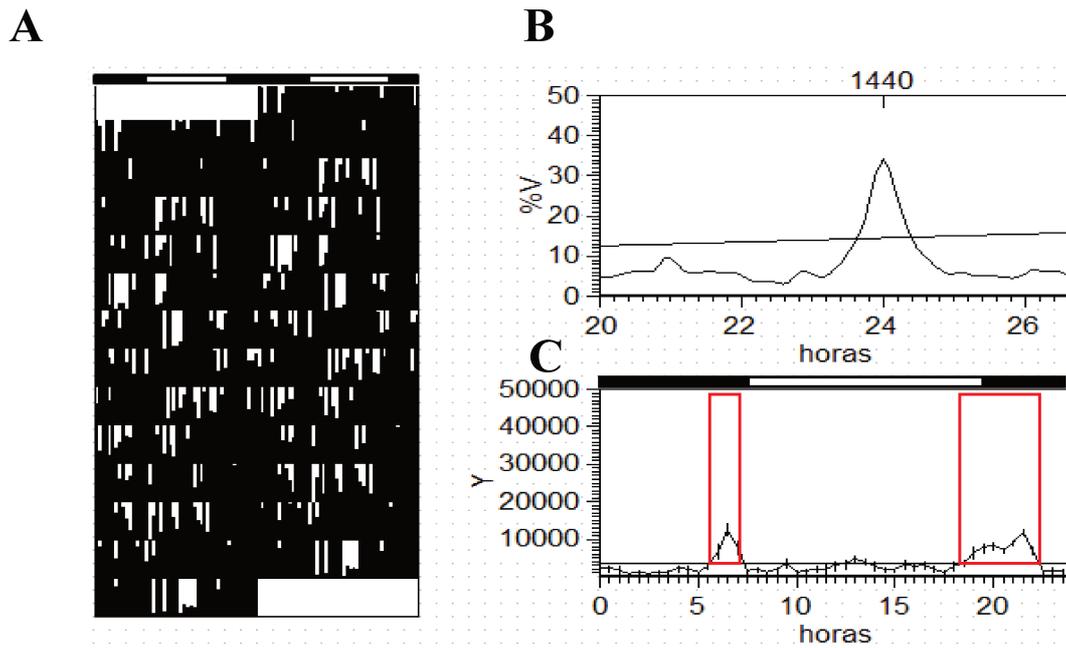


Figura 29. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Puma, individuo número 3.

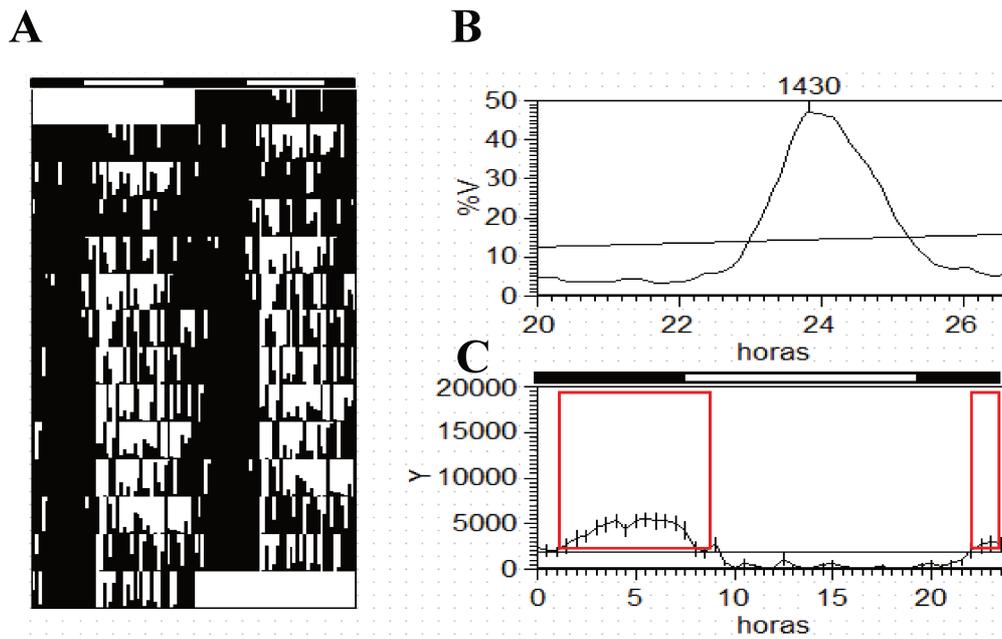


Figura 30. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Puma, individuo número 4.

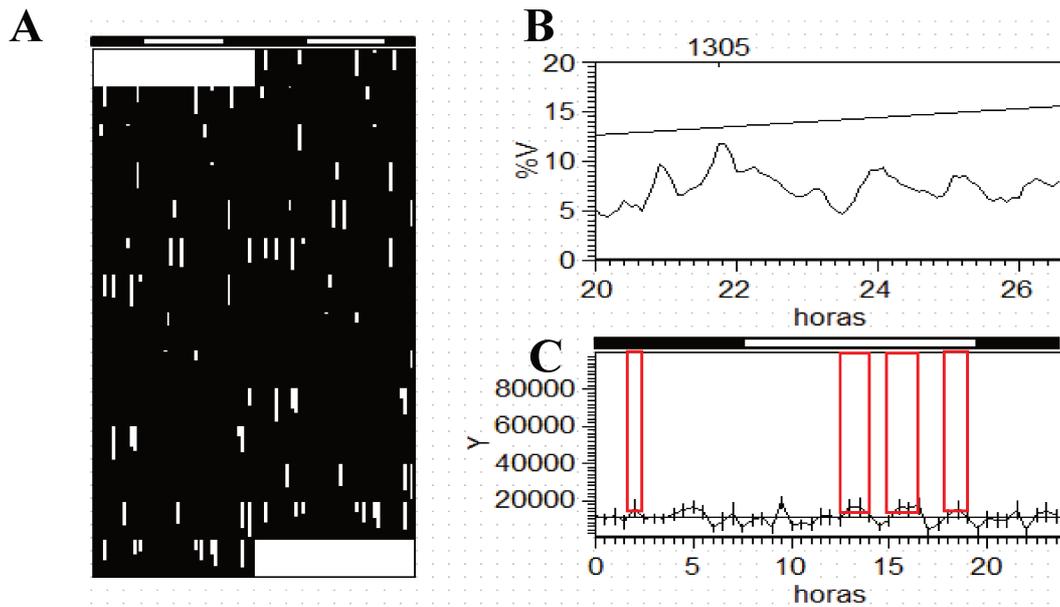


Figura 31. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Puma, individuo número 5.

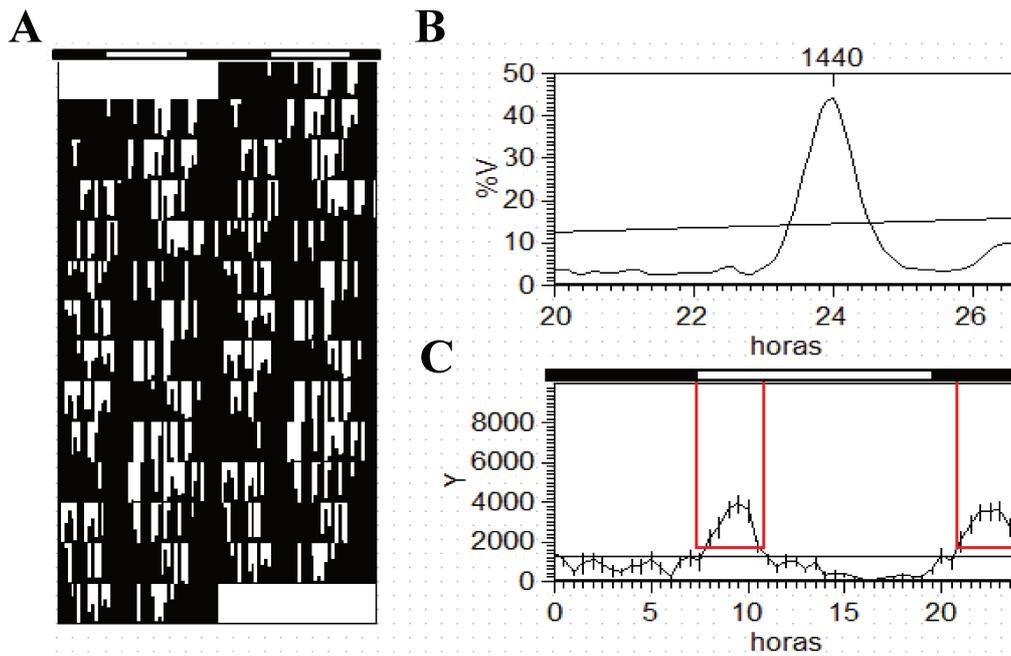


Figura 32. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Puma, individuo número 6.

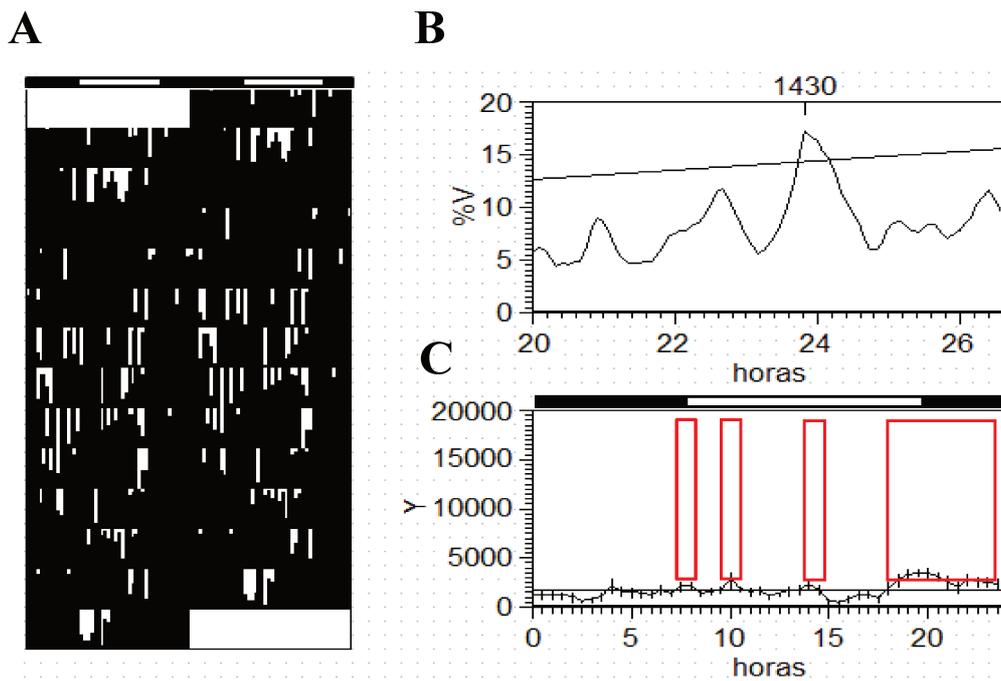


Figura 33. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Puma, individuo número 7.

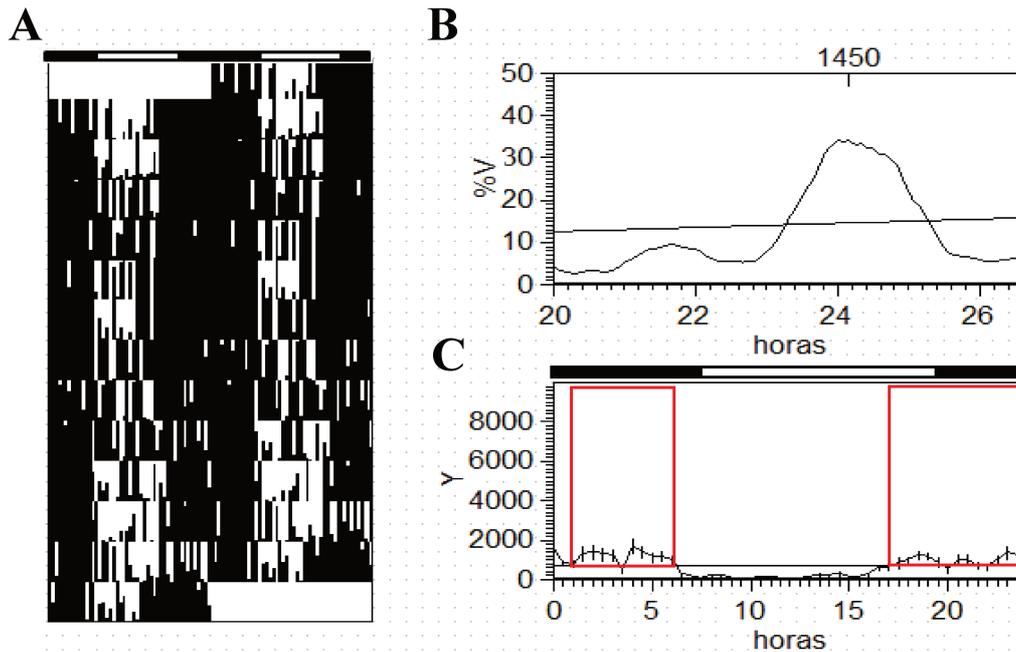


Figura 34. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Puma, individuo número 8.

Como se observa en la Figura 27, el actímetro del individuo 1 manifestó fallas en el registro de datos. El puma 5, con respecto al resto de los individuos, manifestó un mesor excesivamente alto (11161 movimientos/15') acompañado a una amplitud del ritmo muy baja (147 movimientos/15').

La mayoría de los pumas de este estudio (individuos 2, 3, 4, 6 y 8) manifestaron un comportamiento crepuscular (Figura 28C, 29C, 30C, 32C y 34C) con un período cercano al diario (Figura 28B, 29B, 30B, 32B y 34B), mientras que los individuos 5 y 7 (Figura 31C y 33C) no mostraron un patrón locomotor bimodal en el gráfico de ondas medias ni un claro período en el peridiograma (Figura 31B y 33B).

La actividad crepuscular manifestada en la mayoría de los individuos en este trabajo concuerda con la reportado por Paviolo (2009) en pumas libres de la mata atlántica sudamericana (Provincia de Misiones) en donde estos animales mostraron mayor actividad crepuscular y nocturna en las áreas con menor protección, mientras que tuvieron el pico de actividad durante las primeras horas de la mañana en las áreas mejor protegidas. Esto ha sido relacionado en pumas de vida libre a tres factores; en primer lugar, a que la noche les proporciona ventajas de caza ya que pueden acercarse más a sus presas sin ser detectados (Hernández y col., 2008), en la noche sus presas son más detectables o vulnerables (Emmons, 1987); además, estas horas son más frescas ayudando a su desplazamiento y a un menor gasto energético a la hora de cazar (Hernández y col., 2008).

A diferencia de lo que sucede en otras áreas del país donde se han realizado estudios mediante observación directa, trampa de huellas, encuestas a pobladores y radiotelemetría sobre la especie (Lucherini y col., 2008b; Ferreyra y col., 2010), para las poblaciones remanentes de la ecorregión pampeana y patagónica, la falta de información en cuanto a los patrones de actividad de los pumas, es total.

Aranda y Sánchez-Cordero (1996) mediante estudios observacionales directos de pumas en la selva mexicana reportan que, aunque algunos pumas no muestran un patrón marcado y registran una proporción importante de actividad durante el día, esta especie manifiesta un patrón de actividad mayormente nocturno-crepuscular. Actividad similar a la encontrada en la mayoría de los individuos de nuestros estudios donde los mayores registros de actividad se encontraron durante la noche y el crepúsculo similar a lo que ocurre en Llanos, Venezuela (Scognamillo y col., 2003) y en algunos sitios de Bolivia (Lima, 2002) mediante lo registrado por cámaras trampa en ambos estudios.

En México, según estudios mediante la ocurrencia de pumas silvestres en cámaras trampa, el porcentaje de registros por cada categoría (nocturno, diurno y crepuscular), varió a lo largo de su distribución y a la temporalidad en ese país (Harmsen y col., 2011). Por ejemplo, en el centro los pumas presentaron mayor aparición entre 4:00 - 6:00 y 18:00 - 22:00 h. En los bosques del noroeste de México, ésta especie estuvo activa principalmente entre 19:00 - 22:00 y 5:00 - 08:00 h, donde dicha actividad es asociada por Núñez y col. (2002) a zonas de arroyos secos donde se facilitó el desplazamiento de los mismos. Y en la sureste de México estos felinos se reportaron activos durante todo el día, lo que se ha asociado por Lima (2002) a tener una mayor posibilidad de encontrar diferentes tipos de presa y a un nicho trófico más amplio.

Al igual que lo que ocurre en otras áreas de distribución natural los pumas modifican sus patrones de actividad durante las diferentes temporadas del año, debido a las diferentes adaptaciones; estas diferencias se encuentran asociadas a la actividad y abundancia de las presas en espacios determinados (Romero-Muñoz y col., 2010).

En nuestro estudio los animales 5 y 7 a diferencia del resto no mostraron un patrón definido de actividad, pudiendo deberse esto a la influencia antrópica que condiciona a estos individuos. Estos 2 animales ingresaron a la Institución Faunística desde un coto de caza ilegal que capturaba a los pumas de su plantel en edad adulta para que mantengan

sus conductas salvajes, una vez capturados eran albergados en recintos pequeños, no enriquecidos y con maniobras de manejo que condicionaban su comportamiento. El individuo n°2 (Fig.28) fue rescatado de una vivienda particular en donde era tenido como mascota lo que seguramente condicionó su comportamiento.

Yaguarundí (*Puma yaguarundi*):

Para los 3 individuos de esta especie los valores promedios para el mesor fueron: 2417, 7180 y 643 movimientos/15'; amplitud: 3094, 9197 y 639 movimientos/15' y de acrofase: 13:44, 12:23 y 12:08 h; valores visualizados en la Tabla 6.

Para visualizar la caracterización de dichos ritmos de actividad reposo en condiciones naturales de luz oscuridad de Yaguarundí a continuación se presentarán los resultados mediante actogramas, periodogramas y gráficos de ondas medias para cada uno de los individuos correspondientes esta especie estudiada. Los actogramas y gráficos de ondas medias exponen en su parte superior una barra de color clara representando las horas de luz y consecutivamente una barra de color negro la cual representa la noche. En el gráfico de ondas medias se remarca los momentos del día en que los animales manifestaron mayor actividad.

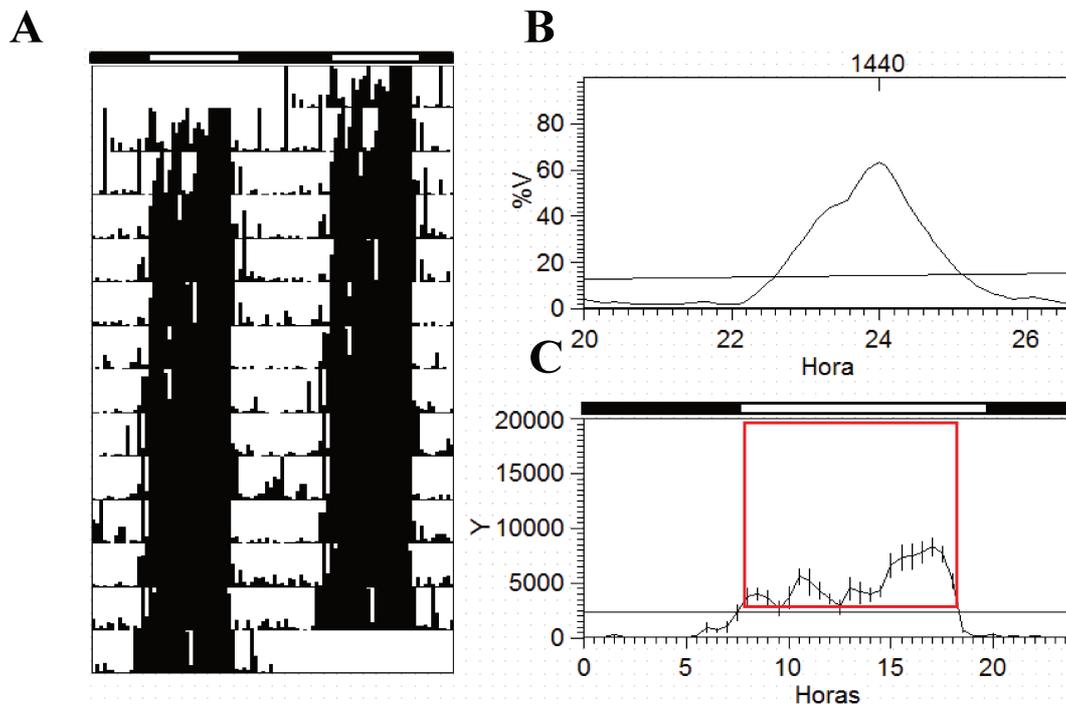


Figura 35. Actograma de doble trazo (A), periodograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Yaguarundí, individuo número 1.

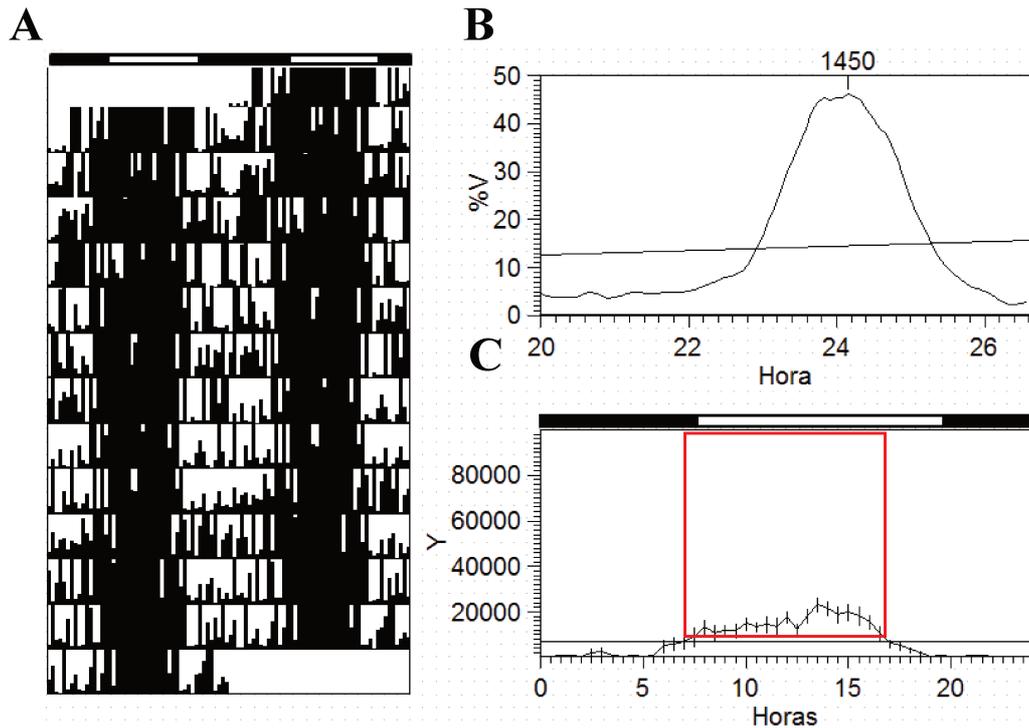


Figura 36. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Yaguarundí, individuo número 2.

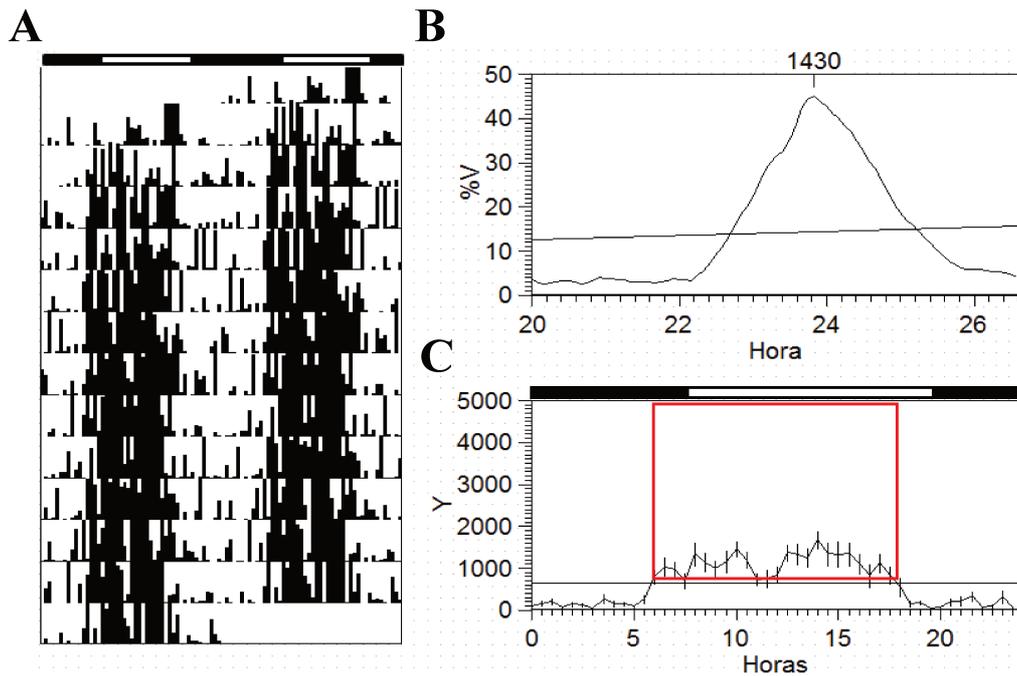


Figura 37. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Yaguarundí, individuo número 3.

Los parámetros cronobiológicos, mesor y amplitud en los tres individuos de esta especie mostraron diferencias en sus valores, no así en el período en el que todos los individuos estuvieron cercanos a la ritmicidad diaria.

En los actogramas realizados (Figura 35A, 36A y 37A) se puede observar una gran uniformidad en la ritmicidad de la actividad en las horas de luz con sus acrofases manifestadas en la fotofase.

Los gráficos de ondas medias (Figura 35C, 36C y 37C) ponen en evidencia la diurnidad de esta especie manifiesta por las medias y sus desvíos por encima del mesor y mostrando muy poca actividad en las horas de oscuridad. La actividad comienza a aumentar antes de la salida del sol y a disminuir antes del inicio de la noche mostrando una anticipación al cambio fotoperiódico.

Los periodogramas (Figura 35B, 36B y 37B) ratifican la ritmicidad diaria expresada en los yaguarundíes de este experimento.

La actividad diurna registrada es coincidente con lo reportado, mediante cámaras trampa en la naturaleza, por Maffei y col. (2007) y posteriormente por Romero-Muñoz (2008) donde los yaguarundíes eran exclusivamente diurnos. Maffei y col. (2007) en el mismo estudio, notificó que dicha especie presentó una disminución de la actividad durante las horas más cálidas del día.

Ésta especie se diferencia de la mayoría de los felinos en los hábitos locomotores ya que el resto de los felinos sudamericanos presentan actividad nocturna o crepuscular. En contraposición a lo encontrado en este estudio, Albanesi y col (2016) mediante registros con cámaras trampa realizada en la región geográfica de la Yunga Argentina los reportó como una especie crepuscular.

Yaguareté (*Panthera onca*):

Los tres individuos de esta especie expresaron parámetros cronobiológicos similares. Los promedios diarios para el mesor fueron: 187, 120 y 94 movimientos/15´; para la amplitud: 138, 82 y 66 movimientos/15´ y para la acrofase: 14:17, 14:11 y 12:53 h respectivamente visualizados en la Tabla 6. La escasa actividad expresada en los parámetros cronobiológicos (mesor y amplitud) podría deberse a que estos individuos eran animales longevos, mayores a 14 años.

Para contemplar la caracterización de dichos ritmos de actividad reposo en condiciones naturales de luz oscuridad de Yaguareté a continuación se presentarán los resultados mediante actogramas, periodogramas y gráficos de ondas medias para cada

uno de los individuos correspondientes a esta especie estudiada. Los actogramas y gráficos de ondas medias exponen en su parte superior una barra de color clara representando las horas de luz y consecutivamente una barra de color negro la cual representa la noche. En el gráfico de ondas medias se remarca los momentos del día en que los animales manifestaron mayor actividad.

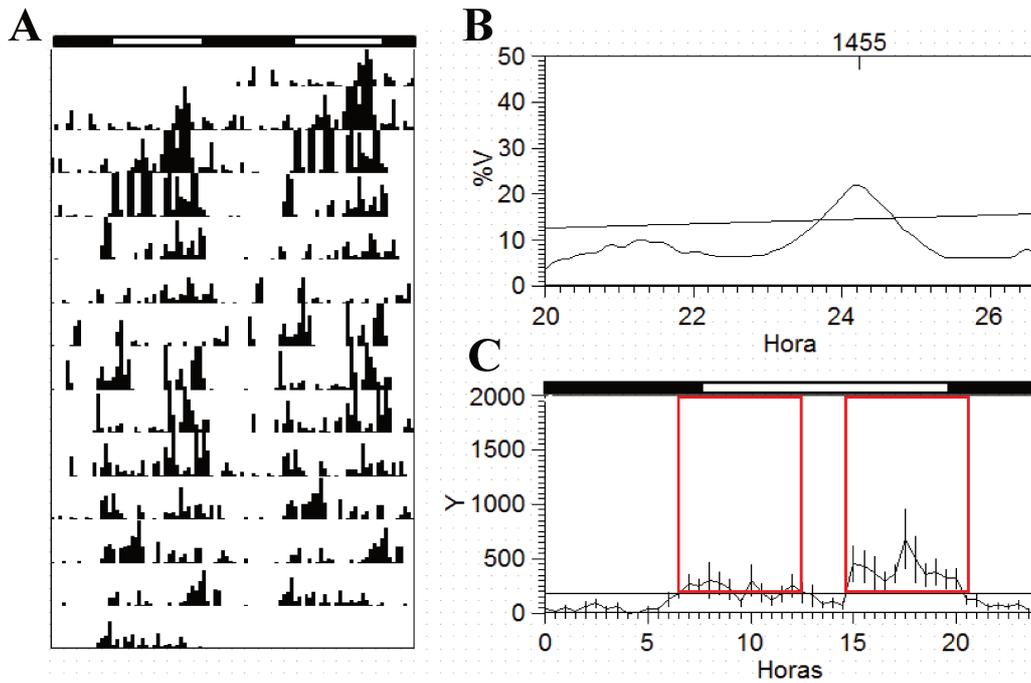


Figura 38. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Yaguareté, individuo número 1.

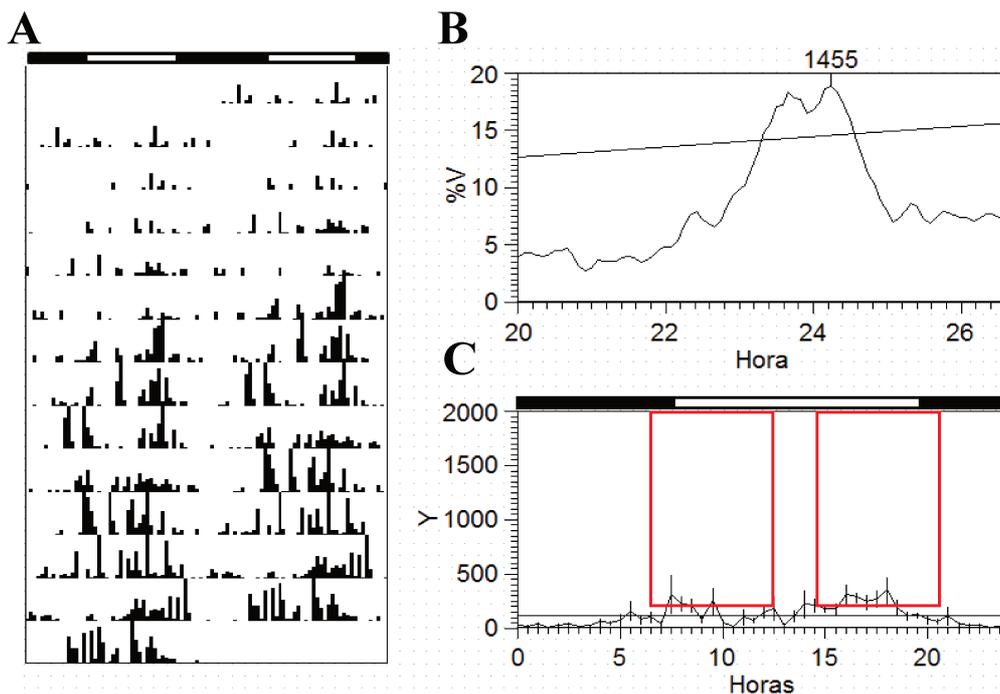


Figura 39. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Yagareté, individuo número 2.

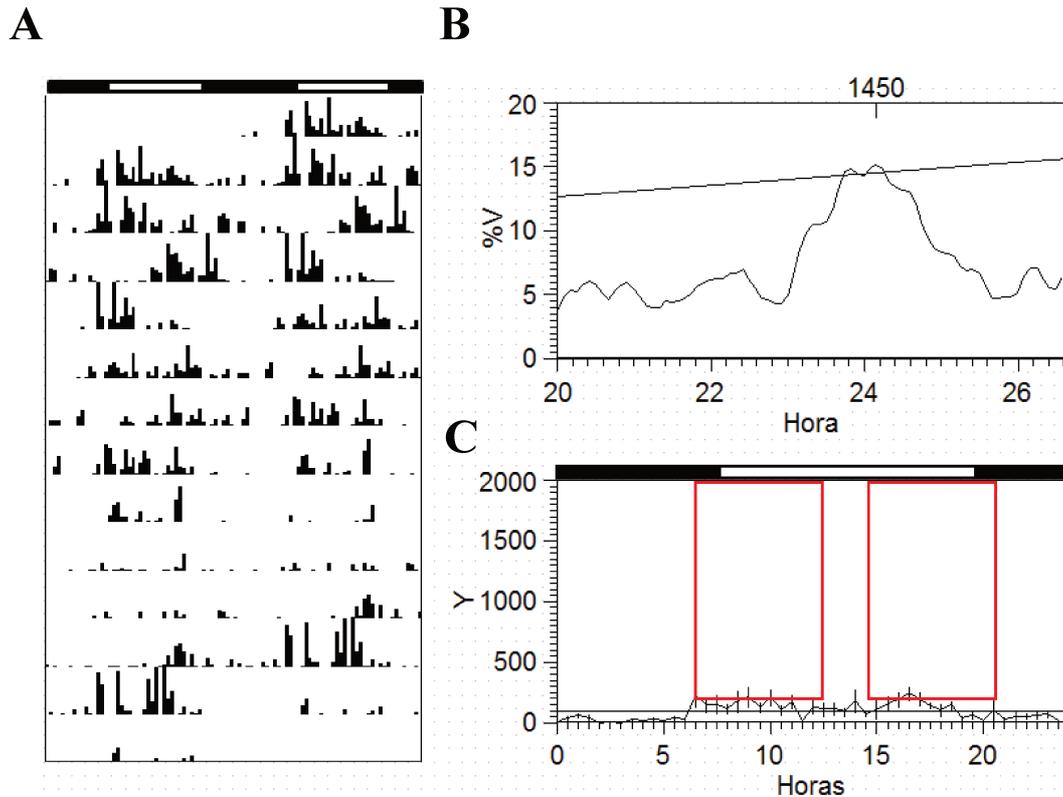


Figura 40. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Yagareté, individuo número 3.

El actograma (Figura 38A, 39A y 40A) de los yagaretés estudiados en este trabajo muestra que la actividad locomotora se presentó principalmente en los periodos de luz, con comportamiento diurno.

El periodo de la ritmicidad locomotora obtenido mediante periodograma (Figura 38B, 39B y 40B) manifiesta una ritmicidad diaria.

En el gráfico de ondas medias (Figura 38C, 39C y 40C) para la actividad diaria promedio, se manifiesta que los valores medios para cada punto y sus desvíos en la fase de oscuridad y en la de luz están separados de la media. La actividad comienza a aumentar antes del inicio de la fotofase y disminuye antes del final de la misma, mostrando anticipación al cambio fotoperiódico.

Si bien el actograma muestra que los individuos tienden a manifestar actividad locomotora en dos períodos más definidos (actividad crepuscular), en los gráficos de

ondas media éstos dos picos son más visibles en el individuo 1 y menos notorios en el individuo 2 y 3.

Teniendo en cuenta que, en vida silvestre en Argentina, ésta especie se encuentra en tres poblaciones aisladas y agrupadas en tres ecorregiones: Bosque Atlántico (exclusivamente Provincia de Misiones), Yungas y Chaco, su actividad fue reportada, mediante estudios diferentes al nuestro, comportándose de la siguiente manera:

En el bosque o mata atlántica de la provincia de Misiones el yaguareté fue predominantemente nocturno crepuscular, desarrollando su actividad principalmente entre las 18:00 y 6:00 h, sin embargo, estudios de radiotelemetría y registros de cámaras trampa mostraron que está activo, aunque en menor medida, también durante el día (Schaller y Crawshaw, 1980; Rabinowitz y Nottingham, 1986, Crawshaw y Quigley, 1991; Maffei y col., 2004; Paviolo, 2010). Paviolo (2010) utilizando la técnica de trampas tipo lazo (comida como cebo colgado de un lazo frente a las cámaras) colocadas en 16 localizaciones distintas en Misiones registró observaciones nocturnas crepusculares similares a las descritas por los autores anteriores.

Los yaguaretés de la región de la Yunga mediante cámaras trampa han sido descritos como activos durante el día y la noche, aunque con picos de actividad durante el crepúsculo y la noche en relación al porcentaje de ocurrencia en dichas cámaras (Scognamillo y col., 2003, Maffei y col., 2004, Silveira, 2004) y es por ello han sido clasificados como catemerales por Gómez y col. (2005) con metodología similar a los estudios antes citados.

Por último, en el gran Chaco (Noss y col., 2006), cerca al 80% de las fotografías tomadas a esta especie se concentraron en el día, con picos que aparecieron entre después del amanecer y antes del anochecer, lo cual es consistente con lo hallado en nuestro estudio. En igual sitio geográfico mediante fototrampeo este patrón diurno también fue registrado en yaguaretés tanto en la temporada húmeda como en la seca por Maffei y col., (2006). Cuéllar y Noss, (2003) argumentan que el yaguareté mantiene la diurnalidad en ambas estaciones probablemente por la presencia de sus presas durante todo el año.

Tigrina (*Leopardus tigrinus*):

Para los 6 individuos de esta especie los valores promedios para el mesor fueron: 11357, 3719, 10065, 2790, 9574 y 1694 (movimientos/15'); amplitud: 7693, 3070, 7091, 2039, 5032 y 1674 (movimientos/15') y de acrofase: 20:56, 21:49, 18:44, 21:31, 19:42 y 21:25 h respectivamente; valores visualizados en la Tabla 6.

La actividad en los individuos 1, 3 y 5 fue ampliamente superior a los individuos 2, 4 y 6, como se puede observar mediante el mesor y la amplitud. El momento de mayor actividad para todos los animales fue cercano a las 20 h.

Para visualizar la caracterización de dichos ritmos de actividad reposo en condiciones naturales de luz oscuridad de Tigrina a continuación se presentarán los resultados mediante actogramas, periodogramas y gráficos de ondas medias para cada uno de los individuos correspondientes esta especie estudiada. Los actogramas y gráficos de ondas medias exponen en su parte superior una barra de color clara representando las horas de luz y consecutivamente una barra de color negro la cual representa la noche. En el gráfico de ondas medias se remarca los momentos del día en que los animales manifestaron mayor actividad.

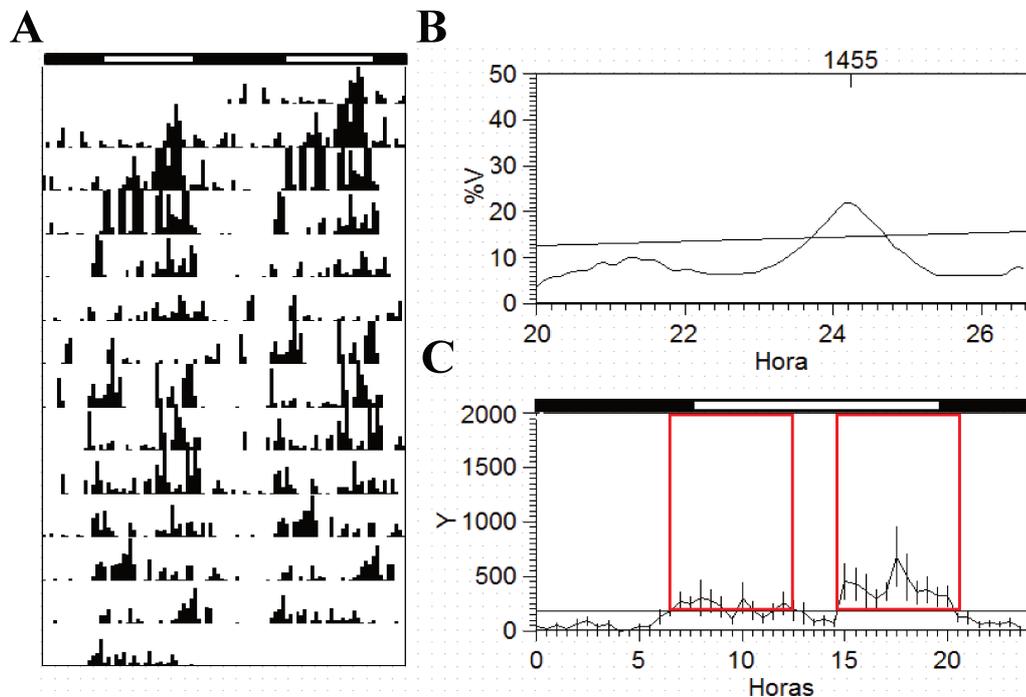


Figura 41. Actograma de doble trazo (A), periodograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Tigrina, individuo número 1.

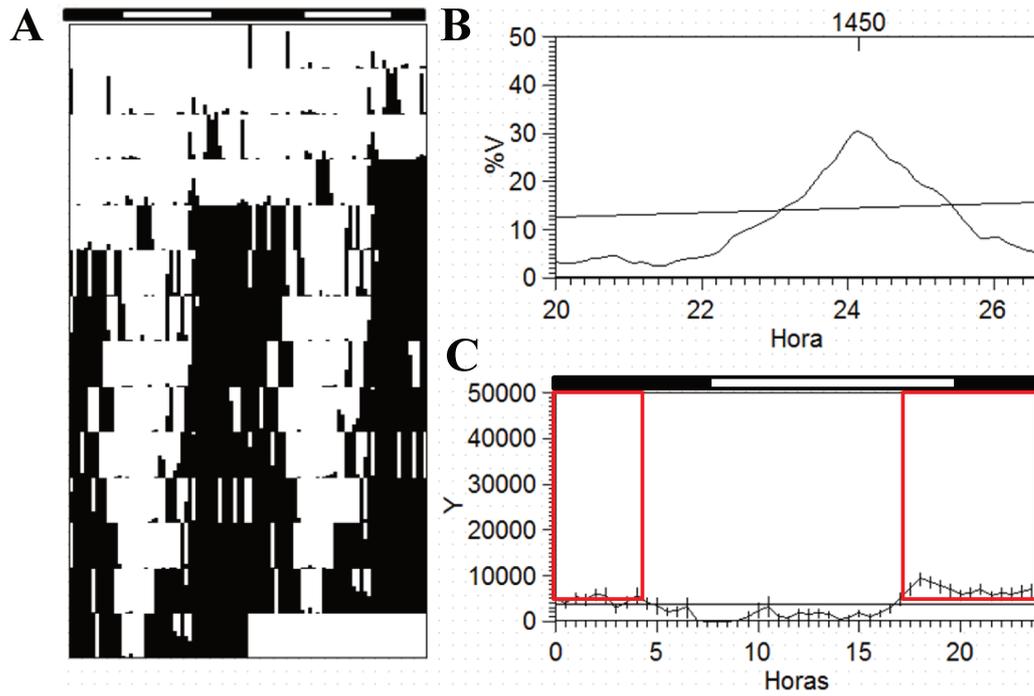


Figura 42. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Tigrina, individuo número 2.

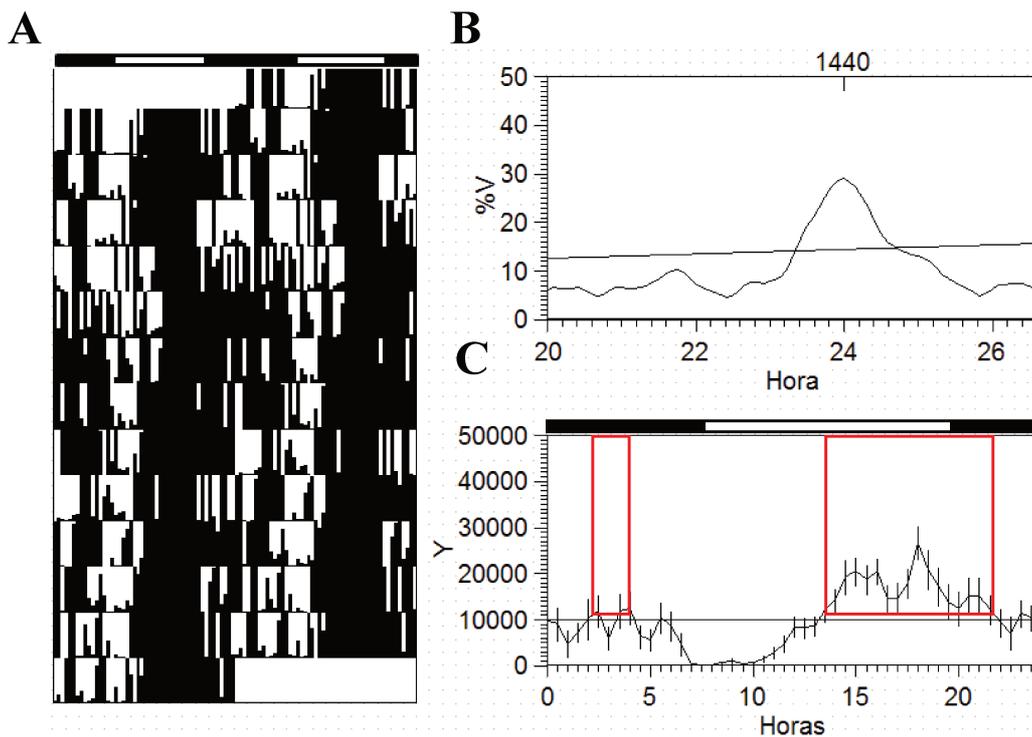


Figura 43. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Tigrina, individuo número 3.

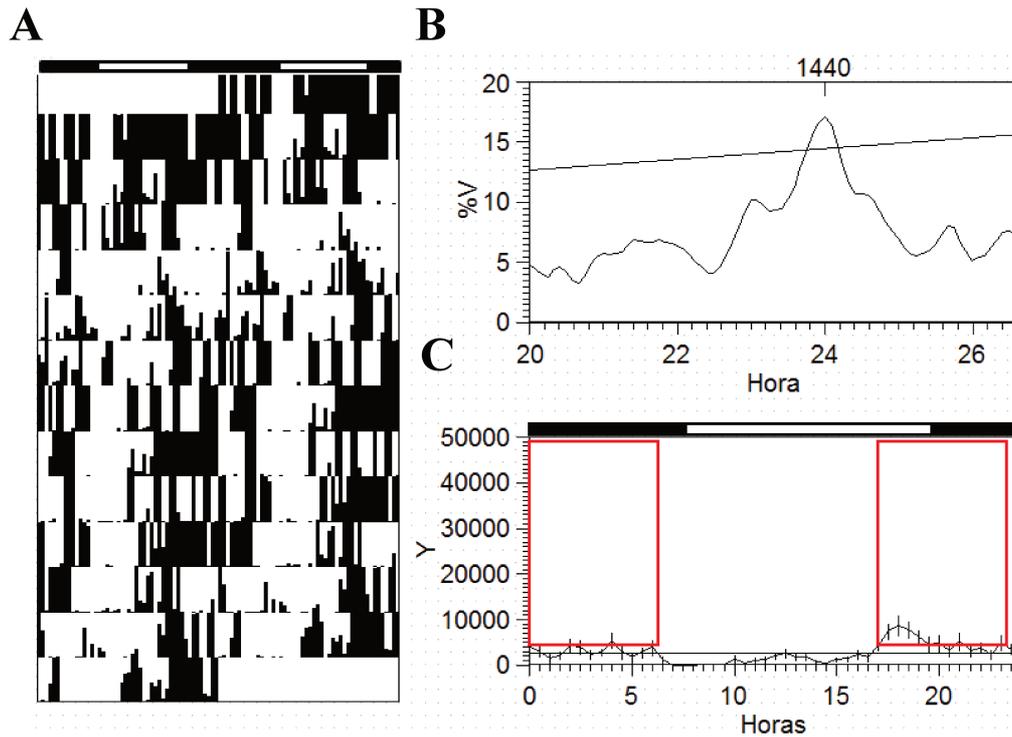


Figura 44. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Tigrida, individuo número 4.

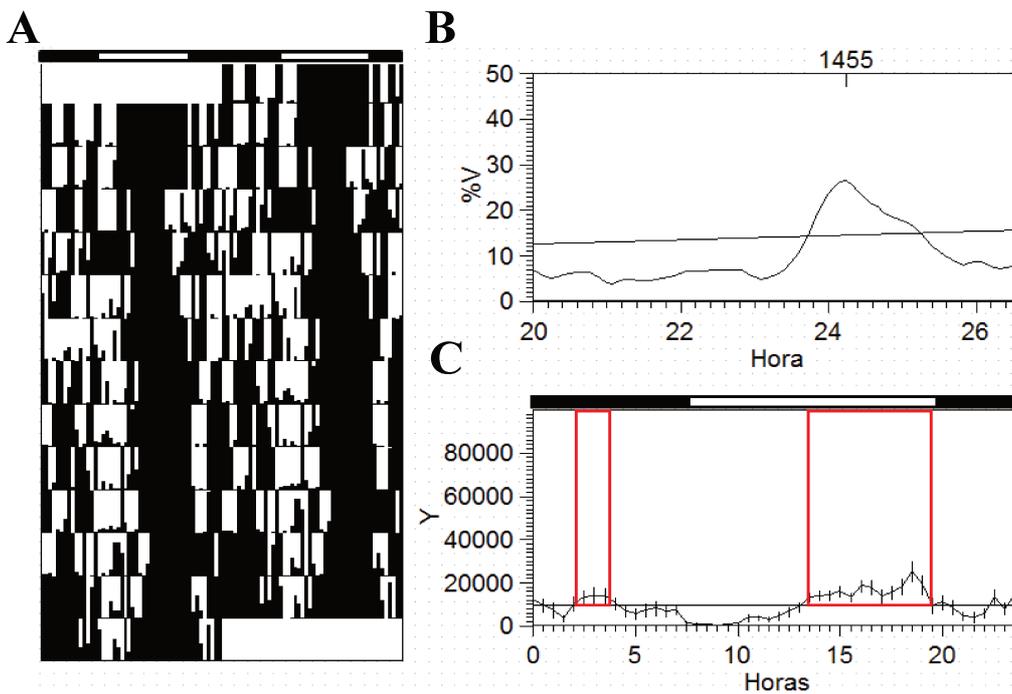


Figura 45. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Tigrida, individuo número 5.

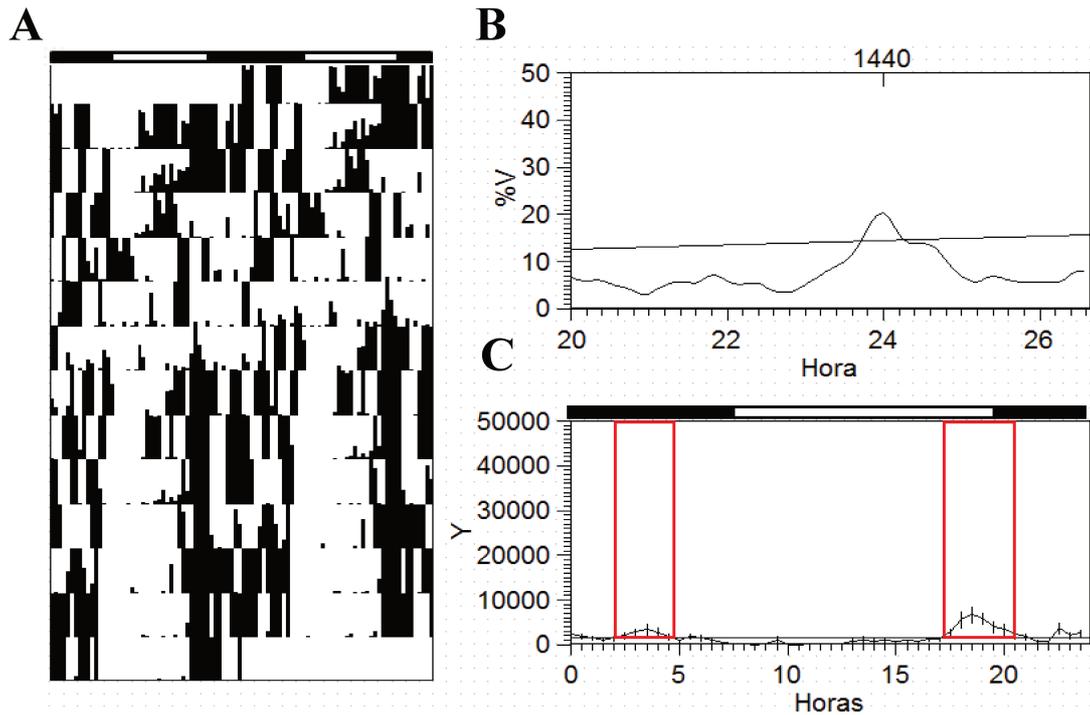


Figura 46. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Tigra, individuo número 6.

El desconocimiento de la ecología en general de esta especie, y en especial de los patrones de actividad, hace que cualquier aporte sea muy valioso. Esta necesidad de información básica del Tigra ya había sido identificada en el plan de acción de felinos de la UICN (Nowell y Jackson, 1996), debido a que, al ser un mamífero elusivo, es decir difícil de estudiar y observar.

Los periodos de la ritmicidad locomotora obtenidos mediante periodogramas (Fig. 41B-46B) manifestaron una ritmicidad diaria cercana a las 24 hs (23:55 y 24:00 h respectivamente para un nivel de significancia de $p \leq 0.05$).

En los actogramas y gráficos de onda media de la Figuras 41A y C, 42A y C, 43A y C, 44A y C, 45A y C, 46A y C, se observa que la actividad locomotora en todos los individuos de tigrina (*Leopardus tigrinus*) fue predominantemente nocturna con mínima actividad al amanecer. En los individuos 2, 4 y 6 de este estudio la actividad comenzó a aumentar antes del inicio de la noche mostrando una anticipación al cambio fotoperiódico mientras que en los individuos 1, 3 y 5 la actividad comenzó a aumentar al mediodía.

El individuo 2 (Figura 42A) presentó actividad diferente en sus tres primeros días, posiblemente manifestando un período de adaptación más prolongado que el resto de los *L. tigrinus* al recinto de muestreo.

Si bien, *L. tigrinus* es catalogada por algunos trabajos como una especie nocturna (Oliveira, 1994; Goulart y col., 2009), en estudios posteriores Oliveira y col. (2010) explicaron que la variación en los patrones de actividad nocturna de esta especie, entre sus sitios de muestreo con cámaras trampa (entre Agosto de 2004 a Diciembre de 2006 en el estado de Santa Catarina, Brasil), pudo deberse tanto a las diferencias de hábitat entre sus sitios de muestreo como a la presencia de felinos de mayor porte que podrían desencadenar una competencia dentro del gremio lo que influiría sobre el comportamiento de este pequeño felino.

Otros estudios (Facure y Giaretta, 1996; Wang, 2002; Srbek-araújo y Chiarello, 2005) han reportado la presencia de este felino en paisajes degradados en los cuales hubo pérdida de carnívoros más grandes. En este escenario, *L. tigrinus* puede ocupar un nuevo rol trófico, cambiando tanto el comportamiento como la abundancia y asumiendo la posición de depredador superior de la comunidad empobrecida lo que hace cambiar sus patrones nocturnos de actividad por diurnos al no tener competidores dominantes.

Aunque hay pocos reportes sobre las presas diurnas potenciales del tigrina en esta fase fótica, solo los datos de seis estudios de dieta de esta especie realizados por Oliveira y col. (2010) donde reporta dieta compuesta principalmente de pequeños roedores nocturnos. Sin embargo, en reportes posteriores sobre el patrón de actividad del *L. tigrinus* en el estado de Caatinga (Brasil), también por foto trampero, Marinho y col. (2018) reportaron que dicha actividad fue principalmente nocturna, aunque mostró una actividad crepuscular considerable y algo de actividad diurna. Sus resultados sugieren una alta superposición de actividad con sus presas: pequeños mamíferos, que eran fuertemente nocturnos, pero una baja actividad superpuesta con aves terrestres que eran diurnas y crepusculares. El ciclo lunar no afectó la actividad del *L. tigrinus*, pero cambió la actividad de los pequeños mamíferos, que estaban más activos durante la fase de luna nueva.

Nuestros resultados sugieren que los patrones de actividad observados en las igaras se deben a las condiciones del período diurno en esos días en el lugar de muestreo (Candelaria, Misiones), la virtual ausencia de los principales depredadores nocturnos en nuestra área de estudio y la mayor disponibilidad de alimento por parte del Centro Faunístico "El Puma" durante la noche que probablemente están configurando el patrón

de actividad del Tigrina en concordancia a los estudios de Facure y Giaretta (1996), Wang (2002) y Srbeć-araújo y Chiarello (2005).

Gato del Pajonal (*Leopardus colocolo*):

Para el individuo de esta especie el valor promedio para el mesor fue: 1733 (movimientos/15´); amplitud: 1279 (movimientos/15´) y de acrofase: 8:40 h; valores visualizados en la Tabla 6.

Para visualizar la caracterización de dichos ritmos de actividad reposo en condiciones naturales de luz oscuridad de Gato del Pajonal a continuación se presentan los resultados mediante actograma, periodograma y gráfico de ondas medias para el individuo de esta especie estudiado. El actograma y gráfico de ondas medias exponen en su parte superior una barra de color clara representando las horas de luz y consecutivamente una barra de color negro la cual representa la noche. En el gráfico de ondas medias se remarca los momentos del día en que el animal manifestó mayor actividad.

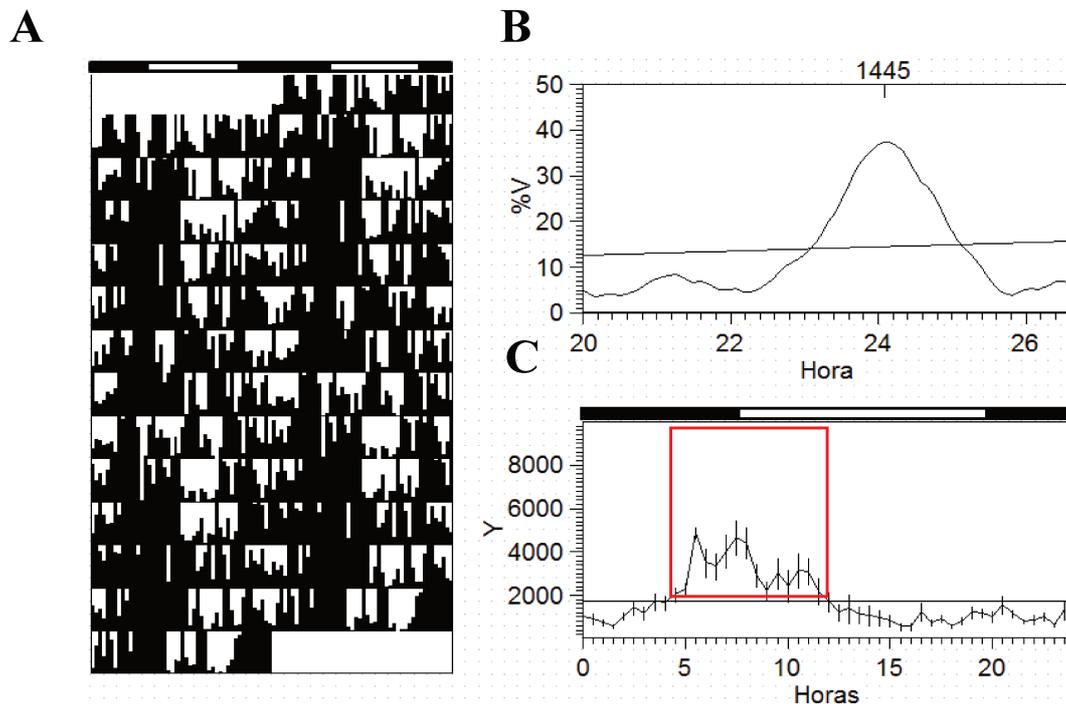


Figura 47. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) del Gato del Pajonal, individuo número 1.

El actograma de la Figura 47A muestra un patrón rítmico definido con una banda de mayor actividad entre las 5:00 y 11:00 de la mañana.

El gráfico de ondas medias del gato de pajonal estudiado (Figura 47C), pone de manifiesto que la actividad en este individuo fue crepuscular desarrollándose antes del amanecer y continuando con menor intensidad durante las primeras horas del día.

El periodograma (Figura 47B) pone de manifiesto que la ritmicidad en el *Leopardus colocolo* estudiado es diaria.

A diferencia de lo encontrado en nuestro estudio, Lucherini y col. (2008b) mediante cámaras trampa observaron en la región de los Andes que la actividad de este felino fue nocturna (con períodos de actividad, entre las 22:00 y 01:00 h y entre las 03:00 y 06:00 h). Sin embargo, Silveira y col. (2005), reportaron a esta especie exclusivamente diurna en los pastizales del centro de Brasil. Fajardo y col (2014) infieren que en Perú *L. colocolo* tiene un patrón de actividad nocturno y diurno, ya que su dieta incluye especies presa con actividad tanto nocturna como diurna.

Estos patrones de actividad dispar pueden estar relacionada la politipicidad de la especie (Oliveira Do Nascimento y Anderson Feijó, 2021), con las diferentes características del hábitat entre los sitios de muestreo, pero también puede ser una consecuencia de la necesidad de evitar la superposición de nichos con carnívoros simpátricos en un gremio diferente ya que el tamaño de los competidores es el principal determinante de estas relaciones interespecíficas (Donadio y Buskirk, 2006), lo que sugiere cierta flexibilidad de comportamiento (Lucherini y col., 2009). Esta flexibilidad, también fue reportada por Castro-Pastene y col. (2021) donde, a través de cámaras trampa y observaciones directas, documentaron a *L. colocolo* en diferentes ambientes naturales y altamente intervenidos.

Margay (*Leopardus wiedii*):

Para los 6 individuos de esta especie los valores promedios para el mesor fueron: 742, 4290, 1476, 616, 4225 y 1475 (movimientos/15'); amplitud: 435, 1629, 657, 573, 1982 (movimientos/15') y 740 y de acrofase: 0:22, 2:36, 1:46, 0:01, 1:02 y 1:52 h; valores visualizados en la Tabla 6.

El mesor y la amplitud de los individuos 2 y 5 fueron superiores al resto de los animales.

Para visualizar la caracterización de dichos ritmos de actividad reposo en condiciones naturales de luz oscuridad de Margay a continuación se presentarán los

resultados mediante actogramas, periodogramas y gráficos de ondas medias para cada uno de los individuos correspondientes a esta especie estudiada. Los actogramas y gráficos de ondas medias exponen en su parte superior una barra de color clara representando las horas de luz y consecutivamente una barra de color negro la cual representa la noche. En el gráfico de ondas medias se remarca los momentos del día en que los animales manifestaron mayor actividad.

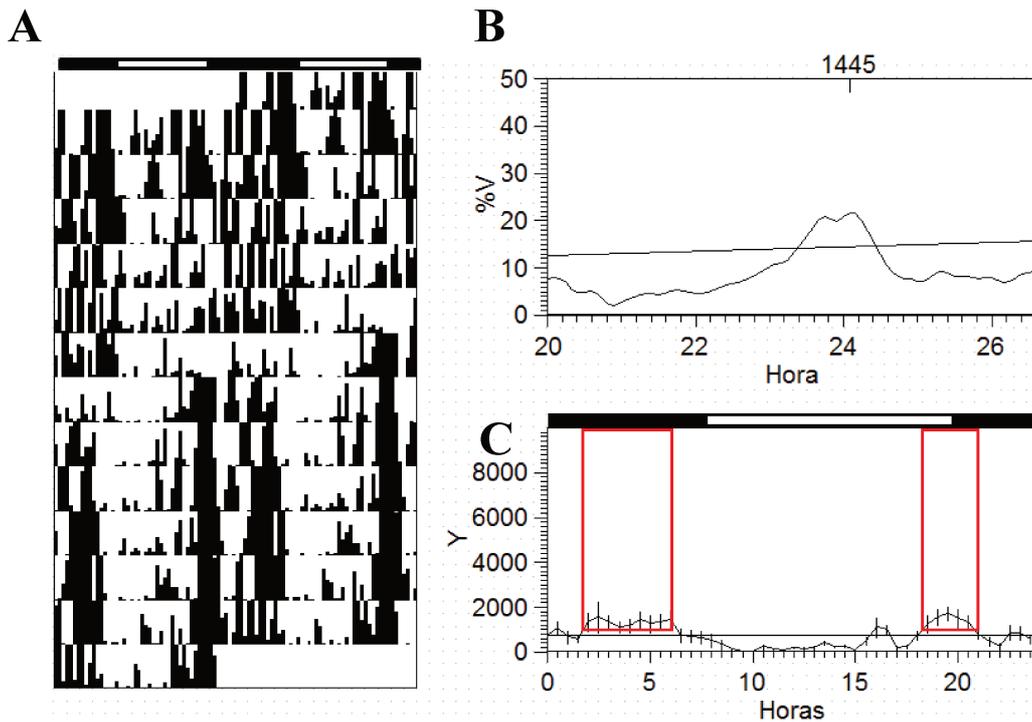


Figura 48. Actograma de doble trazo (A), periodograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Margay, individuo número 1.

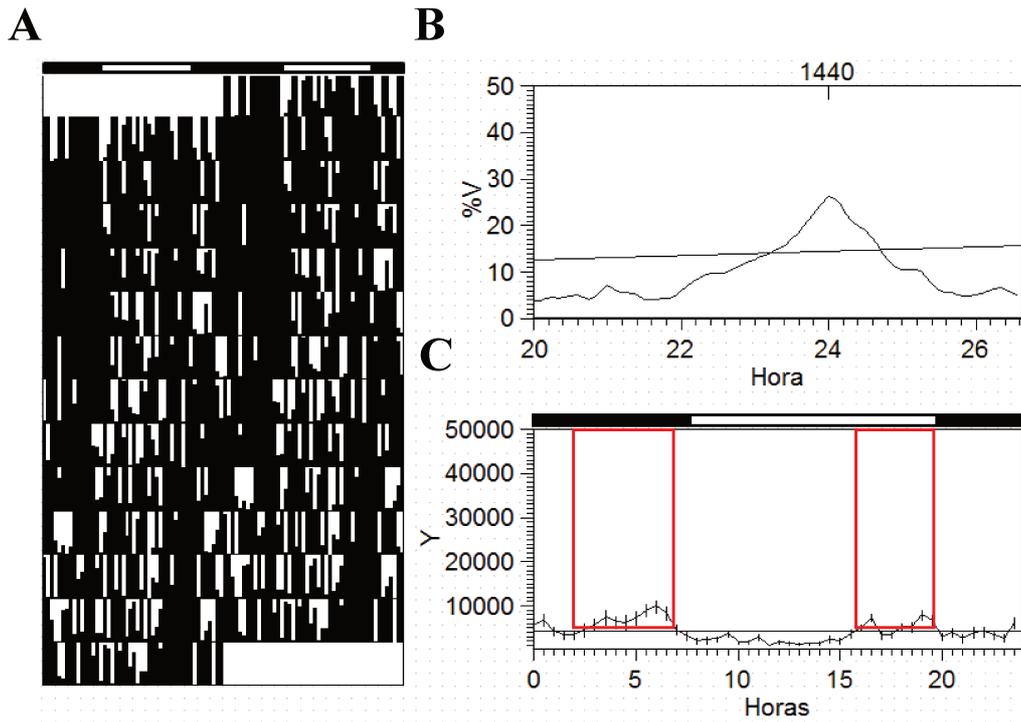


Figura 49. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Margay, individuo número 2.

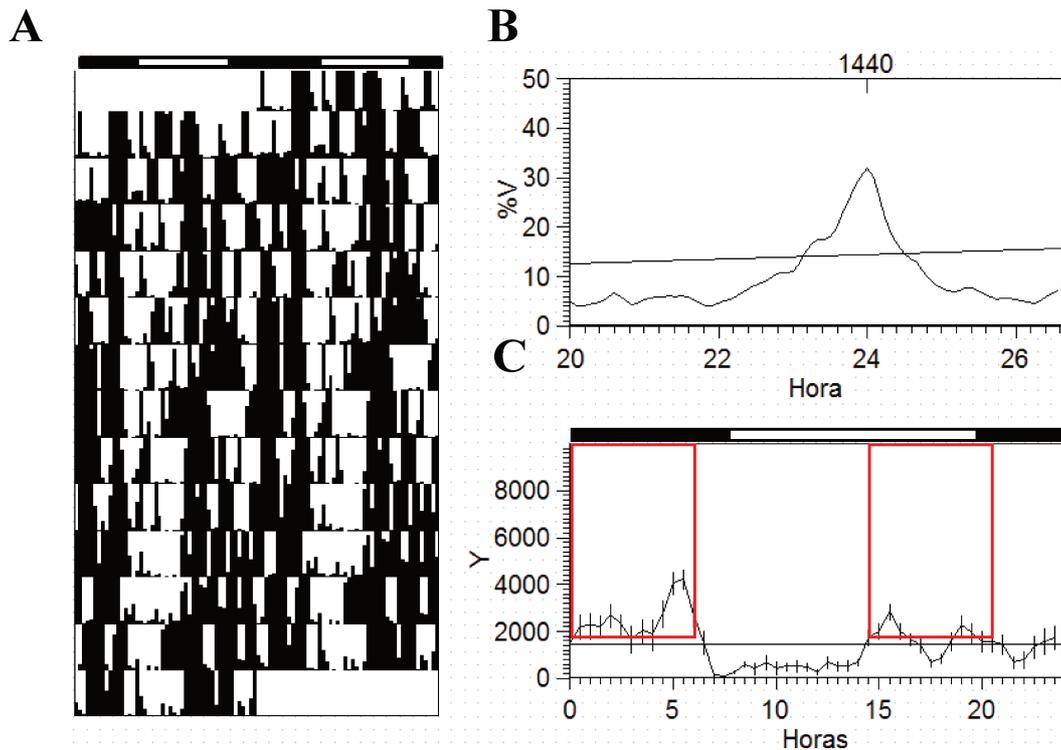


Figura 50. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Margay, individuo número 3.

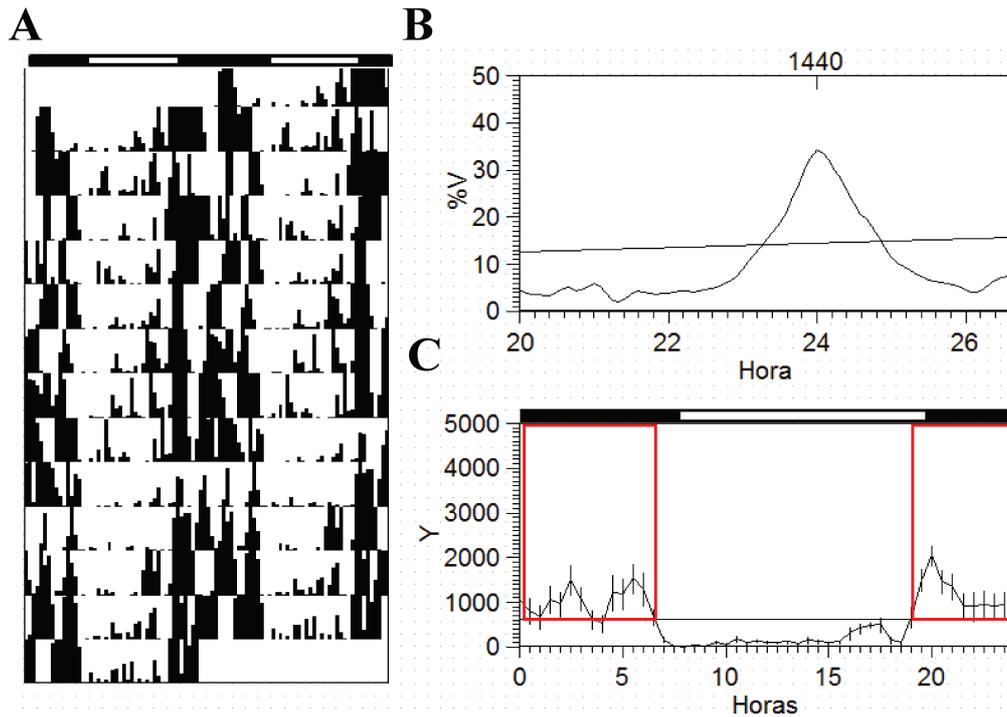


Figura 51. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Margay, individuo número 4.

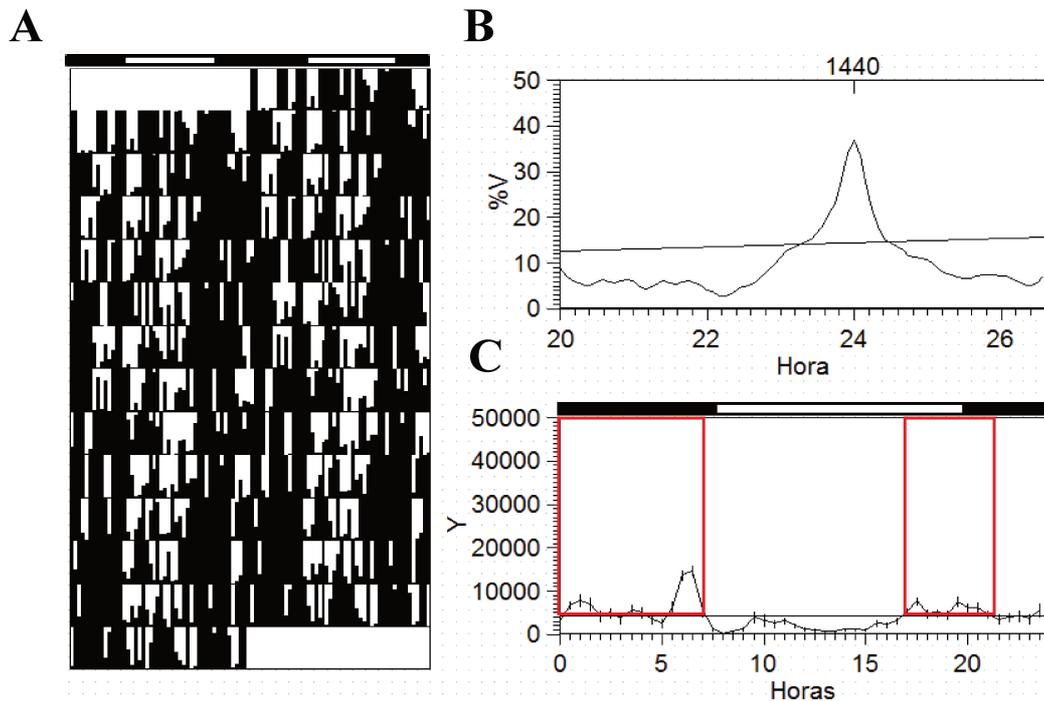


Figura 52. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Margay, individuo número 5.

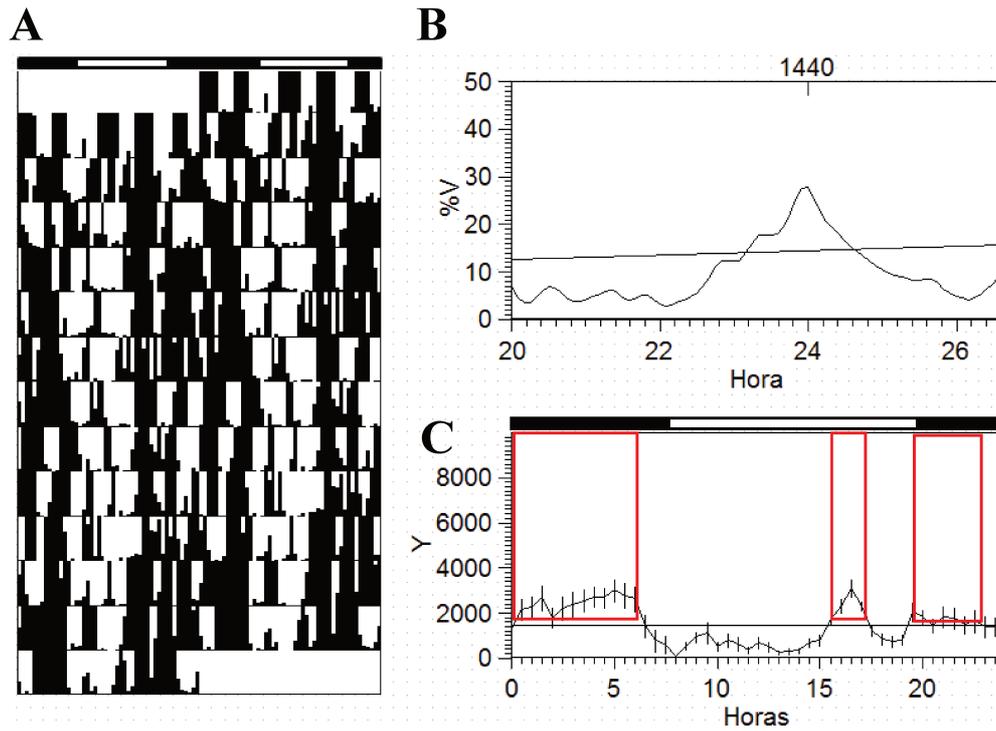


Figura 53. Actograma de doble trazo (A), peridiograma (B) y el gráfico de ondas medias (C) de Margay, individuo número 6.

Los actogramas (Figura 48A, 49A, 50A, 51A, 52A y 53A) en los individuos de Margay manifiestan una banda oscura de mayor actividad en las horas de oscuridad acompañada de bandas oscuras menores durante las horas de luz. La acrofase en esta especie se manifestó siempre durante la escotofase, con una breve variación horaria (0:01 a 1:52 h).

Los gráficos de ondas medias (Figura 48C, 49C, 50C, 51C, 52C y 53C) indican que la actividad es nocturna, disminuye a la salida del sol y a las 17 h presenta un pico que sobrepasa la media a excepción del individuo 4. El pico de las 17 h podría deberse a que la alimentación con presas vivas suministrada a las 17 h en esta especie probablemente actuó como sincronizador de la actividad.

Coincidiendo a lo encontrado en este estudio, Cuchilla Henríquez y col. (2002) en El Salvador, Konecny (1989) en Belice, Emmons (1985), Crawshaw y Quigley (1989) en Honduras, Vanderhoff y col. (2011) en Ecuador en vida libre mediante fototrampéo y Cromer (2000) mediante la colocación de las pistas para huellas en margays cautivos en Zoológicos de Canadá reportan actividad nocturna. En Argentina investigaciones realizadas sobre los patrones de actividad del margay (*L. wiedii*) a lo largo de su rango de

distribución indican que es una especie fuertemente nocturna (De Oliveira, 1998; Di Bitteti y col., 2010; Vanderhoff y col., 2011).

Otro estudio (De Oliveira, 1998) realizado mediante camaratrampeo en el pedemonte de la Yunga Argentina, cataloga a esta especie como catemeral, con la mayoría de sus registros agrupados en horarios nocturnos, con dos picos de actividad e independiente de la fase lunar.

Leopardus wiedii, es una especie nocturna, muy susceptible a la presión humana (Bisbal, 1986) y habita principalmente bosques cerrados donde encuentra los mejores lugares para descansar, movilizarse, acechar a sus presas y parir sus crías (Cuchilla Henríquez y col., 2002; Konecny, 1989; Azevedo, 1994; Almeida, 2000; Oliveira, 1998). La actividad nocturna registrada en los *L. wiedii* de nuestro estudio coincide con lo reportado por los autores antes mencionados en vida silvestre, sugiriendo que los animales monitoreados en este trabajo presentaron un patrón rítmico de actividad coincidente a lo expresado por esta especie en el medio silvestre.

IV.1.2 Patrón de actividad reposo característico de la especie.

A fin de estudiar los factores que pueden afectar los niveles de actividad en felinos domésticos y felinos sudamericanos a nivel de especie, y determinar diferencias entre especies sujetas a la variación natural del ciclo luz-oscuridad (LO 12:12), se efectuó el análisis de varianza con muestras repetidas (ANOVA-MR) mediante el procedimiento GLM, en el diseño del modelo estadístico se ha considerado la influencia de los factores Luz-Oscuridad y la interacción Animal*hora. Los valores de “F” y probabilidad “p” para cada factor se resumen en la Tabla 7.

Tabla 7. Resultados del ANOVA que expresan los efectos Luz-Oscuridad y la interacción Animal*hora sobre la actividad en felinos domésticos y silvestres sudamericanos.

	EFECTO					
	Modelo		L/O		Animal*hora	
	“F”	“p”	“F”	“p”	“F”	“p”
Actividad	78.10	0.0001	93.50	0.0001	142.56	0.0001

Los valores resumidos en esta Tabla 7 exponen que el modelo resultó significativo ($p < 0,05$) para la variable actividad, poniendo de manifiesto la adecuación del modelo planteado. El efecto luz-oscuridad (L/O) en forma significativa ($p < 0,05$) expresando la diferente actividad en el día que la noche. Con respecto al factor de interacción animal-

hora resultó también significativo ($p < 0,05$) estableciendo diferentes patrones de expresión de actividad de los animales con respecto a la hora del día.

Con el propósito de observar el comportamiento de la variable actividad dentro de la especie y en cada animal dentro de ella, se construyeron las Figuras 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61 y 62 que muestran en A la media de actividad diaria para la especie durante el ensayo y en B la media de actividad diaria de cada animal de la especie durante el ensayo.

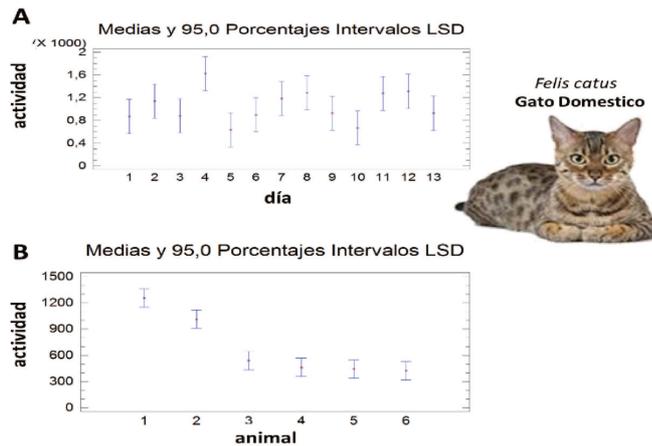


Figura 54. Media de actividad diaria en *Felis catus* durante el ensayo (A) y la media de actividad diaria de cada *Felis catus* durante el ensayo (B).

En cuanto a la media de actividad diaria, en todos los gatos domésticos de nuestro estudio, podemos observar que no hubo diferencias significativas durante los 13 días del ensayo A. En el ensayo B la actividad locomotora de los individuos 3, 4, 5 y 6 fue similar entre sí pero menor que la observada en los individuos 1 y 2.

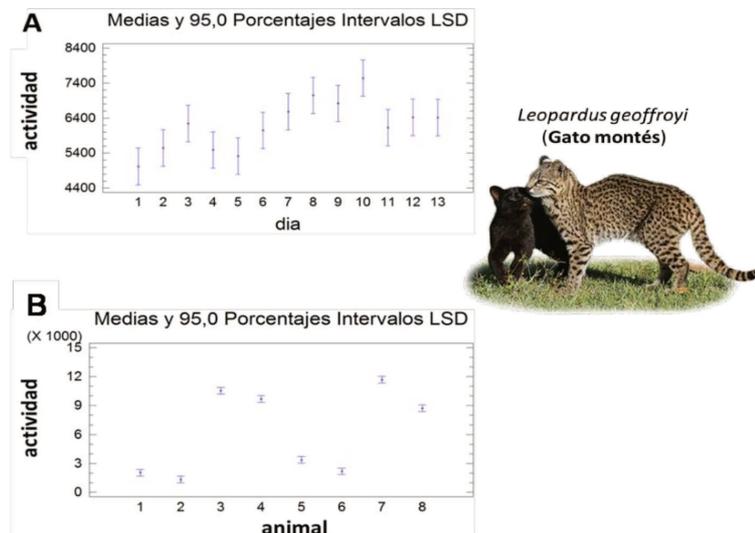


Figura 55. Media de actividad diaria en *Leopardus geoffroyi* durante el ensayo (A) y la media de actividad diaria de cada *Leopardus geoffroyi* durante el ensayo (B).

En los gatos monteses de nuestro estudio la media de actividad diaria durante los 13 días del ensayo A no tuvo diferencias significativas entre si, destacándose el día 1 como el de menor actividad y el día 10 como el de mayor actividad. La actividad locomotora de los individuos 1, 2, 5 y 6 no presentó diferencias significativas en comparación con la observada en los individuos 3, 4, 7 y 8 (ensayo B).

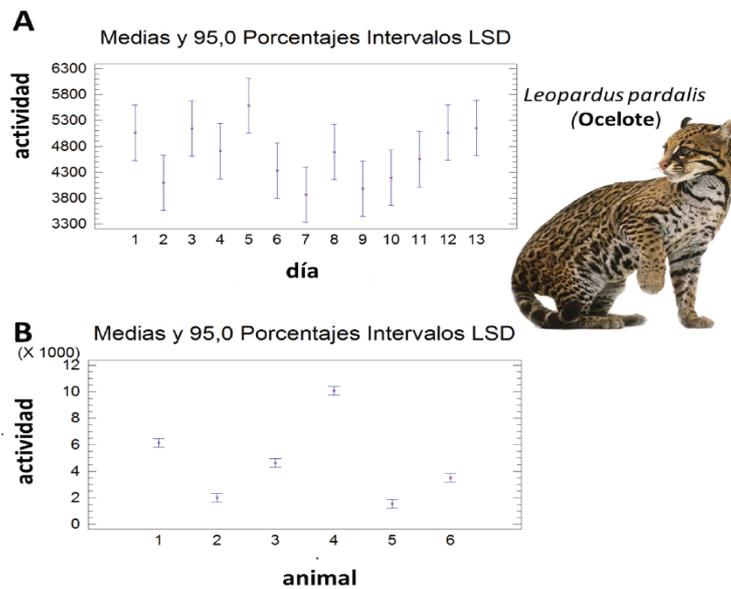


Figura 56. Media de actividad diaria en *Leopardus pardalis* durante el ensayo (A) y la media de actividad diaria de cada *Leopardus pardalis* durante el ensayo (B).

Los ocelotes del ensayo A mostraron durante los 13 días del ensayo A una media de actividad diaria sin diferencias significativas presentando el día 5 la mayor actividad y el día 7 la menor actividad. En el ensayo B la actividad locomotora de los individuos 2 y 5 fue similar mientras que la observada en el resto de los individuos (1, 3, 4 y 6) presentó diferencias significativas.

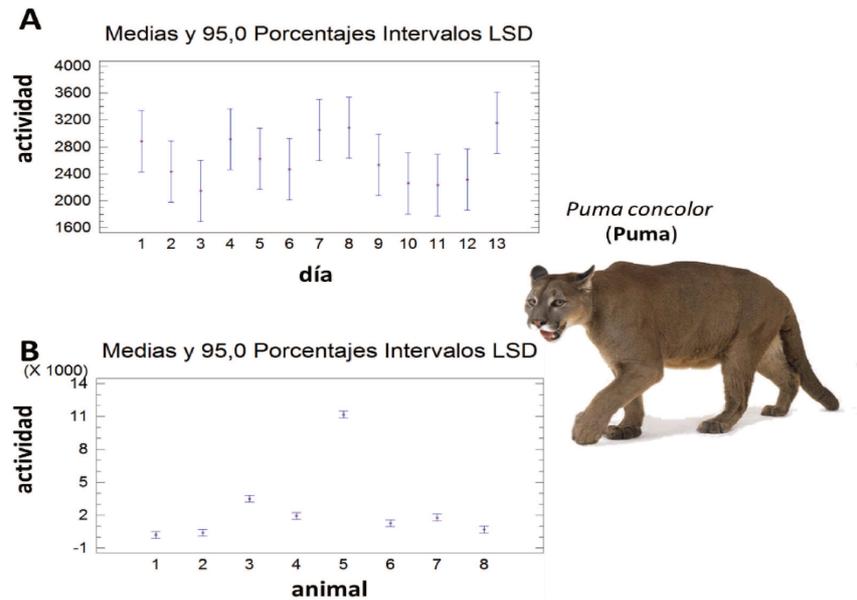


Figura 57. Media de actividad diaria en *Puma concolor* durante el ensayo (A) y la media de actividad diaria de cada *Puma concolor* durante el ensayo (B).

En los 13 días del ensayo A, los pumas no presentaron diferencias significativas en su media de actividad diaria. En el ensayo B la actividad locomotora de los individuos 1, 2 y 6; 4, 5 y 7 no presentaron diferencias significativas entre ellos, mientras que la observada en el individuo n° 5 manifestó una diferencia de actividad muy significativa con respecto al resto.

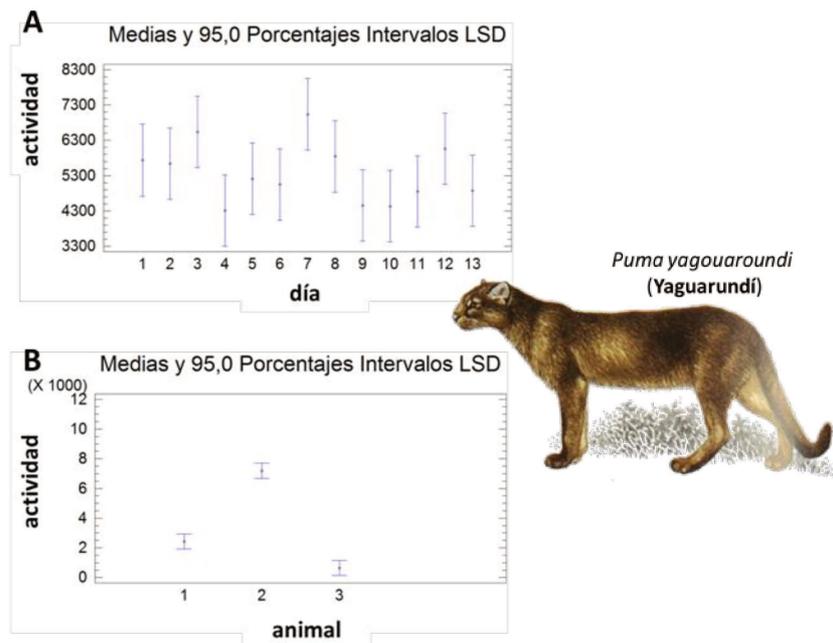


Figura 58. Media de actividad diaria en *Puma yagouarundi* durante el ensayo (A) y la media de actividad diaria de cada *Puma yagouarundi* durante el ensayo (B).

En el ensayo A para los yaguarundí no se observó diferencias significativas en la media de actividad diaria durante los 13 días del ensayo. En el ensayo B la actividad locomotora de todos los individuos de ésta especie fue diferente significativamente.

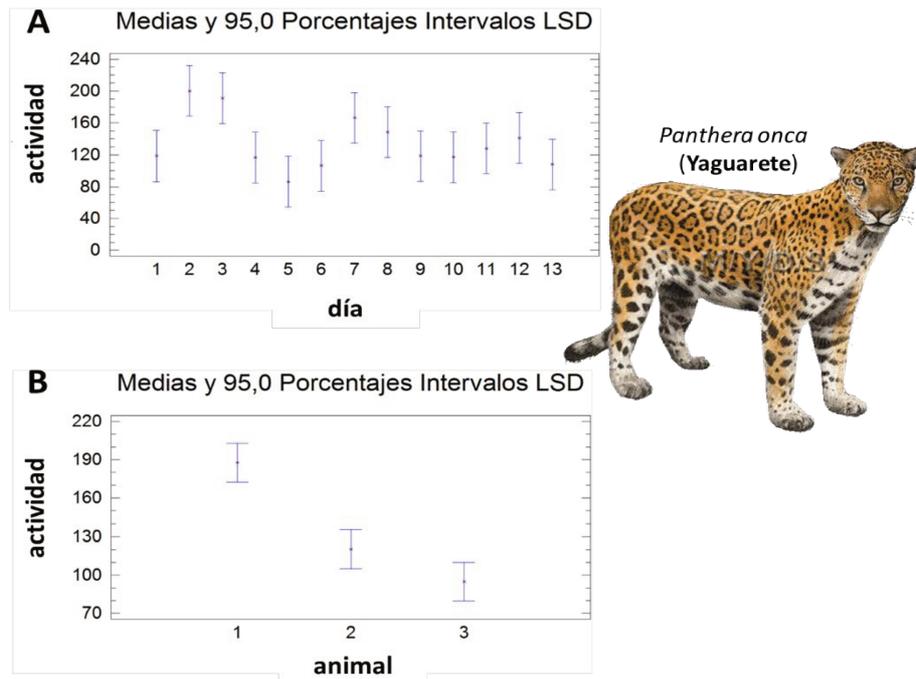


Figura 59. Media de actividad diaria en *Panthera onca* durante el ensayo (A) y la media de actividad diaria de cada *Panthera onca* durante el ensayo (B).

La media de actividad diaria de los yaguaretés de nuestro estudio (ensayo A) en los 13 días, en líneas generales no presento diferencias significativas. En el ensayo B la actividad locomotora de los individuos 2 y 3 no presentaron diferencias significativas entre ellos, mientras que la observada en el individuo n° 1 manifestó una diferencia de actividad con respecto al resto.

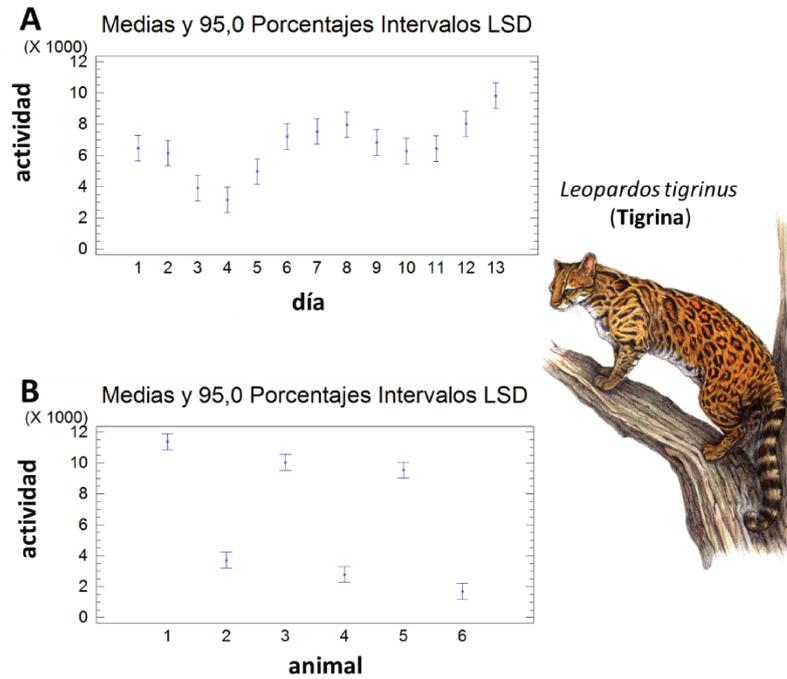


Figura 60. Media de actividad diaria en *Leopardus tigrinus* durante el ensayo (A) y la media de actividad diaria de cada *Leopardus tigrinus* durante el ensayo (B).

En los Tigrinas de nuestro estudio (ensayo A) la actividad locomotora diaria en los 13 días, presento diferencias significativas el último día siendo de mayor actividad éste con respecto al resto. En el ensayo B los animales 1, 3, 5 presentaron diferencias significativas con respecto a la actividad expresada por los individuos 2, 4, 6 de nuestro estudio.

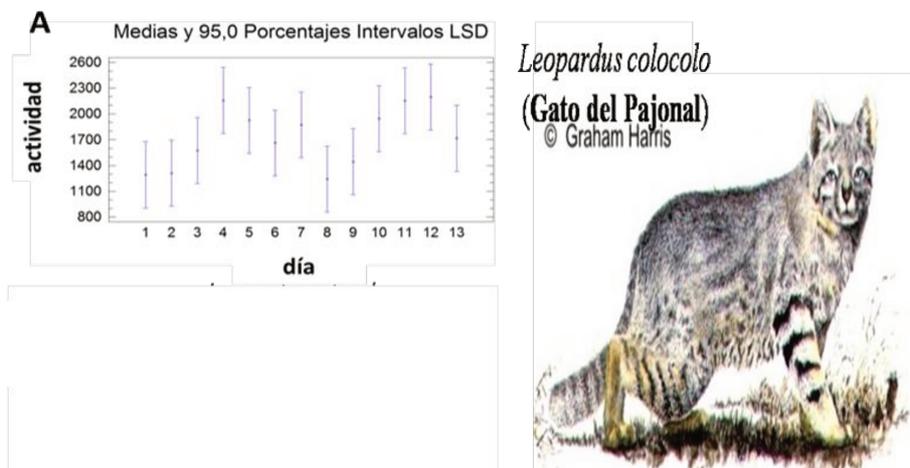


Figura 61. Media de actividad diaria en *Leopardus colocolo* durante el ensayo (A).

El único individuo de gato de pajonal en nuestro ensayo A de 13 días de duración, mostró diferencias significativas en la actividad media locomotora los días 1 y 2 con respecto a los días 11 y 12. No realizándose el ensayo B en ésta especie ya que se contaba con un solo individuo.

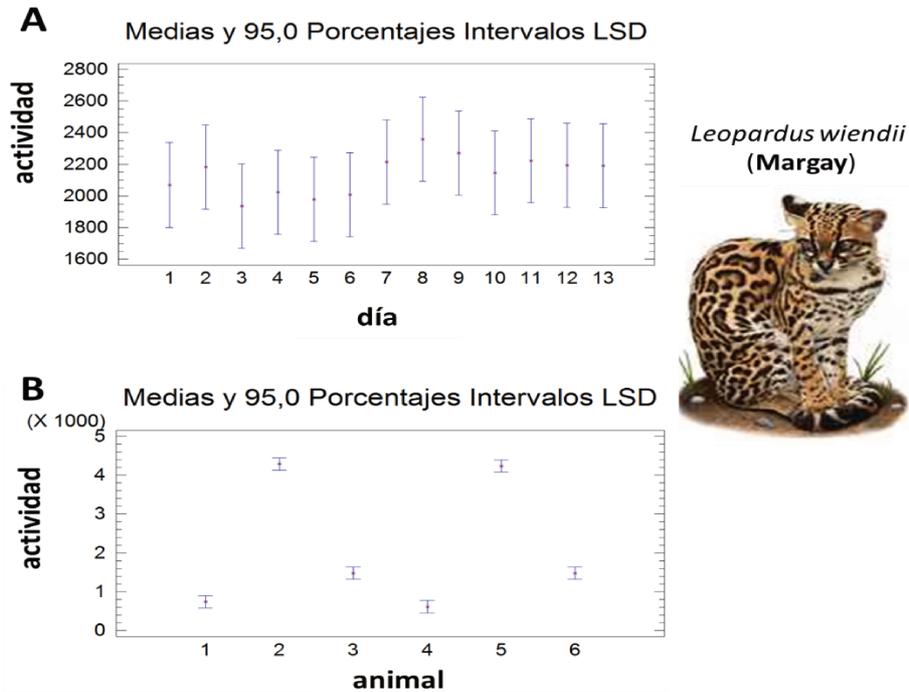


Figura 62. Media de actividad diaria en *Leopardus wiedii* durante el ensayo (A) y la media de actividad diaria de cada *Leopardus wiedii* durante el ensayo (B).

En el ensayo A la actividad locomotora diaria de los Margays no presento diferencias significativas en los 13 días. En el ensayo B los animales 1, 3, 4 y 6 no presentaron diferencias significativas de actividad entre ellos pero si con la actividad expresada por los individuos 2 y 5 siendo que entre éstos dos últimos no presentaron diferencias entre sus medias de actividades.

Con el propósito de visualizar las acrofases y sus correspondientes desvíos estándares pertenecientes a todos los individuos de las 9 especies de felinos utilizadas en nuestro trabajo, en condiciones de sincronización natural de 12:12 se graficaron los ritmos a través del mapa de fase (Fig. 63). En donde en las fases de luz se ven representada por la columna central blanca y las fases de oscuridad por las columnas laterales de color gris.

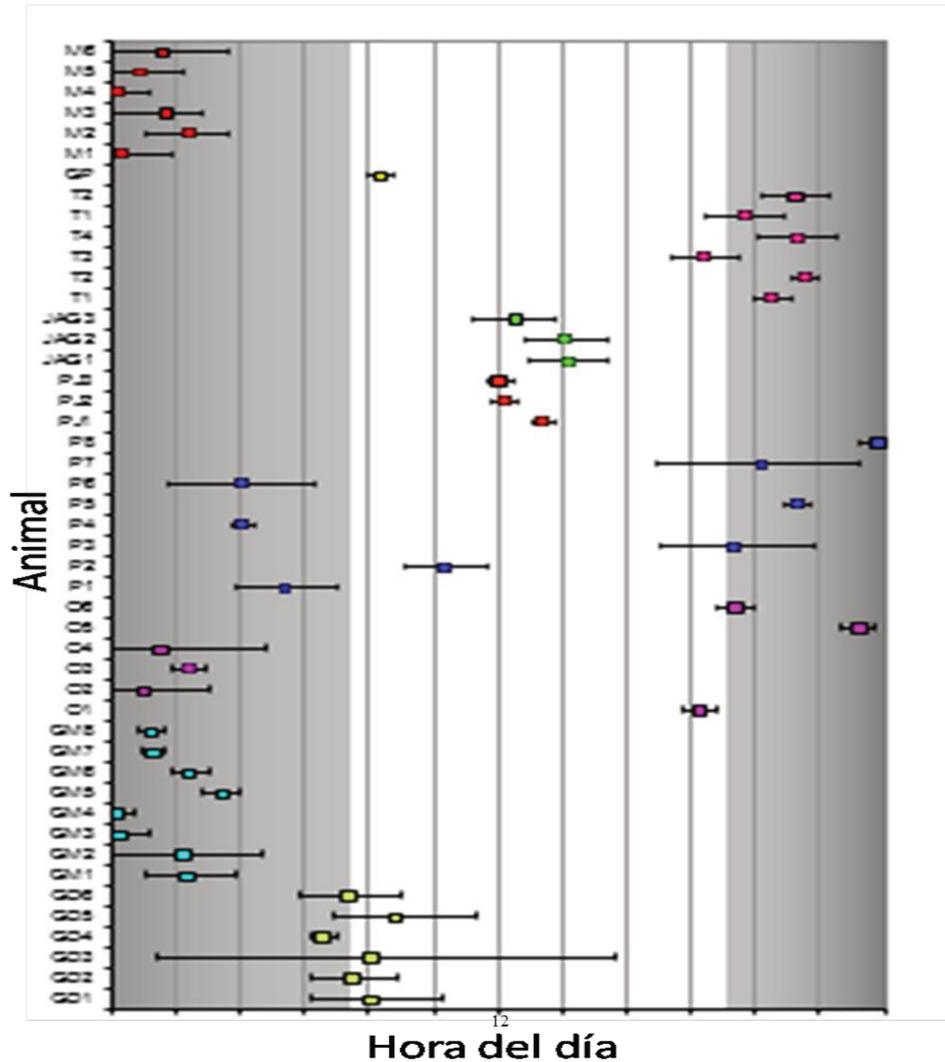


Figura 63. Mapa de Fase. Acrofases desvíos estándares en los diferentes individuos de cada una de las 9 especies. **GD:** Gato Doméstico; **GM:** Gato Montés; **O:** Ocelote; **P:** Puma; **PJ:** Puma Yaguarundí; **YAG:** Yaguareté; **T:** Tigrina; **GP:** Gato del Pajonal; **M:** Margay. Los puntos representan las acrofases y los trazos los intervalos de confianza. Las áreas grises indican la fase oscura del ciclo de luz-oscuridad.

En esta gráfica (Fig. 63) se puede observar que los felinos de nuestro experimento en un fotoperíodo ambiental (LO 12:12), en líneas generales presentaron sus acrofases en relación estable con la salida y puesta del sol, exhibiendo su mayor actividad en los momentos reportados a través estudios observacionales por Pereira y Aprile (2012) como naturales para cada una de estas especies estudiada en la naturaleza.

En dicha gráfica (Fig. 63) en cada especie en particular se observa que la especie Margay manifestó sus acrofases junto con sus desvíos estándares con una dispersión agrupada intermedia (Tabla 6) entre las horas 0:00 y 4:00 am al igual que lo observado en Tigrina para las horas del inicio de la noche y también con similitud en cuanto a la agrupación intermedia de sus dispersión a los Yaguaretés, pero al medio día y este último,

compartiendo en líneas generales la franja horaria con Yaguarundí solo que estos con dispersión reducida en sus registros (Tabla 6). En contraposición a lo antes expresado se encuentran Gato doméstico, Montés, Ocelote y Puma con gran dispersión (Tabla 6) en casi todos los individuos éste último junto a algunos individuos de las otras especies nombradas en este grupo (Doméstico 3, Montés 2, Ocelote 4). En el mismo se destaca que para Gato Doméstico, entre las 6:00 am y 9:45 am las acrofases de cada individuo se presentaron en un rango pequeño en cuanto a la dispersión de las mismas.

También se manifiesta que la mayoría de las especies no exhibieron diferencias entre sus acrofases pero en Ocelote y Puma la manifestación de las mismas, sí, presentaron gran dispersión ya que son individuos con gran variación en cuanto a sus edades, improntas y tiempo de permanencia en cautiverio pudiendo deducir que los animales más improntados manifestaron su actividad en cualquier momento del día inclusive en momentos de gran actividad antrópica como lo es el caso del individuo n°1 de Ocelote (Fig. 63 O1) y n° 2 de Puma (Fig. 63 P2).

Las diferencias en los patrones de actividad de los pumas de este estudio, pueden estar relacionadas con los diferentes orígenes poblacionales de los individuos, ya que es el felino con mayor distribución y diversidad de ambientes ocupables distribuyéndose desde Canadá a la Argentina y reportado por Yara-Ortíz y col. (2009) como el felino más adaptable del mundo lo que hace que su actividad sea variable. Pero también estas diferencias en sus patrones pueden ser una consecuencia a la necesidad de evitar la población humana (Donadio y Buskirk, 2006).

La Tabla 8 muestra los estadísticos de la actividad diurna y nocturna para cada una de las nueve especies de felinos sudamericanos estudiadas.

Tabla 8. Estadísticos de la actividad diurna y nocturna en felinos domésticos y silvestres sudamericanos.

Especie	Actividad Diurna					Actividad Nocturna				
	Media	Límite inf.	Límite sup.	Varianza	Desv.	Media	Límite inf.	Límite sup.	Varianza	Desv.
<i>Felis catus</i>	454	235	674	2,48E+06	1576	870	670	1070	4,49E+06	2118
<i>L. geoffroyi</i>	8653	8463	8844	6,56E+07	8096	4303	4130	4476	3,78E+07	6147
<i>L. pardalis</i>	5847	5627	6067	4,32E+07	6575	3720	3520	3919	4,06E+07	6375
<i>P. concolor</i>	2912	2721	3102	4,23E+07	6501	2398	2225	2571	4,03E+07	6350
<i>P. yagouaroundi</i>	1518	1249	1787	2,29E+07	4790	8387	8143	8632	1,43E+08	11975
<i>Panthera onca</i>	55	256	366	17930,9	134	196	87	478	112651	336
<i>L. tigrinus</i>	7265	7045	7484	1,08E+08	10406	5944	5744	6143	9,74E+07	9867
<i>L. colocolo</i>	1506	968	2044	2,25E+06	1501	1905	1416	2395	4,77E+06	2183
<i>L. wiedii</i>	2917	2697	3136	1,44E+07	3798	1534	1334	1734	6,74E+06	2596

Para visualizar como se descompone la actividad diaria de los felinos domésticos y sudamericanos representada en la Tabla 8, se construyó la Figura 64.

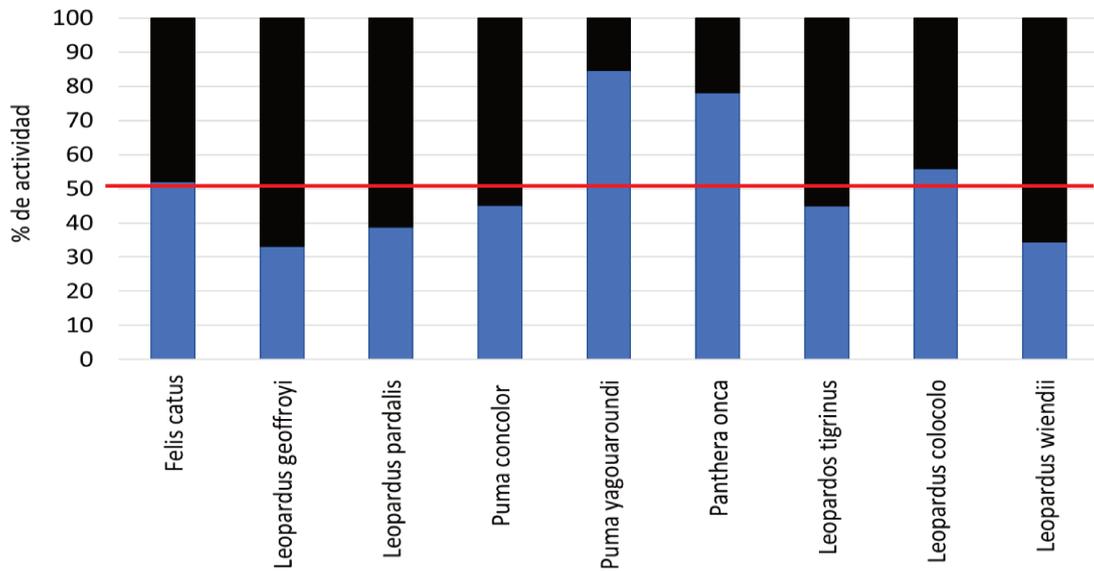


Figura 64. Estadísticos de la actividad diurna (barra azul) y nocturna (barra negra) en felinos domésticos y silvestres sudamericanos.

En dicha gráfica (Fig. 64) en términos de porcentaje de actividad expresada, se pueden observar variaciones en la actividad de los felinos de nuestro experimento en un fotoperíodo ambiental (LO 12:12), donde las especies con mayor actividad diurna fueron el yaguarundi y yaguareté, las menos diurnas fueron el margay y el montés, el resto de las especies exhibieron patrones intermedios.

IV.1.3 Diferencia interespecie en actividad reposo.

En la Tabla 9, mediante el ANOVA se descompone la varianza de actividad entre grupos. El F-ratio, que en este caso es igual a 353.1 (actividad diurna) y a 246,61 (actividad nocturna), es el cociente de la estimación entre grupos. Puesto que el p-valor del test F es inferior a 0,05, hay diferencia estadísticamente significativa entre las actividades medias de un nivel de especie a otro para un nivel de confianza del 95,0%.

Tabla 9. Estadísticos de la actividad diurna y nocturna entre los diferentes grupos de felinos.

	ACTIVIDAD			
	Diurna		Nocturna	
	“F”	“p”	“F”	“p”
Entre Grupos	353.1	<0.0001	246.61	<0.0001

Al fin de poder observar la distribución de la media de actividad diurna y nocturna en las diferentes especies de felinos, su cuantificación y desvíos se confeccionó la Figura 65. Este gráfico pone de manifiesto que solo en *Felis catus* (1), *Panthera onca* (6) y *Leopardus colocolo* (8) los desvíos se solapan, el resto muestra diferencias en las actividades medias del día y la noche. Dicho gráfico indica la inexistencia de diferencias significativas en la actividad expresada tanto en el día como en la noche en éstas tres especies.

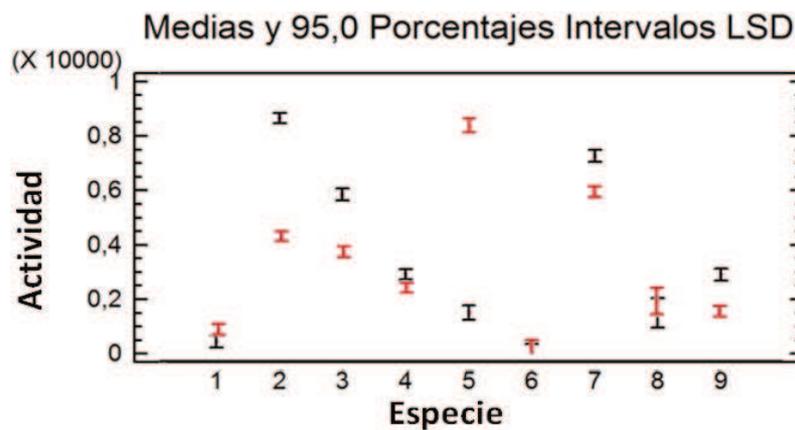


Figura 65. Representación gráfica de los estadísticos de la actividad diurna (negro) y nocturna (rojo) en *Felis catus* 1, *Leopardus geoffroyi* 2, *Leopardus pardalis* 3, *Puma concolor* 4, *Puma yaguaroundi* 5, *Panthera onca* 6, *Leopardus tigrinus* 7, *Leopardus colocolo* 8 y *Leopardus wiedii* 9.

En cuanto al solapamiento de actividad diurna y nocturna (Noss y col., 2006) en éstas tres especies [*Felis catus* (1), *Panthera onca* (6) y *Leopardus colocolo* (8)], es de resaltar que este comportamiento en gato doméstico puede deberse al efecto antrópico (Piccione y col., 2013).

Para el caso del gato del pajonal y resaltando que es un individuo adulto de 6 años aproximadamente (valor obtenido por cronometría dental) ingresado al Centro de Fauna desde la naturaleza meses antes del estudio, es probable que su conducta siga respetando los lineamientos de su vida en la naturaleza donde tienen un ciclo de actividad relacionada a evitar encuentros con su felinos competidor por excelencia como lo es el gato montés (*Leopardus geoffroyi*) el cual se comporta como nocturno (Canapuccia, 2007) por lo que al no encontrarse con el mismo, debido al cautiverio, dispuso de una actividad más homogénea en el día. Éste cambio de actividad debida a la interacción con los competidores, fue descrita en gatos domésticos por Piccione y col. (2013).

Los patrones de actividad de los mamíferos están determinados por las presiones abióticas y las interacciones bióticas (Marinho y col., 2018). La actividad rítmica de un animal bien distribuida en relación con el ciclo día/noche es fundamental para la supervivencia de la especie (Larivée y col., 2010) y para el éxito reproductivo (Zhao y col., 2013). En este sentido, cada especie hace uso del tiempo de acuerdo a diferentes factores, como son patrones de alimentación (Scognamillo y col., 2003), temperatura (Hernández-Saint Martín y col., 2013), disturbios naturales y perturbaciones humanas (Paviolo y col., 2009), depredadores, codepredadores (Scognamillo y col., 2003) e inclusive algunos estudios han encontrado modificaciones en los patrones de actividad de algunas poblaciones de felinos de acuerdo a la disponibilidad de presas (Carrillo y col., 2009; Sunquist y Sunquist, 2002).

Los mecanismos que permiten la coexistencia de las especies han sido entendidos a través del análisis de la segregación en el uso de los recursos. Los tres ejes para explicar la segregación de nicho son: comida, espacio y tiempo (Gordon, 2000), considerados factores mediadores de las interacciones ecológicas (Kronfeld-Schor y Dayan, 2003). Generalmente la comida y el espacio han sido estudiados para explicar la coexistencia de especies, mientras que ha sido subestimada la relevancia que tienen los patrones de actividad y sus efectos sobre la dinámica de la comunidad (Morgan, 2004).

Esta segregación de nicho, en el caso de los grandes depredadores, se ha explicado como un uso diferencial de los recursos entre los que se encuentra una segregación temporal, sugerida como un medio para evitar la depredación entre gremios (Fedriani y col., 2000). Los felinos de gran tamaño, como es el caso del jaguar (*Panthera onca*) y puma (*Puma concolor*) cuya distribución en muchos casos es simpátrica (Scognamillo y col., 2003), se encuentran activos tanto de noche como de día y presentan una alta superposición en sus patrones de actividad (Foster y col., 2013; Hernández-Saint Martín y col., 2013).

Un estudio observacional indirecto por camaratrampéo de Ávila-Nájera y col. (2016) en México, mostró que ambos depredadores estuvieron activos durante todo el día (actividad catemeral), lo que se ha asociado a tener una mayor posibilidad de encontrar diferentes tipos de presas y a un nicho trófico más amplio. Sin embargo, el mayor número de registros de sus cámaras trampa se encontraron durante la noche similar a lo que ocurre en los Llanos de Venezuela (Scognamillo y col., 2003) y en algunos sitios de Bolivia (Lima, 2002). El mismo estudio (Ávila-Nájera y col., 2016) reveló un detrimento en la

actividad de ambos felinos en las horas de mayor temperatura (10:00 - 16:00 h). Esto ha sido relacionado a ventajas en la caza (Emmons, 1987; Hernández y col., 2008) ya que estas horas más frescas ayudan a sus desplazamientos con menor gasto energético (Hernández y col., 2008).

Al igual que lo que ocurre en otras áreas de distribución tanto jaguares como pumas modifican sus patrones de actividad durante las diferentes temporadas del año, debido a las diferentes adaptaciones; por ejemplo, hay evidencia que los pumas están mejor adaptados a zonas secas y jaguares a zonas húmedas. En los llanos venezolanos los jaguares se encuentran más activos durante el día en la época lluviosa y los pumas son más activos durante la noche tanto en época seca como en lluvias (Emmons, 1987). Estas diferencias tan marcadas se encuentran asociadas a la actividad y abundancia de las presas en espacios determinados (Romero-Muñoz y col., 2010).

Ávila-Nájera y col. (2016) en un estudio reportaron para jaguares y pumas importantes modificaciones en sus actividades motoras posterior a un incendio. Dicha perturbación hizo que los jaguares fuesen más activos durante la noche y los pumas durante las horas diurnas y las primeras horas nocturnas. Esta modificación en sus patrones de actividad nos indica la poca tolerancia de los jaguares a las perturbaciones mientras que pumas son más tolerantes a ellas y cambian sus patrones de actividad también para evadir al jaguar.

Los yaguaretés de nuestro estudio, individuos de 14 años de vida siendo su promedio de vida en la naturaleza de 12 años y al ser una especie solitaria, fuertemente territorial y sin depredadores naturales (Paviolo, 2002), mostraron su actividad en cualquier hora del día, similar a lo observado por Pereira y Aprile (2012) en yaguaretés silvestres de la misma región geográfica a nuestro estudio en donde estos animales tuvieron su actividad en cualquier hora del día y según sus necesidades.

El gráfico de tendencia (Fig. 66) ilustra la actividad diaria de cada una de las nueve especies de felinos estudiada en orden ascendente según la masa corporal.

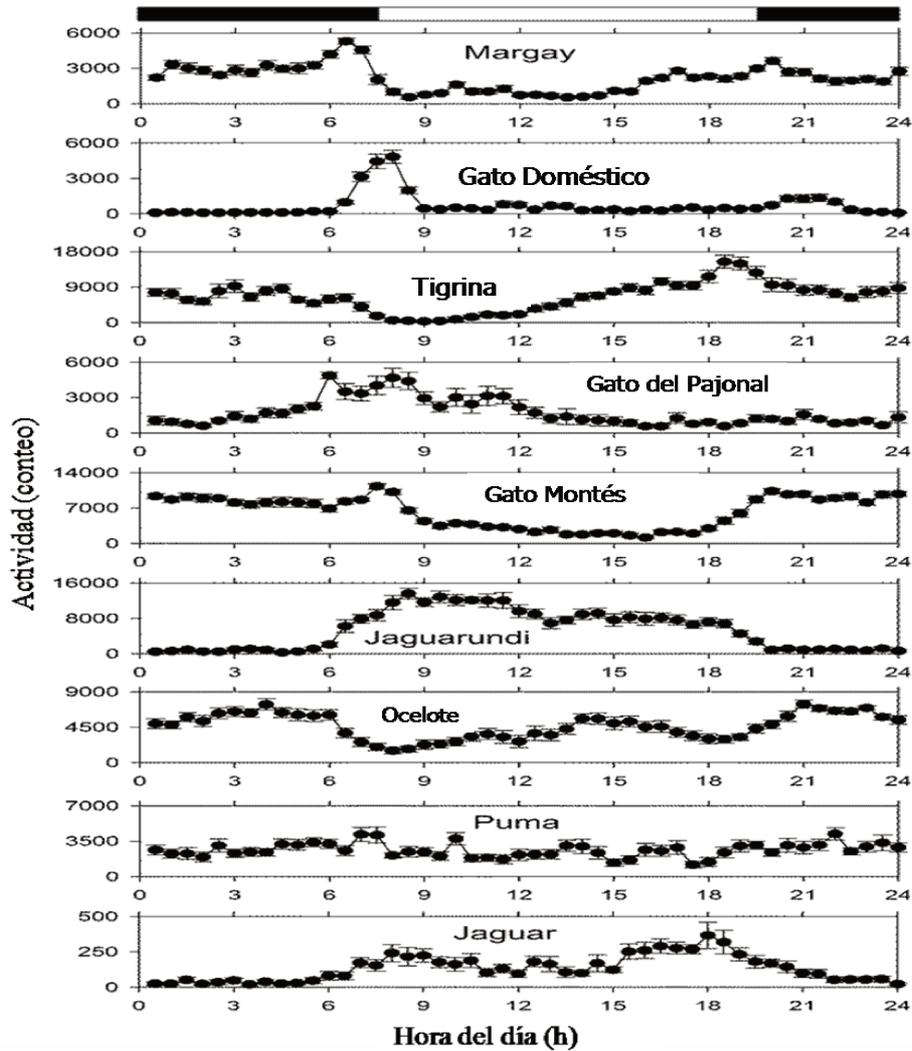


Figura 66. Gráficas diarias de actividad de cada una de las nueve especies de felinos estudiados.

En esta gráfica (Fig. 66) mientras que todos los felinos en forma individual mostraron, mediante el análisis del cosinor, una actividad rítmica diaria (cerca a 24 h) estadísticamente significativa ($p < 0.001$), las diferentes especies exhibieron diferentes patrones de actividad. Tal vez lo más notable en la Figura sea la concentración de actividad durante la noche en especies como margay y gato montés, la concentración de actividad durante el día en especies como jaguarundi y jaguar, y patrones más complejos en las otras especies como la de los pumas en los que su patrón de actividad promedio tuvo una apariencia arrítmica debido a la variabilidad interindividual relativamente alta en esta especie.

Las diferencias interespecies señaladas en la Fig. 66 se cuantifican en la Fig. 67 en términos de las medias de acrofase, robustez del ritmo y diurnidad.

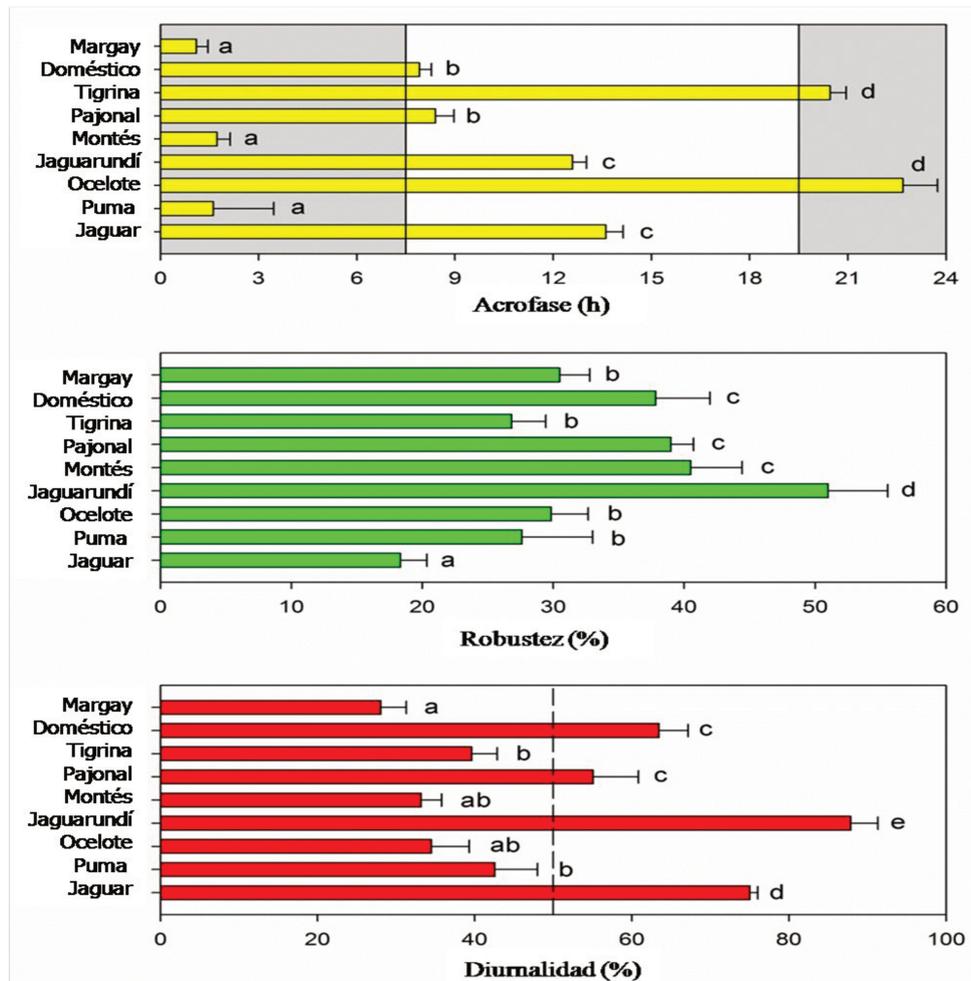


Figura 67. Cuantificación de la acrofase, robustez del ritmo y diurnalidad de las nueve especies. Medias (\pm SEM) de las acrofases, robustez y diurnalidad de los ritmos de actividad de las nueve especies felinas. En cada panel, las barras con la misma letra (a, b, c, d, o e) no son significativamente diferentes entre sí, según lo determinado por las comparaciones post hoc con la prueba HSD de Tukey. Las áreas grises en el panel superior denotan la fase oscura del ciclo luz-oscuridad.

Para permitir la inclusión de todas las especies en un análisis de varianza global, se usaron tres conjuntos de datos separados del gato del pajonal. El análisis de varianza indicó la presencia de diferencias significativas en las acrofases de las diversas especies (Fig. 67, $F_{1,41} = 61.105$, $p < 0.001$). Tres especies tuvieron actividad poco después de la medianoche (margay, gato montés y puma), dos especies poco después del amanecer (gato doméstico y gato del pajonal), dos especies alrededor del mediodía (yaguarundi y yaguareté) y dos especies temprano en la noche (tigrina y ocelote). También se representa en la Figura 67 las medias de robustez del ritmo.

El análisis de varianza indicó la presencia de diferencias significativas en la robustez de las diversas especies (Fig. 68, $F_{1,41} = 4.280$, $p < 0.001$), aunque las diferencias

no fueron tan marcadas ($\omega^2 = 0.31$) como las de la acrofase ($\omega^2 = 0.91$). La menor robustez (18%) se observó en el yagareté, mientras que la mayor robustez (51%) se observó en el yaguarundi.

El tercer panel de la Figura 67 muestra los promedios del índice de diurnalidad. Del mismo modo se indicó la presencia de diferencias significativas en la diurnalidad de las diversas especies (Fig. 67, $F_{41} = 19.776$, $p < 0.001$).

No es sorprendente que las variaciones en el índice de diurnalidad estuvieran estrechamente correlacionadas con las variaciones en la acrofase expresadas en términos de horas desde la puesta del sol ($r = 0.91$, $p = 0.001$) como lo expresó Piccione y col. (2013).

Las especies más diurnas fueron el yaguarundi y el yagareté, mientras que la más nocturna (menos diurnas) fue el margay, estos resultados se encuentran en concordancia con lo observado en la naturaleza, mediante cámaras trampa por Di Bitetti y col. (2008).

Como se expresó anteriormente la distinción entre animales diurnos o nocturnos, no siempre es clara y requiere de un monitoreo prolongado. Existen evidencias de individuos que cambian espontáneamente el patrón de actividad (Kas y Edgar, 1999), en la especie Aguará guazú, reportaron cambios de fases de actividad por influencias antrópicas por lo que, en cautiverio, muchos comportamientos cambian respecto a las especies silvestres y están parcialmente controlados por el hombre (Cerutti y col., 2014; Spanó y col., 20019).

En este contexto, la consecuencia de la domesticación imprime modificaciones de muchos rasgos que determinan la capacidad de adaptación de los animales, incluyendo el comportamiento, la fisiología y la morfología (Piccione y col., 2011). Existen pruebas de que el patrón que muestran los animales está fuertemente influenciado por diferentes factores tales como la interacción con los competidores, el comportamiento social y la disponibilidad de alimentos. Piccione y col. (2013) en un experimento con *Felis catus*, estudió la actividad en dos grupos de gatos con diferente influencia antrópica, observando que la actividad de los animales estaba relacionada a los hábitos de las personas con quién interactuaban. Esto puede ser causa de los cambios en la fase activa diurna-nocturna, generar falsos ritmos (Hilmer y col., 2010), o la ausencia del ritmo (Piccione y col., 2013).

Los ritmos de actividad diaria del gato doméstico y de ocho de las diez especies de felinos silvestres de sudamérica mostraron ritmicidad diaria en cautiverio bajo un ciclo natural de luz-oscuridad y temperatura ambiental suave, característica de los equinoccios.

La robustez de la ritmicidad varió de una especie a otra, pero la gran media del 34% estuvo dentro del rango de robustez previamente descrito por Refinetti y col., (2016), para 16 especies de mamíferos que varían en tamaño desde ratones a bovinos.

Como se demostró en estudios previos por otros autores para roedores pequeños, no encontramos una división aguda entre los felinos diurnos y nocturnos. Por el contrario, encontramos un gradiente de diurnalidad que va desde el margay predominantemente nocturno hasta el yaguarundi predominantemente diurno, y las especies restantes se distribuyen entre estos dos extremos.

Aunque el felino más nocturno en nuestro estudio (margay) no fue tan nocturno como algunos roedores (hámster dorado: 0% diurno), el felino más diurno (yaguarundi) si fue tan diurno como la mayoría de los roedores diurnos del estudio (rata del pasto del Nilo: 87% diurna) de Refinetti y col., (2016). Como era de esperar, la diurnalidad de una especie se correlacionó con su acrofase ($r = 0,91$), por lo que las especies predominantemente nocturnas tuvieron acrofases durante la noche, y las especies predominantemente diurnas tuvieron acrofases durante el día.

Cuando diferentes especies compiten en la misma área y hay fuertes fuerzas selectivas, la segregación temporal de los patrones de actividad diaria puede ser potencialmente el mecanismo más efectivo para reducir la competencia. Las especies con ritmicidad diaria flexible (especies características) pueden ajustar su patrón de actividad a las condiciones locales (riesgo de depredación, competidores o presas) y aumentar su estado físico. Esto podría ser específicamente beneficioso para un depredador generalista como el puma, que consume una amplia variedad de presas, incluidas las presas diurnas y nocturnas.

De forma similar a lo observado por Di Bitetti y col. (2006), tres de las especies en nuestro estudio (tigrina, puma y ocelote) mostraron un patrón de actividad alta, caracterizado por una robustez del ritmo relativamente baja y un índice de diurnalidad cercano a 50 %. Los yaguaretés de nuestro estudio mostraron baja robustez, probablemente por ser gerontes, pero tuvieron un índice de diurnalidad superior al 70%. La separación temporal en las actividades del puma y el yaguareté puede reflejar una

estrategia de evitar el contacto directo entre estas dos especies para permitir su coexistencia en la misma área geográfica.

A lo largo de su distribución, tanto los yaguaretés como los pumas son simpátricos (Haines, 2006); en los hábitats del norte de América central, ambas especies son muy similares en tamaño corporal (Iriarte y col., 1990, Núñez y col., 2002), y pueden consumir las mismas especies de presa (Núñez y col., 2000; Taber y Novaro, 1997). A pesar de esta similitud ecológica, se ha sugerido que la competencia entre yaguaretés y pumas es baja porque evolucionaron sus estrategias de coexistencia (Haines 2006), incluida la segregación trófica (Aranda y Sánchez-Cordero, 1996), evitada por separación espacial (Taber y Novaro, 1997; Scognamillo y col., 2003, Núñez y col., 2002, Emmons, 1987) y por diferentes patrones de actividad diaria (Romero-Muñoz, 2010). Estudios sobre interacciones de estos felinos realizados en otros países, han reportado que la actividad de los yaguaretés es principalmente nocturna (Di Bitetti y col., 2016, Emmons 1987, Gómez y col., 2005, Maffei y col., 2004, Núñez y col., 2002, Rabinowitz y Nottingham, 1986). En contraste, los pumas, tienden a ser más activos en horas crepusculares con una actividad importante durante el día (Di Bitetti y col., 2016, Estrada 2008, Núñez y col., 2002). De éstas diferentes actividades han surgido patrones como una estrategia para evitar y / o minimizar las confrontaciones, y para maximizar la probabilidad de encuentro con su presa preferida (Rabinowitz y Nottingham, 1986; Harmsen y col., 2011). Sin embargo, la actividad incrementa la probabilidad de encontrarse, pero cuando las presas son diversas esto podría ser beneficioso para un depredador generalista como el puma que consumen una variedad de presas más amplia que incluye presas diurnas y nocturnas (Oliveira, 2002).

También ha habido informes previos de tal separación temporal de especies simpátricas en América del sur, con hábitos de alimentación similares para prevenir la competencia. Las observaciones de campo en el Parque Nacional *Kaa Iya*, en Bolivia, caracterizaron al yaguareté como un felino predominantemente diurno, lo cual está de acuerdo con nuestros hallazgos. Por otro lado, otros dos grupos caracterizaron al yaguareté como una especie nocturna.

Con respecto a los ocelotes, Di Bitetti y col. (2006), observaron, como lo hicimos, un patrón de actividad predominantemente nocturno. El yaguarundi y el margay, que Kiltie (1984) describió como el que tenía la mayor superposición morfológica, tuvo la diferencia más extrema en el índice de diurnalidad en nuestro estudio, ya que el

yaguarundi fue la especie más diurna y el margay la más nocturna (Fig. 67). El margay tiene fuertes adaptaciones para un estilo de vida arbóreo y nocturno y estas características pueden reducir la competencia con el yaguarundi de tamaño similar y la tigrina, este último con un hábito más terrestre y un patrón de actividad alta, lo que permite un uso flexible del eje temporal en respuesta a las condiciones competitivas locales. Encontramos que los *Leopardus geoffroyi* son en su mayoría activos durante las horas crepusculares y nocturnas, lo que es consistente con las observaciones de campo de su comportamiento de caza y los estudios en cautiverio.

En cuanto a la actividad de los pumas (*Puma concolor*) en los estudios de McCain (2008) con cámaras trampa desde Canadá hasta el sur de Chile, no fue fuertemente influenciada por la actividad de sus presas principales (guanacos, liebres, coatíes, pecaríes, ardillas y jabalíes), pero si esa actividad fue fluctuante con los cambios de temperatura ambiente. Sin embargo, el cambio en la actividad en función a los cambios de dieta observados por Yáñez y col. (1986), fueron estacionales. Similar a los cambios estacionales observados por Siedensticker (1973) en los pumas de Idaho, Estados Unidos. Pero los patrones de actividad diaria registrada, con igual metodología de camaratranqueo, en los pumas en el sur de Texas (Waid, 1990), Perú (Emmons, 1987) y Venezuela (Scognamillo y col., 2003) se mantuvieron constantes a lo largo del año, a pesar de los grandes cambios de temperatura.

La nocturnidad en los felinos pequeños y medianos se ha atribuido a su especialización en la captura de roedores nocturnos. Los pequeños roedores nocturnos son el componente principal (hasta el 94%) de la dieta del *Leopardus geoffroyi* en Lihue Calel. Esto se vio reflejado en la actividad diaria del *Leopardus tigrinus* que en nuestros estudios fue principalmente nocturna, en concordancia con lo reportado por varios autores (Parera, 2002; Wang, 2002; Eizirik, 2006; Núñez, 2007; González-Maya y Schipper, 2008; Pereira y Aprile, 2012). Oliveira (1994) en un trabajo observacional en la región de Caatinga (estado de Rio Grande do Norte) reportó a esta especie con actividad crepuscular y algo durante el día, relacionando a esta actividad con la superposición de área con sus presas potenciales (pequeños mamíferos y aves terrestres). Sin embargo, el mismo autor en estudios posteriores en cinco áreas del bosque atlántico sobre la dieta de este felino (Oliveira y col., 2010) reveló dietas similares conformadas por pequeños roedores nocturnos, por lo que cataloga a la tigrina nocturna. Un solo estudio mostró a la tigrina activa uniformemente durante el día en los registros de cámaras trampa, los autores

(Oliveira-Santos y col., 2012) adjudican esta actividad al hábitat particular de los muestreos (disponibilidad de refugio) y a la presencia de felinos más grandes (nocturnos) que podrían desencadenar competencia intragremio por lo que estas presiones afectarían su comportamiento.

Sumado a lo antes dicho en cuanto a los felinos pequeños, no hay que olvidar que dentro de ese grupo de felinos están los gatos domésticos los cuales son los únicos que han sufrido la influencia antrópica directa durante miles de años, por lo que no es sorprendente que encontremos que tengan una ligera tendencia hacia la diurnidad. Estudios previos han encontrado grandes diferencias interindividuales en la organización temporal del comportamiento en gatos domésticos.

Parker y col. (2022) en un estudio, sobre los efectos estacionales en los ritmos de locomoción y alimentación en gatos domésticos de interior expuestos a un ciclo natural de luz/oscuridad e intervención humana, reportó, mediante tecnología UWB (Ultra-Wide Band technology, Parker y col., 2017), que para todas las estaciones, encontraron tres picos sistemáticos en la actividad locomotora: uno antes o durante la salida del sol, otro a las 11:00 durante la renovación del alimento y la segunda intervención humana (el primero con interacciones interespecíficas), y otro después o durante la puesta de sol según la estación. Los picos de actividad locomotora y consumo de alimentos ocurrieron alrededor del amanecer y el atardecer, lo que confirma el ritmo crepuscular de la especie.

En condiciones salvajes, los mamíferos reaccionan a una combinación de señales ambientales que fluctúan estacionalmente. En condiciones de laboratorio, sin embargo, a menudo responden solo al fotoperíodo (Heldmaier y col., 1982), lo que constituye el factor impulsor de numerosos cambios fisiológicos estacionales en estos animales. Por ejemplo, pocos informes han destacado cambios fisiológicos en el gato doméstico según el fotoperíodo (Hendriks y col., 1998; Blottner y Jewgenow, 2007; Alexandre-Pires y col., 2012). Sin embargo, según lo observado en nuestros estudios, podríamos considerar que las fluctuaciones de la luminosidad constituyen un potente sincronizador externo del ritmo, es decir, zeitgeber, en el gato doméstico y otros felinos, similar a lo reportado por Parker y col. (2022).

Si bien los gatos domésticos que deambulan libremente se describen con mayor frecuencia como nocturnos en la literatura (Romanowksi, 1988; Langham y Porter, 1991;

Barratt, 1997; Horn y col., 2011; Moon y col., 2013), los individuos de nuestro estudio eran más diurnos que nocturnos en su ritmo locomotor. Como se sugiere en el estudio de Horn y col. (2011), en el que se encontró que los gatos domésticos eran diurnos y los gatos salvajes nocturnos, nuestros hallazgos pueden deberse a la influencia humana, ya que las intervenciones de los cuidadores ocurren solo durante el día. Tales intervenciones ya han sido descritas en la literatura como moduladores positivos de la actividad del gato (Randall y col., 1987; Piccione y col., 2013; Parker y col., 2019).

No obstante, estos hallazgos reflejan la actividad crepuscular de la especie doméstica a menudo caracterizada en la literatura (Kavanau, 1971; Dards, 1979; Jones y Coman, 1982; Izawa, 1983; Kuwabara y col., 1986; Podberscek y col., 1991; Haspel y Calhoun, 1993; Parker y col., 2019). Si bien esta actividad relacionada con el crepuscular, heredada de su antepasado para el cual la disponibilidad de presas nocturnas y diurnas se incrementó en el crepúsculo, persistió a lo largo de la domesticación del gato, es interesante ver que los individuos aún la expresan en condiciones en las que se les proporciona alimento. *ad libitum* (Parker y col., 2022).

Por último, en nuestros estudios también exhibieron concordancia en que el momento de actividad observación de los gatos domésticos fue similar al momento de actividad del gato del pajonal (*Leopardus colocolo*) y que a pesar de que éste exhibió una ligera tendencia hacia la diurnalidad en nuestro estudio, esta especie ha sido descrita como nocturna en los desiertos de altura de los Andes. La discrepancia puede estar relacionada con la gran diferencia en las características de los diferentes habitats, pero más probable debido a las diferencias en la cuantificación de la diurnalidad. Ya que este individuo pertenecía a la variante de especie que habita en la Provincia de Córdoba, la cual cuenta con una latitud y paisajes diferentes a los Andes, es probable que su cambio de conducta se deba a las diferencias de hábitats y a evitar los encuentros con su felino competidor en dicha latitud (*Leopardus geoffroyi*) el cual se comporta como nocturno. Hay que resaltar la escasez de reportes sobre de la ecología del gato del pajonal de Argentina, y en especial de los patrones de actividad, hace que, aunque nuestro estudio se basó en un individuo, éste sea muy valioso como información base para la primera aproximación hacia los patrones de actividad de la especie mediante actimetría.

Como se indicó anteriormente, exceptuando a los individuos de *Leopardus wiedii* (margay) que en nuestro estudio se manifestaron como una especie fuertemente nocturna,

el resto de las especies de felinos que estudiamos, expresaron gradientes de diurnidad, siendo en ese grupo, *Puma yagouaroundi* el más fuertemente diurno con su la actividad estrictamente diurna, según Gerkema y col. (2013) actividad infrecuente entre los mamíferos en general.

IV.2. EXPERIMENTO II: Caracterización y determinación del origen de la ritmicidad diaria de actividad reposo en felinos domésticos (*Felis catus*), en gato montés (*Leopardus geoffroyi*) y en jaguarundí (*Puma yaguarundi*).

Con el objetivo de establecer si los ritmos biológicos de actividad reposo en felinos domésticos (*Felis catus*), gato montés (*Leopardus geoffroyi*) y en jaguarundí (*Puma yagouaroundi*) son de origen exógeno o endógeno, determinar patrones particulares de cada especie y diferencias interespecies sujetos a la variación del ciclo luz-oscuridad en condiciones controladas de LO (12:12), LO (24:00), LO (12:12), LO (00:24), LO (12:12), se efectuó el análisis cosinor para los parámetros: mesor, amplitud y acrofase de éstos felinos.

Mediante el análisis del cosinor se construyó la Tabla 10 la cual muestra varios estadísticos de actividad para cada uno de los individuos correspondientes a las tres especies de felinos estudiadas, con significación estadística para un período de 24 horas. Este análisis compara las medias del mesor, amplitud y acrofase obtenidas para cada uno de los diferentes ejemplares expresándolos en valores promedios junto con su desvío estándar.

Tabla 10. Parámetros de análisis cosinor (mesor, amplitud y acrofase) de los 9 felinos correspondientes a las 3 especies estudiadas, con significación estadística bajo diferentes fotoperíodos: LO (12:12), LO (24:00), LO (12:12) y sus promedios.

Especie	Animal	Fotoperiodo	Periodo	Mesor			Amplitud			Acrofase		
				Prom.	Máx.	Mín.	Prom.	Máx.	Mín.	Prom.	Máx.	Mín.
<i>Felis catus</i>	1	L:O 12:12	1440	547	486	608	343	235	451	08:09	06:56	09:23
	1	L:O 24:00	1510	514	384	645	345	113	577	10:35	07:47	13:22
	1	L:O 12:12	1445	670	518	822	367	97	636	12:06	08:57	15:14
	2	L:O 12:12	1440	239	209	270	161	107	215	09:12	07:54	10:30
	2	L:O 24:00	1515	262	191	334	221	94	348	10:48	08:29	13:07
	2	L:O 12:12	1455	356	236	476	249	37	462	13:10	09:17	17:04
	3	L:O 12:12	1440	227	187	267	108	38	179	07:26	04:46	10:07
	3	L:O 24:00	1495	255	187	323	106	-	-	07:44	-	-
	3	L:O 12:12	1440	341	208	474	191	-	-	08:58	-	-
	4	L:O 12:12	1440	1033	851	1216	964	641	1288	06:11	04:53	07:30
	4	L:O 24:00	1490	841	692	991	169	-	-	13:35	-	-
	4	L:O 12:12	1440	712	497	928	412	32	791	05:01	00:33	09:30

IV. Resultados y Discusión

x	L:O 12:12	1440	512	451	572	378	271	485	07:00	05:54	08:05
x	L:O 24:00	1490	468	386	551	191	45	337	10:53	07:35	14:10
x	L:O 12:12	1440	520	417	622	194	13	375	09:38	05:04	14:12
<i>Leopardus geoffroyi</i>											
1	L:O 12:12	1445	716	686	747	258	204	312	04:15	03:26	05:03
1	L:O 24:00	1475	384	340	428	378	300	456	03:14	02:27	04:01
1	L:O 12:12	1405	838	729	948	193	0	386	09:54	04:15	15:34
2	L:O 12:12	1440	312	296	329	111	81	140	02:11	01:09	03:12
2	L:O 24:00	1445	362	260	464	231	51	410	22:48	19:25	02:12
2	L:O 12:12	1425	710	652	767	212	110	313	09:12	07:17	11:70
3	L:O 12:12	1440	2476	2100	2252	1592	1458	1726	01:22	01:03	01:42
3	L:O 24:00	1470	3134	2820	3447	2118	1564	2672	01:32	00:31	02:33
3	L:O 12:12	1450	2794	2598	2989	1369	1023	1715	00:05	23:07	01:04
4	L:O 12:12	1445	2126	2062	2189	1486	1374	1598	01:01	00:43	01:18
4	L:O 24:00	1445	1576	1395	1758	996	676	1317	00:34	23:19	01:49
4	L:O 12:12	1435	4059	3805	4313	1625	1177	2073	00:21	23:17	01:24

Continuación Tabla.

Especie	Animal	Fotoperiodo	Periodo	Mesor			Amplitud			Acrofase		
				Prom.	Máy.	Mín.	Prom.	Máy.	Mín.	Prom.	Máy.	Mín.
<i>Leopardus geoffroyi</i>												
x	L:O 12:12	1440	1332	1300	1364	854	785	899	01:26	01:11	01:42	
x	L:O 24:00	1445	1364	1257	1471	901	712	1091	01:17	00:28	02:05	
x	L:O 12:12	1435	2100	1996	2204	674	490	858	00:36	23:33	01:39	
<i>Puma yagouaroundi</i>												
1	L:O 12:12	1455	733	695	770	927	861	993	14:15	13:59	14:31	
1	L:O 24:00	1470	1602	1030	2175	2019	1008	3029	17:56	15:56	19:57	
1	L:O 12:12	1400	1996	1328	2664	2717	1536	3898	11:58	10:15	13:41	

IV.2.1 Origen de los ritmos biológicos de actividad reposo y patrones particulares de la especie en condiciones controladas de LO.

Gato doméstico (*Felis catus*)

Comenzando con la especie de gato doméstico (*Felis catus*), los 4 individuos fueron sujetos a la variación del ciclo luz-oscuridad en condiciones controladas de LO (12:12) los valores promedios para el mesor fueron: 547, 239, 227 y 1033 movimientos; amplitud: 343, 161, 108 y 964 movimientos y acrofase: 8:09, 9:12, 7:26 y 6:11 h respectivamente para cada animal ya que el período en todos los casos fue de 1440 minutos (24 h); valores representados en la Tabla 10.

Para visualizar la variación de dichos ritmos de actividad reposo expuestos a los diferentes fotoperíodos antes expresados, se presentarán a continuación los resultados mediante actogramas y posteriormente mediante periodogramas, gráficos de ondas medias y gráficos polares para cada uno de los individuos correspondientes a esta especie doméstica estudiada en este apartado.

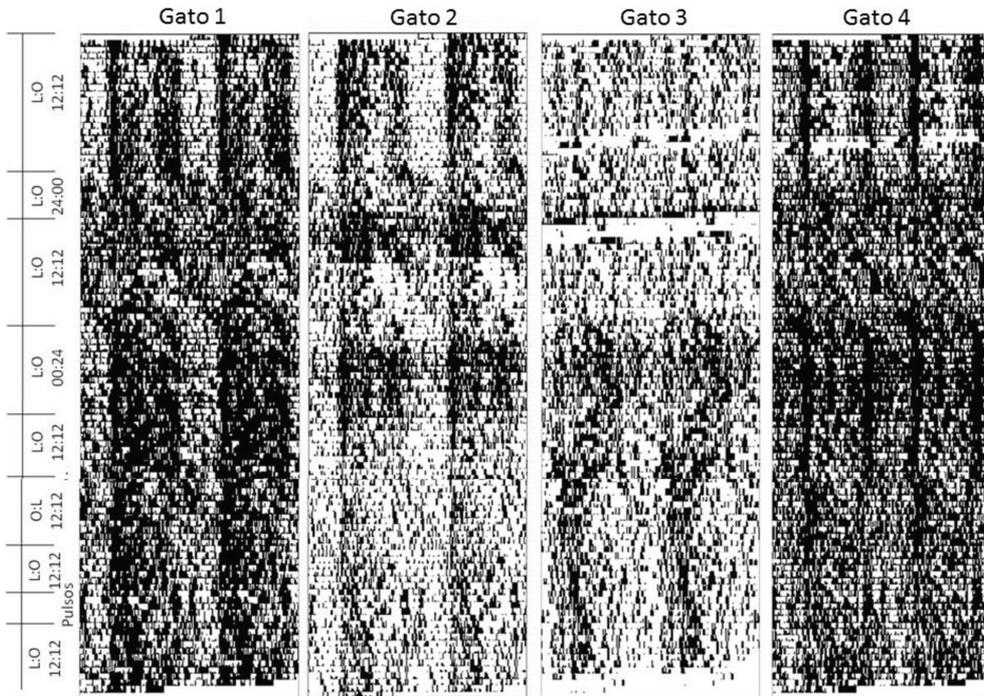


Figura 68. Actogramas de doble trazo de los cuatro *Felis catus* bajo diferentes fotoperíodos: LO (12:12), LO (24:00), LO (12:12), LO (00:24), LO (12:12), OL (12:12), LO (12:12), pulsos LO (3:3), LO (12:12).

A continuación, se presentan los valores de la actividad promedio de cada uno de los cuatro gatos domésticos (*Felis catus*) bajo fases de LO 12:12, representada por los peridiogramas, ondas medias y gráficos polares.

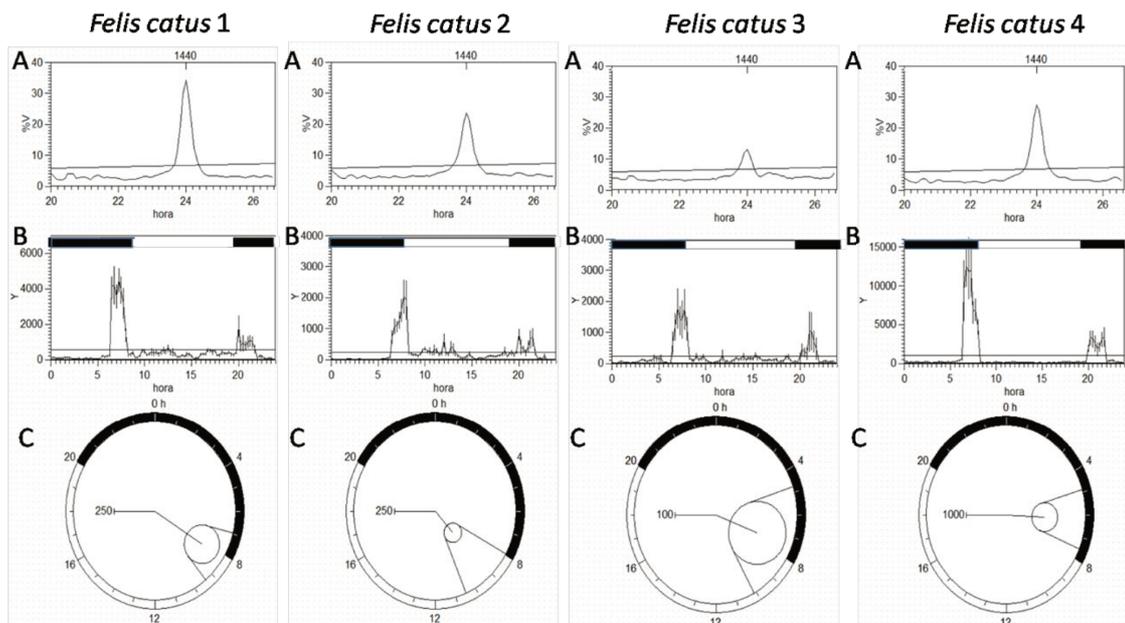


Figura 69. Actividad promedio en cada uno de las cuatro *Felis catus*, representada por los Peridiogramas (A), Ondas medias (B) y Gráficos polares (C) bajo fases de LO 12:12.

La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.

A fin de poder comparar, con las otras dos especies, los valores antes expresados para gato doméstico expuestos a condiciones de LO 12:12, se realizó el promedio de cada una de las actividades individuales de los cuatro felinos y se lo plasmó en el peridiograma (Fig. 70A), el gráfico de ondas medias (Fig. 70B) y el gráfico polar (Fig. 70C) para su mejor visualización.

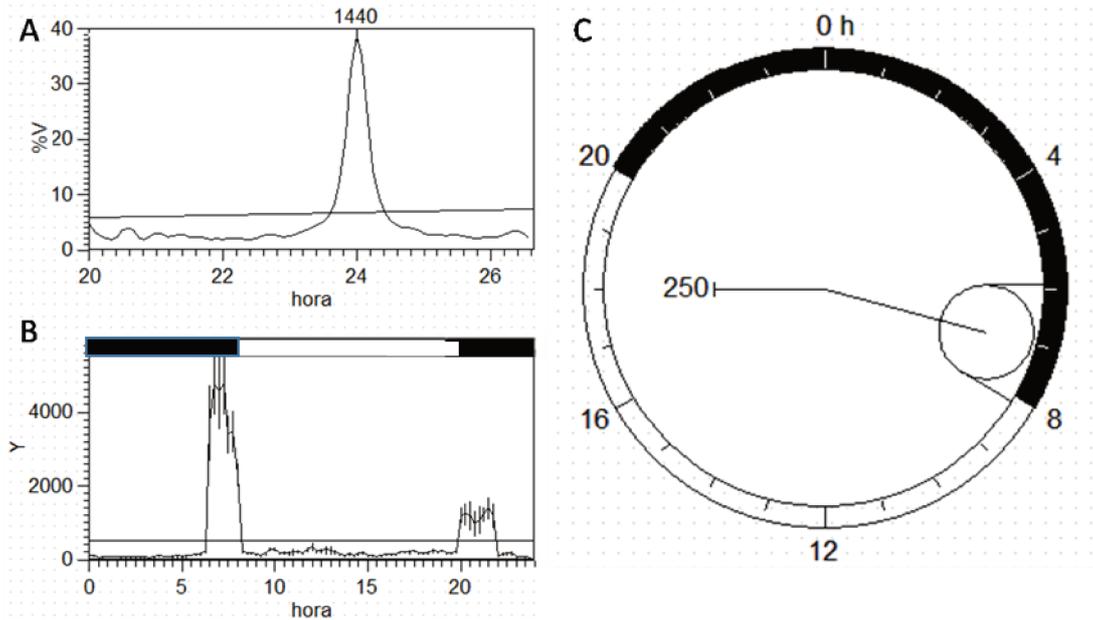


Figura 70. Actividad promedio de los cuatro *Felis catus*, representada por los Peridiogramas (A), Ondas medias (B) y Gráficos polares (C) bajo fases de LO 12:12. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.

Los actogramas (Fig. 68) de todos los gatos bajo estas condiciones (12:12), muestran gran similitud en la actividad locomotora crepuscular con tendencia nocturna.

Bajo condiciones de LO 12:12, se indicó que los periodos de actividad observados en los cuatro gatos se ajustaron a una ritmicidad diaria de 24 h (T) con un rango de variación entre 23:30 h y 24:30 h para un nivel de significación $p \leq 0.05$ graficado en el periodograma de la Fig. 70A.

En el gráfico de ondas medias (Fig. 70B) se aprecia que la actividad presenta dos picos durante la fase de oscuridad, uno de mayor intensidad antes del amanecer y otro menor luego del atardecer.

En los gráficos polares individuales (Fig.69) se observa que las elipses de éstas se encuentran dentro del mismo cono de radios lo que pone de manifiesto que las acrofases se presentaron en las últimas horas del período de oscuridad presentando ritmos estadísticamente significativos ya que ninguna elipse incluye el cero. En el gráfico polar promedio (Fig. 70C) nos muestra que su vector apunta al horario donde se manifiesta la acrofase de los felinos domésticos (7:00 h). Las tangentes a la elipse, trazadas a partir del centro del círculo, delimitan un intervalo de tiempo correspondiente al rango de la acrofase (5:54 h - 8:05 h). La longitud del vector nos indica la amplitud del ritmo.

La inspección visual de los registros representativos en la primera etapa del experimento (fotoperíodo LO 12:12) subrayan un patrón bien definido de actividad locomotora crepuscular similar en todos los animales.

Para comprobar el carácter endógeno del ritmo bajo condiciones de curso libre, se sometió a los gatos a condiciones de luz constante LO 24:00, condiciones de oscuridad constante LO 00:24 y pulsos ultradianos LO 3:3, intercalando periodos de resincronización LO 12:12 entre cada fase experimental (Fig. 68).

Para los 4 individuos de la especie de gato doméstico (*Felis catus*) sujetos a la variación del ciclo luz-oscuridad en condiciones controladas de LO (24:00) los valores promedios para el mesor fueron: 514, 262, 255 y 841 movimientos; amplitud: 345, 221, 106 y 169 movimientos y acrofase: 10:35, 10:48, 7:44 y 13:35 h respectivamente para cada animal ya que el período en todos los casos fue de 1440 minutos (24 h); valores representados en la Tabla 10.

Para visualizar la variación de dichos ritmos de actividad reposo expuestos a los diferentes fotoperíodos antes expresados, se presentarán a continuación los resultados mediante actogramas, periodogramas, gráficos de ondas medias y gráficos polares para cada uno de los individuos correspondientes esta especie doméstica estudiada en este apartado LO (24:00). Dichas Figuras exponen en su parte superior una barra de color clara representando las horas de luz de día.

A continuación, se presentan los valores de la actividad promedio de cada uno de los cuatro gatos domésticos (*Felis catus*) bajo fases de LO 24:00, representada por los peridiogramas, ondas medias y gráficos polares.

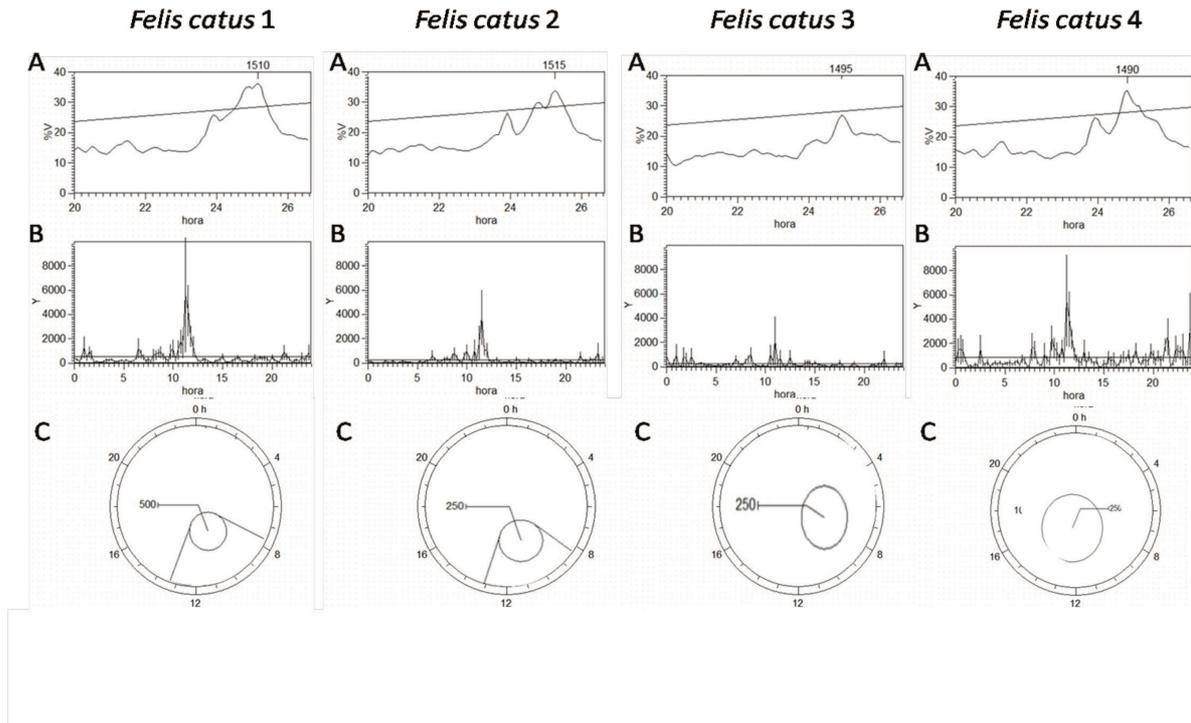


Figura 71. Actividad promedio en cada uno de las cuatro *Felis catus*, representada por los Peridiogramas (A), Ondas medias (B) y Gráficos polares (C) bajo fases de LO 24:00. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.

Para poder comparar, con las otras dos especies, los valores antes expresados para gato doméstico expuestas condiciones de LO 24:00, se realizó el promedio de cada una de las actividades individuales de los cuatro felinos y se lo plasmó en el peridiograma (Fig. 72A), el gráfico de ondas medias (Fig. 72B) y el gráfico polar (Fig. 72C) para su mejor visualización.

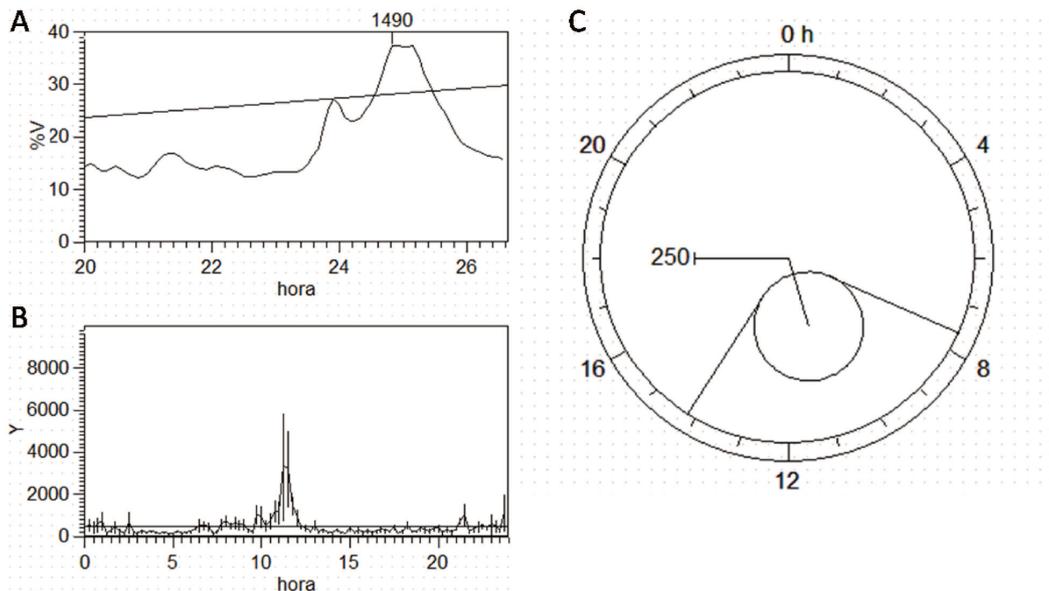


Figura 72. Actividad promedio de los cuatro *Felis catus*, representada por los Peridiogramas (A), Ondas medias (B) y Gráficos polares (C) bajo fases de LO 24:00. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.

Los actogramas (Fig. 68) de todos los gatos bajo estas condiciones (24:00), muestran gran similitud en la actividad locomotora y donde se manifiesta que los felinos entraron en libre curso rápidamente.

Bajo condiciones de LO 24:00, se indicó que los periodos de actividad observados en los cuatro gatos se ajustaron a una ritmicidad con un período (1490 minutos) cercano al diario (Fig. 72A) de 24 h (T) con un rango de variación entre 24:30 h y 25:30 h para un nivel de significación $p \leq 0.05$ graficado en el periodograma de la Fig. 72A.

En el gráfico de ondas medias (Fig. 72B) se observa la desaparición del patrón típico de los picos crepusculares manifiestos en los fotoperiodos 12:12 para mostrar la mayor actividad en un pico durante por la mañana y otro de menor actividad luego del atardecer. En los gráficos de ondas medias individuales (Fig. 71B) la actividad manifiesta el desorden típico del libre curso ante la luz continua.

En los gráficos polares individuales (Fig.71) se observa que las acrofases se manifiestan con diferencias estadísticas entre ellas. El gráfico polar promedio (Fig. 72C) nos muestran que su vector apunta al horario donde se manifiesta la acrofase de los felinos domésticos (10:53 h). Las tangentes a la elipse, trazadas a partir del centro del círculo, delimitan un intervalo de tiempo correspondiente al rango de la acrofase (7:35 h - 14:10 h) presentando ritmos estadísticamente significativos ya que ninguna elipse incluye el cero y donde la longitud del vector nos indica la amplitud del ritmo.

Continuando con la especie de gato doméstico (*Felis catus*), nuevamente los 4 individuos fueron expuestos a la variación del ciclo luz-oscuridad en condiciones controladas de LO (12:12) los valores promedios en éste caso para el mesor fueron: 670, 356, 341 y 712 movimientos; amplitud: 367, 249, 191 y 412 movimientos y acrofase: 12:06, 13:10, 8:58 y 5:01 h respectivamente para cada animal ya que el período en todos los casos fue cercano a 1440 minutos (24 h); valores representados en la Tabla 10.

Se presentarán a continuación (Fig.73) los resultados de la variación de dichos ritmos de actividad reposo expuestos a los diferentes fotoperíodos antes expresados, mediante actogramas, periodogramas, gráficos de ondas medias y gráficos polares para

cada uno de los individuos correspondientes esta especie doméstica estudiada en este apartado LO (12:12). Dichas Figuras exponen en su parte superior una barra de color clara representando las horas de luz de día y consecutivamente una barra de color negro la cual representa la noche, en los casos que corresponda.

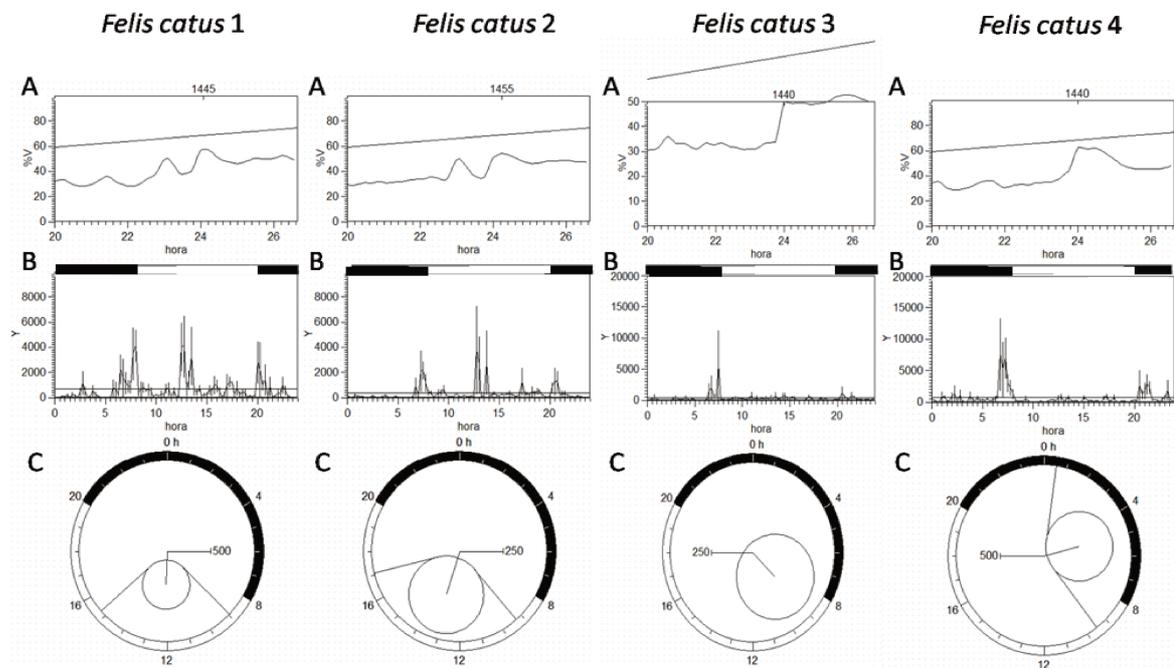


Figura 73. Actividad promedio en cada uno de las cuatro *Felis catus*, representada por los peridiogramas (A), ondas medias (B) y gráficos polares (C) bajo fases de LO 12:12. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.

Con el objeto de poder comparar, con las otras dos especies, los valores antes expresados para gato doméstico expuestas condiciones de LO 12:12, se realizó el promedio de cada una de las actividades individuales de los cuatro felinos y se lo plasmó en el peridiograma (Fig. 74A), el gráfico de ondas medias (Fig. 74B) y el gráfico polar (Fig. 74C) para su mejor visualización.

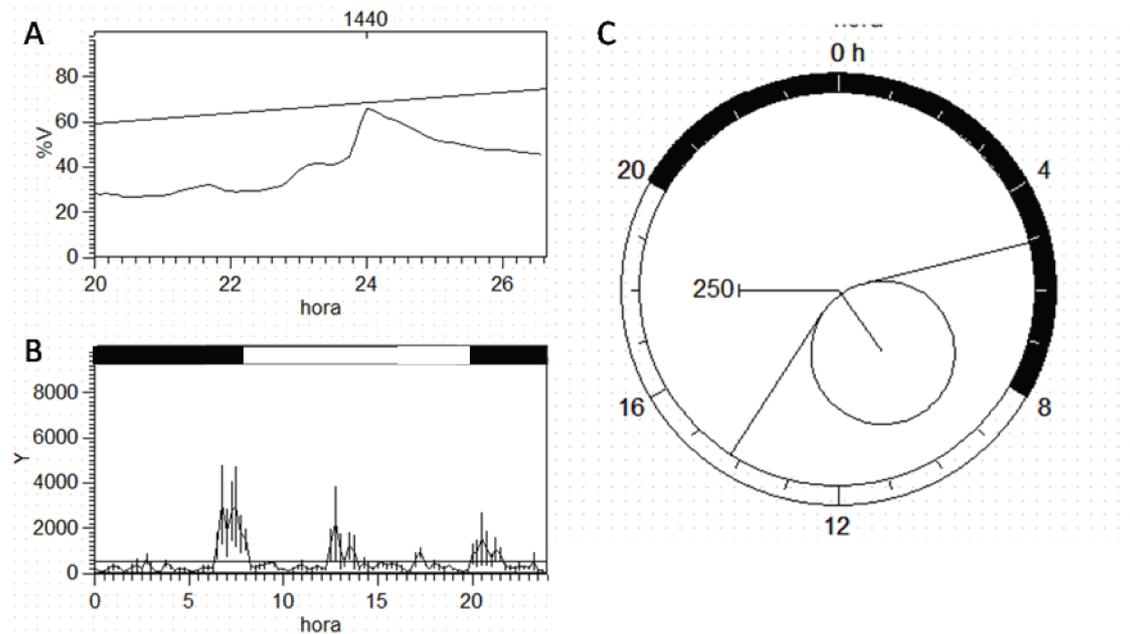


Figura 74. Actividad promedio de los cuatro *Felis catus*, representada por los Peridiogramas (A), Ondas medias (B) y Gráficos polares (C) bajo fases de LO 12:12. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.

Nuevamente, los gatos domésticos expuestos a condiciones de LO 12:12, los periodos de actividad se ajustaron a una ritmicidad diaria de 24 h (T) con un rango de variación con un nivel de significación $p \leq 0.05$ graficado en el periodograma de la Fig. 74A. Sus actogramas (Fig. 68), mostraron gran similitud en la actividad locomotora.

En los valores promedio el gráfico de ondas medias (Fig. 74B) se aprecia que la actividad volvió a presentar dos picos durante la fase de oscuridad, siendo el de mayor intensidad antes del amanecer y otro menor luego del atardecer.

El gráfico polar promedio (Fig. 74C) nos muestra que su vector apunta al horario donde se manifiesta la acrofase de los felinos domésticos (9:38 h). Las tangentes a la elipse, trazadas a partir del centro del círculo, delimitan un intervalo de tiempo correspondiente al rango de la acrofase (5:04 h - 14:12 h) estando el rango mínimo dentro las últimas horas del período de oscuridad.

La actividad observada en los individuos domésticos sujetos a la variación del ciclo luz oscuridad se ajustaron a un ritmo diario. Estos gatos sometidos a luz continua (24:00), en ausencia del principal sincronizador ambiental, manifestaron ritmicidad diaria con períodos similares a los registrados cuando se encontraban en condiciones de LO 12:12, demostrando de esta forma el carácter endógeno de la ritmicidad biológica.

El mesor y la amplitud expresados por estos gatos domésticos sometidos a condiciones de luz continua (24:00) fueron menores que los expresados por ellos mismos cuando estuvieron sujetos a LO 12:12, probablemente esto se debió a que la amplitud también es sensible a las condiciones ambientales y puede estar modulada por alguna de ellas.

Observándose también que los 4 gatos domésticos individualmente mostraron una resincronización rápida con el nuevo ciclo de luz / oscuridad (12:12), que se logró después de 1-2 ciclos transitorios, mostrando una gran plasticidad del sistema circadiano a la luz como sincronizador.

Los ritmos circadianos son variaciones que ocurren en un período de aproximadamente 24 horas. Estos ritmos son endógenos, pero necesitan sincronizarse a los ciclos ambientales para que tengan una función adaptativa a los organismos (Gruart y col., 2002).

Se debe destacar que las señales ambientales permiten que el período y la fase del ritmo biológico se ajusten a cada día, mes o año, que se analice, fenómeno que se conoce como sincronización (Gruart y col., 2002). Las diferencias halladas en los períodos en el fotoperíodo (24:00) podría atribuirse al hecho de que, en condiciones de sincronización, la duración de los mismos se halla íntimamente relacionada con las señales del ambiente, mientras que, en condiciones de libre curso, existe un rango de variación en el período entre individuos de una especie debido a la ausencia del fenómeno geofísico que actúa como sincronizador. Por tal motivo, después de varios ciclos, los sujetos se desincronizan entre sí, aunque para cada individuo el período en oscilación espontánea sea muy preciso.

Sin embargo, la similitud en los períodos ante el fotoperíodo 12:12 podría deberse a que diversos factores sociales son capaces de afectar los ritmos en libre curso, tanto en luz (LL) como en oscuridad constante (OO). Existen numerosas evidencias que los ritmos en libre curso de aves (Menaker y Eskin, 1966), peces (Kavaliers, 1980) y mamíferos (Crowley y Bovet, 1980; Davis y Gorski, 1985; Buttner, 1992), se sincronizan entre sí, alcanzando períodos semejantes y relaciones de fase estables. Muchas manipulaciones de rutina en animales tales como el cambio de jaula, la presentación de nuevos estímulos para la actividad, la manipulación de los animales (inclusive manejarlo para administrarle drogas o placebos), tiene efectos importantes sobre el sistema circadiano de mamíferos (Mrosovsky y col., 1989; Mrosovsky y Salmón, 1990).

Finalmente, la inspección visual de todos los registros manifestados hasta el momento subraya un patrón bien definido de actividad locomotora crepuscular en todos los gatos domésticos estudiados. Similar y lo reportado por Sciabarrasi y col. (2014).

Terminado con los análisis individuales para cada animal de esta especie continuaremos evaluando la especie promedio a fin de, posteriormente, poder compararla con las demás especies declaradas en este objetivo como lo son *Leopardus geoffroyi* y *Puma yaguarundi*.

A modo de comparación entre los 4 individuos de la especie doméstica se construyó la Tabla 11 en la que se observa que durante los periodos de luz las medias de actividad fueron de 197 (movimientos/15 minutos) y en el de oscuridad de 816 (tasa L/O 00.24), indicando que los gatos son una especie de actividad locomotora preferentemente nocturna con marcada actividad crepuscular.

Tabla 11. Medias de actividad (X, movimientos/15 minutos), porcentajes (%) y tasas registradas en cada felino y el promedio bajo un ciclo LO 12:12.

Gato		1	2	3	4	Prom.
X	Noche	1407	1933	1124	4766	816
	Día	381	279	36	209	197
%	Noche	78,67	87,36	96,88	95,79	80,56
	Día	21,32	12,63	3,11	4,20	19,43
Tasa	Noche	3,68	6,91	31,13	22,79	4,14
	Día	0,27	0,14	0,03	0,04	0,24

A continuación, en los gráficos de ondas medias para la actividad promedio (Fig. 75A), se manifestó que los valores medios para cada punto y sus desvíos en la fase de oscuridad y en la de luz están separados de la media.

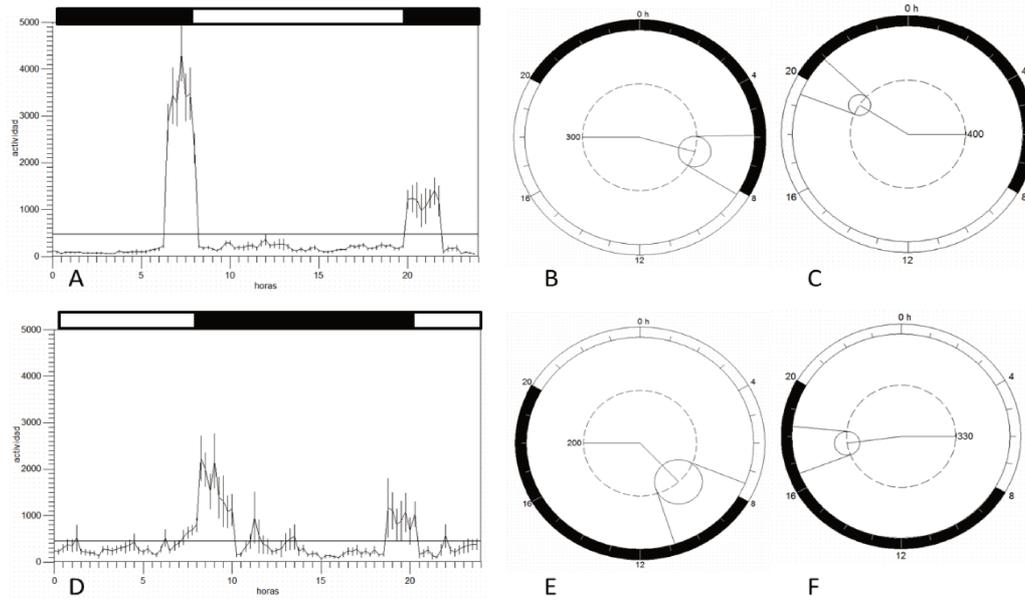


Figura 75. Actividad promedio en *Felis catus*. Ondas medias (A y D) y gráfico polar (B, C, E y F) de bajo fases de LO 12:12 (A, B y C) y con inversión de fases (D, E y F). La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.

En la Figura 75A se aprecia que la actividad presenta dos picos durante la fase de oscuridad, uno de mayor intensidad antes del amanecer (7:01 h) y otro menor luego del atardecer (20:11 h).

En una revisión de actividad encontró que en la mayoría de las especies presentan dos picos (Aschoff, 1962). En el gato, el factor común es la presencia de estos dos picos, nuestros actogramas coinciden con las observaciones expresadas por Randall y col., (1987): existencia de un período de inactividad antes de la actividad previa a la aparición de la luz; otro período de inactividad posterior a la actividad inmediata después de la aparición de la oscuridad; ausencia de un claro patrón característico de la especie, aunque con tendencia a nocturno y la presencia de dos bandas de actividad agrupadas sobre la transición de luz a oscuridad en coincidencia con nuestros resultados expresados en la Fig. 75A.

Con el fin de estudiar la sincronización se invirtió el fotoperiodo de LO 12:12 a OL 12:12 doblando la duración de una fase de luz. La Figura 75D, muestra el ritmo de la actividad media de los gatos, donde los valores medios y sus desvíos en la fase de noche subjetiva (8 a 20 h) y en la de luz (20 a 8 h) están separados de la media de actividad diaria (456 movimiento/15 minutos). Además, se observó que se siguieron presentando dos picos de actividad durante la fase de oscuridad.

La resincronización al nuevo ciclo LO fue rápida. Los gatos ajustaron su actividad al ciclo OL desplazando sus picos de actividad al nuevo horario crepuscular (Fig.68). Durante el nuevo ciclo LO, estos felinos durante la fase de luz exhibieron mayor actividad que en la etapa previa a la inversión fases (Fig. 75D). En la representación polar del análisis de Fourier se observa la acrofase, el mesor y la amplitud correspondiente al primer (Fig. 75E) y segundo armónico (Fig. 75F) para la actividad de los gatos durante el experimento de cambio de fase. Las acrofases ocurren durante la fase nocturna, 9:09 h \pm 1:36 h y 17:28 h \pm 0:56 h. y la amplitud fue de 198 movimientos/15 minutos y 330 movimientos/15 minutos. En dichas gráficas se observa que esta variable presenta ritmo estadísticamente significativo ya que la elipse no incluye el cero.

Como se observa en la Figura 68 los gatos sometidos a luz continua LO 24:00 entraron en libre curso rápidamente, no observándose cambios cuando se encontraron bajo oscuridad continua LO 00:24 y pulsos LO 3:3.

Las diferencias halladas en los períodos para diferentes fotoperíodos en este apartado (LO 24:00, LO 00:24 y pulsos LO 3:3) podrían atribuirse al hecho que, en condiciones de sincronización, la duración de los mismos se halla íntimamente relacionada con las señales del ambiente, mientras que, en condiciones de libre curso, existe un rango de variación en el período entre individuos de una especie debido a la ausencia del fenómeno geofísico que actúa como sincronizador. Por tal motivo, después de varios ciclos, los sujetos se desincronizan entre sí.

Los cambios en el ciclo LO han sido utilizados con asiduidad para investigar el sistema circadiano, tomando el número de ciclos de transición necesarios para la sincronización como un indicador de la potencia del mecanismo endógeno de sincronización. Tras invertir el ciclo LO los gatos se resincronizaron de forma rápida, manifestando una gran plasticidad del sistema circadiano al sincronizador fótico, exhibiendo el corrimiento de los dos picos como adaptación al nuevo fotoperíodo (Fig. 75).

En la Figura 76 A, C y E se observan los periodogramas para los tres fotoperíodos de los 4 gatos domésticos (n=4): A, luz constante LO 24:00 ($t = 25.08$ h); C, condiciones de oscuridad constante LO 00:24 ($t = 24,00$ h) y D, pulsos ultradianos LO 03:03 ($t = 23,45$ h).

En la Figura 76 B, D y F mediante el gráfico de ondas medias se observa la desaparición del patrón típico de los picos crepusculares manifiestos en los fotoperiodos 12:12. En la Fig. 76 B y C la actividad manifiesta el desorden típico del libre curso en el primer caso (luz continua) y de la ausencia del sincronizador en el segundo (oscuridad continua). Mientras que en la Figura 77F, (pulsos lumínicos) se expresó una tendencia a ajustarse la actividad al sincronizador fótico.

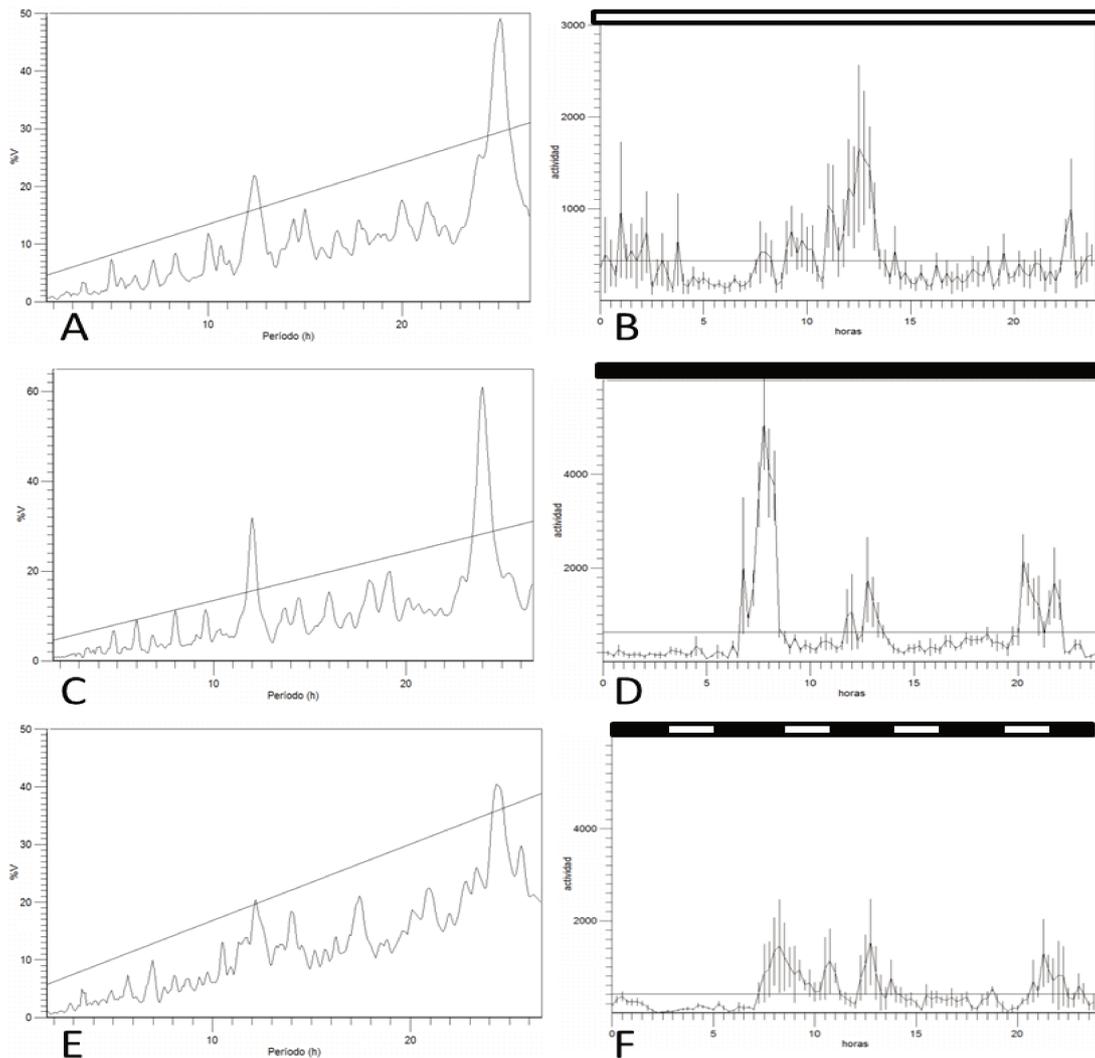


Figura 76. Periodograma y Ondas medias diarias de *Felis catus* ($n = 4$) bajo luz continua LO 24:00 (A y B), condiciones de oscuridad constante LO 00:24 (C y D) y pulsos ultradianos LO 03:03 (E y F): En las ondas media la duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra sobre la gráfica, la actividad expresada en cantidad de movimiento cada 15 minutos y los valores representan la media \pm SEM.

Los patrones diarios de actividad locomotora totales incluyendo diferentes comportamientos, como la alimentación, beber, caminar, asearse, jugar, así como todos los movimientos conscientes e inconscientes, se han descrito también en diversas especies

(Gill, 1991; Refinetti, 2006; Piccione y col., 2008; Piccione y col., 2010; Piccione y col., 2011; Scheibe y col., 1999).

Se ha demostrado que diferentes variables fisiológicas y de comportamiento exhiben ritmicidad diaria, en particular, la distribución diaria de la actividad locomotora se ha estudiado ampliamente en numerosas especies de mamíferos (Piccione y col., 2008; Giannetto y col., 2009; Piccione y col., 2010; Piccione y col., 2011; Piccione y col., 2013; Giannetto y col., 2015; Refinetti y col., 2016; Fries y col., 2017; Giannetto y col., 2018; Parker y col., 2022), pero se han realizado pocos estudios sobre el comportamiento de los felinos salvajes y domésticos (Hilmer y col., 2010; Piccione y col., 2013; Sciabarrasi y col., 2017; Cove y col., 2018). El gato doméstico (*Felis catus*) fue domesticado hace miles de años y se puede encontrar en cautiverio o asilvestrado en los siete continentes (Cove y col., 2018).

Varias especies mostraron un ritmo diario de actividad y se clasificaron en nocturno y diurno según la fase del fotoperíodo en el que están activos (Refinetti y col., 2006; Koukkari y Sothorn, 2006). En el presente estudio, no se encontró una división aguda entre gatos diurnos y nocturnos como se mostró anteriormente para roedores pequeños (Refinetti y col., 2006). Los resultados del presente estudio mostraron que los gatos expuestos a un fotoperíodo de LO 12:12 mostraron una actividad principalmente crepuscular. Según estudios previos (Kuwabara y col., 1986; Cove y col., 2017), los patrones de vigilia nocturna en gatos estudiados muestran picos bimodales, que se producen cerca del amanecer y el anochecer, y muestran un mayor nivel de actividad locomotora durante la escotofase (89.95%) respecto a la fase ligera (10.04%). Sin embargo, otros estudios informaron grandes diferencias interindividuales en la organización temporal del comportamiento en gatos domésticos (Piccione y col., 2013; Refinetti y col., 2016; Sciabarrasi y col., 2017). Existe evidencia de que la influencia de diferentes sincronizadores ambientales como el entorno social, la presencia humana, la interacción con los competidores, la disponibilidad de alimentos o el tiempo de consumo de alimentos puede llevar a cambios en el ritmo de actividad diurno / nocturno en gatos (Hilmer y col., 2010; Piccione y col., 2013).

En nuestro estudio bajo condiciones experimentales, los gatos domésticos se comportaron como una especie crepuscular coincidiendo con lo reportado por Kavanau (1971), con dos picos uno antes del amanecer y el otro al inicio de la noche, mostrando

actividad también durante las horas de luz con periodos de descanso breve. En nuestro trabajo, los *F. catus* expuestos a fotoperíodo LO 12:12 exhibieron conductas locomotoras crepusculares, con mayor actividad acumulada en la escotofase (80,56%). Por tanto, esta especie debe clasificarse dentro de la categoría crepuscular.

Piccione y col. (2013) atribuye las diferencias encontradas por diferentes autores en los patrones de actividad a que los estudios realizados en gatos se han limitado principalmente a períodos cortos de observación (24 a 48 h) y de adaptación al laboratorio. Actualmente se utilizan métodos de monitoreo que permiten registros constantes, prolongados.

Algunos autores reportan la presencia de ritmos circadianos, y otros proporcionan evidencia y afirmación de que esta especie no presenta una organización circadiana (Kuwabara y col., 1986). En nuestro estudio los ritmos endógenos se manifestaron en la totalidad de los gatos domésticos con diferente claridad (Fig. 68), con valores de tau de 25,08 h cuando se sometieron a luz continua. El hecho de que los ritmos de actividad persistieran bajo condiciones de curso libre apunta a la existencia de un mecanismo interno de sincronización.

La participación del componente endógeno en los ritmos de actividad diaria de los *Felis catus* se manifestó en forma robusta, porque mostraron valores de tau significativos con un bajo grado de variabilidad (ritmos de curso libre presentes en todos los individuos), similar a lo observado en otros mamíferos.

La influencia de la luz aparece bajo diferentes situaciones fotoperiódicas, pues la duración de la fase de oscuridad determinó de forma directa la duración de la actividad cuando fueron expuestos a pulsos lumínicos de 3 horas. Cuando se sometieron a oscuridad continua si bien no entraron en libre curso ni manifestaron los dos picos característicos, presentaron un primer pico a las 7,30 h, pudiendo ser reminiscencia de la anticipación del día subjetivo y otros dos residuales a las 12 h y 21,30 h.

Los cambios en el ciclo de luz / oscuridad se han utilizado regularmente para investigar la contribución de los mecanismos de sincronización endógenos a la actividad locomotora diaria, analizando el número de ciclos necesarios para sincronizar como un indicador de la potencia del ritmo circadiano (Koukkari y Sothorn, 2006). Durante el ciclo 12:12 se observó que los dos picos de actividad continuaron ocurriendo durante la

escotofase. En el presente estudio, todos los felinos domésticos individualmente mostraron una resincronización rápida con el nuevo ciclo de luz/oscuridad (12:12), que se logró después de 1-2 ciclos transitorios, mostrando una gran plasticidad del sistema circadiano a la luz como sincronizador.

En la literatura sobre el ritmo referido al gato, algunos informes indican la presencia de ritmos circadianos, mientras que otros proporcionan evidencia de que esta especie no presenta una organización circadiana (Kuwabara y col., 1986; Hilmer y col., 2010; Piccione y col., 2013). En nuestro estudio, los ritmos endógenos se manifestaron en todos los gatos con diferente claridad, con valores de tau de 25.08 h cuando se sometieron a ciclos de luz de 24 h (24: 00). Estos resultados sugieren la existencia de un reloj endógeno.

Al estudiar la organización temporal del comportamiento de los gatos adultos en condiciones controladas, obtuvimos conocimiento sobre el patrón "espontáneo" de actividad diaria que se puede observar en ausencia de variaciones marcadas en la temperatura ambiente, la disponibilidad de alimentos, el riesgo de depredación y otras variables que pueden confundir el papel del ciclo luz-oscuridad en la modulación de los ritmos circadianos.

Esta prolongación de las horas de luz se traduce en cambios en la concentración de melatonina (mayor luminosidad, menor producción de melatonina); la menor cantidad de melatonina secretada durante los días de mayor luminosidad sería la responsable de provocar un menor efecto cronobiótico sobre los ritmos biológicos, y consecuentemente sobre los períodos de descanso/actividad (Arendt, 1998; Smolensky y Peppas, 2007; Ebling, 2010).

Como se expresó anteriormente la distinción entre animales diurnos o nocturnos, no siempre es clara y requiere de un monitoreo prolongado. Existen claras evidencias de individuos que cambian espontáneamente el patrón de actividad, como se observa en *Octodon degus*, donde la actividad diurna se desplazó a la actividad nocturna cuando tuvo acceso sin restricciones a una rueda de ejercicio (Kas y Edgar, 1999).

En cautiverio, muchos comportamientos cambian respecto a las especies silvestres y están parcialmente controlados por el hombre. La consecuencia de la domesticación incluye modificaciones de muchos rasgos que determinan la capacidad de adaptación de los animales, incluyendo el comportamiento, la fisiología y la morfología (Piccione y col.,

2011). Los estudios de actividad en gatos semi-independientes y gatos salvajes indican que en su mayoría son activos durante la noche. Existen pruebas de que el patrón que muestran los animales es fuertemente influenciado por diferentes factores tales como la interacción con los competidores, el comportamiento social y la disponibilidad de alimentos. Por lo tanto, los nuevos factores de influencia potenciales introducidos incluye un régimen diario de alimentación arbitraria durante el día, actividad y zona de ejercicios restringida, cuidado y limpieza humano. Todos estos puede ser causa de cambios en la fase activa diurna/nocturna, generar falsos ritmos (Hilmer y col., 2010), o la causa de la ausencia del ritmo (Piccione y col., 2013). Sin embargo, una limitación de nuestro estudio es que no tuvimos un número suficientemente grande de especímenes de cada especie, por lo que no se realizó una comparación de los parámetros rítmicos entre machos y hembras o entre especímenes de diferentes edades.

Gato montés (*Leopardus geoffroyi*)

Continuando con el experimento II abordaremos la especie gato montés (*Leopardus geoffroyi*), los 4 animales fueron sujetos a la variación del ciclo luz-oscuridad en condiciones controladas de LO (12:12) los valores promedios para el mesor fueron: 716, 312, 2476 y 2126 movimientos; amplitud: 258, 111, 1592 y 1486 movimientos y acrofase: 4:15, 2:11, 1:03 y 1:01 h respectivamente para cada animal ya que el período en todos los casos fue cercano 1440 minutos (24 h); valores representados en la Tabla 10.

Para visualizar la variación de dichos ritmos de actividad reposo expuestos a los diferentes fotoperíodos antes expresados, se presentarán a continuación los resultados mediante actogramas, periodogramas, gráficos de ondas medias y gráficos polares para cada uno de los individuos correspondientes a esta especie silvestre estudiada en este apartado LO (12:12).



Figura 77. Actogramas de doble trazo de los cuatro *Leopardus geoffroyi* bajo diferentes fotoperíodos: LO (12:12), LO (24:00), LO (12:12), LO (00:24), LO (12:12).

A continuación, se presentan los valores de la actividad promedio de cada uno de los cuatro gatos monteses (*Leopardus geoffroyi*) bajo fases de LO 12:12, representada por los peridiogramas, ondas medias y gráficos polares. Dichas figuras exponen en su parte superior una barra de color clara representando las horas de luz de día y consecutivamente una barra de color negro la cual representa la noche, en los casos que corresponda.

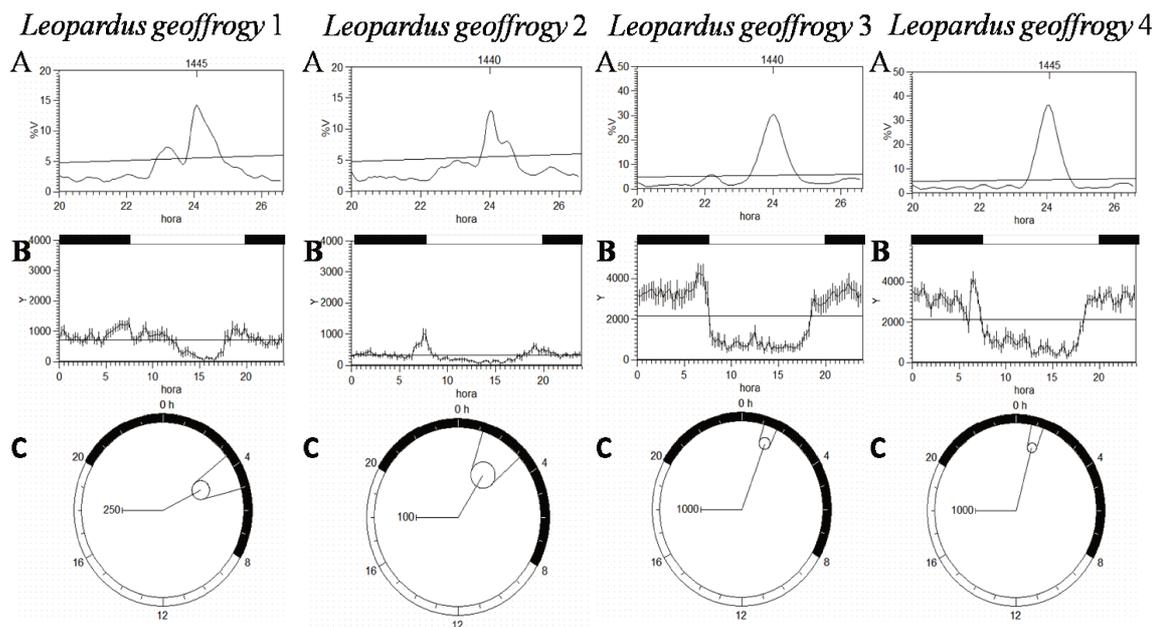


Figura 78. Actividad promedio en cada uno de las cuatro *Leopardus geoffroyi*, representada por los Peridiogramas (A), Ondas medias (B) y Gráficos polares (C) bajo fases de LO 12:12. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.

Con el propósito de poder comparar, con las otras dos especies, los valores antes expresados para gato montés expuestas condiciones de LO 12:12, se realizó el promedio de cada una de las actividades individuales de los cuatro felinos y se lo plasmó en el peridiograma (Fig. 79A), el gráfico de ondas medias (Fig. 79B) y el gráfico polar (Fig. 79C) para su mejor visualización.

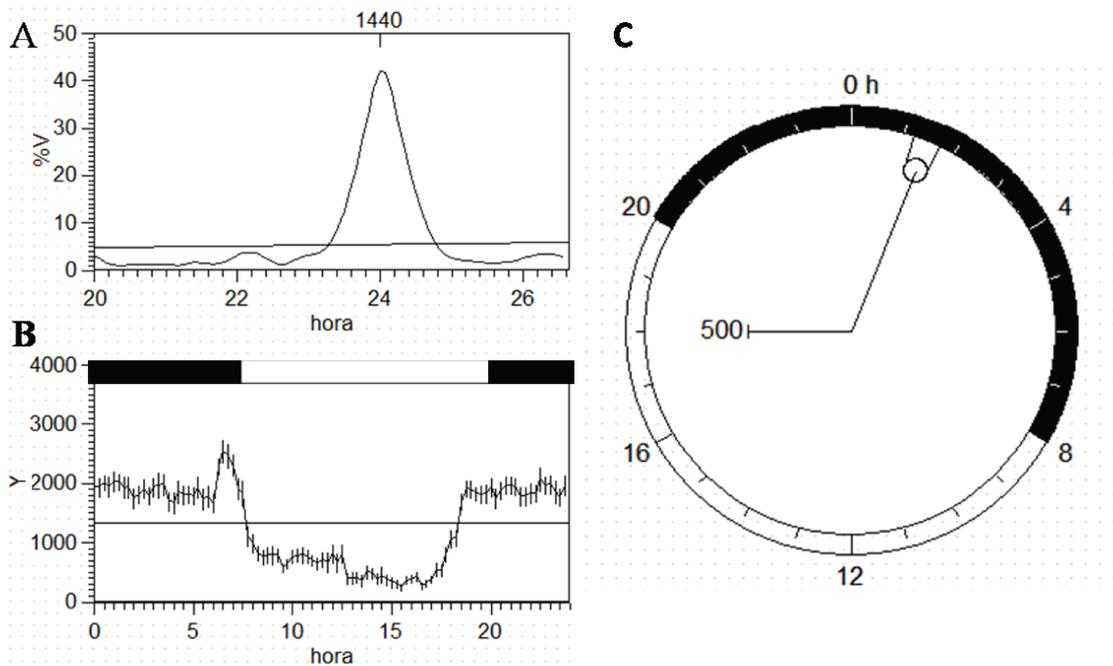


Figura 79. Actividad promedio de los cuatro, *Leopardus geoffroyi* representada por los Peridiogramas (A), Ondas medias (B) y Gráficos polares (C) bajo fases de LO 12:12. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.

Los actogramas (Fig. 77) de todos los gatos monteses bajo estas condiciones, muestran gran similitud en la actividad locomotora. La inspección visual de los mismos (fotoperíodo LO 12:12), subrayan un patrón bien definido de actividad locomotora preferentemente nocturna similar en todos los animales.

Bajo condiciones de LO 12:12, se indicó que los periodos de actividad observados en los cuatro gatos se ajustaron a una ritmicidad diaria de 24 h (T) con un rango de variación entre 23:00 h y 25:00 h para un nivel de significación $p \leq 0.05$ graficado en el periodograma de la Fig. 79A.

En el gráfico de ondas medias (Fig. 79B) para la actividad promedio, se manifiesta que los valores medios para cada punto y sus desvíos en la fase de oscuridad y en la de luz están separados de la media, la actividad comienza a disminuir antes de comenzar el día al igual que comienza a aumentar antes de la llegada de la noche mostrando una anticipación al cambio fotoperiódico.

En los gráficos polares individuales (Fig.78) se observa que las acrofases se presentaron en las horas del período de oscuridad presentando ritmos estadísticamente significativos ya que ninguna elipse incluye el cero. En el gráfico polar promedio (Fig. 79C) su vector apunta al horario donde se manifiesta la acrofase de los gatos monteses (1:26 h). Las tangentes a la elipse, trazadas a partir del centro del círculo, delimitan un intervalo de tiempo correspondiente al rango de la acrofase (1:11 h - 1:42 h).

Para comprobar el carácter endógeno del ritmo bajo condiciones de curso libre, se sometió a estos felinos a condiciones de luz constante LO 24:00, intercalando periodos de resincronización LO 12:12 entre cada fase experimental.

Para los 4 individuos de la especie de gato montés (*Leopardus geoffroyi*) sujetos a la variación del ciclo luz-oscuridad en condiciones controladas de LO (24:00) los valores promedios para el mesor fueron: 384, 362, 3134 y 1576; amplitud: 378, 231, 2118 y 996 y acrofase: 3:14, 22:48, 1:32 y 0:34 h respectivamente para cada animal ya que el período en todos los casos fue de 1440 minutos (24 h); valores representados en la Tabla 10.

Para visualizar la variación de dichos ritmos de actividad reposo expuestos a los diferentes fotoperíodos antes expresados, se presentarán a continuación los resultados mediante periodogramas, gráficos de ondas medias y gráficos polares para cada uno de los individuos correspondientes esta especie silvestre estudiada en este apartado LO (24:00). Dichas Figuras exponen en su parte superior una barra de color clara representando las horas de luz de día y consecutivamente una barra de color negro la cual representa la noche, en los casos que corresponda.

A continuación, se presentan los valores de la actividad promedio de cada uno de los cuatro gatos monteses (*Leopardus geoffroyi*) bajo fases de LO 24:00, representada por los peridiogramas, ondas medias y gráficos polares.

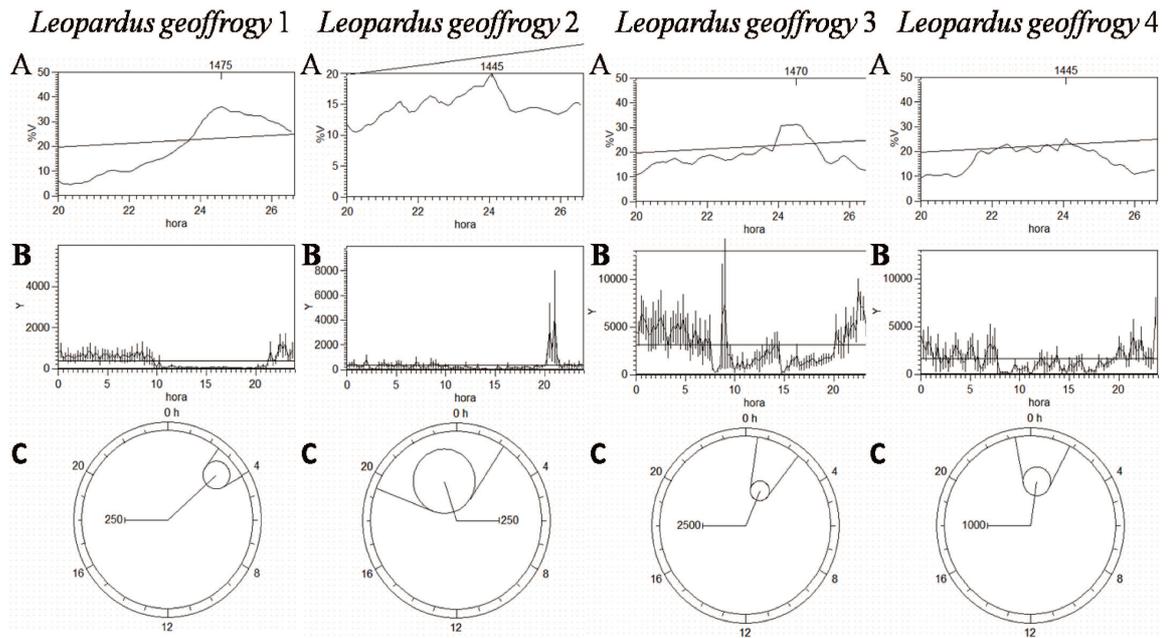


Figura 80. Actividad promedio en cada uno de las cuatro, *Leopardus geoffroyi* representada por los Peridiogramas (A), Ondas medias (B) y Gráficos polares (C) bajo fases de LO 24:00. Los valores representan la media \pm SEM.

A fin de poder comparar, con las otras dos especies, los valores antes expresados para gato montés expuestas condiciones de LO 24:00, se realizó el promedio de cada una de las actividades individuales de los cuatro felinos y se lo plasmó en el peridiograma (Fig. 81A), el gráfico de ondas medias (Fig. 81B) y el gráfico polar (Fig. 81C) para su mejor visualización.

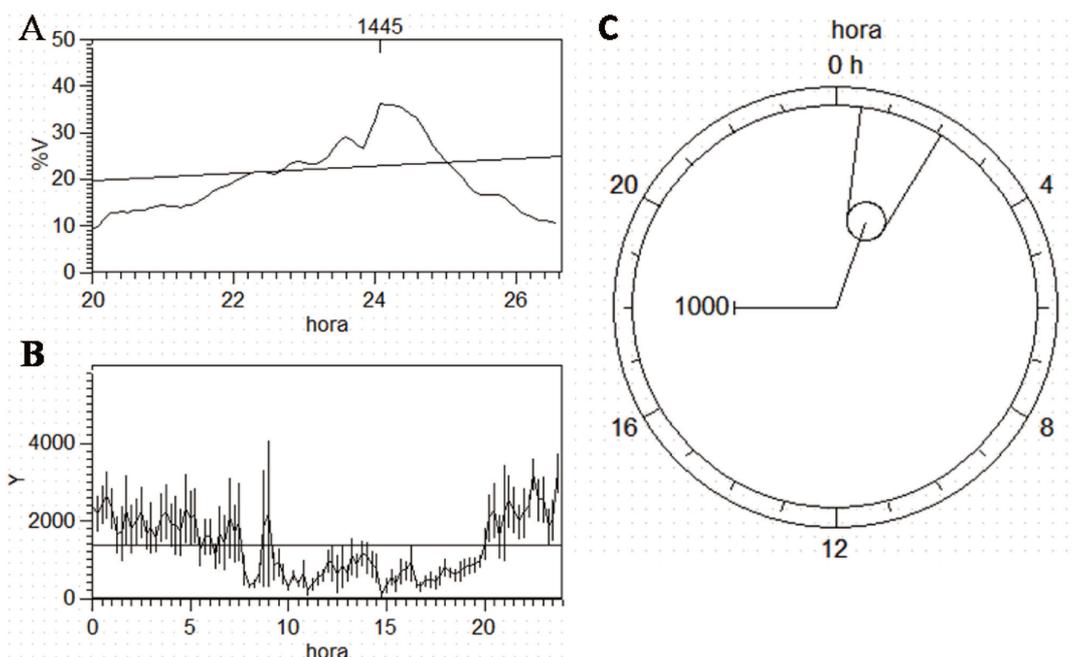


Figura 81. Actividad promedio de los cuatro *Leopardus geoffroyi*, representada por los Peridiogramas (A), Ondas medias (B) y Gráficos polares (C) bajo fases de LO 24:00. Los valores representan la media \pm SEM.

Los actogramas (Fig. 77) de todos los gatos monteses bajo condiciones 24:00, muestran similitud en la actividad locomotora y donde se manifiesta que los felinos entraron en libre curso rápidamente.

Bajo condiciones de LO 24:00, se indicó que los periodos de actividad observados en los cuatro gatos monteses se ajustaron a una ritmicidad con un período (1445 minutos) cercano al diario (Fig. 81A) de 24 h (T) con un rango de variación entre 23:45 h y 25:00 h para un nivel de significación $p \leq 0.05$ graficado en el periodograma de la Fig. 81A.

En el gráfico de ondas medias promedio (Fig. 81B) se aprecia la actividad expresada por encima de la media se presenta durante la fase de oscuridad mostrando el patrón de los picos de actividad durante la mañana y el principio de la noche respectivamente. En los gráficos individuales (Fig. 80B) la actividad manifiesta el desorden típico del libre curso ante la luz continua.

En los gráficos polares individuales (Fig.80) se observa que las elipses de éstas se encuentran dentro del mismo cono de radios lo que pone de manifiesto que las acrofases se presentaron en las horas donde en 12:12 se encuentra el período de oscuridad y presentando ritmos estadísticamente significativos ya que ninguna elipse incluye el cero. El gráfico polar promedio (Fig. 81C) nos muestran que su vector apunta al horario donde se manifiesta la acrofase de los gatos monteses (1:17 h). Las tangentes a la elipse, trazadas a partir del centro del círculo, delimitan un intervalo de tiempo correspondiente al rango de la acrofase (0:28 h - 2:05 h) presentando ritmos estadísticamente significativos ya que ninguna elipse incluye el cero y donde la longitud del vector nos indica la amplitud del ritmo.

Siguiendo con la especie *Leopardus geoffroyi* (gato montés), los 4 individuos fueron expuestos nuevamente a la variación del ciclo luz-oscuridad en condiciones controladas de LO (12:12) los valores promedios en éste caso para el mesor fueron: 838, 710, 2794 y 4059 movimientos; amplitud: 193, 212, 1369 y 1625 movimientos y acrofase: 9:54, 9:12, 0:05y 0:21 h respectivamente para cada animal ya que el período en todos los casos fue cercano a 1440 minutos (24 hs); valores representados en la Tabla 10.

Para visualizar la variación de dichos ritmos de actividad reposo expuestos a los diferentes fotoperíodos antes expresados, se presentarán a continuación los resultados mediante periodogramas, gráficos de ondas medias y gráficos polares para cada uno de los individuos correspondientes esta especie estudiada en este apartado LO (12:12). Dichas Figuras exponen en su parte superior una barra de color clara representando las horas de luz de día y consecutivamente una barra de color negro la cual representa la noche, en los casos que corresponda.

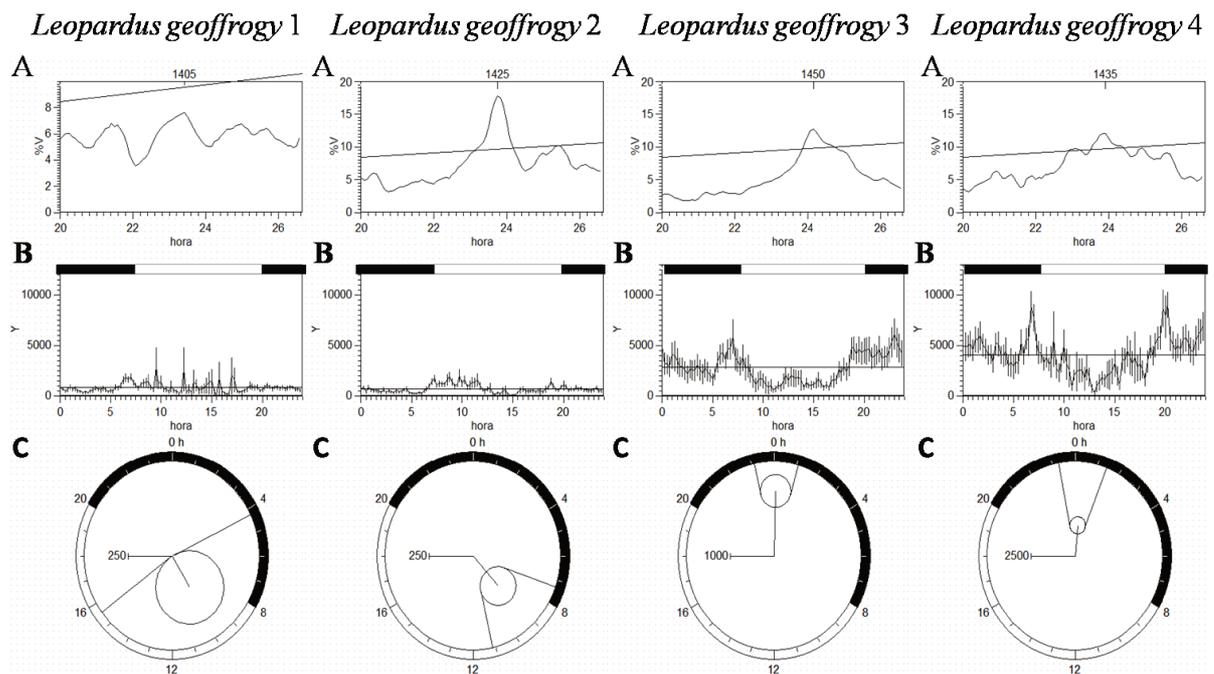


Figura 82. Actividad promedio en cada uno de las cuatro *Leopardus geoffroyi*, representada por los peridiogramas (A), ondas medias (B) y gráficos polares (C) bajo fases de LO 12:12. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.

Con el propósito de poder comparar, con las otras dos especies, los valores antes expresados para gato montés expuestas condiciones de LO 12:12, se realizó el promedio de cada una de las actividades individuales de los cuatro felinos y se lo plasmó en el peridiograma (Fig. 83A), el gráfico de ondas medias (Fig. 83B) y el gráfico polar (Fig. 83C) para su mejor visualización.

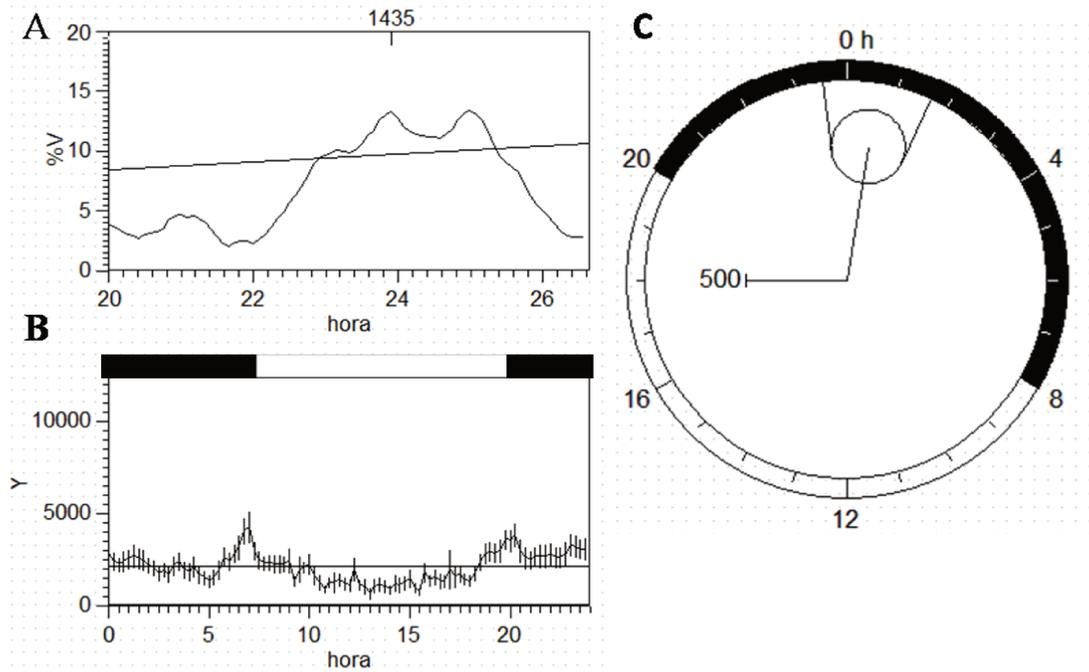


Figura 83. Actividad promedio de los cuatro *Leopardus geoffroyi*, representada por el peridiograma (A), ondas medias (B) y gráficos polares (C) bajo fases de LO 12:12. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.

Los actogramas (Fig. 77), mostraron gran similitud en la actividad locomotora demostrando nuevamente un patrón bien definido de actividad locomotora nocturna con escasa actividad durante las horas de luz con periodos de descanso breve, en todos los animales.

Los periodos de actividad de los cuatro individuos monteses se ajustaron a una ritmicidad cercana a la diaria de 24 h (T) con un rango de variación con un nivel de significación $p \leq 0.05$ graficado en el periodograma de la Fig. 83A.

En los valores promedio el gráfico de ondas medias (Fig. 83B) se aprecia que la actividad volvió a presentar dos picos durante la fase de oscuridad, siendo el de mayor intensidad antes del amanecer y otro menor luego del atardecer, mostrando actividad anticipatoria.

En los gráficos polares individuales (Fig.82C) se observa que las elipses de éstas se encuentran dentro del mismo cono de radios lo que pone de manifiesto que las acrofases se presentaron en las horas del período de oscuridad presentando ritmos estadísticamente significativos. El gráfico polar promedio (Fig. 83C) nos muestran que su vector apunta al horario donde se manifiesta la acrofase de los gatos monteses (0:36 h) en este fotoperiodo (12:12). Las tangentes a la elipse, trazadas a partir del centro del círculo, delimitan un

intervalo de tiempo correspondiente al rango de la acrofase (23:33 h - 1:39 h) estando el rango mínimo dentro las últimas horas del período de oscuridad. La longitud del vector nos indica la amplitud del ritmo.

En los individuos de gato montés la actividad observada ante la variación natural del ciclo luz oscuridad se ajustó a un ritmo diario. Cuando fueron expuestos a luz continua (24:00) manifestaron ritmicidad diaria con períodos similares a los registrados en condiciones de LO 12:12, demostrando de esta forma el carácter endógeno de la ritmicidad biológica. El componente endógeno se manifestó en forma robusta, porque mostraron valores de *tau* significativos con un bajo grado de variabilidad. El hecho de que los ritmos de actividad persistieran bajo condiciones de curso libre apunta a la existencia de un mecanismo interno de sincronización.

Se destaca que los 4 gatos monteses mostraron individualmente una resincronización rápida con el nuevo ciclo de luz / oscuridad (12:12), mostrando una gran plasticidad del sistema circadiano a la luz como sincronizador.

La amplitud expresada por estos gatos monteses a diferencia de los felinos domésticos, en condiciones de luz continua (24:00) fue mayor que la obtenida a los fotoperíodos LO 12:12, mientras que el mesor obtuvo un valor mayor en el fotoperíodo 12:12 de resincronización. Todo esto probablemente se deba a que la amplitud es sensible a las condiciones ambientales (Mrosovsky y Salmón, 1990) y en particular a las condiciones ambientales exclusivas de este cautiverio para esta especie salvaje.

Los diferentes períodos hallados en los fotoperíodos a los cuales se los expuso a los individuos de gato montés podrían atribuirse al hecho de que, en condiciones de sincronización, la duración de los mismos se halla íntimamente relacionada con las señales del ambiente, mientras que, en condiciones de libre curso, existe un rango de variación en el período entre individuos de una especie debido a la ausencia del fenómeno geofísico que actúa como sincronizador. Por tal motivo, después de varios ciclos, los sujetos se desincronizan entre sí, aunque para cada individuo el período en oscilación espontánea sea muy preciso (Buttner, 1992).

Jaguarundi (*Puma yagouaroundi*)

Continuando con el experimento II pro seguiremos con la especie jaguarundi (*Puma yagouaroundi*), el único individuo expuesto a la variación del ciclo luz-oscuridad en condiciones controladas de LO (12:12) expresó valores para el mesor de: 733

movimientos; amplitud: 927 movimientos y acrofase: 14:15 h, ya que el período fue de 1455 minutos (24 h); valores representados en la Tabla 10.

Para visualizar la variación de dichos ritmos de actividad reposo expuestos a los diferentes fotoperíodos antes expresados, se presentarán a continuación los resultados mediante actograma, periodograma, gráfico de ondas medias y gráfico polar para el individuo correspondiente a esta especie silvestre estudiada en este apartado bajo diferentes fotoperíodos: LO (12:12), LO (24:00), LO (12:12).

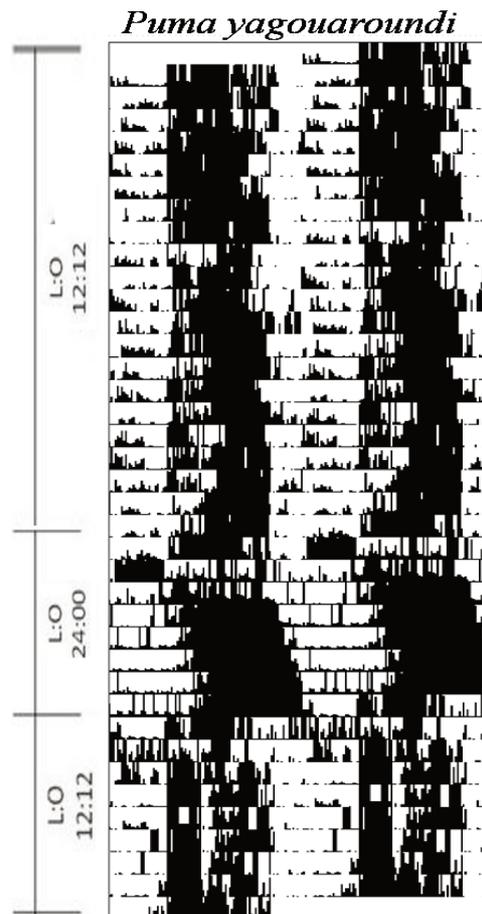


Figura 84. Actograma de doble trazo de *Puma yagouarondi* bajo diferentes fotoperíodos: LO (12:12), LO (24:00), LO (12:12).

A continuación, se presentan los valores de la actividad promedio del yaguarundí (*Puma yagouarondi*) bajo fases de LO 12:12, representada por el peridiograma, ondas medias y gráfico polar.

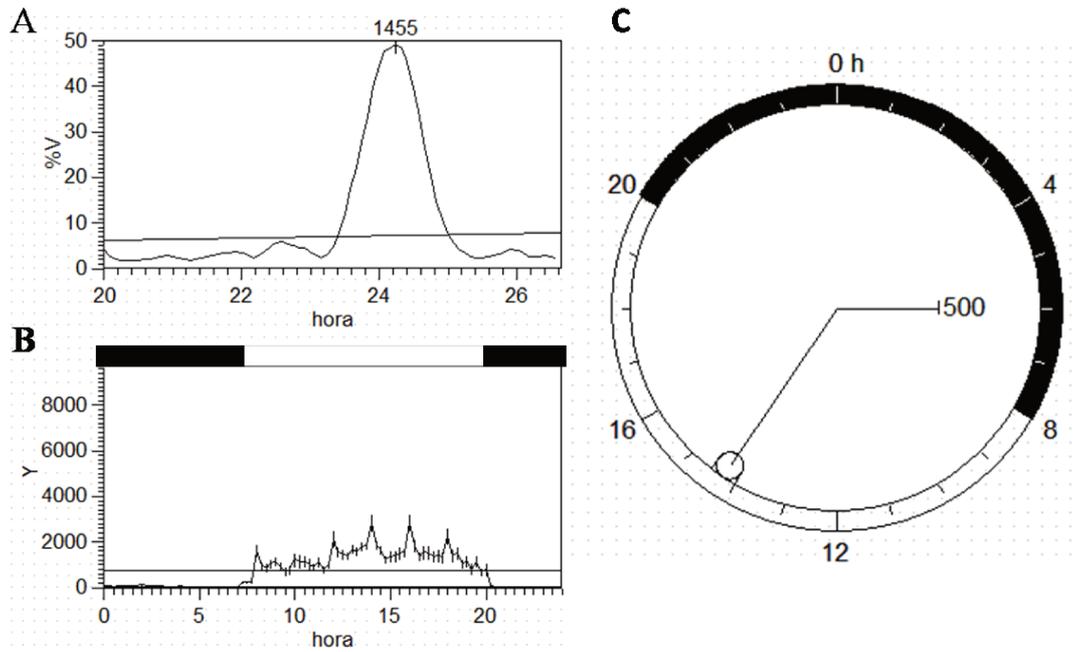


Figura 85. Actividad promedio de *Puma yagouaroundi* representada por el peridiograma (A), ondas medias (B) y gráfico polar (C) bajo fases de LO 12:12. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.

El actograma (Fig. 84) del felino bajo condiciones de LO 12:12, mostró gran la actividad locomotora diurna.

Los valores antes expresados para yaguarundí bajo estas condiciones fotoperiódicas, indicaron que los periodos de actividad observados en este felino se ajustaron a una ritmicidad diaria cercana a las 24 h (T) con un rango de variación entre 23:00 h y 25:00 h para un nivel de significación $p \leq 0.05$ graficado en el periodograma de la Fig. 85A.

En el gráfico de ondas medias (Fig. 85B) se aprecia que la actividad presenta varios picos durante la fase de diurna, dos de mayor intensidad a media tarde (14 y 16 h respectivamente).

En el gráfico polar (Fig. 85C) nos muestran que las elipses de éste se encuentran dentro del mismo cono de radios lo que pone de manifiesto que la acrofase se presenta en las horas del período de luz presentando ritmos estadísticamente significativos ya que ninguna elipse incluye el cero y donde su vector apunta al horario donde se manifiesta la acrofase de este particular felino (14:15 h). Las tangentes a la elipse, trazadas a partir del

centro del círculo, delimitan un intervalo de tiempo correspondiente al rango de la acrofase (13:59 h - 14:31 h).

La inspección visual de los registros expresados en este fotoperíodo de LO 12:12, marcan un patrón bien definido de actividad locomotora diurna.

Para comprobar el carácter endógeno del ritmo bajo condiciones de curso libre, se sometió a este felino a condiciones de luz constante LO 24:00, posteriormente a este fotoperíodo se realizó la resincronización con LO 12:12.

Para *Puma yagouaroundi* sujeto a la variación del ciclo luz-oscuridad en condiciones controladas de LO (24:00) el valor promedio para el mesor fue: 1602 movimientos; amplitud: 2019 movimientos y acrofase: 17:56 h ya que el período fue de 1470 minutos (cercano a las 24 hs); valores representados en la Tabla 10.

Para visualizar la variación de dichos ritmos de actividad reposo expuestos al fotoperíodo antes expresado, se presentarán a continuación los resultados mediante periodograma, gráfico de ondas medias y gráfico polar para el individuo de esta especie silvestre estudiada en este apartado LO (24:00).

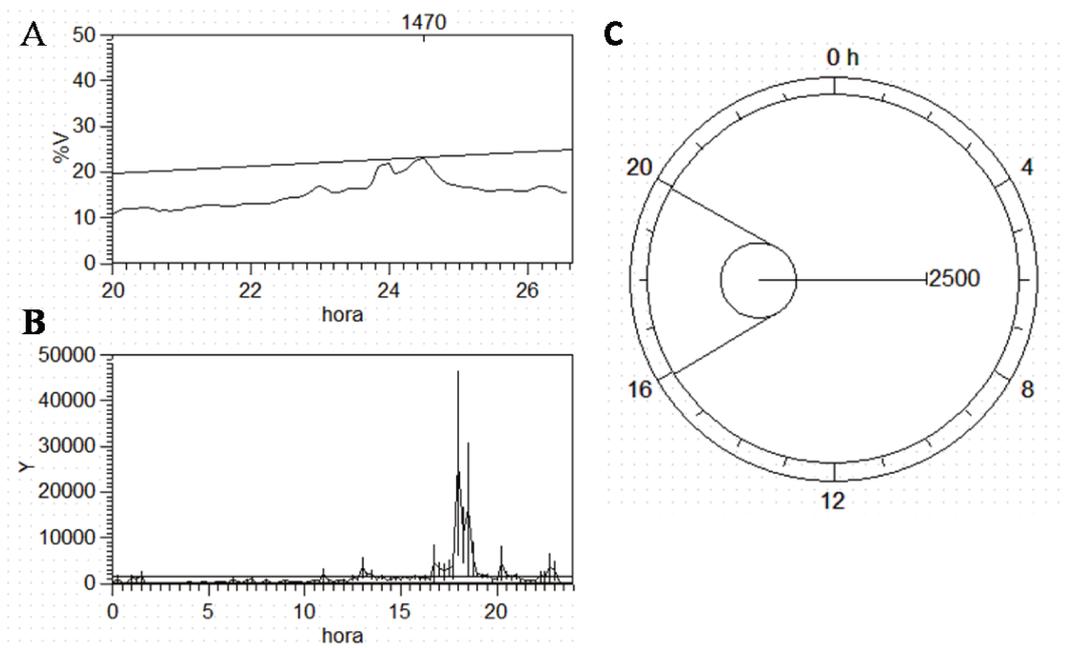


Figura 86. Actividad promedio de *Puma yagouaroundi* representada por el peridiograma (A), ondas medias (B) y gráfico polar (C) bajo fases de LO 24:00.

El actogramas (Fig. 84) del yaguarundí bajo condiciones de LO 24:00, muestra gran actividad locomotora y manifiesta la entrada en libre curso rápidamente.

El periodo de actividad observado se ajustó a una ritmicidad con un período (1470 minutos) cercano al diario (Fig. 86A) de 24 h (T) con un rango de variación entre 24:15 h y 25:15 h para un nivel de significación $p \leq 0.05$ graficado en el periodograma de la Fig. 87A.

En el gráfico de ondas medias (Fig. 86B) se aprecia que la actividad se expresa por encima de la media fundamentalmente durante la fase de luz mostrando el patrón de actividad la tarde manifestando el desorden típico del libre curso ante la luz continua.

El gráfico polar (Fig. 86C) nos muestran que su vector apunta al horario donde se manifiesta la acrofase en este animal (17:56 h) y las tangentes a la elipse, delimitan un intervalo de tiempo correspondiente al rango de la acrofase (15:56 h - 19:57 h) presentando ritmo estadísticamente significativo ya que ninguna elipse incluye el cero y donde la longitud del vector nos indica la amplitud del ritmo.

Continuando con la especie yaguarundí (*Puma yagouaroundi*), el individuo fue expuesto nuevamente a la variación del ciclo luz-oscuridad en condiciones controladas de LO (12:12) en donde el valor en este caso para el mesor fue: 1996 movimientos; amplitud: 2717 movimientos y acrofase: 11:58 h, el período fue de 1400 minutos; valores representados en la Tabla 10.

Se presentarán a continuación los resultados mediante periodograma, gráfico de ondas medias y gráfico polar para el individuo correspondientes esta especie silvestre estudiada en este apartado LO (12:12). Dichas Figuras exponen en su parte superior una barra de color clara representando las horas de luz de día y consecutivamente una barra de color negro la cual representa la noche, en los casos que corresponda.

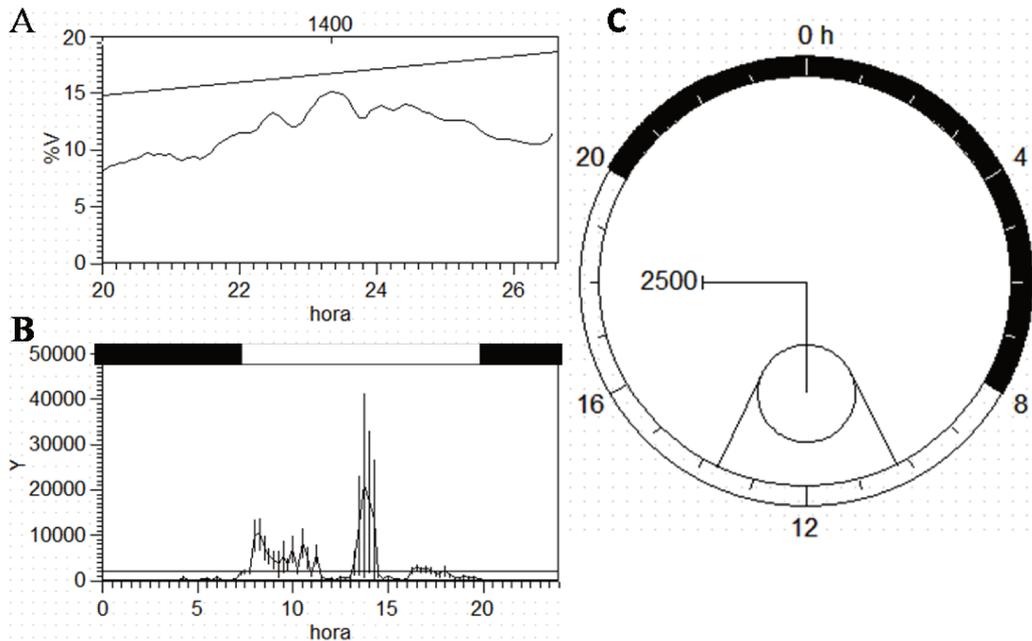


Figura 87. Actividad promedio de *Puma yagouaroundi* representada por el peridiograma (A), ondas medias (B) y gráficos polares (C) bajo fases de LO 12:12. La duración de la fase de oscuridad está indicada por la barra negra en la gráfica. Los valores representan la media \pm SEM.

El actograma (Fig. 84) bajo estas condiciones, volvió a mostrar gran actividad locomotora en las horas de luz (fase fótica). Evidenciando una resincronización rápida con el nuevo ciclo de luz/oscuridad (12:12), mostrando así una gran plasticidad del sistema circadiano a la luz como sincronizador.

El periodo de actividad observado se ajusta a una ritmicidad diaria cercana a las 24 h (T) con un rango de variación no significativo ya que no superó la media, graficado en el periodograma de la Fig. 87A.

En el gráfico de ondas medias (Fig. 87C) se manifiesta que los valores medios para cada punto y sus desvíos en la fase de oscuridad y en la de luz están separados de la media, la actividad comienza a disminuir antes de comenzar la noche al igual que comienza a aumentar antes de la llegada del día mostrando una anticipación al cambio fotoperiódico.

El gráfico polar (Fig. 87C) muestra que las tangentes a la elipse, trazadas a partir del centro del círculo, delimita un intervalo de tiempo correspondiente al rango de la acrofase (10:15 h -13:41 h), la cual se expresó en las horas de luz (11:54 h). La longitud del vector nos indica la amplitud del ritmo. En esta gráfica se aprecia que la elipse no incluye el origen de coordenadas, denotando con una certeza del 95% la existencia de ritmo diario.

En nuestro estudio bajo condiciones experimentales, el yaguarundí se comportó como una especie diurna con mayor actividad acumulada en la acrofase coincidiendo con lo reportado en la naturaleza por Pereira y Aprile (2012), mostrando actividad anticipatoria y prácticamente sin actividad nocturna.

En este experimento el ritmo endógeno se manifestó con claridad (Fig. 84) y de forma robusta cuando fue expuesto a luz continua lo que indica la existencia de un mecanismo interno de sincronización.

Las diferencias halladas en los períodos de los fotoperíodos, como ya se expresó en otras oportunidades, podría atribuirse al hecho de que, en condiciones de sincronización, la duración de los mismos se halla íntimamente relacionada con las señales del ambiente, mientras que, en condiciones de libre curso, existe un rango de variación en el período entre individuos de una especie debido a la ausencia del fenómeno geofísico que actúa como sincronizador. Por tal motivo, después de varios ciclos, los sujetos se desincronizan entre sí, aunque para cada individuo el período en oscilación espontánea sea muy preciso.

Cabe resaltar que el mesor y la amplitud expresada por el yaguarundí, a diferencia de lo expuesto para *Felis catus* y *Leopardus geoffroyi*, fueron mayores en el fotoperíodo LO 12:12 de resincronización que en los fotoperíodos anteriores (LO 12:12 y LO 24:00), debido probablemente ésta especie reaccione con esta sensibilidad a dichas condiciones ambientales y puede estar modulada por alguna de ellas.

Para visualizar las acrofases de cada uno de los individuos de las tres especies: *Felis catus* (FC), *Leopardus geoffroyi* (LG) y *Puma yagouaroundi* (JP) bajo diferentes fotoperíodos en condiciones de sincronización y de libre curso, se graficaron los ritmos a través del mapa de fase (Figura 88). En esta representación se utilizó como referencia la acrofase de cada uno de los individuos, junto con su intervalo de confianza del 95%. Las escalas temporales expuestas son el fotoperíodo y la actividad reposo.

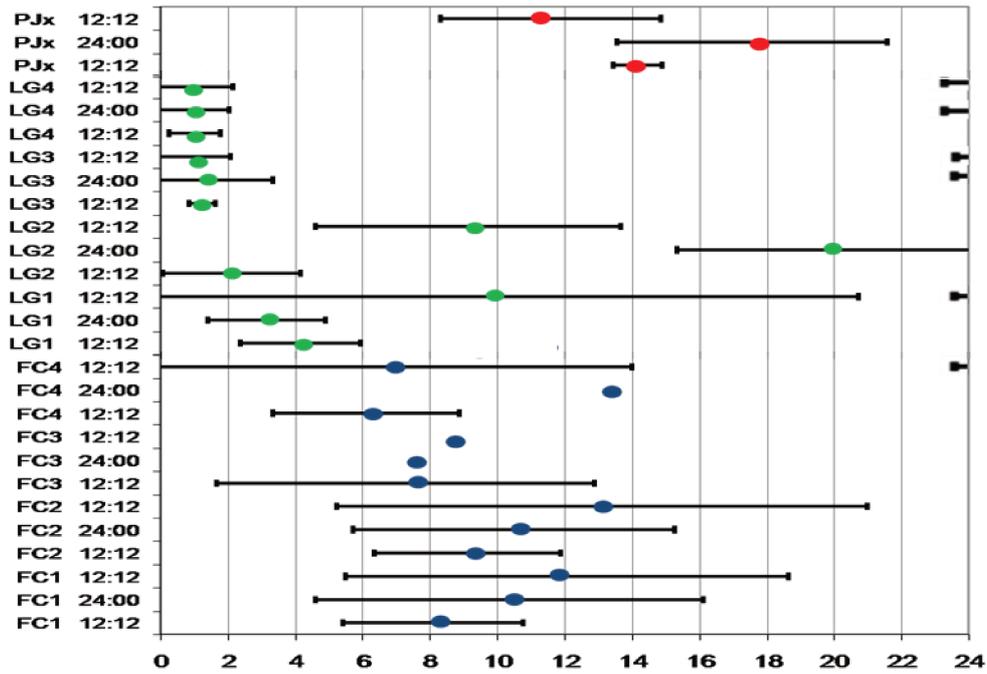


Figura 88. Mapa de Fase de las Acrofases de cada uno de los individuos de *Felis catus* (FC), *Leopardus geoffroyi* (LG) y *Puma yagouaroundi* (JP_x) bajo diferentes fotoperiodos. Los puntos representan las acrofases y los trazos los intervalos de confianza.

En dicha gráfica (Fig. 88) se observa que yaguarundí manifestó, en líneas generales, sus acrofases junto con sus desvíos estándares con una dispersión agrupada amplia (entre las 11:00 y 18:00 h) en sus registros.

Para los individuos de gato doméstico se destaca que sus acrofases fueron agrupadas de 06:00 h a 13:00 h y sus desvíos, en la mayoría de los casos, se presentaron en un rango amplio en cuanto a la dispersión de las mismas a la mayoría de los fotoperíodos expuestos.

En los ejemplares de gatos monteses la dispersión de sus acrofases y desvíos fue más amplia que para las especies anteriores, expresándose las mismas entre las 01:00 h y 20:00 h.

IV.2.2 Diferencia interespecie en actividad reposo en condiciones controladas de LO.

Para visualizar la variación de los ritmos de actividad reposo de las tres especies expuestas a los fotoperíodos de LO (12:12), LO (24:00), LO (12:12), se presentarán a continuación los resultados mediante los actogramas de las especies estudiadas en este apartado.

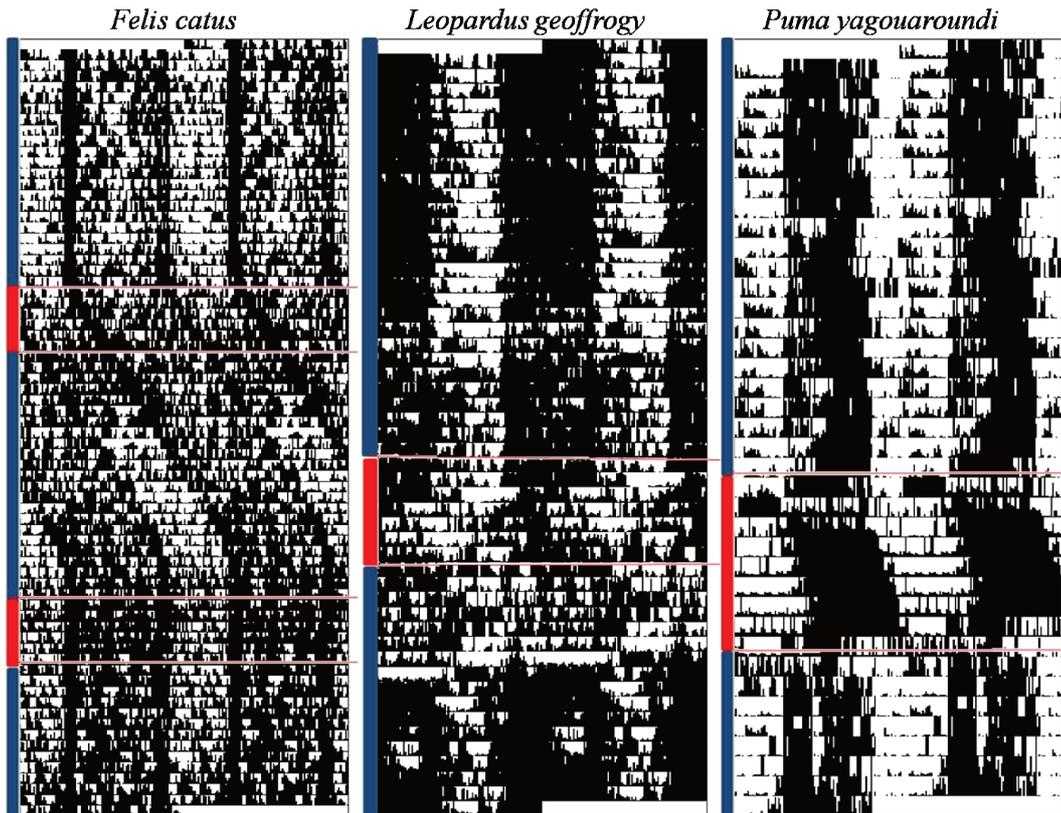


Figura 89. Actogramas de doble trazo de gato doméstico (*Felis catus*), gato montés (*Leopardus geoffroyi*) y yaguarundí (*Puma yaguarundi*), bajo diferentes fotoperíodos: LO (12:12), LO (24:00), LO (12:12).

En la inspección visual de nuestros actogramas (Fig. 89) realizados a los diferentes felinos frente a fotoperíodos: LO12:12, subrayan un patrón bien definido de actividad locomotora crepuscular para *Felis catus*; nocturna para *Leopardus geoffroyi* (Gato Montés) y diurna para *Puma yaguarundi* (Yaguarundí). La resincronización al nuevo ciclo LO fue rápida. Durante el nuevo ciclo LO, las tres especies de felinos durante la fase de luz exhibieron mayor actividad que en la etapa previa de fotoperíodo.

Se observó similitud en el comportamiento rítmico de muchos de los individuos de las tres especies aquí estudiadas en los diferentes fotoperíodos, podría deberse a que el suministro de alimento, limpieza de la jaula, interacción entre jaulas, los cuales actuarían como sincronizadores sociales afectando los ritmos en libre curso, ajustando los períodos y relaciones de fase estables.

Los rangos de actividad reposo determinados bajo condiciones de fotoperíodo (LO 24:00) fueron similares a los encontrados en los animales sujetos al ciclo luz oscuridad natural.

Las variaciones rítmicas exhibidas en estos felinos sometidos a diferentes fotoperíodos, presentaron un comportamiento similar en sus períodos y acrofases (Tabla 12). Estos resultados sugieren un carácter endógeno en la ritmicidad biológica de la actividad reposo, similar a lo reportado por Cerutti y col. (2022) en un estudio similar.

A fin de comparar los factores que pueden afectar los niveles de actividad en gato doméstico (*Felis catus*), jaguarundí (*Puma yaguarundi*) y gato montés (*Leopardus geoffroyi*) sujetos a las variaciones controladas del ciclo luz-oscuridad (LO 12:12, LO 24:00 y LO 12:12), se construyó la Tabla 12

Tabla 12. Parámetros de análisis cosinor (mesor, amplitud y acrofase) correspondientes a gato doméstico (*Felis catus*), jaguarundí (*Puma yaguarundi*) y gato montés (*Leopardus geoffroyi*), con significación estadística para un período cercano a 24 horas.

Especie	L:O	Periodo	Mesor			Amplitud			Acrofase		
			Promedio	Mín.	Máx.	Promedio	Mín.	Máx.	Promedio	Mín.	Máx.
<i>Felis catus</i>	12:12	1440	512	451	572	378	271	485	07:00	05:54	08:50
	24:00	1490	468	386	551	191	45	337	10:53	07:35	14:10
	12:12	1440	520	417	622	194	13	375	09:38	05:40	14:12
<i>Leopardus geoffroyi</i>	12:12	1440	1332	1300	1364	854	785	899	01:26	01:11	01:42
	24:00	1445	1364	1257	1471	901	712	1091	01:17	00:28	02:50
	12:12	1435	2100	1996	2204	674	490	858	00:36	23:33	01:39
<i>Puma yagouarundi</i>	12:12	1455	733	695	770	927	861	993	14:15	13:59	14:31
	24:00	1470	1602	1030	2175	2019	1008	3029	17:56	15:56	19:57
	12:12	1440	1996	1328	2664	2717	1536	3898	11:58	10:15	13:41

Como lo indica la Tabla 12, en nuestro estudio bajo condiciones controladas de ciclos de LO 12:12, LO 24:00, LO 12:12, los resultados indican que los periodos de actividad observados en las 3 especies de estudiadas, se ajustaron a una ritmicidad diaria cercana a las 24 h (T) para un nivel de significación $p \leq 0.05$.

La comparación entre las especies estudiadas (Tabla 12) mostró que el valor del mesor fue estadísticamente menor en los gatos domésticos respecto al gato de montés y jaguarundí en todos los esquemas L/D experimentales. En el gato doméstico, la amplitud fue menor en L:L respecto a L:O2 y L:O1; mayor en L/O2 respecto a L/L y L/O1 en el jaguarundí, mientras que en los monteses fue mayor en L:L con L:O2 inferior a L:O1. La comparación entre las especies estudiadas mostró que los valores de amplitud fueron

menores en los gatos domésticos con respecto a otras especies en todos los programas luz - oscuridad. Se observó un efecto estadístico del día de seguimiento en todas las especies (Fig. 89). Se observó acrofase durante la escotofase en gatos monteses y domésticos. Se observó un menor valor de robustez en el gato doméstico con respecto al gato montés y al jaguarundi en todos los esquemas de L:O.

Con el propósito de visualizar las acrofases de las especies *Felis catus* (FC), *Leopardus geoffroyi* (LG) y *Puma yagouarundi* (JP) bajo diferentes fotoperiodos en condiciones de sincronización y de libre curso (Tabla 12), se graficaron los ritmos a través del mapa de fase (Figura 90). Se utilizó como referencia la acrofase de cada especie, junto con su intervalo de confianza del 95%. Las escalas temporales expuestas son el fotoperíodo y la actividad reposo.

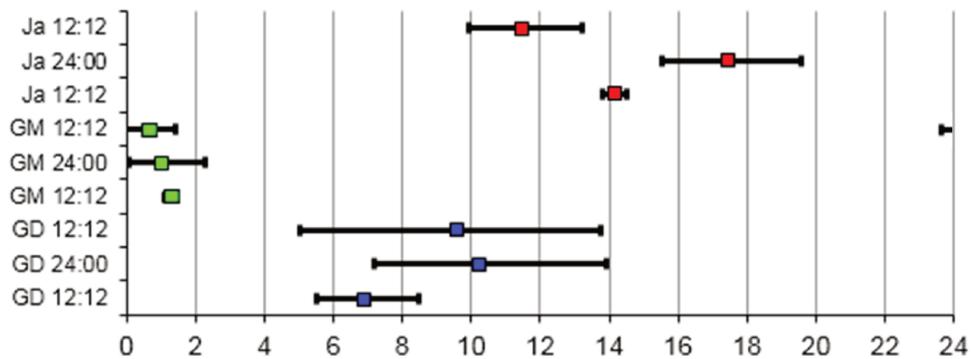


Figura 90. Mapa de Fase de las Acrofases de las especies *Felis catus* (GD), *Leopardus geoffroyi* (GM) y *Puma yagouarundi* (Ja) bajo diferentes fotoperiodos. Los puntos representan las acrofases y los trazos los intervalos de confianza.

En este estudio se puede observar que en las tres especies de felinos (Fig. 90), mantenidos en sincronización con un potente zeitgeber ambiental como es el fotoperíodo (LO 12:12), cada acrofase presentó una relación estable con la fase fótica en jaguarundi y en la fase no fótica en doméstico y en montés, exhibiendo una relación de fases estable entre sí.

Cuando las tres especies de felinos (Fig. 90) fueron mantenidos en condiciones constantes (LO 24:00), en ausencia del principal zeitgeber ambiental, se apreció que en la mayoría de los casos los ritmos en libre curso mantuvieron similar periodicidad y relaciones de fase, presentando una sincronía interna similar a la observada en el estudio anterior con fotoperíodo LO 12:12. Al no depender de la presencia de un zeitgeber

ambiental, este hecho sugiere la existencia de fuertes mecanismos de acople interno entre los osciladores.

Debido a todo lo antes expresado, se denota que los ritmos biológicos de libre curso en gato doméstico, montés y yaguarundí, bajo condiciones de luz constante, continúan expresándose, evidenciando la existencia de relojes biológicos endógenos.

El patrón rítmico del medio interno de un organismo no depende de la presencia de un Zeitgeber. Existen evidencias de la existencia de un mecanismo interno de acoplamiento entre los ritmos circadianos (Czeisler, 1978) y que el mantenimiento del orden temporal interno es independiente de señales ambientales. Por lo que el reloj biológico para sincronizarse es capaz de medir con precisión el día solar, además puede utilizar otras fuentes no fóticas como la propia actividad física, etc.

Los recientes avances en cuanto al mecanismo temporal fisiológico (Partch y col., 2014), revelan que los ritmos circadianos se encuentran codificados genéticamente por relojes moleculares que se encuentran en las proximidades de cada célula generando una sincronización interna de aproximadamente 24 horas en ausencia de señales externas. Estos relojes moleculares dispersos por los tejidos periféricos son organizados dentro de un sistema jerárquico donde el “master clock” (Ko y Takahashi, 2006; Mohawk y Takahashi, 2011) es el único reloj molecular capaz de recibir las entradas lumínicas desde la retina que sincroniza la temporización del reloj interno mediante la luz solar del día, pasando esta sincronización a los relojes periféricos mediante señales sistemáticas y endocrinas (Buhr y Takahashi, 2013). Aunque los relojes moleculares del sistema nervioso central (SNC) y de los tejidos periféricos tienen la misma capacidad para generar ritmos biológicos sostenidos, tienen una diferencia clave en el grado en el que se acoplan intercelularmente. En el caso del SNC existe un alto grado de acoplamiento entre las neuronas formando una red neuronal resistente a alteraciones de fase causadas por una señal interna (Buhr y col., 2010); sin embargo, los relojes periféricos son susceptibles a las alteraciones de fase por el ajuste que ejerce el “master clock” a través de las hormonas circulantes y otras señales metabólicas (cambios sistemáticos en temperatura corporal).

Toda red interconectada permite que exista una sincronización intrínseca de aproximadamente 24 horas, que en el caso del “master clock” se encuentra coordinada

por el ciclo solar externo, mientras que los relojes periféricos se adaptan por el estado metabólico de los tejidos en los que se encuentran.

El seguimiento de la actividad locomotora total representa uno de los indicadores de las condiciones de bienestar animal. Los patrones de actividad diaria son propios de cada especie, está modulada por factores tanto externos como internos (Giannetto y col. 2018). Nuestros resultados indicaron la ritmicidad diaria de la actividad locomotora total en todas las especies investigadas. Cada especie mostró características peculiares de parámetros circadianos. En particular, se observó mayor mesor, amplitud y robustez del ritmo en los felinos silvestres con respecto a los gatos domésticos. En muchas especies alojadas en cautiverio, la presencia humana induce una modificación de muchos comportamientos en comparación con sujetos de la misma especie que salen en libertad. La consecuencia de la domesticación incluye la modificación de muchos rasgos que determinan la capacidad de adaptación de los animales (Piccione y col., 2013). Se ha observado que la condición de cautiverio temporal no influye en el comportamiento animal (Cerutti y col. 2021). En general, los carnívoros tienden a sincronizar la búsqueda de alimento con sus presas y adaptan los patrones temporales de caza a los momentos en que sus presas son más vulnerables.

En áreas donde existen conflictos con los humanos, los carnívoros también tienden a cambiar su actividad en respuesta a la interferencia humana (Gilhofer y col. 2019). En jaguarundi, la actividad locomotora total registrada en cautiverio reflejó lo registrado previamente en el hábitat natural, donde la principal actividad se observó durante el día (Maffei y col. 2002, Cuéllar y Noss, 2003). El gato de montés, en los pastizales pampeanos de Argentina, mostró un patrón de actividad nocturna (Manfredi y col. 2011), en las condiciones de nuestro estudio mantuvo el pico de actividad locomotora total durante las horas de oscuridad. Los datos sobre la ritmicidad de la actividad locomotora total en gatos son discordantes. Algunos estudios informaron que la actividad locomotora total en gatos no era rítmica (Hawking y col., 1971). Otros informaron que mostraba una fluctuación circadiana, con un patrón bimodal que mostraba picos de actividad durante el amanecer y el atardecer (Kuwabara y col. 1986). Otros identificaron esta ambigüedad en la adaptabilidad de los gatos a la presencia de una presa (Randall y col., 1987) o a su capacidad para adaptarse a las condiciones de la vivienda y los hábitos del propietario (Piccione y col. 2013).

La aplicación de condiciones de luz constante no alteró el ritmo diario de la actividad locomotora total, mostrando su generación endógena. Estas condiciones de estudio eliminan la influencia de factores externos que determinan los patrones endógenos, destacando el impacto del ciclo L/D, separado de la influencia de la temperatura y la humedad del ambiente. En L/L persistió el ritmo diario de actividad locomotora total, pero con diferentes parámetros circadianos respecto a las condiciones L/D. Durante luz constante, los felinos silvestres mostraron una modificación del valor mesor. Además, los ritmos no son respuestas pasivas a la alternancia diaria de luz y oscuridad, ya que persisten incluso en un entorno no periódico (Piccione y Caola, 2002).

IV.3. EXPERIMENTO III: Influencia del enriquecimiento ambiental en las conductas de gato doméstico (*Felis catus*), gato montés (*Leopardus geoffroyi*) y yaguarundí (*Puma yaguarundi*).

A continuación, se presentarán y discutirán los resultados obtenidos para cada especie estudiada.

Debido a que las conductas expresadas no exhibieron diferencias significativas entre los tres días previos ni en los tres posteriores al enriquecimiento, los datos correspondientes a cada uno de estos periodos se promediaron.

Gato doméstico (*Felis catus*)

La frecuencia de aparición de conductas expresadas en gatos domésticos sometidos a condiciones de aislamiento ante diferentes maniobras de enriquecimiento y en los días previos y posteriores a él se observan en la Tabla 13.

Tabla 13. Frecuencias de observación de las diferentes conductas en *Felis catus* en aislamiento durante el experimento (día previo=1, etapa de enriquecimiento= 2 a 6 y post enriquecimiento=7) con diferentes maniobras de enriquecimiento.

ETAPA	DÍA*	P**	TIPO DE ENRIQUECEDOR	CONDUCTA						
				loco	olis	post	desc	groo	pac	fro
Pre-Enriquecimiento	1	1	Ausencia de enriquecedor	0,03	0,02	0,47	0,46	0,02	0,00	0,00
		2		0,03	0,01	0,45	0,47	0,03	0,00	0,00
		3		0,03	0,01	0,36	0,55	0,05	0,00	0,00
		4		0,02	0,02	0,25	0,66	0,05	0,00	0,00
Enriquecimiento	2	1	Plataforma con rascador más caja escondite	0,07	0,03	0,69	0,13	0,08	0,00	0,01

		2	Pelota con agujeros y comida adentro	0,11	0,04	0,59	0,25	0,01	0,00	0,00
		3	Hierba de gato	0,02	0,05	0,54	0,21	0,19	0,00	0,00
		4	Caja con comida	0,01	0,14	0,81	0,02	0,02	0,00	0,00
		1	Comida en plato	0,03	0,02	0,49	0,36	0,09	0,00	0,00
	3	2	Feromonas en tela	0,01	0,12	0,78	0,04	0,05	0,00	0,01
		3	Pelota móvil con símil ratón	0,12	0,04	0,64	0,18	0,01	0,00	0,00
		4	Tachito con comida adentro	0,09	0,08	0,64	0,14	0,05	0,00	0,00
		1	Feromonas en tela	0,04	0,02	0,74	0,12	0,07	0,00	0,00
	4	2	Comida en plato	0,06	0,04	0,73	0,08	0,09	0,00	0,00
		3	Colgante	0,04	0,05	0,51	0,36	0,05	0,00	0,00
		4	Pelota con agujeros y comida adentro	0,05	0,01	0,42	0,44	0,08	0,00	0,00
		1	Tachito con comida adentro	0,07	0,10	0,54	0,04	0,24	0,01	0,00
	5	2	Hierba de gato	0,07	0,06	0,61	0,21	0,05	0,00	0,00
		3	Plataforma con rascador más caja escondite	0,06	0,08	0,47	0,04	0,33	0,01	0,00
		4	Comida en plato	0,03	0,03	0,57	0,25	0,12	0,00	0,00
		1	Caja con comida	0,06	0,05	0,67	0,20	0,02	0,00	0,00
	6	2	Colgante	0,06	0,03	0,66	0,13	0,11	0,00	0,00
		3	Comida en plato	0,03	0,01	0,36	0,55	0,05	0,00	0,00
		4	Pelota móvil con símil ratón	0,04	0,03	0,45	0,37	0,11	0,00	0,00
		7	1	Ausencia de enriquecedor	0,09	0,04	0,64	0,20	0,03	0,00
2	0,08		0,01		0,71	0,17	0,03	0,01	0,00	
3	0,03		0,01		0,35	0,51	0,07	0,03	0,00	
4	0,01		0,00		0,29	0,66	0,03	0,00	0,00	

*Día del experimento, *Periodo del día 1 (6:00-7:30 h), 2 (9:00-10:30 h), 3 (12:00-13:30 h) y 4 (15:00-16:30 h).

En dicha Tabla 13 se observa que en la etapa previa al enriquecimiento las conductas de descanso y postura pasiva fueron las más frecuentes. Similar a lo reportado por en estudio (Cardonal y col., 2004) sobre el patrón comportamental y conductas estereotipadas en otras especies donde en igual etapa (sin enriquecimiento) el descanso y la postura pasiva fueron las conductas más notorias. Según Shepherdson y Hare (2001), el descanso en felinos, es una actividad importante dentro del repertorio comportamental normal. La locomoción, el olisqueo y el grooming fueron los comportamientos expresados el resto del día con tasas bajas. En esta etapa no se manifestaron las conductas de frote y pacing.

En la etapa de enriquecimiento se observó que los animales respecto a la etapa previa disminuyeron el descanso e incrementaron el resto de las conductas. Si bien la conducta postura pasiva fue elevada en esta etapa, su aumento relativo fue menor que el de las conductas locomoción, olisqueo y grooming. Todos los enriquecedores, a

excepción de la "hierba de gato" y el "colgante", generaron mayor postura pasiva en la primera intervención. La menor presencia de conducta pasiva ante el segundo encuentro con el enriquecedor podría deberse a que el animal ya conociendo esta maniobra reacciona más rápidamente e incrementa otras conductas como locomoción, olisqueo y grooming, poniendo de manifiesto la aceptación de estos enriquecedores. El pacing se manifestó, con una tasa baja (0,01), en el segundo encuentro con la colocación de los enriquecedores "tachito con comida adentro" y "plataforma con rascador más caja escondite". Esto podría deberse al aumento de ansiedad de los gatos frente a estímulos conocidos. Ellis y Wells (2010) reportan en gatos domésticos conductas de ansiedad posterior a la resolución de actividades ya aprendidas, esto podría explicar lo observado en este estudio. Medrano (2008) señala que los felinos muestran una tendencia a expresar o incrementar estereotipias luego de haber pasado tiempo con los enriquecedores, como un resultado de frustración al no encontrar nuevos objetos después de terminar con los objetos introducidos. El grooming se presentó ante todas las maniobras con tasas inferiores a las reportadas por Ellis (2013) como patológicas (tasa 0,40). El frote fue poco observado (tasa 0,01) y solo se manifestó ante el primer encuentro con la "plataforma con rascador más caja escondite" y las "feromonas en tela", es notorio la ausencia de esta conducta ante el resto de las maniobras a diferencia de lo reportado por Bruno (2017) donde los gatos domésticos de su estudio se frotaron ante todos los tipos de enriquecedores.

En la etapa post enriquecimiento, el patrón presentado en la postura pasiva (mayor a la mañana y menor a la tarde) y el descanso (menor a la mañana y mayor a la tarde) fue similar al observado en la etapa previa al enriquecimiento, mientras que en el transcurso del período de enriquecimiento las conductas variaron de acuerdo al enriquecedor ofrecido. La locomoción mantuvo valores similares a los de la etapa anterior mientras que el grooming y el olisqueo disminuyeron sus valores retornando a tasas similares a las manifestadas en la etapa pre enriquecimiento. El pacing aumentó en esta etapa, probablemente debido a la ansiedad de los gatos ocasionada por la ausencia de enriquecedores. Esta actividad anormal posterior a la ausencia de un estímulo también fue reportada por Ellis y Wells (2010). Esto evidencia la importancia del enriquecimiento ambiental en el bienestar de los gatos domésticos.

Para mejor visualización de los datos obtenidos en la Tabla 13 de gato doméstico (*Felis catus*) se construyó la Figura 91.

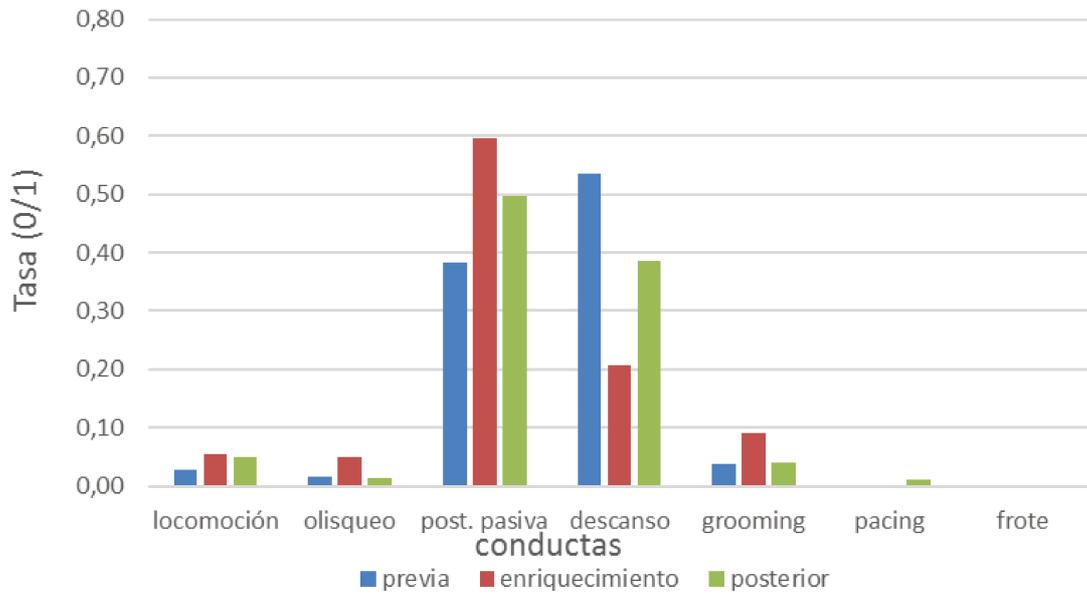


Figura 91. Tasa de presentación de las diferentes conductas observadas en gatos domésticos en aislamiento previo al enriquecimiento (columna celeste), durante el enriquecimiento (columna roja) y post enriquecimiento (columna verde).

En la Figura 91 observamos que los gatos domésticos, en las tres etapas, manifestaron diferencias en las frecuencias de sus comportamientos. Cuando a los animales se les ofreció enriquecedores, el descanso fue menor con respecto a la etapa previa y posterior. Esta disminución de descanso fue suplantada por una mayor participación de otras conductas como la postura pasiva, la locomoción, el olisqueo y el grooming. Estos resultados coinciden con los reportados por estudios anteriores (Griffith y col., 2000; Bruno, 2017), donde los gatos domésticos aumentaban las frecuencias de las conductas positivas ante enriquecedores y disminuían sus tiempos de descanso.

Para poder comparar las conductas expresadas por los gatos domésticos, a las mismas se las unió formando 3 grupos comportamentales de la siguiente forma: Ambiental (teniendo en cuenta el ambiente físico el cual incluyó a la "plataforma con rascador más caja escondite" y a los "colgantes"), Alimenticio ("pelota con agujeros y comida adentro", "caja con comida", "comida en plato" y el "tachito con comida dentro") y Sensorial ("hierba de gato" y la "feromona en tela").

Tabla 14. Frecuencias de observación de las diferentes conductas los gatos domésticos agrupadas por tipo de estímulo.

	Conducta						
	loco	olis	post	desc	groo	pac	fro

ambiente	0,06	0,05	0,58	0,17	0,14	0,00	0,00
alimento	0,06	0,06	0,59	0,21	0,07	0,00	0,00
sensorial	0,06	0,05	0,60	0,19	0,09	0,00	0,00

En la Tabla 14 se observa cómo las 3 categorías estimularon de forma similar las conductas de locomoción, olisqueo y positivas para los felinos domésticos en condiciones de aislamiento. Las 3 categorías disminuyeron el descanso y la categoría "Ambiente" fue la que expresó menor frecuencia para esta conducta, aumentando los valores para la conducta grooming.

Para mejor visualización de los datos expresados en la Tabla 14, se construyó la Figura 92 en la cual se muestran las siguientes tendencias de los comportamientos expresados por los gatos domésticos frente a enriquecedores ambientales, alimenticios y sensoriales, en condiciones de aislamiento.

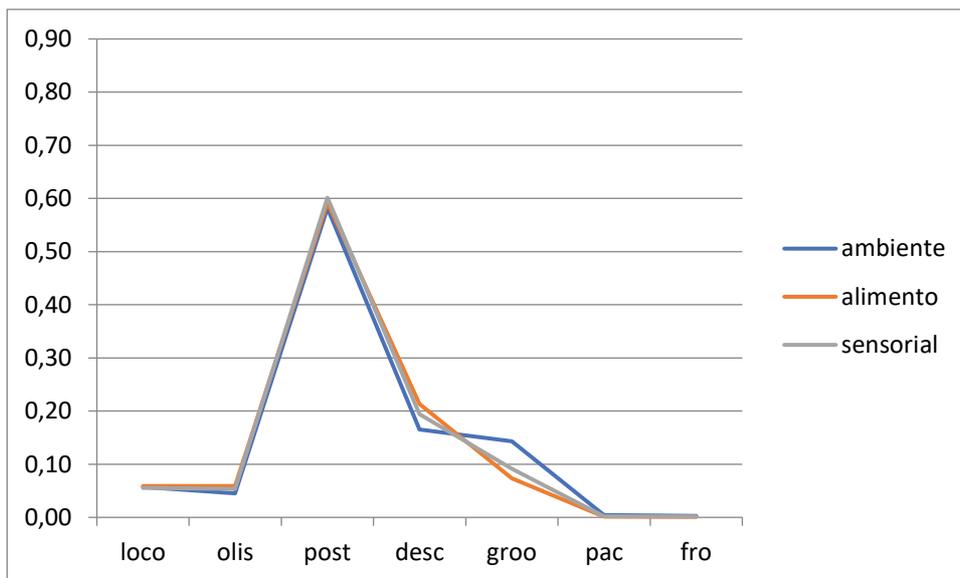


Figura 92. Tasa de presentación de las diferentes conductas observadas en gato doméstico en aislamiento, agrupadas como ambiente (línea azul), alimento (línea naranja) y sensorial (línea gris).

La Figura 92 demuestra que los felinos domésticos no manifestaron diferencias significativas en sus comportamientos ante los 3 grupos de enriquecedores. Los comportamientos que exhibieron tuvieron un patrón similar entre ellos, excepto el grooming, el cual aumentó antes los estímulos ambientales. La escasa diferencia entre los comportamientos expresados para los tres enriquecedores puede deberse a que la especie es doméstica por lo que los miles de años de evolución y selección natural y

posteriormente artificial realizada por el hombre sobre ella hizo que sus conductas estén más adaptadas a todos los mecanismos de variación antes expuestos.

Según Wells (2009), en el frotamiento facial hay liberación de feromonas y los gatos realizan este comportamiento cuando se sienten cómodos con su entorno. De igual modo, Griffith, y col. (2000) han reportado que esta feromona reduce la cantidad de ansiedad que los gatos pueden tener cuando se les coloca en un entorno desconocido. Las feromonas sintéticas, como las utilizadas en nuestros experimentos, demostraron eventos concordantes con los reportados por los autores anteriores ya que en gato doméstico el enriquecedor "feromonas en tela" generó el frote (0,01) lo que probablemente causó una disminución de ansiedad ya que aumentó las conductas de olisqueo, postura pasiva y grooming disminuyendo el descanso y la locomoción en comparación con lo ocurrido en la etapa pre enriquecimiento.

En el gato doméstico la socialización (proceso de aprendizaje de la conducta social apropiada con miembros de su especie y de otras incluidas los humanos) es probablemente uno de los períodos más importantes en su desarrollo conductual. Durante esta etapa se forman los lazos sociales, ocurre entre las 3 y las 13 semanas de edad y no necesariamente es un período fijo de duración (Horwitz y Heath, 2002) por lo que este tipo de conducta impresa en los individuos de nuestro estudio minimizó los efectos estresantes de este experimento. Todo lo antes dicho indica que los gatos domésticos se encontraron relajados con el medio, encontrándose en bienestar animal.

Gato montés (*Leopardus geoffroyi*)

Los resultados de la frecuencia de aparición de las diferentes conductas expresadas en este estudio en gato montés en aislamiento se exponen en la Tabla 15.

Tabla 15. Frecuencias de observación de las diferentes conductas en *Leopardus geoffroyi* durante el experimento en aislamiento (día previo=1, etapa de enriquecimiento= 2 a 6 y post enriquecimiento=7).

ETAPA	DÍA*	P**	TIPO DE ENRIQUECEDOR	CONDUCTA						
				loco	olis	post	desc	groo	pac	fro
Pre-Enriquecimiento	1	1	Ausencia de enriquecedor	0,09	0,02	0,61	0,04	0,02	0,22	0,00
		2		0,15	0,05	0,44	0,20	0,06	0,07	0,00
		3		0,05	0,02	0,49	0,30	0,04	0,11	0,00
		4		0,06	0,02	0,38	0,49	0,04	0,02	0,00

Enriquecimiento	2	1	Plataforma con rascador más caja escondite	0,12	0,03	0,53	0,13	0,04	0,13	0,01
		2	Pelota con agujeros y comida adentro	0,10	0,03	0,50	0,19	0,10	0,05	0,01
		3	Hierba de gato	0,07	0,02	0,25	0,47	0,03	0,15	0,00
		4	Caja con comida	0,06	0,02	0,28	0,52	0,05	0,06	0,00
	3	1	Comida en plato	0,04	0,03	0,59	0,10	0,01	0,22	0,00
		2	Feromonas en tela	0,00	0,00	0,25	0,75	0,00	0,00	0,00
		3	Pelota móvil con símil ratón	0,00	0,00	0,25	0,75	0,00	0,00	0,00
		4	Tachito con comida adentro	0,00	0,06	0,38	0,56	0,00	0,00	0,00
	4	1	Feromonas en tela	0,10	0,03	0,58	0,14	0,01	0,15	0,00
		2	Comida en plato	0,10	0,02	0,30	0,51	0,02	0,04	0,00
		3	Colgante	0,14	0,02	0,60	0,17	0,03	0,03	0,00
		4	Pelota con agujeros y comida adentro	0,13	0,04	0,30	0,41	0,05	0,07	0,00
	5	1	Tachito con comida adentro	0,10	0,02	0,72	0,00	0,08	0,08	0,00
		2	Hierba de gato	0,08	0,02	0,63	0,11	0,03	0,13	0,01
		3	Plataforma con rascador más caja escondite	0,13	0,02	0,41	0,39	0,01	0,03	0,02
		4	Comida en plato	0,05	0,01	0,31	0,58	0,02	0,03	0,00
	6	1	Caja con comida	0,04	0,07	0,65	0,15	0,00	0,09	0,00
		2	Colgante	0,02	0,00	0,71	0,24	0,02	0,02	0,00
		3	Comida en plato	0,11	0,01	0,36	0,41	0,04	0,07	0,00
		4	Pelota móvil con símil ratón	0,09	0,03	0,15	0,64	0,08	0,01	0,00
Pos-Enriquecimiento	7	1	Ausencia de enriquecedor	0,08	0,02	0,44	0,33	0,03	0,09	0,00
		2		0,07	0,02	0,48	0,32	0,05	0,06	0,00
		3		0,06	0,02	0,46	0,37	0,03	0,06	0,00
		4		0,06	0,02	0,47	0,36	0,03	0,06	0,00

*Día del experimento, **Periodo del día 1 (6:00-7:30 h), 2 (9:00-10:30 h), 3 (12:00-13:30 h) y 4 (15:00-16:30 h).

En la Tabla 15 se puede observar que en condiciones de aislamiento en la etapa previa al enriquecimiento la conducta de descanso en los tres primeros periodos fue notoriamente menor que la postura pasiva. El pacing en esta etapa es bien manifiesto especialmente en los primeros 3 períodos. Sin embargo, la frecuencia de pacing en gato montés encontrada en este estudio fue menor que la reportada por Vallines y col. (2005) en un individuo de esta especie y por Montes (2010) para otras especies de felinos (*Panthera onca*, *Puma concolor*, *Puma yaguarundi*, *Leopardus pardalis*, *Lynx rufus*) en condiciones de encierro y ausencia de enriquecimiento. La locomoción, el grooming y el olisqueo fueron los otros comportamientos expresados. El frote no se manifestó en esta etapa. Los gatos monteses de este trabajo mostraron una frecuencia de locomoción superior a la observada en gato doméstico.

En la etapa de enriquecimiento se observa un aumento en la frecuencia de descanso en casi todos los periodos. La postura pasiva disminuyó en esta etapa con respecto a la de pre enriquecimiento. La incorporación de enriquecedores como "plataforma con rascador más caja escondite", "pelota con comida", "pelota móvil con símil ratón" y "comida en plato" cuando éstos se realizaban por primera vez expresaron frecuencias de la postura pasiva más elevadas que en el segundo encuentro, el resto de las maniobras expresaron una tendencia opuesta a la antes mencionada. La locomoción, el olisqueo y el grooming en *L. geoffroyi* expresaron una disminución respecto a la etapa de pre enriquecimiento, contrario a lo observado en gatos domésticos. El pacing (conducta estereotipada) disminuyó con a las maniobras de enriquecimiento, expresando valores menores en comparación a la etapa previa. Los enriquecedores que prácticamente anularon esta conducta negativa fueron "feromonas con tela", "pelota móvil con símil ratón", "tachito con comida adentro" y "colgante". Según Ellis (2013), los felinos que dedican más del 40% del día a actividades de autolimpieza presentan trastorno de conducta. De acuerdo a lo reportado por este autor y similar a lo observado en gato doméstico, el grooming en gato montés presentó tasas saludables (menor al 40%), contrario a lo reportado Vallines y col., (2005) en un estudio similar en el cual el único ejemplar evaluado de esta especie expresaba dicha conducta por un lapso de tiempo mayor, más de la mitad del día. La conducta de frote fue poco representativa y solo manifiesta frente a los enriquecedores "plataforma con rascador más caja escondite", "pelota con agujero con comida" y "hierva de gato". La incorporación de enriquecedores en esta especie generó una disminución en las conductas pacing, locomoción, postura pasiva, grooming y olisqueo e incremento el descanso. Esto se encuentra en concordancia con estudios similares realizados en otras especies de felinos sudamericanos como lo son: *Leopardus colocolo* (Córdova-Rojas y Iannacone-Oliver, 2011), *Leopardus pardalis* (Rocha y Mamani, 2019), *Panthera onca* (Castillo-Guevara y col., 2012) y *Puma concolor* (Morales y col., 2017).

El descanso en la etapa pos enriquecimiento disminuyó levemente respecto a la etapa de enriquecimiento. Esto podría deberse a que los gatos monteses se encontraban expectantes del retorno de los enriquecedores, explicando además el aumento de la conducta pasiva y la disminución de la locomoción y el olisqueo. El pacing se mantuvo en niveles similares a la etapa de enriquecimiento, no retornando a los altos valores negativos del comienzo del ensayo, poniendo de manifiesto el impacto positivo de los enriquecedores en esta especie. Esto difiere a lo reportado en estudios similares

realizados en grandes felinos, donde después del enriquecimiento el pacing regresó a los valores de la etapa previa (Harmsen y col., 2010).

Para evaluar el programa de enriquecimiento ambiental aplicado en los *Leopardus geoffroyi* en intemperie se confeccionó la Tabla 16 donde se observan los resultados de la frecuencia de aparición de las diferentes conductas.

Tabla 16. Frecuencias de observación de las diferentes conductas en *Leopardus geoffroyi* durante el experimento a la intemperie (día previo=1, etapa de enriquecimiento= 2 a 6 y post enriquecimiento=7).

ETAPA	Día*	P**	TIPO DE ENRIQUECEDOR	CONDUCTA						
				loco	olis	post	desc	groo	pac	fro
Pre-Enriquecimiento	1	1	Ausencia de enriquecedor	0,03	0,04	0,29	0,21	0,05	0,38	0,00
		2		0,03	0,01	0,42	0,35	0,09	0,10	0,00
		3		0,03	0,02	0,26	0,36	0,05	0,29	0,00
		4		0,02	0,02	0,17	0,53	0,07	0,19	0,00
Enriquecimiento	2	1	Plataforma con rascador más caja escondite	0,04	0,05	0,57	0,00	0,09	0,25	0,00
		2	Pelota con agujeros y comida adentro	0,06	0,06	0,57	0,00	0,09	0,23	0,00
		3	Hierba de gato	0,03	0,04	0,33	0,26	0,07	0,27	0,00
		4	Caja con comida	0,01	0,03	0,22	0,42	0,06	0,26	0,00
	3	1	Comida en plato	0,02	0,03	0,76	0,00	0,08	0,11	0,00
		2	Feromonas en tela	0,02	0,04	0,39	0,41	0,06	0,07	0,01
		3	Pelota móvil con símil ratón	0,05	0,06	0,36	0,40	0,07	0,07	0,00
		4	Tachito con comida adentro	0,04	0,04	0,31	0,46	0,04	0,11	0,00
	4	1	Feromonas en tela	0,05	0,01	0,65	0,00	0,03	0,26	0,00
		2	Comida en plato	0,02	0,01	0,62	0,14	0,02	0,20	0,00
		3	Colgante	0,05	0,03	0,54	0,08	0,15	0,15	0,00
		4	Pelota con agujeros y comida adentro	0,03	0,02	0,28	0,31	0,14	0,23	0,00
	5	1	Tachito con comida adentro	0,07	0,13	0,52	0,00	0,02	0,26	0,00
		2	Hierba de gato	0,01	0,01	0,34	0,38	0,04	0,22	0,00
		3	Plataforma con rascador más caja escondite	0,03	0,01	0,25	0,41	0,05	0,24	0,00
		4	Comida	0,03	0,02	0,43	0,21	0,14	0,17	0,00
	6	1	Caja con comida	0,05	0,04	0,28	0,13	0,05	0,46	0,00
		2	Colgante	0,03	0,02	0,60	0,22	0,02	0,12	0,00
		3	Comida en plato	0,03	0,02	0,37	0,35	0,08	0,15	0,00
		4	Pelota móvil con símil ratón	0,04	0,01	0,22	0,27	0,08	0,38	0,00
Pos-Enriquecimiento	7	1	Ausencia de enriquecedor	0,02	0,02	0,39	0,17	0,05	0,35	0,00
		2		0,02	0,01	0,38	0,26	0,05	0,28	0,00

		3		0,03	0,01	0,40	0,20	0,07	0,29	0,00
		4		0,04	0,07	0,28	0,18	0,09	0,35	0,00

*Día del experimento, **Periodo del día 1 (6:00-7:30 h), 2 (9:00-10:30 h), 3 (12:00-13:30 h) y 4 (15:00-16:30 h).

Dicha Tabla muestra que, en condiciones de intemperie, en la etapa previa al enriquecimiento el descanso fue la conducta más expresada seguida por postura pasiva y pacing. Estos comportamientos negativos denotan la incomodidad de los gatos monteses con su entorno.

Comparando las conductas de esta especie en condiciones de intemperie con las de aislamiento, se observa un aumento del descanso buscando refugio, un significativo aumento de la conducta activa pacing y disminución de la conducta pasiva y locomoción. El aumento de pacing coincide con lo reportado por Córdova-Rojas y Iannacone-Oliver (2017) quienes manifiestan que esta conducta estereotipada podría deberse a que los animales se sienten amenazados por su entorno.

En la etapa de enriquecimiento la conducta de descanso disminuyó fuertemente con respecto a la etapa previa, acompañada por aumento de conductas positivas como la postura pasiva, locomoción, olisqueo y grooming. El pacing disminuyó. Todo esto indica que el enriquecimiento mejoró el bienestar de estos animales. Los enriquecedores "plataforma con rascador más escondite", la "comida en plato", la "pelota con agujero con comida", "tachito con comida adentro" y las "feromonas en tela" estimularon gran parte de las conductas positivas con disminución del descanso. En el segundo día de la etapa de enriquecimiento en intemperie, los gatos monteses manifestaron una notable disminución en la conducta pacing (Tasa 0.07 a 0.11). Esto podría deberse al efecto de las maniobras de enriquecimiento que recibieron ese día o a algún factor que estimuló el descanso (mayor tasa de conducta de descanso manifiesta en esos períodos). En esta especie no se observaron cambios representativos en las conductas de locomoción, olisqueo, grooming y frote con los enriquecedores utilizados.

El descanso en la etapa de pos enriquecimiento se manifiesta con menor frecuencia frente a las etapas anteriores. La conducta postura pasiva sigue siendo la que se expresa con mayor tasa, si bien esta tasa es menor a la de la etapa de enriquecimiento. El pacing manifiesta un aumento de aparición respondiendo a la ausencia de enriquecedores. Poniendo de manifiesto la importancia del enriquecimiento para disminuir las conductas negativas en esta especie.

Para mejor visualización de los datos arrojados por las Tablas 15 y 16 se construyó la Figura 93.

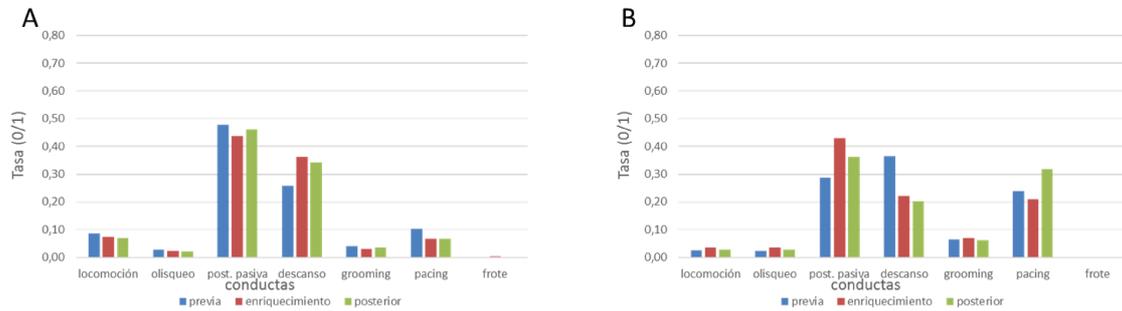


Figura 93. Tasa de presentación de las diferentes conductas observadas en gato montés en aislamiento (A) e intemperie (B) en los días previos al enriquecimiento (columna celeste), durante el enriquecimiento (columna roja) y post enriquecimiento (columna verde).

Los gatos monteses en este estudio manifestaron mayor frecuencia en la conducta pacing cuando fueron mantenidos a la intemperie (Figura 93A y 93B) haciendo notorio que el ambiente está modificando las conductas características de esta especie. Las maniobras de enriquecimiento tanto en condiciones de aislamiento como en intemperie lograron disminuir esta conducta negativa, siendo los animales en aislamiento los que pudieron mantener la frecuencia después del enriquecimiento.

El efecto positivo de los enriquecedores en las conductas de locomoción, olisqueo y grooming solo se observó en intemperie.

Las Tablas 17 (aislamiento) y 18 (intemperie) muestran los 3 grupos comportamentales originados de la unión de las conductas expresadas por los gatos monteses; grupos confeccionados de igual forma que se procedió en gato doméstico.

Tabla 17. Frecuencias de observación de las diferentes conductas de los gatos monteses agrupadas por tipo de estímulo en condiciones de aislamiento.

	Conducta						
	loco	olis	post	desc	groo	pac	fro
ambiente	0,10	0,02	0,56	0,23	0,02	0,05	0,01
alimento	0,07	0,04	0,45	0,33	0,04	0,07	0,00
sensorial	0,08	0,03	0,46	0,32	0,04	0,07	0,00

En la Tabla 17 se observa cómo las 3 categorías estimularon de forma similar las conductas de los felinos. Las 3 categorías expresaron bajos valores para el descanso

siendo la categoría "Ambiente" la que expresó su menor frecuencia similar a lo expresado en igual locación por los gatos domésticos. El grooming a diferencia de los domésticos fue más estimulado por las categorías "Alimento" y "Sensorial". El pacing se expresó con menor frecuencia ante las conductas "Ambientales".

Tabla 18. Frecuencias de observación de las diferentes conductas de los gatos monteses agrupadas por tipo de estímulo a la intemperie.

	Conducta						
	loco	olis	post	desc	groo	pac	fro
ambiente	0,04	0,03	0,49	0,18	0,08	0,19	0,00
alimento	0,04	0,05	0,38	0,22	0,07	0,25	0,00
sensorial	0,04	0,04	0,42	0,22	0,07	0,22	0,00

En intemperie (Tabla 18) nuevamente las 3 categorías estimularon de forma similar las conductas de estos felinos. Las 3 categorías expresaron bajos valores para el descanso siendo al igual que lo ocurrido en aislamiento, la categoría "Ambiente" la que expresó su menor frecuencia ante esta conducta. El grooming a diferencia de la locación anterior fue más manifiesto en la categoría ambiental similar a lo expresado por los gatos domésticos en aislamiento. El pacing tuvo la misma tendencia de comportamiento que en la fase de aislamiento.

Para mejor visualización de los datos arrojados por la Tabla 17 se construyó la Figura 94 en el cual se muestran las siguientes tendencias de los comportamientos expresados durante los momentos previos al enriquecimiento como así también en el enriquecimiento y posterior a él, en condiciones de aislamiento con fotoperiodo LO 12:12.

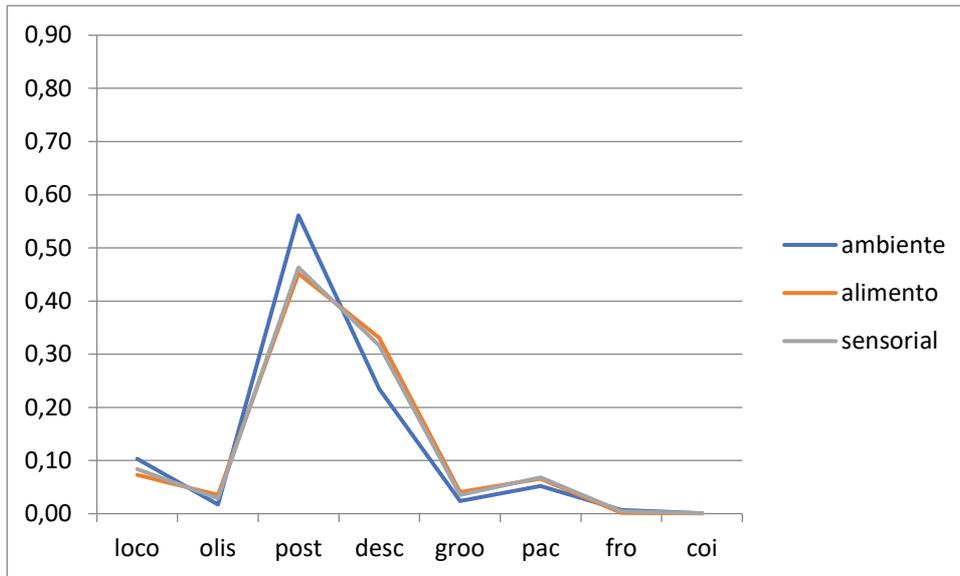


Figura 94. Tasa de presentación de las diferentes conductas observadas en gato montés, agrupadas como ambiente (línea azul), alimento (línea naranja) y sensorial (línea gris) con aislamiento.

La Figura 94 muestra que los gatos monteses, a diferencia de los domésticos (Fig. 92), si manifestaron diferencias significativas en sus comportamientos ante los 3 grupos de enriquecedores en aislamiento. Los comportamientos que exhibieron tuvieron un patrón similar en lo ambiental y sensorial. El pacing se expresó frente a los tres grupos de enriquecedores. La escasa diferencia entre los comportamientos expresados para lo ambiental y sensorial puede deberse a que sus conductas no están adaptadas a todos los mecanismos de variación antes expuestos.

Para mejor visualización de los datos arrojados por la Tabla 18 se construyó el gráfico de líneas bajo la Figura 95 en el cual se muestran las siguientes tendencias de los comportamientos expresados durante los momentos previos al enriquecimiento como así también en el enriquecimiento y posterior a él, a la intemperie.

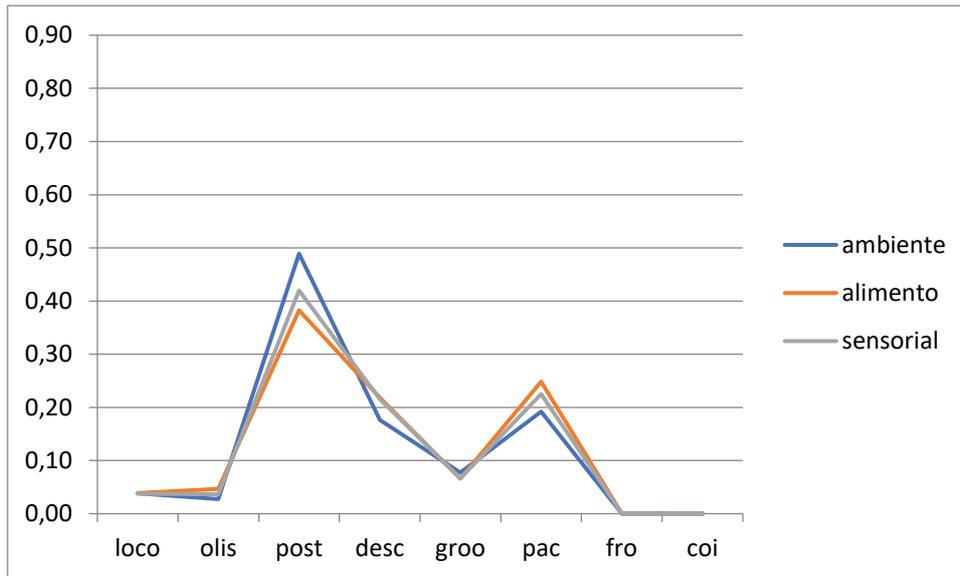


Figura 95. Tasa de presentación de las diferentes conductas observadas en gato montés, agrupadas como ambiente (línea azul), alimento (línea naranja) y sensorial (línea gris) sin aislamiento.

En la Figura 95 se visualiza que los gatos monteses, manifestaron sus comportamientos con diferente frecuencia ante los 3 grupos de enriquecedores a la intemperie. El pacing se expresó frente a los tres grupos de enriquecedores, pero con diferente gradiente, siendo más manifiesto ante lo alimenticio.

Jaguarondi (*Puma yaguarundi*)

A fin de evaluar las diferentes conductas de *Puma yaguarundi* en condición de aislamiento se elaboró la Tabla 19 donde se puede apreciar la frecuencia de presentación de cada conducta durante el periodo pre enriquecimiento, de enriquecimiento y pos enriquecimiento.

Tabla 19. Frecuencias de observación de las diferentes conductas en *Puma yaguarundi* durante el experimento en aislamiento (día previo=1, etapa de enriquecimiento= 2 a 6 y post enriquecimiento=7).

ETAPA	Día*	P**	TIPO DE ENRIQUECEDOR	CONDUCTA						
				loco	olis	post	desc	groo	pac	fro
Pre-Enriquecimiento	1	1	Ausencia de enriquecedor	0,12	0,01	0,63	0,14	0,06	0,04	0,00
		2		0,10	0,01	0,73	0,00	0,09	0,07	0,00
		3		0,02	0,01	0,42	0,39	0,09	0,06	0,00
		4		0,01	0,00	0,24	0,70	0,01	0,04	0,00
Enriquecimiento	2	1	Plataforma con rascador más caja escondite	0,22	0,02	0,72	0,00	0,00	0,04	0,00

		2	Pelota con agujeros y comida adentro	0,15	0,04	0,63	0,00	0,07	0,11	0,00
		3	Hierba de gato	0,07	0,04	0,57	0,20	0,04	0,09	0,00
		4	Caja con comida	0,07	0,00	0,83	0,00	0,02	0,09	0,00
	3	1	Comida en plato	0,02	0,00	0,83	0,07	0,04	0,04	0,00
		2	Feromonas en tela	0,13	0,00	0,54	0,22	0,02	0,09	0,00
		3	Pelota móvil con símil ratón	0,11	0,00	0,54	0,11	0,07	0,17	0,00
		4	Tachito con comida adentro	0,02	0,02	0,89	0,07	0,00	0,00	0,00
	4	1	Feromonas en tela	0,02	0,00	0,87	0,00	0,11	0,00	0,00
		2	Comida en plato	0,00	0,02	0,54	0,37	0,07	0,00	0,00
		3	Colgante	0,00	0,04	0,74	0,17	0,04	0,00	0,00
		4	Pelota con agujeros y comida adentro	0,07	0,04	0,41	0,37	0,11	0,00	0,00
	5	1	Tachito con comida adentro	0,00	0,04	0,80	0,13	0,02	0,00	0,00
		2	Hierba de gato	0,02	0,02	0,89	0,00	0,07	0,00	0,00
		3	Plataforma con rascador más caja escondite	0,00	0,00	0,91	0,00	0,09	0,00	0,00
		4	Comida en plato	0,00	0,02	0,57	0,41	0,00	0,00	0,00
	6	1	Caja con comida	0,15	0,02	0,76	0,00	0,07	0,00	0,00
		2	Colgante	0,07	0,00	0,89	0,00	0,04	0,00	0,00
		3	Comida en plato	0,02	0,02	0,89	0,00	0,07	0,00	0,00
		4	Pelota móvil con símil ratón	0,11	0,00	0,83	0,00	0,07	0,00	0,00
	Pos-Enriquecimiento	7	1	Ausencia de enriquecedor	0,04	0,04	0,85	0,00	0,06	0,02
2			0,15		0,00	0,56	0,09	0,10	0,10	0,00
3			0,08		0,00	0,71	0,00	0,03	0,17	0,00
4			0,02		0,00	0,82	0,02	0,01	0,12	0,00

*Día del experimento, **Periodo del día 1 (6:00-7:30 h), 2 (9:00-10:30 h), 3 (12:00-13:30 h) y 4 (15:00-16:30 h).

En aislamiento *P. yagouaroundi* manifestó una elevada frecuencia de actividad pasiva en la etapa pre enriquecimiento. Esta alta pasividad junto a la tasa de descanso (0,30), la presencia de pacing y baja locomoción nos indica que este animal diurno no se encuentra en bienestar con el ambiente. Las conductas olisqueo y frote prácticamente estuvieron ausentes.

En la etapa de enriquecimiento se observa un aumento de la postura pasiva con disminución del descanso y del pacing, manteniendo las otras conductas en frecuencias similares a la etapa previa. El pacing no manifestó variación en su frecuencia en los dos primeros días respecto a la etapa anterior, pero en los días posteriores esta conducta se anuló (Tasa 0). Esto evidencia que más allá del tipo de enriquecedor presentado, estos estímulos realizándolos en el momento de mayor actividad (especie diurna) actúan

minimizando las conductas negativas. El frote no se expresó en ninguna de las etapas de este experimento (previa, enriquecimiento y posterior). El olisqueo y el grooming expresaron frecuencias similares a las observadas en la etapa previa.

El *Puma yagouaroundi* bajo condiciones de aislamiento después de haberle sacado los enriquecedores manifestó un aumento representativo del pacing y una disminución del descanso poniendo de manifiesto el efecto distractivo que produjeron esos enriquecedores en la etapa anterior disminuyendo sus conductas negativas (pacing). El resto de las conductas (locomoción, olisqueo, grooming y frote) se mantuvieron dentro de las frecuencias presentadas en las etapas anteriores.

La frecuencia de aparición de las diferentes conductas de *Puma yaguarundi* en intemperie se expone en la Tabla 20.

Tabla 20. Frecuencias de observación de las diferentes conductas en *Puma yaguarundi* durante el experimento a la intemperie (día previo=1, etapa de enriquecimiento= 2 a 6 y post enriquecimiento=7).

ETAPA	Día*	P**	TIPO DE ENRIQUECEDOR	Conducta						
				loco	olis	post	desc	groo	pac	fro
Pre-Enriquecimiento	1	1	Ausencia de enriquecedor	0,33	0,01	0,17	0,19	0,00	0,30	0,00
		2		0,27	0,04	0,29	0,00	0,05	0,34	0,00
		3		0,08	0,00	0,43	0,39	0,04	0,00	0,07
		4		0,01	0,00	0,19	0,77	0,01	0,01	0,00
Enriquecimiento	2	1	Plataforma con rascador más caja escondite	0,26	0,00	0,50	0,02	0,00	0,22	0,00
		2	Pelota con agujeros y comida adentro	0,02	0,00	0,43	0,35	0,20	0,00	0,00
		3	Hierba de gato	0,00	0,00	0,57	0,35	0,07	0,02	0,00
		4	Caja con comida	0,02	0,00	0,76	0,15	0,07	0,00	0,00
	3	1	Comida en plato	0,13	0,00	0,43	0,00	0,13	0,30	0,00
		2	Feromonas en tela	0,02	0,00	0,57	0,00	0,07	0,35	0,00
		3	Pelota móvil con símil ratón	0,11	0,00	0,67	0,00	0,07	0,15	0,00
		4	Tachito con comida adentro	0,02	0,00	0,93	0,00	0,00	0,04	0,00
	4	1	Feromonas en tela	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00
		2	Comida en plato	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
		3	Colgante	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
		4	Pelota con agujeros y comida adentro	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00
	5	1	Tachito con comida adentro	0,28	0,00	0,30	0,00	0,04	0,37	0,00
		2	Hierba de gato	0,09	0,00	0,22	0,00	0,02	0,67	0,00

Po-Enriquecimiento		3	Plataforma con rascador más caja escondite	0,15	0,00	0,67	0,00	0,02	0,15	0,00
		4	Comida	0,13	0,00	0,61	0,00	0,13	0,13	0,00
	6	1	Caja con comida	0,26	0,00	0,02	0,00	0,00	0,72	0,00
		2	Colgante	0,20	0,00	0,28	0,00	0,09	0,43	0,00
		3	Comida en plato	0,22	0,00	0,33	0,00	0,00	0,44	0,00
		4	Pelota móvil con símil ratón	0,00	0,00	0,59	0,13	0,28	0,00	0,00
	7	1	Ausencia de enriquecedor	0,09	0,04	0,51	0,00	0,11	0,26	0,00
		2		0,08	0,01	0,13	0,33	0,09	0,36	0,01
		3		0,13	0,00	0,10	0,33	0,02	0,41	0,00
		4		0,02	0,01	0,88	0,04	0,02	0,04	0,00

*Día del experimento, **Periodo del día 1 (6:00-7:30 h), 2 (9:00-10:30 h), 3 (12:00-13:30 h) y 4 (15:00-16:30 h).

La Tabla 20 pone de manifiesto que, en condiciones de intemperie, en la etapa previa al enriquecimiento el *Puma yaguarundi* muestra conductas que indicarían que el ambiente no le brinda seguridad. El descanso, postura pasiva, locomoción y pacing indican su incomodidad con el ambiente, alternando conductas de descanso y de actividad negativas. El yaguarundi es una especie de porte pequeño y está dentro del rango de caza de muchos depredadores en la naturaleza. La exposición del individuo a un ambiente abierto quizás aumente el instinto de fuga (Estrada y Parra, 2007). Esto explicaría la causa del aumento de la frecuencia de conducta pacing observada en intemperie, la cual triplicó los valores manifestados en aislamiento.

En la etapa de enriquecimiento se observa que los enriquecedores no logran disminuir la ansiedad en esta especie, incluso en algunos casos logran incrementar las conductas negativas como el pacing. El tercer día de enriquecimiento el animal mostro total apatía por todos los enriquecedores, aislándose de manera tal que en el primer periodo toda su actividad fue postura pasiva (tasa 1) y en los tres restantes solo descanso (tasa 1). En todos los casos que el enriquecedor logró un estímulo en la locomoción también aumento el pacing, esto pone de manifiesto que esta locomoción solo fue parte para la alimentación y el resto al traslado por incomodidad, pudiéndose incorporar a las conductas negativas. Los enriquecedores en esta etapa tampoco lograron estimular la conducta de frote y olisqueo (tasa 0). El grooming se observó con baja frecuencia y solo con mayor tasa ante el estímulo de la "pelota con agujeros con comida" y "pelota móvil con símil ratón".

En la etapa posterior al enriquecimiento se destaca que el pacing aumento a tasas superiores a la presentada en las etapas anteriores, similar a lo observado en este animal en aislamiento. Esto difiere a lo reportado por Hurtado y col., (2015) en donde el pacing expresado por un *P. yaguarundi* macho en condiciones de intemperie se redujo luego del enriquecimiento ambiental. Probablemente el aumento del pacing se debió a la ausencia de los estímulos positivos logrados por los enriquecedores.

Para mayor visualización de las conductas observadas en yaguarundí en aislamiento (Tabla 19) e intemperie (Tabla 20), se realizó la Figura 96.

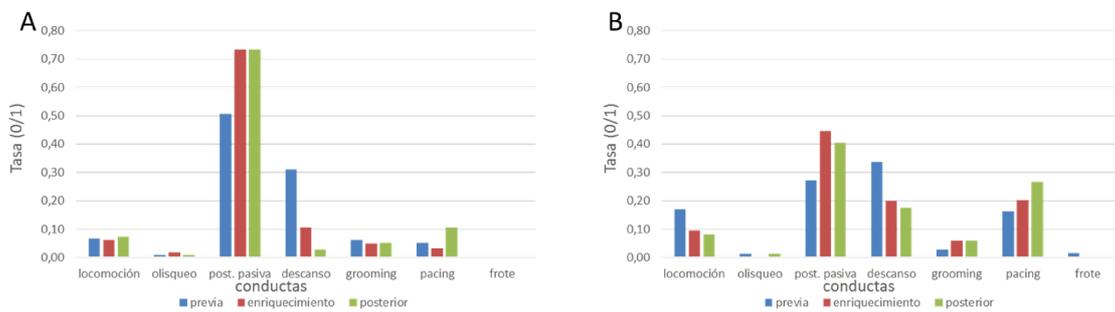


Figura 96. Tasa de presentación de las diferentes conductas observadas en yaguarundí con aislamiento (A) y sin aislamiento (B) en los días previos al enriquecimiento (columna celeste), durante el enriquecimiento (columna roja) y post enriquecimiento (columna verde).

En la Fig. 96 observamos que en este felino el enriquecimiento tuvo efecto disminuyendo conductas negativas en aislamiento, pero no en intemperie en la que se manifestaron con mayor frecuencia.

Las Tablas 21 (aislamiento) y 22 (intemperie) muestran los 3 grupos comportamentales originados de la unión de las conductas expresadas por el jaguarundi; grupos confeccionados de igual forma que se procedió en gato doméstico y montés.

Tabla 21. Frecuencias de observación de las diferentes conductas del yaguarundí agrupadas por tipo de estímulo en condiciones controladas.

	Conducta						
	loco	olis	post	desc	groo	pac	fro
ambiente	0,07	0,02	0,82	0,04	0,04	0,01	0,00
alimento	0,06	0,03	0,72	0,12	0,05	0,03	0,00
sensorial	0,07	0,02	0,74	0,09	0,05	0,03	0,00

Tabla 22. Frecuencias de observación de las diferentes conductas del yaguarundí agrupadas por tipo de estímulo a la intemperie.

	Conducta						
	loco	olis	post	desc	groo	pac	fro
ambiente	0,15	0,00	0,36	0,26	0,03	0,20	0,00
alimento	0,11	0,00	0,39	0,25	0,05	0,20	0,00
sensorial	0,09	0,00	0,46	0,19	0,06	0,20	0,00

En cuanto al frote en yaguarundí, cabe resaltar que la misma no se expresó ante los 3 grupos en las dos locaciones (Tablas 21 y 22). Entendiendo a éstas falta de respuesta como negativas ya que el frote acompañado del marcaje está descrito como una conducta natural de los felinos (Soriano y Navarro, 2005).

Para mejor visualización de las conductas expresadas por yaguarundí en condiciones de aislamiento, (Tabla 21) frente a enriquecedores ambientales, alimenticios y sensoriales, se realizó la Figura 97.

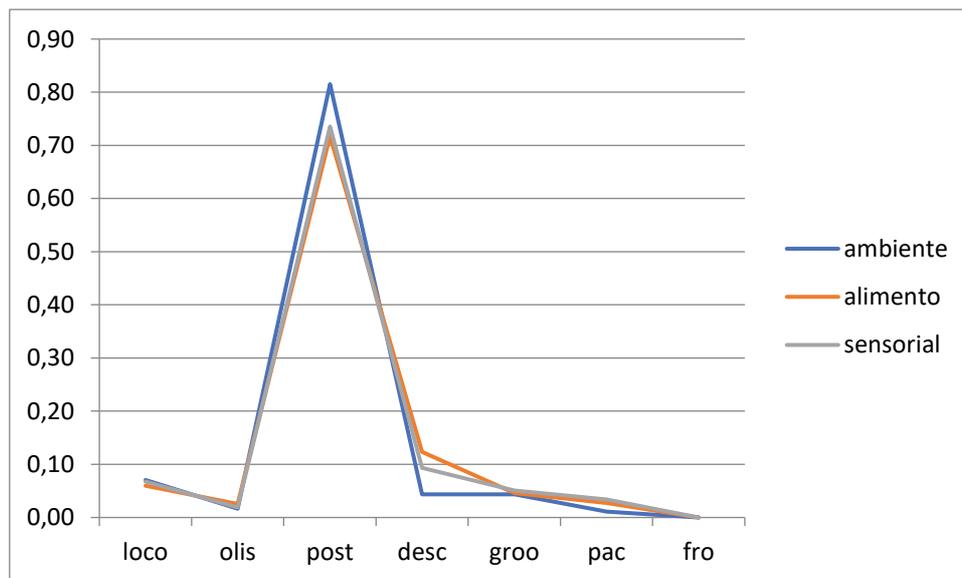


Figura 97. Tasa de presentación de las diferentes conductas observadas en yaguarundí, agrupadas como ambiente (línea azul), alimento (línea naranja) y sensorial (línea gris) con aislamiento.

Para mejor visualización de las conductas expresadas por yaguarundí en la Tabla 22 en intemperie frente a enriquecedores ambientales, alimenticios y sensoriales, se realizó la Figura 98.

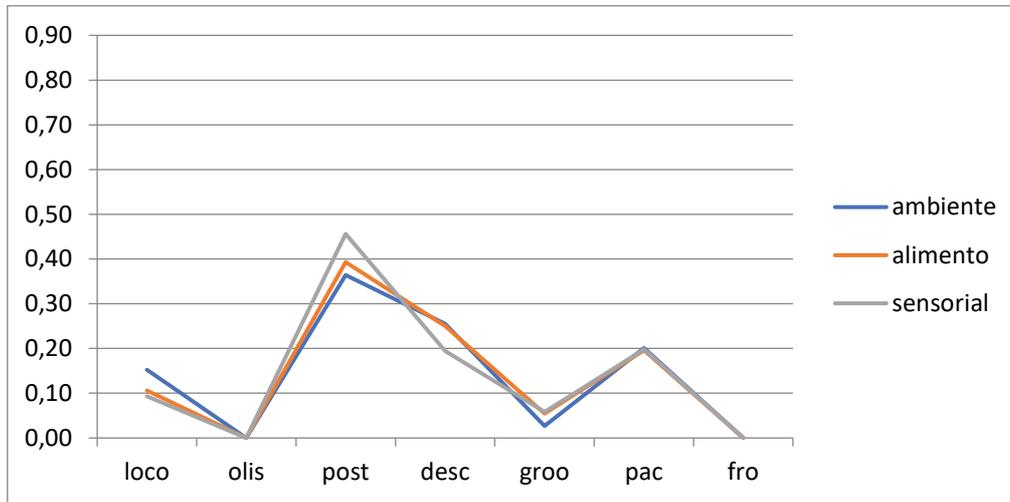


Figura 98. Tasa de presentación de las diferentes conductas observadas en yaguarundí, agrupadas como ambiente (línea azul), alimento (línea naranja) y sensorial (línea gris) sin aislamiento.

Se destaca en las Figuras 97 y 98 que las conductas exhibidas fueron similares en los 3 enriquecedores, siendo más notorias las ambientales en la etapa con aislamiento mientras que éstas fueron menores en la fase sin aislamiento, siendo en ésta etapa al aire libre donde las conductas sensoriales cobraron mayor notoriedad con respecto a las inherentes al alimento y ambientales. El comportamiento exhibido fue similar con casi el mismo patrón entre ellos y en los dos ambientes (con y sin aislamiento) donde prácticamente fue igual. La postura pasiva expresada por éste felino en el ambiente sin aislamiento fue inferior, el pero el descanso y el pacing mayor para los tres grupos de enriquecedores, concordando con estudios observacionales de Hurtado y col. (2015) en que los machos de ésta especie silvestres cautivos en exteriores, manifestaron mayor actividad de pacing. Éste "pacing", posiblemente pueda deberse a la ausencia de búsqueda y caza de su presa o a la sensación de encierro ante un ambiente reducido (Saldarriaga, 2006). No se registraron vocalizaciones durante el pacing por lo que indicaría que el felino durante esa actividad no presentaba ningún problema médico subyacente, como enfermedad laríngea, hipertensión o hipertiroidismo o doloroso como una obstrucción en el tracto urinario. Las conductas anómalas de descanso (o quietud) permanente, lamido constante y maullido sin motivo no se evidenciaron.

En nuestros experimentos, *Puma yagouaroundi*, presentó una reducción en conductas exploratorias, en contraste con estudios previos, aunque en otras especies felinas, que han demostrado que el impacto del protocolo de enriquecimiento aumentaría la frecuencia de estos comportamientos (Bashaw y col., 2003; Skibiell y col., 2007; Castillo-Guevara y col., 2012). Nuestro protocolo de enriquecimiento (Tabla 19 y 20) no pudo estimular conductas exploratorias en este macho de yaguarundí. Aunque hubo una reducción de comportamientos inactivos y estereotipias mientras que los comportamientos activos aumentaron. Algo similar a lo ocurrido en nuestro yaguarundí, fué reportado por Sena y col. (2018) en un macho de Ocelote ante similares protocolo de enriquecimiento.

A diferencia de los resultados reportados por Mason (1991) en grandes felinos exóticos y Viscarra (2010) en jaguares (*P. onca*) en que lo alimenticio fue el que presentó mayor frecuencia de comportamientos y menor fue el grupo sensorial, en nuestros estudios la respuesta a los enriquecedores ambientales fueron superiores en confinamiento en yaguarundí y gato montés, seguido por sensoriales y alimenticios, mientras que sin aislamiento se respondió mayormente a lo sensorial en yaguarundí similar a lo ocurrido para gato doméstico en confinamiento coincidente con lo publicado por Griffith y col. (2000) seguido por alimenticio y ambiental. Cabe resaltar que no hubo diferencias significativas en los gatos monteses tanto en aislamiento como sin él siendo encabezado por los comportamientos ambientales, sensoriales y alimenticios respectivamente. Estrada y Parra (2007) expresan que en grandes felinos el menor interés por el alimento puede ser debido a la falta de estímulo ya que el suministro facilitado del alimento colocado en el suelo acostumbra al animal a pasar más tiempo lejos de su entorno de caza habitual y lo cual podría estar limitando las habilidades que en vida libre el animal requeriría para obtener el alimento, por ello se recomienda que no se continúe con esta práctica como menciona McLearn (1992).

No se detectaron diferencias significativas entre los grupos de enriquecedores por lo que se concluyó que el conjunto de enriquecedores es aceptado por las 3 especies estudiadas. Evaluando los días previos a la implementación de los enriquecedores se observó que en los primeros días de implementación del mismo se detectaron fluctuaciones conductuales, observándose picos altos de comportamientos nuevos que demuestran mayor actividad motora lo que se traduce en que los animales se ejerciten más y, por ende, mantengan una mejor condición física (McLearn, 1992).

Los estudios de Machado y Genaro (2010) mostraron que los gatos domésticos que viven en ambientes restringidos son muy receptivos a situaciones nuevas y necesitan mucho tiempo para aprender sobre un nuevo objeto o ambiente. Las respuestas más intensas se registraron en individuos que vivían en ambientes más pobres, debido a que no tenían nada a lo que dirigir su motivación para explorar. Dichas afirmaciones pudieron ser observadas en nuestros experimentos en las tres especies, aunque con diferente grado de respuesta.

El efecto de ambientes enriquecidos comparados con ambientes pobres para animales cautivos ha sido tema de varios estudios (IWEC, 2018), los cuales han mostrado que el enriquecimiento ambiental reduce la inactividad evitando los comportamientos anormales y neuróticos, reduciendo el estrés ocasionado por patologías asociadas al cautiverio como son las enfermedades carenciales y/o promovidas por la restricción del espacio físico, mientras incrementa los comportamientos naturales específicos de la especie, las interacciones sociales y la actividad física (Sena y col., 2018).

La disminución de comportamientos repetitivos anormales o estereotipias en felinos cautivos representa uno de los principales retos para los zoológicos alrededor del planeta. Por ejemplo, Mellen y col. (2001) censaron felinos en 8 zoológicos en Estados Unidos obteniendo datos para 55 individuos que señalan la presencia de comportamientos estereotipados. Tarou y col. (2005) encontraron mediante la aplicación de cuestionarios a 48 zoológicos albergando 440 felinos, que el 13.2% desplegaban estereotipias. Valores similares de prevalencia de estereotipias en distintos taxa albergados por al menos 200 zoológicos alrededor del mundo, son reportados en una revisión realizada por Mason y col. (2007). Sumado a lo antes expresado, y sin olvidar que muchos de estos centros de fauna son visitados por personas que quieren ver felinos y que éstos tienden naturalmente a estar en gran parte inactivos y a responder poco (o nada) a las molestias de los visitantes, debemos resaltar que los visitantes influyen en el comportamiento animal y el comportamiento animal influye en el interés del visitante (Margulis y col., 2003). Dado este contexto, y considerando que uno de los objetivos principales de cualquier zoológico es ofrecer un ambiente adecuado al animal cautivo promoviendo en lo posible sus comportamientos naturales (WAZA, 2005), prácticas relacionadas a lograr esto son fundamentales; y es aquí donde el enriquecimiento ambiental juega un papel importante.

Estudios sobre enriquecimiento ambiental en felinos cautivos han sido realizados particularmente en zoológicos de Estados Unidos (por ejemplo, Skibiel y col., 2007). Sin embargo, en Argentina esta práctica aún está por desarrollarse y nunca se hizo en condiciones de cuarentena u hospitalización como en nuestro estudio (Sciabarrasi y col., 2020). Granda-Serrano y Romo-Graniel (2004) mediante filmaciones a jaguares del zoológico de Tabasco, evaluó el efecto del enriquecimiento (ocupativo, alimenticio y sensorial) aun después de su aplicación, encontraron que, durante la aplicación de esta práctica, los comportamientos normales aumentaron y las estereotipias disminuyeron. Similarmente, al ser retirado el enriquecimiento las estereotipias regresaron al valor de la etapa inicial. Nuestros resultados coinciden con lo encontrado por estas autoras y los datos de ambos estudios sugieren la necesidad de que la aplicación del enriquecimiento debe ser continua.

En un ambiente natural e independientemente de si son diurnos, nocturnos o crepusculares, ésta descrito que los pequeños felinos invierten gran parte de su tiempo en actividades de búsqueda y consumo de alimento que varía entre el 36% y el 60% diario según la época del año (Aprile y Bertonatti, 1996). La alimentación en cautiverio mediante métodos simples de suministro de alimentos favorece la aparición de conductas anómalas y la pérdida de hábitos indispensables para la supervivencia como el acto exploratorio de búsqueda y la caza (Mason, 1991).

En cuanto a los signos orgánicos del estrés (Medrano, 2008) como temblores, jadeos, midriasis, pasar la lengua sobre sus labios y traga saliva y en donde además puede haber episodios de diarrea o vómitos, no fueron evidenciados en nuestro estudio, como tampoco los signos comportamentales de irritabilidad o suma agresividad, adopción de una postura con el rabo caído y las orejas hacia atrás, el estar siempre alertas y reaccionar al mínimo estímulo, moviéndose cautelosamente, como dudando y haciendo numerosas paradas. Tampoco, se evidenciaron otras patologías descriptas como la alopecia por lamido o cistitis idiopática.

En todo el período de enriquecimiento, en las tres especies, no se alteró el consumo de alimentos y sus aspectos fueron deseables ya que no hubo lamido constantemente (ya que el lamido por estrés no tiene efecto en el aseo). Tampoco hubo maullido constante que podría significar dolor, molestia o depresión (en los gatos adultos) descrito por Fermo y col. (2019).

Los enriquecimientos evitaron la aparición de casi todas las conductas anómalas en nuestros felinos. La única conducta anormal presentada en nuestro estudio fue el pacing ya que otra conducta estereotipada como la automutilación descrita por Estrada y Parra (2007) en felinos cautivos de otras especies no se reportó. En líneas generales, la baja disminución del “pacing” se debe a que ésta es la conducta más difícil de corregir en felinos en cautiverio (Montes, 2010) y a la vez la más típica de observar en felinos cautivos en espacios reducidos como los de nuestro estudio (Griffith y col., 2000). Además, con el transcurso de los días con enriquecimiento se observó el incremento de otras actividades no específicas, como el de beber más seguida agua y curiosear. Pero el más importante logro ocurrió en *L. geoffroyi*; ya que aparte de reducir las conductas anómalas sucedió la interacción de ambos, no se sabe si en vida silvestre ocurre lo mismo porque se prevé que son de comportamiento solitario (García-Perea, 1994) y además apareció una conducta de juego como tirarse y girar en el piso, muy parecida a reportado por Bruno (2017) para los gatos domésticos. Este avance en el bienestar de los individuos se debió a la respuesta de la mayoría de enriquecimientos proveídos.

La sensibilidad de los gatos a su entorno y sus respuestas a los estímulos amenazantes han sido estudiado durante décadas (Darwin, 1872). Las respuestas autonómicas a los estímulos amenazantes, que son esenciales para la supervivencia del gato doméstico, pueden volverse perjudiciales si se mantienen durante períodos prolongados (Masserman, 1950). Carlstead y col., (1993) informaron los efectos de enjaulamiento y estrés en los parámetros fisiológicos y comportamiento de felinos sanos, donde encontraron que manipulaciones diarias impredecibles, cuidadores desconocidos u horarios de alimentación alterados resultaron en aumento de las concentraciones de cortisol en orina, aumento sensibilidad suprarrenal a la hormona adrenocorticotrópica, y disminución de la sensibilidad pituitaria a la hormona luteinizante.

Aunque existen muchas definiciones de estrés, las respuestas al estrés son el resultado de al menos 3 componentes: el estresor, ya sea físico (ambiental) o social (territorial); composición genética del animal; y experiencias previas del animal Griffith y col. (2000). Los resultados del presente estudio sugirieron que la colocación en una jaula puede dar lugar a signos de estrés en algunos felinos, donde esta respuesta puede ser causada por una combinación de miedo, encierro y novedad del entorno.

Debido al tamaño pequeño de la muestra, nosotros no analizamos diferencias individuales en las conductas estereotipadas, sin embargo, al analizar a los nueve felinos juntos, nuestros resultados reflejan diferencias estadísticamente significativas en la reducción de las conductas negativas y aumentando las tasas de las conductas activas después de aplicar el enriquecimiento ambiental dependiendo del grado de silvestría de los individuos.

Los programas de enriquecimiento ambiental deberían buscar mejorar la calidad de vida todos los individuos en cautiverio, tratando de lograr: el aumentar la diversidad de comportamientos, reducir la frecuencia de comportamientos anormales, aumentar conductas naturales de la especie, aumentar la interacción del animal con ambiente, pero deben aplicarse periódicamente y siempre que necesario modificado para proporcionar novedad para los animales y así, generar y proporcionar 5 libertades del bienestar animal.

Es posible verificar el éxito de un programa de enriquecimiento, registrando la reducción en la frecuencia de comportamientos anómalos (Mendoza, 2003; Funes y col., 2005; Gómez y col., 2005; Sena y col., 2018 y Vallines y col., 2005; Chan y col., 2025). Es así, que nuestro estudio muestra que la aplicación de un programa de enriquecimiento relativamente económico y fácil de administrar como el utilizado, puede tener efectos positivos en la promoción de comportamientos normales y la reducción de estereotipias en espacios pequeños como cuarentenas o situaciones de hospitalización, sumando de esta forma una herramienta a los planteamientos de la Sociedad Mundial para la Protección Animal (WSPA, 2002) para con el bienestar animal.

Sin embargo, es necesario llevar a cabo más observaciones sobre los comportamientos de los felinos en estudio y analizar las variaciones individuales de estos comportamientos con referencia a esfuerzos de enriquecimiento durante períodos de tiempo más prolongados.

V. CONCLUSIONES

V. CONCLUSIONES

A partir del trabajo realizado y los resultados obtenidos, los objetivos propuestos al inicio de la investigación fueron alcanzados y se llegó a las siguientes conclusiones:

- En las especies de felinos estudiadas sujetas a la variación natural del ciclo luz oscuridad se evidencia organización temporal donde la actividad-reposo se ajustó a ritmos diarios.
- En condiciones naturales, las señales ambientales permitieron que el período y la fase del ritmo biológico se ajusten a cada día.
- En condiciones de cautiverio bajo un ciclo natural de luz-oscuridad (fotoperiodo natural) y temperatura ambiental suave, característica de los equinoccios las variaciones cronobiológicas diarias e individuales de actividad reposo mostraron un patrón bien definido de actividad locomotora **crepuscular** para *Felis catus* (gato doméstico), *Puma concolor* (puma), *Leopardus colocolo* (gato del pajonal), **diurna** para *Panthera onca* (yaguareté), *Puma yaguarundi* (jaguarundi) y **nocturna** para *Leopardus pardalis* (ocelote), *Leopardus tigrinus* (tigrina), *Leopardus geoffroyi* (gato montés), *Leopardus wiedii* (margay).
- En términos de acrofase margay, gato montés y puma la tuvieron poco después de la medianoche, gato doméstico y gato del pajonal poco después del amanecer, jaguarundi y yaguareté alrededor del mediodía y tigrina con ocelote temprano en la noche.
- La robustez de las diversas especies no fue tan marcada como las de la acrofase siendo la menor robustez en yaguareté, mientras que la mayor robustez se observó en el jaguarundi.
- La diurnalidad estuvo estrechamente correlacionada con las variaciones en la acrofase expresada en términos de horas desde la puesta del sol siendo las especies más diurnas jaguarundi y yaguareté, la más nocturna (menos diurnas) el margay y el resto de las especies exhibieron patrones intermedios.
- Los ritmos biológicos de *Felis catus*, *Leopardus geoffroyi* y *Puma yaguarundi* continúan expresándose en condiciones de libre curso (en ausencia de señales fóticas), por ende, son la expresión de relojes biológicos endógenos.

- En condiciones de libre curso, existió un rango de variación en el período entre individuos debido a la ausencia del fenómeno geofísico que actúa como sincronizador. Por tal motivo, después de varios ciclos, los sujetos se desincronizan entre sí, aunque para cada individuo el período en oscilación espontánea podría ser preciso.
- Los ritmos en libre curso de los felinos, presentaron una periodicidad y relación de fase similar a la de los individuos expuestos a fotoperíodo LO 12:12, demostrando la existencia de fuertes mecanismos de acople interno (orden temporal interno) siendo independiente de señales ambientales.
- La especie *Felis catus* se expresó como una especie crepuscular, con marcada actividad nocturna; *Leopardus geoffroyi* se comportó como una especie nocturna con una marcada actividad anticipatoria y *Puma yaguarundi*, a diferencia de otras especies se comportó de forma diurna. Las tres especies antes mencionadas mostraron un marcapaso circadiano endógeno con plasticidad que les permitió su rápida resincronización tras la inversión del ciclo LO y entrar en libre curso (LL:OO).
- El enriquecimiento ambiental produce cambios en las conductas de *Felis catus*, *Leopardus geoffroyi* y *Puma yaguarundi*.
- El grado de silvestría de la especie condiciona los efectos en las conductas positivas y las estereotipadas producidos por el enriquecimiento ambiental. En *Felis catus* el incremento del bienestar de los individuos se debió a la respuesta positiva de esta especie a la mayoría de los enriquecedores ofrecidos. Los *Leopardus geoffroyi* se vieron más afectados por el ambiente mostrando mayor bienestar en aislamiento que en intemperie. El enriquecimiento en esta especie fue efectivo para disminuir conductas negativas y mitigar los efectos del ambiente y antropogénicos. El *Puma yaguarundi* exhibió dificultad de comportamiento frente al cautiverio, exacerbadas en intemperie. Por lo que, en *Puma yaguarundi*, el enriquecimiento tuvo efecto disminuyendo conductas negativas en aislamiento, pero no en intemperie en la que se manifestaron con mayor frecuencia.
- Estrategias adecuadas y continuas de enriquecimiento ambiental en espacios reducidos (cuarentenas, sitios de hospitalización, etc.) previenen alteraciones en

el bienestar, como se ha demostrado y cuantificado en los especímenes estudiados, tanto silvestres como domésticos.

La actividad registrada en los felinos estudiados coincide con la reportada en vida silvestre por autores antes mencionados, sugiriendo que los animales monitoreados en este trabajo presentaban un patrón rítmico de actividad coincidente con el expresado por estas especies en la naturaleza.

Los resultados obtenidos en esta tesis, aportan datos para comprender los fenómenos orgánicos, desde la adaptación de organismos a las temporizaciones impuestas por el ambiente, lo cual resulta de gran interés. Los comportamientos adaptativos, expresados en nuestros estudios, a modo de recomendaciones, deben tomarse en consideración como herramienta práctica para ayudar a los centros que albergan animales silvestres a brindar un cuidado adecuado para estas especies. Por último, son necesarios más estudios, sobre variaciones cronobiológicas en felinos, tanto en condiciones silvestres, como bajo cuidado humano, asimismo, sobre el impacto del cautiverio en el comportamiento, la cronofarmacología, las cronopatología, la cronomedicina, el ritmo circadiano y por ende el bienestar de estos.

VI. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

VI. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Acosta G, y Lucherini M. 2008. *Leopardus guigna*. In, UICN 2010 Red List of Threatened Species. Versión 2010.4. www.uicnredlist.org

Acosta-Jamett G, Simonetti J, Bustamante R, Dunstone N. 2003. Metapopulation approach to assess survival of *Oncifelis guigna* in fragmented forests of central Chile, a theoretical model. *Mastozoología Neotropical* 10(2), 217-229.

Alados C. 1985. Etograma de *Gazella dorcas*. Doñana Acta Vertebrata. 12, 105-122.

Alexandre-Pires, G., Mateus, L., Martins, C., Ferreira-Dias, G. 2012. Seasonal changes in testes vascularisation in the domestic cat (*Felis domesticus*): evaluation of microvasculature, angiogenic activity, and endothelial cell expression. *Anat. Res. Int.* 2012, 1-10.

Almeida RT. 2000. Evaluando y valorizando las áreas silvestres protegidas para la conservación del yaguararé en Mesoamérica. Costa Rica. Área de Conservación la amistad-Pacífico. ACLA-P/INBio. 25pp.

Albanesi SA, Jayat, JP, Brown AD. 2016. Patrones de actividad de mamíferos de medio y gran porte en el pedemonte de Yungas del noroeste argentino. *Mastozoología Neotropical*, 23(2), 335-358, Mendoza, Argentina.

Amélia A, Silva B. 1997. Aspectos metodológicos de la cronobiología. En, *Cronobiología. Principios y aplicaciones*. Ed. Universidad de Buenos Aires, Argentina. pp. 236-261.

American Association of Medical Chronobiology and Chronotherapeutics. 2000. Glossary of Terms in Chronobiology and Chronotherapeutics. [Available from, <http://www.aamcc.net/glossary.htm>].

Aprile G, Bertonatti C. 1996. Manual sobre rehabilitación de fauna. Bol.Téc. N° 31, FVSA, Buenos Aires, Argentina.

Aranda A, Sánchez-Cordero V. 1996. Prey spectra of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in tropical forest of México. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 31, 65-67.

Aranda M. 2000. Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. CONABIO-Instituto de Ecología. A. C. Xalapa, Veracruz, México. 212 p.

Arendt J. 1995. Melatonin and the mammalian pineal gland. London. Chapman and Hall.

Aschoff J. 1960. Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. Cols Spring Harbo Symp. Quant. Biol., 25, 11-28.

Aschoff J. 1962. Spontane lokomotorische Aktivitat. Handbuch der Zoologic, 8. Band, 30. Lieferung, I 11 Tell 1-84.

Aschoff J. 1981. Annual rhythms in man. En, Handbook of behavioral Neurobiology-Biological rhytms, vol .4. J. Aschoff (ed.) New York, Plenum Press, pp. 475-487.

Aschoff J, Heiss A. 1972. Advances in climatic physiology. Tokyo, Igaku Shoin. Thermal conductance in man, its dependence on time of day and on ambient temperature; pp. 1334–1364.

Ávila-Nájera DM, Chávez C, Lazcano-Barrero MA, Mendoza GD Pérez-Elizalde S. 2016. Traslape en patrones de actividad entre grandes felinos y sus principales presas en el norte de Quintana Roo, México. THERYA, 2016, Vol. 7 (3): 439-448.

Ayala G, Viscarra E, Wallace R. 2010. Densidad y patrones de actividad del Ocelote (*Leopardus pardalis*) en Río Hondo, Parque Natural y área de manejo integrado Madidi, La Paz, Bolivia. Boletín ecológico y conservación ambiental 28,119- 129.

Azevedo FC. 1996. Notes on the behavior of the margay *Felis wiedii* (Schinz, 1981) (Carnivora, Felidae), in the Brazilian Atlantic Forest, Journal Mammalia, tomo 60 N°2, Brasilia, Brasil. 325-328 PP. BISBAL, F.J. 1986. Food habits of some Neotropical Carnivores in Venezuela (Mammalia, Carnivora), Mammalia 50, and 329-340.

Bárcenas HV. 2010. Abundancia y dieta del lince (*Lynx rufus*) en seis localidades de México. Tesis. Maestría en Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología, UNAM. 78 p.

Barratt DG. 1997. Home range size, habitat utilisation and movement patterns of suburban and farm cats *Felis catus*. Ecography 20, 271–280.

Bashaw MJ, Bloomsmith MA, Marr MJ, Maple TL. 2003. To hunt or not to hunt? A feeding enrichment experiment with captive large felids. Zoo Biology 22: 189–198.

Batista RIG, Nogueira SC. 2002. Estudos padres comportamentais do boto-cinza *Sotalia fluviatilis* no litoral de Ilhéus-ba Brasil. p. 464. XXVI Congresso Brasileiro de Zoologia, A Zoologia e os Ecossistemas Costeiros, de 17 a 22 de fevereiro de 2002. Sociedade Brasileira de Zoologia. Itajai – Santa Catarina, Brasil.

Beier P, Choate D, Barrett RH. 1995. Movement patterns of mountain lions during different behaviors. Journal of Mammalogy 76, 1056-1070.

Benedix JH. 1994. A predictable pattern of daily activity by the pocket gopher *Geomys bursarius*. Animal Behavior 48, 501-509.

Bertolucci C, Giannetto C, Fazio F, Piccione G. 2008. Seasonal Variations in Daily Rhythms of Activity in Athletic Horses. *Animal* [Internet]. Two, 1055–1060. Available from, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22443706>.

Bertonatti C, Aprile G. 2002. Gato Margay. *Nuestro Libro Rojo*, 76. Vida Silvestre. N° 79, 33-34. Buenos Aires, Argentina.

Betes de Toro M. 1994. Clinical chronopharmacology, Principles and therapeutic uses. [Cronofarmacología clínica, principios y aplicaciones terapéuticas] *Medicina Clínica*, 102(4), 150-155.

Beresca A. 2014. Enriquecimiento ambiental. En: Cubas Z (ed). *Tratado de animais selvagens*. Brazil: Roca. p 63-73.

Bingham C, Cornelissen G, Halberg E, Halberg F. 1984. Testing period for single cosinor, extent of human 24 h cardiovascular synchronization on ordinary routine. *Chronobiologia* 11, 263-274. *Biol.* 35, 205-210.

Boggio JC. 1993. Estudio cronofarmacocinético del acetato de ciproterona en el conejo. Editorial Universidad Complutense de Madrid. ISBN 84-8466-418x. Madrid. Pp 204.

Blottner S, Jewgenow K. 2007. Moderate seasonality in testis function of domestic cat. *Reprod. Domest. Anim.* 42, 536–540.

Boulos Z, Terman M. 1980. Food availability and daily biological rhythms. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 4, 119-131.

Bradshaw WE, Holzapfel CM. 2010. Light, time, and the physiology of biotic response to rapid climate change in animals. *Annu Rev Physiol* 72, 147-166.

Bradshaw J. 2013. *En la Mente de un Gato*. RBA Libros, S.A. Cód. SAP, OEBO 466. Barcelona, España. ISBN 9788490069394.

Brady J. 1981. Behavioral rhythms in invertebrates. In, Aschoff J. (Ed.) *Handbook of Behavioral Neurobiology*. Vol. 4, Biological Rhythms. New York, Plenum. pp. 125-144.

Brodie JF. 2009. Is research effort allocated efficiently for conservation? Felidae as a global case study. *Biodiversity and Conservation*. Vol. 18. 11, 2927-2939 pp.

Bruguerolle B, Lemmer, B. 1993. Recent advances in chronopharmacokinetics, Methodological problems. *Life Sciences*, 52(23), 1809-1824.

Bruguerolle B, Levi F, Arnaud C, Bouvenot G, Mechkouri M, Vannetzel JM, Toutou Y. 1986. Alteration of physiologic circadian time structure of six plasma proteins in patients with advanced cancer. *Ann. Rev. Chronopharmacol.* 3, 207-210.

Bruno R. 2017. *Miau*. Ed. Buenos Aires. Grijalbo. 160 p.

Brussel T, Theissen JL, Vigfusson G, Lunkenheimer PP, Van Aken H, Lawin P. 1989. Hemodynamic and cardiodynamic effects of propofol and etomidate, Negative inotropic properties of propofol. *Anesthesia and Analgesia*, 69(1), 35-40.

Buhr E, Takahashi J. 2013. Molecular Components of the Mammalian Circadian Clock. In, Kramer A, Merrow M, editors. *Circadian Clocks. Handbook of Experimental Pharmacology*. 217, Springer Berlin Heidelberg. p. 3-27.

Buhr ED, Yoo SH, Takahashi JS. 2010. Temperature as a universal resetting cue for mammalian circadian oscillators. *Science*; 330 (6002): 379-85. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1195262>

Bump L. 1997. Proyecto de enriquecimiento en el Audubon Zoo. The shape of enrichment, Inc. San Diego, CA. 8 p.

Burdick NC, Carroll JA, Dailey JW, Randel RD, Falkenberg SM, Schmidt TB. 2012. Development of a self-contained, indwelling vaginal temperature probe for use in cattle research. *J Therm Biol*. 37,339–343.

Burgoon PW, Boulant JA. 2001. Temperature-sensitive properties of rat suprachiasmatic nucleus neurons. *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol*. 281, R706–R715.

Buttner D. 1992. Social influences on the circadian rhythm of locomotor activity and food intake of guinea pigs. *J. Interdiscipl. Cycle Res.*, 23,100-112.

Cadorniga R. 1990. Cronofarmacocinética. Implicaciones Terapéuticas. *Anales Real Academia de Medicina Tomo CVII*, 185-214.

Canapuccia A. 2007. Selection of waterbirds by Geoffroy's cat, effects of prey abundance size and distance. *Mammalian Biology*. Vol. 72 (3), 163-173. Berlín, Alemania.

Cardinali DP. 1981. Hormone effects on the pineal gland. En, *The pineal gland- Anatomy and biochemistry*, vol. I R.J. Reiter (Ed), Boca Raton, FA, CRC press, pp.243-272.

Cardoniga R. 1990. Cronofarmacocinética. Implicaciones terapéuticas. *Anales Real Academia de Medicina Tomo CVII*, 185-214.

Carlstead K. 1996. Effects of captivity on the behaviour of wild mammals. En, D. G, Kleiman, M. E. Allen, K. V. Thompson y S. Lumpkin (eds.), *Wild Mammals in Captivity*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 317-333.

Carlstead K, Brown JL, Strawn W. 1993. Behavioral and physiological correlates of stress in laboratory cats. *Appl Anim Behav Sci*; 38:143–158.

Carothers JH, Jaksic FM. 1984. Time as a niche difference, the role of interference competition. *Oikos* 42, 403-406.

Castillo-Guevara C, Unda-Harp K, Lara C, Serio-Silva JC. 2012. Enriquecimiento ambiental y su efecto em la exhibición de comportamientos estereotipados em jaguares (*Panthera onca*) del Parque zoológico “Yaguar Xoo”, OAXACA. *Acta Zoológica Mexicana* 28: 365–377.

Castro-Pastene C, González C, Carrasco H, Soto-Gamboa, M. 2021. Records of different habitats used by the Colo-Colo (*Leopardus colocolo colocolo*) Molina 1782, in Central Chile. *Gayana (Concepción)*, 85(1), 84-89. <https://dx.doi.org/10.4067/S0717-65382021000100084>

Cerutti RD, Giannetto C, Scaglione MC, Sciabarrasi AA, Fazio F, Piccione G. 2021. Interspecies comparison of daily total locomotor activity between maned wolves (*Chrysocyon brachyurus*) and domestic dogs (*Canis familiaris*) maintained in captivity. *J. Vet. Behav.* 43, 24–27.

Cerutti RD, Rizzo M, Alberghina D, Scaglione MC, Piccione G. 2019. Locomotor activity patterns of domestic cat (*Felis silvestris catus*) modulated by different light/dark cycles. *Journal Biological Rhythm Research*. Volume 50(6), 838-844. <https://doi.org/10.1080/09291016.2018.1499372>

Cerutti RD, Scaglione MC, Sciabarrasi AA, Molina MD, Marín DM. 2014. Actividad reposo en canidos sudamericanos. *Revista UNLaR CIENCIA*. 1(1) 12-15. <https://revistaelectronica.unlar.edu.ar/index.php/unlarciencia/issue/view/27>

Cerutti RD, Scaglione MC, Sciabarrasi AA, Piccione G, Pennisi M, Giannetto C. 2022. Role of light/dark schedules on daily pattern of total locomotor activity in wild and domestic felids. *Journal of Veterinary Behavior*, 50, 30–35. <https://doi.org/10.1016/j.jveb.2022.02.001>

Cerutti RD. 2007. Establecimiento de la ritmicidad biológica y su sincronización con los eventos ambientales en bovinos. Facultad de Ciencias Veterinarias, UNR, tesis doctoral.

Chan TY, Khong HYC, McWhorter TJ, Fernandez EJ. 2025. Feline flourish: A scoping review of enrichment effects on zoo-housed felids. *Applied Animal Behaviour Science*, Volume 286, 106620. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2025.106620>.

Chávez C, Ceballos G. 2006. El Yaguareté Mexicano en el Siglo XXI, Situación Actual y Manejo. CONABIO-Alianza WWF/Telcel-Universidad Nacional Autónoma de México-SEMARNAT-Corredor Biológico Mesoamericano.

Chebez JC. 2008. Los que se van. Tomo 3. Mamíferos. Ed. Albatros. Buenos Aires. Argentina.

CITES 2007. Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. Apendices I y III. International Environment House. Chemin des Anémones. CH-1219 Châtelaine, Geneva. Switzerland.

CITES 2017. Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. Apendices I, II y III. Ginebra, Suiza. <http://www.cites.org>.

Cloudsley-Thompson J. 1961. Adaptive functions of circadian rhythms. Cold Spring Harb Symp Quant Biol. 25 (1), 345-355.

Córdova-Rojas WM, Iannacone-Oliver J. 2011. Enriquecimiento Ambiental para la disminución de conductas anómalas en el “Gato Montes” *Leopardus colocolo* (Molina, 1782) (Carnivora, Felidae) en un Zoológico de Lima, Perú. Rev. Cs. Vol. VIII, 17-37.

Cornélissen G, Halberg F, Stebbings F, Halberg E, Carandente F, Bartholome H. 1980. Chronobiometry with pocket calculators and computer systems. La Ricerca Clin. Lab. 10,333-385.

Corominas A. 2004. General introduction to clinical chronobiology and the therapeutic manipulation of biological rhythms. Med Clin (Barc), 10; 123(6), 230-5.

Cossins AR, Bowler K. 1987. Temperature Biology of Animals. London, Chapman y Hall. pp 339.

Costas EJ, Martínez P, López R. 1989. Cronocarcinología. Poniendo en hora los relojes biológicos, los peculiares casos de los espermatozoides y las artemias. Ed. Fundación Científica de la Asociación Española contra el cáncer. Madrid. pp 224.

Cove MV, Gardner B, Simons TR, Kays R, O'Connell AF. 2018. Free-ranging domestic cats (*Felis catus*) on public lands, estimating density, activity, and diet in the Florida Keys. Biol Invasions 20(2), 333-344.

Craigie ID, Baillie JEM, Balmford A, Carbone C, Collen B, Green RE, Hutton JM. 2010. Large mammal population declines in Africa's protected areas. Biological Conservation 143, 2221–2228.

Crawshaw PG. 1989. Notes on Ocelote Movement and activity in the Pantanal region, Brazil. Journal Biotropica tomo 6 N°21 Brasilia, Brasil. 377-379 PP.

Crawshaw P, Quigley H. 1989. Notes on ocelot movement and activity in the Pantanal Region, Brazil. *Biotropica*. Vol. 21 (4), 337-379. Zurich (Suiza), Association of Tropical Biology and Conservation.

Crawshaw PG, Quigley H. 1991. Jaguar spacing, activity and habitat use in a seasonally flooded environment in Brazil. *Journal of Zoology*, 223, 357-370.

Cromer P. 2000. Comportamiento de *Leopardus wiedii* en cautiverio en el Zoológico de Ottawa Canadá. Museo de Historia Natural de Canadá. 8 pp.

Crowell D. 2001. Update on Understanding Cat Social Organization and Communication. Proceedings of the 138th AVMA Convention.

Crowley M, Bovee J. 1980. Social Synchronization of circadian rhythms in deer mice (*Peromyscus maniculatus*), *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 7, 99-105.

Cuatrecasas F. 2011. Hablemos de gatos. Lulu ed. p. 46. ISBN 9781291274431.

Cuéllar E, Noss, AJ. 2003. Mamíferos del Chaco y la Chiquitanía de Santa Cruz, Editorial FAN. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.

Cuellar E, Maffei L, Arispe R, Noss, A. 2006. Geoffroy's cats at the northern limit of their range, Activity patterns and density estimates from camera trapping in Bolivian dry forests. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 41,169-177.

Cugini P, Lucia P, Murano G, Di Palma L, Battisti P, Cogliati A. 1988. Cronobiología per la medicina, principi e metodologia. *Agg. Med.* 12, 1988, 675-685.

Czeisler C. 1978. Human circadian physiology. Internal organization of temperature, sleep-wake, and neuroendocrine rhythms monitored in an environment free of time cues. California, Stanford University, tesis de doctorado.

Czeisler C, Weitzman ED, Moore-Ede MC, Zimmerman JC, Knauer, RS. 1980. Human sleep, its duration and organization depend on its circadian phase. *Science*, 210, 1264-1267.

Daan S, Pittendrigh CS. 1976. A functional analysis of circadian pacemakers in nocturnal rodents. I. The stability and lability of spontaneous frequency. *J. Comp. Physiol.* 106A, 223-253.

Dards JL. 1979. The population ecology of feral cats (*Felis catus* L.) in Portsmouth Dockyard. Ph.D. thesis, University of Bradford.

Darelum F, Somers M, Kunkel K, Cameron E. 2008. The potential for Large Carnivores to act as Biodiversity Surrogates in Southern Africa. *Biodivers Conserv.* 17, 2939-2949 pp.

Darwin C. 1872. The expression of the emotions in man and animals. London: John Murray.

DaSilva RG, Minomo FR. 1995. Circadian and seasonal variation of the body temperature of sheep in a tropical environment. *Int. J. Biometeorol.* 39, 69-73.

Davidson TL, Fewell JE. 1993. Ontogeny of a circadian rhythm in body temperature in newborn lambs reared independently of maternal time cues. *J. Dev. Physiol.* 19, 51-56.

Davis DE. 1976. Hibernation and circannual rhythms of food consumption in marmots and ground squirrels. *The Quarterly Review of Biology* 51, 477-514.

Davis FC, Gorski RA. 1985. Development of hamster circadian rhythms, L. within Litter synchrony of mothers and pup activity rhythms at weaning. *Biol. Reprod.*, 33, 353-362.

Davis M, Kelly M, Stauffer D. 2010. Carnivore Co-existence y and Habitat use in the Mountain Pine Ridge Forest Reserve, Belize. *Animal Conservation.* 14, 56-65. Zoological Society of London.

De Angelo C, Paviolo A, Di Bitetti, MS. 2011. Impact of Landscape Transformation on Pumas (*Puma concolor*) and Jaguars (*Panthera onca*) in the Upper Paraná Atlantic Diversity and Distributions, 17 (3), 422-436.

De la Maza ER. 2005. Una historia de las áreas naturales protegidas en México. *Gaceta ecológica* No. 51.

De la Sota MD. 2004. Manual de Procedimientos en Bienestar Animal. Dirección de Luchas Sanitarias. Dirección Nacional de Sanidad Animal. Buenos Aire, Argentina.

De La Torre JA, Medellín RA. 2016. Density and activity patterns of ocelots in the greater Lacandona ecosystem, Chiapas, Mexico, population estimates and future prospects. *Oryx* 45,546-553.

De la Torre J, Arroyo-Gerala P, Torres-Knoop L. 2016. Density and activity patterns of ocelots in the Greater Lacandona Ecosystem. *Therya* 7,257-269

De Oliveira TG. 1998. *Leopardus wiedii*. *Mammalian Species* 579, 1-6.

De Oliveira T. 2010. Ocelot Ecology and its effect on the small felid guild in the lowlands Neotropics. Pp. 559-580 en, MacDonald, David y Loveridge, Andrew (editors), *Biology and Conservation of wild felids*. Oxford, Reino Unido.

De Prins J. 2000. How to Define a Rhythm using a Scientific Methodology. *Centre culturel international de Cerisy, "Conversciences"*, 57-65.

De Villa-Meza A, Martínez-Meyer E, López-González C. 2002. Ocelot (*Leopardus pardalis*) Food Habits in Tropical Deciduous Forest of Jalisco, México. *The American Midland Naturalist*. 148, 146-154.

Dewey T. 2005. *Felis silvestris*. *Encyclopedia of life*. P.12. ISBN 84-486-0215-3.

Di Bitetti M, Paviolo A, De Angelo A, Di Blanco Y. 2008. Local and Continental correlates of the abundance of a Neotropical cat, the Ocelot (*Leopardus pardalis*), *Journal of Tropical Ecology*. Cambridge University Press. United Kingdom. 24, 189-200.

Di Bitetti M, Paviolo A, De Angelo C. 2006. Density, Habitat use and Activity Patterns of Ocelots (*Leopardus pardalis*) in the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. *Journal of Zoology*. The Zoological Society of London. 270, 153-163.

Di Bitetti M, De Angelo C, Quiroga V, Altrichter M, Paviolo A, Cuyckens E, Perovic PG. 2016. Estado de conservación del yagareté en la Argentina. El yagareté en el Siglo XXI, La Perspectiva Continental. Fondo de Cultura Económica. México. p. 447 – 478.

Díez-Noguera A. 1998. Cronobiología. En, Mora Maciá J, Gonzalez Juanatey JR. *Cronoterapia de la hipertensión*. Ergon, Madrid, pp 5-20.

Díez-Noguera A, Cambras, T. 1989. Determinación de las características del ritmo en variables biológicas. *Método de cosinor*. *Inf Med Bio*. 1,25-30.

Diez-Noguera A. 2002. Métodos de análisis de los ritmos biológicos. En, *Cronobiología humana. Ritmos y relojes biológicos en la salud y en la enfermedad*. D. Golombek (compilador), Ed. Universidad Nacional de Quilmas, Buenos Aires, Argentina., pp31-42.

Donadio E, Buskirk SW. 2006. Diet, morphology, and interspecific killing in Carnivora. *American Naturalist* 167,524– 536.

Donnell S, Havilland J. 1995. Agonistic ethogram of the equid bachelor band. *Applied Animal Behaviour Science*. 43,147-188.

Driscoll C, Menotti-Raymond M, Roca L, Hupe K, Johnson E, Geffen E, Harley E, Delibes M, Pontier D, Kitchener C, Yamaguchi N, O'Brien J, Macdonald D. 2007. The Near Eastern Origin of Cat Domestication. *Science press*. p. 62.

Ebling FJ. 2010. Photoperiodic regulation of puberty in seasonal species. *Molecular and Cellular Endocrinology*, 324(1-2), 95-101.

Eckel-Mahan K, Sassone-Corsi P. 2013. Metabolism and the circadian clock converge. *Physiol. Rev.* 93 (1), 107–135.

Eizirik E. 2006. Refined mapping and characterization of the geographic contact zone between tigrina and Geoffroy's cat in southern Brazil. *Cat New* N° 45, 8-11. Gland, Suiza.

Eizirik E, Kim J, Menotti-Raymond M, Crawshaw P, O'Brien S, Johnson W. 2001. Phylogeography, population history and conservation genetics of yagaretés (*Panthera onca*, Mammalia, Felidae), *Molecular Ecology* (10), 65-79.

Ellis JJ. 2013. Effects of environmental enrichment and behavioural style on stress responses in singly housed shelter cats (*Felis catus*). Faculty of Veterinary Medicine, University of Prince Edward Island. Tesis Doctoral.

Ellis SLH, Wells DL. 2010. The influence of olfactory stimulation on the behaviour of cats housed in a rescue shelter. *Applied Animal Behaviour Science* 123, 56-62. <https://www.gwern.net/docs/catnip/2010-ellis.pdf>

Emmon LH, Feer F. 1990. Neotropical Rainforest Mammals, A Field Guide. University of Chicago Press, Chicago, USA and London, UK.

Emmons LH. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a Neotropical Rainforest. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 20, 271-283.

Emmons LH. 1998. A field study of Ocelots in Peru. *Revista de Ecología Terre vie*, Vol. 43, 133-157 pp.

Emmons LH, Sherman P, Bolster D, Goldizen A, Terborgh J. 1989. Ocelot behavior in moonlight. Pp. 233-242, en, *Advances in Neotropical Mammalogy* (KH Redford y JF Eisenberg, Eds). Brill, Leiden.

Enrigh JT. 1980. The timing of sleep and wakefulness. En, *studies in brain function*. Vol. 3, Berlin, Springer, Verlag.

Eriksson LO. 1978. Nocturnalism vs diurnalism-dualism within fish individuals. In, Thorpe JE, editor. *Rhythmic activity of fishes*. New York, NY, Academic Press; p. 69-89.

Erren TC, Koch MS, Gross JV, Kammerer-Cruchon S, Fuchs A, Pinger A. 2012. Chronomedicine, an old concept's fledging? A selective literature searches. *Neuro Endocrinol Lett.*; 33(4), 357-60.

Escobar C, Díaz-Muñoz M, Encinas F, Aguilar Roblero R. 1998. Persistente of metabolic rhythmicity during fasting and its entrainment by restricted feeding schedules in rats. *Am J Physiol*. 274 (Regulatory Integrative Comp Physiol 43), R1309-R16.

Estrada G, Parra J. 2007. Enriquecimiento ambiental de fauna silvestre sometida a cautiverio en el hogar de paso Uniamazonia – Corpoamazonia. *Revista CES, Medicina Veterinaria y Zootecnia*. 2, 8-13.

Ewer RF. 1973. *The Carnivores*. Cornell University Press, Ithaca, New York.

Facure KG, Giaretta AA. 1996. Food habits of carnivores in a coastal Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Mammalia* 60, 499-502.

Fajardo U, Cossíos D, Pacheco V. 2014. Dieta de *Leopardus colocolo* (Carnivora: Felidae) en la Reserva Nacional de Junín, Junín, Perú. *Revista Peruana de Biología*, 21(1), 061-070. <https://dx.doi.org/http://doi.org/10.15381/rpb.v21i1.8248>

Fermo JL, Schnaider MA, Pescatori Silva AH, Forte Maiolino Molento C. 2019. Only When It Feels Good, Specific Cat Vocalizations Other Than Meowing. *Animals*, 9, 878; <https://doi.org/10.3390/ani9110878>.

Ferreira MA, Allemann N, Dias LGGG, Dos Santos Honsho C. 2014. Relação entre a biometria ultrassonográfica ocular e os parâmetros morfométricos do crânio, idade, peso e gênero em gatos domésticos. *Pesquisa Veterinaria Brasileira*, 34(2), 192–198.

Figala J, Tester JR. 1990. Chronobiology and Agroecosystems. En, *Chronobiology, Its role in Clinical Medicine, General Biology, and Agriculture – Part B*. Ed. New York, wiley-Liss Inc., pp. 773-808.

Fischer U, Freyse EJ, Albrecht G, Gebel G, Heil M, Unger W. 1985. Daily glucose and insulin rhythms in diabetic dogs on the artificial beta cell. *Exp Clin Endocrinol*. 85, 27-37.

Fischette CT, Edinger HM, Siegel A. 1981. Temporary desynchronization among circadian rhythms with lateral fornix ablation. *Brain Res*. 229, 85–101.

Focan C, Bruguerolle B, Arnaud C, Levi F, Mazy V, Focan-Henrard D, Bouvenot G. 1988. Alteration the circadian time structure of plasma proteins in patients with inflammation. *Ann. Rev. Chronopharmacol*. 5, 21-24.

Folkard S. 1989. The pragmatic approach to masking. *Chronobiol*. 6, 55-64.

Folman Y, Neumark H, Kaim M, Kaufmann W. 1981. Performance, rumen and blood metabolites in high-yielding cows fed varying protein percents and protected soybean. *J. Dairy Sci*. 64, 759.

Fowler ME. 1993. *Zoo and wild animal medicine, Current therapy 3rd ed*. Saunders. Philadelphia, PA, USA. 3-26, 61 p.

Funes AT, Gonzales M, Pérez M, Quiroga S. 2005. Estrategias de enriquecimiento ambiental aplicadas a un ejemplar de mono caí (*Cebus apella*) con estereotípica marcada

en cautiverio. Enriquecimiento Ambiental del Jardín Zoológico y Botánico de la Plata. Argentina.

Fraden J, Lackey RP. 1991. Estimation of body sites temperatures from tympanic measurements. *Clin Pediatr.* 30, 65–70.

Gallerani M, Manfredini R, Fersini C. 1993. Chronoepidemiology in human diseases. *Ann IST Super Sanita.* 29(4) ,569-79.

Ganong WF. 1988. Fisiología Médica. 10^a edc. El manual moderno. México.

García-Perea R. 1994. The Pampas cat group (genus *Lynchailurus* Severtzov, 1858) (Carnivora, Felidae): a systematic and biogeographic review. *American Museum Novitates* 3096:1–35.

García Sacristán A. 1995. Fisiología Veterinaria, Interamericana, Madrid, p. 1074.

García-Perea R. 1994. The Pampas Cat Group (Genus *Lynchailurus* Severtzov, 1858) (Carnivora, Felidae), a systematic and biogeographic review. *American Museum Novitates.* N° 3096. 35 p.

Gerkema M, Davies W, Foster RG, Menaker M, Hut R. 2013. The nocturnal bottleneck and the evolution of activity patterns in mammals. *Proceedings of the Royal Society B* 280, 1-11.

Giannetto C, Piccione, G. 2009. Daily rhythm of 25 variables in *Bos taurus* maintained under natural conditions. *J ApplBiomed* 7, 55–61.

Giannetto C, Fazio F, Panzera M, Alberghina D, Piccione, G. 2015. Comparison of rectal and vaginal temperature daily rhythm in dogs (*Canis familiaris*) under different photoperiod. *Biol Rhythm Res* [Internet]. 46,113–119. Available from, <http://doi/abs/10.1080/09291016.2014.963946>

Giannetto C, Giudice E, Acri G, Fazio F, Piccione G. 2018. Interspecies comparison of daily total locomotor activity monitoring in different management conditions. *J. Vet. Behav.* 23, 97–100.

Gilhofer EM., Windschnurer, I., Troxler, J., Heizmann, V. 2019. Welfare of feral cats and potential influencing factors. *J. Vet. Behav.* 30, 114–123.

Gill J. 1991. A new method for continuous recording of motor activity in horses. *Comparative Biochemistry Physiology A* 99, 333-341.

Gill V. 2009. Cats 'exploit' humans by purring. *Live Science.* BBC. London.

Giudice E, Giannetto C, Fazio F, Piccione, G. 2009. Daily rhythm of creatinine in dog, clinical and diagnostic significance. *Biol Rhythm Res.* 40,181–187.

Golombek D. 2007. La máquina del tiempo. In, Golombek D, editor. Cronobiología humana, Ritmos y relojes biológicos en la salud y en la enfermedad. Argentina, Universidad Nacional de Quilmes, p. 21-31.

Gómez GM, Viana M, Vitalone A, Ruíz M. 2005. Estudio preliminar del comportamiento de un ejemplar de Papión sagrado (*Papio hamadryas*) antes y durante su inserción en un grupo social y posterior a la aplicación de enriquecedores. Enriquecimiento Ambiental del Jardín Zoológico y Botánico de la Plata. Argentina.

Gómez H, Wallace RB, Ayala G, Tejada R. 2005. Dry season activity periods of some Amazonian mammals. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40, 91-95.

González Ciccía MP, López Goudard L, Merelle X, Rosa J. 2006. Enriquecimiento ambiental en Yaguareté (*Panthera onca*), Un análisis retrospectivo del programa implementado en el Zoológico de Buenos Aires. II Congreso Nacional de Conservación de la Biodiversidad. Buenos Aires, Argentina. Universidad Maimónides, Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Fundación Temaikén, y Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (UBA).

Gordon CJ. 1993. Temperature regulation in laboratory rodents Cambridge University Press, NY.

Gordon CR, Lavie P. 1985. Day-night variations in urine excretions and hormones in dog, role of autonomic innervation. *Physiol Behav.* 35,175–181.

Goulart FVB, Cáceres NC, Graipel ME, Tortato MA, Ghizoni IR, Oliveira-Santos, LGR. 2009. Habitat selection by large mammals in a southern Brazilian Atlantic Forest. *Mammalian Biology* 74, 182-190.

Granda-Serrano CE, Romo-Graniel ZE. 2004. Enriquecimiento ambiental para jaguares (*Panthera onca*) en cautiverio en el Parque Museo de la Venta, Villahermosa Tabasco. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Tabasco. Villahermosa, Tabasco. 45 pp.

Griffith CA, Steigerwald ES, Buffington CA. 2000. Effects of a synthetic facial pheromone on behavior of cats. *J Am Vet Med Assoc*; 217, 1154–1156.

Gruart A, Delgado MJ, Escobar C, Aguilar Robledo R. 2002. Los relojes que gobiernan la vida. Ed. La ciencia /188 para todos. México. pp.197.

Haines A. 2006. Is there Competition between Sympatric yaguareté *Panthera onca* and puma, *Puma concolor*? *Acta Zoologica Sinica.* 52 (6), 1142-1147 pp.

Halberg F. 1969. Chronobiology. *Annu Rev Physiol.* 31,675–725.

Halberg E, Halberg F. 1980. Chronobiologic study desing in everyday life, clinic and laboratory. *Chronobiología* 7, 95-120.

Halberg F. 1979. Definitions and annotations. En, *Chonobiology, Principles and applications to shifts in schedules*. L. E. Scheving y F. Halberg (Ed.) Alphen aan den Rijn, The Netherlands, Sijthoff y Noordhof. Pp. 24-26.

Halberg F, Simpson H. 1967. Circadian acrophase of human 17-hydroxycorticosteroid excretion referred to midsleep rather than midnight. *Human Biol.*, 39, 405-413.

Halberg F, Cornelissen G, Bingham C, Fujii S, Halberg E. 1977. Glossary of chronobiology. *Chronobiologia* 4 (suppl.1), 1-189.

Halle S, Lehmann U. 1987. Circadian activity patterns, photoperiodic responses and populations cycles in voles. Long-term variations in circadian activity patterns. *Oecologia* 71, 568-572.

Halle S, Stenseth NC. 1994. Microtine ultradian rhythm of activity, an evaluation of diferent hypotheses on the triggering mechanism. *Mammal Review* 24, 17-39.

Hardin P, Hall J, Rosbash R. 1990. Feedbak of the drosophila period gene product on circadian cycling of its messenger RNA. *Nature* 343, 536-540.

Harmsen B, Foster R, Silver S, Ostro L, Doncaster C. 2009. Spatial and temporal interactions of sympatric jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) in a Neotropical Forest. *Journal of Mammalogy*, 90, 612-620.

Harmsen B, Foster R, Silver S, Ostro L, Doncaster, C. 2011. Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. *Mammalian Biology*, 76, 320-324.

Haspel C, Calhoon RE. 1993. Activity patterns of free-ranging cats in Brooklyn, New York. *J. Mammal.* 74, 1-8.

Haus E, Touitou Y. 1992. Principles of clinical chronobiology. En, Touitou, Y. y Haus, E. *Biologic rythms in clinical and laboratory medicine*. Berlin, Springer Verlag, pp 6-27.

Haus E, Nicolau GY, Lakatua D, Sackett-Lundeen L. 1988. Reference values for chronopharmacology. *Annu Rev. Chronopharmacol.* 4, 333-424.

Hawking F, Lobban MC, Gammage K, Worms MJ. 1971. Circadian rhythms (activity, temperature, urine and microfilariae) in dog, cat, hen, duck, *Thamnomys* and *Gerbillus*. *J. Interdiscipl. Cycle. Res.* 2, 455-473.

Heldmaier G, Steinlechner S, Rafael J, Latteier B. 1982. Photoperiod and ambient temperature as environmental cues for seasonal thermogenic adaptation in the Djungarian hamster, *Phodopus sungorus*. Int. J. Biometeorol. 26, 339–345.

Hendriks WH, Tarttelin MF, Moughan PJ. 1998. Seasonal hair loss in adult domestic cats (*Felis catus*). J. Anim. Physiol. An. N. 79, 92–101.

Hernández-Huerta A. 1992. Los carnívoros y sus perspectivas de conservación en las Áreas Protegidas de México. Acta zoológica mexicana. 54, 1-23.

Hernández-Perez E, Reina-Hurtado R, Castilo G, Sanvicente M, Moreira-Ramirez J. 2015. Fototrampeo de mamíferos terrestres de talla mediana y grande asociados a petenes del noroeste de la península de Yucatán, México. Therya 6,559-574.

Heth G, Pevet P, Nevo E, Beiles A. 1986. The effect of melatonin administration and short exposures to cold on body temperature of the blind mole rat (Rodentia, *Spalax ehrenbergi*, nehring), The Journal of Experimental Zoology 238, 1-9.

Hilmer S, Algar D, Neck D, Schleucher E. 2010. Remote sensing of physiological data: Body temperature recording via ThermoChron iButtons in free-ranging feral cats in Australia's arid zone. Journal of Thermal Biology.

Hoffman H. 2014. El lenguaje de los gatos. Cataluña, Hispano Europea. p. 16. ISBN 9788425515699.

Horwitz D, Heath S. 2002. Manual of canine and feline behavioral medicine. BSAVA. <http://www.mdpi.com/journal/animals>

Horn JA, Mateus-Pinilla N, Warner RE, Heske EJ. 2011. Home range, habitat use, and activity patterns of free-roaming domestic cats. J. Wildlife Manage. 75, 1177–1185.

Hugues B, Navaroli F, Torres M, Soto C. 2008. La visión cromática en los animales. Revista Electrónica de Veterinaria (REDVET). N° 11, volumen IX, 1 – 6 p. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=63617112010>

Hurtado AM, Moreno T, Jouanolou L, Vulin L, Rodríguez FP. 2015. Enriquecimiento ambiental en dos especies de felinos en la REHM. San Miguel de Tucumán. II Congreso Argentino de Biología del Comportamiento -COMPORTA; 114-120.

Iriarte J, Franklin W, Johnson W, Redford K. 1990. Biogeographic variation of food habits and body size of the American puma. Oecologia, 85, 185-190.

IWEC. 2018. International Wildlife Education y Conservation. <http://www.iwec.org/enrichment.htm>. Consultada 11. mayo.2018

- Izawa M. 1983. Daily activities of the feral cat *Felis catus* Linn. J. Mammal. Soc. Jpn. 9, 219–228.
- Javier L. 2016. Guía Ilustrada, Felinos Salvajes del Mundo. Ed. Londaiz Laborde. 270 pp.
- Jiménez CF, Quintana H, Pacheco V, Melton D, Torrealva J, Tello G. 2010. Camera traps survey of medium and large mammals in a montane rainforest of northern Peru. Revista Peruana de Biología 17,191-196.
- Johnson RF, Randall S, Randall W. 1983. Ritmos circadianos libres y sincronizados en actividad, comer y beber en el gato Biol. Resolución de ritmo, 14, págs. 315 – 327.
- Johnson W. 2006. The late Miocene radiation of modern Felidae, A genetic assessment. Science 311, 73-77. American Association for the Advancement of Science. New York, EE.UU.
- Jones E, Coman BJ. 1982. Ecology of the feral cat, *Felis catus* (L.), in South-eastern Australia III. Home ranges and population ecology in semiarid North-west Victoria. Wildlife Res 9, 409–420.
- Kahn C, Line S, Hollander L. 2007. The Merck/Merial Manual for Pet Health. Merck. ISBN 0911910999.
- Kas MJH, Edgar DM. 1999. A nonphotic stimulus inverts the diurnal-nocturnal phase reference in *Octodon degus*. J. Neurosci. 19, 328-333.
- Kavaliers M. 1980. Social groupings and circadian activity of the killifish, *Fundulus heterocyclos*. Biol. Bull., 158, 69-76.
- Kavanau JL. 1971. Locomotion and activity phasing of some medium-sized mammals. J. Mammal. 52, 386–403.
- Kiltie RA. 1984. Size ratios among sympatric neotropical cats, Oecologia 61, 411–416.
- Kingdon J. 1988. East African Mammals, Carnivores. University of Chicago Press. ISBN 0-226-43721-3. Volume IIIC. 358 pág.
- Kitchener A. 1991. The Natural History of the Wild Cats. Christopher Helm. Londres, Reino Unido. Cornell University Press, 280 pág.
- Kitchener AC y col. 2017. A revised taxonomy of the Felidae: The final report of the Cat Classification Task Force of the IUCN Cat Specialist Group. Cat News Special Issue 11.

- Klerman EB, Gershengorn HB, Duffy JF, Kronauer RE. 2002. Comparisons of the variability of three markers of the human circadian pacemaker. *J Biol Rhythms* 17, 181-193.
- Ko, CH, Takahashi JS. 2006. Molecular components of the mammalian circadian clock. *Hum Mol Genet.* 15 Spec No 2, R271-7.
- Konecny MJ. 1989. Movement patterns and food habits of four sympatric carnivore species in Belize, Central America, *Journal Advances in Neotropical mammalogy*, Gainesville, Florida, EE. UU, 243-264pp.
- Koukkari WL, Sothorn RB. 2006. *Introducing biological rhythms*. New York, Springer Science+Business Media Inc.
- Krebs CJ. 1985. *Ecología, estudio de la distribución y abundancia* 2da Ed, Editorial Harla. México D. F. 753 pp.
- Kuwabara N, Seki K, Aoki K. 1986. Circadian, sleep and brain temperature rhythms in cats under sustained daily light-dark cycles and constant darkness. *Physiol Behav.* 38(2), 283-289.
- Lahitte H, Ferrari HR, Lázaro, L. 2002. Sobre el etograma: del etograma como lenguaje al lenguaje de los etogramas. *Rev. Etol.* Vol. 4, Nº 2, p 129-141.
- Langham NPE, Porter RER. 1991. Feral cats (*Felis catus* L.) on New Zealand farmland. I. Home range. *Wildlife Res.* 18, 741-760.
- Larivée ML, Boutin S, Speakman JR, McAdam AG, Humphries MM. 2010. Associations between over-winter survival and resting metabolic rate in juvenile North American red squirrels. *Funct. Ecol.*, 24, 597-607. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01680.x>.
- Larson SE. 1997. Taxonomic re-evaluation of the yaguareté, *Zoo Biology*, 16,107-120.
- Lehmann U, Halle S. 1987. Circadian activity patterns, photoperiodic responses and populations cycles in voles. *Photoperiodic responses and populations cycles. Ecologies* 71, 573-576.
- Lemmer B. 1996. The clinical relevance of Chronopharmacology in Therapeutics. *Pharmacol. Res.* 33, 107-115.
- Lemmer B. 2000. Relevance for chronopharmacology in practical medicine. *Seminars in perinatology.* 24 (4), 280-290.

Li X, Li Weihua W, Hong Cao J, Maehashi K, Huang L, Bachmanov A, Reed D, Legrand-Defretin V, Beauchamp G, Brand G. 2005. Pseudogenization of a Sweet-Receptor Gene Accounts for Cats' Indifference toward Sugar. *PLoS Genetics* (1), e3. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.0010003>

Lincoln GA, Clarke IJ, Hut RA, Hazlerigg DG. 2006. Characterizing a mammalian circannual pacemaker. *Science* 314, 1941–1944,

López Goudard L. 2009. Enriquecimiento ambiental como modulador de conductas exploratorias e interacciones intraespecíficas de *Puma concolor*. Tesis de licenciatura en Ciencias biológicas, Universidad CAECE. Buenos Aires, Argentina.

López Romero AP. 2008. Determinación de variables morfométricas corporales en cien felinos en tres clínicas del norte de Bogotá. Universidad de La Salle.

Lowe S, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M. 2000. 100 de las especies exóticas invasoras más dañinas del mundo. Global Invasive Species Database. (UICN), Suiza, 12pp.

Lucherini M, Rios L, Manfredi C, Merino MJ, Arellano J. 2008a. Human–puma conflicts in three areas from the southern cone of South America, preliminary data. *Cat News* 49, 29–30.

Lucherini M, Reppucci JI, Walker RS y col. 2009. Activity Pattern Segregation of Carnivores in the High Andes. *Journal of Mammalogy* 90(6): 1404-1409. <https://doi.org/10.1644/09-MAMM-A-002R.1>

Lucherini M, Luengos Vidal E, Merino M.J. 2008b. ¿How rare is the rare Andean cat? *Mammalia* 72, 95–101.

Ludlow M, Sunquist M. 1987. Ecology and behaviour of ocelots in Venezuela. National Geographic Research. Vol. 3, 447-461. Washington D. C. (EE.UU.), National Geographic Society.

Luna FC, Antinuchi D, Busch C. 2000. Ritmos de actividad locomotora y uso de las cuevas en condiciones seminaturales en *Ctenomys talarum* (Rodentia, Octodontidae), *Rev. Chil. Hist. Nat.* v.73 n.1

Machado JC, Genaro G. 2010. Comportamento exploratório em gatos domésticos (*Felis silvestris catus* Linnaeus, 1758): uma revisão. *Archives of Veterinary Science* 15: 107–117.

Madrid JA. 2006. Los relojes de la vida. Una introducción a la cronobiología. En, *Cronobiología básica y clínica* (Eds., J.A. Madrid y M.A. Rol de Lama), Editec@Red, Madrid, España. Cap. 1 39E82.

Madrid JA, Boujard T, Sanchez-Vazquez FJ. 2001. Feeding rhythms. In, Houlihan DF, Boujard T, Jobling M, editors. Food intake in fish. Oxford, Blackwell; p. 189–215.

Maffei L, Cuellar E, Noss A. 2004. One thousand jaguars (*Panthera onca*) in Bolivian Chaco? Camera trapping in the Kaa-Iya National Park. *Journal of Zoology*, 262, 295-304.

Maffei L, Cuéllar E, Noss AJ. 2002. Uso de trampas-cámara para la evaluación de mamíferos en el ecotono Chaco-Chiquitanía. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*, 11, 55-65.

Maffei L, Noss AJ, Fiorello C. 2007. The jaguarundi (*Puma yagouaroundi*) in the Kaa Iya del Gran Chaco National Park, Santa Cruz, Bolivia. *Mastozoología Neotropical*, 14, 263-266.

Maffei L, Noss AJ, Cuéllar E, Rumiz DI. 2005. Ocelot (*Felis pardalis*) population densities, activity, and ranging behaviour in the dry forests of eastern Bolivia, data from camera trapping. *Journal of Tropical Ecology*, 25, 1-6.

Maffei L, Paredes R, Aguanta F, Noss AJ. 2006. Muestreo con trampas cámara de jaguares y otros mamíferos en la Estación Isoso (18° 25' S, 61° 46' W) Parque Kaa-Iya del Gran Chaco. 28 de octubre - 24 de diciembre. Informe técnico No. 161. Wildlife Conservation Society y Fundación Kaa-Iya, Santa Cruz, Bolivia.

Mahe V, Chevalier JF. 1995. Role of biological clock in human pathology. *Presse Med.* Jun 17; 24(22), 1041-6.

Malpaux B, Robinson JE, Wayne NL, Karsch FJ. 1989. Regulation of the onset of the breeding season of the ewe, importance of long day and of an endogenous reproductive rhythm. *J. Endocrinol.* 122, 269-278.

Manfredi C, Soler L, Lucherini M, Casanave EB. 2006. Home range and habitat use by Geoffroy's cat (*Oncifelis geoffroyi*) in wet grassland in Argentina. *Journal of Zoology*, 268, 381-387.

Manfredi C, Lucherini M, Canepuccia AD, Casanave EB. 2004. Geographical variation in the diet of geoffroy's cat (*Oncifelis geoffroyi*) in pampas grassland of Argentina. *Journal of Mammalogy*, 85, 1111-1115.

Manfredi C, Lucherini M, Soler L, Baglioni J, Vidal E, Casanave E. 2011. Activity and movement patterns of Geoffroy's cat in the grasslands of Argentina. *Mammal. Biol.* 76, 313–319.

Manteca X. 2003. Etología Clínica Veterinaria del Perro y del Gato. Ed. Multimedia Ediciones Veterinaria. 3ª Edición. España. ISBN-13-9788493281106. pp. 272. <http://www.gatospedia.com>

Margulis SW, Hoyos C, Anderson M. 2003. Effect of felid activity on zoo visitor interest. *Zoo Biology*, 22, 587-599.

Marinho PH, Bezerra D, Antongiovanni M, Roberto-Fonseca C, Martins-Venticinque E. 2018. Activity patterns of the threatened northern tiger cat *Leopardus tigrinus* and its potential prey in a Brazilian dry tropical forest. *Mammalian Biology*, (89) 30-36.

Marques MD, Waterhouse JM. 1994. Masking and the evolution of circadian rhythmicity. *Chronobiol. Int.* 11, 146-155.

Marques MD, Golombek DA, Moreno C. 1997. Adaptación temporal. En, *Cronobiología, principios y aplicaciones*. Ed. Universidad de Buenos Aires. Pp.56-97.

Martínez-Carpio PA, Corominas-Villardell A, Salvá-Miquel JA. 2004. Cronobiología y medicina, de la teoría a la realidad clínica. *Rev Clin Esp.* 204, 154.7.

Martínez-Carpi PA, Corominas A. 2004. Introducción general a la cronobiología clínica ya la manipulación terapéutica de los ritmos biológicos. *Medicina clínica*, 123(6), 230- 235.

Mason GJ. 1991. Stereotypics: A critical review. *Animal Behaviour*, 41, 1015-1037.

Mason GL, Clubb R, Latham N, Vickery S. 2007. Why and how should we use environmental enrichment to tackle stereotypic behaviour? *Applied Animal Behaviour Science*, 102, 163–188.

Massara RL, Paschoal A, Doherty PF, Hirsch A, Chiarello AG. 2015. Ocelot Population Status in Protected Brazilian Atlantic Forest. *PLoS ONE* 10(11): e0141333. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0141333>

Masserman JH. 1950. Experimental neuroses. *Sci Am*; 182:38–43.

Mateos Montero C. 1994. El bienestar animal, una evaluación científica del sufrimiento animal. En, *Etología, Introducción a la Ciencia del Comportamiento*, J. Carranza (ed.). Publicaciones de la Universidad de Extremadura. Cáceres, España. Pp.493–527

McCain EB, Childs JL. 2008. Daily activity pattern of mountain lion (*Puma concolor*) in relation to the activity of their prey species in southern Arizona. *Journal of Mammalogy* 89, 1-10.

McLearn D. 1992. Locomotion, posture, and feeding behavior of kinkajous, coatis and raccons. *J. Mammal.* 73(2) ,245-261

Medrano D. 2008. Implementación de un programa de enriquecimiento ambiental y sus efectos conductuales sobre un grupo de felinos (*Panthera onca*, *Panthera leo*, *Panthera tigris altaica* y *Felis concolor*). Tesis Lic. Veterinaria. FMVZ. UNAM. México, DF.

Mellen J, McPhee MS. 2001. Philosophy of environmental enrichment, past, present, and future. *Zoo Biology*, 20, 211-226.

Menaker M, Eskin A. 1966. Entrainment of circadian rhythms by sound in *Passer domesticus*. *Science*, 154, 1579-1581.

Mendoza A. 2003. Manual del cuidador. Zoológico de Houston. 35 p.

Miller Y, Rabinowitz, A. 2002. ¿Por qué Conservar al Yaguararé? En Medellín, R., C. Equihua., C. Chetkiewicz., P. Crawshaw., A. Rabinowitz., K. Redford., 58 J. Robinson., E. Sanderson, y A. Taber. Compiladores. 2002. El yaguararé en el Nuevo Milenio. Fondo De Cultura Económica-Universidad Nacional Autónoma De México-Wildlife Conservation Society. México. 612 p.

Miller D, Everett D. 1986. *Cats of the World, Biology, conservation and management*. National Wildlife Federation. Washington, EE.UU.

Minors DS, Waterhouse JM. 1989. Analysis of biological time series. En, *Biological rhythms in clinical practice*. J. Arendt, D.S. Minors y J.M. Waterhouse (eds.) Wrigh, 172-193.

Mistlberger R, Rusak B. 2005. Biological rhythms and behavior. In, Bolhuis J.; Giraldeau L. (Eds). *The behavior of animals, mechanisms, function, and evolution*. Blackwell Publishing. New York. pp 71-96.

Mohawk JA, Takahashi JS. 2011. Cell autonomy and synchrony of suprachiasmatic nucleus circadian oscillators. *Trends Neurosci.* 34(7), 349-58.

Montague M, Li G, Gandolfi B, Khan R, Aken B, Searle S, Minx P, Hillier W, Koboldt D, Davis B, Driscoll C, Barr C, Blackistone K, Quilez J, Lorente-Galdos B, Marques-Bonet T, Alkan C, Thomas G, Hahn M, Menotti-Raymond M, O'Brien S, Wilson R, Lyons L, Murphy W, Warren W. 2014. Comparative analysis of the domestic cat genome reveals genetic signatures underlying feline biology and

domestication. Proceedings of the National Academy of Sciences 111 (48), 17230-17235. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1410083111>

Montes C. 2010. Manejo zootécnico de felinos silvestres de México en cautiverio. Tesis Linc. Veterinaria. FMVZ. UMSNH. México, DF.

Moon OK, Lee HS, Kim IK, Kang TH, Cho HJ, Kim DH. 2013. Analysis of the summer season home range of domestic feral cats (*Felis catus*) - focused on the surroundings of rural and suburban areas. J. Asia-Pac. Biodivers. 6, 391–396.

Moore-Ede MC. 1986. Physiology of the circadian timing system, predictive versus reactive homeostasis. Am. J. Physiol. 250, R737-R751.

Moreno C, Fisher FM, Mennna-Barreto L. 1997. Aplicaciones de la cronobiología. En, Cronobiología. Principios y aplicaciones. Ed. Universidad de Buenos Aires, Argentina. pp. 263-280.

Moreno-Ruiz R. 2006. Parámetros Poblacionales y Aspectos Ecológicos de los Felinos y sus Presas en Cana, Parque Nacional Darien, Panamá. Tesis de Maestría. Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica. 135 p.

Mosquera-Muñoz D, Corredor G, Cardona P, Ambrecht I. 2015. Fototrampeo de aves caminadoras y mamíferos asociados en el pie de monte de Farallones de Cali. Boletín científico de Museo de Historia Natural 18,144-156.

Mrosovsky N. 1994. In praise of masking, behavioral responses of retinally degenerate mice to dim light. Chronobiol. Int. 11, 343-348.

Mrosovsky N, Reeb SG, Honrado GI, Salmón, PA. 1989. Behavioral entrainment of circadian rhythms. Experiencia (Basel), 45, 696-702.

Mrosovsky N, Salmón PA. 1990. Triazolam and phase shifting acceleration reevaluated. Chronobiol. Int., 7, 35-41.

Murray R, Gardner G. 1997. *Leopardus pardalis*. Mammalian Species 548, 1-10

Noss AJ, Venticinque E. 2006. Jaguares *Panthera onca* y pumas *Puma concolor* simpátricos, Patrones de separación temporal y espacial. Resumen presentado en el II Congreso de Mastozoología en Bolivia, La Paz, Bolivia.

Noss AJ, Kelly MJ, Camblos HB, Rumiz DI. 2006. Pumas y jaguares simpátricos, datos de trampas-cámara en Bolivia y Belize. VI Congreso internacional de manejo de fauna silvestre en la Amazonía, Iquitos, Perú.

Noss AJ, Peña R, Rumiz DI. 2004. Camera trapping *Priodontes maximus* in the dry forests of Santa Cruz, Bolivia. Endangered Species Update, 21, 43-52.

Noss AJ, Cuéllar RL, Barrientos J, Maffei L, Cuéllar E, Arispe R, Rúmiz D, Rivero K. 2003. A camera trapping and radio telemetry study of lowland tapir (*Tapirus terrestris*) in Bolivian dry forests. *Tapir Conservation*, 12, 24-32.

Nowak R. 1997. *Walker's Mammals of the World*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore.

Nowell K, Jackson P. 1996. *Wild Cats, status survey and conservation action plan*. IUCN/SSC Cat Specialist Group. IUCN Gland, Suiza. 406 pp.

Núñez R. 2007. Distribución y situación de yaguararé en el occidente de México. En Ceballos, G., C. Chávez, R. List, y H. Zarza (Editores), *Conservación y manejo del yaguararé en México, estudios de caso y perspectivas*. CONABIO-Alianza WWF/Telcel-Universidad Nacional Autónoma de México, México. 25-40 pp.

Núñez R, Miller B, Lindzey F. 2000. Food habits of jaguars and pumas in Jalisco, Mexico. *Journal of Zoology*, 252, 373-379.

Núñez R, Miller B, Lindzey F. 2002. Ecología del Yaguararé en la reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco, México. En Medellín, R., C. Equihua., C. Chetkiewicz., P. Crawshaw., A. Rabinowitz., K. Redford., J. Robinson., E. Sanderson, y A. Taber. Compiladores. 2002. *El yaguararé en el Nuevo Milenio*. Fondo De Cultura Económica-Universidad Nacional Autónoma De México-Wildlife Conservation Society. México. 612 p.

Oliveira Do Nascimento F, Anderson Feijó JC 2021. Taxonomic revision of the pampas cat *Leopardus colocola* complex (Carnivora: Felidae): an integrative approach, *Zoological Journal of the Linnean Society*, Volume 191, Issue 2, Pages 575–611. <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlaa043>

Oliveira TG. 2002. Ecología comparativa de la alimentación del jaguar y el puma en el Neotrópico, Pp. 265-288. In, Medellín, R., Equihua, A., Chetkiewicz, C., Rabinowitz, C., Crawshaw, A., Rabinowitz, P., Redford, A., Robinson, K., Sanderson, J. G. y Taber, A. (Eds.). *El Jaguar en el nuevo milenio*. Fondo de Cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. México D.F.

Oliveira TG. 1994. *Neotropical cats, ecology and conservation*. São Luís, Maranhão, Edufma, 220p.

Oliveira TG, Tortato MA, Silveira L, Kasper CB, Mazim FD, Lucherini M, Jácomo AT, Soares JBG, Marques RV, Sunquist M. 2010. Ocelot ecology and its effect on the

smallfelid guild in the lowland Neotropics, p. 559-580. In, D. MacDonald y A. Loveridge (Eds). *The Biology and Conservation of Wild Felid*. Oxford, Oxford University, 762p.

Oliveira-Santos LGR, Graipel ME, Tortato MA, Zucco CA, Cáceres NC, Goulart FVB. 2012. Abundance changes and activity flexibility of the oncilla, *Leopardus tigrinus* (Carnivora, Felidae), appear to reflect avoidance of conflict. *Zoologia* 29 (2), 115–120.

Ortíz-Tudela E, Martínez-Nicolás A, Campos M, Rol MA, Madrid JA. 2010. A new integrated variable based on thermometry, actimetry and body position (TAP) to evaluate circadian system status in humans. *PLoS Comput Biol.* 6, e1000996.

Page TL. 1989. Masking in invertebrates. *Chronobiol. Int.* 6, 3-11.

Palma Pecho AE. 2019. Caracterización de los pelos de las presas potenciales del puma (*Puma concolor*) en el sector Sauce Grande del coto de caza El Angolo, Piura, Perú. Universidad Nacional Agraria La Molina.

Parera A. 2002. Los Mamíferos de la Argentina y la región austral de Sudamérica. Ed. El ateneo. Buenos Aires. Argentina. 455 pp.

Parker M, Lamoureux S, Allouche B, Brossier JA, Weber M, Feugier A, Moniot D, Deputte B, Biourge V, Serra J. 2017. Accuracy assessment of spatial organization and activity of indoor cats using a system based on ultrawide band technology, *Journal of Veterinary Behavior*, Volume 21, Pages 13-19, ISSN 1558-7878. <https://doi.org/10.1016/j.jveb.2017.06.003>.

Parker M, Lamoureux S, Challet E, Deputte B, Biourge V, Serra J. 2019. Daily rhythms in food intake and locomotor activity in a colony of domestic cats. *Animal Biotelemetry*, 7, 1-14.

Parker M, Serra J, Deputte BL, Ract-Madoux B, Faustin M, Challet E. 2022. Comparison of Locomotor and Feeding Rhythms between Indoor and Outdoor Cats Living in Captivity. *Animals* 12, no. 18: 2440. <https://doi.org/10.3390/ani12182440>

Partch CL, Green CB, Takahashi JS. 2014. Molecular architecture of the mammalian circadian clock. *Trends Cell Biol.* 24(2), 90-9.

Pautasso AA. 2008. Mamíferos de la Provincia de Santa Fe, Argentina. *Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino.* 138(2). 1 – 248.

Paviolo A. 2002. Abundancia de presas potenciales de yaguararé (*Panthera onca*) en áreas protegidas y no protegidas de la Selva Paranaense, Argentina. Tesis de grado. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.

Paviolo A. 2010. Densidad de yaguararé (*Panthera onca*) en la Selva Paranaense, su relación con la abundancia de presas, presión de caza y coexistencia con el puma (*Puma concolor*), PhD Thesis, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina. pp 201.

Paviolo A, De Angelo C, Di Blanco Y, Agostini I, Pizzio E, Melzew R, Ferrari C, Palacio L, Di Bitetti MS. 2009. Efecto de la caza y el nivel de protección en la abundancia de los grandes mamíferos del Bosque Atlántico de Misiones. Contribuciones para la Conservación y Manejo en el Parque Nacional Iguazú. Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires. p. 237 – 254.

Pereira J. 2011. Population density of Geoffroy's cat in scrublands of central Argentina. Journal of Zoology. Vol. - 283, 37-44. Londres, Reino Unido.

Pereira J, Aprile G. 2012. Manual de Campo, Felinos de Sudamérica. Ed. Londaiz Laborde. (104 pp.) ISBN 978-987-28208-1-7.

Pereira J. 2002. The pampas cat in Argentina, Is it absent from the pampas? Cats News. Vol. 36, 20 – 22. UICN. Bougy. Suiza.

Pereira JA, Di Bitetti MS, Palacios R, Walker RS, Perovic PG, Lucherini M, Sestelo A. 2011. Pequeños felinos silvestres – Diagnóstico de amenazas y proyectos de conservación en la Argentina. Manejo de Fauna en la Argentina, Acciones para la Conservación de Especies Amenazadas. Dirección de Fauna de la Nación Argentina. Buenos Aires. Argentina.

Perovic P. 2002. Conservación del yaguararé en el noroeste de Argentina. En, El Yaguararé en el Nuevo Milenio. Editado por Medellín, R. y col. Fondo de Cultura Económica. Universidad Autónoma de México. Wildlife Conservation Society. Pp 465-475. México DF.

Perovic P, de Bustos S, Rivera L, Arguedas Mora S, Lizárraga L. 2015. Plan estratégico para la conservación del yaguararé (*Panthera onca*) en las Yungas argentinas. Administración de Parques Nacionales, Secretaría de Ambiente de Salta, Secretaría de Gestión Ambiental de Jujuy y Escuela Latinoamericana de Áreas Protegidas-UCI.

Pevet P. 1987. Environmental control of the annual reproductive cycle in mammals. Role of the pineal gland. Comp. Physiol. Environm. Adapt. 3, 82-100.

Pevet P, Heth G, Haim A, Nevo E. 1984. Photoperiod perception in the blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*, nehring), involvement of the harderian gland, atrophied eyes, and melatonin. The Journal of Experimental Zoology 232, 41-50.

- Piccione G, Refinetti R. 2003. Thermal chronobiology of domestic animals. *Front Biosci.* 8, 258–264.
- Piccione G, Bertolucci C, Caola G, Foà A. 2007. Effects of restricted feeding on circadian activity rhythms of sheep- a brief report. *Applied Animal Behaviour Science* 107, 233-238.
- Piccione G, Caola G, 2002. Biological rhythm in livestock. *J. Vet. Sci.* 3, 145–157.
- Piccione G, Giannetto C, Casella S, Caola G. 2008. Circadian activity rhythm in sheep and goats. *Folia Biológica* 56, 133-137.
- Piccione G, Giannetto C, Casella S, Caola G. 2010. Daily locomotor activity in five domestic animals. *Animal Biology* 60, 15-24.
- Piccione G, Giannetto C, Marafioti S, Casella S, Caola G. 2011. Comparación de la actividad motora circadiano en ponis y caballos. *Rev Chil Hist Nat.* 84,263–268.
- Piccione G, Marafioti S, Giannetto C, Panzera M, Fazio F. 2013. Daily rhythm of total activity pattern in domestic cats (*Felis silvestris catus*) maintained in two different housing conditions. *J Vet Behav Clin Appl* 8,189-194.
- Pickrell J. 2004. Oldest Known Pet Cat? 9,500-Year-Old Burial Found on Cyprus. University of Cornell Press. ISBN 978-84-670-4188-7.
- Pierce BM, Bleich VC, Chetkiewicz CB, Wehausen JD. 1998. Timing of feeding bouts of mountain lions. *Journal of Mammalogy* 79,222-226.
- Pino F. 2013. Biología Animal, el ojo de los gatos. Consultado el 21 de setiembre, 2018. En <http://curiosidades.batanga.com/3556/biologia-animal-el-ojo-de-los-gatos>
- Pittendrigh CS. 1972. Circadian surfaces and the diversity of possible roles of circadian organization in photoperiodic induction. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 69, 2734-2737.
- Pittendrigh CS, Minis DH. 1964. The entrainment of circadian oscillations by light and their role as photoperiodic clocks. *Amer. Nat.* 98, 261-294.
- Pitterndrigh CS. 1960. Circadian rhythms and the circadian organization of living systems. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 25,159-184.
- Pitterndrigh CS. 1981. Entrainment. En, *Handbook of Behavioral Neurobiology D. Biological Rhythms*, vol. 4. J. Aschoff (ed.), New York, Plenum Press, pp. 95-124.
- Pitterndrigh CS, Bruce VG. 1959. Daily rhythms as coupled oscillator systems and their relation to thermoperiodism and photoperiodism. En, *photoperiodism*. A. R. Withrow y R. Withrow (eds.) Washinton, AAAS Publ., 55, pp. 475-505.

Podberscek AL, Blackshaw JK, Beattie AW. 1991. The behaviour of laboratory colony cats and their reactions to a familiar and unfamiliar person. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 31, 119–130.

Posner LP. 2007. Etomidate in the critically ill patient, Pros and cons. International Veterinary Information Service, Ithaca NY. <http://www.ivis.org>

Rabinowitz A, Nottingham B. 1986. Ecology and behavior of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *Journal of Zoology*, 210, 149-159.

Rado R, Gev H, Goldman BD, Terkel J. 1991. Light and circadian activity in the blind mole rat. En, Riklis E (Ed) *Photobiology*, 581-589. Plenum Press, New York.

Ramadori D, D'Angelo C, Aued B, Giaccardi M. 2017. Plan Nacional de Conservación del Monumento Natural Yaguareté (*Panthera onca*). Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable Administración de Parques Nacionales, Argentina.

Randall W, Cunningham JT, Randall S, Liitpchwager J, Johnson RF. 1987. A two-peak circadian system in body temperature and activity in the domestic cat, *Felis catus*. *Journal of Thermal Biology* 12, 27-37.

Refinetti R. 2006. *Circadian physiology* 2 nd ed. Taylor y Francio Group, Boca Ratón.

Refinetti R, Wassmer T, Basu P, Cherukalady R, Pandey VK, Singaravel M, Giannetto C, Piccione G. 2016. Variability of behavioral chronotypes of 16 mammalian species under controlled conditions. *Physiol Behav.* 161, 53–59.

Reinberg A. 1979. Concepts in chronopharmacology. *Ann. Rev. Pharmacol. Toxicol.* 32, 51-66.

Reinberg A. 1982. La cronofarmacología. *Mundo científico.* 2, 634-646.

Reinberg A. 1992. Concepts in Chronopharmacology. *Annu. Rev. Pharmacol. Toxicol.* 32, 51-66.

Reinberg A, Halberg F. 1971. Circadian chronopharmacology. *Annu. Re. Pharmacol.* 11, 455,492.

Reinberg A, Smolensky MH. 1993. Introduction to chronobiology. En, *Biological Rhythms and Medicine. Cellular, metabolism, physiopathologic and pharmacological aspects.* New York, Springer-Verlag.

Richards J. 2012. *Complete Guide to Cats, DVM.* Interzoo. Madrid. España.

Ring K, Romhany P. 1999. *How to Read Your Cat's Paws.* Ten Speed Press. Berkeley, California, p. 10. ISBN 1-58008-111-8.

Rivkees S, Reppert S. 1992. Perinatal development of day, night rhythms in humans. *Hormona Research*, 37 (suppl. 3), 99-104.

Rodríguez C. 2006. Conservación ex situ. Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. Dirección de Ecosistemas, ACOPAZOA Asociación Colombiana de Parques Zoológicos y Acuarios. Bogotá, Colombia. 63 p.

Romanowski J. 1988. Abundance and activity of the domestic cat (*Felis silvestris* *F. catus* L.) in the suburban zone. *Pol. Ecol. Stud.* 14, 213–221.

Romero M, Galindo G, Otero J, Armenteras D. 2004. Ecosistemas de la cuenta del Orinoco colombiano. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá. Colombia.

Romero-Muñoz A. 2008. Densidad, patrones de actividad y comportamiento espacial de felinos en dos sitios del gran chaco con diferente presión de ganadería en prensa. *Cat News*, 46, 24-25. 104.

Romero-Muñoz A, Maffei L, Cuéllar E, Noss A. 2010. Temporal separation between jaguar and puma in the dry forest of southern Bolivia. *Journal of Tropical Ecology*, 26, 303-311.

Rousseaux C, Smith R, Nicholson S. 1986. Acute Pinesol toxicity in a domestic cat. *Vet Hum Toxicol* 28 (4), 316-7. PMID 3750813.

Ruiz García M, Murillo A, Corrales C, Romero Aleán N, Álvarez Prada D. 2007. Genética de poblaciones amazónicas, la historia evolutiva del yaguareté, ocelote, delfín rosado, mono lanudo y piurí, reconstruida a partir de sus genes. *Animal Biodiversity and Conservation* 30.2, 115-128.

Ruiz E, Díaz E. 2008. Enriquecimiento ambiental de la nutria marina *Lontra felina* (Molina 1782) en el Parque Zoológico Huachipa entre febrero y marzo del 2007. *Ecología Aplicada*. 7, 49-54.

Ruiz-García M, Cossíos D, Lucherini M, Yáñez J, Pinedo-Castro M, Angers B. 2013. Population genetics and spatial structure in two Andean cats (the pampas cat, *Leopardus pajeros*, and the Andean Mountain cat, *L. jacobita*) by means of nuclear and mitochondrial markers and some notes on biometrical markers. *Molecular Population Genetics, Phylogenetics, Evolucionare Biology and Conservation of the Neotropical Carnivores* (M. Ruiz–Garcia & J. Shostell, eds.). Nova Science Publishers, Nueva York.

Saggese MD. 1999. Felinos autóctonos: conservación y atención veterinaria: Felinos silvestres de la Argentina. Asociación Argentina de la Medicina Felina. [Online].

[Tomado el 5 de noviembre 2019]. Disponible en internet:
<http://www.aamefe.org.ar/felaut.html#Puma/>

Saldarriaga J. 2006. Evaluación de aspectos etológicos veterinarios y vínculo humano animal. *Revista CES, Medicina Veterinaria y Zootecnia*. 1, 33-41.

Sánchez HL, Barbeito-Andrés J, Nishida F, Barbeito CG, Portiansky EL. 2018. Comparación morfométrica de la columna vertebral del ocelote (*Leopardus pardalis*), puma (*Puma Concolor*) y gato doméstico (*Felis catus*). *InVet*, 20(2), 277–294.

Sánchez-Vázquez FJ, Azzaydi M, Martínez FJ, Zamora S, Madrid JA. 1998. Annual rhythms of demand-feeding activity in sea bass, Evidence of a seasonal phase inversion of the diel feeding pattern. *Chronobiol. Int.* 15, 607–622.

Sanderson J. 1999. Andean mountain cats (*Oreailurus jacobita*) in Northern Chile. *Cat News*. Vol. 30, 25-26. UICN-SCC-Cat Specialist Groups, Gland, Suiza.

Sanni AA, Oyedokun OR, Alaka OO. 2000. Preliminary observations on diurnal rhythm in the haematological parameters of male African giant rats (*Cricetomys gambianus*, Waterhouse), *Afr. J. Biomed. Res.* 3,117–120.

Scaglione MC. 2006. Variaciones cronobiológicas de parametros sanguíneos en bovinos. Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas, UNL, tesis doctoral. <http://bibliotecavirtual.unl.edu.ar/tesis/handle/11185/63>

Sena M, Santos G, Oliveira M. 2018. Strategies of Environmental Enrichment for ocelot *Leopardus pardalis* (Carnivora, Felidae) at Parque Estadual Dois Irmãos: a study case in Brazil. *Revista Brasileira de Zootecias*. 19. 35-46. <http://dx.doi.org/10.34019/2596-3325.2018.v19.24747>.

Schaller GB, Crawshaw PGJr. 1980. Movement patterns of jaguar. *Biotropica*, 12, 161-168.

Scheibe KM, Berher A, Langbein J, Streich WJ, Eichhorn K. 1999. Comparative analysis of ultradian and circadian behavioural rhythms for diagnosis of biorhythmic state of animals. *Biological Rhythm Research* 30, 216- 233

Schmidt-Nielsen K. 1983. *Animal Physiology, Adaptation and Environment*, third ed. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Sciabarrasi AA, Cerutti RD, Scaglione MC, Piccione P, Refinetti R. 2017. Daily rhythmicity of behavior of nine species of South American feral felids in captivity. *Physiology & Behavior* 180:107–112. <http://dx.doi.org/10.1016/j.physbeh.2017.08.015>

Sciabarrasi AA, Scaglione MC, Marozzi M, Elizalde E, Cerutti RD. 2014. Ritmos de actividad locomotora y temperatura en *Felis catus*. Revista FAVE - Ciencias Veterinarias 13 (1-2): 49-61.

Sciabarrasi AA, Sensevy A, Cervantes GD, Scaglione MC, Cerutti RD. 2020. Influencia del enriquecimiento ambiental en las conductas de *Felis catus*, *Leopardus geoffroyi* y *Puma yaguarundi*. Rev Colombiana Cienc Anim. Recia. 12(2): e778. <https://doi.org/10.24188/recia.v12.n2.2020.778>

Scognamillo D, Maxit I, Sunquist F, Polisar J. 2003. Coexistence of yagareté (*Panthera onca*) and puma (*Felis concolor*) in a mosaic landscape in Venezuelan llanos. Journal of Zoology (London) 259,269-279.

Scognamill, D, Maxit I, Sunquist M, Farrell L. 2002. Ecología del yagareté y el problema de la depredación de ganado en un hato de Los Llanos venezolanos. Pp 139-150 En, El yagareté en el nuevo milenio. Medellín, R. A., Equihua, C., Chetkiewics, C., Rabinowitz, A., Crawshaw, P., Rabinowitz, A., Redford, K., Robinson, J. G., Sanderson, E. y Taber, A. (Eds.), México D. F., Fondo de cultura económica, Universidad Nacional Autónoma de México y Wildlife Conservation Society. 647 pp.

Scognamillo D, Maxit IE, Sunquist M, Polisar J. 2003. Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. *Journal of Zoology*, 259, 269-279.

Seidensticker J, Lumpkin S. 1992. Felinos. Colección Materia Viva. Vol. X. Fundación La Caixa. Barcelona, España.

Shepherdson D, Hare VJ. 2001. Enrichment plans and programs: getting organized. In: Proceedings of the Fifth International Conference of Environmental Enrichment, Hare, J. H., Worley, K. E., and Hammond, B. (Eds.) The Shape of Enrichment, Inc., November 2001, Sydney, Australia. Pp. 153-161.

Shepherdson DJ, Carlstead K, Mellen JD, Seidensticker J. 1993. The influence of food presentation on the behavior of small cats in confined environments. *Zoo Biology*, 12, 203-216.

Sikes RS, The Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. 2016. Guidelines of the American society of mammalogist for the use of wild mammals in research and education. *J. Mammol.*, 97, 663-688. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw078>.

Silveira L. 2004. Ecologia comparada e conservação da onça-pintada (*Panthera onca*) e onça-parda (*Puma concolor*), no Cerrado e Pantanal. Tesis de PhD, Universidade de Brasília, Brasília. 235 pp.

Silveira L, Malzoni Furtado M. 2005. Pampas cat ecology and conservation in the Brazilian grasslands. Project of the Month, Cat Specialist Group Web site. http://www.catsg.org/catsgportal/project-o-month/02_webarchive/grafics/sept2005.pdf. Accessed 16 March 2019.

Siwak CT, Tapp PD, Zicker SC, Murphey HL, Muggenburg BA, Head E, Cotman CW, Milgram NW. 2003. Circadian activity rhythms in dogs vary with age and cognitive status. *Behav. Neurosci.* 117, 813–824.

Skibieli A, Trevino H, Naugherz K. 2007. Comparison of several types of enrichment for captive felids. *Zoo Biology*, 26, 371-381.

Smolensky MH, Peppas NA. 2007. Chronobiology, drug delivery, and chronotherapeutics. *Advanced Drug Delivery Reviews*, 59(9-10), 828-851.

Smolensky MH, Hermida RC, Castriotta RJ, Portaluppi F. 2007a. Role of sleepwake cycle on blood pressure circadian rhythms and hypertension. *Sleep Medicine*, 8(6), 668- 680.

Smolensky MH, Lemmer B, Reinberg AE. 2007b. Chronobiology and chronotherapy of allergic rhinitis and bronchial asthma. *Advanced Drug Delivery Reviews*, 59(9–10), 852-882.

Smolensky MH, Portaluppi F, Manfredini R, Hermida RC, Tiseo R, Sackett-Lundeen LL. 2014. Diurnal and twenty-four-hour patterning of human diseases, acute and chronic common and uncommon medical conditions. *Sleep Med Rev.*

Soriano AI, Navarro SS. 2005. ¿Cómo estimulamos las mentes de los animales en el Departamento de Investigación? *Zoológico de Barcelona*. 2(11), 1-4.

Spanó N, Cerutti RD, Rizzo M, Alberghina D, Scaglione MC, Sciabarrasi Bagilet AA, Giannetto C, Piccione G. 2019. Evaluation of the patterns of daily total locomotor activity in maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) maintained in captivity. *Journal Biological Rhythm Research*. <https://doi.org/10.1080/09291016.2019.1608728>

Srbek-Araújo AC, Chiarello AG. 2005. Is camera-trapping an efficient method for surveying mammals in Neotropical forests? A study case in southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 21, 121-125.

Steimbach G, Hilhenhaus M, Mayersbach V, Pesche W. 1976. Circadian influences on clinical values in man. *Arch. Toxicol.*, 36, 317-272.

Steneck R. 2010. An Ecological Context for the Role of Large Carnivores in Conserving Biodiversity. Chapter 2. In Ray, J., R. Redford., R. Steneck, and Berger, J. (Editors), *Large Carnivores and the Conservation of Biodiversity*. Island Press. EU. 9-32 pp.

Stephen J, O'Brien W, Johnson R. 2007. Evolución de los felinos. *Investigación y Ciencia*, 48-55. Edición española de *Scientific American* n° 372. (99 pp.)

Sunquist M, Sunquist F. 2002. *Wild Cats of the World*. University of Chicago Press. Chicago, EE.UU.

Sutherland WJ. 1998. The importance of behavioural studies in conservation biology. *Animal behaviour*, 56(4), 801-809.3

Taber A, Novaro A. 1997. The food habits of sympatric jaguar and puma in the Paraguayan Chaco. *Biotropica*, 29, 204-213.

Tarou LR, Bloomsmith MA, Maple TL. 2005. Survey of stereotypic behaviours in prosimians. *American Journal of Primatology*, 65, 181-196.

Thurmon JC, Tranquilli WJ, Benson GJ. 2003. *Fundamentos de anestesia y analgesia en pequeños animales* (1ª ed.) pp 1, 291, 308, 337, 342, 348, 412-420. Barcelona, España, Masson.

Tipler PA. 2000. *Física para la ciencia y la Tecnología* (4ª Ed.) Ed. Reverté, Barcelona.

Tirira DG. 2008. *Mamíferos de los bosques húmedos del noroccidente de Ecuador*. Ediciones Murciélago Blanco y Proyecto PRIMENET. Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador. Quito. 352 pp.

Touitou Y, Selmaoui B. 2012. The effects of extremely low-frequency magnetic fields on melatonin and cortisol, two marker rhythms of the circadian system. *Dialogues Clin Neurosci*. 14,381-99.

UICN 2018. *Lista Roja de Especies en Peligro de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza*. <http://www.uicnredlist.org>

US National Research Council. 2011. *Guide for the Care and Use of Laboratory Animals*. 8th Edition. National Academies Press, Washington, DC, USA.

Vaccaro O, Canevari M. 2007. *Guía de Mamíferos del sur de América del Sur*. L.O.L.E. Buenos Aires, Argentina.

Valenzuela-Galván D, Arita H, Myacdonald D. 2008. Conservation. Priorities for carnivores considering protected natural areas and human population density. *Biodivers Conserv.* 17, 539-558 pp.

Vallines S, Stachiotta M, Beltramo J, Sánchez G, Montes de Oca B. 2005. Enriquecimiento ambiental para la disminución de conductas anormales en un ejemplar de *Oncifelis geoffroyi*. Enriquecimiento Ambiental del Jardín Zoológico y Botánico de la Plata. Argentina.

Vanderhoff E, Hodge A, Arbogast B, Nilsson J, Knowles T. 2011. Abundance and Activity Patterns of the Margay (*Leopardus wiedii*) at a Mid-Elevation Site in the Eastern Andes of Ecuador. *Mastozoología Neotropical* 18 (2) 271-279 pp.

Vanderhoff N. 2011. Abundance and activity patterns of the margay at a mid elevation site in the eastern Andes of Ecuador. *Mastozoología Neotropical*. Vol. 18 (2), 271-279. Mendoza, Argentina.

Vargas A, Biggins D, Millar B. 1999. Etología aplicada al manejo de especies amenazadas, el caso del hurón de patas negras (*Mustela nigripes*). *Etología*, 7, 33-39.

Venturieri B, Le Y. 2006. Los patrones de actividad de los pecaríes (*Tayassu tajacu*) en cautiverio. *Revista de Etología Brasileña*. 8, 35-43.

Viscarra ME, Ayala G, Galeón R. 2010. Programa piloto de enriquecimiento ambiental para jaguar (*Panthera onca*) en el Zoológico Municipal Vesty Pakos Sofro, La Páz, Bolivia. *Rev. Bol. Ecol y Cons. Amb.* 28: 99-109.

Vitela I, Cruz-Vázquez C, Solano J. 2005. Comportamiento de vacas Holstein mantenidas en un sistema de estabulación libre, en invierno, en zona árida, México. *Archivos de Medicina Veterinaria*. 37, 23-27.

Vitoux F. 2008. Diccionario enamorado de los gatos. Plon Fayard. París. ISBN 978-2-259-20686-0.

Vivo Rodríguez R. 1995. Pulso arterial, venoso y capilar. Presión sanguínea. In García Sacristán, A. (Ed.), *Fisiología veterinaria* (1º ed., pp. 352). Madrid, España, McGrawHill-Interamericana de España.

Waid DD. 1990. Movements, food habits, and helminthes parasites of mountain lions in southern Texas. [Dissertation]. Texas Tech University, 129 p.

Wainwright M. 2002. The natural history of Costa Rican mammals. Zona Tropical, S.A. Miami. 331 p.

Wang E. 2002. Diets of Ocelots (*Leopardus pardalis*), Margays (*Leopardus wiedii*), and Tigrina (*Leopardus tigrinus*) in the Atlantic Rainforest in Southeast Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment. Vol. 37 (3), 207-212. Tübingen, Alemania.

WAZA (World Association of Zoos and Aquariums) 2005. Building a Future for Wildlife – The World Zoo and Aquarium Conservation Strategy. World Association of Zoos and Aquariums, Bern. Switzerland.

Weinert D, Waterhouse J. 2007. The circadian rhythm of core temperature: effects of physical activity and aging. *Physiol. Behav.* 90, 246–256.

Wells DL. 2009. Sensory stimulation as environmental enrichment for captive animals: A review, *Applied Animal Behaviour Science*, Volume 118, Issues 1–2, Pages 1-11, ISSN 0168-1591, <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2009.01.002>.

Widenhorn N. 2016. Ritmos biológicos en caninos y su sincronización con el ambiente. Facultad de Ciencias Veterinarias, UNR, tesis doctoral.

Wilson D, Mittermeier R. 2009. Handbook of the Mammals of the World. Carnivora. Lynx. Barcelona, España.

Wozencraft WC. 2005. *Felis catus*. En Wilson, Don; Reeder, DeeAnn. Mammal Species of the World (en ingles) (3ª edition), Baltimore, Johns Hopkins University Press, 2 vols. (2142 pp.), ISBN 978-0-8018-8221-0.

WSPA (World Society for the Protection of Animal) 2002. Conceptos sobre el bienestar de los animales. University of Bristol. Inglaterra. <https://certifiedhumanelatino.org/por-que-certificarse/>

Ximenez A. 1961. Una nueva subespecie del gato pajero en el Uruguay. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*. Vol. 5 (88), 1-8. Montevideo, Uruguay.

Ximenez A. 1975. *Felis geoffroyi*. *Mamm. Spec.*, 54, 1-4. <https://doi.org/10.2307/3504071>.

Yanez JL, Cardenas JC, Gazelle P, Jaksic FM. 1986. Food habits of the southernmost mountain lions (*Felis concolor*) in South America, natural versus live stocked ranges. *Journal of Mammalogy* 67,604-606.

Yara-Ortiz DC, Galindo-Espinosa EY, Gutiérrez-Díaz KA, Reinoso G, Bejarano-Delgado M, García-Melo JE. 2009. Plan de Manejo Regional para la Conservación del puma o león de montaña (*Puma concolor*) en el departamento del Tolima, 121 pp.

Yensen E, Seymour K. 2000. *Oreailurus jacobita*. *Mammalian Species*. Vol. 644, 1-6. Kansas, EE.UU.

Young M. 1992. *Molecular genetics of biological rhythms*. Ed. Marcel Decker Inc. New York. pp. 336.

Zanghi M, Gardner C, Araujo J, Milgram N. 2016. Diurnal changes in core body temperature, day/night locomotor activity patterns, and actigraphy-generated behavioral sleep-in aged canines with varying levels of cognitive dysfunction. Research paper. *Neurobiology of Sleep and Circadian Rhythms* 1: 8–18.

Zhao ZJ, Song DG, Su ZC, Wei WB, Liu XB, Speakman JR. 2013. Limits to sustained energy intake. XVIII. Energy intake and reproductive output during lactation in Swiss mice raising small litters. *J. Exp. Biol.*, 216, 2349-2358. <https://doi.org/10.1242/jeb.078436>.

Zhou Q, Burton K, Neal M, Qiao Y, Kanthasamy A, Sun Y, Xu X, Yuanye M, Li X. 2016. Differential arousal regulation by prokineticin 2 signaling in the nocturnal mouse and the diurnal monkey. 9, 78 <https://doi/10.1186/s13041-016-0255-xRESEARCH>.

Zielinski W.J. 1988. The influence of daily variation in foraging cost on the activity of small carnivores. *Anim. Behav.* 36, 239-249.

Zulley J, Wever R, Aschoff J. 1981. The dependence of onset and duration of sleep on the circadian rhythm of rectal temperature. *Pflügers Arch.* 391, 314–3.