



CENUR
NORESTE



UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY



UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

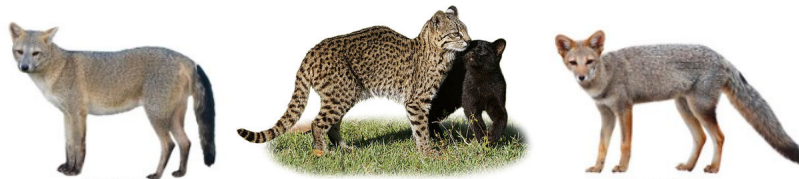
PEDECIBA

ANII

Maestría en Biología - subárea Zoología



Análisis del patrón de actividad y uso de hábitat de tres especies de mesocarnívoros en los pastizales templados de Brasil y Uruguay



Lic. Santiago Turcatti Oviedo

Rivera, Uruguay

2021

Santiago Turcatti Oviedo

Análisis del patrón de actividad y uso de hábitat de tres especies de mesocarnívoros en los pastizales templados de Brasil y Uruguay

Tesis de maestría presentada ante el Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA) de la Universidad de la República (UDELAR), como requisito para la obtención del título de Magister en Biología.

Orientador: Dr. Diego Queirolo

Co-orientadora: Dra. Flávia Tirelli

Rivera, Uruguay

2021

ÍNDICE	
AGRADECIMIENTOS	6
RESUMEN	7
INTRODUCCIÓN	8
OBJETIVOS	12
<i>Objetivo general</i>	12
<i>Objetivos específicos</i>	12
MATERIALES Y MÉTODOS	13
Especies objetivo	13
<i>Área de estudio</i>	16
Diseño de muestreo y obtención de datos	20
<i>Análisis de los datos</i>	21
Patrones de actividad	21
Uso del espacio	22
Modelos de detección y ocupación	22
Datos de las especies	22
Variables ambientales	23
Construcción de los modelos	23
RESULTADOS	24
<i>Patrón de actividad</i>	24
<i>Superposición</i>	26
<i>Uso del espacio</i>	28
<i>Modelos de detección y ocupación</i>	30
DISCUSIÓN	35
BIBLIOGRAFÍA	41
FIGURAS	
Figura 1: Mapa de América del Sur mostrando la distribución de <i>Cerdocyon thous</i>	14
Figura 2: Mapa de América del Sur mostrando la distribución de <i>Lycalopex gymnocercus</i>	15
Figura 3: Mapa de América del Sur mostrando la distribución de <i>Leopardus geoffroyi</i>	16
Figura 4: Mapa Área de estudio	17
Figura 5: Mosaico de paisajes de la Sabana Uruguayense	19

Figura 6: Cámaras trampa utilizadas en el estudio	20
Figura 7: Distribución circadiana de la actividad de <i>C. thous</i> durante las horas del día	25
Figura 8: Distribución circadiana de la actividad de <i>L. gymnocercus</i> durante las horas del día	25
Figura 9: Distribución circadiana de la actividad de <i>L. geoffroyi</i> durante las horas del día	26
Figura 10: Gráfica de superposición de actividad circadiana entre <i>C. thous</i> y <i>L. gymnocercus</i>	27
Figura 11: Gráfica de superposición de actividad circadiana entre <i>C. thous</i> y <i>L. geoffroyi</i>	27
Figura 12: Gráfica de superposición de actividad circadiana entre <i>L. gymnocercus</i> y <i>L. geoffroyi</i>	28

TABLAS

Tabla 1: Valores del Test de Rayleigh para cada especie	24
Tabla 2: Número y porcentaje de registros de <i>C. thous</i> según ambiente	29
Tabla 3: Número y porcentaje de registros de <i>L. gymnocercus</i> según ambiente	29
Tabla 4: Número y porcentaje de registros de <i>L. geoffroyi</i> según ambiente	29
Tabla 5: Resultado de los distintos modelos de probabilidad de detección para <i>C. thous</i>	30
Tabla 6: Resultado de los distintos modelos de probabilidad de ocupación para <i>C. thous</i>	31
Tabla 7: Resultado de los distintos modelos de probabilidad de detección para <i>L. gymnocercus</i>	32
Tabla 8: Resultado de los distintos modelos de probabilidad de ocupación para <i>L. gymnocercus</i>	33
Tabla 9: Resultado de los distintos modelos de probabilidad de detección para <i>L. geoffroyi</i>	33
Tabla 10: Resultado de los distintos modelos de probabilidad de ocupación para <i>L. geoffroyi</i>	34

Tabla 11: Probabilidad de detección y ocupación de las especies en el área de estudio

34

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento a todas aquellas personas que dedicaron parte de su valioso tiempo en las diversas etapas de la realización de esta tesis:

- A mis orientadores, Dr. Diego Quierolo y Dra. Flávia Tirelli, por la formación general y específica, por brindarme todo su apoyo y constante confianza durante la realización de mi tesis.
- Al tribunal evaluador Dr. y Dra. por aceptar ser parte de este proceso.
- Al Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA).
- A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) por financiar este proyecto.
- A mis padres por su apoyo incondicional.

RESUMEN

Las especies simpátricas y de un mismo gremio trófico tienden a dividir los recursos tanto espacial como temporalmente para facilitar la coexistencia. En la Sabana uruguayense, tres especies de mesocarnívoros son de tamaño similar, mismo gremio y parecen tolerar modificaciones antropogénicas hasta cierto punto. Este estudio tuvo como objetivo determinar los patrones de actividad diaria y uso del hábitat a través de distintos modelos de detección y ocupación, de *Cerdocyon thous* (zorro de monte), *Lycalopex gymnocercus* (zorro de campo) y *Leopardus geoffroyi* (gato montés) en el mosaico de paisajes de dominio antrópico en la ecorregión Sabana uruguayense, mediante registros de cámaras trampa. Se instalaron 66 cámaras, divididas en los 3 principales ambientes, con una distancia de 2 km entre cada cámara para mantener la independencia de los registros, logrando un esfuerzo de muestreo real de 4.756 noches trampa. Los tres mesocarnívoros considerados en este estudio fueron predominantemente nocturnos. *Cerdocyon thous* presentó un patrón de actividad mayormente vespéral-nocturno, presentando un pico de actividad al anochecer, opuesto a *L. gymnocercus*, quien presentó un pico de actividad al amanecer, siendo mayormente crepuscular-nocturno. Estos picos opuestos en el patrón de actividad diario entre las especies de zorros no han sido registrados en otras regiones. Con respecto a *L. geoffroyi*, esta especie presentó un patrón de actividad mayormente nocturno. En cuanto al uso de ambiente por parte de las especies luego de aplicar los distintos modelos, la mayor probabilidad de detección y ocupación de *C. thous* y *L. geoffroyi*, fue en el ambiente bosque nativo y de *L. gymnocercus* en campo natural. A pesar de un mayor uso de *L. geoffroyi* por el ambiente bosque nativo, la especie presenta cierto grado de adaptabilidad a las alteraciones del hábitat producidas por las actividades agrícolas. Los resultados obtenidos, constituyen un aporte muy importante para la región en la que se llevó adelante este estudio, además de permitirnos comparar los resultados con otros estudios realizados para estas especies en otras regiones.

INTRODUCCIÓN

Teniendo en cuenta uno de los enfoques tradicionales con respecto a que las especies simpátricas y de un mismo gremio trófico tienden a dividir los recursos tanto espacial como temporalmente para facilitar la coexistencia (Schoener, 1983), un aspecto muy importante y crucial para comprender mejor la diversidad de una comunidad, es el estudio de la coexistencia de especies simpátricas (Kondrashov y Kondrashov, 1999; Chesson, 2000; Jonathan Davies et al., 2007; Wisz et al., 2013). En la sabana uruguayense, tres especies de mesocarnívoros, *Cerdocyon thous* (zorro de monte), *Lycalopex gymnocercus* (zorro de campo) y *Leopardus geoffroyi* (gato montés), tienen un tamaño similar, pertenecen al mismo gremio y parecen presentar una cierta tolerancia a modificaciones antropogénicas, convirtiéndose en las especies objeto de este estudio.

Cuando hablamos de los mesocarnívoros, nos estamos refiriendo a especies que pertenecen al orden Carnívora y están situadas en un nivel trófico intermedio (Prugh et al., 2009; Penido, 2017), lo que quiere decir, que estas especies deben ajustar su comportamiento para aumentar el éxito de captura de presas, ya que pueden tener que hacer frente a una fuerte presión ejercida por competencia dentro del gremio (Ritchie y Johnson, 2009; Oliveira y Pereira, 2013; Penido, 2017).

Para que podamos entender mejor cómo pueden ajustar su comportamiento las diferentes especies, una de las informaciones que debemos conocer u obtener son sus respectivos patrones de actividad diaria. Aunque los patrones de actividad son parte de la información básica de la historia natural (Griffiths y van Schaik, 1996; van Schaik y Griffiths, 1996; Manfredi, et al., 2011), la mayoría de los estudios sobre la actividad de los carnívoros se han centrado en especies grandes, motivo por el cual se sabe muy poco sobre la mayoría de los mesocarnívoros (Maffei et al., 2004; Harmsen et al., 2009). El momento de la actividad, es decisivo para determinar la sobreposición entre especies simpátricas (Halle, 2000), para reducir la competencia entre especies (Loveridge y Macdonald, 2003) y también para influir en su éxito de búsqueda de alimento (Lockard, 1978). Se dice que dos especies viven en simpatría o que son simpátricas cuando sus respectivas áreas de distribución coinciden en todo o en parte (Galán et al., 2013). Según la teoría del nicho ecológico (Hutchinson,

1957), la coexistencia entre especies requiere que éstas difieran en sus nichos (Hardin, 1960; Schoener, 1974), reduciendo la competencia entre ellas mediante mecanismos como: partición del nicho trófico (Zapata et al. 2007), segregación de hábitat, exclusión espacial (Harmsen et al. 2009), o exclusión temporal (Di Bitetti et al., 2009).

Como podemos ver, el conocimiento del patrón de actividad es un aspecto del comportamiento de los mamíferos que juega un rol importante para abordar preguntas ecológicas y evolutivas, así como problemas relacionados con su conservación (Albanesi et al., 2016). Los patrones de actividad de las especies están determinados por numerosos y diversos factores. Algunos factores ambientales abióticos como la luz y la temperatura pueden influir en los patrones óptimos de actividad diaria y estacional (Nielsen, 1983; Patterson et al., 1999). Otro punto a tener en cuenta y que es posible observar, es el hecho de que en los paisajes dominados por el ser humano, el aumento de la fragmentación del hábitat y la accesibilidad a las áreas naturales, está acercando a los humanos a un contacto más estrecho con las poblaciones silvestres (Preisler et al., 2006; Oberosler et al., 2017), lo cual se ha estado convirtiendo en uno de los principales factores que afectan la actividad diaria de las especies, actuando como un sincronizador externo de ciertos patrones de actividad (Nielsen, 1983; Geffen y Macdonald, 1993, Manfredi et al., 2011). También la masa corporal, la evitación de los depredadores o competidores, la disponibilidad de presas y la competencia pueden afectar la actividad en diferentes formas (Bunnell y Harestad, 1990; Rogowitz, 1997; O'Donoghue et al., 1998).

La determinación del patrón de actividad, es decir, la manera como las especies utilizan el tiempo disponible en el día es también importante en los estudios de ecología para comprender cómo las especies usan el espacio, otra de las informaciones claves para conocer cómo las especies pueden ajustar su comportamiento, lo cual se puede hacer estimando por ejemplo, el uso del hábitat. Una manera de estimarlo es utilizando los modelos de ocupación, los cuales estiman la proporción de sitios en los que se encuentra una especie, mientras que simultáneamente estiman la probabilidad de detección (cuando la probabilidad de detección es <1), a través de muestreos repetidos de cada sitio (MacKenzie et al.,

2002, 2006; Bailey et al., 2014). Sin embargo, en los estudios realizados con cámaras trampa, por ejemplo, un "sitio" en realidad es la zona de detección de la cámara y la ocupación se interpreta como la proporción de sitios muestreados utilizados por la especie teniendo en cuenta la detección imperfecta (Kendall, 1999; MacKenzie et al., 2004, Mackenzie y Royle 2005). En este caso, las cámaras trampa pasan a ser detectores puntuales (Efford y Dawson, 2012), es decir, muestrean la proporción de área ocupada como resultado de la proporción de sitios ocupados (Mackenzie y Royle, 2005).

Sin embargo, modelar la presencia de carnívoros es potencialmente complejo, ya que se ven afectados no sólo por rasgos biológicos específicos de cada especie (Cardillo et al., 2004), sino que también, por factores ambientales como la calidad del hábitat, la estructura del paisaje y la disponibilidad de recursos (Di Bitetti et al., 2006; Long et al., 2011; Sarmiento et al., 2011; Gálvez et al., 2013), además de sufrir consecuencias por una variedad de amenazas antropogénicas (Long et al., 2011; Sarmiento et al., 2011; Pia et al., 2013).

Para poder obtener y conocer tanto el patrón de actividad diario, como el uso de hábitat por parte de las especies, una de las técnicas que se pueden emplear y de hecho fue la que se utilizó para este estudio, es la técnica de trampeo mediante cámaras trampa. Esta es una técnica que permite estudiar especies raras y evasivas, muy difíciles de registrar con otros métodos (McDonald, 2004). Haciéndola ideal para identificar especies que habitan una región en particular, para estudiar patrones de actividad y uso de hábitat entre otros análisis (McCullough et al., 2000; Maffei et al., 2005; Vilas Boas Goulart et al., 2009; Di Bitetti et al., 2010). El uso de esta metodología se ha extendido de tal forma que se estima que las publicaciones científicas que usan cámaras trampa han aumentado con un crecimiento anual del 50% (Rowcliffe y Carbone 2008). En la región, la técnica se ha venido utilizando desde hace más de una década, principalmente asociada a estudios de impacto ambiental con objetivos concretos de determinar riqueza de especie y preferencia de hábitat (Rimoldi et al., 2013). A los cuales, recientemente, se incrementaron algunos estudios añadiendo otros objetivos como estructura de la comunidad, aplicando índices de abundancia relativa y modelos de uso de hábitat, asociados a variables ambientales y de paisaje (Maffei et al., 2005; Vilas Boas Goulart et al.,

2009; Di Bitetti et al., 2010; Rimoldi et al., 2013; Bianchi et al., 2016; Castillo et al., 2019).

En lo que refiere a las especies de mamíferos carnívoros *C. thous*, *L. gymnocercus* y *L. geoffroyi*, son especies que están consideradas como no amenazadas en Uruguay y Brasil (Lucherini, 2015; Lucherini, 2016; Pereira et al., 2015), y quizás por ese motivo el conocimiento sobre sus poblaciones es todavía muy incompleto al igual que el de la mayoría de mamíferos neotropicales (Blake et al., 2012). Sin embargo, estas especies tienen una íntima relación con la principal actividad productiva de la región, como lo es la ganadería y todo lo que hace el entorno de la vida en el campo. Esto último, porque estas especies son permanentemente señaladas como depredadoras de ovinos y aves de corral (González y Martínez, 2010). Por tales motivos, esta información se vuelve particularmente necesaria para la sabana uruguayense, una ecorregión de pastizales y sabanas subtropicales que se extiende desde el extremo sur del estado Rio Grande do Sul, incluyendo a todo Uruguay (Olson et al., 2001). Donde las actividades humanas han modificado extensivamente los hábitats naturales tanto de pradera como de monte existentes, convirtiendo a la región en uno de los ambientes más amenazados del continente (Dinerstein et al., 1995). Por otro lado, los resultados obtenidos podrán ser comparados y contrastados con estudios realizados en otras regiones.

OBJETIVOS

Objetivo general

- Determinar los patrones de actividad y uso de hábitat de tres especies de mesocarnívoros, en el mosaico de ambientes en la ecorregión sabana uruguayense.

Objetivos específicos

- Determinar el patrón de actividad diario de las especies: *C. thous*, *L. gymnocercus* y *L. geoffroyi*.
- Modelar la detección y ocupación de las especies: *C. thous*, *L. gymnocercus* y *L. geoffroyi*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especies objetivo

Los mamíferos carnívoros han sido uno de los grupos focales de diversos estudios, debido a su carácter de especies amenazadas, raras y evasivas (Ceballos y Ehrlich, 2002). Dentro de este grupo, el zorro de monte (*Cerdocyon thous*), el zorro de campo (*Lycalopex gymnocercus*) y el gato montés (*Leopardus geoffroyi*) son especies comunes, presentes en toda la región (Queirolo, 2016), y parte importante de la comunidad de mamíferos (Albanesi et al., 2016; Bager y Castro, 2021).

El zorro de monte (*Cerdocyon thous*), es un cánido Neotropical con una amplia distribución, que va desde el norte de Sudamérica, abarcando gran parte del territorio de Brasil hasta el norte de Argentina y Uruguay (Berta, 1982; Medel y Jaksic, 1988; Macdonald y Sillero-Zubiri, 2004). Categorizado como una especie de “Preocupación menor” por IUCN (Lucherini, 2015), esta especie es localmente abundante en muchas áreas. Su patrón de actividad es principalmente nocturno y crepuscular (Courtenay y Maffei, 2004; Maffei, et al. 2007; Di Bitetti et al., 2009; Bianchi et al., 2016; Dias y Bocchiglieri, 2016), ocupando una gran variedad de hábitats, tales como, bosques húmedos y secos, bordes de bosques, sabanas boscosas y hábitats de pastizales en diferentes grados (Courtenay y Maffei, 2004; Manfredi et al., 2012; Trigo et al., 2013). Siendo aparentemente tolerante a las perturbaciones humanas, pero no a la urbanización (Beisiegel et al., 2013).



Figura 1: Mapa de América del Sur mostrando la distribución de *Cerdocyon thous*, obtenido de IUCN RedList (Lucherini, 2015). Imagen *C. thous* extraída de google fotos.

El zorro de campo (*Lycalopex gymnocercus*), se encuentra en el este de Bolivia, oeste de Paraguay, Uruguay, sureste de Brasil y centro y norte de Argentina (Lucherini et al., 2004; Lucherini y Luengos Vidal, 2008). Está categorizada como una especie de “Preocupación menor” por IUCN (Lucherini, 2016), sin embargo, la transformación del hábitat en áreas agrícolas es la principal amenaza para su conservación (Lucherini y Luengos Vidal, 2008). Este cánido puede presentar un patrón de actividad tanto nocturno como diurno (Courtenay y Maffei, 2004; Maffei, et al. 2007; Di Bitetti et al., 2009; Bianchi et al., 2016; Caruso et al., 2020) y por lo general ha sido descrito como una especie de pastizal, pero también habita sabanas, desiertos y bosques abiertos (Redford y Eisenberg, 1992; García y Kittlein, 2005; Vieira y Port, 2007; Lucherini y Luengos Vidal, 2008).



Figura 2: Mapa de América del Sur mostrando la distribución de *Lycalopex gymnocercus*, obtenido de IUCN RedList (Lucherini, 2016). Imagen *L. gymnocercus* extraída de google fotos

El gato montés (*Leopardus geoffroyi*), es un pequeño felino Neotropical solitario, categorizado por IUCN como una especie de “Preocupación menor” (Pereira et al., 2015). Este felino se considera abundante en la mayor parte de su distribución, que va desde Bolivia y el extremo sur de Brasil hasta el extremo sur de América (Pereira et al., 2016) y es conocido por tener un patrón de actividad nocturno (Manfredi et al., 2011; Pereira et al., 2015; Tirelli et al., 2019). Estudios en la región y en Argentina, el país que ocupa la mayor proporción de su distribución, indican que el gato de monte es tolerante y quizás, a veces favorecido por la alteración del hábitat y puede persistir junto con la ganadería y la agricultura (Castillo et al., 2008; Pereira et al., 2012; Caruso et al., 2016; Tirelli et al., 2019).

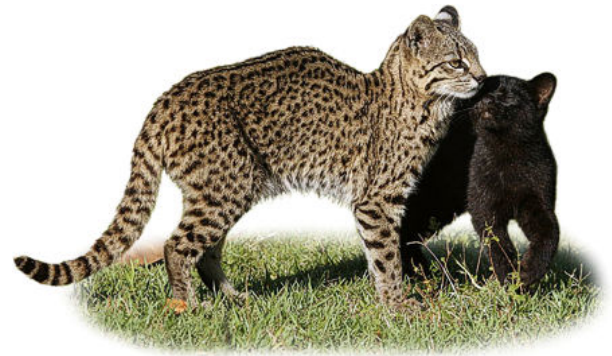


Figura 3: Mapa de América del Sur mostrando la distribución de *Leopardus geoffroyi*, obtenido de IUCN RedList (Pereira et al., 2016). Imagen *L. geoffroyi* extraída de google fotos

Área de estudio

Este estudio se llevó a cabo en el norte Uruguay y oeste del estado de Rio Grande do Sul - Brasil, dentro de la región de la Sabana uruguayense (Figura 4) (Dinerstein et al., 2015). Se trata de una ecorregión de pastizales y sabanas subtropicales que se extiende desde el extremo sur del estado Rio Grande do Sul, incluyendo a todo Uruguay (Olson et al., 2001). El área de estudio presenta un paisaje compuesto por un mosaico de bosques, pastizales y serranías, en una matriz de pradera (Evia y Gudynas, 2000) (Figura 5). Los bosques se distribuyen principalmente bordeando los cursos de agua y en serranías bajas que presentan una altura máxima de 513 msnm. Generalmente cuenta con un relieve plano, pero interrumpido en algunas áreas por mesetas bajas o afloramientos rocosos y depósitos de arena (Evia y Gudynas, 2000).

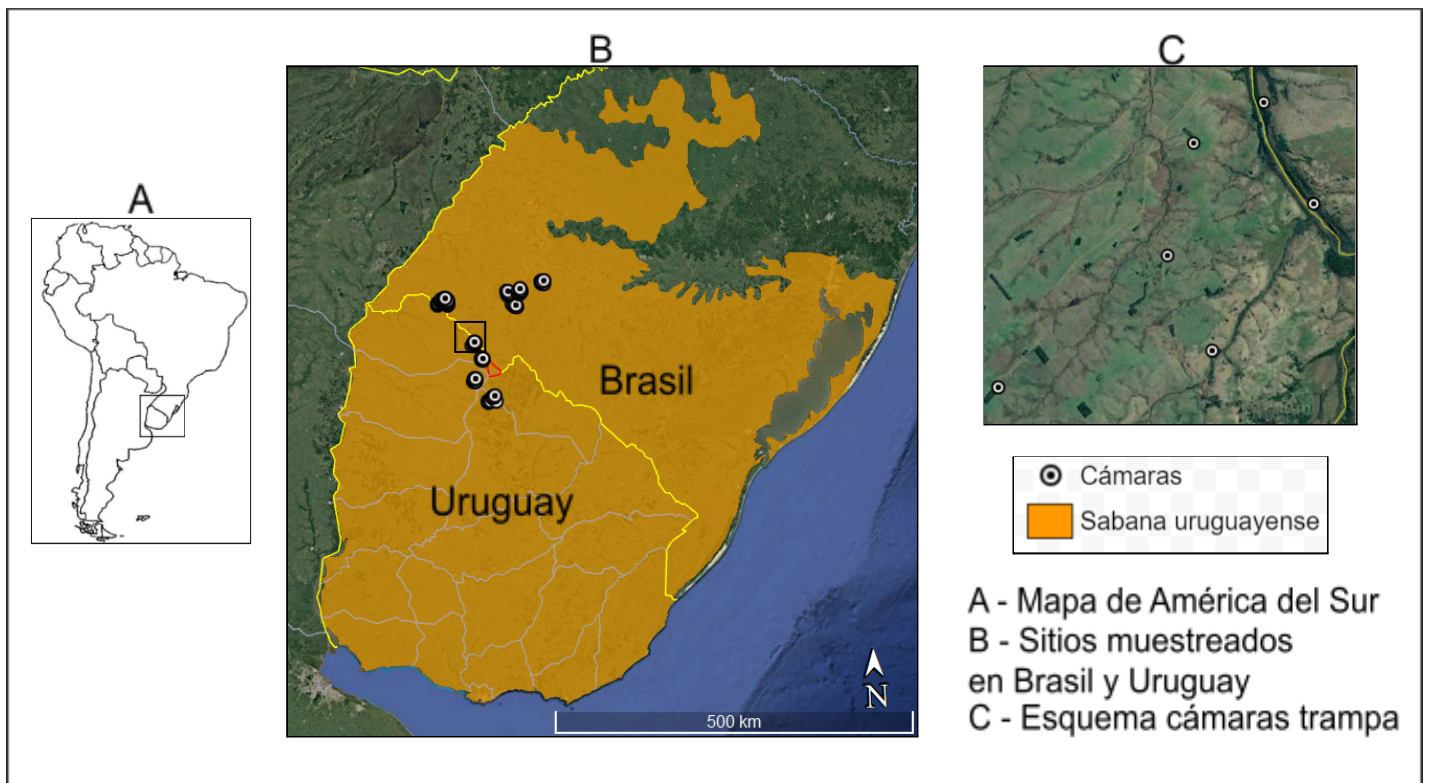


Figura 4: Mapa Área de estudio - Sabana Uruguayense. Mapas: A - América del Sur; B - Sitios muestreados en Brasil y Uruguay; C - Esquema cámaras trampa: dos cámaras en el ambiente “Bosque nativo”; dos cámaras en el ambiente “Campo natural”; dos cámaras en el ambiente “Cultivo”. En los mapas B y C los puntos negros representan las cámaras trampa, el área naranja la Sabana Uruguayense, mientras que la línea amarilla delimita la frontera entre Uruguay y Brasil.

Los pastizales en el área de estudio cubren un 85-95% de la superficie, sin embargo el área cuenta tanto con bosques serranos como ribereños. Los bosques serranos se desarrollan en las sierras, constituidas por cerros que se encuentran alineados y soldados por sus bases (Chebataroff, 1969), cuyas laderas tienen alto grado de rocosidad y suelos poco profundos (Escudero, 2004; Brussa y Grela, 2007). Generalmente se presentan en pequeños parches, más o menos circulares, formados por pocos árboles y arbustos, separados por vegetación herbácea o subarborescente (Brussa y Grela, 2007).

Por otro lado, los bosques ribereños, fisionómicamente son franjas de vegetación arbórea cuyo ancho depende de las condiciones geológicas, topográficas y edáficas del lugar, que a su vez determinan las condiciones de

humedad y en última instancia la distribución de las especies a lo ancho de la misma, ya que éstas lo hacen de acuerdo a sus requerimientos hídricos (Brussa y Grela, 2007). Por lo tanto, la franja más próxima al curso de agua está compuesta especies hidrófilas exclusivas de estos bosques, con sus raíces en contacto con el agua o que están afectadas por las inundaciones periódicas (Alonso-Paz y Bassagoda, 2002; Brussa y Grela, 2007). Con respecto a la zonas más alejadas y menos húmedas, se pueden encontrar algunos taxones que suelen vivir y que son compartidos con otros tipos de vegetación, como *Lithraea molleoides*, *Schinus longifolia*, *Celtis ehrenbergiana*, *Myrsine laetevirens*, *Blepharocalyx salicifolius*, *Scutia buxifolia* y *Ocotea* spp., ya que los límites entre estas franjas son graduales (Brussa y Grela, 2007). El estrato herbáceo está compuesto por helechos, hierbas, pequeños arbustos y plántulas de árboles mayores (Brussa y Grela, 2007).

Los límites entre los bosques y los pastizales pueden ser nítidos o muchas veces poco delimitado, con una zona intermedia de transición en el que crecen pajonales, se trata de comunidades de gramíneas de alto porte y que forman grandes maciegas (del Puerto, 1987; Brussa y Grela, 2007).

Desde el punto de vista climático, el área de estudio se encuentra incluida íntegramente en la zona templada, con una temperatura media que varía entre los 18°C y 20°C. La precipitación media anual es de 1400 mm, aunque la cantidad de lluvia se distribuye en forma irregular y varía considerablemente entre años (ver INUMET: <https://www.inumet.gub.uy/clima/climatologia-estacional>; GOV RS: <https://atlassocioeconomico.rs.gov.br/clima-temperatura-e-precipitacao>) (Figuras: 6 y 7). Pueden ocurrir sequías en cualquier época del año, pero son más frecuentes en verano (PNUMA et al., 2008).



Figura 5: Mosaico de paisajes de la Sabana Uruguayense (Imágenes: Fuente propia)

Diseño de muestreo y obtención de datos

Para la obtención de los datos se utilizaron cámaras trampa de tres modelos diferentes, Zeroglow 10M™ (Scoutguard®), sg2060-k 20 MP™ (Scoutguard®) y Trophy Cam™ (Bushnell®), mostrados en detalle en la figura 6. Dentro del área de estudio descrita más arriba, se determinaron 11 sitios de muestreo distribuidos en las localidades: Artigas, Tacuarembó, Salto, Quaraí, Cacequi, Alegrete y Rosario do Sul. En cada sitio fueron instaladas seis cámaras, dos en cada uno de los tres tipos de ambientes identificados (Figura 4). Estos últimos se identificaron como característicos y predominantes en el área de estudio: bosque nativo, campo natural y cultivo (Forestación: pino, eucalipto; arroz y soja).

En total se instalaron 66 cámaras, distribuidas por igual entre los tres ambientes como mencionado anteriormente (Figura 4). Las cámaras se instalaron a una distancia de por lo menos 2km entre ellas, a una altura entre 40 y 50 cm por encima del suelo y se programaron para grabar videos de 20 segundos. Estuvieron activas las 24 horas del día por un período entre 2 y 5 meses (dependiendo de las posibilidades de acceso por la pandemia), durante el período primavera-verano de los años 2020 y 2021, entre los meses de Octubre y Marzo. No se utilizó cebo para atraer a los animales.



Figura 6: Cámaras trampa utilizadas en el estudio: 1 - Zeroglow 10M™ (Scoutguard®); 2 - sg2060-k 20 MP™ (Scoutguard®); 3 - Trophy Cam™ (Bushnell®).

En cada uno de los sitios de muestreo se obtuvo información de variables ambientales vinculadas al entorno de cada una de las cámaras. Se tomaron cuatro medidas de la altura de la vegetación a los 15 metros de la cámara en dirección norte, sur, este y oeste, utilizando un hipsómetro (Vertex IV HS102). Estas medidas fueron luego promediadas, obteniendo un valor único de altura por cámara. También se midió la cobertura de dosel (en porcentaje), en los mismos puntos, al norte, sur, este y oeste, utilizando la aplicación Canopy Capture (disponible en App Store), medidas que luego fueron promediadas para obtener un valor único de la misma forma que se hizo con la altura de la vegetación.

Una vez transcurrido el tiempo de coleta de datos, las cámaras fueron recolectadas y las tarjetas de memoria (Kingston Micro SD 64 GB) analizadas. Los videos se procesaron y analizaron utilizando el software Timelapse 2 (Versión 2.3.3.7; Greenberg, 2013) generando una matriz para cada una de las cámaras totalizando 66 planillas. Luego, se elaboró una única matriz en excel con la información de todas las planillas (donde se tuvieron en cuenta: hora, fecha, punto, clase, orden, familia, género, especie, número de individuos, etc.).

A partir de esta matriz única se filtraron los datos y se elaboró una matriz de la tasa de registro para cada una de las tres especies: *C. thous*, *L. gymnocercus* y *L. geoffroyi*. Las planillas de los históricos se obtuvieron utilizando un script (creado por Mateus Zimmer y Vanderlei Debastiani - 28 de abril de 2021), ejecutado en el software R (R Development Core Team, 2015).

Análisis de los datos

Patrones de actividad

Primeramente, se determinó un promedio para la hora del amanecer y del atardecer durante el periodo de muestreo (primavera verano). El mismo se calculó en base a los datos del sitio <https://www.sunrise-and-sunset.com/> para cada una de los 11 localidades donde se instalaron las cámaras y luego se realizó un promedio para todo el área de estudio.

El patrón de actividad diaria para cada una de las especies se elaboró utilizando registros tomados en intervalos de una hora que luego fueron analizados mediante estadística circular utilizando el software Oriana 4.0 (Kovach, 2019). En el análisis se aplicó el Test de Rayleigh, para ver la uniformidad de los resultados.

Con la obtención del patrón de actividad de cada especie, se pasó a calcular el coeficiente de superposición temporal (Δ), utilizando el paquete “overlap” (Ridout y Linkie, 2009) dentro del software R (R Development Core Team, 2015). Estos análisis fueron elaborados utilizando la densidad de Kernel, este método considera cada registro como una muestra aleatoria de una distribución continua subyacente (Ridout y Linkie, 2009; Foster et al., 2013). El grado de sobreposición se midió par a par entre las tres especies de carnívoro: *C. thous* - *L. gymnocercus*; *C. thous* - *L. geoffroyi*; *L. gymnocercus* - *L. geoffroyi*. El valor del coeficiente varía entre 0 (sin superposición) y 1 (superposición completa) (Ridout y Linkie, 2009).

Uso del espacio

A partir de los registros de las especies, también se analizó un porcentaje de ocurrencia por parte de cada una con respecto a los diferentes ambientes. Elaborando una tabla para cada especie con los registros por ambiente.

Modelos de detección y ocupación

Se aplicaron distintos modelos de ocupación para cada una de las especies, con la finalidad de estimar las probabilidades tanto de detección y ocupación de estas en el área de estudio (Mackenzie et al., 2006). Los modelos estuvieron basados en variables obtenidas en campo y en los distintos ambientes que fueron muestreados.

Datos de las especies

Las matrices de histórico de cada una de las especies fueron importadas al software R (R Development Core Team, 2015), junto con los valores respectivos de las variables de cada sitio, mencionadas en el párrafo anterior. Para la

independencia de los registros, se determinó un periodo de 24hs como límite mínimo entre cada registro de la misma especie por cámara.

Variables ambientales

Para la detección, las variables consideradas fueron la “Cobertura vegetal del dosel” en el punto en que se encontraba instalada cada cámara y la “Altura de la vegetación” por punto previamente promediada, ambas obtenidas en campo. Mientras que para la ocupación se utilizó los distintos ambientes como categorías: bosque nativo, campo natural y cultivo.

Construcción de los modelos

Los modelos se construyeron utilizando el paquete estadístico “unmarked” (Fiske y Chandler, 2011, 2015) en el software R (R Development Core Team, 2015). Modelos capaces de representar hipótesis biológicas plausibles, que consideran posibles efectos de las variables en la detección y ocupación de las especies (Burnham y Anderson, 2002; MacKenzie et al., 2006).

Se modeló primeramente la detección, donde la detectabilidad se estima a partir de la frecuencia de detecciones por sitio, teniendo en consideración la detectabilidad imperfecta (Mackenzie et al., 2006). Se utilizaron las variables medidas en campo y los distintos ambientes donde se encontraban las cámaras. Se elaboraron distintos modelos para cada especie incluyendo las variables de detección citadas anteriormente, y un modelo nulo. Los distintos modelos de detección fueron clasificados utilizando el criterio de información de Akaike (AIC) (Burnham y Anderson, 2002). Se consideraron los modelos con $\Delta AIC \leq 2$ del modelo superior como ajustados (Burnham y Anderson 2002).

Para la elaboración de los modelos de ocupación se utilizó el mejor modelo de detección (MacKenzie et al. 2006; De Wan et al., 2009). Los cuales incluyeron los distintos ambientes como variables categóricas y también se elaboró un modelo nulo. Luego, los distintos modelos de ocupación fueron rankeados según el valor de AIC, donde se consideraron como mejores modelos aquellos en los cuales el valor

de ΔAIC fuera menor o igual a dos ($\Delta AIC \leq 2$) (Burnham y Anderson, 2002). A partir del mejor modelo, se evaluó el efecto de cada variable tanto en la probabilidad de detección, como en la probabilidad de ocupación.

Una vez elaborados los modelos, se les aplicó la función “backTransform” dentro del paquete “unmarked”, para obtener la probabilidad de detección y ocupación de cada una de las especies en el área de estudio.

RESULTADOS

El esfuerzo total de muestreo fue de 4.756 noches trampa. Donde se obtuvieron 227 registros de *C. thous*, 137 de *L. gymnocercus* y 32 de *L. geoffroyi*.

Patrón de actividad

Todos los mesocarnívoros fueron predominantemente nocturnos, presentando una actividad no uniforme (Tabla 1).

Tabla 1: Valores del Test de Rayleigh para cada especie.

Especie	Rayleigh Test
<i>C. thous</i>	0.3549; P<0,05
<i>L. gymnocercus</i>	0.3549; P<0,05
<i>L. geoffroyi</i>	0.3781; P<0,05

Cerdocyon thous, presentó un pico de actividad entre las 18:00 hs y las 19:00 hs, siendo la hora media de su actividad a las 20:00 hs (Figura 7).

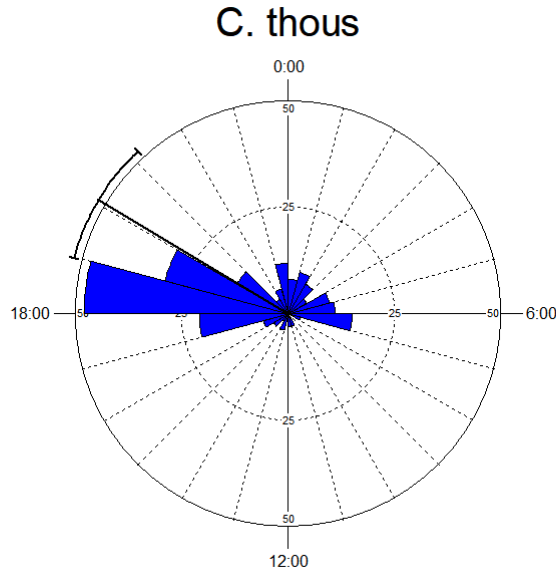


Figura 7: Distribución circadiana de la actividad de *C. thous* durante las horas del día. Los histogramas azules muestran la distribución de la actividad de la especie, el vector la media (μ) junto con el desvío estándar 99%.

Por otro lado, *L. gymnocercus* presentó un pico de actividad opuesto a *C. thous*, entre las 06:00 hs y las 08:00 hs, siendo la hora media de su actividad a las 06:00 hs (Figura 8). La especie presentó una tendencia a tener una tasa de registro más alta en las estaciones ubicadas en campo natural, que en monte nativo y cultivos (Tabla 3).

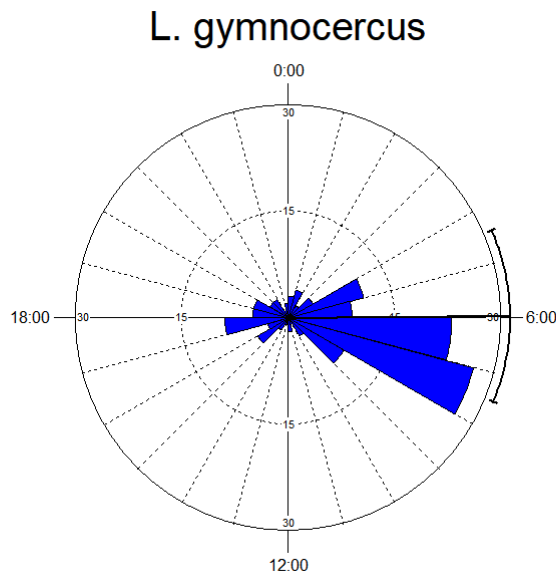


Figura 8: Distribución circadiana de la actividad de *L. gymnocercus* durante las horas del día. Los histogramas azules muestran la distribución de la actividad de la especie, el vector la media (μ) junto con el desvío standard 99%.

En cuanto a *L. geoffroyi*, la especie presentó un pico de actividad entre las 21:00 hs y las 23:00 hs, siendo la hora media de su actividad a las 22:30 hs aproximadamente (Figura 9).

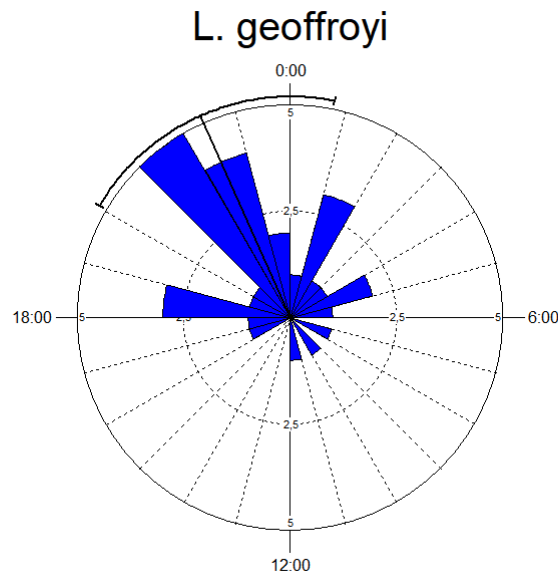


Figura 9: Distribución circadiana de la actividad de *L. geoffroyi* durante las horas del día. Los histogramas azules muestran la distribución de la actividad de la especie, el vector la media (μ) junto con el desvío standard 99%.

Superposición

Con respecto a las comparaciones de actividad entre las tres especies de mesocarnívoros, se puede observar que entre todas existe una sobreposición media, clasificada como moderada (Monterroso et al., 2014).

Al realizar la superposición del patrón de actividad, entre *C. thous* y *L. gymnocercus*, es posible observar que a pesar de tener picos de actividad opuestos (Figura 10), presentan un coeficiente de superposición en su actividad diaria de 62% ($\Delta \hat{=} 0.62$ (0.52-0.71 IC)).

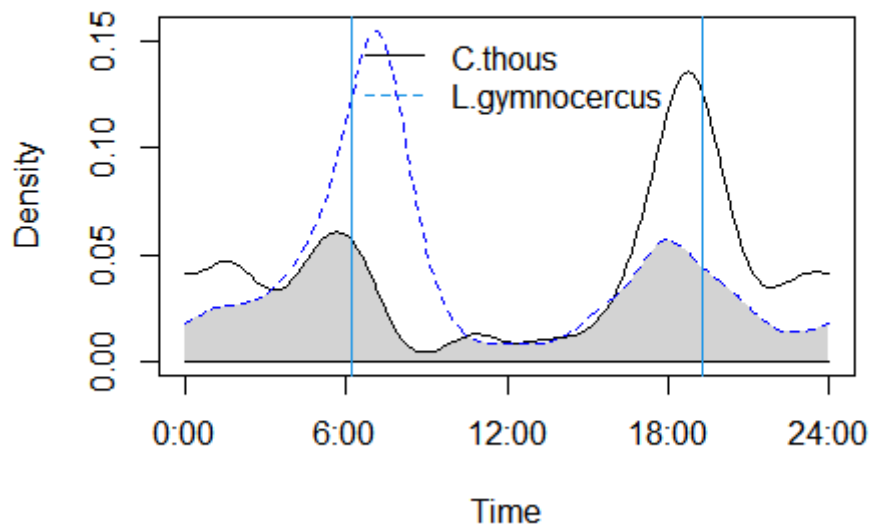


Figura 10: Gráfica de superposición de actividad circadiana entre *C. thous* y *L. gymnocercus*. La línea sólida representa la estimación de la densidad de kernel para *C. thous*, mientras que la punteada lo hace para *L. gymnocercus*. Las líneas azules representan el promedio calculado para el amanecer y atardecer para el área de estudio, mientras que, el coeficiente de superposición está representado por el área gris.

En cuanto a la comparación entre *C. thous* y *L. geoffroyi*, se obtuvo el mayor coeficiente de superposición, 71 % ($\Delta \hat{=}0.71$ (0.56-0.82 IC)). Ambas especies, presentaron un patrón de actividad vespertal nocturno (Figura 11).

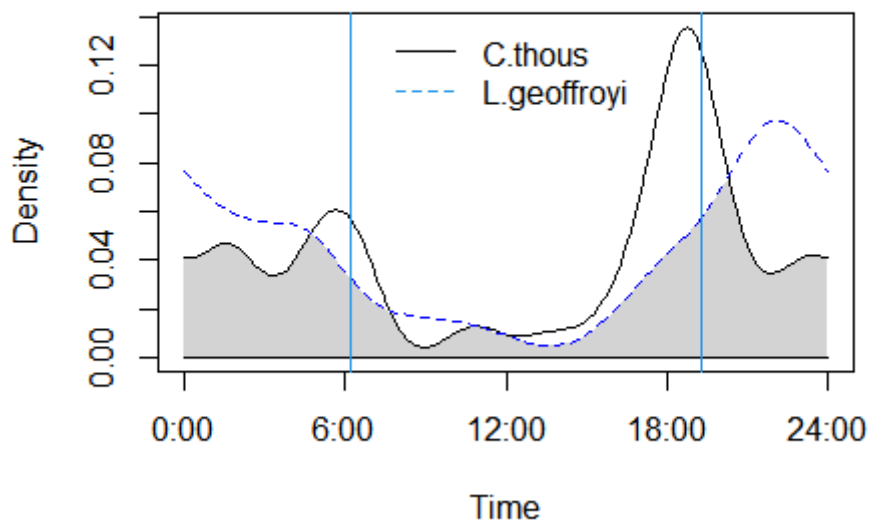


Figura 11: Gráfica de superposición de actividad circadiana entre *C. thous* y *L. geoffroyi*. La línea sólida representa la estimación de la densidad de kernel para *C. thous*, mientras que la punteada lo hace para *L. geoffroyi*. Las líneas azules representan el promedio calculado para el

amanecer y atardecer para el área de estudio, mientras que, el coeficiente de superposición está representado por el área gris.

El menor coeficiente de superposición, se obtuvo al comparar las especies, *L. gymnocercus* y *L. geoffroyi*, 55 % ($\Delta \approx 0.55$ (0.41-0.68 CI)). Ambas, presentaron picos de actividad opuestos al igual que lo sucedido con *C. thous* y *L. gymnocercus* (Figura 12).

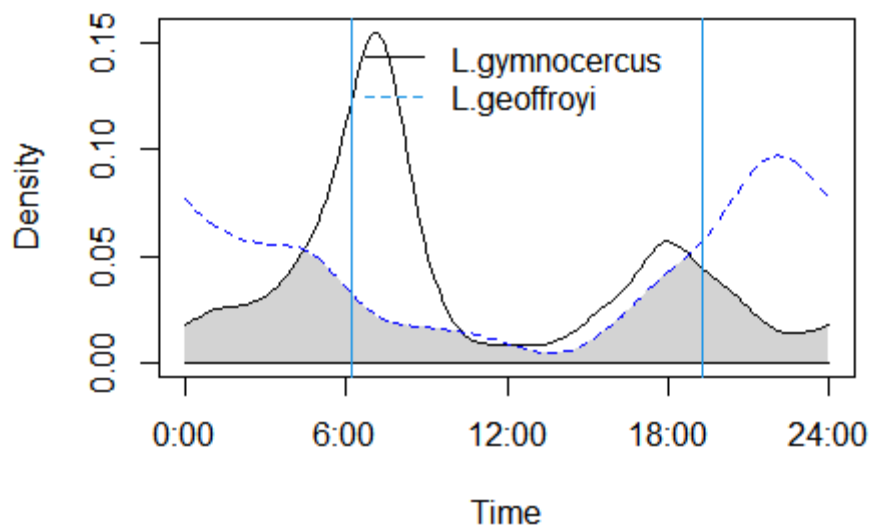


Figura 12: Gráfica de superposición de actividad circadiana entre *L. gymnocercus* y *L. geoffroyi*. La línea sólida representa la estimación de la densidad de kernel para *L. gymnocercus*, mientras que la punteada lo hace para *L. geoffroyi*. Las líneas azules representan el promedio calculado para el amanecer y atardecer para el área de estudio, mientras que, el coeficiente de superposición está representado por el área gris.

Uso del espacio

Cerdocyon thous presentó una tendencia a tener una tasa de registro más alta en las estaciones ubicadas en bosque nativo, que en campo natural y cultivos (Tabla 2).

Tabla 2: Número y porcentaje de registros de *C. thous* según ambiente.

Ambiente	Registros	Porcentaje (%)
Bosque nativo	120	52.86 %
Campo natural	98	43.17 %
Cultivo	9	3.96 %

Lycalopex gymnocercus por otro lado presentó una tendencia a tener una tasa de registro más alta en las estaciones ubicadas en campo natural, que en bosque nativo y cultivos (Tabla 3).

Tabla 3: Número y porcentaje de registros de *L. gymnocercus* según ambiente.

Ambiente	Registros	Porcentaje (%)
Bosque nativo	32	23.35 %
Campo natural	83	60.58 %
Cultivo	22	16.05 %

Leopardus geoffroyi presentó una tendencia a tener una tasa de registro más alta en las estaciones ubicadas en bosque nativo, que en campo natural y cultivos (Tabla 4).

Tabla 4: Número y porcentaje de registros de *L. geoffroyi* según ambiente.

Ambiente	Registros	Porcentaje (%)
Bosque nativo	26	81.25 %
Campo natural	2	6.25 %
Cultivo	4	12.5 %

Modelos de detección y ocupación

Cerdocyon thous

Los mejores modelos de detección ($\Delta AIC \leq 2$) que se ajustaron a la especie, incluyen la “Cobertura de dosel” (det2) y la combinación de la “Cobertura de dosel” más la “Altura de la vegetación” (det3) (Tabla 5).

Tabla 5: Resultado de los distintos modelos de probabilidad de detección (p) para *C. thous* (Alt.veg = Altura de la vegetación; Cob = Cobertura de dosel).

Modelo	Fórmula	Número de parámetros	AIC	Delta	Peso de AIC	Peso acumulativo
det2	$p(\text{Cob}) \sim \psi(1)$	3	1228.05	0.00	6.4e-01	0.64
det3	$p(\text{Alt.veg} + \text{Cob}) \sim \psi(1)$	4	1229.24	1.19	3.6e-01	1.00
det1	$p(\text{Alt.veg}) \sim \psi(1)$	3	1242.05	14.00	5.9e-04	1.00
det0	$p(1) \sim \psi(1)$	2	1298.29	70.24	3.6e-16	1.00

Con respecto a la probabilidad de ocupación, el modelo que mejor se ajustó a *C. thous* fue el modelo nulo (Ocu1). Sin embargo, todos los modelos se ajustaron y presentaron valores de $\Delta AIC \leq 2$ (Tabla 8). El segundo mejor modelo, fue el que combinó la variable “Cobertura de dosel” más el ambiente “Bosque Nativo” (Ocu2), seguido por el modelo que integró la “Cobertura vegetal” y el ambiente “Cultivo” (Ocu3), y por último el modelo con la “Cobertura de dosel” y el ambiente “Campo” (Ocu4).

En el modelo Ocu 1, la probabilidad de ocupación es nula (no incluye variables) y la “Cobertura de dosel” presentó una tendencia negativa para la detección ($\beta = -0.421$, $SE = 0.1052$, $z = -4.0$, $P(>|z|) = 6.28e-05$). Ocu2, una tendencia positiva para el ambiente “Bosque Nativo” en cuanto a la ocupación ($\beta = 0.80$, $SE = 0.726$, $z = 1.10$, $P(>|z|) = 0.271$) y negativa para la “Cobertura de

dosel”, con respecto a la probabilidad de detección ($\beta = -0.43$, $SE = 0.105$, $z = -4.11$, $P(>|z|) = 3.98e-05$). Ocu3, una tendencia negativa para el ambiente “Cultivo” para la ocupación ($\beta = -0.544$, $SE = 0.609$, $z = -0.894$, $P(>|z|) = 0.3714$) y también negativa para la “Cobertura de dosel” en la detección ($\beta = -0.425$, $SE = 0.105$, $z = -4.04$, $P(>|z|) = 5.24e-05$). Ocu4, una tendencia negativa en lo que refiere a la probabilidad de ocupación para el ambiente “Campo” ($\beta = -0.116$, $SE = 0.625$, $z = -0.186$, $P(>|z|) = 0.852$) y también negativa para la detección con respecto a la “Cobertura de dosel” ($\beta = -0.421$, $SE = 0.1051$, $z = -4.01$, $P(>|z|) = 6.11e-05$).

Tabla 6: Resultado de los distintos modelos de probabilidad de ocupación (ψ) para *C. thous* (Cob = Cobertura de dosel; Bosque = Bosque Nativo; Cult = Cultivo; Camp = Campo).

Modelo	Fórmula	Número de parámetros	AIC	Delta	Peso de AIC	Peso acumulativo
ocu1	$p(\text{Cob}) \sim \psi(1)$	3	1228.05	0.00	0.38	0.38
ocu2	$p(\text{Cob}) \sim \psi(\text{Bosque})$	4	1228.70	0.65	0.27	0.65
ocu3	$p(\text{Cob}) \sim \psi(\text{Cult})$	4	1229.25	1.20	0.21	0.86
ocu4	$p(\text{Cob}) \sim \psi(\text{Camp})$	4	1230.02	1.97	0.14	1.00

Lycalopex gymnocercus

En este caso, todos los modelos de detección aplicados presentaron un valor $\Delta AIC \leq 2$ (Tabla 6). Siendo el mejor, el que incluye la variable “Altura de la vegetación” (det1), seguido por el modelo que incluye la combinación de “Altura de vegetación” más la “Cobertura de dosel” (det3).

Tabla 7: Resultado de los distintos modelos de probabilidad de detección (p) para *L. gymnocercus* (Alt.veg = Altura de la vegetación; Cob = Cobertura de dosel).

Modelo	Fórmula	Número de parámetros	AIC	Delta	Peso de AIC	Peso acumulativo
det1	$p(\text{Alt.veg}) \sim \psi(1)$	3	920.16	0.00	0.39	0.39
det3	$p(\text{Alt.veg} + \text{Cob}) \sim \psi(1)$	4	921.27	1.11	0.22	0.61
det2	$p(\text{Cob}) \sim \psi(1)$	3	921.41	1.25	0.21	0.81
det0	$p(1) \sim \psi(1)$	2	921.60	1.44	0.19	1.00

Al igual que con los modelos de detección, todos los modelos de ocupación se ajustaron (Tabla 9). Sin embargo, el mejor modelo fue el que incluye la “Altura de la vegetación” (Ocu1), seguido del modelo que combina la “Altura de la vegetación” más el ambiente “Cultivo” (Ocu3), luego el modelo que incluye la “Altura de la vegetación” y el ambiente “Bosque Nativo” (Ocu2) y por último el modelo con las variables “Altura de la vegetación” y el ambiente “Campo” (Ocu4).

En el modelo Ocu1, la probabilidad de ocupación es nula (no incluye variables) y la “Altura de la vegetación” presentó una tendencia positiva para la detección ($\beta = 0.13$, $SE = 0.0684$, $z = 1.89$, $P(>|z|) = 5.81e-02$). Ocu3, una tendencia negativa para el ambiente “Cultivo” en cuanto a la ocupación ($\beta = -0.153$, $SE = 0.634$, $z = -0.242$, $P(>|z|) = 0.80873$) y positiva para la “Altura de la vegetación”, con respecto a la probabilidad de detección ($\beta = 0.13$, $SE = 0.0684$, $z = 1.9$, $P(>|z|) = 5.8e-02$). Ocu2, una tendencia positiva para el ambiente “Bosque Nativo” para la ocupación ($\beta = 0.143$, $SE = 0.617$, $z = 0.232$, $P(>|z|) = 0.81687$) y también positiva para la “Altura de la vegetación” en la detección ($\beta = 0.13$, $SE = 0.0684$, $z = 1.9$, $P(>|z|) = 5.80e-02$). Ocu4, una tendencia positiva en lo que refiere a la probabilidad de ocupación para el ambiente “Campo” ($\beta = 0.00565$, $SE = 0.637$, $z = 0.00887$, $P(>|z|) = 0.99292$) y también positiva para la detección con

respecto a la “Altura de la vegetación” (beta = 0.13, SE = 0.0684, z = 1.89, P(>|z|) = 5.81e-02).

Tabla 8: Resultado de los distintos modelos de probabilidad de ocupación (ψ) para *L. gymnocercus* (Alt = Altura de la vegetación; Bosque = Bosque Nativo; Cult = Cultivo; Camp = Campo).

Modelo	Fórmula	Número de parámetros	AIC	Delta	Peso de AIC	Peso acumulativo
ocu1	$p(\text{Alt}) \sim \psi(1)$	3	920.16	0.00	0.47	0.47
ocu3	$p(\text{Alt}) \sim \psi(\text{Cult})$	4	922.10	1.94	0.18	0.65
ocu2	$p(\text{Alt}) \sim \psi(\text{Bosque})$	4	922.10	1.95	0.18	0.83
ocu4	$p(\text{Alt}) \sim \psi(\text{Camp})$	4	922.16	2.00	0.17	1.00

Leopardus geoffroyi

El mejor modelo que se ajustó a la especie, fue el que incluye la variable “Altura de la vegetación” (det1), seguido del modelo con la combinación de la “Altura de la vegetación” más la “Cobertura de dosel” (det3). Fueron los únicos modelos que presentaron un valor $\Delta\text{AIC} \leq 2$ (Tabla 7).

Tabla 9: Resultado de los distintos modelos de probabilidad de detección para *L. geoffroyi* (det0 = Modelo nulo; det1 = Altura de la vegetación; det2 = Cobertura de dosel; det3 = Altura de la vegetación + Cobertura de dosel).

Modelo	Fórmula	Número de parámetros	AIC	Delta	Peso de AIC	Peso acumulativo
det1	$p(\text{Alt.veg}) \sim \psi(1)$	3	414.04	0.00	0.6801	0.68
det3	$p(\text{Alt.veg} + \text{Cob}) \sim \psi(1)$	4	415.58	1.54	0.3146	0.99
det2	$p(\text{Cob}) \sim \psi(1)$	3	425.10	11.06	0.0027	1.00

DISCUSIÓN

En general, el patrón de actividad es un resultado de adaptaciones para la depredación, porque los depredadores deben sincronizar su actividad con la de sus presa (Theuerkauf et al., 2003; Jenny y Zuberbühler, 2005; Eriksen et al., 2011). Sin embargo, este patrón también presenta diferencias temporales por parte de las especies en el uso de nichos similares (Kasper et al., 2007). A partir de lo cual, también cabe destacar que el uso del espacio por parte de distintas especies, se basa en requisitos de comportamiento y requisitos fisiológicos/biológicos (Swihart et al., 1988), y por lo general existe una relación clara entre el tamaño del ámbito hogar de una especie, su masa corporal y dieta, con la relación mediada por la productividad del paisaje (Gehrt y Fritzell 1997; Gompper y Gittleman, 1991), donde también la complejidad espacial ambiental puede promover la coexistencia cuando están presentes tanto especies especialistas como generalistas (Simon, 1974).

En lo que refiere al patrón de actividad diaria, en este estudio *C. thous* presentó un patrón de actividad mayormente vespéral-nocturno, presentando un pico de actividad al anochecer. Este resultado es similar al obtenido por Bianchi et al. (2016) en la zona Centro del Pantanal en Brasil, a diferencia del estudio realizado por Kasper et al. (2007) en el “Parque Estadual do Turvo” en Río Grande del Sur, en el cual la especie fue preferentemente nocturna y en los estudios realizados por Di Bitetti et al. (2009) en el Noreste Argentino y Maffei et al. (2007) en el Chaco Seco Boliviano, donde la especie presentó un patrón de actividad mayormente nocturno y crepuscular y el estudio realizado en el Noreste de Brasil en un remanente de la Caatinga por Dias y Bocchiglieri (2016), donde la especie fue estrictamente nocturna.

Por otro lado, *L. gymnocercus*, presentó un pico de actividad al amanecer, siendo su patrón de actividad diario mayormente crepuscular-nocturno. Este resultado también es similar al obtenido por Bianchi et al. (2016) en la zona Centro del Pantanal en Brasil para esta especie, el cual también se puede comparar con el patrón bimodal noche/día obtenido por Di Bitetti et al. (2009) en el Noreste Argentino, a diferencia del realizado por Maffei et al. (2007) en el Chaco Seco Boliviano, en el cual la especie mostró una tendencia a tener un patrón nocturno.

A pesar de que la superposición con respecto al patrón de actividad diario de los zorros presentó valores elevados (62%), debemos resaltar los periodos de actividad con picos opuestos en el tiempo ya que no fueron registrados en otros estudios, marcando un nuevo antecedente para futuros trabajos. Estos picos opuestos, quizás sugieren que las especies están actuando de forma complementaria, facilitando la coexistencia entre ambas ya que son especies que se encuentran en simpatría. Se dice que dos especies viven en simpatría o que son simpátricas cuando sus respectivas áreas de distribución coinciden en todo o en parte (Galán et al., 2013). Respaldando esta sugerencia, según el estudio realizado en el noreste Argentino por Di Bitetti y colaboradores (Di Bitteti et al., 2009), *L. gymnocercus* se vuelve más diurno en áreas donde se encuentra *C. thous* y cuando ambas especies deben coexistir en un mismo ambiente, es *L. gymnocercus* quien modifica su actividad diaria para evitar encuentros con otras especies. A diferencia de lo planteado en el estudio realizado por Maffei y colaboradores, el cual no reveló diferencias en los patrones de actividad de estas especies (Maffei, et al. 2007). El hecho de que *L. gymnocercus* recurra a este mecanismo de evitación interespecífica, puede estar vinculado a su menor tamaño ya que se trata de una especie que tiende a alimentarse de forma solitaria, encontrándose en desventaja competitiva con *C. thous* (Di Bitetti et al., 2009).

En relación a lo mencionado, también se debe tener en cuenta y resaltar otro aspecto muy importante, estas especies de zorros tienen preferencia por distintos ambientes. Donde las diferencias en la apariencia física de las dos especies también apuntan a adaptaciones a diferentes ambientes, ya que *C. thous* tiene patas, hocico y orejas relativamente más cortos que *L. gymnocercus*, características morfológicas típicas de las especies que viven en los bosques (Langguth, 1975). *Cerdocyon thous* generalmente se ha asociado con bosques, bordes de bosques y sabanas boscosas (Berta, 1982; Courtenay y Maffei, 2004), mientras que *L. gymnocercus* se ha asociado principalmente con pastizales (Lucherini et al., 2004; Lucherini y Luengos Vidal, 2008;), lo cual también se vio reflejado en este estudio, siendo bosque nativo el ambiente con mayor cantidad de registros de *C. thous* y campo natural de *L. gymnocercus*.

Respaldando los registros que se obtuvieron de cada especie en los distintos ambientes, al aplicar los modelos de detección y ocupación fue posible observar, que si bien ambas especies de zorros utilizaron todos los tipos de hábitats monitoreados en nuestro estudio, lo hicieron en grado diferente, siendo “Bosque nativo” el ambiente con mayor probabilidad tanto de detección como de ocupación para *C. thous* y el ambiente “Campo natural” para *L. gymnocercus*. Estos resultados se reflejan a partir de que en los distintos modelos, la variable “Bosque nativo” presentó una tendencia positiva en cuanto a la probabilidad de ocupación para *C. thous*, sin embargo, la variable “Cobertura de dosel” presentó una tendencia negativa en cuanto a la probabilidad de detección. Lo cual puede estar asociado, a un aumento en la capacidad de detección en bordes de bosques y sabanas boscosas (Berta, 1982; Courtenay y Maffei, 2004) que no presenten una vegetación muy densa.

Sin embargo, a pesar de los resultados obtenidos, en estudios realizados en el centro de Brasil, *C.thous* utilizó todos los ambientes disponibles en proporción a su disponibilidad (Jácomo et al., 2004), seleccionando áreas más abiertas de campo natural (Juarez y Marinho, 2002).

Con respecto a *L. gymnocercus*, la variable “Campo” presentó una tendencia positiva en lo que refiere a la probabilidad de ocupación para la especie, mientras que la variable “Altura de la vegetación” presentó una tendencia positiva para la probabilidad de detección. En este caso, la variable “Campo” sugiere una mayor probabilidad de ocupación por parte de la especie en ambientes abiertos, por otro lado, la variable “Altura de la vegetación” esta asociada a la altura de los pastizales, sugiriendo que la altura en la vegetación estaría asociada probablemente a la necesidad de resguardo por parte de la especie. Respaldando la información ya conocida, en la cual se describe a la especie como de pastizales, pero que también puede habitar sabanas y bosques abiertos (Redford y Eisenberg, 1992; García y Kittlein, 2005; Vieira y Port, 2007; Lucherini y Luengos Vidal, 2008).

En lo que refiere al ambiente “Cultivo”, este presentó una tendencia negativa para la probabilidad de detección y ocupación para ambas especies de zorros, sugiriendo que este ambiente puede presentar una amenaza para las mismas. Este

resultado difiere de lo mencionado en otros estudios, donde *C. thous* se mostró más tolerable a ambientes alterados (Courtenay y Maffei, 2004; Lemos et al., 2011), teniendo en cuenta que se trata de ambientes con otro uso antrópico. Por otro lado, en el caso de *L. gymnocercus* se ha registrado previamente que los ambientes alterados si representan una amenaza para la especie (Lucherini y Luengos Vidal, 2008).

A diferencia de las dos especies de zorros, las cuales tuvieron picos opuestos de actividad al atardecer y al amanecer, en lo que refiere a *L. geoffroyi*, la especie presentó un patrón de actividad mayormente nocturno en nuestra área de estudio. Estos resultados son similares a los registrados previamente por Johnson y Franklin (1991) en la Patagonia, Pereira (2009) en el centro de Argentina, Cuellar et al. (2006) en el Chaco boliviano, Manfredi et al. (2011) y Castillo et al. (2008) en las Pampas Húmedas y Johnson y Franklin (1991) en el bosque subpolar magallánico. Este patrón diario podría estar relacionado con una mayor actividad y/o vulnerabilidad de las principales especies de presas (pequeños roedores y aves) de *L. geoffroyi* en esta región (Manfredi et al., 2004) y a pesar de la alta superposición que presentó con las dos especies de zorros, siendo de 71% con *C. thous* y de 55% con *L. gymnoercus*, su patrón diario no interfiere en la actividad de estas especies.

Al aplicar los distintos modelos, ya mencionados anteriormente a *L. geoffroyi*, al igual que con *L. gymnocercus* la variable “Altura de la vegetación” también tuvo una tendencia positiva para la detección esta especie, aunque en este caso la variable está asociada a la altura de la vegetación del ambiente “Bosque nativo” donde presentó una mayor cantidad de registros. Por otro lado, esta especie estuvo asociada al ambiente “Cultivo”, los resultados presentaron una influencia positiva de esta variable en cuanto la probabilidad de ocupación de la especie, esto último va en concordancia con lo mencionado en otros estudios, donde se muestra que la especie presenta cierto grado de adaptabilidad a las alteraciones del hábitat producidas por las actividades agrícolas (Castillo et al., 2008; Cuellar et al., 2006; Pereira et al., 2011, 2012; Manfredi et al., 2012). Sin embargo, el ambiente con mayor cantidad de registros por parte de la especie fue “Bosque nativo”, estando de acuerdo y confirmando resultados obtenidos en otros estudios con respecto a este resultado (Manfredi et al., 2006, 2012; Pereira et al, 2012; Castillo et al., 2019).

En lo que refiere a áreas abiertas como el ambiente “Campo natural”, estos parecen no ser adecuados para la especie (Caruso et al., 2016; Manfredi et al., 2012; Tirelli et al. 2019). Son varios factores los que contribuyen a la selección del hábitat por parte de una especie como ya fue mencionado, pero es probable que el más influyente para esta especie sea la disponibilidad relativa de presas (Harper, 2007; McNab, 1963). Los pequeños mamíferos han sido descritos como la principal presa de *L. geoffroyi* en varios estudios (Bisceglia et al., 2008; Guidobono et al., 2016; Manfredi et al., 2004).

A partir de la discusión de los resultados obtenidos en este estudio, podemos decir que estos constituyen un aporte muy importante para la región, dando a conocer el patrón de actividad, uso de espacio y la aplicación de modelos de detección y ocupación de tres especies de mesocarnívoros, información que nos permite conocer un poco más acerca de ellas y a partir de la cual también es posible comparar los resultados con estudios realizados en otras regiones. Otra razón por la cual conocer el comportamiento de estas especies en la región es importante, se debe a que éstas tienen una íntima relación con nuestras principales actividades productivas, siendo permanentemente señaladas como predadoras de ovinos y aves de corral (González y Martínez, 2010).

Cómo fue posible observar, en lo que refiere al patrón de actividad, los tres mesocarnívoros considerados en este estudio fueron predominantemente nocturnos, corroborando el conocimiento previo de estas especies en otras regiones (Maffei, et al., 2007; Bianchi et al., 2016; Castillo et al., 2019). Sin embargo, algo que debemos destacar son los picos opuestos entre las dos especies de zorros, algo que no ha sido registrado en otra región, convirtiéndose en el punto de partida para futuros estudios, permitiendo generar nuevas hipótesis acerca del patrón de actividad diario de estas especies. Esto también reafirma y refleja la necesidad y falta de trabajos de investigación con respecto a los mesocarnívoros en la región.

Otro punto importante de los resultados de este trabajo, es que podemos decir que estos también nos muestran la importancia que tienen y lo que representa el mosaico de ambientes que conforman la región, ya que son áreas que

proporcionan alimentos y valioso refugio durante el día a las especies, e indican que estos ambientes son áreas esenciales para la vida silvestre. Resaltando el hecho de que muchas veces los límites entre los bosques y los pastizales pueden ser poco delimitados. Por tales motivos, la incorporación de estos hallazgos en la planificación de la conservación de estos ambientes, deben ser relevantes para asegurar la persistencia no solo de estas especies sino que de toda la comunidad de mamíferos silvestres de la región.

BIBLIOGRAFÍA

- Albanesi, S. A., Jayat, J. P., y Brown, A. D. (2016). Patrones de actividad de mamíferos de medio y gran porte en el pedemonte de yungas del noroeste argentino.
- Alonso Paz, E., y M. J. Bassagoda. (2002). Aspectos fitogeográficos y diversidad biológica de las formaciones boscosas del Uruguay. *Ciencia y Ambiente*. 24:35-48.
- Bager, A., y Castro, É. (2021). Banco de datos da comunidade de mamíferos de médio e grande porte da Estação Ecológica do Taim, Rio Grande do Sul, Brasil. *Latin American Data in Science*, 1(1), 1-6.
- Bailey, L. L., D. I. MacKenzie, and J. D. Nichols. (2014). Advances and applications of occupancy models. *Methods in Ecology and Evolution* 5:1269–1279.
- Berta, A. 1982. *Cerdocyon thous*. *Mammalian Species* 186:1–4.
- Bianchi RdC., Olifiers N., Gompper M. E., Mourão G. (2016) Niche Partitioning among Mesocarnivores in a Brazilian Wetland. *PLOS ONE* 11(9): e0162893. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0162893>.
- Bisceglia, S. B., Pereira, J. A., Teta, P., y Quintana, R. D. (2008). Food habits of Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*) in the central Monte desert of Argentina. *Journal of Arid Environments*, 72(6), 1120-1126.
- Beisiegel, B., Lemos, F. G., de Azevedo, F. C., Queirolo, D. y Pinto, R. S. (2013). Avaliação do risco de extinção do Cachorro-do-mato *Cerdocyon thous* (Linnaeus, 1766) no Brasil. *Biodiversidade Brasileira-BioBrasil*, (1), 138-145.
- Blake J. G., D. Mosquera, B. A. Loiselle, K. Swing, J. Guerra y D. Romo. (2012). Temporal activity patterns of terrestrial mammals in lowland rainforest of eastern Ecuador. *Ecotropica* 18:137-146.
- Brady, C. A. (1979). Observations on the behavior and ecology of the crab-eating fox (*Cerdocyon thous*). Pp. 161–171 in *Vertebrate ecology in the northern neotropics* (J. F. Eisenberg, ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Brussa, C. A., y Grela, I. (2007). *Flora Arbórea del Uruguay. Con énfasis en las especies de Rivera y Tacuarembó*. COFUSA. Mosca. Montevideo, Uruguay, 543.
- Burnham, K. P. y Anderson, D. R. (2002). Model selection and.

- Bunnell, F. L., y Harestad A. S. (1990). Activity budgets and body weight in mammals. How sloppy can mammals be? *Current Mammalogy* 2:245–305.
- Cardillo, M., Purvis, A., Sechrest, W., Gittleman, J. L., Bielby, J., Mace, G. M., y Moritz, C. (2004). Human population density and extinction risk in the world's carnivores. *PLoS biology*, 2(7), e197.
- Caruso, N., Lucherini, M., Fortin, D., Casanave, E.B. (2016). Species-Specific responses of carnivores to human-induced landscape changes in Central Argentina. *PLoS One* 11 (3), e0150488, <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0150488>.
- Castillo, D., Luengos Vidal, E., Lucherini, M., Casanave, E. B. (2008). First report on the Geoffroy's cat in a highly modified rural area of the Argentine Pampas. *Cat News* 49, 27–29.
- Castillo, D. F., Vidal, E. M. L., Caruso, N. C., Manfredi, C., Lucherini, M., y Casanave, E. B. (2019). Spatial organization and habitat selection of Geoffroy's cat in the Espinal of central Argentina. *Mammalian Biology*, 94, 30-37.
- Ceballos, G., y Ehrlich, P. R. (2002). Mammal population losses and the extinction crisis. *Science*, 296(5569), 904-907.
- Chesson, P. (2000). General theory of competitive coexistence in spatially-varying environments. *Theoretical population biology*, 58(3), 211-237.
- Chebataroff Cazachenko, J. (1969). *Relieve y costas* (No. 551.43 (899) CHE).
- Courtenay O. y Maffei L. (2004). Crab-eating fox *Cerdocyon thous* (Linnaeus, 1766). Pp. 32–38 in *Canids: foxes, wolves, jackals, and dogs. Status survey and conservation action plan* (C. Sillero-Zubiri, M. Hoffman, and D. W. Macdonald, eds.). International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Species Survival Commission, Canid Specialist Group, Gland, Switzerland.
- 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. *Stud. Neotr. Fauna Environ.* 41, 169–178.
- Del Puerto, O. (1987). *Vegetación del Uruguay*. Facultad de Agronomía, Montevideo.
- de Matos Dias, D. y Bocchiglieri, A. (2016). Trophic and spatio-temporal niche of the crab-eating fox, *Cerdocyon thous* (Linnaeus, 1766)(Carnivora: Canidae), in a remnant of the Caatinga in northeastern Brazil. *Mammalia*, 80(3), 281-291.

- De Wan, A. A., Sullivan, P. J., Lembo, A. J., Smith, C. R., Maerz, J. C., Lassoie, J. P., y Richmond, M. E. (2009). Using occupancy models of forest breeding birds to prioritize conservation planning. *Biological Conservation*, 142(5), 982-991.
- Di Bitetti, M. S., 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*, 270, 153–163.
- Di Bitetti, M. S., Di Blanco, Y. E., Pereira, J. A., Paviolo, A., y Pírez, I. J. (2009). Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) and pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *Journal of Mammalogy*, 90(2), 479-490.
- Di Bitetti, M. S., C. D. De Angelo, Y. E. Di Blanco y A. Paviolo. (2010). Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica* 36:403-412
- Dinerstein, E., Olson, D. M., Graham, D. J., Webster, A. L., Primm, S. A., Bookbinder, M. P. y Ledec, G. (1995). Una evaluación del estado de conservación de las eco-regiones terrestres de América Latina y el Caribe. The World Bank, WWF, Washington, USA.
- Efford, M. G. y Dawson, D. K. (2012). Occupancy in continuous habitat. *Ecosphere* 3:art32.
- Eriksen, A., Wabakken, P., Zimmermann, B., Andreassen, H. P., Arnemo, J. M., Gundersen, H., ... y Storaas, T. (2011). Activity patterns of predator and prey: a simultaneous study of GPS-collared wolves and moose. *Animal Behaviour*, 81(2), 423-431.
- Escudero, A. R. (2004). INFORME DE CONSULTORÍA Subcomponente Bosque nativo.
- Evia, G. y Gudynas, E. (2000). Ecología del paisaje en Uruguay: aportes para la conservación de la diversidad biológica (No. 504.06 (899) EVI).
- Fiske, I. y Chandler, R. (2011). Unmarked: an R package for fitting hierarchical models of wildlife occurrence and abundance. *Journal of statistical software*, 43(10), 1-23.
- Fiske, I. y Chandler, R. (2015). Overview of unmarked: an R package for the analysis of data from unmarked animals. URL: <https://cran.rproject.org/web/packages/unmarked/vignettes/unmarked.pdf>.

- Foster, N., Guha, A., Reitblatt, M., Story, A., Freedman, M. J., Katta, N. P., ... y Harrison, R. (2013). Languages for software-defined networks. *IEEE Communications Magazine*, 51(2), 128-134.
- García, V. B. y M. J. Kittlein. (2005). Diet, habitat use, and relative abundance of pampas fox (*Pseudalopex gymnocercus*) in northern Patagonia, Argentina. *Mammalian Biology* 70:218–226.
- Galán, P., Santín, J. E. N., Graña, R. V. y Pérez, J. F. (2013). Simpatría y sintopía de cinco especies de lacértidos en una zona de los Montes Aquilianos (León). *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*, 24(2), 27-33.
- Gálvez N., Hernández F., Laker J., Gilabert H., Pepitas R., Bonacic C., Gimona A., Hester D., Macdonald W. (2013). Forest cover outside protected areas plays an important role in the conservation of the Vulnerable guiña *Leopardus guigna*. *Oryx* 47:251–258.
- Geffen, E. y Macdonald, D.W. (1993). Activity and movement patterns of Blanford's foxes. *J. Mammal.* 74, 455–463.
- Gehrt S. D. y Fritzell E. K. (1997). Sexual differences in home ranges of raccoons. *Journal of Mammalogy*; 78(3):921–31. doi: 10.2307/1382952 PMID: WOS:A1997XU24300023.
- Gompper M. E. y Gittleman J. L. (1991). Home range scaling—intraspecific and comparative trends. *Oecologia*; 87(3):343–8. doi: 10.1007/bf00634589 PMID: WOS:A1991GA27000006.
- González, E. M. y Martínez Lanfranco, J. A. (2010). Mamíferos de Uruguay: guía de campo e introducción a su estudio y conservación (No. 559 (899) GON).
- Greenberg, S. (2013). TIMELAPSE image analyser: software and documentation.
- Griffiths, M. y van Schaik, C.P. (1996). The impact of human traffic on the abundance and activity periods of Sumatran rain forest wildlife. *Biol. Conserv.* 7, 623–626.
- Guidobono, J. S., Muñoz, J., Muschetto, E., Teta, P. V., y Busch, M. (2016). Food Habits of Geoffroy's Cat in Agroecosystem Habitats of Buenos Aires, Argentina.
- Halle, S. (2000). Ecological relevance of daily activity patterns. In: Halle, S., Stenseth, N.C. (Eds.), *Activity Patterns in Small Mammals: An Ecological Approach*. Ecological Studies, Springer, Berlin Heidelberg, Germany, pp. 67–90.
- Hardin, G. (1960). The competitive exclusion principle. *Science* 131: 1292-1297.
- Harmsen, B. J., Foster, R. J., Silver, S. C., Ostro, L. E. y Doncaster, C. P. (2009). Spatial and temporal interactions of sympatric jaguars (*Panthera onca*) and

- pumas (*Puma concolor*) in a neotropical forest. *Journal of mammalogy*, 90(3), 612-620.
- Hutchinson, G. E. (1957). Population studies - Animal ecology and demography - Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427.
- Jácomo, A. T. A., L. Silveira y J. A. F. Diniz-Filho (2004). Niche separation between the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*), the crab-eating fox (*Dusicyon thous*) and the hoary fox (*Dusicyon vetulus*) in central Brazil. *Journal of Zoology (London)* 262:99–106.
- Jenny, D., y Zuberbühler, K. (2005). Hunting behaviour in West African forest leopards. *African Journal of Ecology*, 43(3), 197-200.
- Johnson, W. E. y Franklin, W. L. (1991). Feeding and spatial ecology of *Felis geoffroyi* in southern Patagonia. *J. Mammal.* 72, 815–820.
- Jonathan Davies, T., Meiri, S., Barraclough, T. G., y Gittleman, J. L. (2007). Species co-existence and character divergence across carnivores. *Ecology letters*, 10(2), 146-152.
- Juarez K. M. y Marinho J. Diet, habitat use, and home ranges of sympatric canids in central Brazil. *Journal of Mammalogy*. 2002; 83(4):925–33.
- Kasper, C. B., Mazim, F. D., Soares, J. B., Oliveira, T. G. D., y Fabián, M. E. (2007). Composição e abundância relativa dos mamíferos de médio e grande porte no Parque Estadual do Turvo, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24(4), 1087-1100.
- Kendall, W. L. (1999). Robustness of closed capture-recapture methods to violations of the closure. *Ecology* 80:2517–2525.
- Kondrashov, A. S. y Kondrashov, F. A. (1999). Interactions among quantitative traits in the course of sympatric speciation. *Nature*, 400(6742), 351-354.
- Kovach Computing Service. 2011. Oriana. Anglesey, Wales: <https://www.kovcomp.co.uk/oriana/>
- Langguth, A. (1975). Ecology and evolution in the South American canids. The wild canids: their systematics, behavioral ecology and evolution, 192-206.
- Lemos, F. G., Azevedo, F. C., Costa, H. C. y May Junior, J. A. (2011). Human threats to hoary and crab-eating foxes in central Brazil. *Canid News*, 14(2), 1-6.

- Long R. A., Donovan T. M., Mackay P., Zieliński W. J., Buzas J. S. (2011). Predicting carnivore occurrence with noninvasive surveys and occupancy modelling. *Landsc Ecol* 26:327–340.
- Lockard, R. B. (1978). Seasonal change in activity pattern of *Dipodomys spectabilis*. *Journal of Mammalogy* 59, 563–568.
- Loveridge, A. J. y Macdonald, D. W. (2003). Niche separation in sympatric jackals (*Canis mesomelas* and *Canis adustus*). *J. Zool. (Lond.)*. 259, 143–153.
- Lucherini, M., M. Pessino y A. A. Farias (2004). Pampas fox *Pseudalopex gymnocercus* (G. Fischer, 1814). Pp. 63–68 in *Canids: foxes, wolves, jackals, and dogs. Status survey and conservation action plan* (C. Sillero-Zubiri, M. Hoffman, and D. W. Macdonald, eds.). International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Species Survival Commission, Canid Specialist Group, Gland, Switzerland.
- Lucherini M. y E. M. Luengos Vidal (2008). *Lycalopex gymnocercus*. *Mammalian Species* 820:1–9.
- Lucherini, M., Reppucci, J. I., Walker, S. R., Villalba, M. L., Wursten, A., Gallardo, G., Iriarte, A., Villalobos, R., Perovic, P. (2009). Activity pattern segregation of carnivores in the High Andes. *J. Mammal.* 90, 1404–1409.
- Lucherini, M. (2015). *Cerdocyon thous*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T4248A81266293. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T4248A81266293.en>. Downloaded on 05 July 2021.
- Lucherini, M. (2016). *Lycalopex gymnocercus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T6928A85371194. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T6928A85371194.en>. Downloaded on 06 July 2021.
- Macdonald, D. W. y Courtenay, O. (1996). Enduring social relationships in a population of crab-eating fox, *Cerdocyon thous*, in Amazonian Brazil (Carnivora, Canidae). *Journal of Zoology*, 239(2), 329-355.
- Macdonald, D. W. y Sillero-Zubiri C. (2004). Wild canids—an introduction and dramatis personae. Pp. 3–36 in *Biology and conservation of wild canids* (D. W. Macdonald and C. SilleroZubiri, eds.). Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.

- Macdonald, D. W., S. Creel y M. G. Mills (2004). Canid society. Pp. 85–106 in *Biology and conservation of wild canids* (D. W. Macdonald and C. Sillero-Zubiri, eds.). Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- McDonald, L. L. (2004) Sampling rare populations. Pp. 10–53 in W. L. Thompson, ed. *Sampling rare or elusive species: concepts, designs, and techniques for estimating population parameters*. Washington, D.C.: Island Press.
- Macdonald, D. y Loveridge, A. (Eds.) (2010). *The biology and conservation of wild felids* (Vol. 2). Oxford University Press.
- Macfadem Juárez, K. y J. Marinho-Filho (2002). Diet, habitat use, and home ranges of sympatric canids in central Brazil. *Journal of Mammalogy* 83:925–933.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Andrew Royle, J., Langtimm, C.A. (2002). Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology*, 83(8), pp.2248-2255.
- Mackenzie, D. . y Nichols, J. D. (2004). Occupancy as a surrogate for abundance estimation. *Anim Biodivers Conserv* 27: 461–467.
- Mackenzie, D. I., L. L. Bailey, y J. D. Nichols (2004). Investigating species co-occurrence patterns when species are detected imperfectly. *Journal of Animal Ecology* 73:546–555.
- MacKenzie, D. I., J. A. Royle, J. A. Brown y J. D. Nichols (2004). Occupancy estimation and modeling for rare and elusive populations. Pages 149–172 in W. Thompson, editor. *Sampling rare or elusive species: concepts, designs, and techniques for estimating population parameters*. Island Press, Washington D.C., USA.
- Mackenzie, D. I. y J. A. Royle (2005). Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort. *Journal of Applied Ecology* 42:1105–1114
- MacKenzie, D.I. (2006). *Occupancy estimation and modeling: inferring patterns and dynamics of species occurrence*. Academic Press.
- Maffei, L. y A. B. Taber (2003). Área de acción, actividad y uso del hábitat del zorro patas negras, *Cerdocyon thous*, en un bosque seco. *Mastozoología Neotropical* 10:154–160.
- Maffei, L, A. J. Noss, E. Cuéllar y Di Rumiz (2005). Ocelot (*Felis pardalis*) population densities, activity, and ranging behaviour in the dry forests of eastern Bolivia: data from camera trapping. *Journal of Tropical Ecology* 21:1-6.

- Maffei, L., R. Paredes, A. Segundo y A. Noss (2007). Home range and activity of two sympatric fox species in the Bolivian Dry Chaco. *Canid News* 10:1–7.
- Manfredi, C., Lucherini, M., Canepuccia, A., Casanave, E. (2004). Geographical variations in the diet composition of the Geoffroy's cat (*Oncifelis geoffroyi*) in the pampas. *J. Mammal.* 85, 1111–1115.
- Manfredi, C., Soler, L., Lucherini, M. y Casanave, E. B. (2006). Home range and habitat used by Geoffroy's cat (*Oncifelis geoffroyi*) in a wet grassland in Argentina. *Journal of Zoology*, 268(4), 381-387.
- Manfredi, C., Lucherini, M., Soler, L., Baglioni, J., Vidal, E. L. y Casanave, E. B. (2011). Activity and movement patterns of Geoffroy 's cat in the grasslands of Argentina. *Mammalian Biology*, 76(3), 313-319.
- Manfredi, C., Vidal, E. L., Castillo, D. F., Lucherini, M. y Casanave, E. B. (2012). Home range size and habitat selection of Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*, Felidae, Carnivora) in the pampas grassland.
- McCullough, D. R., K. C. J. Pei y Y. Wang (2000). Home range, activity patterns, and habitat relations of Reeves' muntjac in Taiwan. *Journal of Wildlife Management* 64:430–441.
- Medel, R. G. y F. M. Jaksic (1988). Ecología de los cánidos sudamericanos: una revisión. *Revista Chilena de Historia Natural* 61:67–79.
- Nielsen, E.T. (1983). Relation of behavioural activity rhythms to the changes of day and night. A revision of views. *Behaviour* 89, 147–173.
- Oberosler, V., Groff, C., Iemma, A., Pedrini, P. y Rovero, F. (2017). The influence of human disturbance on occupancy and activity patterns of mammals in the Italian Alps from systematic camera trapping. *Mammalian Biology*, 87(1), 50-61.
- O'Donoghue, M., Boutin, S., Krebs C. J., Murray D. L., y Hofer, E. J. (1998). Behavioral responses of coyotes and lynx to the snowshoe hare cycle. *Oikos* 82:169–183.
- Oliveira, T. G. y Pereira, J. A. (2013). Intraguild predation and interspecific killing as structuring forces of carnivoran communities in South America. *Journal of Mammalian Evolution* 21:427–436.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V., Underwood, E. C., ... y Kassem, K. R. (2001). Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience*, 51(11), 933-938.

- Patterson, B. R., Bondrup-Nielsen, S. y Messier F. (1999). Activity patterns and daily movements of the eastern coyote, *Canis latrans*, in Nova Scotia. *Canadian Field Naturalist* 113:251–257.
- Penido, G., Astete, S., Jácomo, A. T., Sollmann, R., Tôrres, N., Silveira, L., & Marinho Filho, J. (2017). Mesocarnivore activity patterns in the semiarid Caatinga: limited by the harsh environment or affected by interspecific interactions?. *Journal of Mammalogy*, 98(6), 1732-1740.
- Pereira, J. (2009). Efectos del manejo ganadero y disturbios asociados sobre la ecología trófica y espacial y la demografía del gato montés (*Leopardus geoffroyi*) en el desierto del Monte, Argentina. PhD thesis. Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- Pereira, J. A., Walker, R. S. y Novaro, A. J. (2012). Effects of livestock on the feeding and spatial ecology of Geoffroy's cat. *J. Arid Environ.* 76, 36–42, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jaridenv.2011.08.006>.
- Pereira, J., Lucherini, M. y Trigo, T. (2015). *Leopardus geoffroyi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T15310A50657011. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-2.RLTS.T15310A50657011.en>.
Downloaded on 06 July 2021.
- Pia M. V., Renison D., Mangeaud A. y De Angelo C., Haro J. G. (2013) Occurrence of top carnivores in relation to land protection status, human settlements and rock outcrops in the high mountains of central Argentina. *J Arid Environ* 91:31–37.
- Programa de Naciones Unidas para el Medio Ambiente (pnuma), Centro Latino Americano de Ecología Social (claes) y Dirección Nacional de Medio Ambiente (Dinama), 2008, Geo Uruguay, Informe del estado del ambiente, pnuma / claes / Oficina Regional para América Latina, Montevideo
- Preisler, H. K., Ager, A. A. y Wisdom, M. J. (2006). Statistical methods for analysing responses of wildlife to human disturbance. *Journal of Applied Ecology*, 43(1), pp.164-172.
- Prugh, L. R., Stoner, C. J., Epps, C. W., Bean, W. T., Ripple, W. J., Laliberte, A. S. y Brashares, J. S. (2009). The rise of the mesopredator. *Bioscience*, 59(9), 779-791.
- Queirolo, D. (2016). Diversidade e padrões de distribuição de mamíferos dos campos do Uruguai e sul do Brasil. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 25(2), 92-247.

- R Development Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for statistical computing.
- Redford, K. H. y Eisenberg J. F. (1992). Mammals of the Neotropics, the Southern Cone. Vol. 2. Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Ridout, M. S. y Linkie, M. (2009). Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 14(3), 322-337.
- Rimoldi, P. G., Chimento, N. R. y Noriega, J. I. (2013). Riqueza específica y abundancia relativa de la mastofauna nativa en un relicto de Espinal en el sur de la provincia de Santa Fe, Argentina.
- Ritchie, E. G. y Johnson C. N. (2009). Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters* 12:982–998.
- Rogowitz, G. L. (1997). Locomotor and foraging activity of the whitetailed jackrabbit (*Lepus townsendii*). *Journal of Mammalogy* 78:1172–1181.
- Rowcliffe, J. M. y Carbone, C. (2008). Surveys using camera traps: Are we looking to a brighter future?. *Animal Conservation* 11: 185-186.
- Sarmiento, P. B., Cruz, J., Eira C. y Fonseca, C. (2011) Modelling the occupancy of sympatric carnivorans in a Mediterranean ecosystem. *Eur J Wildlife Res* 57:119–131.
- Schoener, T. W. (1983). Field experiments on interspecific competition. *The american naturalist*, 122(2), 240-285.
- Simon, A. L. (1974). Dispersion and Population Interactions. *The American Naturalist*. 1974; 108(960):207–28. doi: 10.2307/2459851
- Swihart, R. K., Slade, N. A. y Bergstrom, B. J. (1988). Relating Body Size to the Rate of Home Range Use in Mammals. *Ecology*. 1988; 69(2):393–9. doi: 10.2307/1940437.
- Theuerkauf, J., Jędrzejewski, W., Schmidt, K., Okarma, H., Ruczyński, I., Śniezko, S., y Gula, R. (2003). Daily patterns and duration of wolf activity in the Białowieza Forest, Poland. *Journal of Mammalogy*, 84(1), 243-253.
- Tirelli, F. P., Mazim, F. D., Crawshaw, P. G., Albano, A. P., Espinosa, C., Queirolo, D., ... y Eizirik, E. (2019). Density and spatio-temporal behaviour of Geoffroy's cats in a human-dominated landscape of southern Brazil. *Mammalian Biology*, 99(1), 128-135.

- Trigo, T. C., Tirelli, F. P., Machado, L. F., Peters, F. B., Indrusiak, C. B., Mazim, F. D., ... y de Freitas, T. R. O. (2013). Geographic distribution and food habits of *Leopardus tigrinus* and *L. geoffroyi* (Carnivora, Felidae) at their geographic contact zone in southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 48(1), 56-67.
- van Schaik, C. P., Griffiths, M. (1996). Activity periods of Indonesian rain forest mammals. *Biotropica* 28, 105–112.
- Vieira, E. M. y Port, D. (2007). Niche overlap and resource partitioning between two sympatric fox species in southern Brazil. *Journal of Zoology (London)* 272:57–63.
- Vilas Boas Goulart, F., Cáceres, N. C., Graipel, M. E., Tortato, M. A., Ghizoni I. R. y Rodrigues, L. G., Oliveira-Santos (2009). Habitat selection by large mammals in a southern Brazilian Atlantic Forest. *Mammalian Biology* 74:182-190.
- Wisz, M. S., Pottier, J., Kissling, W. D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C. F., ... y Svenning, J. C. (2013). The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological reviews*, 88(1), 15-30.
- Zapata, S. C., Travaini, A., Ferreras, P. y Delibes, M. (2007). Analysis of trophic structure of two carnivore assemblages by means of guild identification. *European Journal of Wildlife Research* 53: 276-286.