

# Patrones de actividad de mamíferos en la localidad de Paso Centurión, Cerro Largo



Tesis para optar por el grado de Licenciado en Ciencias Biológicas

Bachiller Diego Flores Luna

Orientadora: Mag. Sylvia Corte

Co-orientador: Mag. Daniel Hernández

Departamento de Biología Animal  
Facultad de Ciencias, UdelaR

Montevideo, Uruguay  
Agosto 2021



UNIVERSIDAD  
DE LA REPÚBLICA  
URUGUAY



FACULTAD DE  
**CIENCIAS**

UDELAR | [fcien.edu.uy](http://fcien.edu.uy)

<b>ÍNDICE</b>	
<b>Resumen</b> .....	<b>3</b>
<b>Introducción</b> .....	<b>3</b>
Nicho y patrones de actividad.....	3
Relación de gremio con patrones de actividad .....	5
Plasticidad: variación de los patrones de actividad diaria .....	6
Antecedentes de patrones de actividad en mamíferos .....	7
<b>Objetivos e hipótesis</b> .....	<b>8</b>
Objetivo general .....	8
Objetivos específicos .....	8
Hipótesis .....	8
Predicciones.....	9
<b>Materiales y métodos</b> .....	<b>9</b>
Área de estudio y antecedentes en el área.....	9
Muestreo fotográfico.....	10
Colecta de datos .....	10
Análisis de datos .....	11
<b>Resultados</b> .....	<b>12</b>
Análisis comunitario .....	12
Análisis intragremial .....	16
Análisis intergremial .....	19
Comparación diaria estacional .....	21
<b>Discusión</b> .....	<b>24</b>
Análisis intragremial .....	24
Análisis intergremial .....	29
Comparación diaria estacional .....	33
<b>Conclusión</b> .....	<b>34</b>
<b>Agradecimientos</b> .....	<b>35</b>
<b>Referencias bibliográficas</b> .....	<b>36</b>
<b>Anexo</b> .....	<b>40</b>

## RESUMEN

La localidad de Paso Centurión en el departamento de Cerro Largo es una de las regiones donde se ha registrado la mayor concentración de especies de mamíferos prioritarios para la conservación del Uruguay. El objetivo de este estudio fue evaluar los patrones temporales de actividad de las especies de mamíferos de Paso Centurión. Los registros se obtuvieron dentro del marco de un proyecto de monitoreo participativo de fauna llevado a cabo por la Organización de la Sociedad Civil JULANA (Jugando en la Naturaleza), mediante la utilización de cámaras trampa. Se obtuvieron los datos del periodo 2014 – 2016, que sumaron un total de 1979 registros, pertenecientes a 24 especies, de las cuales 16 reunieron suficientes registros para el análisis. Las especies con patrones de actividad diurnos fueron *Bos taurus*, *Ovis orientalis* y *Sus scrofa*, mientras que *Lycalopex gymnocercus* mostró un patrón diurno-crepuscular. Las especies con patrones de actividad nocturnos fueron *Dasypus novemcinctus*, *Didelphis albiventris* y *Procyon cancrivorus*, mientras que *Leopardus wiedii*, *Lontra longicaudis*, *Hydrochoerus hydrochaeris*, *Conepatus chinga*, *Tamandua tetradactyla*, *Cerdocyon thous* y *Euphractus sexcinctus* mostraron patrones nocturno-crepusculares. *Canis lupus familiaris* y *Mazama gouazoubira* se definieron como catemerales. En cuanto a la comparación estacional, *B. taurus* fue la única especie que mostró diferencias en su patrón de actividad entre estaciones. Y según la procedencia, todos los mamíferos exóticos mostraron un patrón de actividad diurno o con tendencia diurna, mientras que la mayoría de mamíferos nativos mostraron un patrón de actividad nocturno o con tendencia nocturna. Finalmente se comparan y discuten estos patrones entre sí y con los descritos para estas especies en otras regiones.

## INTRODUCCIÓN

### Nicho y patrones de actividad

Hutchinson (1957) define el nicho de una especie como un espacio n-dimensional donde cada dimensión representa la respuesta de esa especie a la variación de una determinada variable (temperatura ambiental, tamaño de la

presa, etc.). El mismo describe la preferencia o tolerancia ante factores bióticos (como alimentación, interacción entre especies) y abióticos (temperatura, humedad, etc.).

El principio de exclusión competitiva se utiliza a menudo para explicar las condiciones en las que pueden coexistir especies similares. En función de lo anterior, se establecen los patrones de biodiversidad observados en la naturaleza, en donde uno de los competidores dominará a otro hasta llevarlo a una modificación morfológica o de comportamiento hacia otro nicho ecológico (Di Bitetti et al., 2009). En otras palabras, dos especies con un alto grado de solapamiento en una dimensión del nicho, evitarían dar lugar a la competencia o depredación compensando con un bajo grado de superposición en otra dimensión del nicho (Jiménez et al., 1996; Schoener, 1974). Esto resulta porque dos especies no pueden ocupar el mismo nicho ecológico sin ejercer fuertes efectos negativos entre sí (Davies et al., 2007). Esta competencia interespecífica es capaz de darse por mecanismos como la interferencia (un organismo reduce la capacidad de otro para hacer uso del recurso) o por la explotación de recursos (un organismo reduce la disponibilidad de un recurso compartido con otro organismo) (Carothers y Jaksic, 1984).

Los patrones de actividad diaria influyen directamente en el éxito reproductivo constituyendo una dimensión importante del nicho; la manera en que una especie distribuye su actividad en el día le permite un uso eficiente del hábitat, lograr coexistir con otras especies y responder a los cambios ambientales en la medida en que sus respuestas comportamentales permitan cierta plasticidad (Gerber et al., 2012; Norris et al., 2010). El patrón de actividad de una especie probablemente ha evolucionado para optimizar los momentos en que se dan los comportamientos necesarios para aumentar la eficacia biológica (Hayward y Slotow, 2009; Kronfeld-Schor y Dayan, 1999). Cada patrón de actividad puede presentar implicancias ecológicas y un significado evolutivo, por lo cual comprender las fuerzas selectivas y restricciones evolutivas es crucial para comprender la evolución de dichos patrones de actividad (Kronfeld-Schor y Dayan, 2003).

## Relación de gremio con patrones de actividad

Un gremio se define como un grupo de especies que explotan la misma clase de recursos ambientales de manera similar (Root, 1967). La segregación temporal se ha visto en especies con similaridad de gremio, donde la competencia por los mismos recursos disminuye al explotarlos en tiempos diferentes (Gerber et al., 2012; Lucherini et al., 2009). Así mismo, Hayward y Slotow (2009) aseveran que la partición temporal probablemente sea el mecanismo para minimizar a niveles sostenibles la competencia por interferencia, depredación, y en menor medida el cleptoparasitismo, entre especies de un mismo gremio, al reducir la tasa de encuentros directos entre los miembros dominantes y subordinados de las especies de dicho gremio (ver también Curio, 1976). Según Kronfeld-Schor y Dayan (2003), los estudios han estado más centrados en cómo coexisten los competidores potenciales, y hacen falta más estudios donde se describan las diferencias en los patrones de actividad entre predadores y presas, las cuales posiblemente han sido tomadas como triviales.

Gerber et al. (2012) documentaron la relación de los tiempos de actividad con el gremio entre varias especies de carnívoros en Madagascar, de las cuales dos especies de tamaño pequeño, tenían una dieta generalista similar, y en consecuencia mostraron patrones de actividad segregados; mientras que dos especies de tamaño mediano estaban activas igualmente durante la noche, pero con una marcada diferencia en sus dietas.

Otro ejemplo lo vemos en los hábitats arenosos del desierto del Negev occidental de Israel, que pone en evidencia el dominio de *Gerbillus pyramidum*, activa durante tempranas horas de la noche, desplazando la actividad del pequeño *G. allenbyi* a últimas horas de la noche. Se sugiere que la coexistencia entre las dos especies de roedores se debe a una compensación mutua entre la eficiencia de forrajeo de *G. allenbyi* y el predominio de *G. pyramidum*, al ver que tras la eliminación de *G. pyramidum*, el pequeño *G. allenbyi* cambió su actividad a las primeras horas de la noche (Ziv et al., 1993). Esto nos muestra otro aspecto sobre los patrones de actividad que se verá a continuación: la plasticidad.

## **Plasticidad: Variación de los patrones de actividad diaria**

Diferentes especies de animales están activas durante diferentes momentos del ciclo diario, anual, estacional, etc. Si bien estos momentos de actividad dependen de factores característicos de tal ciclo o período (por ejemplo, baja temperatura en invierno), eventos o variaciones eventuales pueden hacer variar los patrones de actividad propiamente dichos. Esto es porque los patrones de actividad han evolucionado y tienen la capacidad de seguir evolucionando para hacer frente a la estructura temporal del entorno, que cambia en el tiempo (Daan, 1981; Kronfeld-Schor y Dayan, 2003).

Son muchos los factores que pueden modular los ritmos circadianos endógenos en los mamíferos, como la estación, la luminosidad nocturna, la temperatura, competencia, depredación, disponibilidad de presas, disponibilidad de recursos, tipo de hábitat y perturbación antropogénica, contribuyendo a la capacidad de estas especies para adaptarse a los cambios del hábitat (Norris et al., 2010). Por ejemplo, en los desiertos sudafricanos, cuando la temperatura llega a los 27°C en verano, el zorro orejudo (*Otocyon megalotis*) se alimenta durante las noches, mientras que en invierno cuando la temperatura nocturna desciende hasta por debajo de 0°C lo hace de día (Lourens y Nel, 1990). A diferencia de éste, el zorro de Blanford (*Vulpes cana*) tiene hábitos estrictamente nocturnos, aunque puede existir una variación en la duración de la actividad que posiblemente sea dependiente del éxito de forrajeo nocturno (Geffen y Macdonald, 1993).

Arjo y Pletscher (1999) documentaron una partición temporal entre lobos y coyotes en Montana, EEUU, particularmente en invierno, que se generó después que los lobos re-colonizaron el área, resultando en un mecanismo para disminuir la competencia por interferencia.

Entender esta plasticidad o modulación en la partición temporal de la actividad, tiene importantes implicaciones para comprender la trama trófica; por ejemplo, entender que el efecto de los depredadores en las comunidades de presas será más homogéneo a medida que las especies depredadoras subordinadas se activan en momentos en que las dominantes no lo hacen (Hayward y Slotow,

2009), determinando equilibrios poblacionales en toda la comunidad de depredadores y presas.

A su vez, dicha plasticidad, puede dotar de patrones de actividad distintos a poblaciones de una misma especie que habitan en distintas zonas. Si bien hay estudios en los que se comienzan a entender y describir patrones de actividad de diversas especies, estas observaciones son específicas para el área de cada estudio, y si estudiamos la misma especie en un ambiente diferente o en otra comunidad, los patrones de actividad podrán variar. Un ejemplo que documentó esta situación es el estudio de Norris et al. (2010) donde los armadillos de nueve bandas (*Dasyus novemcinctus*) mostraron un tiempo de actividad diferente de acuerdo al tamaño de los parches de hábitat en los que estaban. También se ha observado que los patrones de actividad del gato de pajonal (*Leopardus colocolo*) difieren entre estudios en Brasil (Silveira et al., 2005) y estudios en los Andes de Argentina, Bolivia y Chile (Lucherini et al., 2009), así también para el zorro culpeo (*Licalopex culpaeus*) cuyos patrones hallados en el sur (Johnson y Franklin, 1994) y el centro norte de Chile (Salvatori et al., 1999) difieren de los hallados en zonas andinas de Argentina, Bolivia y Chile (Lucherini et al., 2009). Por ello, es importante que se realicen nuevos estudios, aún de especies ya estudiadas, pero en distintas áreas o comunidades, ya que aportarán mayor entendimiento a la dinámica de los patrones de actividad y a las interacciones intragremiales.

### **Antecedentes de patrones de actividad en mamíferos**

Para estudiar cómo se establecen los patrones temporales de una comunidad, es necesario centrar la atención en un subconjunto manejable y conveniente de miembros de dicha comunidad. Las especies cuyas áreas de distribución se superponen o coinciden, se definen como simpátricas. La mayoría de los estudios de patrones de actividad se centran en un subconjunto muy pequeño de especies simpátricas, como por ejemplo un grupo de felinos, de carnívoros, de roedores, los predadores “tope”, una interacción entre predador y presa, o hasta en una única especie (por ejemplo Di Bitteti, 2009; Geffen y Macdonald, 1993; Lourens y Nel, 1990; Lucherini et al., 2009; van der Vinne, 2014; Vila et al., 2016; Ziv et al., 1993). Aquí me centraré en un subconjunto mayor, la

comunidad de mamíferos de Paso Centurión. Son pocos los estudios de patrones temporales en comunidades con muchas especies. Uno de estos ejemplos es el estudio de Bennie et al. (2014) donde analizaron la partición temporal de los mamíferos a nivel global; un estudio que plantea cómo el nivel de actividad de cada especie de mamíferos está determinado por la temperatura y la disponibilidad de luz en la zona del planeta que habita.

Un dato interesante de resaltar es que los estudios de patrones de actividad en mamíferos se han basado más en la observación directa o la telemetría, corriendo el riesgo de que las perturbaciones causadas por dicha metodología puedan sesgar los resultados o afectar negativamente a los animales (Ikeda et al., 2016). No obstante, en las últimas décadas, las cámaras trampa se han vuelto cada vez más accesibles (Rowcliffe et al., 2008), convirtiéndose en una herramienta principal en la métrica comportamental y ecológica (Rowcliffe et al., 2014). Aun tomando en consideración los estudios con metodologías clásicas y otras modernas, faltan datos cuantitativos sobre los patrones de actividad y sus detalles en más especies de mamíferos simpátricos y asimpátricos, y dichos datos podrán ser útiles para los programas de conservación y manejo de especies (Ikeda et al., 2016).

## **OBJETIVOS E HIPÓTESIS**

### *Objetivo general*

Evaluar los patrones de actividad de las especies de mamíferos de Paso Centurión.

### *Objetivos específicos*

- 1) Identificar los patrones de actividad de las distintas especies de mamíferos en distintos momentos del año.
- 2) Evaluar si las especies del mismo gremio tienen patrones de actividad temporal segregados.

### *Hipótesis*

Las especies simpátricas tienden a diferenciar sus ciclos de actividad

para minimizar la presión por competencia, o la posibilidad de encuentro con potenciales predadores.

### *Predicciones*

Las especies de alimentación similar mostraran patrones de actividad no superpuestos.

Las especies que sean presas potenciales evitarán superponer sus patrones de actividad con los de sus potenciales depredadores.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **Área de estudio y antecedentes en el área**

Este trabajo tuvo la finalidad de contribuir a la determinación de los patrones de actividad de mamíferos de la localidad de Paso Centurión en el departamento de Cerro Largo, una de las regiones que presenta mayor cantidad de especies endémicas y representativas de mamíferos del Uruguay (Brazeiro et al., 2012) otorgándole una gran relevancia para su conservación. Se localiza a 60 km de la ciudad de Melo, entre las coordenadas 31°59'34.54" y 32°20'14.63" latitud sur y entre 53°55'58.20" y 53°38'34.34" longitud oeste (372.73 km<sup>2</sup>). El área está comprendida dentro de la Cuenca de la Laguna Merín (SNAP, 2018), limitando con Brasil por el curso del Río Yaguarón. En dicha área se produce la confluencia de dos ecorregiones: las Sierras del Este y la Cuenca Sedimentaria Gondwánica (Brazeiro et al., 2012).

Debido a la riqueza de biodiversidad que presenta, Paso Centurión ha sido una zona que desde hace muchos años ha tenido distintas iniciativas de protección. Ha sido declarada Reserva Departamental en 2007 y en el 2009 fue presentada la propuesta de ingreso al Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP), proceso que se concretó recién en el año 2019. Sin embargo, en el año 2020 las autoridades propusieron, de manera arbitraria, una reducción del área aprobada originalmente.

En Paso Centurión se ha registrado la mayor concentración de especies de mamíferos prioritarios para la conservación del Uruguay; en este estudio se

registraron 24 especies en un total de 3117 registros de cámaras trampa, que comprenden los siete órdenes de mamíferos no voladores presentes en Uruguay (Grattarola, 2016; Grattarola et al, 2020).

### ***Muestreo fotográfico***

El método para conocer los patrones de actividad de los mamíferos fue el registro con cámaras trampa. Las cámaras trampa se han convertido en una metodología estándar que permite estudiar aspectos de la historia natural de animales salvajes, como por ejemplo los patrones de actividad diarios o estacionales. Si el esfuerzo de muestreo es lo suficientemente grande o si los animales del estudio son abundantes, también es posible estudiar aspectos del comportamiento reproductivo y social (Di Bitetti, 2006). Si bien las cámaras trampa tienen limitaciones para la captura de especies arbóreas, voladoras o de pequeño tamaño, la técnica resulta particularmente valiosa en estudios de mamíferos de bosque en baja densidad, nocturnos o tímidos (Gray, 2011).

Estos dispositivos integran una cámara fotográfica digital, sensores de movimiento, luz por infrarrojos y otros recursos tecnológicos, que permiten fotografiar o filmar en video a animales al detectar el movimiento cuando pasan por delante de la cámara. Las cámaras utilizadas en esta investigación pertenecen a diferentes modelos de la marca Bushnell, de las cuales, algunas estuvieron programadas solamente para filmar un video al activarse, mientras que otras estuvieron programadas tanto para sacar fotos como para filmar.

### ***Colecta de datos***

Los registros se obtuvieron dentro del marco de un proyecto de monitoreo participativo de fauna llevado a cabo por la Organización de la Sociedad Civil JULANA (Jugando en la Naturaleza), mediante la utilización de cámaras trampa. Los pobladores locales participaron en la elección de lugares para colocar las cámaras trampa, tanto dentro de sus propiedades como en los alrededores, en el mantenimiento de las mismas y colaboraron con la identificación de los registros (Grattarola, 2016).

Las cámaras trampa fueron colocadas en corredores de monte ribereño adyacentes a los cursos de agua dentro del área de estudio. Se extrajeron y sistematizaron las fotos y videos registrados por las cámaras desde el 2014 hasta el 2016 inclusive. Para procesar la mayor cantidad de registros en un tiempo adecuado, esta etapa fue compartida con otros dos estudiantes que utilizaron el conjunto de datos obtenido para sus respectivas tesinas de grado (Rondoni, 2019; Cavalli, 2019). Para cada registro se identificó la especie, el orden, el gremio trófico, la procedencia (es decir, si la especie es nativa o exótica), el número de individuos, el año, el mes, el día y la hora.

### **Análisis de datos**

Para estimar los patrones diarios de actividad, se dividió el día en intervalos de una hora. Para no sobreestimar la actividad, para cada especie se dejó sólo un registro de los producidos en la misma fecha y hora.

Para facilitar una comparación estacional, se dividió el año en dos periodos limitados por los equinoccios de otoño y primavera: del 21 de septiembre al 20 de marzo (cuando predominan las horas de luz y temperaturas medias-altas), y del 21 de marzo al 20 de septiembre (cuando predominan las horas de oscuridad y temperaturas medias-bajas).

Para una clasificación dentro del ciclo diario, las especies se consideraron diurnas cuando el 70% o más de sus registros fueron entre las 8:00 y las 16:59 hs; nocturnas cuando el 70% o más de sus registros fueron entre las 21:00 y las 03:59 hs; crepusculares si el 70% o más de sus registros fueron en los intervalos de 04:00 a 07:59 hs y de 17:00 a 20:59 hs; y catemerales cuando sus registros no cumplieron con las categorías anteriores y mostraron actividad en la noche, el día y el crepúsculo. Además, se consideraron las categorías conjuntas diurnas/crepusculares y nocturnas/crepusculares si el 90% de los registros se repartía entre ambas categorías (Modificado de Albanesi et al., 2016).

Para todas las especies se realizaron gráficos de telaraña o radar con los registros de actividad. Para aquellas especies que tuvieran más de 50

registros, o 20 en el caso de especies nativas, se graficó además su actividad discriminando entre periodos. Dada la naturaleza cíclica de los registros de actividad, los contrastes estadísticos se realizaron mediante la prueba de Watson-Wheeler (Batschelet, 1981; ver Anexo 1). Este análisis se realizó a dos escalas: 1) para el total de registros (para evaluar diferencias en la cantidad total de actividad entre periodos) y 2) entre pares de especies consideradas como potenciales competidoras o depredador/presa.

Las pruebas de Watson-Wheeler solo se realizaron cuando existieron más de 10 registros entre los grupos a contrastar. No se realizó dicha prueba entre pares de especies que mostraron patrones temporales claramente contrapuestos en los gráficos. Esta prueba debe repetirse varias veces para el mismo conjunto de datos antes de aceptar o rechazar la hipótesis nula, por lo que en todos los casos se realizaron varias corridas de la misma, si bien no hubo casos con resultados ambiguos en el estudio.

Tanto el análisis gráfico como estadístico se realizaron con el software R (R Core Team, 2019), utilizando los paquetes “*plotly*” (Sievert, 2018) y “*circular*” (Agostinelli y Lund, 2017).

## **RESULTADOS**

La cantidad de registros totales de mamíferos obtenidos con las cámaras trampa fue de 3117, los cuales al ser sistematizados (dejando un solo registro para cada especie por fecha y hora) resultaron en un total de 1979 registros, pertenecientes a 24 especies. Dichos registros fueron obtenidos desde agosto del 2014 hasta noviembre del 2016.

### **Análisis comunitario**

#### ***Registros totales obtenidos por especie***

En la Tabla 1 se puede ver que la especie con mayor cantidad de registros independientes fue *D. novemcinctus* (430 registros) seguida por *Bos taurus* (350 registros) y *Conepatus chinga* (272 registros). Las especies que no pudieron ser consideradas en los análisis estadísticos por contar con menos de

10 registros independientes fueron *Galictus cuja*, *Felis catus*, *Leopardus geoffroyi*, *Leopardus munoai* (ver Nascimento et al, 2021), *Lepus europaeus*, *Cuniculus paca*, *Equus ferus caballus* y *Cabassous tatouay*. De los 192 registros en los que no se logró identificar la especie, 184 pertenecen al orden Cingulata y los 8 registros restantes pertenecen al orden Canidae.

Gremio	Especie	N° de registros	N° de registros en el periodo cálido	N° de registros en el periodo frío	N (%)	D (%)	C (%)	NC o DC (%)
Carnívoro	<i>Canis lupus familiaris</i>	36	12	24	13.9	69.4	16.7	-
	<i>Leopardus wiedii</i>	54	27	27	46.3	5.6	48.1	94.4
	<i>Lontra longicaudis</i>	20	14	6	35	10	55	90
Herbívoro	<i>Bos taurus</i>	350	194	156	0.2	72.9	26.9	-
	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	40	25	15	27.5	7.5	65	92.5
	<i>Mazama gouazoubira</i>	166	107	59	19.3	42.2	38.5	-
	<i>Ovis orientalis</i>	50	27	23	2	84	14	-
Insectívoro	<i>Conepatus chinga</i>	272	114	158	55.9	1.1	43	98.9
	<i>Dasypus novemcinctus</i>	430	157	273	75.1	0.5	24.4	-
	<i>Tamandua tetradactyla</i>	50	33	17	64	0	36	100
Omnívoro	<i>Cerdocyon thous</i>	107	66	41	50.5	1.9	47.6	98.1
	<i>Didelphis albiventris</i>	10	2	8	90	0	10	-
	<i>Euphractus sexcinctus</i>	14	6	8	57.2	7.1	35.7	92.9
	<i>Lycalopex gymnocercus</i>	70	48	22	7.1	37.1	55.8	92.9
	<i>Procyon cancrivorus</i>	68	35	33	75	0	25	-
	<i>Sus scrofa</i>	19	3	16	0	100	0	-

Tabla 1: Número de mamíferos registrados en Paso Centurión, Cerro Largo, Uruguay, en el periodo 2014 - 2016, y número de registros de cada especie en el periodo cálido (del 21/09 al 20/03) y en el periodo frío (del 21/03 al 20/09). Porcentaje de registros nocturnos (N (%): 21:00 - 03:59), diurnos (D (%): 08:00 - 16:59), crepusculares (C (%): 17:00 - 20:50 y 04:00 - 07:59) y nocturno-crepusculares o diurno-crepusculares (NC o DC (%): porcentaje de registros nocturnos o diurnos sumados al porcentaje de registros crepusculares, según corresponda para que la suma sea del 90% o mayor).

### **Registros totales obtenidos para cada mes**

En la Figura 1a se ve un claro aumento de los registros totales entorno al equinoccio de primavera, correspondiente a los meses de setiembre y octubre (225 y 230 registros respectivamente) a diferencia del resto del año, donde se observaron de 130 a 182 registros mensuales, resultando en un promedio de 152.

### **Registros totales obtenidos para cada intervalo horario**

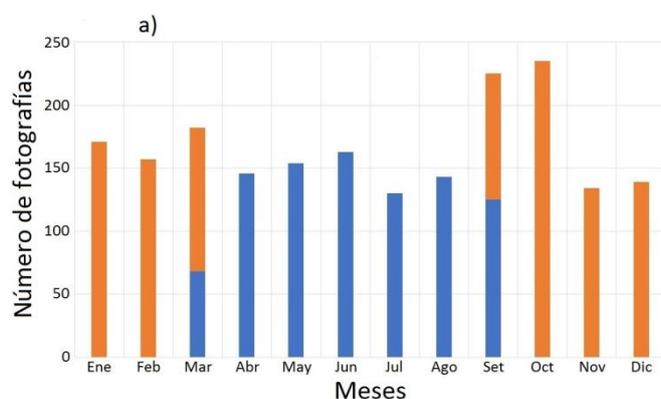
Para el total de registros se puede ver en las Figuras 1b y 1c, que entre las 03:00 hs y el mediodía, hay una cantidad intermedia de registros (entre 50 y 100 registros por hora) respecto al resto de horas diarias. Mientras que, entre el medio día y la puesta del sol la cantidad de registros por hora estuvo por

debajo de las 50 capturas; y, entre la puesta del sol hasta las 02:00 hs, la cantidad de registros por hora fue superior a 100 capturas.

### **Registros totales diarios comparados entre temporadas**

Para los seis meses del año con una temperatura promedio más fría y días más cortos, la mayor cantidad de registros fue desde la puesta del sol hasta las 02:00 hs, con registros de 50 a 71 capturas para cada horario; mientras que la menor cantidad de registros se dio entre las horas que van desde el amanecer hasta las 17:00 hs, con menos de 30 registros en cada horario, excepto a la media mañana.

Durante la mitad del año con una temperatura promedio más cálida y con días más largos, la mayor cantidad de registros se dio luego de la puesta de sol hasta las 02:00, con registros desde 59 hasta 92 capturas para cada horario; un segundo pico de 64 registros se vio a las 07:00 hs; mientras que la menor actividad fue desde el mediodía hasta el atardecer.



**Figura 1: Número de registros fotográficos totales de las 24 especies de mamíferos en Paso Centurión, Cerro Largo, Uruguay, para cada mes en a), y para cada rango horario en b) y c), dentro del periodo del 2014 al 2016. Las barras anaranjadas representan los registros desde el equinoccio de primavera al de otoño incluyendo todo el verano, y las azules representan los obtenidos desde el equinoccio de otoño al de primavera incluyendo todo el invierno. En estos gráficos se incluyen los registros sin identificación de especie de los órdenes Cingulata y Canidae, que no se incluyeron en los gráficos de telaraña.**

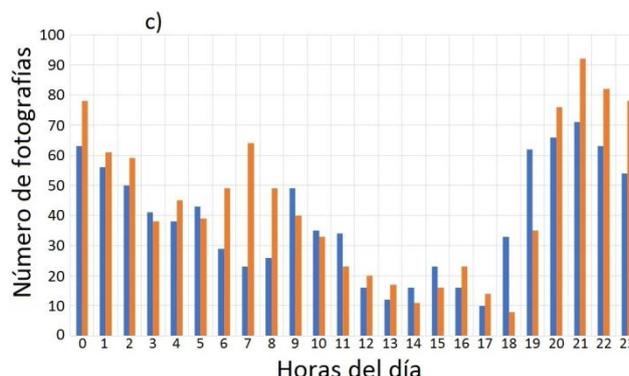
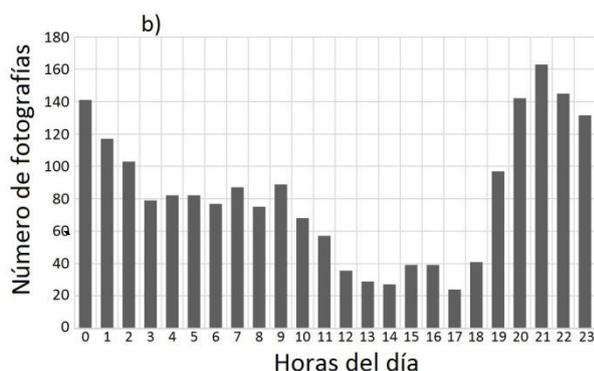


Tabla 2: Análisis estadístico del solapamiento de los patrones diarios entre pares de especies pertenecientes a un mismo gremio mediante la prueba de Watson-Wheeler (Batschelet, 1981). Valor p: probabilidad de que los patrones temporales se solapen. Valor W: valor del estadístico W.

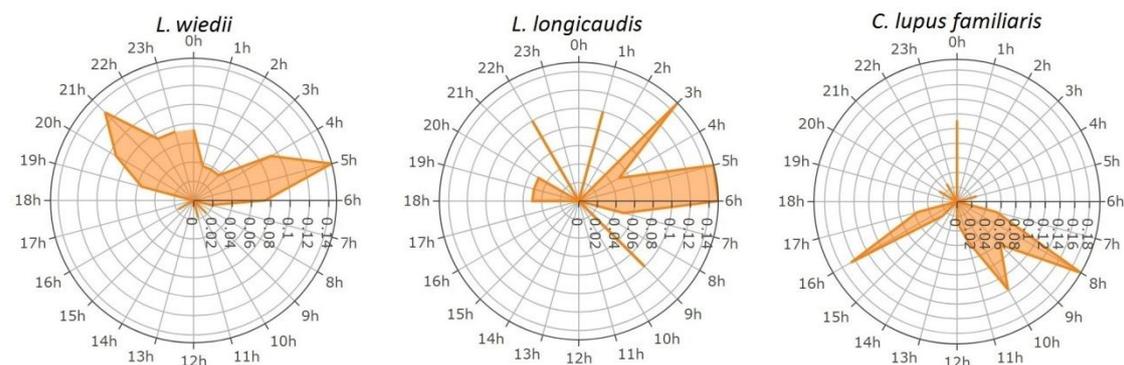
CARNÍVOROS	Valor p	Valor W
<i>C. lupus familiaris</i> - <i>L. wiedii</i>	3.927e-07	29.5
<i>L. wiedii</i> - <i>L. longicaudis</i>	0.2163	3.0625
HERBÍVOROS		
<i>O. orientalis</i> - <i>M. gouazoubira</i>	3.003e-08	34.642
<i>O. orientalis</i> - <i>H. hydrochaeris</i>	1.105e-13	59.668
<i>O. orientalis</i> - <i>B. taurus</i>	2.423e-05	21.256
<i>B. Taurus</i> - <i>H. hydrochaeris</i>	<2.2e-16	80.833
<i>B. taurus</i> - <i>M. gouazoubira</i>	<2.2e-16	89.524
<i>M. gouazoubira</i> - <i>H. hydrochaeris</i>	5.756e-06	24.13
INSECTÍVOROS		
<i>C. chinga</i> - <i>D. novemcinctus</i>	9.741e-09	36.894
<i>C. chinga</i> - <i>T. tetradactyla</i>	0.02799	7.1521
<i>D. novemcinctus</i> - <i>T. tetradactyla</i>	0.07008	5.3163
OMNÍVOROS		
<i>C. thous</i> - <i>P. cancrivorus</i>	0.02115	7.7123
<i>C. thous</i> - <i>L. gymnocercus</i>	5.122e-15	65.811
<i>C. thous</i> - <i>D. albiventris</i>	0.01912	7.914
<i>C. thous</i> - <i>E. sexcinctus</i>	0.276	2.575
<i>P. cancrivorus</i> - <i>D. albiventris</i>	0.1531	3.7527
<i>P. cancrivorus</i> - <i>E. sexcinctus</i>	0.7853	0.48338
<i>S. scrofa</i> - <i>D. albiventris</i>	5.324e-05	19.681
<i>S. scrofa</i> - <i>E. sexcinctus</i>	2.913e-05	20.887
<i>D. albiventris</i> - <i>E. sexcinctus</i>	0.3838	1.9151

Tabla 4: Análisis estadístico de los patrones diarios estacionales de cada especie mediante la prueba de Watson-Wheeler (Batschelet, 1981) entre los dos periodos del año separados por los equinoccios de otoño y primavera: del 21/09 al 20/03 (cuando predominan las horas de luz y temperaturas medias-altas) y del 21/03 al 20/09 (cuando predominan las horas de oscuridad y temperaturas medias-bajas). Valor p: probabilidad de que los patrones temporales sean iguales entre estaciones. Valor W: valor del estadístico W.

Especies	Valor p	Valor W
<i>B. taurus</i>	5.055e-10	42.811
<i>C. thous</i>	0.6755	0.78459
<i>C. chinga</i>	0.1152	4.3227
<i>D. novemcinctus</i>	0.1445	3.8686
<i>H. hydrochaeris</i>	0.5617	1.1534
<i>L. wiedii</i>	0.3136	2.3196
<i>L. longicaudis</i>	0.2869	2.4972
<i>L. gymnocercus</i>	0.2394	2.8595
<i>M. gouazoubira</i>	0.6249	0.94035
<i>O. orientalis</i>	0.5709	1.1209
<i>P. cancrivorus</i>	0.3054	2.3726
<i>T. tetradactyla</i>	0.9686	0.063867

Tabla 3: Análisis estadístico del solapamiento de los patrones diarios entre pares de especies pertenecientes a distintos gremios mediante la prueba de Watson-Wheeler (Batschelet, 1981). Valor p: probabilidad de que los patrones temporales se solapen. Valor W: valor del estadístico W.

CARNÍVOROS vs OMNÍVOROS	Valor p	Valor W
<i>P. cancrivorus</i> - <i>L. wiedii</i>	0.02349	7.502
<i>P. cancrivorus</i> - <i>L. longicaudis</i>	0.000388	15.709
<i>L. wiedii</i> - <i>D. albiventris</i>	0.009177	9.3821
<i>L. wiedii</i> - <i>E. sexcinctus</i>	0.6997	0.71432
<i>L. wiedii</i> - <i>L. gymnocercus</i>	8.333e-12	51.022
<i>L. wiedii</i> - <i>C. thous</i>	0.2375	2.875
<i>C. thous</i> - <i>C. lupus familiaris</i>	2.898e-09	39.319
<i>C. thous</i> - <i>L. longicaudis</i>	0.004259	10.917
<i>L. longicaudis</i> - <i>D. albiventris</i>	0.001135	13.563
<i>L. longicaudis</i> - <i>E. sexcinctus</i>	0.09552	4.6968
<i>C. lupus familiaris</i> - <i>L. gymnocercus</i>	0.01412	8.5209
INSECTÍVOROS vs CARNÍVOROS		
<i>L. wiedii</i> - <i>T. tetradactyla</i>	0.03357	6.7885
<i>L. wiedii</i> - <i>C. chinga</i>	0.4081	1.7923
<i>L. wiedii</i> - <i>D. novemcinctus</i>	0.001072	13.677
INSECTÍVOROS vs OMNÍVOROS		
<i>D. novemcinctus</i> - <i>E. sexcinctus</i>	0.6943	0.72965
<i>D. novemcinctus</i> - <i>D. albiventris</i>	0.2908	2.47
<i>D. novemcinctus</i> - <i>P. cancrivorus</i>	0.5403	1.2311
<i>D. novemcinctus</i> - <i>C. thous</i>	2.58e-06	25.736
<i>D. novemcinctus</i> - <i>L. gymnocercus</i>	<2.2e-16	117.14
<i>T. tetradactyla</i> - <i>E. sexcinctus</i>	0.8102	0.42083
<i>T. tetradactyla</i> - <i>D. albiventris</i>	0.146	3.8485
<i>T. tetradactyla</i> - <i>P. cancrivorus</i>	0.2124	3.0984
<i>T. tetradactyla</i> - <i>C. thous</i>	8.404e-05	18.768
<i>T. tetradactyla</i> - <i>L. gymnocercus</i>	4.288e-15	66.166
<i>C. chinga</i> - <i>E. sexcinctus</i>	0.6883	0.7472
<i>C. chinga</i> - <i>D. albiventris</i>	0.01154	8.9233
<i>C. chinga</i> - <i>P. cancrivorus</i>	0.03442	6.7382
<i>C. chinga</i> - <i>C. thous</i>	0.1333	4.0308
<i>C. chinga</i> - <i>L. gymnocercus</i>	<2.2e-16	95.728
HERBÍVOROS vs CARNÍVOROS		
<i>O. orientalis</i> - <i>C. lupus familiaris</i>	0.07284	5.239
<i>H. hydrochaeris</i> - <i>L. longicaudis</i>	0.4742	1.4924
<i>H. hydrochaeris</i> - <i>L. wiedii</i>	0.6312	0.92036
<i>M. gouazoubira</i> - <i>L. wiedii</i>	7.657e-09	37.375
<i>M. gouazoubira</i> - <i>C. lupus familiaris</i>	0.0806	5.0365
<i>M. gouazoubira</i> - <i>L. longicaudis</i>	0.0007511	14.388
HERBÍVOROS vs OMNÍVOROS		
<i>M. gouazoubira</i> - <i>C. thous</i>	<2.2e-16	74.059
<i>M. gouazoubira</i> - <i>P. cancrivorus</i>	<2.2e-16	81.601
<i>M. gouazoubira</i> - <i>L. gymnocercus</i>	0.001345	13.223
<i>O. orientalis</i> - <i>L. gymnocercus</i>	9.833e-09	36.875
<i>O. orientalis</i> - <i>C. thous</i>	<2.2e-16	85.166
<i>H. hydrochaeris</i> - <i>C. thous</i>	0.1538	3.744
<i>H. hydrochaeris</i> - <i>P. cancrivorus</i>	7.974e-05	18.873
<i>S. scrofa</i> - <i>O. orientalis</i>	0.09718	4.6623
<i>S. scrofa</i> - <i>B. taurus</i>	4.711e-06	24.531
<i>S. scrofa</i> - <i>M. gouazoubira</i>	3.04e-07	30.013
INSECTÍVOROS vs HERBÍVOROS		
<i>T. tetradactyla</i> - <i>H. hydrochaeris</i>	0.002957	11.647
<i>T. tetradactyla</i> - <i>M. gouazoubira</i>	2.347e-12	53.556
<i>C. chinga</i> - <i>H. hydrochaeris</i>	0.0067	10.011
<i>C. chinga</i> - <i>M. gouazoubira</i>	<2.2e-16	127.86
<i>D. novemcinctus</i> - <i>H. hydrochaeris</i>	3.729e-07	29.604
<i>D. novemcinctus</i> - <i>M. gouazoubira</i>	<2.2e-16	186.93



**Figura 2:** Patrones de actividad de mamíferos carnívoros en Paso Centurión, Cerro Largo, Uruguay, estimados mediante registros de cámaras trampa en el periodo 2014 – 2016. El área anaranjada representa la frecuencia de avistamiento para esa especie dentro del ciclo diario. Las 24 horas del ciclo diario se representan como líneas que emergen desde el centro del gráfico.

## **Análisis intragremial**

### **Gremio carnívoro**

Los patrones de actividad de *L. wiedii* y *L. longicaudis* fueron clasificados en la categoría conjunta nocturno-crepuscular y no mostraron diferencia significativa ( $W=3.0625$ ,  $p=0.2163$ ; Figura 2 y Tabla 2). Mientras que *C. lupus familiaris* se clasificó como catemeral, aunque mostró un patrón de actividad principalmente diurno (69.4 % de registros diurnos).

### **Gremio herbívoro**

*O. orientalis* y *B. taurus* fueron estrictamente diurnas, y aunque para ambas especies la actividad predominó en horas de la mañana, sus patrones de actividad fueron significativamente diferentes entre sí ( $W=21.256$ ,  $p=2.423e-05$ ). *M. gouazoubira* mostró un patrón catemeral que también tuvo diferencias significativas con *O. orientalis* ( $W=34.642$ ,  $p=3.003e-08$ ) y con *B. taurus* ( $W=89.524$ ,  $p<2.2e-16$ ); por la mañana tuvo picos de actividad a las 06:00 hs y a las 09:00 hs, por la tarde tuvo picos de actividad a las 15:00 hs y a las 18:00 hs, mientras que su menor actividad se registró entre las 21:00 hs y 22:00 hs y a las 05:00 hs; además, la actividad diurna fue mayor que la actividad nocturna. *H. hydrochaeris* se clasificó en la categoría conjunta nocturna-crepuscular, con dos picos claramente definidos, entre las 20:00 hs y 21:00 hs, y entre las 04:00 hs y 05:00 hs, difiriendo significativamente de *M. gouazoubira* ( $W=24.13$ ,  $p=7.756e-06$ ; ver Figura3).

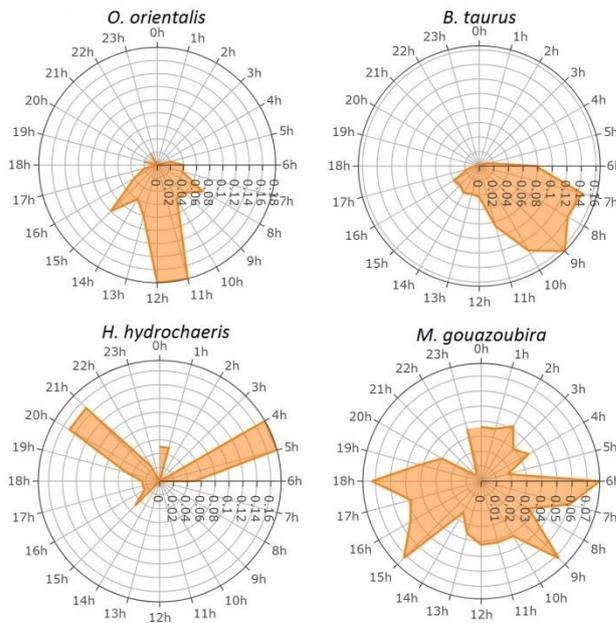


Figura 3: Patrones de actividad de mamíferos herbívoros en Paso Centurión, Cerro Largo, Uruguay, estimados mediante registros de cámaras trampa en el periodo 2014 – 2016. El área anaranjada representa la frecuencia de avistamiento para esa especie dentro del ciclo diario. Las 24 horas del ciclo diario se representan como líneas que emergen desde el centro del gráfico.

### Gremio insectívoro

*D. novemcinctus* fue clasificada como estrictamente nocturna, mostrando mayor actividad entre las 20:00 hs y las 02:00 hs; se vio una diferencia significativa de actividad de *D. novemcinctus* con *C. chinga* ( $W=36.894$ ,  $p=9.7142e-09$ ) pero no con *T. tetradactyla* ( $W=5.3163$ ,  $p=0.07008$ ; ver Figura 4). *C. chinga* y *T. tetradactyla* mostraron patrones de actividad nocturno-crepusculares significativamente diferentes ( $W=7.1521$ ,  $p=0.02799$ ); la primera mostró un pico de actividad entre las 20:00 hs y las 21:00 hs con una actividad moderada el resto de la noche, y la segunda mostró tres picos de actividad, a las 22:00 hs, a las 00:00 hs y entorno a las 05:00 hs.

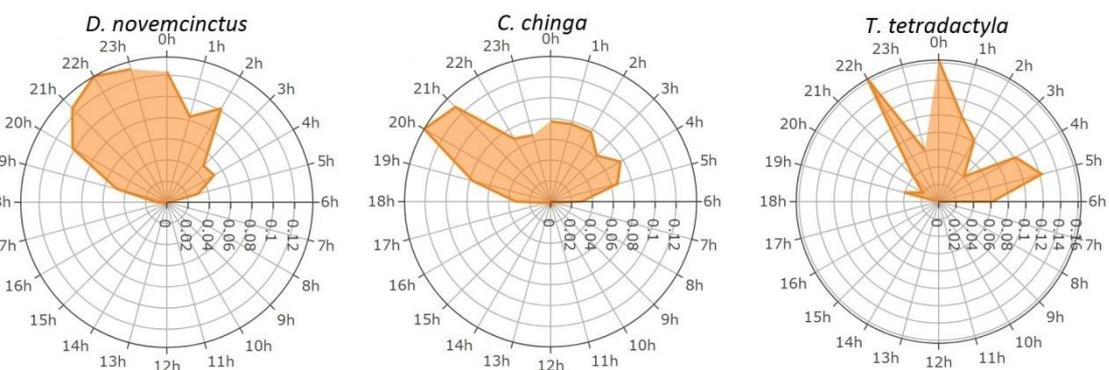


Figura 4: Patrones de actividad de mamíferos insectívoros en Paso Centurión, Cerro Largo, Uruguay, estimados mediante registros de cámaras trampa en el periodo 2014 – 2016. El área anaranjada representa la frecuencia de avistamiento para esa especie dentro del ciclo diario. Las 24 horas del ciclo diario se representan como líneas que emergen desde el centro del gráfico.

## Gremio omnívoro

Dentro del gremio de los omnívoros, *P. cancrivorus* fue clasificada como estrictamente nocturna y *C. thous* como nocturno-crepuscular, y aunque ambos mostraron mayor actividad entre las 19:00 hs y las 00:00 hs, y coincidieron en un pico en torno a las 21:00 hs, sus patrones temporales difirieron significativamente ( $W=7.7123$ ,  $p=0.02115$ ; Figura 5).

*D. albiventris* mostró un patrón de actividad estrictamente nocturno, que fue significativamente diferente al patrón nocturno-crepuscular de *C. thous* ( $W=7.914$ ,  $p=0.01912$ ) pero no al patrón nocturno-crepuscular de *E. sexcinctus* ( $W=1.9151$ ,  $p=0.3838$ ) ni al patrón nocturno de *P. cancrivorus* ( $W=3.7527$ ,  $p=0.1531$ ).

En cuanto a *E. sexcinctus*, su patrón de actividad no mostró diferencias significativas con *C. thous* ( $W=2.575$ ,  $p=0.276$ ) y *P. cancrivorus* ( $W=0.48338$ ,  $p=0.7853$ )

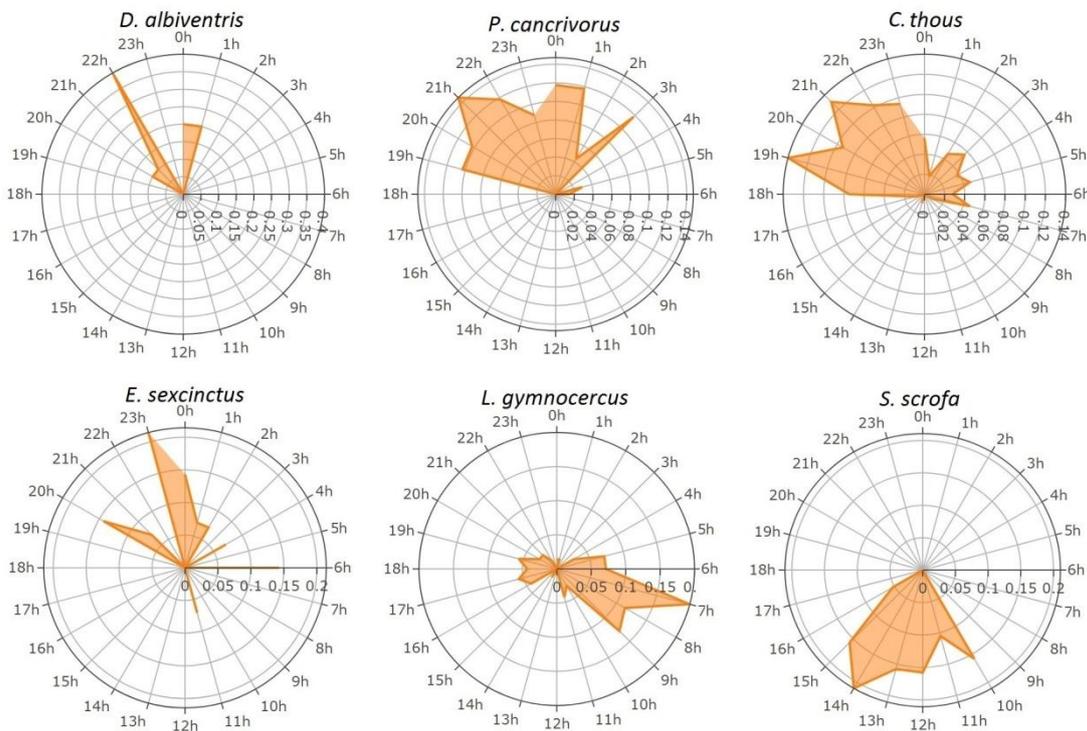


Figura 5: Patrones de actividad de mamíferos omnívoros en Paso Centurión, Cerro Largo, Uruguay, estimados mediante registros de cámaras trampa en el periodo 2014 – 2016. El área anaranjada representa la frecuencia de avistamiento para esa especie dentro del ciclo diario. Las 24 horas del ciclo diario se representan como líneas que emergen desde el centro del gráfico.

Por otra parte, *L. gymnocercus* se clasificó en la categoría conjunta diurno-crepuscular, con un pico de actividad a las 07:00 hs. Y *S. scrofa* mostró un patrón de actividad estrictamente diurno, en horarios de escasa o nula actividad de los demás omnívoros.

## **Análisis intergremial**

### ***Carnívoros vs omnívoros***

El patrón de actividad nocturno de *D. albiventris* fue significativamente diferente a los patrones nocturno-crepusculares de *L. wiedii* ( $W=9.3821$ ,  $p=0.009177$ ), y de *L. longicaudis* ( $W=13.563$ ,  $p=0.001135$ ). *E. sexcinctus* no mostró diferencias significativas con *L. wiedii* ( $W=0.71432$ ,  $p=0.6997$ ) y *L. longicaudis* ( $W=4.6968$ ,  $p=0.09552$ ; ver Tabla 3).

*L. wiedii* compartió un pico de actividad con *C. thous* y *P. cancrivorus* entorno a las 21:00 hs, pero solo se hallaron diferencias no significativas para *L. wiedii* con *C. thous* ( $W=2.875$ ,  $p=0.2375$ ). En cuanto a *L. longicaudis*, sí mostró diferencias significativas con *C. thous* ( $W=10.917$ ,  $p=0.004259$ ) y con *P. cancrivorus* ( $W=15.709$ ,  $p=0.000388$ ).

En cuanto a *C. lupus familiaris* y *L. gymnocercus*, si bien ambas especies tuvieron mayor actividad en horas de la mañana, sus patrones de actividad fueron significativamente diferentes ( $W=8.5209$ ,  $p=0.01412$ ).

### ***Carnívoros vs insectívoros***

*L. wiedii* mostró un patrón de actividad significativamente diferente a los patrones de *D. novemcinctus* ( $W=13.677$ ,  $p=0.001072$ ) y de *T. tetradactyla* ( $W=6.7885$ ,  $p=0.03357$ ).

### ***Insectívoros vs omnívoros***

*D. novemcinctus* mostró un patrón nocturno significativamente diferente respecto a los patrones nocturno-crepusculares de *C. thous* ( $W=25.736$ ,  $p=2.58e-06$ ) y al patrón diurno-crepuscular de *L. gymnocercus* ( $W=117.14$ ,  $p<2.2e-16$ ). El patrón nocturno-crepuscular de *T. tetradactyla* también mostró

una diferencia significativa con los patrones de *C. thous* ( $W=18.768$ ,  $p=8.404e-05$ ) y *L. gymnocercus* ( $W=66.166$ ,  $p=4.288e-15$ ). Y *C. chinga*, que también mostró un patrón nocturno-crepuscular, tuvo diferencia significativa con *L. gymnocercus* ( $W=95.728$ ,  $p<2.2e-16$ ), con *D. albiventris* ( $W=8.9233$ ,  $p=0.01154$ ) y con *P. cancrivorus* ( $W=6.7382$ ,  $p=0.03442$ ).

### **Herbívoros vs carnívoros**

El patrón catemeral de *M. gouazoubira* mostró una diferencia significativa con respecto a los patrones nocturno-crepusculares de *L. wiedii* ( $W=37.375$ ,  $p=7.657e-09$ ) y *L. longicaudis* ( $W=14.388$ ,  $p=0.0007511$ ), pero no con respecto al patrón catemeral de *C. lupus familiaris* ( $W=5.0365$ ,  $p=0.0806$ ).

### **Herbívoros vs omnívoros**

El patrón de actividad nocturno-crepuscular de *H. hydrochaeris* fue significativamente diferente solo con el patrón nocturno de *P. cancrivorus* ( $W=18.873$ ,  $p=7.974e-05$ ). *O. orientalis* mostró diferencias significativas con *L. gymnocercus* ( $W=36.875$ ,  $p=9.833e-09$ ) y con *C. thous* ( $W=85.166$ ,  $p<2.2e-16$ ). Y el patrón catemeral de *M. gouazoubira* mostró una diferencia significativa a los patrones nocturno-crepusculares de *C. thous* ( $W=74.059$ ,  $p<2.2e-16$ ), con el patrón nocturno de *P. cancrivorus* ( $W=81.601$ ,  $p<2.2e-16$ ) y con el patrón diurno-crepuscular de *L. gymnocercus* ( $W=13.223$ ,  $p=0.001345$ ). Y aunque *S. scrofa* compartió su actividad diurna, su patrón diurno difirió significativamente con el patrón diurno de *B. taurus* ( $W=24.531$ ,  $p=4.711e-06$ ) y con el patrón catemeral de *M. gouazoubira* ( $W=30.013$ ,  $p=3.04e-07$ ), pero no con el patrón diurno de *O. orientalis* ( $W=4.6623$ ,  $p=0.09718$ ).

### **Herbívoros vs insectívoros**

Se puede ver que, aunque *M. gouazoubira* mostró algo de actividad nocturna, su patrón de actividad catemeral fue significativamente diferente al patrón nocturno de *D. novemcinctus* ( $W=186.93$ ,  $p<2.2e-16$ ) y a los patrones nocturno-crepusculares de *C. chinga* ( $W=127.86$ ,  $p<2.2e-16$ ) y *T. tetradactyla* ( $W=53.556$ ,  $p=2.347e-12$ ). De la misma manera, el patrón de actividad de *H. hydrochaeris* difirió significativamente de los patrones de *C. chinga* ( $W=10.011$ ,

$p=0.0067$ ), *D. novemcinctus* ( $W=29.604$ ,  $p=3.729e-07$ ) y *T. tetradactyla* ( $W=11.647$ ,  $p=0.002957$ ).

## **Comparación diaria estacional**

### ***Intraespecífica***

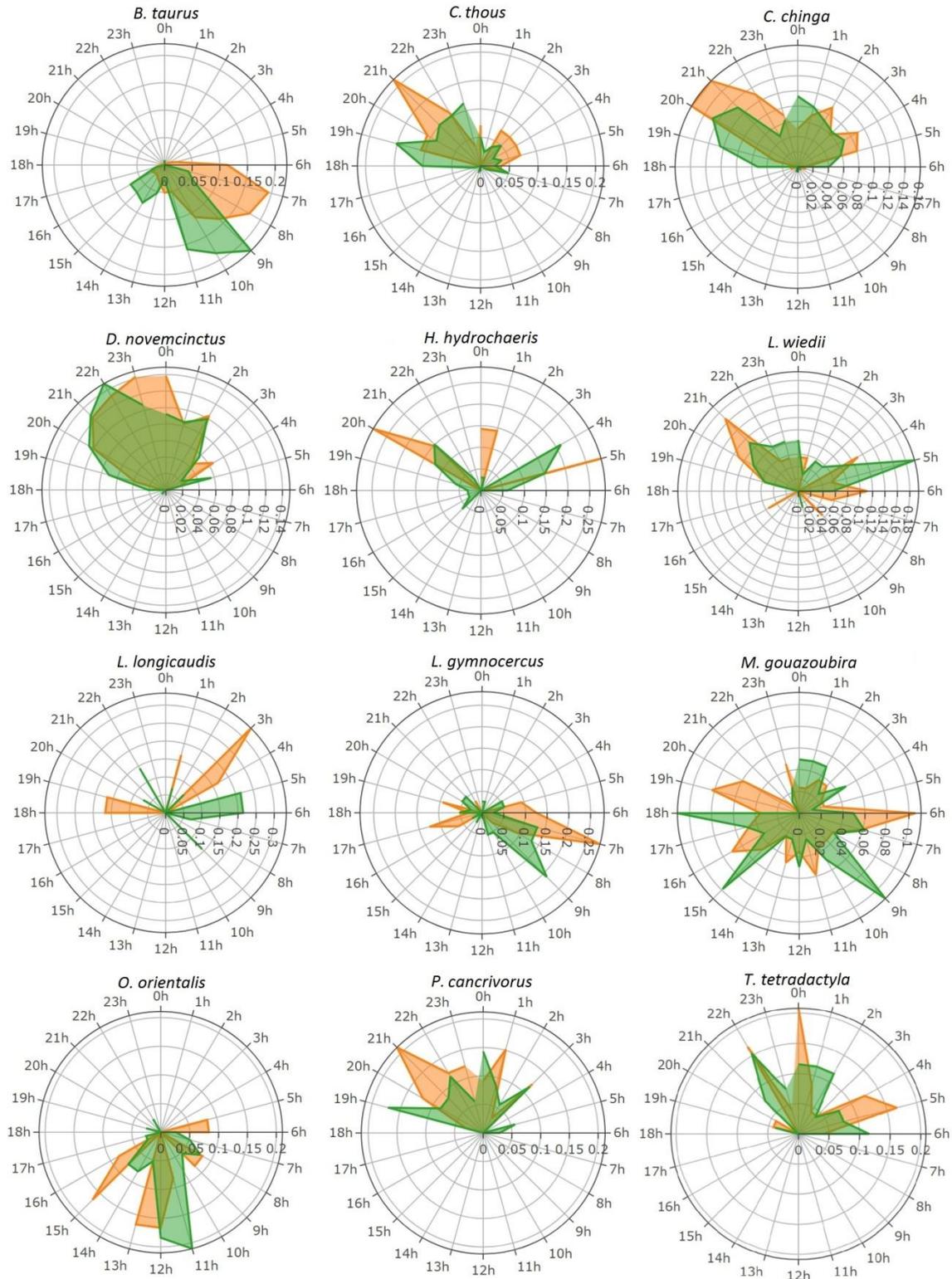
La única especie que mostró una diferencia significativa entre ambos periodos fue *B. taurus* ( $W=42.811$ ,  $p=5.055e-10$ ; ver Tabla 4 y Figura 6), mostrando mayor actividad a horas más tempranas de la mañana en el periodo cálido, y en horas más tardes de la mañana para el periodo frío.

### ***Intragremial***

Para el total de los registros en cada gremio (ver Tabla 5), la diferencia de actividad diaria entre ambos periodos del año, dentro de cada gremio, fue significativamente diferente para los insectívoros ( $W=14.943$ ,  $p=0.0005691$ ) y para los herbívoros ( $W=35.86$ ,  $p=1.633e-08$ ).

### ***Según procedencia***

Las especies exóticas mostraron una diferencia significativa en sus patrones temporales respecto a las especies nativas ( $W=794.59$ ,  $p<2.2e-16$ ; ver Tabla 6). Todos los mamíferos exóticos mostraron un patrón de actividad diurno o con tendencia diurna, mientras que la mayoría de mamíferos nativos mostraron un patrón de actividad nocturno o con tendencia nocturna.



**Figura 6:** Comparación estacional de patrones de actividad de mamíferos en Paso Centurión, Cerro Largo, Uruguay, registrados mediante el uso de cámaras trampa en el periodo 2014 – 2016. El gráfico anaranjado representa los registros desde el equinoccio de primavera al de otoño incluyendo todo el verano, y el verde representa los obtenidos desde el equinoccio de otoño al de primavera incluyendo todo el invierno. Las áreas anaranjada y verde representan la frecuencia de avistamiento para esa especie dentro del ciclo diario. Las 24 horas del ciclo diario se representan como líneas que emergen desde el centro del gráfico.

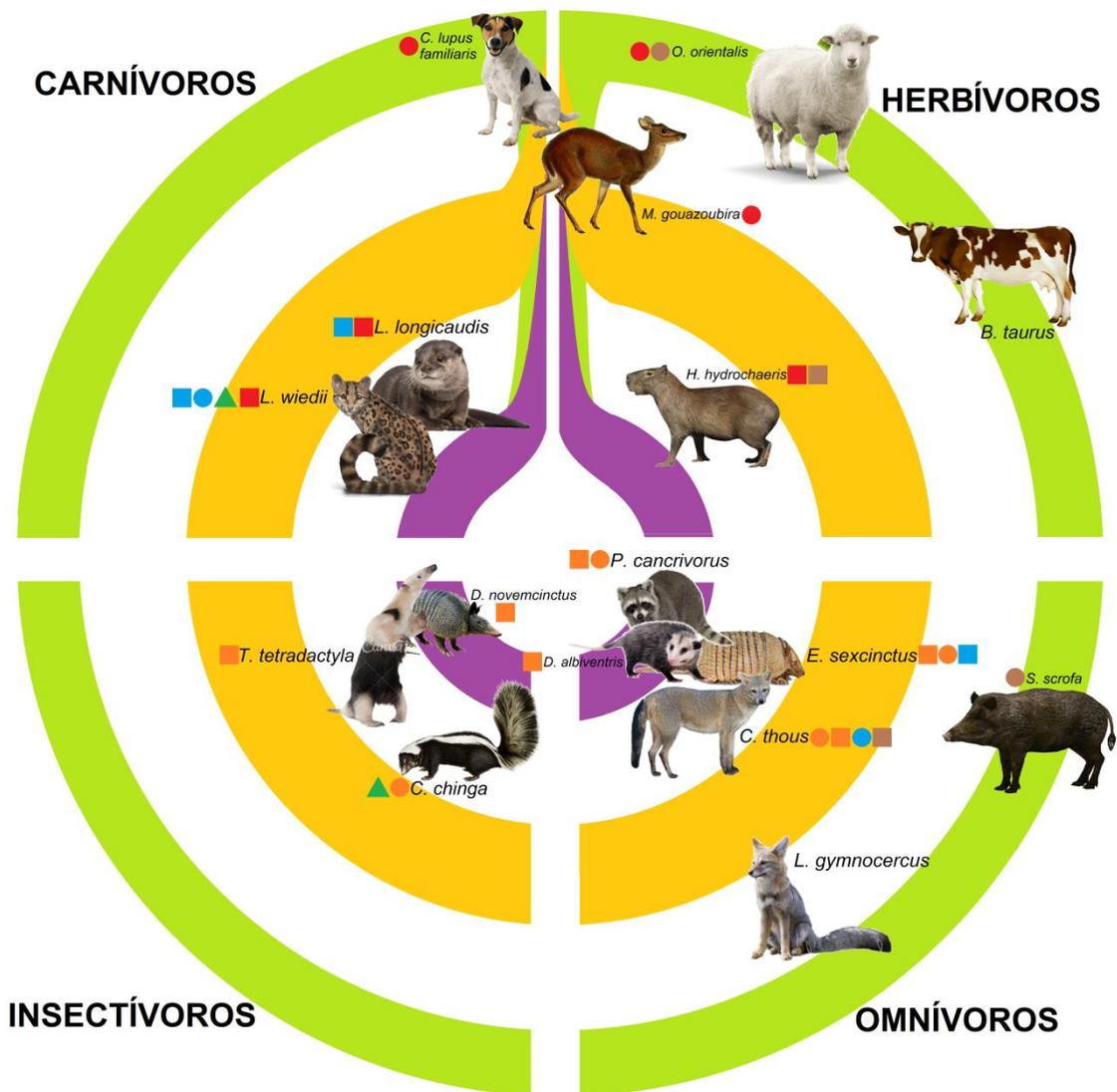


Figura 7: El diagrama PADRE (Patrones de Actividad Diaria y sus Relaciones Específicas) muestra la relación entre los patrones temporales de actividad de los mamíferos en Paso Centurión, Cerro Largo, Uruguay, registrados mediante el uso de cámaras trampa en el periodo 2014 – 2016. Las especies centradas sobre el arco verde presentan un patrón de actividad diurno. Las especies que están centradas en el arco amarillo presentan un patrón de actividad crepuscular (ninguna especie en este caso). Las especies centradas en el arco violeta presentan un patrón de actividad nocturno. Las especies centradas en el espacio en blanco entre los arcos verde y amarillo presentan un patrón de actividad diurno-crepuscular, mientras que las centradas en el espacio en blanco entre los arcos violeta y amarillo presentan un patrón de actividad nocturno-crepuscular. Entre los gremios carnívoros y herbívoros se colocaron las especies con un patrón de actividad catemeral. Relación intraespecífica: dos especies de un mismo gremio presentan superposición temporal si sus cuerpos se solapan. Relación interespecífica: dos especies de gremios distintos presentan superposición temporal si comparten una marca de la misma forma y color al lado de sus nombres.

## DISCUSIÓN

### Análisis intragremial

#### *Gremio carnívoro*

Si bien en este estudio, *L. wiedii* mostró picos de actividad luego del ocaso y hacia el amanecer, y se clasificó como nocturno-crepuscular, en algunos estudios previos esta especie tuvo los picos de actividad entorno a la medianoche y se clasificó como nocturna (Blake et al., 2012; Rivera, 2019; Santos et al., 2019; Vanderhoff et al., 2011). Para Albanesi et al. (2016) el patrón de *L. wiedii* resultó catemeral con el 66% de registros nocturnos; la diferencia con el 46.3% nocturno obtenido en nuestro trabajo podría deberse a diferencias respecto a las horas consideradas como crepúsculo. *L. wiedii* presentó superposición temporal con *L. longicaudis* hacia el amanecer (Figura 7). Probablemente no haya una fuerte competencia entre estas dos especies, debido a que *L. longicaudis* presenta una dieta más amplia y variada (Rheingantz et al., 2011).

Aunque se obtuvieron registros insuficientes para el análisis estadístico de *L. munoai*, estos fueron nocturnos y casi crepusculares lo cual está acorde con su actividad preferentemente nocturna aunque su patrón de actividad se ha reportado como nocturno-crepuscular o hasta catemeral (Albanesi et al., 2016).

*C. lupus familiaris* mostró un patrón de actividad catemeral, que no se superpuso significativamente con los patrones de los demás carnívoros. Si bien esto podría significar que se están segregando temporalmente para no competir, *C. lupus familiaris* es una especie doméstica y por ende no representa una competencia importante para la fauna silvestre y más bien podría presentarse como un predador, aunque mostrando una aparición temporal algo impredecible dado su patrón catemeral. Sin embargo, se debe notar que el 69.4% de sus registros cayeron en el rango diurno, es decir que por 0.6% no se clasificó con un patrón de actividad diurno. Además, se obtuvieron registros dentro del rango crepuscular, a las 07:00 y a las 17:00 hs (la mitad de ellos en verano), y de haber sido considerado uno de estos

horarios dentro del rango diurno, hubiera resultado el 75% de los registros diurnos, u 80% si ambos horarios se consideraban dentro del rango diurno, por lo tanto, se hubiese clasificado a *C. lupus familiar* como especie diurna.

Cabe destacar que no se obtuvieron registros suficientes para *Felis catus*, especie la cual podría aparecer ya sea como asilvestrada o no, causando gran depredación de mamíferos pequeños, huevos y aves. *Felis catus*, se considera una amenaza en otras áreas protegidas del país, ya que además de su papel como predador, podría competir con los felinos silvestres nativos.

### **Gremio herbívoro**

*M. gouazoubira* se clasificó como catemeral, pero con un patrón de actividad preferencialmente diurno-crepuscular. Si bien esta preferencia se mantiene en otras regiones (por ejemplo, Albanesi et al., 2016), se pueden ver algunas variaciones, como por ejemplo mayor preferencia crepuscular que diurna o nocturna en el Pantanal Brasileño (Grotta-Neto et al., 2019) y en el noroeste argentino (Nanni, 2015), los cuales fueron patrones muy similares al encontrado en Paso Centurión; sin embargo, en el sureste boliviano (Maffei et al., 2002) y al sureste de Perú (Tobler et al., 2009), se identificaron patrones de actividad diurno-crepuscular más marcados y homogéneos, con menor proporción diaria de actividad nocturna en comparación con el encontrado en Paso Centurión, o incluso con ninguna actividad nocturna al este de Ecuador (Blake et al., 2012).

En general, las especies herbívoras analizadas no presentaron superposición temporal, pero esto no supone necesariamente que estas especies compitan por los recursos, ya que estos son abundantes (Wilkinson y Sherratt, 2016) y, además, cada una podría tener preferencia por diferentes tipos de plantas. Por otra parte, no se puede descartar que un factor principal para elegir los horarios de actividad sea la presencia de depredadores o de cazadores. Para *M. gouazoubira*, se puede percibir una disminución de su actividad a las horas en que estuvieron más activas las demás especies herbívoras, sin embargo, debe tenerse en cuenta que a diferencia de *M. gouazoubira* que solo se alimenta en el monte, *B. taurus* y *O. orientalis* también tienen la pradera a disposición. Una

situación de este tipo se vio en el noreste argentino, donde reportaron una correlación negativa en la frecuencia de registros del ganado (que incluye a *B. taurus* y *O. orientalis*) y la de *M. gouazoubira* (Nanni, 2015).

Aunque no se obtuvo un número suficiente de registros para *C. paca* (9 registros en total), todos ellos fueron entre las 21:00 y las 03:00, y dado el alto porcentaje de registros nocturnos visto en otras regiones, por ejemplo, un 99% en el este de Ecuador (Blake et al., 2012), un 96% en Bolivia (Gómez et al., 2005), o un 94.4% en Chiapas, México (Hernández et al., 2018), (ver también, Rowcliffe et al. 2014), esto anima a estimar un patrón nocturno también en Paso Centurión. Además, cabe destacar que todos los registros de *C. paca* estuvieron agrupados en un rango nocturno flanqueados por los picos de actividad de *H. hydrochaeris*, sugiriendo que probablemente estén segregándose temporalmente, y esta segregación puede ser resultado de que, al ser de menor tamaño, *C. paca* estaría evitando las horas crepusculares donde podría ser detectada más fácilmente por los depredadores.

### **Gremio insectívoro**

Todos los insectívoros presentaron actividad principalmente nocturna, lo cual está dado fundamentalmente por el patrón de actividad de sus presas. Y aunque es posible que *D. novemcinctus* y *T. tetradactyla* tengan dietas similares, estas presentaron superposición temporal, mientras que *C. chinga*, que podría ocasionalmente variar su dieta de insectívora a carnívora, estuvo segregada temporalmente de estos insectívoros.

La actividad preponderantemente nocturna de *C. chinga* es congruente con lo reportado en estudios previos (Castillo, 2010; Donadio et al., 2001).

*D. novemcinctus* tuvo su máxima actividad durante las primeras horas de la noche al igual que muestran estudios previos (Norris et al., 2010; Rivera, 2019). Otros estudios también obtuvieron una mayor actividad nocturna, pero con un segundo pico de actividad a altas horas de la madrugada (Blake et al., 2012; Cortés-Marcial, 2014; Hernández, 2018; Rowcliffe, 2014). Sin embargo,

Ferregueti et al. (2016) obtuvieron un pico de actividad a las 17:00 y otro a las 02:00 hs, con una actividad mínima o nula entre las 20:00 y las 00:00 hs.

La clasificación del patrón de actividad de *T. tetradactyla* fue nocturno-crepuscular, registrándose un 64% de los registros nocturnos. A pesar de que Albanesi et al. (2016) clasificaron a *T. tetradactyla* como nocturna, con un 72.7% de registros nocturnos, la diferencia en los porcentajes de registros nocturnos se debe a los horarios que determinaron las categorías

Los registros insuficientes obtenidos de *C. tatouay* (9 registros en total) indican un posible patrón de actividad nocturno, para lo cual se podría sospechar una superposición temporal con las demás especies insectívoras, ya que sus registros están dentro del mismo rango de actividad.

### **Gremio omnívoro**

*P. cancrivorus* fue clasificada como nocturna (75% de registros nocturnos), acorde con estudios previos en el noreste argentino (Albanesi et al., 2016), en el norte peruano (Rivera, 2019), y en Bolivia (Arispe et al., 2008; Gómez et al., 2005), respaldando, al parecer, un patrón de actividad muy conservado para la especie.

Varios estudios demostraron que *C. thous* presenta picos de actividad nocturna, que varían de una región a otra, entre la puesta de sol, el amanecer y/o en horas de la madrugada (Albanesi et al., 2016; Di Bitetti et al., 2009; Maffei et al., 2002; Maffei et al., 2007; Penido et al., 2017; Vieira y Port, 2007). La ausencia de un pico al amanecer en Paso Centurión, podría ser debido a la presencia, en estas horas, de dos potenciales competidores, *L. longicaudis* y *L. gymnocercus*.

Si bien en Paso Centurión la actividad de *L. gymnocercus* fue predominante en las primeras horas de la mañana, estudios previos han revelado además una importante actividad nocturna en Argentina (Albanesi et al., 2016; Di Bitetti et al., 2009; Nanni, 2015) y en Brasil (Vieira y Port, 2007) que no fue detectada en Paso Centurión, lo cual puede estar dado por la presencia de *C. thous* (Nanni, 2015) y *P. cancrivorus* en dichas horas. Dado que el patrón diurno-crepuscular

de *L. gymnocercus* no se superpone con los patrones de los demás omnívoros, este podría ser el principal mecanismo para facilitar su coexistencia, lo cual se ha planteado principalmente para la relación con *C. thous* debido a la similitud de sus dietas (Di Bitetti et al., 2009; Vieira y Port, 2007), sin embargo, otros estudios no encontraron dicha segregación temporal y proponen la segregación espacial en su lugar (Albanesi et al., 2016; Faria-Correa et al., 2009).

*D. albiventris* se clasificó como nocturna, y todos sus registros fueron entre las 20:00 y la 01:00 hs. Oliveira-Santos et al. (2008) encontraron datos similares, pero en el rango de las 18:00 a las 03:00 hs. Sin embargo, Albanesi et al. (2016) obtuvieron que el 81.8% de la actividad de *D. albiventris* estuvo distribuida a lo largo de toda la noche, y un 18.2% de actividad diurna (en horas de plena luz).

*E. sexcinctus* fue clasificada como nocturna-crepuscular, y su principal actividad fue nocturna, más específicamente en la primera mitad de la noche. Esta tendencia nocturna fue similar para Bonato et al., 2008, que observaron un aumento de actividad entre las 18:00 y las 22:00 hs; también Albanesi et al. (2016) observaron un patrón de actividad predominantemente nocturno, pero este se extendió hasta las primeras horas de la mañana. Sin embargo, Ferreguetti et al. (2015) obtuvieron un patrón de actividad diurno para *E. sexcinctus*, con un pico entorno a las 10:00 hs y otro entorno a las 14:00 hs.

La superposición nocturna de *D. albiventris* y *E. sexcinctus* con las otras especies de omnívoros (y carnívoros), puede estar compensada por una segregación espacial por parte de estas dos especies. De hecho, esa puede ser la razón por la que se obtuvieron solo 10 registros para *D. albiventris*, aunque no se puede decir lo mismo para *E. sexcinctus*, ya que, a pesar de que sumaron 14 los registros de esta especie, no se logró identificar la especie de 184 registros del orden cingulata, los cuales podrían comprender un número significativo de *E. sexcinctus*. De todos modos, las cámaras trampa en Paso Centurión fueron colocadas en galerías de bosques, y según lo encontrado en otros estudios, estas zonas son las últimas en orden de preferencia para *E. sexcinctus* (Bonato et al., 2008; Ferreguetti, 2015). Además, la superposición

temporal entre omnívoros podría estar compensada por la variabilidad en sus dietas. Por ejemplo, la superposición temporal de los patrones de actividad de *D. albiventris*, *E. sexcinctus* y *P. cancrivorus* sería posible debido a que su calidad de omnívoros implica que su mayor limitante ecológica probablemente no sea la competencia por el alimento con las demás especies.

En Paso Centurión, *S. scrofa* mostró un patrón de actividad estrictamente diurno, con el 100% de los registros entre las 10:00 y las 16:00 hs. Sin embargo, estudios previos han reportado una importante actividad nocturna o nocturna crepuscular, la cual posiblemente estén evitando en Paso Centurión debido a la presencia de cazadores nocturnos. Por ejemplo, Rossell et al. (2004) reportaron un 75% de los avistamientos entre las 18:00 y las 23:00 hs, Stolle et al. (2015) obtuvieron un 59% de registros entre las 19:00 y las 07:00 hs, y los resultados de Johann et al. (2020) y de Caruso et al. (2018) también indicaron una mayor actividad nocturna con un pico aproximadamente a la medianoche.

En Paso Centurión, *S. scrofa* y *L. gymnocercus* son diurnos, pero mostraron cierta segregación. Por el contrario, en Argentina se vio una importante superposición temporal y espacial entre *S. scrofa* y *L. gymnocercus*, lo cual puede deberse a que ambos fueran desplazados hacia un mismo nicho temporal debido a la presencia de potenciales depredadores (Caruso et al., 2018); como estos depredadores no están presentes en Paso Centurión, esto puede dar paso a minimizar la competencia por los recursos mediante la segregación temporal entre estas dos especies.

## **Análisis intergremial**

### ***Carnívoros vs omnívoros***

*L. wiedii* presentó superposición temporal con *C. thous* hacia la puesta de sol. Probablemente estas dos especies no compitan fuertemente debido a que *C. thous* presenta una dieta más amplia y variada (ver Di Bitetti et al., 2009; Penido et al., 2017). Y aunque *L. wiedii* y *C. thous* no presentaron superposición temporal con *P. cancrivorus*, compartieron horarios de

importante actividad, y lo mismo podrían sugerir los registros insuficientes de *L. geoffroyi* y *L. munoai*. Por su parte, *P. cancrivorus* podría presentar una fuerte competencia por la dieta con *L. longicaudis*, lo cual estaría compensado por la segregación temporal de dichas especies. Además, *L. longicaudis* ha mostrado un pico de actividad luego del ocaso en un bosque atlántico de Brasil (Rheingantz et al. 2016) que no se vio en Paso Centurión, y esto podría estar relacionado con la presencia de *C. thous* y de *P. cancrivorus* en dichas horas.

Es probable que *S. scrofa* esté evitando una superposición temporal con *C. lupus familiaris* ya que la presencia de este último resulta negativa por estar asociada generalmente a los cazadores.

Y aunque *C. lupus familiaris* compartió horarios con *L. gymnocercus*, su patrón catemeral no se superpuso con los patrones de ningún omnívoro. Si bien esto, podría significar que puede estar evitando la competencia mediante la segregación temporal, *C. lupus familiaris* es una especie doméstica y por ende no representa una competencia importante para la fauna silvestre y más bien podría presentarse como un predador ocasional.

### ***Carnívoros vs insectívoros***

*C. chinga* mostró superposición con *L. wiedii*. Por una parte, lo más probable es que *C. chinga* no presente competencia por los recursos para ninguna especie de carnívoro, ya que su dieta suele ser especialista en cuanto a insectos, específicamente coleópteros; por otra parte, esta especie no es una preferencia para especies predatoras, como *L. wiedii*, quizás debido a que su tamaño no es mucho menor que dichas especies, y, además, por su mecanismo de defensa (Castillo, 2010).

### ***Insectívoros vs omnívoros***

Las especies omnívoras *D. albiventris*, *E. sexcinctus*, *P. cancrivorus* y *C. thous* mostraron una superposición temporal con *T. tetradactyla* y *D. novemcinctus*, y, además, *E. sexcinctus*, *P. cancrivorus* y *C. thous* también se superpusieron temporalmente con *C. chinga*. Para esta situación puede plantearse la misma hipótesis sugerida entre los omnívoros y carnívoros, es decir, que dicha

superposición temporal puede estar compensada por una segregación espacial, así como por la variabilidad de sus dietas. Por ejemplo, la superposición de las especies insectívoras con *P. cancrivorus* puede verse compensada por el tipo de dieta que adopta este último; como se mencionó anteriormente, y de acuerdo a lo reportado en otros estudios, *P. cancrivorus* destaca en la flexibilidad de su dieta (Pellanda et al., 2010; Quintela et al., 2014). A su vez, es probable que *C. chinga* no presente competencia por los recursos para ninguna especie omnívora ya que, como se mencionó anteriormente, su dieta suele ser especialista en cuanto a insectos, específicamente coleópteros; y porque esta especie no es una preferencia para especies predatoras, como *C. thous*, quizás debido a que su tamaño no es mucho menor, y, además, por su mecanismo de defensa (Castillo, 2010).

### ***Carnívoros vs herbívoros***

*M. gouazoubira* y *O. orientalis* mostraron una superposición temporal con el patrón de actividad de *C. lupus familiaris*, demostrando que este carnívoro no resulta ser una amenaza para dichos herbívoros.

*H. hydrochaeris* mostró superposición temporal con *L. wiedii* y *L. longicaudis*. Esto podría ser posible ya que incluso los individuos juveniles de *H. hydrochaeris* no son presa fácil de especies como *L. wiedii* ya que es una especie que se mueve en grupos protegiendo a sus crías, y los adultos son de un tamaño considerable comparado con dichos depredadores.

### ***Herbívoros vs omnívoros***

Se halló una segregación temporal entre las especies herbívoras y *L. gymnocercus* lo cual podría sugerir una potencial predación de las crías de estos herbívoros por parte de *L. gymnocercus*.

*H. hydrochaeris* mostró superposición temporal con *C. thous*. Esto podría ser posible ya que, al igual que se mencionó con la superposición de *H. hydrochaeris* y los carnívoros, incluso los individuos juveniles de *H. hydrochaeris* no son presa fácil de especies como *C. thous* ya que es una

especie que se mueve en grupos protegiendo a sus crías, y los adultos son de un tamaño considerable comparado con dichos depredadores.

De las especies herbívoras, *O. orientalis* presentó superposición temporal con *S. scrofa*. Esto es llamativo, ya que se sabe que existe predación de *O. orientalis* por parte de *S. scrofa* (Choquenot et al., 1997). Una posibilidad para esta observación sería que *O. orientalis* prefiere superponer su patrón temporal con el de *S. scrofa* en vez que con el de *L. wiedii*.

A pesar de que *S. scrofa* tuvo actividad en horas conjuntas con *M. gouazoubira* y *B. taurus*, sus patrones de actividad fueron significativamente diferentes. De todas maneras, no es posible que haya una relación entre sus patrones de actividad, que resulten como mecanismo para evitar la competencia o predación entre las especies de dichos gremios, ya que por un lado la superposición en sus dietas involucraría a plantas, las cuales están en abundancia, y, por otro lado, no cabría esperar depredación debido a la relación de tamaño entre las especies.

### ***Herbívoros vs insectívoros***

Toda especie herbívora mostró segregación temporal para toda especie insectívora. Una de las razones para dicha observación puede ser que las especies insectívoras tienen un patrón tendiente a la nocturnidad debido a que este es el momento de actividad de sus presas, en cambio, los herbívoros muestran una tendencia hacia la actividad diurna, y aunque *H. hydrochaeris* fue nocturno-crepuscular compartiendo horas con las especies insectívoras, dicha superposición no fue significativa. De manera similar a la relación entre herbívoros y omnívoros, en este caso tampoco cabría esperar una relación causal mutua de los patrones de actividad de especies herbívoras e insectívoras, debido a que las especies de estos gremios no compiten por el alimento ni serían presas unas de otras.

## Comparación diaria estacional

### ***Intraespecífica***

*B. taurus* fue la única especie que mostró una diferencia estacional en su patrón de actividad, mostrando actividad más temprano durante la estación cálida (Tabla 4 y Figura 6). Pero esta diferencia estacional podría deberse a un cambio en la disposición espacial más que en su actividad diaria. Una primera posibilidad para esto es que, aunque el manejo humano es limitado y los animales están mayormente sueltos en el campo, podrían cambiar de potrero y esto podría influir en los registros de las cámaras trampa. Otra posibilidad es que en verano, podría darse una mayor disposición de *B. taurus* a estar en la sombra del monte donde están las cámaras trampa.

Aunque no se observó actividad diferencial estacional para las demás especies en Paso Centurión, otros estudios sí lo han reportado o sugerido. Por ejemplo, se ha reportado o sugerido que los hábitos de vida pueden estar determinados por la temperatura del ambiente para especies de armadillos (Albanesi et al., 2016; Bonato et al., 2008; Ciuccio, 2014; Norris, 2010), o para *C. thous*, (Albanesi et al., 2016), *S. scrofa* (Caruso et al., 2018), *H. hydrochaeris* (Teodoro y Aoki, 2019) o *T. tetradactyla*, (Fernandes y Young, 2018).

### ***Intragremial***

Los gremios de especies herbívoras e insectívoras mostraron actividad diferencial estacional (Tabla 5). Para las especies herbívoras este cambio de actividad podría deberse, por un lado, a que *B. taurus* representa el mayor número de registros de las especies herbívoras y fue justamente la única de todas las especies que mostró una diferencia significativa en su actividad estacional, y, por otro lado, esta diferencia estacional puede ser el reflejo de que tanto *B. taurus* como las demás especies pueden estar más activas en la estación más cálida, cubriendo un rango horario más amplio, lo cual es posible apreciar en la Figura 6. En cuanto al cambio estacional de actividad de las especies insectívoras, puede deberse a que estas especies se estén ajustando un cambio de horario de actividad de sus presas ectotérmicas, o bien, ajusten

sus horarios y dietas a las explosiones poblacionales de ciertos insectos en ciertos momentos del año, como por ejemplo los insectos polinizadores que aumentan su presencia en una temporada específica.

### **Según procedencia**

Aún cuando solo *C. lupus familiaris* es la especie, no asilvestrada, que más tiempo convive con humanos en Paso Centurión, todas las especies exóticas mostraron un patrón de actividad principalmente diurno que posiblemente se deba a la coexistencia con los humanos a través de miles de años. Estos patrones diurnos provenientes de dicha coevolución podrían estar teniendo un impacto en las especies nativas, que en su mayoría muestran actividad nocturna (Tabla 6). De hecho, algunas especies nativas en Paso Centurión, como por ejemplo *D. novemcinctus* (Ferregueti et al., 2016), *E. sexcinctus* (Albanesi et al., 2016; Ferregueti et al., 2016), *D. albiventris* (Albanesi et al., 2016) y *M. gouazoubira* (Blake et al., 2012; Maffei et al., 2002; Tobler et al., 2009), tienen reportes de bastante actividad diurna en otros estudios, pero en Paso Centurión tienen importante actividad nocturna. Inclusive, de nuestros 184 registros del orden cingulata sin identificar la especie, solo uno fue diurno (10:00 hs) y los 183 restantes entre las 18:00 y las 06:00. Algunas especies nativas que podrían presentar actividad diurna, pueden estar evitando la presencia de especies exóticas y por ello aumentan su actividad en otras horas del ciclo diario. Sin embargo, que *S. scrofa* tenga un patrón de actividad diurno les deja a las especies nativas mayor disponibilidad del nicho nocturno.

### **CONCLUSIÓN**

Las cámaras trampa son un método que, en los años que se lleva implementando, ha fundamentado su efectividad, siendo una alternativa no invasiva en contraste, por ejemplo, con la radioteleimetría. Si bien el método no es adecuado para el registro de especies arbóreas, voladoras o de pequeño tamaño, en Paso Centurión, se tuvo un gran éxito registrando los patrones de actividad de la comunidad objetivo de este estudio, los mamíferos medianos o grandes; específicamente, se obtuvieron datos suficientes para 16 de las 24 especies de mamíferos registradas.

Dado que Paso Centurión es la región con más especies de mamíferos del Uruguay, allí radica su importancia para establecer líneas de base de diversidad y conocer sus aspectos ecológicos para implementar políticas de conservación. Nuestros datos muestran una diferencia de los patrones de actividad entre especies exóticas y nativas, que son una razón más para prestar atención al manejo ecosistémico por parte del humano.

A pesar de las relaciones entre los patrones temporales analizados en este estudio, hay otros factores que pueden influir en dichos patrones de actividad y que no se analizaron en este estudio. Entre ellos están las fases lunares, las precipitaciones, el nicho espacial de estas especies, así como también los nichos espaciales y temporales de aves, reptiles y de los mamíferos que se registraron insuficientemente o que no se llegaron a registrar. Sin embargo, podemos decir como conclusión general que lejos de llegar a encontrar patrones de actividad característicos de cada especie, o correlaciones fijas de patrones temporales entre pares de especies (ya sea emparentadas filogenéticamente o que guarden relación predador-presa), estos patrones temporales responden a múltiples factores en cada ambiente. Se ajustan de muy diversas maneras de acuerdo a la comunidad en la que viven, y dependen de la plasticidad que presente cada especie. Esta plasticidad para alterar un ciclo de actividad, es un factor importante que le otorga a las especies una ventaja adaptativa para coexistir con otras especies en distintas comunidades. Esto se refleja en la capacidad de los organismos para expandirse y subsistir en diversos ambientes. Como era de esperarse, varias especies de mamíferos de Paso Centurión mostraron un patrón de actividad diferente al de otras regiones, posiblemente como resultado de las interacciones entre toda la comunidad biológica particular de la zona.

## **AGRADECIMIENTOS**

A mi cotutor Daniel Hernández, gracias por todo tu apoyo brindado en la gestación de esta tesina aún cuando estabas gestando algo más grande, va en tu honor el nombre de la figura 7 de este trabajo. A Sylvia Corte, mi tutora, gracias por tu buena disposición en cada momento de esta tesina, y también por todo lo que me enseñaste desde mis primeros días en la facultad.

Gracias a todas y todos quienes conforman JULANA, a los vecinos de Paso Centurión y a la Escuela 16. Gracias a ustedes por abrirnos las puertas a estudiantes y por tender puentes con la sociedad, para que la educación ambiental empiece Jugando en la Naturaleza y proceda con un mundo cada día más justo. También agradezco a Marcela Rondoni y Enzo Cavalli, gracias por la compañía durante nuestras respectivas tesinas.

Gracias a toda mi familia, a mi madre y a mi padre por todo su apoyo y amor. Gracias por siempre estar.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGOSTINELLI C, LUND U, 2017. R package 'circular': Circular Statistics (version 0.4-93). URL <https://r-forge.r-project.org/projects/circular/>
- ALBANESI S, JAYAT P, BROWN A, 2016. Patrones de actividad de mamíferos de medio y gran porte en el pedemonte de Yungas del noroeste argentino. *Mastozool. Neotrop.* 23(2):355-358
- ARISPE R, VENEGAS C, RUMIZ D, 2008. Abundancia y patrones de actividad del mapache (*Procyon cancrivorus*) en un Bosque Chiquitano de Bolivia. *Mastozool. Neotrop.* 15:323-333.
- ARJO WM, PLETSCHER DH. 1999. Behavioral responses of coyotes to wolf recolonization in northwestern Montana. *Can. J. Zool.* 77:1919–27
- BATSCHLET E, 1981. *Circular Statistics un Biology.* Academic Press.
- BENNIE JJ, DUFFY JP, INGER R, GASTON KJ. 2014 Biogeography of time partitioning in mammals. *Proc Natl Acad Sci U.S.A;* 111: 13727–13732
- BLAKE JG, MOSQUERA D, LOISELLE BA, SWING K, GUERRA J, ROMO D, 2012. Temporal activity patters of terrestrial mammals in lowland rainforest of eastern Ecuador. *Ecotrop.* 18:137-146
- BRAZEIRO A, ACHKAR M, BARTESAGHI L, CERONI M, ALDABE J, CARREIRA S, DUARTE A, GONZALEZ E, HARETCHE F, LOUREIRO M, MARTINEZ J A, MANEYRO R, SERRA S, ZARUCKI M, 2012. Distribución potencial de especies de Uruguay: vertebrados y leñosas. Informe Técnico. Convenio MGAP/PPR –Vida Silvestre Uruguay/CIEDUR/SZU/ Facultad de Ciencias. 47pp
- BONATO V, MARTINS EG, MACHADO G, DA-SILVA CIBELE Q, DOS REIS SF, 2008. Ecology of the armadillos *Cabassous unicinctus* (Cingultada: Dasypodidae) in a brazilian cerrado. *J. Mamm.* 89(1):168-174
- CAROTHERS JH, JAKSIC FM, 1984. Time as a niche difference: the role of interference competition. *Oikos* 42:403–406
- CARUSO N, VALENZUELA AEJ, BURDETT CL, LUENGOS VIDAL EM, BIROCHIO D, CASANAVE EB, 2018. Summer habitat use and activity patterns of wild boar *Sus scrofa* in rangelands of central Argentina. *PLoS ONE.* 13(10):e0206513
- CAVALLI E, 2019. Efectos de la ganadería sobre la comunidad de mamíferos en Paso Centurión, Cerro Largo. Tesina de Grado de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay.
- CHOQUENOT D, LUKINS B, CURRAN G, 1997. Assessing lamb predation by feral pigs in Australia's semi-arid rangelands. *J. App. Ecol.* 34(6):1445-1454

- CIUCCIO M, 2014. Ecología comportamental de los dasipódidos en el pastizal pampeano, con particular consideración de los hábitos alimenticios. Enfoque eco-morfo-fisiológico. Tesis de Doctor en Biología. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina.
- CURIO, E, 1976. The ethology of predation. Springer Science & Business Media. 7:34-40
- CRAIG JL, DOUGLAS ME, 1984. Temporal partitioning of a nectar resource in relation to competitive symmetries. Anim. Behav. 32:624–25
- DAAN S, 1981. Adaptive daily strategies in behavior. In *Biological Rhythms*. Handbook of Behavioral Neurobiology. Ed. Aschoff J. 4:275-298
- DAVIES, TJ, MERI S, BARRACLOUGH TG, GITTLEMAN JL. 2007. Species co-existence and character divergence across carnivores. Ecol. Lett. 10:146–152
- 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. J. Zool. 270:153–163
- DI BITETTI MS, DI BLANCO YE, PEREIRA J A, PAVIOLO A, PEREZ IJ, 2009. Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) and pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). J. Mamm. 90:479–490
- FARIA-CORREA M, BALBUENO RA, VIEIRA EM, DE FREITAS TRO, 2009. Activity, hábitat use, density and reproductive biology of the crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and comparison with the pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*) in a Restinga area in the southern Brazilian Atlantic Forest. Mamm. Biol. 74:220-229
- FERNANDES TN, YOUNG RJ, 2007. Fluctuations in the tympanic membrane temperatures of non-restrained captive giant anteaters and southern tamanduas. J. Zool 274:94-98
- FERREGUETTI AC, TOMAS WM, BERGALLO HG, 2016. Density and niche segregation of two armadillo species (*Xenarthra*: Dasypodidae) in the Vale Natural Reserve, Brazil. Mamm. Biol. 81:1388-145
- GEFFEN E, MACDONALD DW, 1993. Activity and movement patterns of blanford's foxes. J. Mammal. 74(2):455–463
- GERBER BD, KARPANTY SM, CRAWFORD C, KOTSCHWAR M, RANDRIANANTENAINA J, 2010. An assessment of carnivore relative abundance and density in the eastern rainforests of Madagascar using remotely-triggered camera traps. Oryx 44:219–222.
- GERBER BD, KARPANTY SM, RANDRIANANTENAINA J, 2012. Activity patterns of carnivores in the rain forests of Madagascar: implications for species coexistence. Oryx.
- GÓMEZ H, WALLACE RB, AYALA G, TEJADA R, 2005. Dry season activity periods of some Amazonian mammals. Stud. Neotrop. Fauna Environ. 40:91-95.
- GONZALEZ EM, MARTINEZ-LANFRANCO JA, 2010. Mamíferos de Uruguay: guía de campo e introducción a su estudio y conservación. Banda Oriental, Vida Silvestre, MNHN. 463pp
- GONZALEZ EM, MARTINEZ-LANFRANCO JA, JURI E, RODALES AL, BOTTO G, SOUTULLO Á, 2013. Mamíferos. En: Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares. SNAP/DINAMA/MVOTMA y DICYT/MEC. 222pp
- GRATTAROLA F, CAVALLI E, FLORES D, RONDONI M, DUARTE A, HERNÁNDEZ D, RODRIGUEZ-TRICOT L, 2020. Mamíferos de Paso Centurión. Biodiversidata. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/ws5x8h>
- GRATTAROLA F, HERNANDEZ D, DUARTE A, et al., 2016. Primer registro de Yaguarundí (*Puma yagouaroundi*) en Uruguay, con comentarios sobre monitoreo participativo. Bol. Soc. Zool. Uruguay (2a Época). 25:85–91
- GRATTAROLA F, RODRIGUEZ-TRICOT L, GAUCHER L, HERNÁNDEZ D, DUARTE A, GONZÁLEZ S, PERAZZA G, 2016. Lista de mamíferos de Paso Centurión (Cerro Largo, Uruguay) realizado a

partir de cámaras trampa en el marco de un monitoreo participativo. Resumen IV Congreso Uruguayo de Zoología.

- GRAY T N E, PHAN C, 2011. Habitat preferences and activity patterns of the larger mammal community in Phnom Prich Wildlife Sanctuary, Cambodia. *Raffles Bull. Zool.* 59(2):311–318
- GROTTA-NETO F, PERES PHF, PIOVEZAN U, PASSOS FC, DUARTE JMB, 2019. Influential factors on grey brocket deer (*Mazama gouazoubira*) activity and movement in the Pantanal, Brazil. *J. Mamm.* 100(2):454-463
- HAYWARD, M.W, SLOTOU R, 2009. Temporal partitioning of activity in large african carnivores: tests of multiple hypotheses. *South Afr. J. Wildlife Res.* 39:109–125
- HERNÁNDEZ JC, CHÁVEZ C, LIST R, 2018. Diversidad y patrones de actividad de mamíferos medianos y grandes en la Reserva de la Biosfera La Encrucijada, Chiapas, México. *Rev. Biol. Trop.* 66(2):634-646
- HUTCHINSON, GE, 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22:415-427
- IKEDA T, UCHIDA K, MATSUURA Y, TAKAHASHI H, YOSHIDA T, KAJI K, KOIZUMI I, 2016. Seasonal and diel activity patterns of eight sympatric mammals in Northern Japan revealed by an intensive camera-trap survey. *PLoS ONE* 11:e0163602.
- JIMENEZ JE, YAÑEZ JL, TABILO EL, JAKSIC FM, 1996. Niche-complementarity of South American foxes: reanalysis and test of a hypothesis. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 69:113–123
- JOHNSON WE, FRANKLIN WL, 1994. Spatial resource partitioning by sympatric grey fox (*Dusicyon griseus*) and culpeo fox (*Dusicyon culpaeus*) in southern Chile. *Can. J. Zool.* 72:1788-1793
- KRONFELD-SCHOR N, DAYAN T. 1999. The dietary basis for temporal partitioning: Food habits of coexisting *Acomys* species. *Oecologia* 121(1):123–28
- KRONFELD-SCHOR N, DAYAN T, 2003. Partitioning of time as an ecological resource. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34(1):153–181
- LOURENS S, NEL JAJ 1990. Winter activity of bat-eared foxes *Otocyon megalotis* in the Cape West Coast. *S. Afr. J. Zool.* 25:124–132
- LUCHERINI M, REPPUCCI JI, WALKER RS, VILLALBA ML, WURSTEN A, GALLARDO G, IRIARTE A, VILLALOBOS R, PEROVIC P, 2009. Activity pattern segregation of carnivores in the high Andes. *J. Mamm.* 90:1404–1409
- MAFFEI L, CUÉLLAR E, NOS AJ, 2002. Uso de trámpas-cámara para la evaluación de mamíferos en el ecotono Chaco-Chiquitanía. *Rev. Bol. Ecol.* 11:55-65
- MAFFEI L, NOS AJ, FIORELLO C, 2007. The jaguarundi (*Puma yagouaroundi*) in the Kaa-lyá del Gran Chaco National Park, Santa Cruz, Bolivia. *Mastozol. Neotrop.* 14:263-266
- MARDIA KV, JUPP PE, 2000. Basic concepts and models. *Directional statistics*, Chicester. John Wiley & Sons.
- NANNI AS, 2015. Dissimilar responses of the Gray brocket deer (*Mazama gouazoubira*), Crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and Pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*) to livestock frequency in subtropical forest of NW Argentina. *Mamm. Biol.* 80:260-264
- NASCIMENTO FOD, CHENG J, FEIJÓ A, 2021. Taxonomic revision of the pampas cat *Leopardus colocola* complex (Carnivora: Felidae): an integrative approach. *Zool. J. Linn. Soc.* 191(2):575-611
- NORRIS D, MICHALSKI F, PERES CA, 2010. Habitat patch size modulates terrestrial mammal activity patterns in Amazonian forest fragments. *J. Mamm.* 91:551–560
- PELLANDA M, CASTRO CMA, DOS SANTOS MFM, HARTZ SM, 2010. Dieta do mão-pelada (*Procyon cancrivorus*, Procyonidae, Carnovora) no Parque Estadual de Itapuã sul do Brasil. *Neot. Biol. Conserv.* 5:154-159.

- PENIDO G, ASTETE S, JACOMO A T A, SOLLMANN R, TORRES N, SILVEIRA L, FILHO J M, 2017. Mesocarnivore activity patterns in the semiarid Caatinga: limited by the harsh environment or affected by interspecific interactions? *J. Mamm.* 98(6):1732–1740
- QUINTELLA FM, IOB G, ARTIOLI LGS, 2014. Diet of *Procyon cancrivorus* (Carnivora, Procyonidae) in *restinga* and estuarine environments of southern Brazil. *Iheringia, Sér. Zool.* 104(2):143-149
- R CORE TEAM, 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- RHEINGANTZ ML, WALDEMARIN HF, RODRIGUES L, MOULTON TIMOTHY P, 2011. Seasonal and spatial differences in feeding habits of the Neotropical otter *Lontra Longicaudis* (Carnivora: Mustelidae) in a coastal catchment of southeastern Brazil. *Zool.* 28(1):37-44.
- RIVERA J, 2019. Patrones de actividad de mamíferos mayores, Parque Nacional Cerros de Amotape, Sector Rica Playa – Tumbes. Tesina de Grado de Licenciatura de Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Piura, Perú.
- RONDONI M, 2019. Efectos de factores ambientales sobre la riqueza de mamíferos en Paso Centurión (Cerro Largo). Tesina de Grado de Licenciatura de Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay.
- ROOT R, 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37(4):316-350
- ROWCLIFFE JM, FIELD J, TURVEY ST, CARBONE C, 2008. Estimating animal density using camera traps without the need for individual recognition. *J. Appl. Ecol.* 45:1228–1236
- ROWCLIFFE JM, KAYS R, KRANSTAUBER B, CARBONE C, JANSEN PA, 2014. Quantifying levels of animal activity using camera trap data. *Methods Ecol. Evol.* 5:1170–1179.
- SALVATORI V, VAGLIO-LAURIN PL, MESERVE G, BOITANI L, CAMPANELLA A, 1999. Spatial organization, activity and social interactions of culpeo foxes (*Pseudalopex culpaeus*) in northcentral Chile. *J. Mamm.* 80:980-985
- SANTOS F, CARBONE C, WEARN OR, ROWCLIFFE JM, ESPINOSA S, GUIMARÃES MML, AHUMADA JA, SOUSA ALG, TREVELIN LC, ALVAREZ-LOAYZA P, SPIRONELLO WR, JANSEN PA, JUEN L, PERES SA, 2019. Prey availability and temporal partitioning modulate felid coexistence in Neotropical forests. *PLoS ONE* 14(3):e0213671.
- SCHOENER TW, 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27–39
- SIEVERT C, 2018. plotly for R. <https://plotly-r.com>
- SILVEIRA L, JÁCOMO ATA, MALZONI FURTADO, 2005. Pampas cat ecology and conservation in the Brazilian grassland. *Cat Project of the Month, Cat Specialist Group.*
- TEODORO JR, AOKI C, 2019. Effect of temperature and relative humidity on the behavior of capybaras (*Hydrochoerus hydrochaeris*) in an urban area. *Oecol. Aust.* 23(4):1109-1113
- TOBLER MW, CARRILLO-PERCASTEGUI SE, POWELL G, 2009. Habitat use, activity patterns and use of mineral licks by five species of ungulate in south-eastern Peru. *J. Trop. Ecol.* 25:261-270
- VAN DER VINNE V, RIEDE S J, GORTER J A, EIJER W G, SELIX M T, MENAKER M, DAAN S, PILORZ V, HUT A, 2014. Cold and hunger induce diurnality in a nocturnal mammal. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 111:15256-15260.
- VANDERHOFF EN, HODGE AM, ARBOGAST BS, NILSSON J, KNOWLES TW, 2011. Abundance and activity patterns of the margay (*Leopardus wiedii*) at a mid-elevation site in the eastern Andes of Ecuador. *Mastozool. Neotrop.* 18(2):271-279
- VIEIRA EM, PORT D, 2006. Niche overlap and resource partitioning between two sympatric fox species in southern Brazil. *J. Zool.* 272:57-63

VILA A R, APRILE G, SOTELO V, SUGLIANO P, ZORATTI C, BERARDI M, MONTBRUN J, 2016. Cámaras trampas y huemules: ¿una alternativa de monitoreo? *Anales Instituto Patagonia*. 44(3):71-76

WILKINSON DM, SHERRATT TN, 2016. Why is the world green? The interactions of top-down and bottom-up processes in terrestrial vegetation ecology. *Plant Ecol. Divers.* 9:2, 127-140

ZIV Y, ABRAMSKY Z, KOTLER BP, SUBACH A, 1993. Interference competition and temporal and habitat partitioning in two gerbil species. *Oikos* 66:237-44

## **Anexo 1: Prueba de Watson-Wheeler**

La prueba de Watson-Wheeler (Batschelet, 1981) es una prueba no paramétrica para comparar dos muestras cíclicas o circulares. Las variables cíclicas escalan distinto a las variables lineales, por lo que deben contrastarse con pruebas específicas que transforman cada observación en valores angulares para su contraste (radiantes). Algunos ejemplos de variables cíclicas son direcciones en el espacio, fechas u horarios.

Esta prueba evalúa la hipótesis nula ( $H_0$ ) de que dos conjuntos de datos pertenecen a la misma población. Para esto genera un valor estadístico, **W**, que posee una distribución aproximada a  $\chi^2$  con dos grados de libertad, a partir del cual se obtiene la probabilidad  $\alpha$  que permite considerar la aceptación o no de  $H_0$ .

Para esta tesis, que contrasta ciclos de diarios de actividad tomados de a pares, los resultados de la prueba son:

$\alpha > 0.05$ : No se rechaza  $H_0$ , es decir que existe algún grado de solapamiento entre los ciclos de actividad comparados.

$\alpha \leq 0.05$ : Se rechaza  $H_0$ , es decir que los ciclos comparados son diferentes.