

Licenciatura en Ciencias Biológicas

Efectos del ganado sobre el ensamble de mamíferos de mediano y gran porte en bosques del Uruguay: diversidad, uso de hábitat y actividad

Jennifer González Buve



Orientador: Dr. Alejandro Brazeiro

Co-orientadora: Lic. Alexandra Cravino Mol

Grupo Biodiversidad y Ecología de la Conservación, IECA.

Tribunal evaluador: Dra. María de las Mercedes Guerisoli; Dr. Ariel Farías; Lic. Alexandra Cravino Mol y Dr. Alejandro Brazeiro

Agradecimientos

En primer lugar, quiero agradecerles a mis orientadores, Alejandro Brazeiro y Alexandra Cravino, por el acompañamiento académico durante este trabajo. Desde el primer momento en que me acerqué al laboratorio, interesada en estudiar algo con mamíferos, pero sin mucha idea de qué, ellos se mostraron sumamente abiertos y entusiasmados. Agradezco en profundidad la disposición de ambos en estos años, siempre atentos a mis consultas. En especial quiero agradecerle a Alexandra, que en este proceso ha sido más que una orientadora de tesina, ha sido una mentora. Me aconsejó y guio en los últimos años de la carrera, me formó en el tema y logró acentuar aún más mi cariño por este grupo zoológico. Con su calidez humana, me acompañó más allá de lo académico.

En segundo lugar, quiero agradecerle al tribunal evaluador, Mercedes Guerisoli y Ariel Farías, por corregir el documento con una gran seriedad y rapidez. Sus correcciones, comentarios y aportes contribuyeron enormemente al producto final de este trabajo. Se mejoró el aspecto y contenido, incrementando la robustez del estudio, que sin dudas facilitará futuras publicaciones; por lo que estoy profundamente agradecida.

Al resto de los integrantes del grupo Biodiversidad y Ecología de la Conservación que siempre estuvieron en la vuelta apoyándome de alguna manera.

A todos los integrantes del Laboratorio de Sistemática e Historia Natural de los Vertebrados, donde trabajo actualmente: Raúl Maneyro, Gisela Pereira, Mariabelén Riero, Ernesto Elgue, Federico Máspoli, Paulina Cerruti y Melitta Meneghel. Este equipo fue fundamental primero en mi formación, al cursar varias materias bajo su coordinación, y en segundo lugar se volvió un lugar de contención, donde me sentí acompañada todo este tiempo, además de permitirme dedicar parte de mi tiempo y espacio a la realización de la tesis.

A Manuel Cruces, mi compañero de vida. Su compañía resultó un pilar fundamental en todo el proceso, primero como un compañero de estudio y luego de mucho más. Siempre estuvo presente, dándome para adelante y creyendo en mí. También quiero agradecerle por el trabajo realizado en todos los análisis que refieren al uso que hace el ganado de los bosques, ya que fue una labor en conjunto debido al solapamiento con su tesis de grado.

A *la facción*, Reni, Maite, Manu, Coco, Tito, Martín, Emma y Ceci, un grupo de amigos que me dejó esta facultad para toda la vida. Con ellos (y gracias a ellos) compartí los años más felices en esta carrera. Hicieron este camino mucho más fácil no solo académicamente, sino también humanamente. Doy fe que mi desempeño en este proceso no hubiera sido el mismo si no hubiera coincidido con esta gente linda.

A todos mis otros compañeros de cursadas en estos años, con los cuales fue un placer compartir. A todos los docentes, que siempre supieron transmitir y contagiar el amor por la biología.

A mis amigos y amigas, sobre todo a Belu, Vale, Nati y Ana, que están acompañándome desde toda la vida, y siempre me apoyaron y contuvieron en este proceso.

A mi familia. Pequeña, pero pieza fundamental de la persona que soy hoy. Sobre todo, quiero agradecerles a mis padres, ejemplo de esfuerzo y amor. Hoy, estoy donde estoy y soy quién soy, gracias a ellos. No puedo poner en palabras breves lo agradecida que estoy por todo lo que han dado por mí, fruto del más honesto amor.

Contenido

Resumen	5
Introducción	6
Objetivos	9
Hipótesis	9
Predicciones	9
Materiales y Métodos	10
<i>Área de estudio</i>	<i>10</i>
<i>El ganado en los paisajes agroforestales</i>	<i>12</i>
<i>Descripción de los bosques relevados</i>	<i>12</i>
<i>Metodología.....</i>	<i>15</i>
<i>Procesamiento de datos.....</i>	<i>16</i>
<i>Análisis de datos</i>	<i>17</i>
<i>Ganado vacuno en bosques nativos.....</i>	<i>17</i>
<i>Ganado vacuno y mamíferos silvestres.....</i>	<i>17</i>
<i>Patrones de actividad.....</i>	<i>19</i>
Resultados.....	20
1. Ganado vacuno en bosques nativos	20
1.1 Incidencia	20
1.2 Tasa de captura.....	21
1.3 Actividad	23
2. Ensamble de mamíferos silvestres.....	25
2.1 Riqueza.....	25
2.2 Tasa de captura.....	26
3. Mamíferos y ganado bovino	26
3.1 Riqueza de mamíferos según tasa de captura del ganado	26
3.2 Tasa de captura de mamíferos según tasa de captura del ganado	28
3.3 Composición del ensamble de mamíferos en relación al ganado vacuno	29
3.3.1 Especies registradas según la presencia de ganado	29
3.3.2 Tasa de captura e incidencia de las especies en relación con el ganado.....	29
3.4 Patrones de actividad.....	34
3.4.1 Patrones de actividad con presencia/ausencia de ganado.....	34
3.4.2 Patrones de actividad según carga ganadera	37

Discusión	40
1. El ganado vacuno en los bosques nativos.....	40
2. Ensamble de mamíferos capturado	42
3. Potenciales interacciones del ganado con los mamíferos nativos	43
3.1 Riqueza y abundancia del ensamble.....	43
3.2 Tasa de captura de las especies.....	43
3.3 Patrones de actividad.....	46
4. Potenciales interacciones del ganado con los mamíferos exóticos.....	48
4.1. Tasa de captura de las especies.....	48
4.2. Patrones de actividad.....	48
5. Debilidades encontradas y pasos a seguir	49
Conclusiones.....	51
Bibliografía	53
Anexo I	59
Tasa de captura de mamíferos en relación con el ganado bovino	62
Estadística de las correlaciones de variables	63
Anexo II	65
Patrones de actividad	65
Solapamiento de la actividad de los mamíferos y el ganado vacuno	65
Patrones de actividad de los mamíferos según la presencia de ganado en bosques de dosel cerrado.....	66

Resumen

La ganadería es una de las principales actividades económicas de Uruguay, realizándose actualmente en el 80% del territorio. Desde hace unos 400 años, el ganado vacuno (*Bos taurus*) interactúa con los ecosistemas de Uruguay mayormente bajo regímenes ganaderos extensivos. Esta interacción ocurre particularmente con los pastizales, pero también con los bosques, donde permanece poco estudiada. Los bosques, pese a tener una limitada distribución (~5%) son el hábitat principal de la gran mayoría de los mamíferos terrestres del país. En este contexto, dos preguntas guiaron el presente trabajo: (1) ¿Cuál es el patrón de uso de hábitat del ganado vacuno en los bosques de Uruguay? (2) ¿Cómo se asocia la carga ganadera, con la diversidad, uso de hábitat y patrones de actividad de los mamíferos silvestres? Se instalaron 107 estaciones de cámaras trampa en distintos bosques de las regiones centro y oeste del país, entre 2015 y 2018, para estudiar la tasa de captura (TC; registros/noches-cámara), incidencia (estaciones con registros) y patrones de actividad, del ganado y especies de mamíferos silvestres. El ganado estuvo presente en casi el 75% de las estaciones, su TC fue 8 veces mayor a la de los mamíferos más abundantes, y su actividad fue principalmente diurna. Se observó una mayor preferencia del ganado por bosques de dosel abierto, y menor por bosques pantanosos. La TC del ganado no parece afectar negativamente la TC, ni la riqueza del ensamble de mamíferos silvestres. Sin embargo, a nivel de especies individuales se encontraron evidencias de interacciones negativas o positivas, con el ganado, en varios casos. *Procyon cancrivorus*, *Conepatus chinga* y *Euphractus sexcinctus* parecen ser negativamente afectados en su abundancia relativa por el ganado, mientras que *Hydrochoerus hydrochaeris*, *Mazama gouazoubira* y *Dasypus novemcinctus* podrían ser favorecidos. El carpincho (*H. hydrochaeris*), mostró además un patrón temporal de actividad consistente con la atracción del ganado. La TC del gato montés (*Leopardus geoffroyi*) aumentó sutilmente con el ganado, pero incrementó su actividad nocturna, evitando los horarios de mayor presencia del ganado. Este patrón consistente con la evasión temporal del ganado también fue observado en el ciervo exótico *Axis axis*. La libre europea (*Lepus europaeus*) evitó espacialmente al ganado, mientras el jabalí (*Sus scrofa*), otro mamífero exótico invasor, se vio beneficiado aumentando su incidencia y solapamiento temporal. Esta investigación demostró que el ganado vacuno es el mamífero de mediano-gran porte más común y abundante en los bosques del centro y litoral oeste de Uruguay, y que el ganado podría interactuar directa o indirectamente, tanto en forma negativas como positivas, con varios mamíferos silvestres nativos y exóticos del país.

Palabras clave:

Ganadería – Mastofauna – Cámaras Trampa – Impacto – Interacciones Ecológicas

Introducción

A nivel mundial, los bosques ocupan un 30% de la superficie terrestre, y sus efectos en los procesos globales (*e.g.* regulación del clima) son de vital importancia para el funcionamiento ecosistémico (Perry *et al.* 2008). Debido a su enorme producción foliar, los ecosistemas boscosos son responsables de más del 40% de la energía solar capturada (Potter 1999) y son los principales captadores de dióxido de carbono de los ecosistemas terrestres, convirtiéndolos en grandes reservorios y sumideros (Perry *et al.* 2008). Mediante estos procesos y la evapotranspiración, los bosques ayudan a regular el clima, tanto a escala regional como global (Pielke 2002). Asimismo, estos ecosistemas proveen al hombre de otros beneficios, como bienes y servicios que influyen en el bienestar humano, tales como la madera, fibras, medicinas, alimentos, oportunidades para la recreación, servicios estéticos, regulación hídrica, entre otros (Perry *et al.* 2008, Fischer *et al.* 2009, Bonan 2008).

Por otra parte, la gran producción primaria, sumada a la complejidad estructural de los bosques, permiten un alto grado de coexistencia de especies, haciendo de ellos los ecosistemas terrestres más diversos del mundo (Perry *et al.* 2008, Joppa *et al.* 2008). Uno de los grupos taxonómicos que hace un uso relevante de este ecosistema son los mamíferos (Mammalia). En Uruguay, por ejemplo, el 70% de las 84 especies de mamíferos continentales terrestres silvestres (75 nativas y 9 exóticas) utilizan de alguna manera (*e.g.* refugio, fuente de alimentos, tránsito) los bosques nativos (González & Martínez-Lanfranco 2010), a pesar de que los bosques nativos tengan una limitada cobertura en el territorio nacional (4,8%; CFRQ 2015; 835.349 ha según cartografía 2018; DGF/MGAP 2018). En tal sentido, a pesar de su baja cobertura, los bosques nativos juegan un papel importante para la conservación de la diversidad de mamíferos silvestres de Uruguay.

Los mamíferos silvestres cumplen importantes roles ecológicos dentro de los ecosistemas, incluidos los bosques. Por ejemplo, tienen una importante participación en la dispersión de semillas (Alonso *et al.* 1995, González-Varo *et al.* 2015). Aunque la mayor parte de esta dispersión sucede a través de la ingesta de frutos, también existe la dispersión de semillas a través de su pelaje (ectozoocoria) o por la acumulación de estas, como realizan algunos roedores para consumirlas en el futuro (Entwistle & Dunstone 2000). A su vez, la presencia de los diferentes grupos de mamíferos herbívoros con diversos hábitos (*e.g.* ramoneo, pastoreo) son fundamentales para el mantenimiento de la diversidad vegetal (*i.e.* abundancia y riqueza), sobre todo en sotobosques (Camargo-Sanabria *et al.* 2014). Por otra parte, los mamíferos depredadores pueden regular las poblaciones de presas, ocupando distintas posiciones dentro de las cascadas tróficas en los ecosistemas (Entwistle & Dunstone 2000). Además, las especies de mamíferos con hábitos carroñeros (*e.g.* algunos zorros, coyotes) cumplen un rol de controladores biológicos de enfermedades en los ecosistemas que habitan, dado que, al ingerir ese material en descomposición, reducen la exposición de patógenos en el ambiente, capaces de contagiar otras

especies sin resistencia a los mismos (Maichak *et al.* 2009). Aparte de estas funciones, algunos mamíferos (*e.g.* orden Carnívora) han demostrado ser indicadores ambientales, ya que presentan una gran especificidad y fidelidad al ambiente, dado sus susceptibilidades a cambios ambientales (*e.g.* Cravino 2014, Sergio *et al.* 2008) y pudiendo ser una importante herramienta a la hora de tomar decisiones de manejo y/o conservación.

Recientemente, los ecosistemas boscosos nativos de Uruguay (de ahora en más se los referirá solamente como “bosques”) han sido clasificados en un sistema jerárquico de 4 niveles (*e.g.* fitofisonomía, sustrato, entre otros) permitiendo una clasificación de 12 tipos de bosques (Brazeiro *et al.* 2020). Los mismos van desde doseles más abiertos (*i.e.* sabanas arboladas o palmares) hasta doseles más cerrados (*i.e.* bosques latifoliados subtropicales) con una gran diversidad de subtipos según el distrito de paisaje o sustrato (*e.g.* bosques ribereños, de quebrada). Dicha diversidad se ve reflejada en una importante riqueza de especies de flora (91% leñosas) y fauna (anfibios: 38%, reptiles: 89% aves: 61% y mamíferos: 91%) que habita estos ecosistemas (Brazeiro *et al.* 2014). Dentro de los distintos bosques de Uruguay, se encuentra una especie de mamífero doméstico que interactúa con el ensamble de mamíferos silvestres (*i.e.* nativos y exóticos) y permanece poco estudiada en su rol ecológico, a pesar de su amplia distribución y abundancia en algunos bosques del país (MGAP 2020): el ganado vacuno (*Bos taurus*). En la primera mitad del Siglo XVII, el ganado vacuno fue introducido en el territorio nacional con fines productivos debido a las buenas condiciones climáticas y edáficas para la actividad pecuaria del territorio (Barrios-Pintos 2011). Desde entonces, toda la ecorregión Sabanas Uruguayas, incluidos los bosques de Uruguay, interactúa fuertemente con el ganado vacuno en un sistema ganadero extensivo (MGAP 2020). En la actualidad, el territorio dedicado a dicha actividad ocupa aproximadamente un 80% de la superficie de Uruguay (MGAP-DIEA 2011, MGAP-DIEA 2015), siendo una de las principales actividades económicas del país (Uruguay XXI 2019). Por medio de normativa nacional, Uruguay es el único país a nivel mundial que exige que el 100% del ganado bovino sea identificado, registrado y trazado (Art. 4 - Ley Nro. 17.997, reglamentado por Decreto Nro 300/019). Por lo tanto, el ganado bovino de diversas razas refiere a animales de uso doméstico/productivo en el país, a diferencia de otros países del Neotrópico (*e.g.* Brasil, México) donde se lo considera una especie exótica asilvestrada (Alves da Rosa *et al.* 2020).

En comparación con los ecosistemas de pradera, pocos estudios a nivel mundial han evaluado el impacto del ganado en los bosques (Kok *et al.* 2020). En cuanto a la interacción ganado-fauna silvestre, el grupo más estudiado a nivel global, han sido los invertebrados y dentro de los vertebrados, las aves (Kok *et al.* 2020). Respecto a los mamíferos silvestres de mediano y gran porte, se han llevado a cabo varias investigaciones a nivel mundial, en las cuales se sugiere que los efectos del ganado son provocados por la competencia espacial y solapamiento de dieta, aunque con una gran variación

según la especie considerada (Prins 2000). Los efectos directos del ganado vacuno son más evidentes en los herbívoros silvestres por una clara superposición de la dieta, y por esto, han sido los más estudiados (Voeten & Prins 1999, Quintana 2003, Santos *et al.* 2010, Desbiez *et al.* 2011, Merino *et al.* 2011, Bilenca *et al.* 2017). Sin embargo, es importante resaltar que el ganado vacuno, mediante la modificación que provoca en la estructura vegetal (*e.g.* sobrepastoreo), modifica el hábitat y, por ende, la disponibilidad/abundancia de presas silvestres para otros grupos funcionales de mamíferos, como los carnívoros (Santos *et al.* 2010, Chillo 2013, Gonnet 1999, Schieltz & Rubenstein 2016, Pereira *et al.* 2012). Aun así, son pocos los trabajos que evalúan estos efectos a nivel regional, y sólo 3 fueron realizados dentro de ecosistemas boscosos (Nanni 2015, Puechagut *et al.* 2018, Di Bitetti *et al.* 2020).

Un escenario similar ocurre en Uruguay, donde varios investigadores han realizado un gran esfuerzo por entender la relación ganado-comunidad vegetal en nuestras praderas (*e.g.* Altesor *et al.* 2005, 2006, 2010, Haretche & Rodríguez 2006, Lezama *et al.* 2014). Pero son mucho menos los estudios sobre los efectos del ganado en los bosques del país. Los mismos se han enfocado principalmente en la regeneración de especies arbóreas, en palmares (Baez & Jaurena 2000, Rivas 2005), bosque de ombúes (Rodríguez-Gallego 2006) y serranos (Etchebarne & Brazeiro 2016, Brazeiro *et al.* 2018). Sin embargo, a diferencia de otros estudios del Cono Sur (Di Betteti *et al.* 2013, Nanni 2015, Puechagut *et al.* 2018, Di Betteti *et al.* 2020, Duarte-Silveira *et al.* 2021) no hay estudios a nivel nacional que cuantifiquen la abundancia y el uso de hábitat de estos bóvidos en nuestros bosques. En Uruguay, la interacción ganado-fauna silvestre no cuenta con trabajos publicados. Una comprensión clara de la estructura, del funcionamiento y de las interacciones que se dan dentro de los ecosistemas boscosos naturales es esencial para determinar los límites del uso sostenible (Perry *et al.* 2008).

Debido a que la ganadería vacuna es la actividad productiva más extendida del país, surge la necesidad de caracterizar el uso y abundancia del ganado vacuno en los bosques, y que resulta fundamental para dimensionar la magnitud de la interacción ganado-bosque. En este contexto, es esencial también evaluar la interacción del ganado vacuno con la fauna silvestre en los ecosistemas más diversos, los bosques, de forma tal de elaborar, diseñar y/o plantear medidas de manejo, compatibilizando la producción pecuaria con la conservación. De todas formas, es importante reconocer la dificultad de aislar los efectos del ganado en sí mismo de otras actividades y disturbios antrópicos que tiene asociados la actividad ganadera, tales como la presencia humana y de perros (Novaro *et al.* 2017). De este modo se desprenden las siguientes preguntas que guiaron el proyecto de investigación: (1) ¿Cuál es el patrón de uso de hábitat y actividad que presenta el ganado vacuno en los bosques del Uruguay? (2) ¿Cómo se asocia la presencia y carga ganadera a la diversidad con el uso de hábitat y patrones de actividad de los mamíferos silvestres de mediano-gran porte en los bosques de Uruguay?

Objetivos

Objetivo general

Evaluar potenciales interacciones del ganado vacuno con el ensamble de mamíferos silvestres de mediano y gran porte en bosques de Uruguay.

Objetivos específicos

1. Cuantificar cuánto y cuándo utiliza el ganado vacuno los distintos tipos de bosques en la región centro y oeste de Uruguay.
2. Analizar el uso de hábitat y los patrones de actividad del ensamble de mamíferos silvestres de mediano-gran porte con relación a la carga ganadera vacuna.
3. Evaluar el solapamiento espacio-temporal del uso de hábitat entre mamíferos silvestres de mediano-gran porte y el ganado vacuno.

Hipótesis

En base a los antecedentes planteados se proponen las siguientes hipótesis respecto a los efectos del ganado sobre el ensamble de mamíferos silvestres en bosques de Uruguay:

1. El ganado vacuno, mediante el pastoreo del estrato herbáceo y el ramoneo de árboles y arbustos del sotobosque:
 - 1.1 compite con los mamíferos silvestres herbívoros.
 - 1.2 reduce la complejidad estructural de la vegetación del sotobosque, disminuyendo la abundancia de roedores, presas importantes de los mamíferos carnívoros y omnívoros.
2. Asociada a la presencia de ganado, aumenta la presencia humana y de perros domésticos que ahuyentan y/o atacan a los mamíferos silvestres.

Predicciones

A medida que aumenta la carga ganadera (*i.e.* tasa de captura del ganado) se espera:

1. Una reducción en la tasa de captura de los mamíferos herbívoros.
2. Una reducción en la tasa de captura de carnívoros y, en menor medida, de mamíferos omnívoros.
3. Modificaciones en los patrones de actividad de mamíferos silvestres cuando el ganado vacuno está activo, de tal forma de reducir el solapamiento temporal.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El presente estudio fue llevado a cabo dentro de 5 establecimientos correspondientes a paisajes silvopastoriles de la empresa forestal Montes del Plata (MDP) dentro de la región centro y oeste de Uruguay (Fig. 1). El establecimiento *Los Arroyos* ($33^{\circ}12'31.52''S$, $56^{\circ}53'17.63''O$) está ubicado en la región norte del departamento de Flores, sobre la costa del río Yi dentro de la ecorregión Escudo-Cristalino (EC) (Brazeiro *et al.* 2015). Los establecimientos *Las Lilas* ($32^{\circ}37'23.73''S$, $57^{\circ}12'33.63''O$) y *El Matorral* ($33^{\circ}0'36.56''S$, $57^{\circ}33'22.78''O$) se encuentran en el departamento de Río Negro, ambos dentro de la ecorregión Cuenca Sedimentaria del Oeste (CSO) (Brazeiro *et al.* 2015). Específicamente, el primero está adyacente a la Cuchilla de las Averías y el segundo sobre la costa del Río Negro, dentro del Arroyo Don Esteban Grande y la Cañada del Sauce. Los establecimientos *Cueva del Tigre* ($32^{\circ}36'7.14''S$, $55^{\circ}32'12.97''O$) y *Rincón del Río* ($32^{\circ}31'5.35''S$, $55^{\circ}43'11.54''O$) pertenecen al departamento de Durazno, ubicados en la ecorregión Cuenca Sedimentaria Gondwánica (CSG) (Brazeiro *et al.* 2015). El primero se encuentra sobre la Cañada del Tigre, mientras que el segundo se ubica sobre la costa del Río Negro.

La ecorregión EC presenta un suelo dominante en actividad ganadera y agrícola y en menor medida forestal. Se caracteriza por lomadas suaves, colinas y valles ocasionalmente rocosos. En CSO domina el suelo dedicado a la agricultura, ganadera y, recientemente, forestación. Se destacan nuevamente las lomadas suaves y colinas, pero con suelos profundos y gran pedregosidad. Finalmente, en la ecorregión CSG se resaltan las lomadas y gran diversidad de suelos donde la actividad forestal se encuentra en constante expansión (Brazeiro *et al.* 2015).

Entre marzo de 2015 y mayo de 2017 fueron instaladas cámaras trampa por el Grupo Biodiversidad y Ecología de la Conservación (BEC), del Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales (IECA) de la Facultad de Ciencias (Universidad de la República) para el monitoreo del ensamble de mamíferos silvestres dentro de los 5 establecimientos mencionados (Figura 1) en el marco de la Tesis de Doctorado de la Lic. Alexandra Cravino Mol. Los paisajes silvopastoriles relevados incluyen parches de ambientes modificados por el hombre, tales como praderas pastoreadas y plantaciones forestales de *Eucalyptus* sp., pero también comprenden diversos ambientes boscosos nativos.

Dentro del grupo de investigación se llevó también a cabo un mapeo de los ecosistemas boscosos de Uruguay en el marco de la Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales de la Lic. Alejandra Betancourt (Betancourt y Brazeiro 2017). A partir de este trabajo, y mediante relevamientos florísticos leñosos cualitativos y cuantitativos a campo, se seleccionaron las estaciones de monitoreo de manera que se

cuabrieru distintos tipos de bosques, desde dosel más abierto (*i.e.* bosque parque) hasta dosel más cerrado (*i.e.* fluvial, pantanoso, roquedal, escarpa y serrano). Los mismos se detallan en la siguiente sección “Descripción de los bosques relevados”.

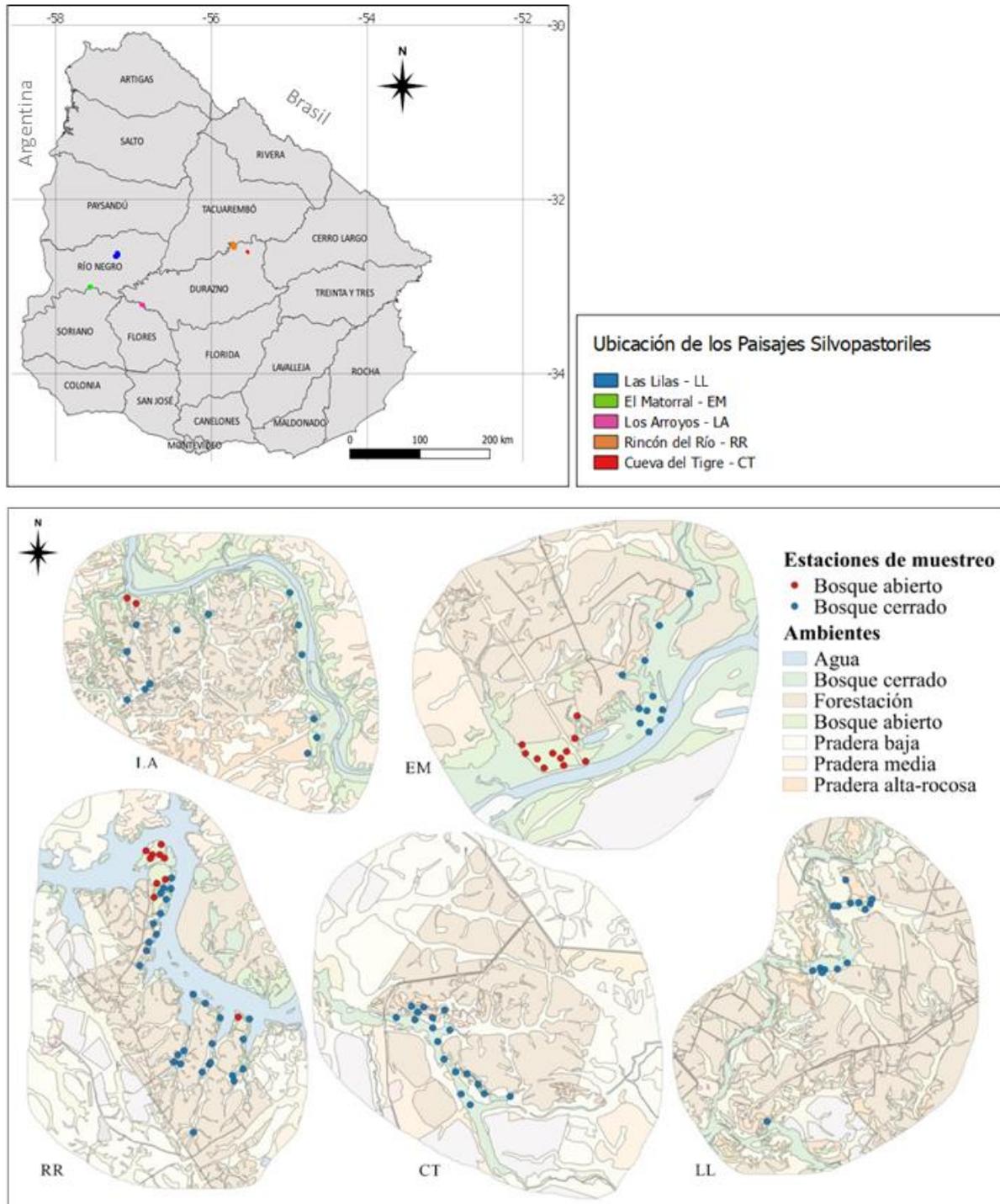


Figura 1. Ubicación geográfica de los cinco establecimientos en el territorio nacional y los sitios de las estaciones de muestreo (LA – Los Arroyos, EM – El Matorral, RR – Rincón del Río, CT – Cueva del Tigre, LL – Las Lilas) según el tipo de dosel. Se ilustran en colores los diferentes ambientes presentes.

El ganado en los paisajes agroforestales

La actividad forestal en Uruguay se realiza en coordinación con la ganadería, ya que las empresas forestales normalmente arriendan sus tierras al pastoreo, como ocurre en los cinco establecimientos aquí estudiados. Además de generar recursos económicos y mantener buenos vínculos con las producciones vecinas (Simeone 2008), con la incorporación de la ganadería, la forestación puede reducir el riesgo de incendios al bajar la biomasa vegetal (Simeone *et al.* 2010). El ganado normalmente accede a todos los ambientes de los predios forestales, con la salvedad de exclusiones temporales (1-2 años) en rodales forestales recién plantados o en áreas de cosecha (Carriquiry *et al.* 2009). El ganado también puede ser excluido en algunas áreas de reserva dentro de los predios forestales, pero este no ocurre en los 5 predios estudiados.

Descripción de los bosques relevados

De acuerdo con el esquema de clasificación de ecosistemas boscosos de Uruguay (Brazeiro *et al.* 2020), los bosques relevados se clasifican en dos grandes tipos según la apertura del dosel: sabanas arboladas y bosques latifoliados (Tabla 1). Las sabanas arboladas, conocidas localmente como bosques parque, se caracterizan por tener un estrato arbóreo disperso de 4-6 m de altura, y un estrato herbáceo continuo de altura variable (Figura 2). La especie arbórea más típica y dominante es *Vachellia caven*, que puede ser acompañada por *Schinus longifolia* y *Scutia buxifolia*, entre otros. En este estudio, este tipo de ecosistema fue clasificado como bosque de dosel abierto, marcando el contraste con el resto de los bosques latifoliados, caracterizados por tener un dosel arbóreo casi continuo.

Dentro de los bosques latifoliados (BL), clasificados aquí como de dosel cerrado, se identificaron cinco tipos según el esquema de Brazeiro *et al.* (2020), dos de planicie (pendiente <10%): vargedícola y paludícola, y 3 serranos (pendiente >10%): serrano, de escarpa y de roquedal (Tabla 1). El BL de planicie vargedícola, conocido localmente como bosque fluvial, fue el más común. Este tipo de ecosistema se desarrolla en las planicies de inundación de ríos, es periódicamente inundable por el desborde de ríos o arroyos. El estrato arbóreo es relativamente alto (5-9m), en algunos casos con árboles emergentes de 10-12 m. La cobertura de la vegetación herbácea es muy baja, pero suele ser alta la de mantillo. Presenta una alta diversidad de árboles, principalmente de Mirtáceas, tales como *Blepharocalyx salicifolius*, *Eugenia uruguayensis*, *Allophylus edulis*, además de otras especies comunes como *Schinus longifolia* y *Scutia buxifolia*.

El BL paludícola, conocido localmente como bosque pantanoso se define principalmente por tener un sustrato permanentemente saturado de agua, debido a drenajes obstruidos. Se disponen en forma de

parches de tamaño variable en las depresiones entre laderas, generalmente rodeados por bañados. El suelo, muy húmedo, presenta una elevada cobertura de mantillo y presencia de musgos en algunas zonas. El estrato herbáceo tiene una cobertura de media a alta conformado principalmente por helechos (destacando *Blechnum brasiliense* y especies de los géneros *Thelypteris* y *Asplenium*). Siguiendo con la respuesta a la humedad, se encuentran varias especies hidrófilas como *Adennostemma brasiliana* y *Boehmeria cylindrica*. La diversidad de especies arbóreas fue alta, integrándose principalmente por Mirtáceas (sobre todo *Eugenia uruguayensis*) así como *Calliandra tweedii* y la palmera *Syagrus romazoffiana*.

El bosque serrano se destaca por ubicarse en paisajes con pendiente moderada a fuerte y una importante cantidad de rocas afloradas (Brazeiro *et al.* 2020). El suelo suele tener una elevada cobertura de mantillo y una baja cobertura del estrato herbáceo. La cobertura del dosel arbóreo es alta, con una altura entre 4 y 8m. En el área de estudio se observó la presencia de algunas especies trepadoras y epífitas. *Maytenus ilicifolia* fue la especie arbustiva más abundante y *Myrcianthes cisplatensis* y *Myrrhinium atropurpureum* las arbóreas dominantes. El bosque con roquedal se distribuye como bosquetes densos con doseles de altura media que están asociados a afloraciones rocosas en una matriz de pastizales sobre laderas de pendiente suave a moderada (Figura 2). El estrato herbáceo está altamente dominado por diversas gramíneas, el arbustivo por *Cestrum parqui* y en el estrato arbóreo se destacan *Eugenia uniflora*, *Myrcianthes cisplatensis*, *Sebastiania commersoniana*, *Zanthoxylum rhoifolium*, *Scutia buxifolia* y *Allophylus edulis*. El bosque escarpa se define por ubicarse en sitios con fuerte declive entre la cima y el fondo del valle acompañado en general de rocas sedimentarias (Areniscas) (Brazeiro *et al.* 2020). La rocosidad en este bosque es alta y la pendiente varía desde suave a muy fuerte. La cobertura del estrato herbáceo es alta, dominando *Oplismenus hirtellus*, *Carex sellowiana*, entre otras. El estrato arbustivo en el área de estudio estuvo dominado por *Daphnopsis racemosa*, *Pavonia sepium* y *Cestrum cf parqui*. Entre los árboles se destacó la presencia de *Sebastiania commersoniana* pese a la gran diversidad de especies, y en ciertas zonas se observaron árboles emergentes (alturas entre 8 a 12m) de *Ocotea acutifolia* y *Myrsine coriácea*.



Figura 2. Fotografías de los distintos subtipos de bosques nativos relevados (*i.e.* bosque parque, bosque fluvial, bosque pantanoso, bosque roquedal, bosque escarpa y bosque serrano).

Tabla 1. Clasificación jerárquica de los bosques relevados con su nombre común local y el correspondiente nombre según el sistema de clasificación de bosques nativos de Uruguay (Brazeiro *et al.* 2020). * El bosque de roquedal no se clasifica como un subtipo de bosque en sí mismo, sino que corresponde a una variación dentro de bosque escarpa.

Terminología	Nomenclatura según Brazeiro <i>et al.</i> 2020
Tipo de Dosel	
Bosque de dosel abierto	Sabana
Bosque de dosel cerrado	Bosque
Subtipo	
Bosque parque	Sabana arbolada de planicie en suelo neutro arenoso/limoso
Bosque fluvial	Bosque latifoliado de planicie vargedícola
Bosque pantanoso	Bosque latifoliado de planicie paludícola
Bosque escarpa	Bosque latifoliado serrano de escarpa
Bosque roquedal*	Bosque latifoliado serrano de escarpa
Bosque serrano	Bosque latifoliado serrano rupícola de arenisca

Metodología

Se relevó el ensamble de mamíferos silvestres de mediano y gran porte, así como el ganado vacuno (de ahora en más “ganado” refiere a ganado vacuno), mediante un muestreo aleatorio, estratificado por ambiente, empleando cámaras trampa (Stealth Cam G42NG, Stealth Cam©) dentro de los 5 establecimientos mencionados previamente. En cada ambiente se utilizó la herramienta “tirar puntos al azar” con cierta separación mínima del software QGIS (QGIS Development TEAM 2019) para obtener los puntos de muestreo (y así evitar sesgos de muestreos como senderos y cursos de agua) cada, al menos, 500m para poder disminuir la probabilidad de detectar el mismo individuo en distintas cámaras. Separaciones menores fueron permitidas en caso de la existencia de una barrera que impidiera el acceso al sitio pre-seleccionado (*e.g.* barranco, grandes cañadas). En estudios previos con estos datos (*i.e.* Proyecto de Tesis Doctoral de la Lic. Alexandra Cravino Mol), se encontró que las curvas de acumulación de especies mostraron síntomas de saturación (*i.e.* alcanzaron una asíntota), y se confirmó mediante la prueba de Moran que no había autocorrelación espacial entre las cámaras, ni diferencias significativas en las tasas de ocurrencia entre estaciones del año y establecimientos relevados. Las cámaras permanecieron en su estación por al menos 90 días y luego fueron rotadas.

Para este estudio, se relevaron un total de 107 estaciones de cámara trampa ubicadas en diferentes tipos de bosques nativos con un esfuerzo de muestreo total de 8.751 noches-cámara. Durante todo el muestreo las cámaras permanecieron activas las 24 horas del día y fueron programadas para obtener 3 fotografías de 10 megapíxeles, con alta sensibilidad y un descanso posterior de 15 segundos antes del siguiente disparo. No fueron empleados cebos y la vegetación adyacente, que pudiera potencialmente activar la cámara, fue removida para maximizar la detección y facilitar el reconocimiento de las especies. La altura de colocación de las cámaras varió entre 50 a 70 cm con el fin de reducir variaciones en la detectabilidad por tamaño corporal y/o ángulo de captura de la cámara (Meek *et al.* 2015).

Respecto a los distintos tipos de bosques monitoreados, los bosques de dosel cerrado presentaron un mayor esfuerzo de muestreo: 86 de las 107 estaciones (80%, noches-cámara= 6946) debido a su gran variabilidad en subtipos de bosques (Tabla 1); mientras que el bosque de dosel abierto obtuvo el 20% (n= 21) restante de las estaciones. Dentro de los bosques de dosel cerrado, se colocaron cámaras en los mencionados 5 subtipos de bosques con el siguiente esfuerzo de muestreo: bosque fluvial (49%, noches-cámara= 3366), bosque pantanoso (14%, noches-cámara= 947), bosque roquedal (13%, noches-cámara= 847), escarpa (15%, noches-cámara= 1185) y bosque serrano (9%, noches-cámara= 601). El bosque serrano se encontraba únicamente presente en el establecimiento “Las Lilas”. En dicho establecimiento no se registró ganado vacuno en los bosques monitoreados durante el período de

tiempo que estuvieron las cámaras activas. De esta manera, tanto el bosque serrano como el fluvial presentes en dicho establecimiento, fueron excluidos para los análisis de incidencia y tasa de captura del ganado vacuno según los subtipos de bosques.

Procesamiento de datos

El software empleado para el procesamiento de las imágenes fue *ExifPro 2.1* (<http://www.exifpro.com/index.Kowalski> 2013) dado que permite colocar etiquetas a las fotografías, como anexar los nombres de las especies, cantidad de individuos y otros datos que pueden luego ser extraídos como “metadata”.

Se definió como un único “evento independiente” a todas las fotografías de visitas de una misma especie dentro de un período de 1 hora. La excepción fue cuando fueron varios los individuos de la misma especie que aparecieron juntos en la misma visita; en este caso el número de eventos (registros), corresponde al número de individuos visitantes. Este lapso fue considerado adecuado en trabajos de la región que monitorearon especies similares (*e.g. Conepatus chinga, Leopardus geoffroyi*, entre otros; Lantschner 2012, Decarre 2015). El mismo criterio temporal fue empleado para el relevamiento del ganado, identificando individuos mediante los patrones de manchas, coloración del pelaje y en algunos casos, mediante el número de identificación en la caravana. Posteriormente se utilizó el paquete *camtrapR* (Niedballa *et al.* 2017) en el software libre *R* (R Core Team 2017) para el procesamiento de la metadata extraída del software *Exifpro* y así proceder a los análisis. También fueron identificados los registros ocasionales de ganado equino (*Equus ferus caballus*) y ovino (*Ovis orientalis aries*) por si resultaban en un número importante. Sin embargo, estas especies domésticas no formaron parte de los análisis por resultar tan escasos.

Sobre el total de fotografías obtenidas por sitio, se determinó la riqueza de especies (*i.e.* número total de especies registradas) y la tasa de captura del ensamble de mamíferos, así como la tasa de captura por especie silvestre y la del ganado. La tasa de captura (TC) se calculó como el número de eventos independientes sobre el esfuerzo de muestreo (*i.e.* número de noches que la cámara estuvo funcionando). En el caso del ganado, esta variable sirvió como estimador de carga cagadera para los posteriores análisis. Para algunos análisis también fue considerada la variable “ocurrencia” como las estaciones con registros de la especie.

Análisis de datos

Ganado vacuno en bosques nativos

En una primera exploración con el fin de caracterizar la presencia del ganado en los bosques nativos, se procedió a evaluar la incidencia de este, como el porcentaje de estaciones-cámara con registro de *B. taurus*, dentro de los bosques en general. De aquí en más “bosque general” refiere a la evaluación de todos los bosques de forma conjunta (Tabla 1). Sucesivamente, se analizó la incidencia de esta especie diferenciando según el tipo de dosel del bosque y, luego, según subtipo de bosque con el fin de evaluar posibles preferencias por parte del ganado. Se calcularon los intervalos de confianza al 95% de dicha incidencia en todos los escenarios (*i.e.* bosque general, tipo de dosel y subtipo de bosque) así como la variabilidad de esta por tipo de dosel y subtipo de bosques con relación a la incidencia de bosque general, mediante una prueba de chi cuadrado realizada en el software estadístico PAST (Hammer *et al.* 2001). Siguiendo con la caracterización, se calculó la tasa de captura de los bóvidos en cada estación con el propósito de obtener un estimador de abundancia relativa del ganado en los bosques general, así como por tipo de dosel y subtipo de bosque. Con el fin de evaluar estadísticamente la diferencia en la TC según las distintas clasificaciones de bosques, se ajustaron modelos lineales generalizados (GLM) con una distribución Binomial Negativa utilizando los conteos y ponderando por un vector con el esfuerzo de muestreo en el software estadístico R (R Core Team 2017). Se ingresaron en el modelo las variables independientes “establecimiento”, “tipo de dosel” y “subtipo de bosque”. En el caso de los subtipos de bosques cerrados (*i.e.* fluvial, pantanoso, roquedal y escarpa), el grupo de referencia fue el bosque fluvial dado que es el que cuenta con una mayor superficie.

Asimismo, se caracterizó el patrón de actividad diaria de *B. taurus*, dentro de los bosques, siguiendo la metodología empleada para mamíferos silvestres, que se detalla en la sección “Patrones de actividad”.

Ganado vacuno y mamíferos silvestres

Para evaluar la interacción ganado-mamíferos silvestre se trabajó con tres niveles de estudio: ensamble global de mamíferos silvestres (exóticos + nativos, de ahora en más solamente “ensamble global”), ensamble nativo de mamíferos silvestres (de ahora en más solamente “ensamble nativo”) y a nivel de cada especie de mamífero (Tabla 2). Respecto a ambos ensambles, se modelaron mediante GLM la riqueza y la tasa de captura del ensamble como variables respuesta en función de la tasa de captura del ganado como variable explicativa, utilizando una distribución de Poisson para riqueza y Binomial Negativa para TC. Para esta última fueron utilizados los conteos ponderados por esfuerzo de

muestreo (función “offset” en el software estadístico *R*) (R Core Team 2017). Estas dos variables respuesta de los ensambles también se analizaron en función de la tasa de captura del ganado - variable explicativa-utilizando regresiones por cuantiles. Finalmente, se modeló mediante GLM la TC (con familia Binomial Negativa) de cada una de las especies de mamíferos silvestres como variables respuesta, en función de la tasa de captura del ganado como variable explicativa (Tabla 2). En todos los modelos GLM, además de la “tasa de captura del ganado”, se evaluó la incorporación de otras variables explicativas, en particular el “establecimiento” y el “tipo de dosel”. Todos los modelos fueron llevados a cabo utilizando el software estadístico *R* (R Core Team 2017).

Para comparar el patrón general de uso de hábitat del ensamble de mamíferos según ausencia/presencia de ganado, se construyeron diagramas modificados de Olmstead Tukey (Sokal y Rohlf, 1969), graficando la tasa de captura media (registros/noches-cámara) de cada especie de mamífero silvestre contra su incidencia (número de estaciones con registros), registrados en ambas situaciones (presencia/ausencia de ganado). La TC media se construyó promediando la TC de cada especie de mamífero en cada estación. A partir de estos diagramas, las especies pudieron ser clasificadas, en términos relativos, como *dominantes* (con tasa de captura e incidencia más altas que los valores medios), *ocasionales* (con tasas de captura más altas que los valores medios e incidencia más baja), *frecuentes* (tasas de captura más bajas que los valores medios e incidencia más alta) y *raras* (tasa de captura e incidencia más baja que los valores medios).

Tabla 2. Nivel de estudio (ensambles o especies), variables respuesta y explicativas, y análisis llevados a cabo en los estudios que evaluaron los potenciales efectos del ganado vacuno sobre los mamíferos silvestres.

Nivel de estudio	Variable respuesta	Variable explicativa	Análisis
Ensamble global de mamíferos silvestres	Riqueza	Tasa de captura del ganado	GLM y regresiones por cuantiles
	Tasa de captura		GLM y regresiones por cuantiles
Ensamble nativo de mamíferos silvestres	Riqueza	Tasa de captura del ganado	GLM y regresiones por cuantiles
	Tasa de captura		GLM y regresiones por cuantiles
Cada especie de mamífero silvestre	Incidencia	Presencia/ausencia de ganado	Diagrama de rareza-dominancia
	Tasa de captura		Prueba Mardia-Watson-Wheeler
	Patrones de actividad	Tasa de captura del ganado	GLM

Patrones de actividad

Por último, se evaluaron los patrones de actividad diaria circular de las especies de mamíferos silvestres con suficientes registros ($n \geq 10$) y del ganado vacuno, acompañados de curvas de densidad de Kernel. Se convirtieron los vectores de observaciones de horas reloj en “horas solares” utilizando las coordenadas geográficas que se ajustaron mejor a toda el área de estudio. En los gráficos de los patrones de actividad se asignaron la salida del sol a $\pi/2$ y la puesta del sol a $3\pi/2$.

Se definieron 3 categorías de carga ganadera considerando como referencia la tasa de captura promedio del ensamble global de mamíferos silvestres (*i.e.* 0.3 registros/noches-cámara). Se consideró este valor como punto de inflexión debido a que un número de TC mayor implica una mayor abundancia relativa de ganado que de mamíferos. De este modo: carga nula (ausencia total de ganado), carga media (TC del ganado ≤ 0.3 registros/noches-cámara) y carga alta (TC del ganado > 0.3 registros/noches-cámara). Así, los patrones de actividad circular de los mamíferos silvestres se analizaron en dos situaciones: según ausencia/presencia de ganado y según carga ganadera. A su vez, se realizaron los patrones para bosques en general, y para bosques de dosel cerrado. No se pudo llevar a cabo en bosques de dosel abierto debido a los escasos registros de varias especies. Las comparaciones estadísticas entre presencia/ausencia de ganado y categorías de carga ganadera, se realizaron mediante pruebas de Mardia-Watson-Wheeler en software libre R (R Core Team 2017).

Para la realización de los patrones de actividad diaria se utilizaron los paquetes: *circular* (Agostinelli y Lund 2017), *NPCirc* (Oliveira *et al.* 2014), *dplyr* (Wickham *et al.* 2020), *maptools* (Bivand y Lewin-Koh 2014), *overlap* (Meredith y Ridout 2017) y *activity* (Rowcliffe 2016) dentro del software estadístico libre R (R Core Team 2017).

Siguiendo a Di Bitetti *et al.* (2020), se analizaron los patrones circulares de actividad de los mamíferos discriminando entre cámaras con presencia/ausencia de ganado, para calcular el coeficiente de solapamiento (Δ) que describe el grado de sobreposición temporal en la actividad (0 = solapamiento nulo, 1 = solapamiento completo) de las densidades circulares de Kernel (Ridout y Linkie 2009). Para las especies con suficientes registros ($n > 10$) se estimó y comparó el solapamiento de la actividad del ganado, por un lado, con la actividad de cada especie silvestres en las estaciones con ganado y, por otro lado, con la actividad de las especies silvestres en las estaciones sin ganado. Siguiendo las recomendaciones de Meredith y Ridout (2020), para calcular el Δ se realizó el siguiente procedimiento: se utilizó el estimador Δ_1 (Dhat1), cuando el número de registros de la especie en cuestión fue menor a 50 y el estimador Δ_4 (Dhat4) cuando fue mayor a 75. Para calcular los intervalos de confianza al 95% se realizó un Bootstrap suavizado con 10.000 repeticiones. Finalmente, se restaron ambos Δ para obtener la diferencia en el cambio de actividad. El análisis se realizó para bosques en general, pero cuando el número de registros lo permitió, también se realizó para los tipos de bosques (dosel abierto y dosel cerrado).

Resultados

1. Ganado vacuno en bosques nativos

A lo largo de todo el monitoreo se registró la presencia de ganado bovino, equino y ovino, siendo el primero el más frecuente y abundante. Se contabilizaron 28 registros de ganado equino en una sola estación, y 12 registros de ganado ovino en unas pocas estaciones de un solo establecimiento. Dado que los registros de estas especies fueron tan escasos y que la especie de interés es *Bos taurus*, los eventos de ganado equino y ovino no fueron considerados en el resto del análisis. A lo largo del estudio, considerando todas las estaciones, se efectuó un total de 8.528 registros independientes de *B. taurus*.

1.1 Incidencia

Se registró la presencia de ganado vacuno en 66 cámaras, de un total de 92 instaladas en bosques con acceso al ganado (queda excluido el establecimiento “Las Lilas”), alcanzando una incidencia del 72% (Tabla 3). Se registraron incidencias similares en los bosques de dosel abierto (67%) y cerrado (73%) (Tabla 3). Dentro de los subtipos de bosques cerrados, se observó una considerable variabilidad en la incidencia de ganado, desde 42%, en bosques pantanosos, hasta 91%, en bosques con roquedal; pero solamente el bosque pantanoso mostró diferencias significativas ($p=0.038$) respecto al bosque general -término referente a todos los tipos de bosques juntos-, aunque el intervalo de confianza de la estimación fue muy amplio (Tabla 3).

Tabla 3. Incidencia del ganado, número de estaciones totales y número de estaciones con presencia de ganado vacuno en función de las diferentes clasificaciones de bosques. Se presentan intervalos de confianza al 95% y nivel de significancia (p-valor) de la comparación por chi cuadrado respecto al bosque general. En negrita se resaltan los $p<0.05$.

	Estaciones (n)	Estaciones con ganado (n)	Incidencia (%)	IC 95%	P-valor comparación χ^2
Bosque general	92	66	72	63-81	
Tipo de Dosel					
<i>Bosque Abierto</i>	21	14	66.7	47-87	0.65
<i>Bosque Cerrado</i>	71	52	73.2	63-83	0.89
Subtipo					
<i>Fluvial</i>	35	27	77.1	63-91	0.57
<i>Pantanoso</i>	12	5	41.7	14-70	0.038
<i>Roquedal</i>	11	10	90.9	74-108	0.18
<i>Escarpa</i>	13	10	76.9	54-100	0.71
<i>Parque</i>	21	14	66.7	47-87	0.65

1.2 Tasa de captura

La TC de ganado presentó una importante variabilidad entre estaciones, desde 0 -sitio sin registros de ganado- hasta casi 7 registros/noche-cámara, con un claro sesgo hacia valores bajos (≤ 1 registro/noches-cámara) (Figura 3). Se observó una TC promedio mayor en bosques de dosel cerrado que en abierto (Figura 4.). El GLM mostró diferencias en la TC entre los establecimientos y entre tipo de dosel del bosque, pero no entre subtipos de bosques. Pese a observarse diferencias en la distribución de los datos (Figura 5), es importante destacar que, salvo el bosque fluvial, la muestra en cada subtipo de bosque fue relativamente baja (entre 11 y 21 cámaras). De esta manera, se volvió a modelar de manera más simple, quitando los subtipos y los *outliers* detectados (Tabla 4). Se evidenciaron diferencias en la TC, según los establecimientos, siendo menor en “El Matorral” y “Rincón del Río”. Por otro lado, tuvo mayor peso la diferencia en la tasa de captura según tipo de dosel. La misma en bosque abierto fue casi tres veces mayor que en bosque cerrado (Figura 4, Tabla 4).

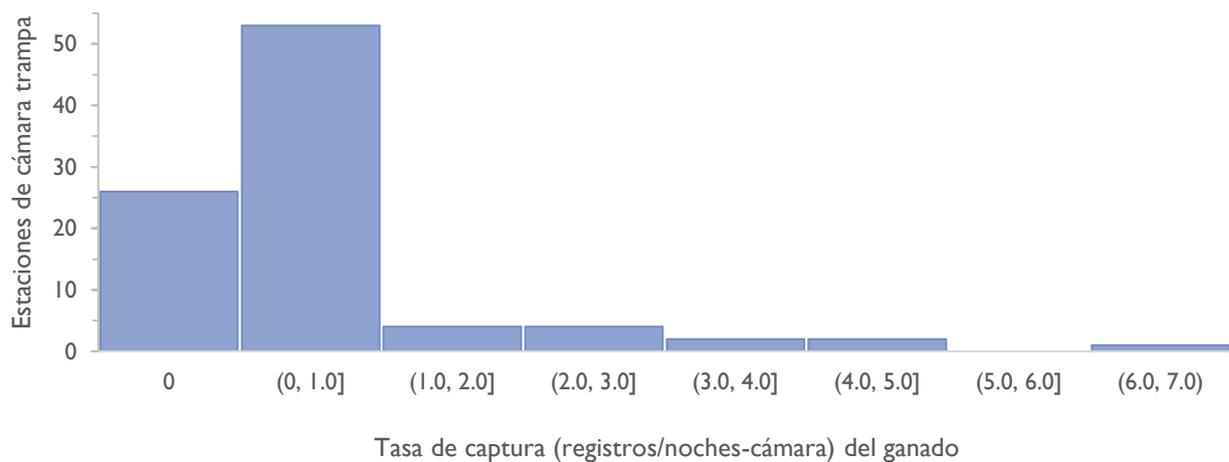


Figura 3. Histograma que ilustra la tasa de captura del ganado registrada en las estaciones de cámaras trampa de los diferentes bosques nativos. Se representa con paréntesis recto cuando el intervalo incluye el número y con paréntesis curvo cuando no lo incluye.

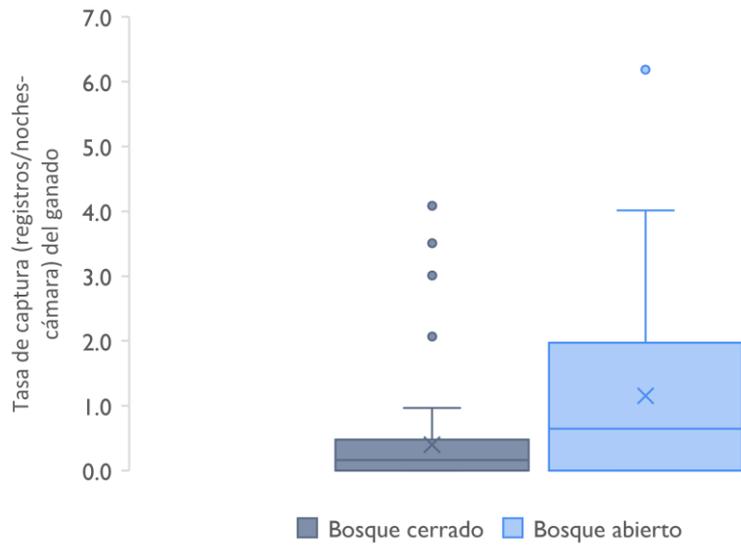


Figura 4. Boxplot de la tasa de captura del ganado según el tipo de dosel (bosque cerrado y bosque abierto). La cruz representa la media de los datos, la línea horizontal indica la mediana, la caja ilustra el rango de los cuartiles Q1-Q4, la barra el extremo superior y los puntos indican los valores atípicos (*i.e. outliers*).

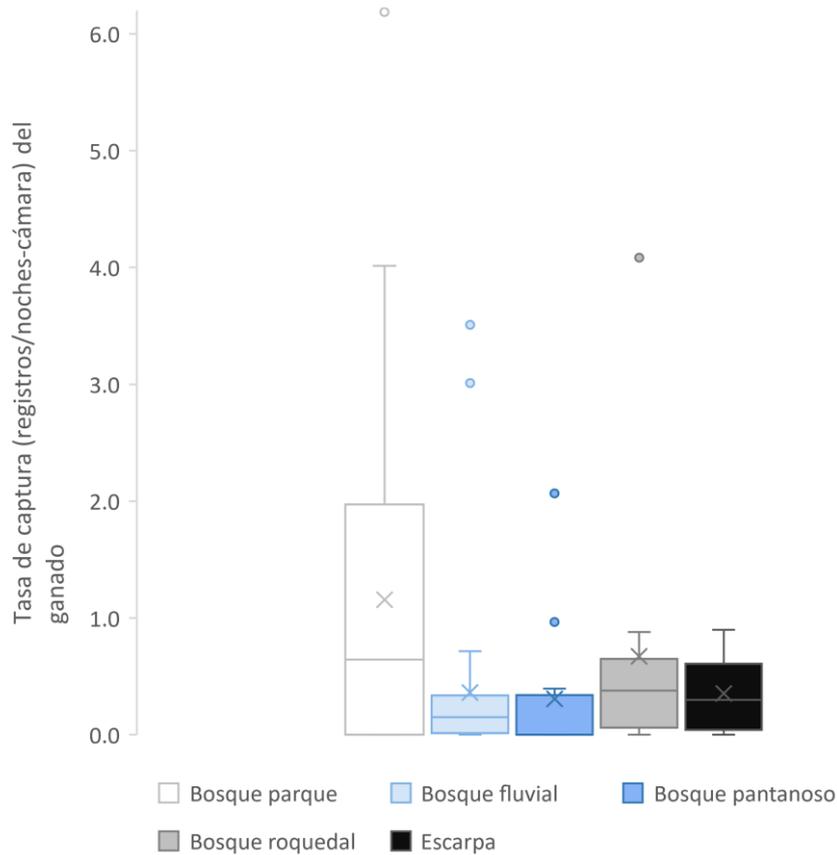


Figura 5. Boxplot de la tasa de captura del ganado según el subtipo de bosque. La cruz representa la media de los datos, la línea horizontal indica la mediana, la caja ilustra el rango de los cuartiles Q1-Q4, la barra el extremo superior y los puntos indican los valores atípicos (*i.e. outliers*).

Tabla 4. Se presentan los resultados de la modelación con GLM (familia Binomial negativa) de la tasa de captura del ganado. Se presentan los coeficientes y nivel de significancia (P-valor). En el caso de la variable “establecimiento” (El Matorral, Los Arroyos y Rincón del Río), los coeficientes se expresan en comparación con el establecimiento Cueva del Tigre (referencia), y en el caso de “tipo de dosel del bosque”, el coeficiente de bosque cerrado se expresa respecto al bosque abierto. En negrita se resaltan los coeficientes con efecto significativo ($p < 0.05$).

	Coeficiente	P-valor
El Matorral	-1.5280	9.79e-08
Los Arroyos	-0.3032	0.273
Rincón del Río	-0.8742	1.98e-04
Bosque cerrado	-2.1586	2e-16

1.3 Actividad

En cuanto a la actividad diaria de *B. taurus* dentro de los bosques, se vio que la especie es principalmente diurna, aunque cuenta con unos pocos registros en la noche (*i.e.* densidad de Kernel, Figura 6), cuando se la observa en comportamientos de descanso. La gran mayoría de los registros se concentraron entre el alba y la media tarde (Figura 6). La mediana de la actividad se registró pasado el amanecer (Figura 6).

Los patrones de actividad no se diferenciaron significativamente entre bosques de dosel abierto y cerrado (prueba Mardia-Watson-Wheeler, $p=0.105$) (Figura 7a). Sin embargo, dentro de los bosques cerrados, se observaron diferencias respecto al bosque general en el bosque fluvial y pantanoso (Mardia-Watson-Wheeler, $p=0.0045$ y $p=0.0007$, respectivamente). En el bosque fluvial, *B. taurus* concentró un pico de actividad previo al amanecer, mientras que en el bosque pantanoso se concentró alrededor del mediodía solar (Figura 7b).

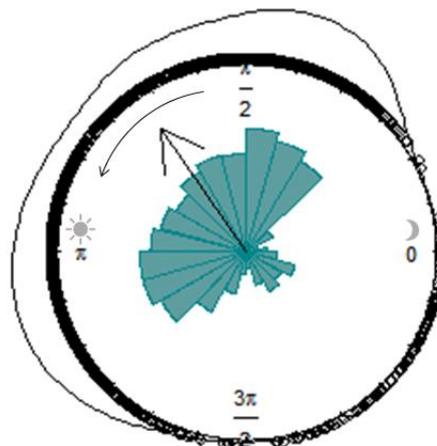


Figura 6. Diagrama de rosa de la actividad diaria de *Bos taurus* en los bosques muestreados. El número $\pi/2$ refiere la salida del sol, $3\pi/2$ a la puesta y la flecha curva el sentido del movimiento solar. Los círculos representan cada registro, la línea la densidad de Kernel y la flecha recta la mediana de la actividad.

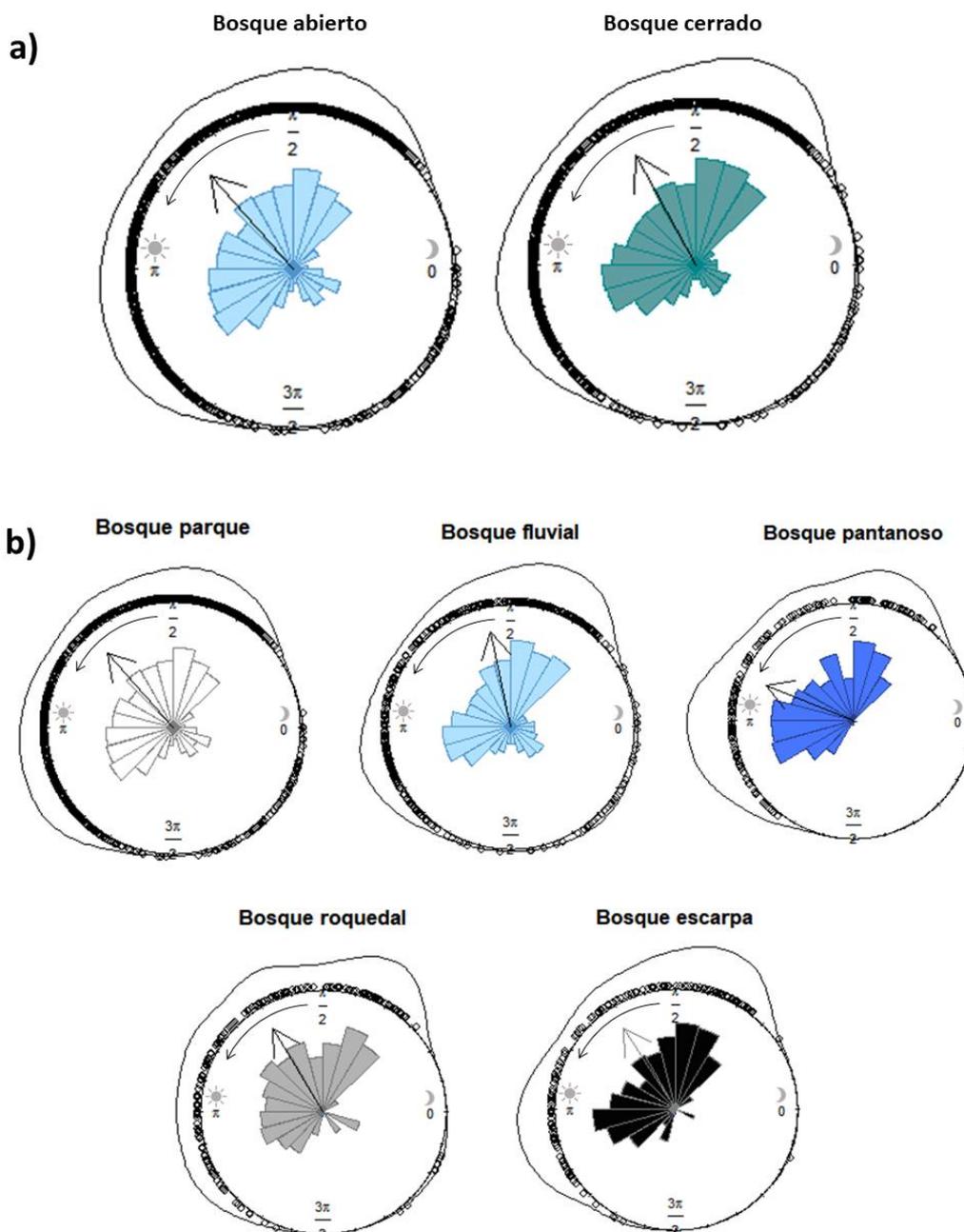


Figura 7. Diagrama de rosa de la actividad diaria de *Bos taurus*. El número $\pi/2$ refiere la salida del sol, $3\pi/2$ a la puesta y la flecha curva el sentido del movimiento solar. Los círculos representan cada registro, la línea la densidad de Kernel y la flecha recta la mediana de la actividad. **a)** En bosques de dosel abierto (celeste) y bosques de dosel cerrado (turquesa). **b)** En bosque parque (blanco), fluvial (celeste claro), pantanoso (celeste oscuro), roquedal (gris) y escarpa (negro).

2. Ensamble de mamíferos silvestres

En 104 de las 107 estaciones de cámaras trampa colocadas en distintos tipos de bosques, se registró al menos una especie de mamífero silvestre (97% de incidencia). Durante todo el estudio, un total de 15 especies fueron fotografiadas. Doce especies nativas: *Cerdocyon thous* (zorro de monte), *Conepatus chinga* (zorrillo), *Dasyopus novemcinctus* (tatú), *Euphractus sexcinctus* (peludo), *Galictis cuja* (hurón), *Hydrochoerus hydrochaeris* (carpincho), *Leopardus geoffroyi* (gato montés), *Leopardus wiedii* (margay), *Lontra longicaudis* (lobito de río), *Lycalopex gymnocercus* (zorro de campo), *Mazama gouazoubira* (guazubirá) y *Procyon cancrivorus* (mano pelada); y 3 especies exóticas: *Axis axis* (ciervo axis), *Lepus europaeus* (liebre europea) y *Sus scrofa* (jabalí).

2.1 Riqueza

La riqueza específica de mamíferos silvestres, por estación, varió entre 0 -estaciones sin registro- y 9 especies, siguiendo aproximadamente una distribución Gaussiana (Figura 8), con una media de 4.2 especies y un desvío estándar de 1.93.

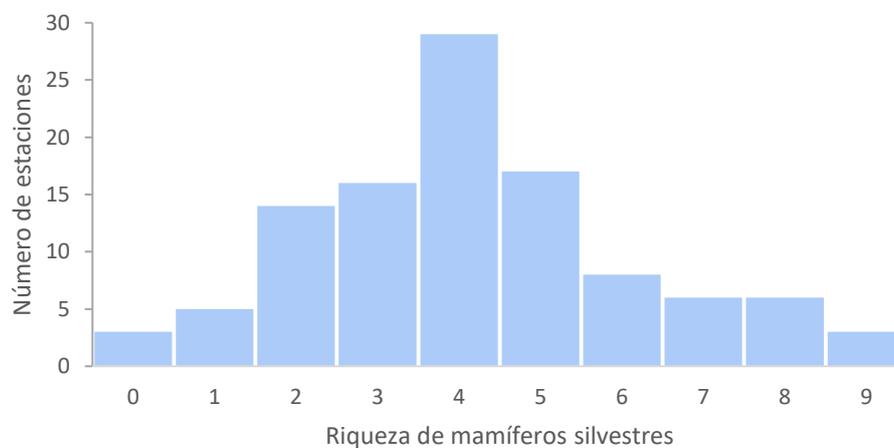


Figura 8. Histograma de la riqueza (número total de especies registradas) de mamíferos silvestres registrados en las estaciones de cámaras trampa de los diferentes bosques nativos.

2.2 Tasa de captura

La tasa de captura de mamíferos silvestres por estación varió entre 0 -estaciones sin registro- y 2.704 registros/noches-cámara, y presentó una media de 0.284 registros/noches-cámara. Las tasas de captura comprendidas entre >0 y 0.25 registros/noches-cámara fueron las más frecuentes en el estudio, con 64 estaciones (Figura 9).

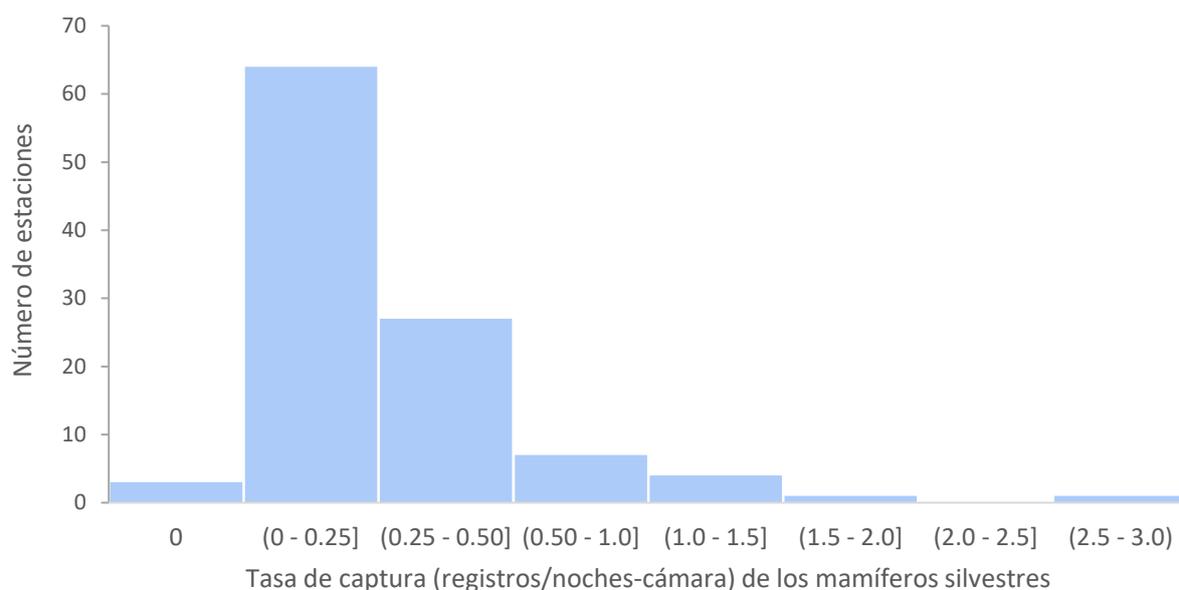


Figura 9. Histograma de la tasa de captura de los mamíferos silvestres registrados en las estaciones de cámaras trampa de los diferentes bosques nativos. Se representa con paréntesis recto cuando el intervalo incluye el número y con paréntesis curvo cuando no lo incluye.

3. Mamíferos y ganado bovino

3.1 Riqueza de mamíferos según tasa de captura del ganado

Se modeló mediante un GLM la riqueza del ensamble silvestre total, y de sólo especies nativas, incluyendo el establecimiento, el tipo de dosel del bosque y la tasa de captura del ganado como potenciales variables explicativas. Solamente se evidenciaron diferencias entre establecimientos en el ensamble global. En ningún caso se observaron respuestas de la riqueza según la TC del ganado (Tabla 6). La riqueza global de mamíferos silvestres (Figura 10a) y la riqueza de los mamíferos silvestres nativos (Figura 10b) no presentó ninguna tendencia clara en relación con el gradiente de TC del ganado. Como se apreció cierto patrón triangular decreciente en la dispersión de datos de la riqueza, con gran variabilidad (de 0 a 7-9 especies) en rangos bajos de TC de ganado y riquezas acotadas a valores bajos cuando la TC de ganado fue alta (Figura 10), se ajustaron regresiones por cuantiles. Sin

embargo, tampoco detectaron relaciones significativas, pese a observarse una tendencia negativa en el cuantil 0.9 (Anexo I).

Tabla 6. Se presentan los resultados de la modelación con GLM de la riqueza (familia Poisson) y tasa de captura (familia Binomial negativa) de los dos ensambles (global y nativo). Se presentan los coeficientes (Coef) y nivel de significancia (P-valor). En el caso de la variable “establecimiento” (El Matorral, Las Lilas, Los Arroyos y Rincón del Río), los coeficientes se expresan en comparación con el establecimiento Cueva del Tigre (referencia), y en el caso de “tipo de dosel del bosque”, el coeficiente de bosque cerrado se expresa respecto al bosque abierto. En negrita se resaltan los coeficientes con efecto significativo ($p < 0.05$).

	Ensamble global				Ensamble nativo			
	Riqueza		TC		Riqueza		TC	
	Coef	P-valor	Coef	P-valor	Coef	P-valor	Coef	P-valor
El Matorral	-0.295	0.095	-0.331	0.035	-0.383	0.053	-0.328	0.056
Las Lilas	-0.344	0.044	-0.754	7.07E-07	-0.313	0.086	-0.688	3.24E-05
Los Arroyos	0.111	0.452	0.568	8.34E-05	-0.037	0.823	0.537	0.001
Rincón del Río	-0.282	0.037	-0.219	0.076	-0.255	0.079	-0.190	0.157
Bosque cerrado	0.071	0.646	0.320	0.015	0.258	0.150	0.803	3.38E-08
TC ganado	-0.033	0.562	-0.019	0.692	-0.013	0.832	0.084	0.114

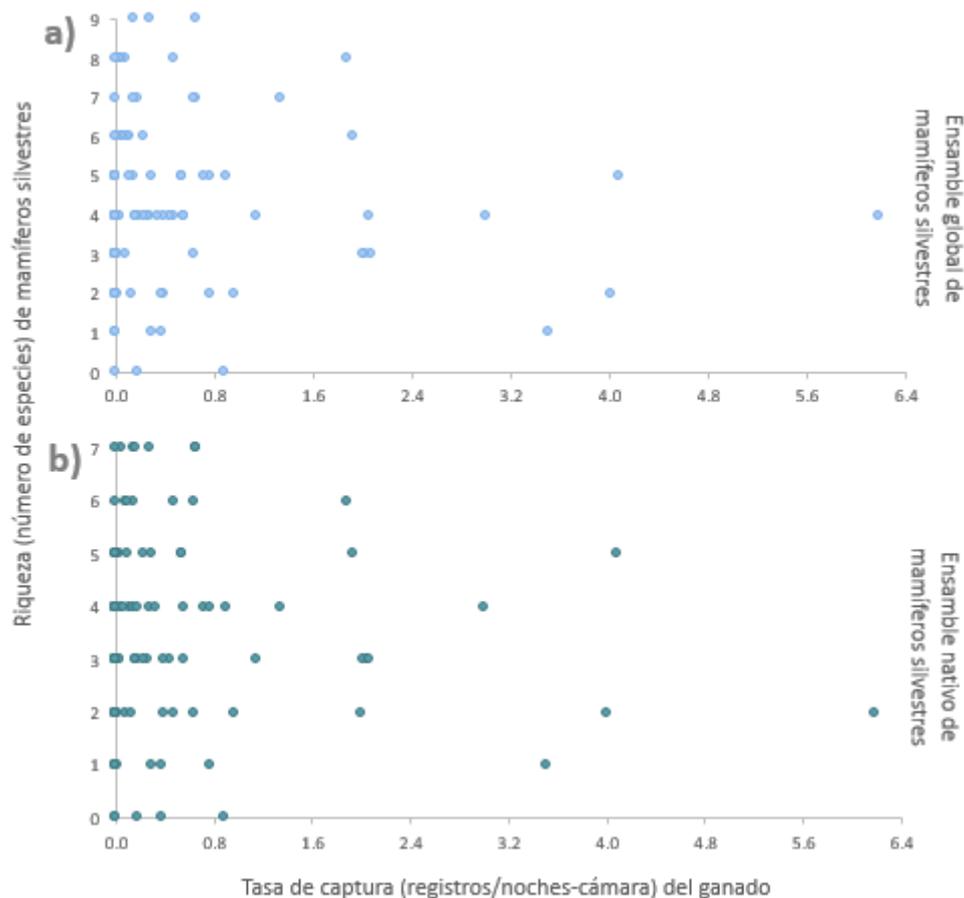


Figura 10. Riqueza de especies de mamíferos silvestres a) y sólo nativos b) en función de la tasa de captura del ganado para bosque general.

3.2 Tasa de captura de mamíferos según tasa de captura del ganado

Se modeló la tasa de captura en un único modelo (GLM) de ambos ensambles -todas las especies y únicamente las nativas- incluyendo los establecimientos, el tipo de dosel del bosque y la tasa de captura del ganado como posibles variables explicativas. De esta manera, solamente se evidenciaron diferencias por establecimiento y tipo de dosel (Tabla 6). En ningún caso se encontró efectos significativos de la TC del ganado (Tabla 6). Por otro lado, se apreció nuevamente un patrón triangular decreciente en la dispersión de datos de TC de mamíferos: gran variabilidad de TC de mamíferos (de 0 a 2.7 registros/noches-cámara) en TC de ganado bajas y valores de TC de mamíferos más bajos cuando la TC de ganado fue alta (Figura 11). Sin embargo, las regresiones por cuantiles tampoco evidenciaron correlaciones (Anexo I).

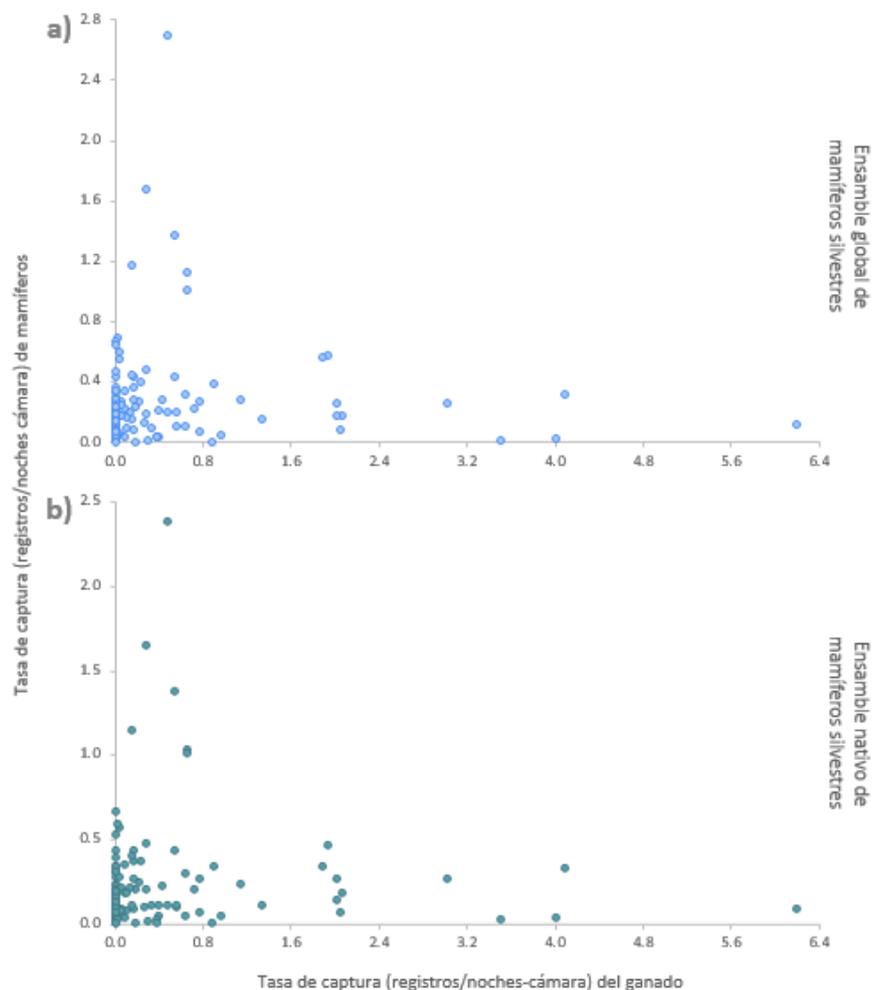


Figura 11. Tasa de captura de mamíferos silvestres **a)** y sólo nativos **b)** en función de la tasa de captura del ganado para bosques general

3.3 Composición del ensamble de mamíferos en relación al ganado vacuno

3.3.1 Especies registradas según la presencia de ganado

Cuando analizamos por subtipos de bosques, son 3 las especies, que en alguno de los tipos o subtipos de bosque, sólo se registraron en ausencia de ganado: *L. wiedii*, *L. longicaudis* y *S. scrofa*. Aunque, cabe destacar que el registro de la primera especie fue único en todo el estudio. Por otro lado, la situación inversa (registros únicamente en presencia de ganado en al menos uno de los tipos o subtipos de bosque en que fue registrado) resultó con 8 especies (Figura 12). *G. cuja* fue la especie que se encontró en más subtipos de bosques con esta situación, seguido por *H. hydrochaeris*, *L. longicaudis* y *P. cancrivorus* (Figura 12).

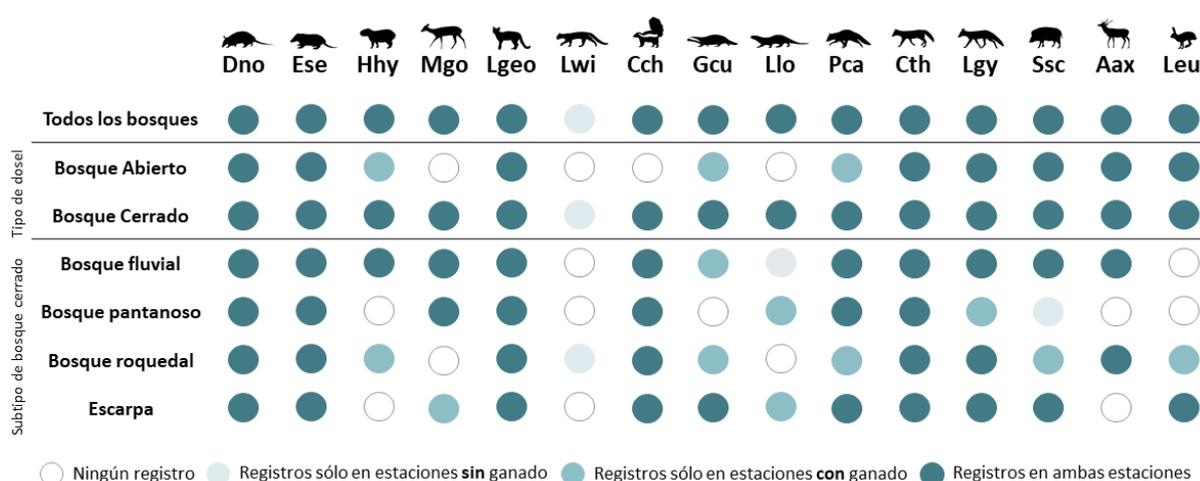


Figura 12. Clasificación de los registros de todas las especies de mamíferos, según la presencia o ausencia del ganado, en todos los tipos y subtipos de bosques en organización jerárquica (líneas). Códigos de las especies: Aax: *Axis axis*, Cch: *Conepatus chinga*, Cth: *Cerdocyon thous*, Dno: *Dasyurus novemcinctus*, Ese: *Euphractus sexcinctus*, Hhy: *Hydrochoerus hydrochaeris*, Gcu: *Galictis cuja*, Leu: *Lepus europaeus*, Lge: *Leopardus geoffroyi*, Lgy: *Lycalopex gymnocercus*, Llo: *Lonta longicaudis*, Lwi: *Leopardus wiedii*, Mgo: *Mazama gouazoubira*, Pca: *Procyon cancrivorus*, Ssc: *Sus scrofa*.

3.3.2 Tasa de captura e incidencia de las especies en relación con el ganado

Al analizar la tasa de captura promedio e incidencia de todas las especies de mamíferos y el ganado bovino en un mismo gráfico, podemos observar cómo *B. taurus* tuvo una de las mayores incidencias, sólo superada por *D. novemcinctus*, y la mayor tasa de captura, casi 8 veces más que la tasa de captura más alta de los mamíferos (*i.e.* *D. novemcinctus*) (Figura 13).

En términos relativos, se observa en la mayoría de las especies un aumento de la tasa de captura e incidencia ante la presencia de ganado. Las excepciones a dicho escenario fueron: *L. longicaudis*, *H. hydrochaeris* y *L. europaeus* que disminuyeron su tasa de captura o la mantuvieron relativamente

estable; *P. cancrivorus* y *C. thous* que también la disminuyeron, pero aumentaron levemente su incidencia. Se observó que *L. gymnocercus* y *D. novemcinctus* duplicaron su tasa de captura cuando *B. taurus* estuvo presente (Figura 14).

Cuando clasificamos a los mamíferos según su frecuencia de ocurrencia, en términos de la estructura general del ensamble, la mayoría de las especies no modificaron su posición de rareza-dominancia en estaciones con presencia y ausencia de ganado (Figura 14). Sin embargo, se advirtieron algunos cambios puntuales. En un contexto sin *B. taurus*, 3 especies dominaron: *L. gymnocercus*, *D. novemcinctus* y *C. thous* (Figura 14a). Sin embargo, en presencia de ganado, *C. thous* bajó al cuadrante “especie frecuente” (Figura 14b). Por otra parte, en ausencia de ganado, se detectaron 4 especies en el cuadrante “ocasionales” (*L. europaeus*, *P. cancrivorus*, *A. axis* y *S. scrofa*) que, al invertir la situación, pasaron a ser “raras”; salvo *S. scrofa* que pasó a ser “frecuente”, aumentando más del doble su incidencia y manteniendo su tasa de captura (Figura 14). Con la presencia de ganado bovino se acentúa la relación lineal del ensamble entre incidencia y tasa de captura.

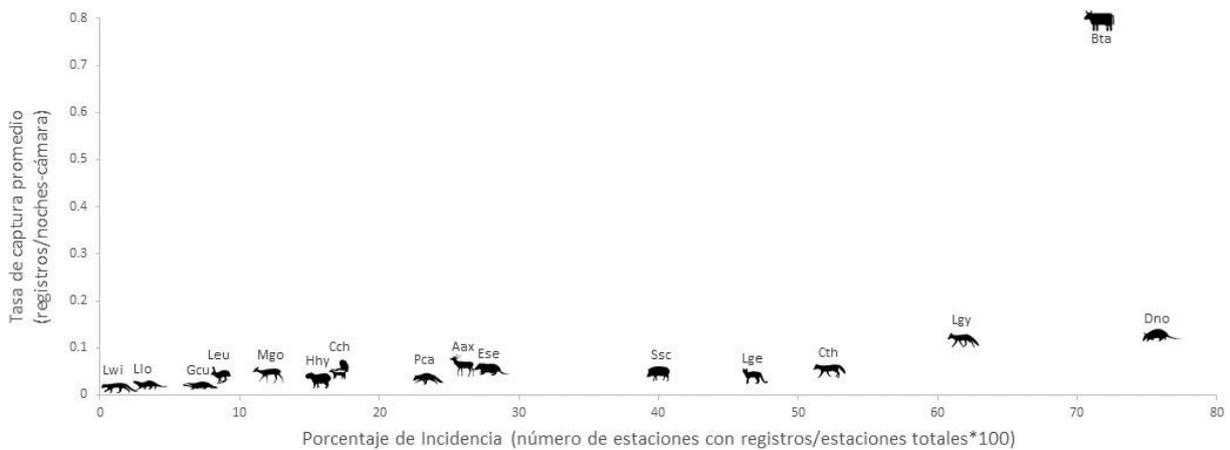


Figura 13. Tasa de captura promedio e incidencia de todas las especies de mamíferos y el ganado considerando todas las estaciones. Códigos de las especies: Aax: *Axis axis*, Bta: *Bos taurus*, Cch: *Conepatus chinga*, Cth: *Cercdocyon thous*, Dno: *Dasypus novemcinctus*, Ese: *Euphractus sexcinctus*, Hhy: *Hydrochoerus hydrochaeris*, Gcu: *Galictis cuja*, Leu: *Lepus europaeus*, Lge: *Leopardus geoffroyi*, Lgy: *Lycalopex gymnocercus*, Llo: *Lontra longicaudis*, Lwi: *Leopardus wiedii*, Mgo: *Mazama gouazoubira*, Pca: *Procyon cancrivorus*, Ssc: *Sus scrofa*

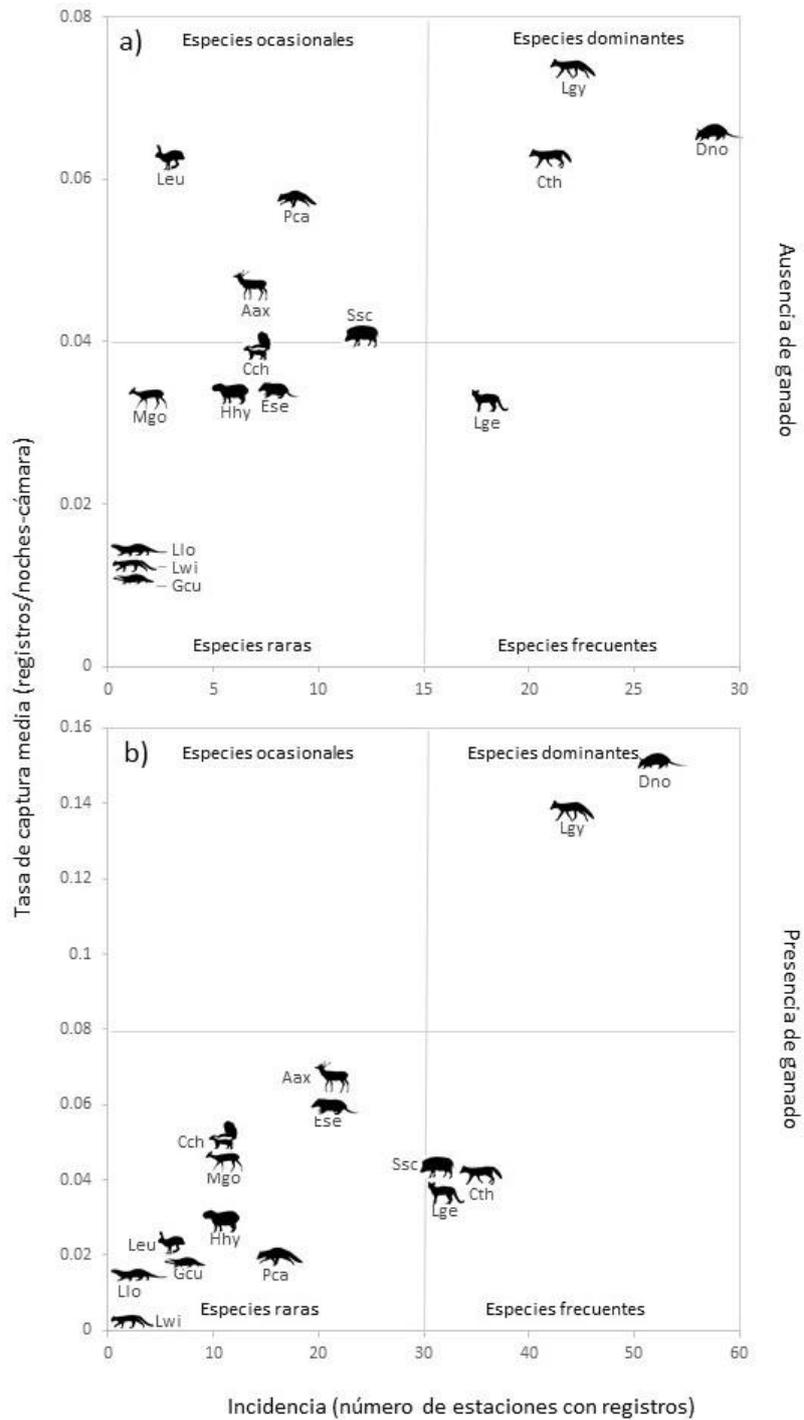


Figura 14. Tasa de captura promedio e incidencia de todas las especies de mamíferos en ausencia **(a)** y presencia **(b)** de ganado. Códigos de las especies: Aax: *Axis axis*, Cch: *Conepatus chinga*, Cth: *Cerdocyon thous*, Dno: *Dasybus novemcinctus*, Ese: *Euphractus sexcinctus*, Hhy: *Hydrochoerus hydrochaeris*, Gcu: *Galictis cuja*, Leu: *Lepus europaeus*, Lge: *Leopardus geoffroyi*, Lgy: *Lycalopex gymnocercus*, Llo: *Lontra longicaudis*, Lwi: *Leopardus wiedii*, Mgo: *Mazama gouazoubira*, Pca: *Procyon cancrivorus*, Ssc: *Sus scrofa*. Nótese las diferentes escalas en los ejes x e y entre ambas gráficas.

La modelación (GLM) de la TC de las especies mostró una importante variabilidad interespecífica en las respuestas a los factores explicativos, ganado, tipo de dosel del bosque y establecimiento. La TC del ganado afectó, en diferentes grados y direcciones, a ocho de las doce especies nativas: *P. cancrivorus*, *C. chinga* y *E. sexcinctus* respondieron disminuyendo su TC, mientras que *G. cuja*, *L. geoffroyi*, *H. hydrochaeris*, *M. gouazoubira* y *D. novemcinctus* lo hicieron aumentándola (Tabla 7). De las tres exóticas, sólo *L. europaeus* redujo su TC de manera significativa con el ganado (Tabla 7). Si bien el ganado afectó significativamente a estas especies, el tipo de dosel del bosque y el establecimiento tuvieron mayores efectos.

Tabla 7. Se presentan los resultados de la modelación con GLM (familia Binomial Negativa) descriptivos de la tasa de captura de cada una de las especies de mamíferos silvestres. En el caso de la variable “establecimiento” (El Matorral, Los Arroyos y Rincón del Río), los coeficientes se expresan en comparación con el establecimiento Cueva del Tigre (referencia), y en el caso de “tipo de dosel del bosque”, el coeficiente de bosque cerrado se expresa respecto al bosque abierto. TC ganado refiere a tasa de captura del ganado. En negrita se resaltan los coeficientes con efecto significativo ($p < 0.05$).

Especie nativa	El Matorral		Las Lilas		Los Arroyos		Rincón del Río		Bosque cerrado		TC ganado	
	Coef	P-valor	Coef	P-valor	Coef	P-valor	Coef	P-valor	Coef	P-valor	Coef	P-valor
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	-0.527	0.023	-0.580	0.008	0.814	3.9E-05	-3.248	2.0E-16	0.435	0.055	0.001	0.100
<i>Cerdocyon thous</i>	-0.894	0.007	0.249	0.378	1.515	1.4E-09	1.508	7.6E-12	0.194	0.429	0.000	0.683
<i>Procyon cancrivorus</i>	0.156	0.743	1.575	6.2E-05	0.337	0.428	1.294	1.5E-04	2.033	2.4E-04	-0.004	0.019
<i>Conepatus chinga</i>	-0.542	0.308	-3.032	3.7E-06	1.135	0.008	-1.534	1.8E-04	35.850	1.000	-0.004	0.018
<i>Galictis cuja</i>	1.322	0.016	-34.430	1.000	1.427	0.002	-34.470	1.000	1.413	0.014	0.003	0.005
<i>Lontra longicaudis</i>	-18.300	0.996	0.336	0.648	-19.120	0.997	-0.420	0.550	17.640	0.996	-1.9E-04	0.957
<i>Leopardus geoffroyi</i>	0.340	0.239	0.751	0.004	0.450	0.077	0.468	0.032	1.585	2.1E-08	0.001	0.025
<i>Leopardus wiedii</i>	-1.774	1.000	-2.274	1.000	26.335	1.000	-1.203	1.000	-1.382	1.000	-3.148	0.997
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	0.734	0.193	2.697	4.3E-07	2.685	1.7E-07	-0.659	0.201	-0.931	0.047	0.004	6.43E-06
<i>Mazama gouazoubira</i>	-32.620	1.000	-37.140	1.000	-35.030	1.000	-0.982	0.004	32.700	1.000	0.003	0.050
<i>Dasyurus novemcinctus</i>	0.135	0.567	-1.165	1.1E-06	-0.584	0.008	0.392	0.031	1.796	2.0E-16	0.003	9.2E-11
<i>Euphractus sexcinctus</i>	-2.049	4.3E-06	-37.200	1.000	1.373	0.000	-0.751	0.015	-1.427	4.2E-05	-0.002	0.004
Especie exótica												
<i>Sus scrofa</i>	-0.550	0.098	-0.938	0.005	-0.259	0.390	-0.423	0.099	0.187	0.517	-3.2E-04	0.639
<i>Lepus europaeus</i>	-38.17	1.000	-0.562	0.381	-1.364	0.054	-1.575	0.016	-5.391	2.0E-16	-0.004	0.001
<i>Axis axis</i>	34.92	1.000	31.830	1.000	35.910	1.000	-0.130	1.000	-0.836	0.001	0.001	0.176

3.4 Patrones de actividad

3.4.1 Patrones de actividad con presencia/ausencia de ganado

Siete de las doce especies analizadas no mostraron cambios significativos en sus patrones de actividad entre estaciones con y sin ganado (Figura 15). Cinco especies mostraron diferencias significativas en sus patrones de actividad ante la presencia de ganado según la prueba Mardia-Watson-Wheeler: *H. hydrochaeris*, *L. geoffroyi*, *L. gymnocercus*, *S. scrofa* y *A. axis* (Figura 15). *H. hydrochaeris* en ausencia de *B. taurus*, tuvo un patrón de actividad nocturno, con su pico mayor de densidad de registros entre el atardecer y la medianoche solar. Ante la presencia de ganado, *H. hydrochaeris* presentó registros durante todo el día, pero con varios picos previos al amanecer y luego del mediodía solar (Figura 15). *L. geoffroyi* presentó actividad catemeral (activo en todo horario del día) en ambas situaciones. Sin embargo, en ausencia de ganado se registraron picos diurnos y en presencia los picos se dieron durante la noche principalmente (Figura 15). Por su parte, *L. gymnocercus* también mostró una actividad catemeral en ambas situaciones (Figura 15). Sin embargo, exhibió una mayor densidad de registros durante el día de manera uniforme cuando *B. taurus* estuvo ausente, y cambió hacia un claro patrón de densidad crepuscular cuando el ganado estuvo presente (Figura 15). Por otro lado, *S. scrofa*, a pesar de estar presente durante casi todo el día en ausencia de ganado, la densidad de registros fue mayor durante la noche (Figura 15). En cambio, cuando *B. taurus* estuvo presente, se incrementaron los registros diurnos distribuyéndose su actividad de manera más uniforme a lo largo de todo el día (Figura 15). Por último, *A. axis* pasó de una actividad diurna, con un pico mayor durante el amanecer cuando no estuvo presente *B. taurus*, a una actividad catemeral ante la presencia ganadera (Figura 15).

Posteriormente, se estimaron coeficientes de solapamiento de la actividad diaria del ganado con la actividad diaria de los mamíferos tanto en las estaciones de presencia de ganado como de ausencia, para todos los bosques (Tabla 8). En general, el solapamiento temporal entre los patrones de actividad de los mamíferos silvestres y el ganado no varió ante la presencia del ganado, encontrándose sólo dos casos de modificaciones significativas (Tabla 8). *H. hydrochaeris* y *S. scrofa* aumentaron su solapamiento con la actividad del ganado, un 50% y 23% respectivamente (Tabla 8). Para los bosques de dosel cerrado, el número de observaciones permitió realizar este tipo de análisis para algunas especies, encontrándose que en general que el grado de solapamiento no cambió, o se redujo levemente en forma no significativa, ante la presencia del ganado (Anexo II). Sólo en el patrón de actividad de *C. thous*, se observó una reducción marginalmente significativa de un 14% en el solapamiento de la actividad con el ganado (Anexo II).

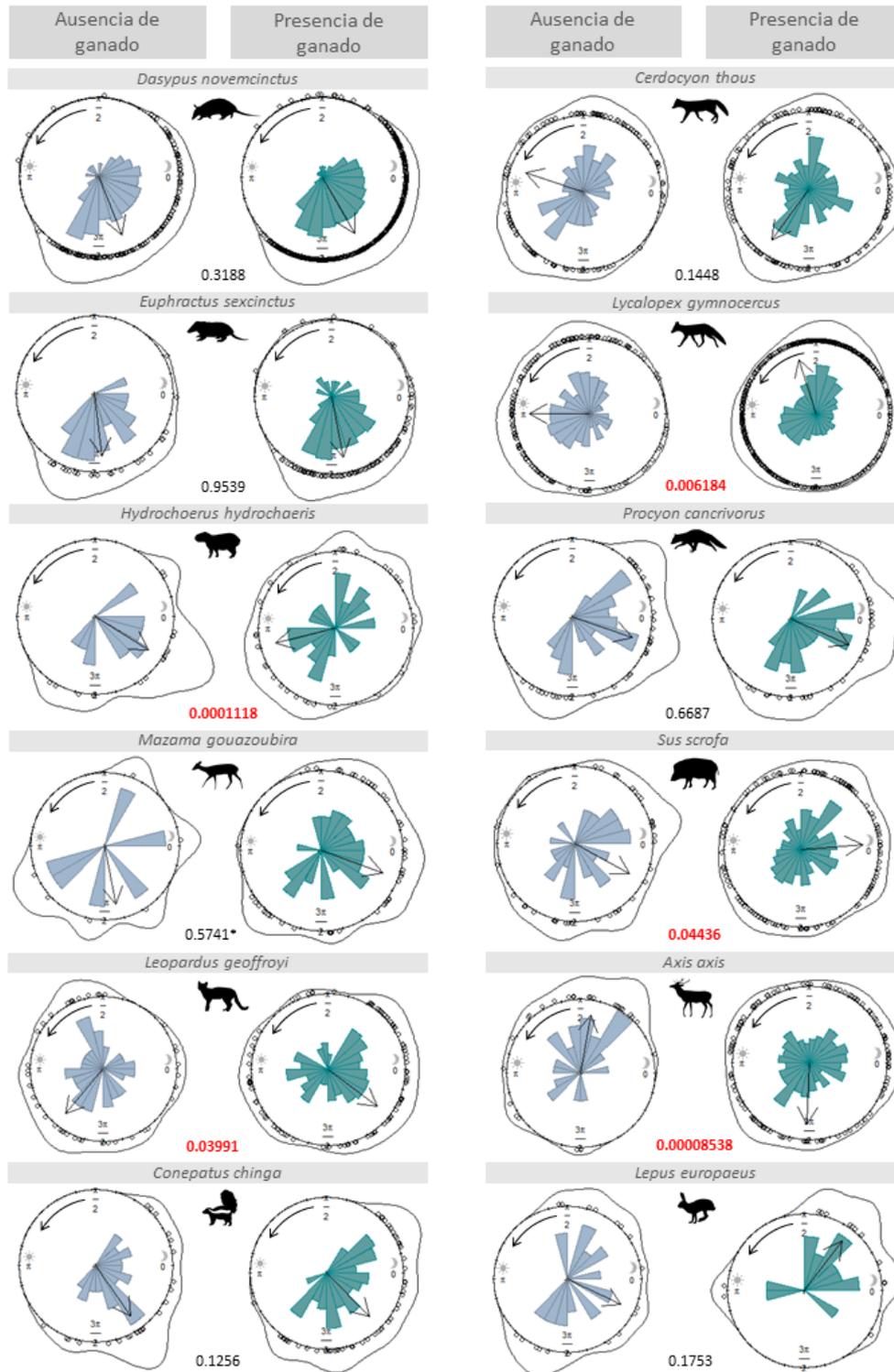


Figura 15. Diagrama de rosa de la actividad diaria de cada mamífero silvestre en bosques en general en condiciones de ausencia (gris) y presencia (verde) de ganado. Se indica el p-valor de la diferencia entre ambas actividades según la prueba Mardia-Watson-Wheeler (en rojo $p < 0.05$); con (*) cuando una de las muestras cuenta con menos de 10 registros. El número $\pi/2$ refiere la salida del sol, $3\pi/2$ la puesta y la flecha curva el sentido del movimiento solar. Los círculos representan cada registro, la línea la densidad de Kernel y la flecha recta la mediana de la actividad.

Tabla 8. Coeficientes de solapamiento estimados de los registros de actividad diaria de las especies de mamíferos nativas y exóticas con la actividad del ganado vacuno y sus intervalos de confianza al 95% para los bosques en general. El solapamiento con el ganado fue estimado y comparado con estaciones con ausencia de ganado (Δ sin ganado) y con presencia de ganado (Δ ganado). Diferencia de $\Delta = \Delta$ ganado – Δ sin ganado. Los estimadores de Δ se realizaron según los tamaños de las muestras (ver sección Materiales y Métodos). En negrita se resaltan los IC 95% que no se superponen.

Especie nativa	Ganado				Sin ganado			Diferencia Δ	
	Δ ganado	N ganado	95% IC		Δ sin ganado	N sin ganado	95% IC		
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	0.83	498	0.79	0.86	0.83	129	0.76	0.89	0.00
<i>Cerdocyon thous</i>	0.57	122	0.49	0.66	0.68	106	0.59	0.76	-0.10
<i>Procyon cancrivorus</i>	0.21	25	0.11	0.32	0.22	38	0.14	0.30	-0.01
<i>Conepatus chinga</i>	0.23	53	0.16	0.30	0.21	25	0.12	0.31	0.02
<i>Leopardus geoffroyi</i>	0.52	94	0.43	0.61	0.61	43	0.49	0.73	-0.10
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	0.69	31	0.55	0.81	0.19	15	0.08	0.31	0.50
<i>Mazama gouazoubira</i>	0.45	44	0.35	0.56	0.50	6	0.24	0.75	-0.05
<i>Dasypus novemcinctus</i>	0.15	601	0.13	0.17	0.17	146	0.13	0.21	-0.02
<i>Euphractus sexcinctus</i>	0.20	96	0.15	0.27	0.17	22	0.09	0.25	0.04
Especie exótica									
<i>Sus crofa</i>	0.60	115	0.52	0.68	0.37	39	0.26	0.49	0.23
<i>Lepus europaeus</i>	0.53	13	0.35	0.70	0.48	20	0.32	0.63	0.05
<i>Axis axis</i>	0.59	121	0.51	0.67	0.72	29	0.59	0.83	-0.13

3.4.2 Patrones de actividad según carga ganadera

Considerando las 3 categorías de carga ganadera, se registraron cambios significativos en los patrones de actividad de 7 de las 12 especies analizadas, ante la presencia de ganado: *E. sexcinctus*, *H. hydrochaeris*, *L. geoffroyi*, *C. thous*, *L. gymnocercus*, *S. scrofa* y *A. axis* (Figura 16).

Respecto a *E. sexcinctus*, se observó un leve cambio en sitios con alta carga de ganado, que consistió en una mayor concentración de la actividad luego del atardecer (Figura 16). *H. hydrochaeris* presentó una actividad más diurna con alta carga de ganado (Figura 16). De manera similar, *S. scrofa*, con carga media de ganado, también presentó más registros diurnos, mientras que, en alta, carga la actividad volvió a ser más bien nocturna. Los patrones de actividad de *L. geoffroyi*, *C. thous* y *A. axis* mostraron una mayor concentración de la actividad en el crepúsculo y noche ante la presencia del ganado (Figura 16). Finalmente, *L. gymnocercus*, que es más bien diurno sin ganado, tendió a concentrar más la actividad al amanecer, con cargas medias y altas de ganado.

Finalmente se realizó este mismo análisis discriminando según cargas ganadera, solamente en estaciones de bosques de dosel cerrado (Anexo II). En este enfoque, *D. novemcinctus* mostró cambios en su actividad que hasta el momento no había sucedido. Las 7 especies de mamíferos afectados anteriormente presentaron en rasgos generales los mismos patrones de variación de su actividad. *D. novemcinctus* presentó un cambio significativo en su actividad al pasar de carga ganadera media a alta (Anexo II). Sin embargo, no se aprecia un cambio importante. Al presentarse una carga ganadera media, la densidad de registros se distribuyó de manera uniforme, entre el atardecer y la medianoche, y, al pasar a una carga alta, se observó un pico de densidad previo al atardecer.

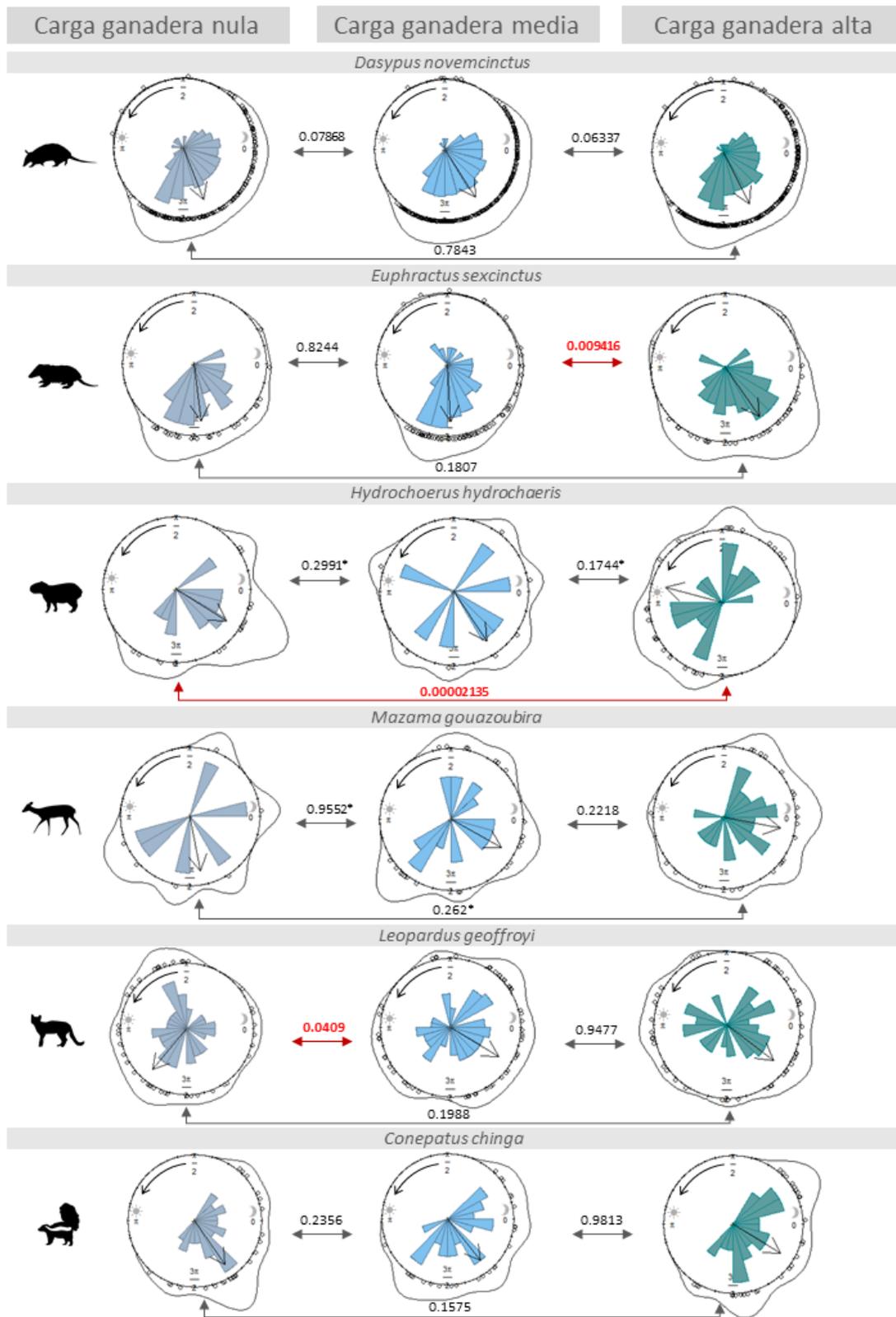


Figura 16. Diagrama de rosa de la actividad diaria de cada mamífero en bosque general en condiciones de carga ganadera nula (gris), media (celestre) y alta (verde). Se indica el p-valor de la diferencia entre ambas actividades según la prueba Mardia-Watson-Wheeler (en rojo $p < 0.05$); con (*) cuando una de las muestras cuenta con menos de 10 registros. El número $\pi/2$ refiere la salida del sol, $3\pi/2$ la puesta y la flecha curva el sentido del movimiento solar. Los círculos representan cada registro, la línea la densidad de Kernel y la flecha recta la mediana de la actividad.

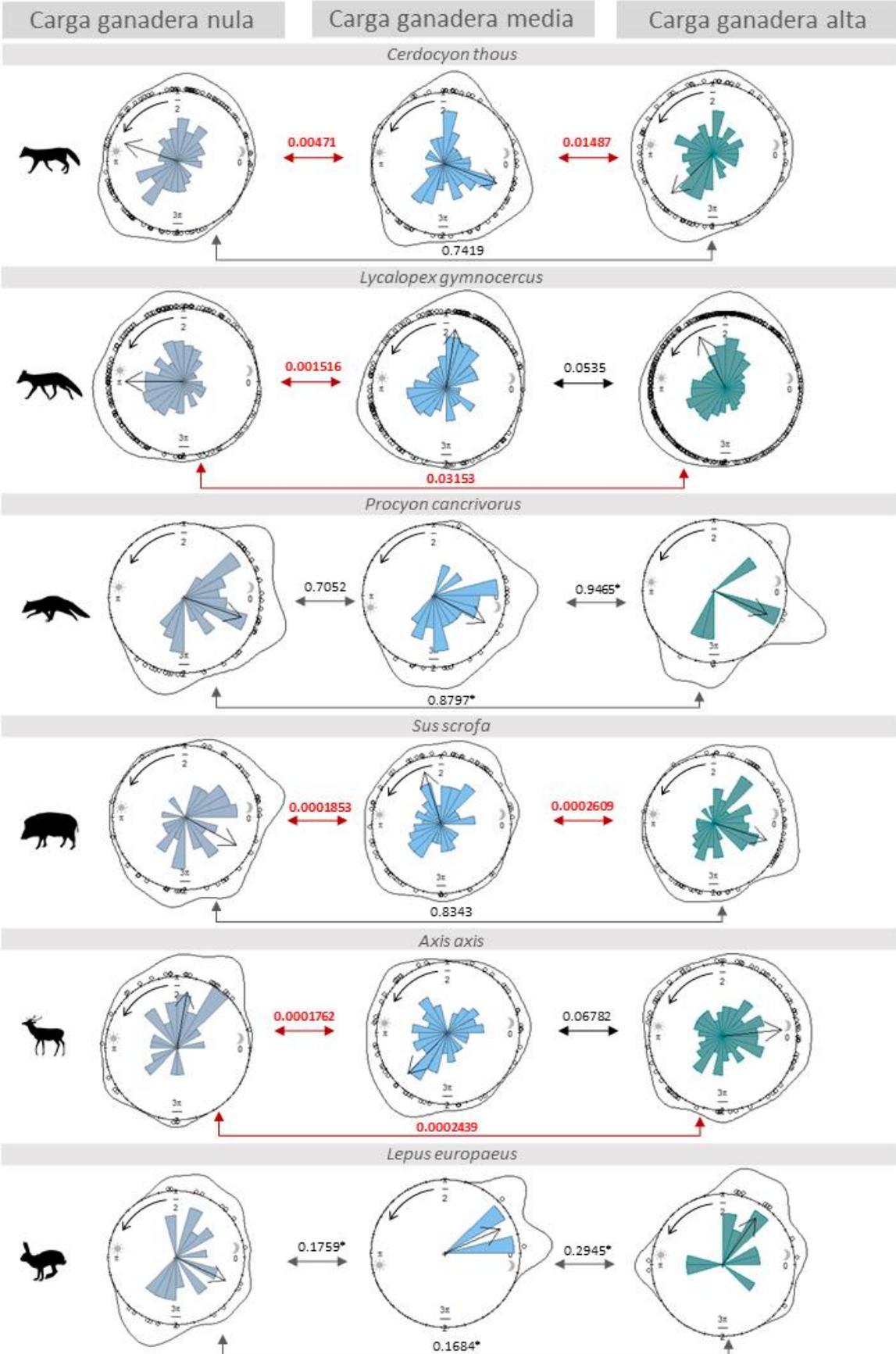


Figura 16. Continuación.

Discusión

1. El ganado vacuno en los bosques nativos

El ganado vacuno viene interactuando con los bosques del actual territorio uruguayo desde principios del siglo XVII, incluso antes de los primeros asentamientos españoles (Barrios-Pintos 2011). Sin embargo, hasta el momento, ningún estudio había estimado, cuánto y cuándo, *B. taurus* usa los bosques del país, lo que resulta fundamental para dimensionar la magnitud de la interacción ganado-bosque.

En este trabajo se registró la presencia de ganado vacuno en casi tres cuartas partes de los bosques relevados en las regiones centro y litoral oeste de Uruguay. De hecho, la frecuencia de ocurrencia del ganado en bosques fue similar a la de los mamíferos silvestres de mediano-gran porte más comunes y de mayor distribución en el país. La abundancia relativa de las especies, estimada *a priori* a partir de la tasa de captura, fue ocho veces mayor que la de las especies nativas dominantes, el zorro de campo (*L. gymnocercus*) y el tatú (*D. novemcinctus*). Estos resultados indican que *B. taurus* es uno de los mamíferos de mediano-gran porte más comunes y abundantes en los bosques de la región estudiada, convirtiéndolo en un elemento dominante dentro del ecosistema “bosques”.

De manera similar, un estudio en bosques del centro de Chile también determinó, mediante fototrampeo (con un menor esfuerzo de muestreo respecto a esta investigación), que *B. taurus* fue la especie registrada con más frecuencia, representando un 32% del total de los registros (Silva-Rodríguez *et al.* 2010). Asimismo, una investigación en el bosque Atlántico brasilero ubicó a *B. taurus* como la segunda especie con mayor frecuencia detectada por las cámaras trampa (Duarte-Silveira *et al.* 2021). Respecto a la abundancia relativa de *B. taurus*, nuestros valores fueron similares a un estudio realizado en las Yungas de Argentina, donde la mayoría de los datos de TC se encontraron entre >0 y 1.5 registros/noches cámara (Nanni 2015). De igual modo, un trabajo realizado en el Chaco semiárido argentino (Puechagut *et al.* 2018) detectó tasas de captura de ganado similares a nuestra área de estudio en algunos de sus ambientes analizados. Otros ambientes evaluados, registraron más de 5 veces más tasa de captura de ganado que en el presente estudio. Por ejemplo, en este trabajo, el bosque abierto fue el que presentó la mayor tasa de captura, con un promedio de 1.2 registros/noches-cámara, mientras que Puechagut *et al.* (2018) evidenciaron que el ambiente con mayor abundancia de ganado fue el bosque palmar abierto, con una media de 6.44 registros/noches cámara.

La probabilidad de encontrar ganado bovino en este estudio fue un 14% mayor a lo registrado en un estudio en las Yungas, Argentina (Di Betteti *et al.* 2013). Entre los distintos tipos de bosques, la probabilidad se mantuvo relativamente homogénea, a excepción de bosques pantanosos donde se

redujo a 40%. Este resultado es esperable, debido al riesgo que conlleva transitar en los suelos anegadizos y pantanosos de este tipo de bosque para animales de gran peso como el ganado vacuno (MDP 2020).

En términos de abundancia relativa, se encontró una potencial preferencia por los bosques abiertos, donde la tasa media de captura fue aproximadamente el triple que en bosques de dosel cerrado. Esta posible preferencia tiene sentido por dos motivos. Por un lado, este tipo de bosque corresponde a una sabana arbolada (*sensu* Betancourt y Brazeiro 2017, Brazeiro *et al.* 2020), caracterizada por tener, además de un estrato arbóreo alto de baja-media cobertura, un estrato herbáceo bajo de alta cobertura, que aporta una importante fuente de recursos para el ganado. En cambio, la oferta de herbáceas en bosques cerrados es muy baja (Brazeiro *et al.* 2020). Por otra parte, en este tipo de bosques con menor densidad de árboles, las cámaras trampa tienen un campo de visión más amplio, lo que aumentaría la detectabilidad del ganado con respecto a los bosques más cerrados. Probablemente se esté dando un efecto de ambas causas y, posibles modelos de ocupación o *n-mixture*, contribuirían a elucidar el peso relativo de cada una. Por otro lado, no se observaron diferencias en la abundancia relativa del ganado entre subtipos de bosques. Sin embargo, es importante recordar que el número de réplicas fue relativamente bajo en algunos subtipos. Por otra parte, en los modelos, se detectó cierta diferencia en la carga ganadera entre establecimientos. Esto resulta contrario a lo esperado dado que no se suponían diferencias debido a que la empresa y el manejo del ganado es el mismo. Estas disimilitudes podrían estar respondiendo a cierta variabilidad espacial geográfica ya que los establecimientos se encuentran en diferentes ecorregiones, siendo algunas más favorables que otras para la actividad ganadera (Brazeiro *et al.* 2015).

La actividad del ganado relevada en este estudio resultó ser principalmente diurna, con algunos registros nocturnos escasos. Estos resultados coinciden con lo hallado por Silva-Rodríguez y colaboradores (2010) en bosques del centro de Chile y con Cifuentes (2018) en bosques de la provincia de Buenos Aires, Argentina en una zona de transición entre las ecorregiones El Espinal y El Monte. Los primeros autores encontraron que el 90% de los registros de *B. taurus* fueron diurnos. La segunda autora concluye que *B. taurus* es una especie diurna con mayor actividad en la mañana. Por otro lado, estos resultados contrastan con lo registrado por Di Betteti *et al.* (2020), en el noreste argentino, donde la actividad de *B. taurus* en bosques es más bien nocturna y la asocian con comportamientos de descanso. En este estudio, las actividades comportamentales del ganado no fueron caracterizadas, aunque, observaciones personales, sugieren que la gran mayoría de los registros nocturnos implicaron dormideros, sobre todo en bosque fluvial; en el bosque pantanoso, esto no se dio posiblemente debido al sustrato no adecuado para el repose. En bosques más abiertos, como los bosques parques, también se observó pastoreo en horas de la madrugada, aunque éstos fueron más escasos. En todos los bosques de dosel cerrado, el comportamiento diurno de *B. taurus* era más bien de paso, notándose

trillos muy marcados generados por el ganado, mientras que en los bosques más abiertos se notó una clara actividad de pastoreo. El bosque pantanoso, carece totalmente de registros nocturnos, posiblemente debido a que no resulta un sustrato adecuado para que el ganado repose en la noche. Por su parte, el bosque fluvial pareció ser visitado por el ganado principalmente cerca de las horas crepusculares, probablemente correspondiendo con una actividad de paso hacia sus dormideros.

2. Ensamble de mamíferos capturado

El ensamble de mamíferos capturados fue el esperado comparado con otros estudios de fototrampeo de mamíferos silvestres del país (e.g. Andrade-Núñez & Aide 2010) y con la lista de especies potenciales de mamíferos de mediano-gran porte considerando ubicación geográfica y ambientes relevados en la web de la Dirección Nacional de Biodiversidad y Servicios Ecosistémicos (DINABISE) del Ministerio de Ambiente (<https://www.ambiente.gub.uy/especies>). Se cubrió una gran diversidad de ecosistemas boscosos (n=6) en un número importante de noches-cámara (8751) haciendo que las especies de mediano y gran porte frecuentes en estos ambientes fueran capturadas con éxito en el muestreo. Claro está que ciertas especies muy vinculadas a cuerpos de agua, como *L. longicaudis*, no estuvieron tan representadas, dado que se evitó cubrir esas zonas debido a las frecuentes inundaciones que podrían dañar las cámaras de forma permanente. Para capturar estas especies con mayor frecuencia se requiere un diseño de muestreo diferente al utilizado en el presente trabajo. Por ende, el encuentro con estas especies se da de manera ocasional mediante sus desplazamientos. Por esta misma razón, posiblemente, es que no contamos con registros de *Myocastor coypus*. *L. wiedii* también se vio limitado en registros dado que los establecimientos del área de estudio se encontraban alejados de su área de distribución más abundante, restringida al este del país (Cravino *et al.* 2017). No fueron detectadas especies que son actualmente raras para el país por diferentes motivos y amenazas, como el puma (*Puma concolor*) o el aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*).

3. Potenciales interacciones del ganado con los mamíferos nativos

3.1 Riqueza y abundancia del ensamble

En gran parte de América del Sur, la ganadería es la principal causa de deforestación para obtener campos de pastoreo (De Sy *et al.* 2015), y por ende es en general una importante amenaza para la fauna debido a la pérdida de hábitat. Sin embargo, este no es el escenario de Uruguay, donde la tala del bosque nativo está regulada por ley (Art. 24 - Ley Nro. 15.939, reglamentado por Decreto Nro. 452/988) y la ganadería extensiva es el sistema de producción dominante, donde el ganado puede moverse libremente entre pastizales y bosques.

La evidencia acumulada en este trabajo indica que la abundancia relativa del ganado no afectó negativamente a la riqueza y abundancia relativa total del ensamble de mamíferos nativos de mediano-gran porte en bosques de la región forestal oeste y centro de Uruguay. Esto concuerda con lo hallado por Duarte-Silveira *et al.* (2021) en el bosque Atlántico de Brasil, donde la presencia de especies alóctonas (*Bos taurus*, *Sus scrofa* y *Canis lupus familiaris* en su conjunto) no afectaron la riqueza de los mamíferos nativos.

Por otro lado, nuestros resultados se diferencian respecto a lo observado en bosques del Chaco semiárido en Argentina, donde se reportaron relaciones negativas entre la tasa de captura del ensamble de mamíferos y del ganado (Puechagut *et al.* 2018). Cabe señalar que, en este trabajo, en el Chaco, las tasas de captura de ganado fueron superiores a las registradas en nuestra área de estudio, hasta dos veces mayor en algunos ambientes. Esto podría indicar que, pese a ser notoriamente superior al resto del ensamble de mamífero silvestres, la abundancia del ganado en nuestros bosques no sería suficiente como para generar impactos negativos detectables a nivel del ensamble global.

3.2 Tasa de captura de las especies

A nivel de especies individuales se detectaron efectos variados del ganado en algunos casos, aunque en general de baja magnitud (bajos coeficientes). La alta variabilidad interespecífica en las respuestas de los mamíferos a la carga ganadera ya ha sido reportada en otros estudios (*e.g.* Nanni 2015, Di Betteti *et al.* 2020).

Todas las especies de mamíferos ocurrieron tanto en ausencia como en presencia del ganado, lo que indica que ninguna especie sería totalmente excluida por el ganado. La única excepción fue el margay (*L. geoffroyi*), que sólo fue registrado en un bosque sin ganado, pero con un solo registro en todo el estudio, que incluso estuvo alejado de su área de distribución principal. Por lo tanto, este resultado es poco robusto como para marcar un patrón de exclusión.

La abundancia relativa del mano pelada (*P. cancrivorus*) aumentó con la cobertura del dosel del bosque, pero decreció con el aumento del ganado, sugiriendo una interacción negativa. Esta es la primera vez que se documenta una evidencia de efectos negativos de la carga ganadera sobre esta especie, por lo que se considera fundamental profundizar los estudios en esta línea. En el Chaco argentino, se intentó evaluar la relación entre esta especie y el ganado, pero la baja tasa de captura de este mamífero nativo no permitió llegar ninguna conclusión sólida (Puechagut *et al.* 2018).

El zorrillo (*C. chinga*) y el tatú peludo (*E. sexcinctus*) también mostraron disminuciones en sus abundancias relativas con el ganado, aunque otros factores (“establecimiento” y “tipo de dosel”) tuvieron mayor peso en los modelos ajustados. En el caso del zorrillo, esto resulta diferente a lo reportado en el Chaco argentino (Puechagut *et al.* 2018), donde su abundancia fue independiente del ganado, e incluso presentó cierta tolerancia a la alteración de hábitat. Sin embargo, un estudio en el noroeste patagónico detectó una menor abundancia de este mefítico en zonas altamente pastoreadas por ganado ovino, respondiendo a una declinación en la cantidad de presas (invertebrados y roedores) causada por la degradación del suelo (Donadio *et al.* 2004). La perturbación del suelo por sobrepastoreo también puede ser generada por el ganado bovino (Chillo 2013, Gonnet 1999, Schieltz & Rubenstein 2016), por lo que este podría ser un mecanismo explicativo de la reducción de la abundancia de zorritos con la abundancia de ganado. En el caso del tatú peludo no hay estudios previos sobre su relación con el ganado, por lo que debería profundizarse sobre los posibles mecanismos de afectación.

Por otra parte, en algunas especies de mamíferos se detectaron evidencias de interacciones positivas con el ganado. El hurón (*G. cuja*) parece ser atraído o favorecido por el ganado. Por un lado, fue el único mamífero que se registró exclusivamente en bosques con ganado bovino, y por otro, mostró un leve aumento en su abundancia relativa con la abundancia del ganado. Sin embargo, es importante resaltar que el tipo del dosel del bosque resultó más importante para la abundancia relativa de esta especie que la abundancia de ganado. Hasta el momento, ningún trabajo publicado ha evaluado específicamente el efecto del ganado en esta especie. Pero recientes estudios con una especie del mismo género (*G. vittata*), en Latinoamérica, han demostrado una amplia tolerancia ecológica a perturbaciones antrópicas en el paisaje (Salcedo-Rivera *et al.* 2020), incluyendo zonas de bosque secundario adyacentes a pastizales ganaderos (De la Torre *et al.* 2009).

En el tatú (*D. novemcinctus*), también se observó un aumento en su abundancia relativa frente a la del ganado, aunque tuvo más peso el tipo de dosel. Nuevamente, Puechagut *et al.* (2018) no obtuvieron los suficientes registros de esta especie para poder evaluar su interacción con el ganado, por lo que sería hasta el momento el primer análisis de este tipo en la región. Era esperable una interacción neutra con la presencia del ganado bovino por su capacidad de usar ambientes transformados (*e.g.*

cultivos, campos de pastoreo) (Andrade-Núñez & Mitchell-Aide 2010) y hábito omnívoro generalista (Achaval *et al.* 2004). Sin embargo, nuestros datos estarían mostrando una potencial atracción que vale la pena profundizar.

Otro mamífero nativo que respondió positivamente al ganado fue el carpincho (*H. hydrochaeris*), discrepando de estudios que sugieren competencia con *B. taurus* debido a la superposición de dieta (Quintana 2003). En el noreste argentino se encontró que el carpincho, a pesar de tener una alta superposición en la dieta con el ganado, presentó una baja segregación espacial con el mismo (Di Bitteti *et al.* 2020). Los autores lo asocian a que los grupos sociales de este roedor tienden a usar territorios más pequeños en relación con lo que usa el ganado, no teniendo opción de evitarlo espacialmente, como los cérvidos (*M. gouazoubira*) con su amplia área de acción. También, Desbiez *et al.* (2011) proponen como hipótesis que el pastoreo vacuno podría beneficiar al carpincho mediante la modificación que hace en la vegetación (*i.e.* reducción de la altura y aumento de retoño), siendo más palatable para *H. hydrochaeris*. Otra posibilidad es que simplemente utilicen con frecuencia los grandes trillos generados por el ganado, ya que se suelen observar heces de este roedor en los trillos (observación personal). De todas maneras, al igual que las otras especies, otras variables fueron más importante en la determinación de su abundancia relativa.

A diferencia de lo encontrado por Di Bitteti *et al.* (2020), Nanni (2015) y Puechagut *et al.* (2018), en el presente trabajo no encontramos evidencias de una interacción negativa de *M. gouazoubira* con el ganado bovino. Contrariamente, se mostró una respuesta positiva en la tasa de captura de este cérvido con la carga ganadera. Pese a que ambas especies son herbívoras, el solapamiento dietario no es exactamente igual ya que *B. taurus* pastorea, alimentándose del estrato herbáceo, mientras que *M. gouazoubira* es preferentemente ramoneador, alimentándose de hojas y brotes tiernos del estrato más arbóreo (Achaval *et al.* 2004). Una posible hipótesis explicativa de esta posible facilitación por parte del ganado es que este cérvido -de tamaño grande para nuestra mastofauna- suele verse frecuentemente utilizando los trillos generados por el ganado en bosques más densos. No obstante, claro está que se debe profundizar en esta interacción, dirigiendo el muestreo hacia el área de distribución más abundante del cérvido acompañado de un diseño de muestreo adecuado para poner a prueba los potenciales efectos.

El gato montés (*L. geoffroyi*) también mostró un leve aumento de su abundancia relativa frente a la del ganado. Sin embargo, no solo otras variables, como establecimiento y sobre todo el tipo de dosel del bosque, tuvieron mayor importancia en su abundancia, sino que además el coeficiente de la TC del ganado fue el de peso más bajo de todo el modelo (de los efectos significativos). Puechagut *et al.* (2018) encontraron que la tasa de captura de este felino se mantuvo constantemente alta en todos

sus sitios de muestreo, independientemente de la carga ganadera y lo asocian a una cierta tolerancia a la alteración del hábitat.

Finalmente, el zorro de campo (*L. gymnocercus*) no mostró diferencias en su abundancia relativa frente a la carga ganadera. Esto coincide con lo hallado por Nanni (2015), quien no detectó cambios en su frecuencia como respuesta a la actividad ganadera. Por otro lado, algunos estudios de la región mencionan que este cánido podría beneficiarse de dicha actividad (Farías & Kittlein 2008, Puechagut *et al.* 2018). Particularmente, parece que *L. gymnocercus* se destaca por una alta flexibilidad en su ecología trófica, siendo capaz de aprovechar carcasas de *B. taurus* que no sólo le son provechosas nutritivamente, sino también reduciendo el costo energético del forrajeo frente a presas vivas (Farías y Kittlein 2008).

En el zorro de monte (*C. thous*) tampoco se encontraron efectos del ganado sobre su abundancia relativa, discrepando con lo observado por Nanni (2015) en las Yungas (Argentina), donde este cánido disminuyó su frecuencia de ocurrencia frente a altas cargas ganaderas, indicando una posible segregación espacial. Sin embargo, sí fue observado en nuestro estudio una disminución en su dominancia en el ensamble en términos relativos ante la presencia de ganado. En ausencia del mismo, esta especie dominaba con su frecuencia de ocurrencia junto al zorro de campo y el tatú, las cuales ante la presencia de ganado continuaron dominando, a diferencia de este cánido.

3.3 Patrones de actividad

En 6 de las 12 especies nativas evaluadas, se detectaron cambios en el patrón de actividad ante la presencia de ganado, y ante cargas medias y altas de ganado. Los cambios observados son consistentes con una conducta de evasión del ganado (y/o los factores antrópicos asociados a la actividad) en los casos del gato montés (*L. geoffroyi*) y el zorro de monte (*C. thous*), y atracción en el caso del carpincho (*H. hydrochaeris*). Los cambios observados en el zorro de campo (*L. gymnocercus*), el tatú (*D. novemcinctus*) y el tatú peludo (*E. sexcinctus*) no se relacionaron con la presencia de ganado. Estos comportamientos diferenciales en las especies van en línea con los análisis previos y remarcan la importancia de la evaluación a nivel de especie y tipo de ambiente y no sólo del ensamble. Los efectos de la presencia y carga ganadera no parecen ser generalizados sino casos puntuales.

El gato montés (*L. geoffroyi*), ante la presencia del ganado, cambió significativamente su actividad, redistribuyéndola mayoritariamente hacia la noche. De esta manera redujo en un 10% el solapamiento con el ganado, de hábitos esencialmente diurnos en los bosques. Si bien la reducción en el solapamiento no fue significativa, el cambio de patrón sí lo fue, por lo que sugiere una conducta de evasión del ganado. Según varios autores, los micromamíferos, presas muy frecuentes de este tipo de felino, son el grupo de mamíferos que suele verse más afectado, negativamente, por el ganado,

disminuyendo considerablemente su abundancia (Chillo 2013, Gonnet 1999, Schielitz & Rubenstein 2016). Un estudio realizado en la provincia de La Pampa, Argentina (Pereira *et al.* 2012), evidenció un mayor desplazamiento diario de *L. geoffroyi* en las áreas con actividad ganadera, en comparación con áreas de ausencia. Esto se traduce en un mayor tiempo de búsqueda de presas frente a una menor abundancia de pequeños roedores a causa de la ganadería (Pereira *et al.* 2012). Considerando ello, si bien la escala de los estudios es diferente, es posible que el resultado obtenido para *L. geoffroyi* - cambio a patrón de actividad nocturno ante el ganado- esté mostrando una respuesta por parte del felino a ampliar su período de actividad durante la noche (cuando *B. taurus* suele estar ausente) con el fin de capturar más presas. De igual manera, vale la pena recordar lo difícil que es aislar solamente la actividad ganadera del resto de las perturbaciones antrópicas que suele traer asociada (*e.g.* presencia humana y de perros). Un comportamiento similar fue observado para el zorro de monte (*C. thous*) frente a cargas medias de ganado bovino, cambiando significativamente su actividad hacia la noche y reduciendo el solapamiento temporal con el ganado en un 10%, aunque no significativamente. Esta tendencia también podría reflejar cierta conducta de evasión del ganado, que al igual que el gato montés, se podría asociar a la posible reducción de presas (roedores). Por ejemplo, un estudio en la provincia de Córdoba, Argentina, sobre la ecología trófica de *Lycalopex culpeo* encontró fuertes asociaciones en la diferencia de consumo y selección de presas (*i.e.* cuises y cricétidos) entre sitios con diferencia de carga ganadera (Pia *et al.* 2003). Si bien los hábitos alimenticios de *C. thous* son ligeramente diferentes, -consumiendo más frutos-, los roedores aportan un 38% de su dieta, siendo aún más importantes en estaciones secas (Facure *et al.* 2003).

Por otro lado, el carpincho (*H. hydrochaeris*) alteró significativamente su patrón de actividad en bosques con ganado, incrementando su solapamiento con dicha especie en un 50%, sugiriendo algún tipo de atracción. Esto resultó sorprendente y distinto a lo encontrado por Di Bitteti *et al.* (2020). Estos autores demostraron que *H. hydrochaeris* responde con cambios en su actividad frente a la presencia de ganado de manera diferente según el tipo de ambiente. En praderas hallaron una clara evasión del ganado, por parte del carpincho, y en bosques no evidenciaron cambios (solapamiento casi 0) (Di Bitteti *et al.* 2020), siendo coherente que la competencia entre ambos herbívoros sea más fuerte en ambientes donde comparten el recurso alimenticio (Quintana 2003). Sin embargo, la mayoría de nuestros registros son en bosques de dosel cerrado, donde no hay tanta oportunidad para el pastoreo (Brazero *et al.* 2020), por lo que se debería de profundizar a futuro.

Por su parte, el zorro de campo (*L. gymnocercus*), pese a presentar un cambio significativo en su actividad frente al ganado, el mismo no afectó en nada el grado de solapamiento, que continuó siendo muy alto (83%). Esto es coincidente con Nanni (2015), quien no encontró cambios en la actividad de esta especie frente a la presencia de ganado.

Finalmente, tanto *D. novemcinctus* como *E. sexcinctus*, al ser especies notoriamente nocturnas no suelen interaccionar con la actividad principalmente diurna del ganado en los bosques. Los cambios significativos que se vieron en las actividades no parecen responder a un cambio ecológico ya que permanecen similares y los coeficientes de solapamiento con el ganado no presentaron cambios. Además, no contamos con antecedentes que evalúen el efecto del ganado en estas especies.

4. Potenciales interacciones del ganado con los mamíferos exóticos

4.1. Tasa de captura de las especies

En lo que respecta a *S. scrofa*, no se evidenció diferencia alguna en su tasa de captura frente a la carga ganadera. Esto difiere con un estudio en la provincia de Buenos Aires, Argentina (Cifuentes 2018), que evidenció una mayor TC de jabalí en estaciones de cámaras trampa con ganado en bosques nativos. Por otro lado, en el presente estudio, el jabalí aumentó su dominancia en términos relativos incrementando su incidencia más del doble ante la presencia de ganado. Considerando que Kuiters *et al.* (2005) indicaron una facilitación (*i.e.* mayor ocupación del jabalí en campos ganaderos) de este estudio al introducir el ganado vacuno en el ambiente, es importante profundizar este aspecto. En el contexto de un país ganadero como es Uruguay, este resultado cobra una gran importancia dado que *S. scrofa* es una especie exótica invasora ampliamente distribuida y esta actividad podría estar contribuyendo a agravar el problema invasor (Lombardi *et al.* 2015).

Por otra parte, *A. axis* tampoco modificó su tasa de captura frente a la carga ganadera. Esto es diferente a lo planteado por Madhusudan (2004), quien demostró una segregación espacial de este cérvido con el ganado bovino en India. Por último, la liebre europea fue la única de las 3 especies exóticas invasoras en mostrar una respuesta en su abundancia relativa frente a la carga ganadera, la cual resultó negativa. Es coherente que, al ser la liebre una especie de ambientes abiertos y con cierto solapamiento de dieta (Achaval *et al.* 2004), exista cierta interacción negativa con el ganado. Sin embargo, este resultado es contrario a las preferencias de esta especie por pasturas ganaderas planteadas por otros autores (Smith *et al.* 2004). El presente estudio es de los pocos de la región que evaluó la interacción de estas especies exóticas con el ganado.

4.2. Patrones de actividad

Dos de las 3 especies exóticas invasoras mostraron cambios en su actividad ante la presencia de ganado: *S. scrofa* y *A. axis*. En consistencia con la interpretación anterior sobre el uso de hábitat, los cambios observados sugieren un comportamiento de evasión en *A. axis* y atracción en *S. scrofa*. Este último, aumentó sus registros diurnos y solapamiento con la actividad de *B. taurus*. Esta sugerencia,

sumado a lo mencionado anteriormente, deja en evidencia que el ganado podría estar favoreciendo la presencia de una especie exótico-invasora en nuestros ecosistemas boscosos, por lo que medidas de manejo deberían ser consideradas. Por otra parte, *A. axis* parece verse desfavorecido por el ganado, reduciendo su solapamiento con esta especie, ilustrando, entonces, un típico comportamiento evasivo. Esto resulta coherente debido a una clara superposición de la dieta y concordante con lo hallado por Madhusudan (2004) quién evidenció una respuesta negativa de *A. axis*. Sin embargo, en su estudio la respuesta se evidenció en una segregación espacial y aumento de su densidad ante la disminución de ganado más que en una segregación temporal como es nuestro estudio. Probablemente esta diferencia se deba a diferencias en las escalas de estudio. Este caso también debería de analizarse en profundidad y sobre todo monitorearlo lo largo del tiempo dado que, es una especie exótica invasora en constante expansión en nuestro territorio (Cravino *et al.* en prensa).

5. Debilidades encontradas y pasos a seguir

En vista de que el diseño de muestreo fue elaborado en el marco del doctorado de la Lic. Alexandra Cravino Mol para llevar a cabo otros objetivos de estudio, encontramos algunas falencias en la metodología. Es importante dimensionar que para la situación de “ausencia” de ganado de algunos análisis se utilizaron todas las estaciones que no registraron *B. taurus*. No obstante, salvo el establecimiento “Las Lilas”, el resto contó con ganadería en su predio, existiendo la posibilidad de que las cámaras que no hayan capturado ganado no sean un dato fiel de ausencia, ya que podría igualmente estar presente en las cercanías, y, por ende, influyendo en el comportamiento de los mamíferos silvestres. Probablemente este sea el principal motivo que diferencia nuestros resultados de otros hallados en la región. En consecuencia, a futuro y para continuar con estos análisis, la metodología más adecuada sería utilizando predios que nunca hayan contado con actividad ganadera a modo de control y que cubran la diversidad de bosques que fue evaluada en el presente estudio. Sin embargo, considerando la amplia proporción del territorio nacional dedicada a dicha actividad y siendo una de las principales fuerzas económicas del país, resulta poco viable hallar un territorio con dichas características, ya que incluso en diversas áreas protegidas se realiza actividad ganadera (Lapetina 2009).

Por otra parte, una posible razón por la cual no pudimos hallar una correlación entre la TC y la riqueza de mamíferos, según la carga ganadera, como en otros estudios, es porque las TC de ganado realmente altas están muy poco representadas: solamente hay 7 estaciones con TC entre 2.000 y 7.000 registros/noches-cámara. Sería ideal poder contar con más cámaras, y establecimientos, en estos rangos para contar con un importante gradiente de abundancia relativa y determinar si efectivamente la intensidad del pastoreo bovino puede tener un efecto en la mastofauna, dado que

varios estudios muestran este factor como determinante en la respuesta de los mamíferos (Pia *et al.* 2003, Chillo 2013, Puechagut *et al.* 2018).

Para obtener resultados aún más robustos en cuanto al potencial efecto que pueda tener el ganado en el ensamble, se pueden realizar modelos de ocupación, ingresando en los modelos no sólo la variable “ganado”, sino también otras que puedan influenciar tanto la probabilidad de detección como la probabilidad de ocupación de los mamíferos (cercanía a cuerpos de agua, densidad de la vegetación, entre otras). De esta manera es posible dilucidar si la mayor TC de mamíferos en estaciones con ganado se debe a el ganado en sí mismo o a las variables ambientales de esas estaciones.

También sugerimos que estudios posteriores evalúen esta interacción dirigiendo un diseño de muestreo adecuado para *H. hydrochaeris* y *M. gouazoubira* (sobre todo porque los registros no fueron tantos) ya que se trata de especies nativas con un claro solapamiento de dieta con el ganado vacuno. Probablemente de este modo se obtengan resultados similares a otros realizados en la región, o en caso contrario sirva para dar cuentas qué diferencias presenta nuestra área de estudio. A su vez, según Schieltz & Rubenstein (2016) son necesarios más estudios que evalúen esta interacción en ungulados de diferentes dietas y sobre todo en países en desarrollo dado que aún hay grandes incógnitas sobre cómo puede responder este grupo.

Adicionalmente, en un futuro debería ser considerado el hecho de separar los registros según estaciones climáticas, dado que Schieltz & Rubenstein (2016) señalan que varios estudios mostraron diferencias extremas en la respuesta de la fauna frente a la ganadería según la estación del año, siendo un importante factor para tomar en cuenta. Por ejemplo, estudios en la región encontraron mayor solapamiento de nicho trófico entre *H. hydrochaeris* y *B. taurus* en primavera (Quintana 2003) y en la estación húmeda (Desbiez *et al.* 2011).

Finalmente, y probablemente lo más importante para tener en cuenta, es que Niedballa y colaboradores (2019) afirman que la metodología de los coeficientes de solapamiento para estimar atracciones o evasiones no es del todo correcta ya que no toma en cuenta el componente espacial real cámara a cámara. Ellos proponen que para afirmar una verdadera atracción o evasión se deben calcular y comparar mediante modelos lineales los intervalos de tiempo en cada cámara entre que pasa el ganado (en este caso) y la especie en cuestión, y viceversa. Este punto nos resulta crucial para estudios posteriores. Se consideró realizarlo, pero excedía lo esperado en el marco de una tesina de grado.

Conclusiones

Este trabajo constituye una primera aproximación al estudio de la interacción ganado-mastofauna en bosques de Uruguay, abordando la variabilidad espacial y temporal a múltiples niveles de resolución (ensamble completo, subensamble, especie), y con considerable esfuerzo de muestreo.

A pesar de no haber encontrado evidencias de efectos significativos del ganado sobre el ensamble global de mamíferos silvestres en bosques, se detectaron tendencias significativas a nivel de especies, tanto negativas como positivas. Esto es concordante con los numerosos estudios que se han realizado a nivel mundial evaluando esta compleja interacción, demostrando que existe una variación en la respuesta dependiendo de la especie, el lugar geográfico y el sistema ganadero. Este estudio constituye un primer acercamiento en nuestro territorio a una temática que vale la pena estudiar en profundidad, considerando la importancia económica de la actividad pecuaria. Las principales conclusiones específicas son:

1. El ganado vacuno, *Bos taurus*, se encuentra ampliamente distribuido y de manera abundante en nuestros bosques, siendo el mamífero de mediano-gran porte más común registrado por las cámaras trampa. El uso diario que hace de este ecosistema es principalmente diurno, con una actividad de pastoreo en bosques de dosel abiertos y una actividad de paso y reposo en bosques de dosel más cerrados. Se encuentra con mayor abundancia en bosques de dosel abierto, y de manera más escasa en bosques pantanosos.
2. El ganado vacuno no parece afectar negativamente la riqueza ni tasa de captura del ensamble de mamíferos.
3. No obstante, a nivel de especies se observaron respuestas significativas (negativas y positivas) al aumento de la abundancia relativa del ganado en la mayoría de las especies de mamíferos silvestres (9 de 15 especies), a pesar de que el “tipo de bosque”, y en algunos casos el “establecimiento”, fueron los factores explicativos de mayor peso.
4. *Procyon cancrivorus*, *Conepatus chinga* y *Euphractus sexcinctus* parecen ser negativamente afectados en su abundancia relativa por el ganado, mientras que *Hydrochoerus hydrochaeris*, *Mazama gouazoubira* y *Dasypus novemcinctus* podrían ser favorecidos.
5. *Hydrochoerus hydrochaeris*, además, mostró un comportamiento de atracción mediante un importante solapamiento de su actividad con la del ganado a diferencia de otros estudios.
6. *Leopardus geoffroyi* mostró una plasticidad comportamental frente a la presencia de ganado vacuno. Su tasa de captura aumentó sutilmente con la carga ganadera, pero fueron considerablemente más importantes otras variables. Por otro lado, incrementó su actividad nocturna (evitando la actividad diurna del ganado) posiblemente respondiendo con un mayor

tiempo de búsqueda de pequeños roedores que suelen disminuir en abundancia con la presencia de ganado vacuno.

7. La presencia de *Bos taurus* causó efectos contrastantes en las tres especies de mamíferos exóticos del país. *Axis axis* parece verse perjudicado por este bóvido, evitándolo temporalmente en bosques generales mientras que, *Lepus europaeus* lo evita espacialmente. Por otro lado, *Sus scrofa* es beneficiado por el ganado vacuno, reflejado en un aumento de su incidencia y dominancia relativa en el ensamble, acompañado de un aumento en el solapamiento en la actividad de ambas especies, sugiriendo atracción.

Bibliografía

- ACHAVAL, F., M. CLARA & A. OLMOS. 2004. Mamíferos de la República Oriental del Uruguay. Imprex, Impresora, Montevideo, Uruguay. 176pp.
- AGOSTINELLI, C. & U. LUND. 2017. R package 'circular': Circular Statistics (version 0.4-93). URL <https://r-forge.r-project.org/projects/circular/>
- ALONSO, E., R. RODRIGUEZ-MAZZINI & M. CLARA. 1995. Dispersión de la “Palma Butiá” (*Butia capitata*) por el “Zorro de Monte” (*Cerdocyon thous*) en montes nativos de la Reserva de Biósfera, Bañados del Este, Uruguay. *Comunicaciones botánicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 5(104):1–4.
- ALTESOR, A., W. AYALA & J. M. PARUELO. 2010. Bases ecológicas y tecnológicas para el manejo de pastizales. *FPTA-INIA*: 234.
- ALTESOR, A., M. OESTERHELD, E. LEONI, F. LEZAMA & C. RODRÍGUEZ. 2005. Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology* 179:83-89.
- ALTESOR, A., G. PIÑEIRO, F. LEZAMA, R. B. JACKSON, M. SARASOLA & J. M. PARUELO. 2006. Ecosystem changes associated with grazing removal in sub-humid grasslands of South America. *Journal of Vegetation Science* 17:323-332.
- ALVES DA ROSA, C., B. R. RIBEIRO, V. BEJARANO, [...], A. CRAVINO, [...]. 2020. Neotropical Alien Mammals: a dataset of occurrence and abundance of alien mammals in the Neotropics. *Ecology* 101(11): E03115.
- ANDRADE-NÚÑEZ, M.J. & T. MITCHELL AIDE. 2010. Effects of habitat and landscape characteristics on medium and large mammal species richness and composition in northern Uruguay. *Zoología* 27:909–917.
- BAEZ, F. & M. JAURENA. 2000. Regeneración del palmar de butiá (*Butia capitata*) en condiciones de pastoreo: Relevamiento de establecimientos rurales de Rocha. PROBIDES. Serie: Documentos de Trabajo, Nro. 27. Rocha, Uruguay.
- BARRIOS-PINTOS, A. 2011. 400 años de historia de la ganadería en Uruguay. 2da edición. Ediciones Cruz del Sur, Montevideo, Uruguay.
- BETANCOURT, A. & A. BRAZEIRO. 2017. Clasificación, mapeo y caracterización general de los bosques de Uruguay. En: *Recientes avances en investigación para le gestión y conservación del bosque nativo de Uruguay*, 55-58. (Brazeiro A., Ed.). Tradinco S.A, Montevideo, Uruguay.
- BILENCA, D. N., A. M. ABBA, M. J. CORRIALE, L. C. PÉREZ-CARUSI, M. E. PEDELACQ, & E. ZUFIAURRE. 2017. De venados, armadillos y coipos: los mamíferos autóctonos frente a los cambios en el uso del suelo, los manejos agropecuarios y la presencia de nuevos elementos en el paisaje rural. *Mastozoología neotropical* 24 (2):277-287.
- BIVAND, R. & N. LEWIN-KOH. 2014. R package 'maptools': Tools for Handling Spatial Objects (version 1.1-1.) URL <http://maptools.r-forge.r-project.org/>, <http://r-forge.r-project.org/projects/maptools/>
- BONAN, G. B. 2008. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* 320, 1444-1449. Doi: 10.1139/X09-086
- BRAZEIRO, A. 2014. Los bosques de Uruguay y sus servicios ecosistémicos. En: Caballero N. [Ed.]. Memoria de los Foros Técnicos sobre servicios ecosistémicos en Uruguay / IICA. Montevideo: IICA. pp. 19-23.
- BRAZEIRO, A. 2015. Eco-Regiones de Uruguay: Biodiversidad, Presiones y Conservación. Aportes a la Estrategia Nacional de Biodiversidad. Facultad de Ciencias, CIEDUR, VS. Uruguay, SZU. Facultad de Ciencias, CIEDUR, VS-Uruguay, SZU. Montevideo. 112p

- BRAZEIRO, A., A. BETANCOURT & F. HARETCHE. 2020. Bosques Nativos De Uruguay: Distribución, Diversidad & Propuesta De Clasificación. *Plantae* 3:18.
- BRAZEIRO, A., P. BRUSSA & C. TORANZA. 2018. Efectos del ganado en la dinámica del ecotono bosque-pastizal en paisajes serranos de Uruguay. *Ecosistemas* 27(3):14-23.
- CAMARGO-SANABRIA, A.A., E. MENDOZA, R. GUEVARA, M. MARTÍNEZ-RMOS & R. DIRZO. 2014. Experimental defaunation of terrestrial mammalian herbivores alters tropical rainforest understorey diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282:1–6.
- CARRIQUIRY, R., J. LUIS & P. DUTRA. 2009. Ganadería y forestación ¿hasta dónde? *Revista del Plan Agropecuario* 132:22–25.
- CHILLO, V. 2013. Respuestas de la biodiversidad a gradientes de perturbación por pastoreo en el desierto del Monte Central, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 20(1), 183-184.
- CIFUENTES, S.P. 2018. Interacción espacio-temporal entre jabalí (*Sus scrofa*) y ganado bovino en el noreste de la Patagonia. Tesis de grado. Universidad Nacional de Río Negro, Río Negro, Argentina. 28pp.
- CRAVINO, A. 2014. El ensamble de carnívoros (Orden Carnivora) del área protegida Parque Nacional San Miguel (Rocha, Uruguay): uso de hábitat, dieta y valor indicador. Tesis de grado. Universidad de la República, Montevideo, Uruguay. 63pp.
- CRAVINO, A., A. BRAZEIRO, P. FERNÁNDEZ & M. RUÍZ. 2017. Ampliación de la distribución del Margay *Leopardus wiedii* (Mammalia: Carnivora: Felidae) en Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 26:23–26.
- CRAVINO A., GONZÁLEZ E., MARTÍNEZ-LANFRANCO J.A. Y P. GONZÁLEZ. Situación y perspectivas de investigación y manejo del ciervo axis (*Axis axis*, Mammalia: Cetartiodactyla: Cervidae) en Uruguay. En: Principales especies invasoras en Uruguay: distribución, impactos socioambientales y estrategias de gestión e investigación. (Brazeiro A., Bresciano D. & E. Brugnolli, Eds.) (En prensa) ...-... XXpp.
- DE LA TORRE, J.A., C MUECH & M.C. ARTEAGA. 2009. Nuevos registros de grisón (*Galictis vittata*) para la selva Lacandona, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Mastozoología* (Nueva Epoca) 13:109.
- DE SY, V., M. HEROLD, F. ACHARD, R. BEUCHLE, J.G.P.W. CLEVERS, E. LINDQUIST, & L. VERCHOT. 2015. Land use patterns and related carbon losses following deforestation in South America. *Environmental Research Letters* 10 (2015).
- DECARRE, J. 2015. Diversity and structure of bird and mammal communities in the Semi-arid Chaco Region: response to agricultural practices and landscape alterations. Tesis de Doctorado. Imperial College London. 191 pp.
- DESBIEZ, A. L. J., S. A. SANTOS & J. M. ÁLVAREZ. 2011. Forage use in domestic cattle (*Bos indicus*), capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) and pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) in a seasonal Neotropical wetland. *Mammalian Biology* 76:351-357.
- DI BITETTI, M.S., S.A. ALBANESI, M.J. FOGUET, C. DE ANGELO & A.D. BROWN. 2013. The effect of anthropic pressures and elevation on the large and medium-sized terrestrial mammals of the subtropical mountain forests (Yungas) of NW Argentina. *Mammalian Biology* 78:21–27.
- DI BITETTI M. S., M. E. IEZZI, P. CRUZ, D. VARELA & C. DE ANGELO. 2020. Effects of cattle on habitat use and diel activity of large native herbivores in a South American rangeland. *Journal for Nature Conservation* 58:125900.
- DIRECCIÓN GENERAL FORESTAL. 2015. Paquete de informes sobre los bosques 2015, Uruguay. 77pp.

- DONADIO, E., S. DI MARTINO, M. AUBONE & A.J. NOVARO. 2004. Feeding ecology of the Andean hog-nosed skunk (*Conepatus chinga*) in areas under different land use in north-western Patagonia. *Journal of Arid Environments* 56:709–718.
- DUARTE-SILVEIRA, R.A., H.H. MARQUES, D.A. ROSA, A.A. PEREIRA, M. PASSAMANI & R.D. ZENNI. 2021. Natural factors but not anthropogenic factors affect native and non-native mammal distribution in a Brazilian national park. *Animal Biodiversity and Conservation* 44:241–250.
- ENTWISTLE, A. & N. DUNSTONE (eds.). 2000. *Priorities for the Conservation of Mammalian Diversity: Has the Panda had its day?* Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra.
- ETCHEBARNE, E. & A. BRAZEIRO. 2016. Effects of livestock exclusion in forests of Uruguay: Soil condition and tree regeneration. *Forest Ecology and Management* 362:120-129
- FACURE, K.G., A.A. GIARETTA & E.L.A. MONTEIRO-FILHO. 2003. Food habits of the crab-eating-fox, *Cerdocyon thous*, in an altitudinal forest of the Mantiqueira Range, southeastern Brazil. *Mammalia* 67:503–511.
- FARIAS, A.A. & M.J. KITTLEIN. 2008. Small-scale spatial variability in the diet of pampas foxes (*Pseudalopex gymnocercus*) and human-induced changes in prey base. *Ecological Research* 23:543–550.
- FISCHER, J., J. SOTT, A. ZERGER, G. WARREN, K. SHERREN & R. I. FORRESTER. 2009. Reversing a tree regeneration crisis in an endangered ecoregion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106(25):10386-10391.
- GONNET, J. M. 1999. Influencia del pastoreo sobre poblaciones de aves y mamíferos herbívoros en la región de la Reserva de Biosfera «Ñacuñán», Mendoza, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 6(2):149-150
- GONZÁLEZ, E. & J. A. MARTÍNEZ-LANFRANCO. 2010. Mamíferos de Uruguay. Guía de Campo e Introducción a su Estudio y Conservación. Vida Silvestre - Museo Nacional de Historia Natural. Ediciones de la Banda Oriental, Montevideo, Uruguay. 464pp.
- GONZÁLEZ-VARO, J. P., J. M. FEDRIANI, J. V. LÓPEZ-BAO, J. GUITIÁN, & A. SUÁREZ-ESTEBAN. 2015. Frugivoría y dispersión de semillas por mamíferos carnívoros: rasgos funcionales. *Ecosistemas: revista científica de ecología y medio ambiente* 24(3):43-50.
- HAMMER, Ø., D.A.T., HARPER, & P. D. RYAN. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp
- HARETCHE, F. & C. RODRÍGUEZ. 2006. Banco de semillas de un pastizal uruguayo bajo diferentes condiciones de pastoreo. *Ecología Austral* 16:105-113.
- JOPPA, L. N., S. R. LOARIE & S. L. PIMM. 2008. On the protection of “protected areas”. *Proceeding of the National Academy of Sciences* 105:6673-6678.
- KOK A., E. M. DE OLDE, I. J. M. DE BOER & R. RIPOLL-BOSCH. 2020. European biodiversity assessments in livestock science: A review of research characteristics and indicators. *Ecological Indicators* 112:105902.
- KOWALSKI, M., 2013. Exifpro 2.1. California, US.
- KUITERS, A.T., G.W.T.A. GROOT-BRUIJNDERINK & D.R. LAMMERTSMA. 2005. Facilitative and competitive interactions between sympatric cattle, red deer and wild boar in Dutch woodland pastures. *Acta Theriologica* 50:241–252.

- LANTSCHNER, M.V. 2012. Efecto de las forestaciones sobre el uso de hábitat y disponibilidad de recursos de mamíferos carnívoros nativos en el NO Patagónico. Tesis de Doctorado. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. 143 pp.
- LAPETINA J. 2009. Capacidades del país para la integración de los aspectos de conservación y producción en el desarrollo de una ganadería sustentable en áreas protegidas del Uruguay. En: <https://www.gub.uy/ministerio-ambiente/comunicacion/publicaciones/ganaderia-sustentable-areas-protegidas-uruguay%20%20> 143pp.
- LEZAMA, F., S. BAEZA, A. ALTESOR, A. CESA, E. J. CHANETON & J. M. PARUELO. 2014. Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science* 25:8-21.
- LOMBARDI, R., G. GEYMONAT Y R. BERRINI. 2015. El jabalí en el Uruguay - Problema, desafío y oportunidad. Ed. Forestal Atlántico Sur y Weyerhaeuser. Uruguay. 144pp.
- MAICHAK, E.J., B.M. SCURLOCK, J.D. ROGERSON, L.L. MEADOWS, A.E. BARBKNECHT, W.H. EDWARDS & P.C CROSS. 2009. Effects of management, behavior, and scavenging on risk of brucellosis transmission in elk of western Wyoming. *Journal Wildlife Diseases*: 398–410
- MCNAUGHTON, S. J., M. OESTERHELD, D. A. FRANK & K. J. WILLIAMS. 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature*, 341(6238): 142-144.
- MEEK, P.D., G. A. BALLARD & P. J. S. FLEMING. 2015. The pitfalls of wildlife camera trapping as a survey tool in Australia. *Australian Mammalogy* 37:13-22.
- MERINO, M. L., M. B. SEMEÑIUK & J. E. FA. 2011. Effect of cattle breeding on habitat use of Pampas deer *Ozotoceros bezoarticus* celer in semiarid grasslands of San Luis, Argentina. *Journal of Arid Environments* 75:752-756.
- MEREDITH, M. & M. RIDOUT. 2017. Overlap: Estimates of Coefficient of Overlapping for Animal Activity Patterns. R package version 0.3.0.
- MEREDITH, M. & M. RIDOUT. 2020. Overview of the *overlap* package. R. Proj. (pp. 1–9).
- MGAP (MINISTERIO DE GANADERÍA, AGRICULTURA Y PESCA). 2018. Monitoreo de Bosques. <https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/monitoreo-bosques>
- MGAP-DIEA (MINISTERIO DE AGRICULTURA, GANADERÍA Y PESCA – DIRECCIÓN DE ESTADÍSTICAS AGROPECUARIAS) 2011. Censo General Agropecuario. Montevideo, Uruguay.
- MGAP-DIEA (MINISTERIO DE AGRICULTURA, GANADERÍA Y PESCA – DIRECCIÓN DE ESTADÍSTICAS AGROPECUARIAS) 2015. Regiones Agropecuarias del Uruguay. Secretaría de DIE, 42pp.
- MGAP (MINISTERIO DE GANADERÍA AGRICULTURA Y PESCA) [online]. 2020. Anuario de la Oficina de Programación y Política Agropecuaria 2020. Montevideo, Uruguay. 668pp.
- MDP (MONTES DEL PLATA). 2020. Conocé el secreto mejor escondido del corazón del país: rincón del río, nueva área de alto valor de conservación de montes del plata. Montes del plata. <https://www.montesdelplata.com.uy/espanol/conoce-el-secreto-mejor-escondido-del-corazon-del-pais-rincon-del-rio-nueva-area-de-alto-valor-de-conservacion-de-montes-del-plata-8?nid=578>
- MADHUSUDAN, M. D. 2004. Recovery of wild large herbivores following livestock decline in a tropical Indian wildlife reserve. *Journal of Applied Ecology*, 41(5), 858-869
- NANNI, A. S. 2015. Dissimilar responses of the Gray brocket deer (*Mazama gouazoubira*), Crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and Pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*) to livestock frequency in subtropical forests of NW Argentina. *Mammalian Biology* 80:260-264.
- NIEDBALLA, J., A. COURTIOL & R. SOLLMANN . 2017. camtrapR: Camera Trap Data Management and Preparation of Occupancy and Spatial Capture-Recapture Analyses. R package version 0.99.9.

- NIEDBALLA J, A WILTING, R SOLLMANN, H HOFER & A COURTIOL. 2019. Assessing analytical methods for detecting spatiotemporal interactions between species from camera trapping data. *Remote Sensing in Ecology and Conservation* 5:272–285.
- NOVARO, A.J., A. GONZÁLEZ, O. PAILACURA, M.J. BOLGERI, M.F. HERTEL, M.C. FUNES & R. S. WALKER. 2017. Manejo del conflicto entre carnívoros y ganadería en Patagonia utilizando perros mestizos protectores de ganado. *Mastozoología Neotropical* 24:47–58.
- OLIVEIRA, M., R. M. CRUJEIRAS, & A. RODRIGUEZ-CASAL. 2014. NPCirc: An R Package for Nonparametric Circular Methods. *Journal of Statistical Software*, 61(9), 1-26. URL <http://www.jstatsoft.org/v61/i09/>.
- PEREIRA, J. A., WALKER, R. S. & NOVARO, A. J. 2012. Effects of livestock on the feeding and spatial ecology of Geoffroy's cat. *Journal of Arid Environments* 76 (2012) 36-42.
- PERRY, D. A., R. OREN, & S. C. HART (eds.). 2008. *Forest Ecosystems*. 2nd edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA. 1651pp.
- PIA, M. V., M. S. LÓPEZ, & NOVARO, A. J. 2003. Effects of livestock on the feeding ecology of endemic culpeo foxes (*Pseudalopex culpaeus smithersi*) in central Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76: 313-321
- PIELKE, R. A. 2002. The influence of land use change and landscape dynamics on the climate system: relevance for climate change policy beyond the radiative effect of greenhouse gases. *Philosophical Transactions of the Royal Society A* 360:1705–1719.
- POTTER, C.S. 1999. Terrestrial biomass and the effects of deforestation on the global carbon cycle. *BioScience* 49:769-778
- PRINS, H. H. T. 2000. Competition between wildlife and livestock in Africa. *Wildlife Conservation by Sustainable Use* (H. H. T. Prins, J. G. Grootenhuys, & T. T. Dolan, Eds). *Kluwer Academic Publishers*, Boston
- PUECHAGUT, P. B., N. POLITI, E. RUIZ DE LOS LLANOS, L. LIZARRAGA, C. L. BIANCHI, L. M. BELLIS & L. O. RIVERA. 2018. Association between livestock and native mammals in a conservation priority area in the Chaco of Argentina. *Mastozoología Neotropical* 25:407–418.
- QGIS DEVELOPMENT TEAM. 2019. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation. URL <http://qgis.osgeo.org>
- QUINTANA, R. D. 2003. Seasonal effects on overlap trophic niche between capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) and livestock, and on trophic niche breadths in a rangeland of Central Entre Rios, Argentina. *Mammalia* 67:33-40.
- R CORE TEAM. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- RIDOUT, M. S. & M. LINKIE. 2009. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 14, 322–337
- RIVAS, M. 2005. Desafíos y alternativas para la conservación in situ de los palmares de *Butia capitata* (Mart.) Becc. *Agrociencia IX* (1 y 2):161-168.
- RODRÍGUEZ-GALLEGO, M. G. 2006. Estructura y regeneración del Bosque de Ombúes (*Phytolacca dioica*) de la Laguna de castillos (Rocha, Uruguay). En: *Bases para la Conservación y el Manejo de la Costa Uruguaya*. (R. Menafra, L. Rodríguez-Gallego, F. Scarabino & D. Conde Eds.). Vida Silvestre Uruguay, Montevideo, Uruguay. 503-511.
- ROWCLIFFE, J.M. 2016. R package: 'Activity': Animal Activity Statistics (version 1.3.1)

- SALCEDO-RIVERA, G.A., J. DE LA OSSA-V., J. BALLESTEROS-CORREA, J.F., GONZÁLEZ-MAYA & J. CHACÓN-PACHECO. 2020. Recent confirmed records of *Galictis vittata* in the department of Sucre, Caribbean region of Colombia. *Therya notes* 1:86–91.
- SANTOS, S. A., A. L. J. DESBIEZ, S. M. A. CRISPIM, J. A. COMASTRI FILHO, U. G. P. ABREU & L.G. RODELA. 2010. Natural and cultivated pastures and their use by cattle. The Pantanal: Ecology, Biodiversity and Sustainable Management of a Large Neotropical Seasonal Wetland (W. J. Junk, C. J. Da Silva, C. Nunes da Cunha & K. M. Wantzen, Eds.). Pensoft Publisher, Sofia, Moscow, Rusia. 870pp.
- SCHIELTZ, J.M. & DI RUBENSTEIN. 2016. Evidence based review: Positive versus negative effects of livestock grazing on wildlife. What do we really know? *Environmental Research Letters* 11:113003.
- SERGIO, F., T. CARO, D. BROWN, B. CLUCAS, J. HUNTER, J. KETCHUM, K. MCHUGH & HIRALDO F. 2008. Top Predators as Conservation Tools: Ecological Rationale, Assumptions, and Efficacy. *Annual Review Of Ecology, Evolution, And Systematics*, 39, 1-19.
- SIMEONE, A. 2008. Ganadería y Forestación: Una buena yunta para aumentar la rentabilidad. La Forestación y la Ganadería en el Uruguay. UPM Forestal Oriental. 28-41
- SIMEONE, A., V. BERETTA & J. CAORSI. 2010. ¿Es importante la sombra que proporcionan los montes de la forestación para la performance del ganado de carne durante el verano? La Forestación y la Ganadería en el Uruguay. UPM Forestal Oriental. 42-60
- SILVA-RODRÍGUEZ EA, C VERDUGO, OA ALEUY, JG SANDERSON, GR ORTEGA-SOLÍS, F OSORIO-ZÚÑIGA, *et al.* 2010. Evaluating mortality sources for the Vulnerable pudu *Pudu puda* in Chile: Implications for the conservation of a threatened deer. *Oryx* 44:97–103.
- SMITH, R.K., N.V. JENNINGS, A. ROBINSON & S. HARRIS. 2004. Conservation of European hares *Lepus europaeus* in Britain: Is increasing habitat heterogeneity in farmland the answer? *Journal of Applied Ecology* 41:1092–1102.
- SOKAL, R.R. Y F.J. ROHLF, 1969. Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. Journal of the Royal Statistical Society. Series A (General). W.H. Freeman and Company, New York, USA. <https://doi.org/10.2307/2343822> 133(1)
- URUGUAY XXI. .2019. Informe de comercio exterior de Uruguay. <<https://www.uruguayxxi.gub.uy/uploads/informacion/0267d1fb12c53eaa4b94ade9125f4bb34f599bcf.pdf>> Consultado el 03 de abril de 2020. 11pp.
- VOETEN, M. M. & H. H. PRINS. 1999. Resource partitioning between sympatric wild and domestic herbivores in the Tarangire region of Tanzania. *Oecologia* 120(2):287-294.
- WICKHAM, H., R. FRANÇOIS, L. HENRY & K. MÜLLER. 2020. dplyr: A Grammar of Data Manipulation. R package version 1.0.2. <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>

Anexo I

Se presentan en los anexos las Figuras de A1 a A10, y las Tablas A1 a A4.

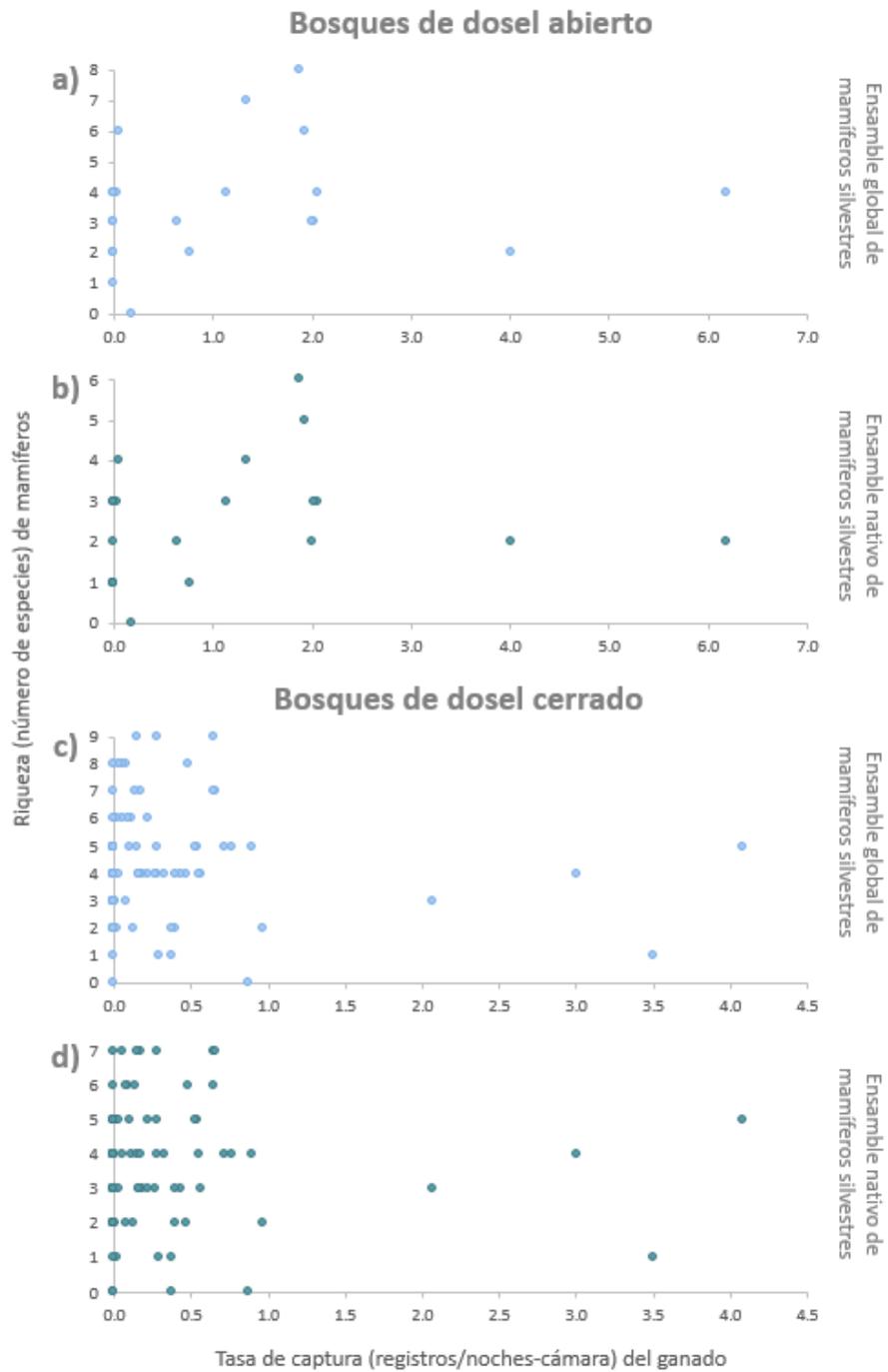


Figura A1. Riqueza de especies de mamíferos silvestres **a)** y **c)** y solo nativos **b)** y **d)** en función de la tasa de captura del ganado según el tipo de dosel del bosque (dosel abierto y dosel cerrado).

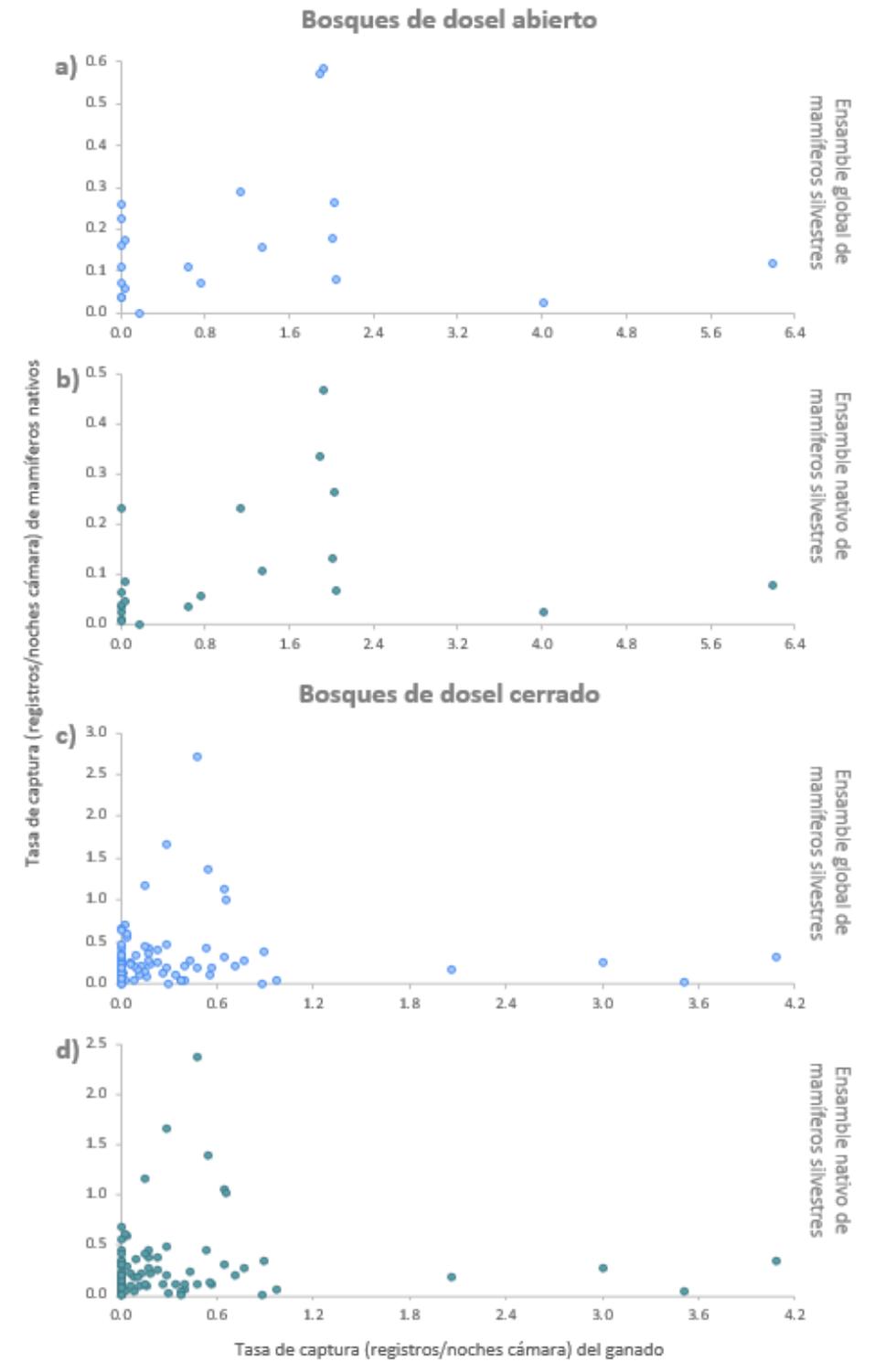


Figura A2. Tasa de captura (registros/noches-cámara) de todos los mamíferos **a)** y **c)** y solo nativos **b)** y **d)** en función de la tasa de captura (registros/noches-cámara) del ganado según el tipo de dosel del bosque.

Tabla A1. Riqueza promedio (número total de especies/número de estaciones correspondiente) en los diferentes tipos de bosques nativos en condiciones de presencia y ausencia de ganado para todo el ensamble de mamíferos silvestres y sólo los nativos. * Dato de una sola estación-cámara

	Todos los mamíferos		Mamíferos nativos	
	Riqueza promedio sin ganado	Riqueza promedio con ganado	Riqueza promedio sin ganado	Riqueza promedio con ganado
Todos los bosques	3.59	4.55	3.05	3.67
Tipo de Dosel				
Bosque Abierto	2.71	4	1.71	2.86
Bosque Cerrado	3.76	4.69	3.32	3.88
Subtipo				
Bosque fluvial	3.47	4.37	3.13	3.56
Bosque pantanoso	3.43	4	3.29	4
Bosque roquedal	8*	5.7	7*	4.2
Escarpa	5.33	4.9	4.33	4.4
Bosque serrano	3.5	-	2.88	-

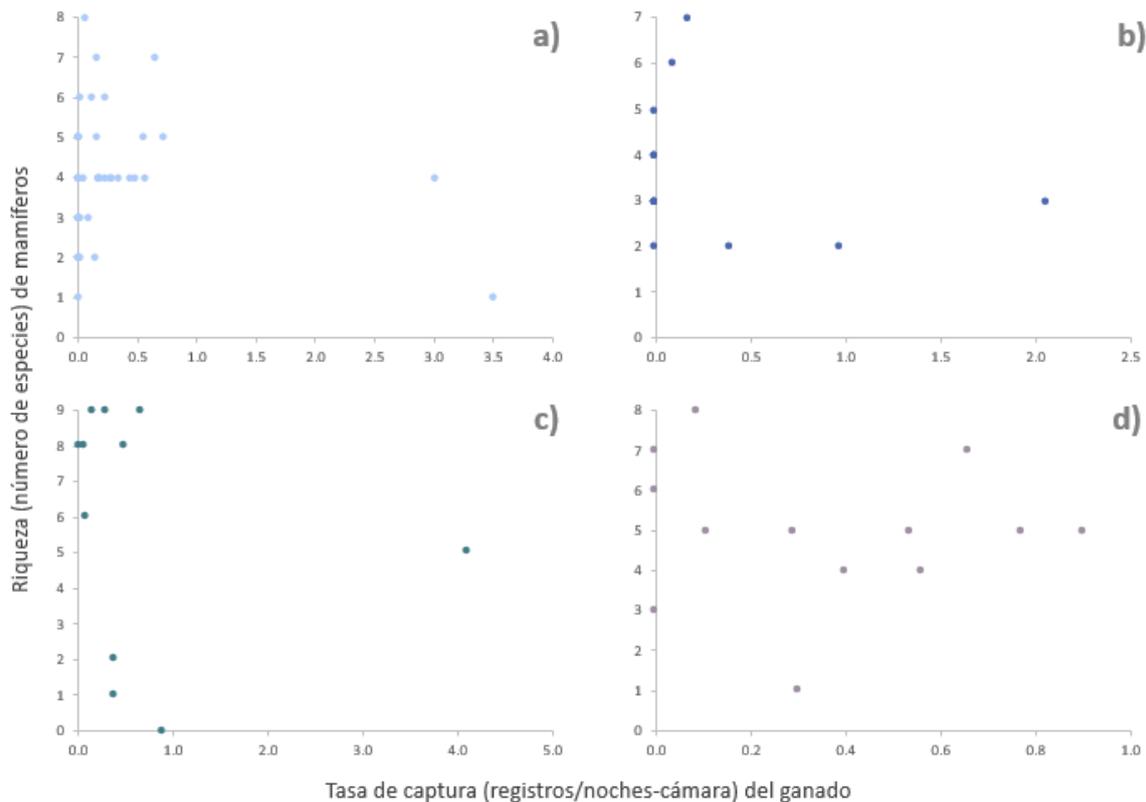


Figura A3. Riqueza del ensamble de mamíferos silvestres en función de la tasa de captura del ganado en bosque fluvial (a), bosque pantanoso (b), bosque con roquedal (c) y bosque escarpa (d).

Tasa de captura de mamíferos en relación con el ganado bovino

Tabla A2. Tasa de captura (registros/noches-cámara) promedio en los diferentes tipos de bosques nativos en condiciones de presencia y ausencia de ganado para todo el ensamble de mamíferos y sólo los nativos. * Dato de una sola estación-cámara

	Todos los mamíferos		Mamíferos nativos	
	TC promedio sin ganado	TC promedio con ganado	TC promedio sin ganado	TC promedio con ganado
Todos los bosques	0.191	0.341	0.166	0.298
Tipo de Dosel				
Bosque Abierto	0.130	0.191	0.060	0.138
Bosque Cerrado	0.203	0.382	0.188	0.341
Subtipo				
Bosque fluvial	0.148	0.312	0.140	0.280
Bosque pantanoso	0.280	0.192	0.269	0.192
Bosque roquedal	0.366 *	0.717	0.329 *	0.616
Escarpa	0.305	0.332	0.262	0.308
Bosque serrano	0.181	-	0.161	-

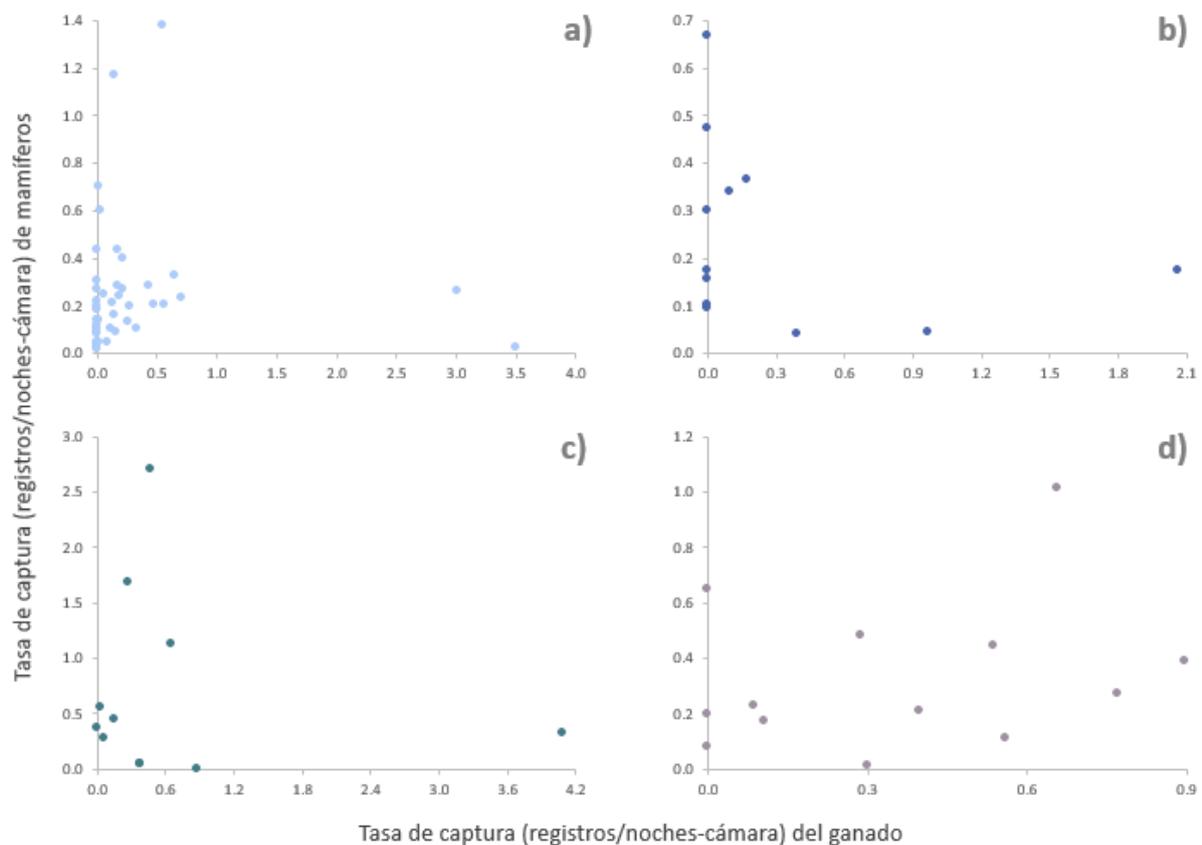


Figura A4. Tasa de captura del ensamble de mamíferos silvestres en función de la tasa de captura del ganado en bosque fluvial (a), bosque pantanoso (b), bosque con roquedal (c) y bosque escarpa (d).

Estadística de las correlaciones de variables

Tabla A3. Coeficiente rho y p-valor de las correlaciones de Spearman para las variables riqueza (número de especies) y tasa de captura (registros/noches-cámara) de todo el ensamble de mamíferos con la tasa de captura del ganado.

Subtipos	Riqueza/TC ganado		TC mamíferos/TC ganado	
	rho	p-valor	rho	p-valor
Bosque Fluvial	0.225601	0.1509	0.3060775	0.05868
Bosque Pantanoso	-0.1682289	0.6012	-0.2890316	0.3622
Bosque Roquedal	-0.3519122	0.2885	-0.1545455	0.6535
Bosque Escarpa	-0.1510468	0.6223	0.2541475	0.4021

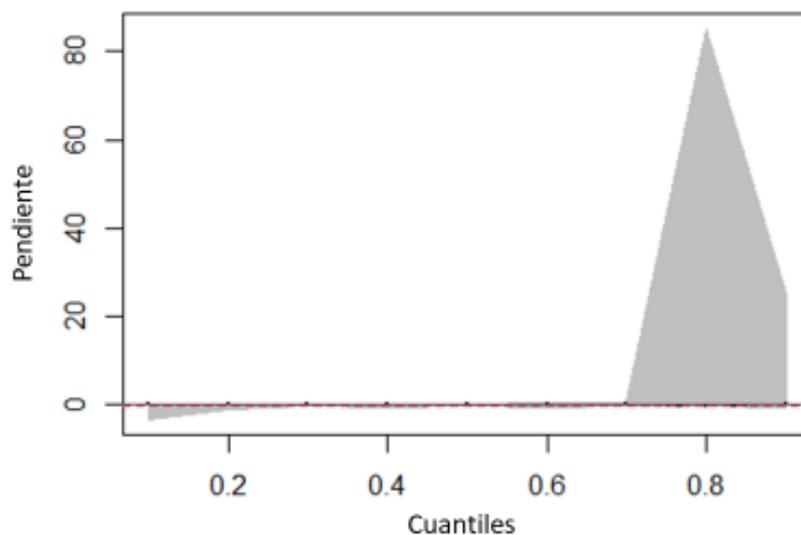


Figura A5. Regresión por cuantiles de la riqueza del ensamble global de mamíferos. La línea continua roja es el coeficiente de regresión estimado para el predictor utilizando mínimos cuadrados ordinarios y las líneas discontinuas sus límites de confianza del 95%.

No fue posible obtener el gráfico de la regresión por cuantiles de la riqueza del ensamble de mamíferos nativos debido a que los intervalos de confianza excedieron ampliamente los límites gráficos del software.

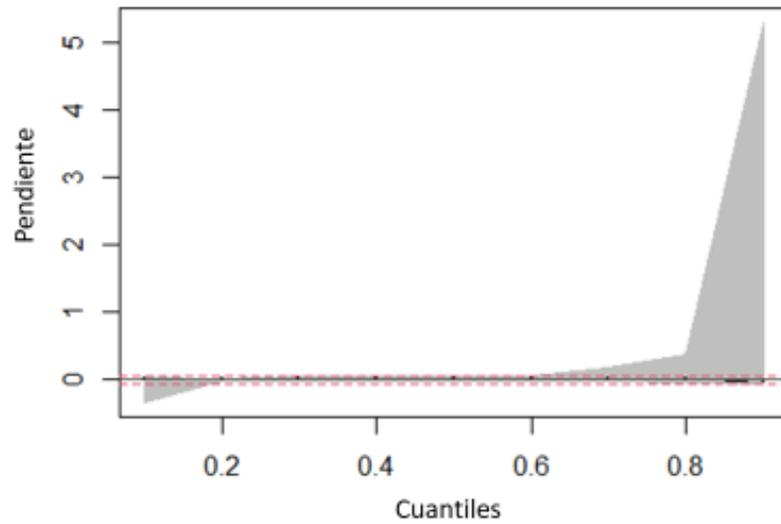


Figura A6. Regresión por cuantiles de la tasa de captura el ensamblaje global de mamíferos. La línea continua roja es el coeficiente de regresión estimado para el predictor utilizando mínimos cuadrados ordinarios y las líneas discontinuas sus límites de confianza del 95%.

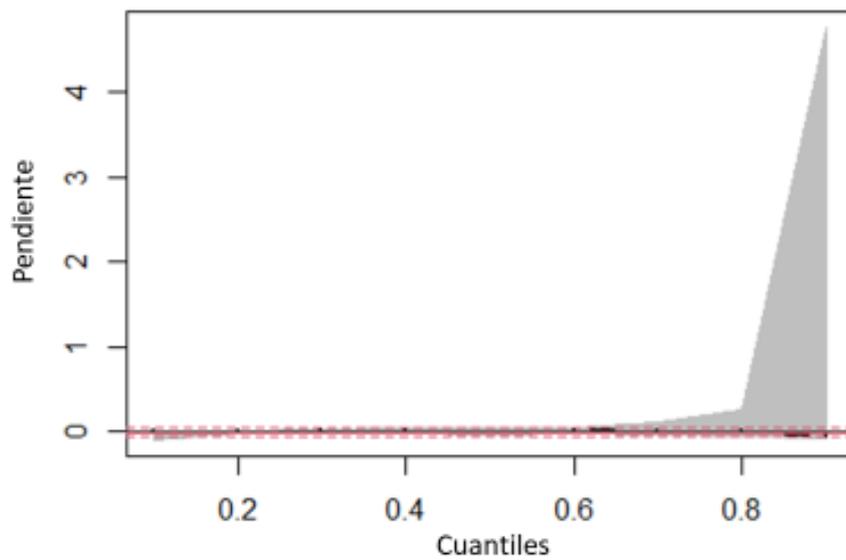


Figura A7. Regresión por cuantiles de la tasa de captura del ensamblaje de mamíferos nativos. La línea continua roja es el coeficiente de regresión estimado para el predictor utilizando mínimos cuadrados ordinarios y las líneas discontinuas sus límites de confianza del 95%.

Anexo II

Patrones de actividad

Solapamiento de la actividad de los mamíferos y el ganado vacuno

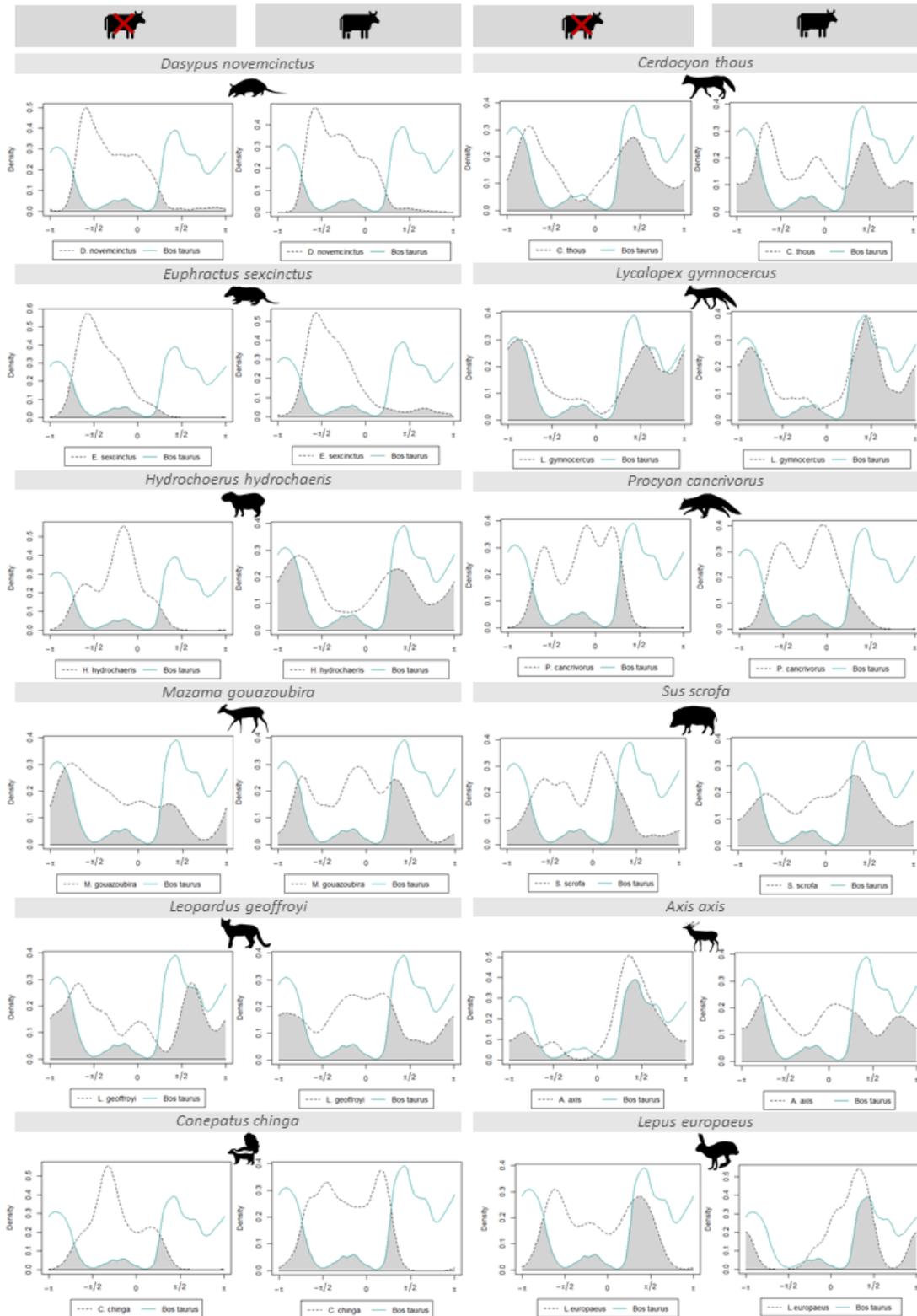


Figura A8. Solapamiento de la actividad del ganado (*Bos taurus*) con la actividad de la especie de mamífero en condición de ausencia (vaca con cruz) y presencia de ganado (vaca sin cruz).

Patrones de actividad de los mamíferos según la presencia de ganado en bosques de dosel cerrado

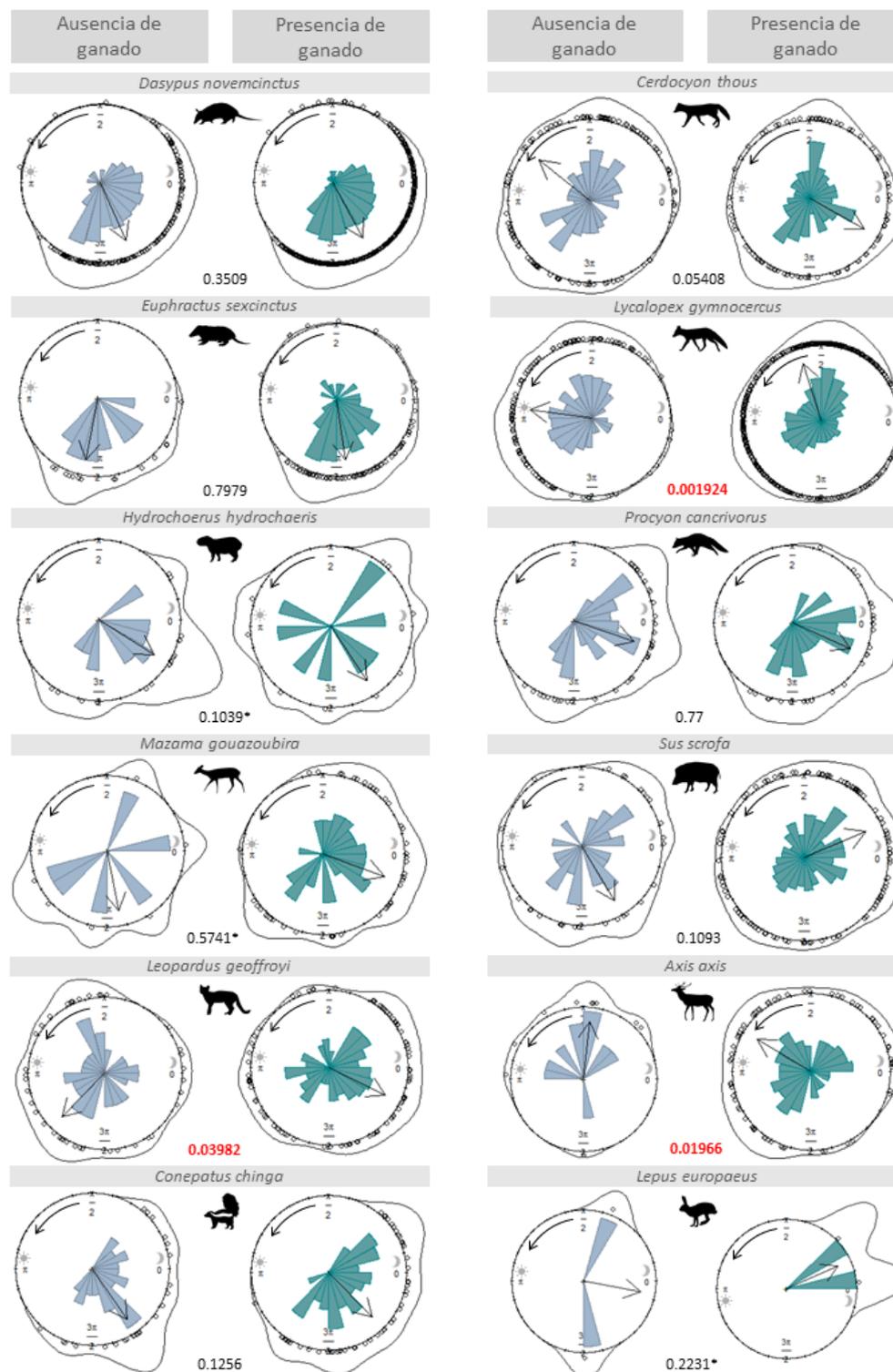


Figura A9. Diagrama de rosa de la actividad diaria de cada mamífero en bosques de dosel cerrado en condiciones de ausencia (gris) y presencia (verde) de ganado. Se indica el p-valor de la diferencia entre ambas actividades según la prueba Mardia-Watson-Wheeler (en rojo $p < 0.05$); con (*) cuando una de las muestras cuenta con menos de 10 registros. El número $\pi/2$ representa la salida del sol, $3\pi/2$ la puesta y la flecha curva el sentido del día. Los círculos representan cada registro, la línea la densidad de Kernel y la flecha recta la mediana de la actividad.

Tabla A4. Coeficiente de solapamiento estimados de los registros de actividad diaria de las especies de mamíferos nativas y exóticas con la actividad del ganado (*Bos taurus*) y sus intervalos de confianza al 95% para los bosques de dosel cerrado. El solapamiento con el ganado fue estimado y comparado con estaciones con ausencia de ganado (Δ sin ganado) y con presencia de ganado (Δ ganado). Diferencia de $\Delta = \Delta$ ganado – Δ sin ganado. Los estimadores de Δ se realizaron según los tamaños de las muestras (ver sección Materiales y Métodos). En negrita se resaltan los IC 95% que no se superponen.

Especie nativa	Ganado				Sin ganado				Diferencia Δ
	Δ ganado	N ganado	95% IC		Δ sin ganado	N sin ganado	95% IC		
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	0.80	452	0.76	0.84	0.82	113	0.76	0.89	-0.02
<i>Cerdocyon thous</i>	0.51	97	0.42	0.60	0.65	102	0.57	0.74	-0.14
<i>Procyon cancrivorus</i>	0.18	24	0.09	0.29	0.19	38	0.12	0.28	-0.01
<i>Conepatus chinga</i>	0.20	53	0.13	0.27	0.18	25	0.09	0.28	0.02
<i>Leopardus geoffroyi</i>	0.48	87	0.39	0.57	0.58	42	0.46	0.70	-0.11
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	0.48	9	0.26	0.69	0.16	15	0.06	0.28	0.32
<i>Mazama gouazoubira</i>	0.42	44	0.31	0.53	0.46	6	0.19	0.71	-0.04
<i>Dasybus novemcinctus</i>	0.12	534	0.10	0.15	0.14	142	0.10	0.19	-0.02
<i>Euphractus sexcinctus</i>	0.19	86	0.13	0.25	0.12	15	0.06	0.20	0.06
Especie exótica									
<i>Sus crofa</i>	0.58	103	0.50	0.67	0.39	29	0.26	0.53	0.19
<i>Lepus europaeus</i>	0.21	2	0.03	0.50	0.30	2	0.1	0.69	-0.09
<i>Axis axis</i>	0.63	71	0.54	0.71	0.73	11	0.56	0.87	-0.10

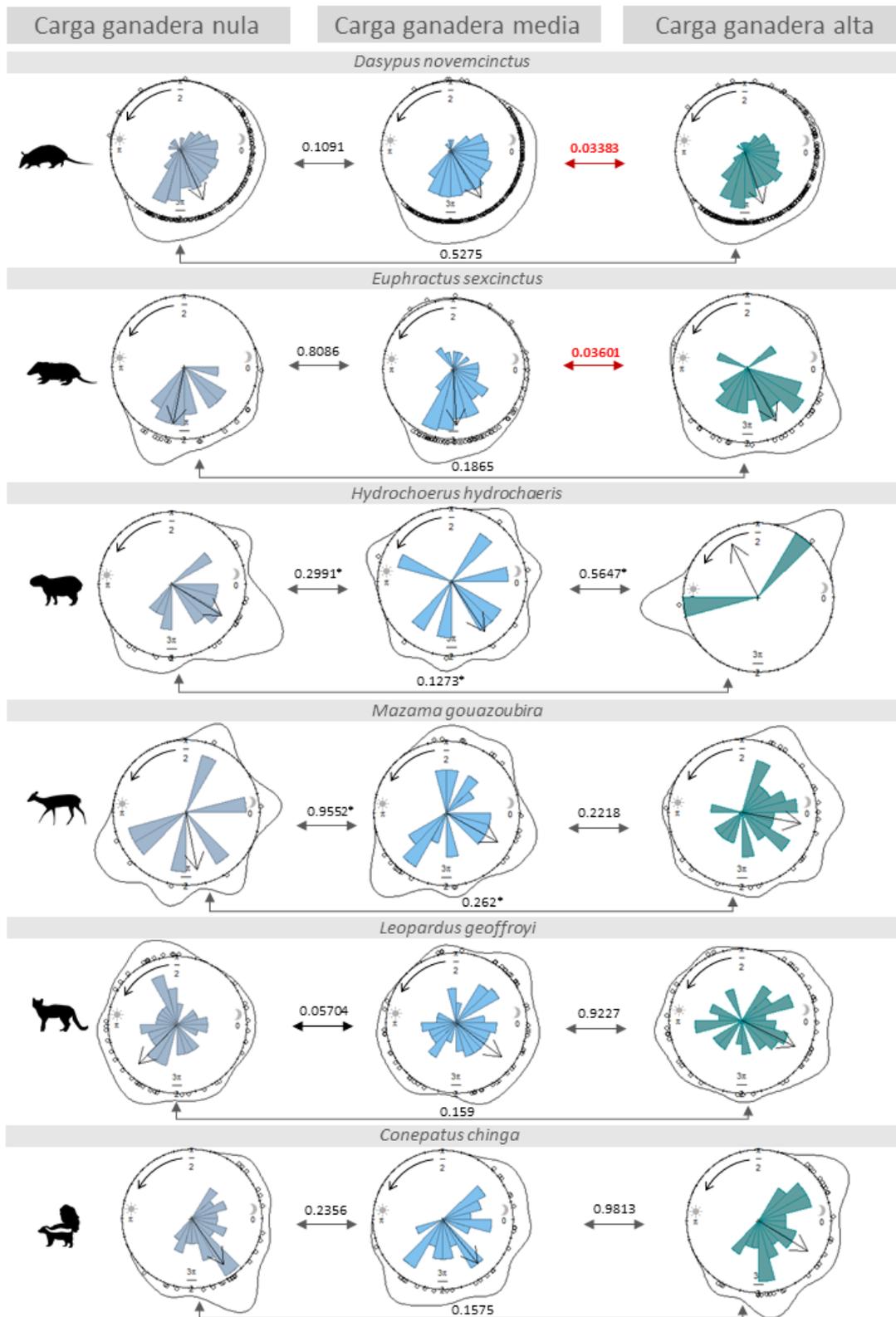


Figura A10. Diagrama de rosa de la actividad diaria de cada mamífero en bosques de dosel cerrado en condiciones de carga ganadera nula (gris), media (celeste) y alta (turquesa). Se indica el p-valor de la diferencia entre ambas actividades según la prueba Mardia-Watson-Wheeler (en rojo $p < 0.05$); con (*) cuando una de las muestras cuenta con menos de 10 registros. El número $\pi/2$ refiere la salida del sol, $3\pi/2$ la puesta y la flecha curva el sentido del movimiento solar. Los círculos representan cada registro, la línea la densidad de Kernel y la flecha recta la mediana de la actividad.

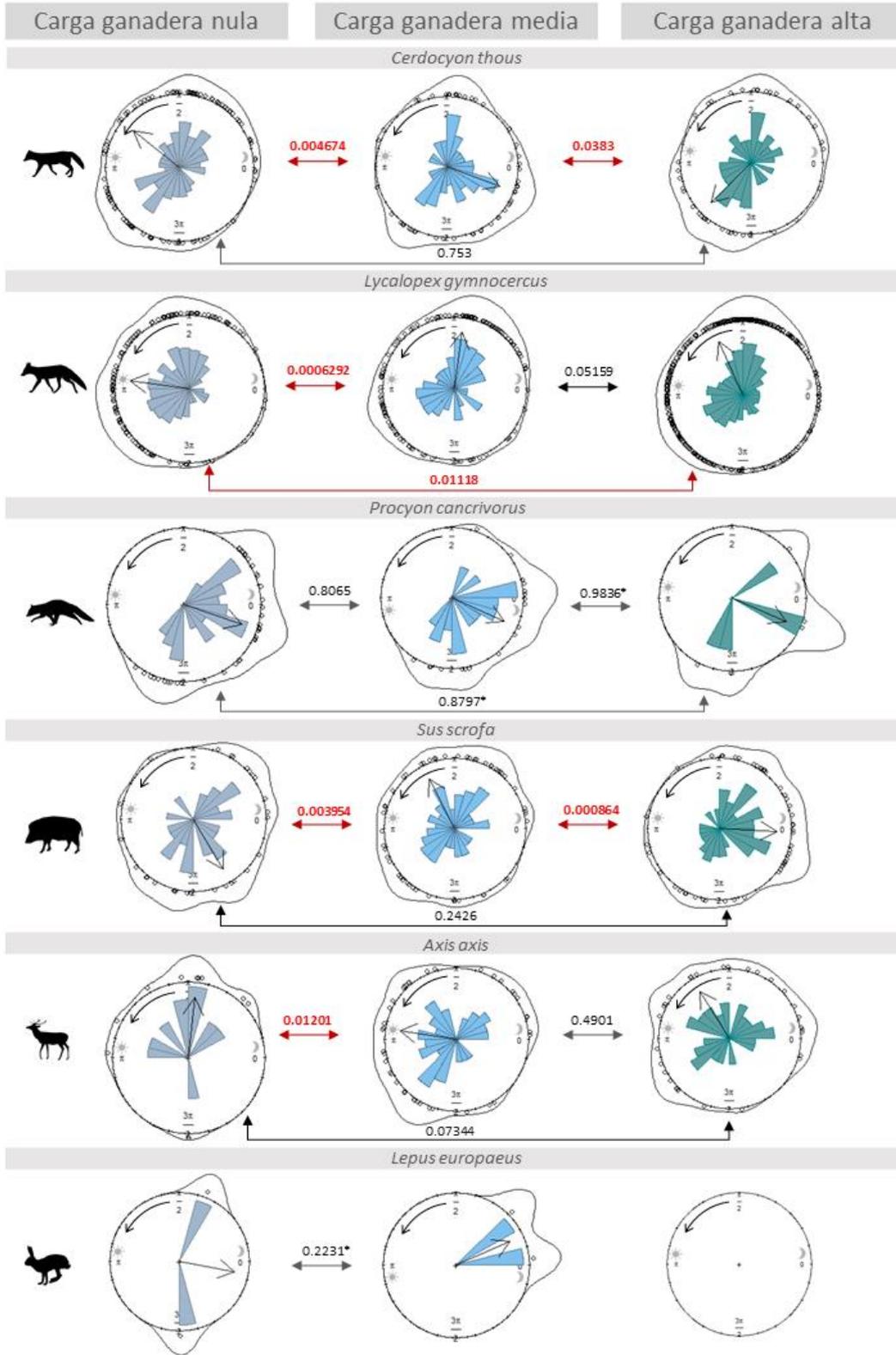


Figura A10. Continuación