

Análisis de patrones espacio-temporales de zorros simpátricos (*Cerdocyon thous* y *Lycalopex gymnocercus*) en dos regiones de Uruguay



Cecilia Casco del Riego

Tesina para la obtención del título de Licenciatura en Ciencias Biológicas

Facultad de Ciencias

Universidad de la República

Orientadora: Dra. María de las Mercedes Guerisoli

Co-orientadora: Dra. Alexandra Cravino Mol

Tribunal evaluador: Dra. Julieta Decarre; Dr. Ariel Farías; Dra. María de las Mercedes Guerisoli

Junio 2023

Contenido

Resumen	4
Introducción	5
Cánidos en Uruguay	7
Objetivo general	10
Objetivos específicos	10
Hipótesis y predicciones	10
Materiales y Métodos	11
Área de estudio	11
Diseño de muestreo	12
Análisis de datos	14
Procesamiento de datos	14
Eje espacial del nicho: uso del hábitat	14
Ocurrencia	14
Covariables	14
Modelado del uso de hábitat de ambas especies	16
Eje temporal del nicho: patrones temporales	17
Ciclo solar	17
Ciclo lunar	18
Resultados	20
Eje espacial del nicho: uso del hábitat	20
Ocurrencia	20
Correlación de variables independientes	21
Modelos lineales generalizados	21
Eje temporal del nicho: patrones temporales	23
Clasificación de actividad general de cada especie	23
Ciclo solar: regiones	23
Ciclo solar: ambientes	25
Ciclo lunar: regiones	28
Ciclo lunar: ambientes	29
Discusión	31
Eje espacial del nicho: uso del hábitat	31
Eje temporal del nicho: patrones temporales	36
Ciclo solar	36
Ciclo lunar	38
Conclusiones y consideraciones finales	40
Referencias bibliográficas	42
Anexo	51

Agradecimientos

A mis orientadoras, Mercedes y Alexandra, desde el primer momento que mostré interés en realizar mi tesis final de grado con mamíferos y cámaras trampa me abrieron las puertas. Por guiarme en este proceso con mucha profesionalidad y por sobre todas las cosas, calidez humana. Siempre estuvieron dispuestas a orientarme, explicarme y motivándome a dar lo mejor. Gracias a su dedicación y experiencia, he adquirido conocimientos fundamentales que serán de gran utilidad en mi futuro como profesional.

Al tribunal evaluador, Julieta Decarre y Ariel Farías, por su dedicación y compromiso al evaluar mi tesis. Sus comentarios y sugerencias fueron importantes para enriquecer y mejorar el producto final de mi trabajo. Ambos presentan un profundo conocimiento en el área y brindaron información valiosa. Estoy sumamente agradecida por su tiempo y sus aportes.

A mis padres, Mónica y Álvaro, por su cariño incondicional y por creer en mí cuando yo no lo hacía. Siempre me alentaron a seguir adelante, a perseguir mis metas y nunca rendirme. Me enseñaron con el ejemplo, que caerse no es un fracaso, que siempre lo puedo volver a intentar. A mis hermanos, Diego y Nico, sin su cariño nada de esto hubiera sido posible. Gracias por todo el esfuerzo, amor y apoyo incondicional.

A toda mi familia, que siempre estuvo al firme para apoyarme y alentarme a no bajar los brazos.

A mis grandes amigas que me dejó esta carrera, Sara y Mica, sin ustedes nada hubiera sido lo mismo, siempre estuvieron en mis mejores y peores momentos. Más que amigas, ahora somos colegas y hermanas. Gracias por todos estos años compartidos, y por todos los que vendrán.

A mis compañeros de la pasantía en Humedales, Lourdes, Mati y Bruno. Por hacer parte de los años de la carrera un lugar ameno y divertido para ir a trabajar. A todos mis compañeros guardaparques de la IMM.

A mis compañeros de Ecobio, por dejarme formar parte y brindarme oportunidades para crecer. En especial a Elis, donde encontré otra gran amistad.

A todas las hermosas personas que conocí en este largo recorrido y me acompañaron en diferentes etapas; Paula, Luca, Ari, Leo, y en especial a Juanma, que compartimos juntos todos los 7 años de la carrera, siendo un apoyo fundamental.

A mis amigas, por acompañarme en mis procesos y hacerme sentir orgullosa de mis decisiones. En especial a Lupe, Cami, Jose, Manso, Jory, Sofi, por darme siempre palabras de aliento y fuerzas.

A Cami y Rodri, mis compañeros de trabajo actuales que me bancaron estos últimos meses de estrés, nervios y cansancio. Eternamente agradecida.

A todas las personas maravillosas que conocí y compartí a lo largo de mi recorrido universitario por diferentes carreras que cursé en UdelaR. Todas formaron parte de mi camino.

A mis abuelas, que hoy ya no están, pero fueron personas que me acompañaron gran parte de mi vida. Un amor que siempre estará presente en mí.

A todos los que en algún momento me dieron un cálido abrazo, unas palabras de aliento, todo me ayudó a seguir y no rendirme. Simplemente, gracias.

Resumen

El zorro de monte (*Cerdocyon thous*) y el zorro de campo (*Lycalopex gymnocercus*) son dos especies de cánidos simpátricas que tienen amplia distribución en el territorio uruguayo. Si bien hay diversos estudios sobre cómo coexisten estas especies en la región, en Uruguay hay escasas investigaciones sobre su interacción y coexistencia, tanto espacial como temporalmente. El presente trabajo tiene como objetivo caracterizar y analizar los patrones espacio-temporales de ambas especies en dos regiones del Uruguay. Para esto, fueron instaladas 22 estaciones de muestreo con cámaras trampa durante un año, sin rotación; ocho sitios se establecieron en el Departamento de Flores, y 14 en el Departamento de Rocha. Para caracterizar el uso del hábitat, se realizó un modelo lineal generalizado (MLG), por especie, utilizando como variable respuesta los eventos de captura de los cánidos en estudio y como variables independientes distintas métricas bióticas y de paisaje. Para estimar el patrón de actividad de cada especie y entre especies, se utilizó la aproximación de densidad de Kernel. Con un esfuerzo de muestreo de 7597 noches/cámara, se obtuvieron un total de 646 registros independientes de *L. gymnocercus* (n= 376; 58%) y *C. thous* (n= 270; 42%). *L. gymnocercus* fue más frecuente en ambientes de pastizales (n= 351; 93%), mientras que *C. thous* presentó mayores eventos de captura en el bosque 60% (n= 161; 60%). Según los MLG, para *C. thous*, las variables que estarían influenciando positivamente su uso del hábitat son: índice de presas potenciales, Región de Rocha, y distancia a cursos de agua; negativamente, la distancia a centros urbanos. Para *L. gymnocercus*, las variables que explicarían el uso del hábitat fueron, positivamente, la presencia de *C. thous* y el índice de presas potenciales; negativamente, la proporción de ambiente boscoso y la región de Rocha. Los resultados de los patrones temporales, para ambas especies, mostraron registros mayores al 50% en la fase nocturna (*C. thous*= 56%; *L. gymnocercus*= 65%), aún así, mostraron ser especies catemerales. En cuanto a las regiones, tanto en Flores como en Rocha, se vio un alto solapamiento temporal. Sobre los patrones temporales entre ambientes, se observó una mayor diferencia en bosque, donde *L. gymnocercus* presenta una mayor actividad en el día, mientras que *C. thous* la desarrolla a lo largo de todo el ciclo solar. Aún teniendo estas diferencias significativas en los patrones, se obtuvo un solapamiento alto. Para el ambiente pastizal, los patrones presentaron también alto solapamiento, pero con diferencias significativas en los picos de mayor actividad. Con respecto al ciclo lunar, no se encontró asociación positiva ni negativa con respecto a la luminosidad lunar y la actividad temporal de las especies, para ninguna región o ambiente. Ambas especies presentaron diferencias en sus preferencias de uso del hábitat, y se ven influenciadas por diferentes variables. Temporalmente, se registró un gran solapamiento en la actividad entre especies, pudiendo indicar que las especies coexisten y no se diferencian en el uso del tiempo. Especialmente, se infiere una gran preferencia de hábitat para cada especie, esta diferenciación puede ser uno de los tantos factores que pueden estar influyendo en su coexistencia. Se considera necesario seguir profundizando en el conocimiento de estas especies para llenar vacíos de información sobre su ecología en Uruguay.

Introducción

El nicho ecológico es un concepto que se utiliza para definir las condiciones y requisitos de recursos que necesita un organismo para vivir (Milesi & Lopez de Casenave, 2005; Begon et al., 2006; Polechová & Storch, 2008). Hutchinson (1957) lo define como un hipervolumen n -dimensional, donde se destacan dos tipos: el nicho fundamental y el realizado. El nicho fundamental corresponde a las condiciones abióticas donde puede vivir una especie (Milesi & Lopez de Casenave, 2005; Maciel-Mata et al., 2015) mientras que el nicho realizado comprende las condiciones abióticas del ambiente donde una especie se encuentra presente, considerando también sus interacciones bióticas o biológicas con presas, competidores y/o predadores (Milesi & Lopez de Casenave, 2005; Maciel-Mata et al., 2015). Posterior a la teoría clásica del nicho ecológico (Hutchinson, 1957), fueron surgiendo otras teorías que buscan explicar cómo las especies coexisten en un mismo ambiente. Una de ellas es la teoría del nicho moderna o mecanicista, que se enfoca en las interacciones entre especies y en cómo estas interacciones determinan las condiciones en las que una especie puede sobrevivir y reproducirse (Chase & Leibold, 2003; Chesson, 2000). La teoría mecanicista del nicho se originó a partir de los modelos de interacción consumidor-recurso propuestos por MacArthur (1970) y divulgado por otros autores (e.g., Tilman, 1982; Chase & Leibold, 2003; Letten et al., 2017). Tiene como objetivo comprender cómo las especies pueden coexistir en un ecosistema y los mecanismos que equilibran sus diferencias (Letten et al., 2017). Esta teoría se fundamenta en la ocupación de nichos ecológicos particulares, los cuales se definen en función de los recursos utilizados, las condiciones ambientales requeridas y las interacciones que se establecen con otras especies, tales como la competencia, la depredación, la simbiosis y otras formas de interacción biológica (Letten et al., 2017).

Dos de los ejes más importantes del nicho ecológico de las especies son el temporal y el espacial (Schoener, 1974; Carothers & Jaksic, 1984; Mori et al., 2020). En relación con el eje espacial, la selección del hábitat por parte de las especies conlleva un conjunto de factores tanto ambientales como de comportamiento (Silva-Opps & Opps, 2011). El uso del hábitat es la manera en que los individuos utilizan el espacio, el cual depende a su vez de diversos factores para satisfacer su supervivencia (Block & Brennan, 1993). Las especies naturalmente restringen sus actividades dentro de áreas en las cuales se presentan los recursos para poder reproducirse, crecer y mantenerse (Bowen, 1982); dicha área se denomina, en inglés, "home range" (Bowen, 1982) o área de acción, en español. El eje temporal involucra cómo las especies hacen uso del tiempo para realizar sus actividades (Carothers & Jaksic, 1984). La temporalidad de la actividad puede variar ampliamente dependiendo de diversos factores bióticos y/o abióticos (Michalski & Norris, 2011). Los

factores abióticos pueden ser: la estación, la temperatura, la luminosidad de la luna (Michalski & Norris, 2011; Linley et al., 2020). Mientras que los bióticos pueden abarcar: la competencia, la evasión de depredadores, la obtención de presas y la disponibilidad de recursos (Lucherini et al., 2009; Michalski & Norris, 2011). Así como también la presencia humana (e.g., caza), la fragmentación y/o pérdida del hábitat, son otros factores que pueden alterar los patrones de actividad de las especies (Lucherini et al., 2009; Frey et al., 2017; Rodríguez-Maturino et al., 2020; Santo Domingo et al., 2021).

Los organismos pueden estar activos durante diferentes etapas del ciclo de iluminación solar (i.e., día) (Kronfeld-Schor & Dayan, 2003), así como también en la oscuridad (i.e., noche), donde estos cambios periódicos de actividad responden a ritmos endógenos con los cuales las especies están sincronizadas (Marques & Fábian, 2018). A su vez, cada especie puede variar su patrón de actividad según las estaciones del año en las latitudes donde las mismas se diferencian (Ikeda et al., 2016), ya que la duración del día y la noche es variable en ellas (Bennie et al., 2014; Marques & Fábian, 2018; Vázquez et al., 2019). Considerando ello, las especies pueden ser clasificadas según sus patrones temporales como: diurnas, nocturnas, crepusculares, o catemerales (Bennie et al., 2014; Marques & Fábian, 2018). En especies que son nocturnas, el ciclo lunar y su variación en la iluminación pueden ser factores abióticos significativos que moldeen o generen cambios en los patrones de actividad (Pratas-Santiago et al., 2016; Bhatt et al., 2021). Esta variación en la luminosidad, por ejemplo, puede permitir una mayor detectabilidad de presas por parte de depredadores o de depredadores por parte de las presas (Lucherini et al., 2009; Linley et al., 2020).

La comprensión de los patrones de coexistencia entre especies, en relación con sus características ecológicas y morfológicas (Davies et al., 2007), representa uno de los ejes principales de investigación de la ecología animal. Las especies con morfologías similares están adaptadas a entornos físicos similares (Davies et al., 2007). Por esto es que para reducir la competencia y así permitirles coexistir, pueden a su vez desarrollar pequeñas diferencias en su ecomorfología y en sus preferencias de nicho (Davies et al., 2007; Di Bitetti et al., 2010). El principio de exclusión competitiva se emplea para explicar las condiciones en las que dos especies pueden coexistir, siendo que, de haber un alto grado de superposición en alguno de los ejes del nicho (e.g., dieta, espacio, tiempo), las especies buscarán compensarlo diferenciándose en algún otro aspecto (Schoener, 1974; Britton, 1989). Otros mecanismos que operan en la coexistencia son los estabilizadores y los igualadores (Chase & Leibold, 2003). Los mecanismos estabilizadores ayudan a mantener un equilibrio en el ecosistema, evitando que una especie se vuelva dominante sobre las demás (Chesson, 2000). Estos mecanismos incluyen la división y/o diferenciación de recursos, donde cada especie utiliza diferentes partes del entorno para obtener lo que

necesita (Chesson, 2000). Por otro lado, los mecanismos igualadores buscan reducir las diferencias significativas en el éxito de las especies, promoviendo una mayor similitud entre ellas (Chesson, 2000). Una de las estrategias que las especies emplean para minimizar el solapamiento es la segregación temporal y espacial y el complemento en el uso de recursos tróficos (Bossi et al., 2019). Especialmente, si las especies están en simpatria (i.e., cuando sus áreas de distribución se solapan total o parcialmente) puede ocurrir partición de recursos para favorecer la coexistencia (Loveridge & Macdonald, 2003). Temporalmente, las especies pueden diferenciarse para evitar la competencia, concentrando su actividad dentro de un rango horario específico del ciclo circadiano (Bennie et al., 2014). La división de nichos en especies simpátricas de mamíferos carnívoros (Mammalia: Carnivora) es un mecanismo muy recurrente para lograr la coexistencia al disminuir la competencia (Okabe & Agetsuma, 2007; Di Bitetti et al., 2022).

Cánidos en Uruguay

Entre las familias vivientes del Orden Carnivora, la más antigua es Canidae (Mammalia: Carnivora: Canidae) (Macdonald & Sillero-Zubiri, 2004). Esta familia se diversificó en América del Sur hace 3 millones de años, siendo uno de los grupos más diversos de carnívoros del continente (Macdonald & Sillero-Zubiri, 2004). La familia Canidae se compone, mundialmente, de 36 especies de las cuales 10 de ellas se distribuyen en América del Sur (Vieira & Port, 2007; Perini et al., 2010; de Moura Bubadué et al., 2016).

Entre los cánidos de América del Sur, el zorro de monte (*Cerdocyon thous*; Linnaeus, 1776) y el zorro de campo (*Lycalopex gymnocercus*; Fischer, 1814) tienen una gran similitud en el tamaño del cuerpo (Vieira & Port, 2007). *L. gymnocercus* puede presentar un peso entre 4 y 5,6 kg, y *C. thous* un peso entre 4,5 y 8,5 kg (Bossi et al., 2019). Ambas especies se consideran generalistas, se alimentan principalmente de pequeños vertebrados, insectos y frutas (Bossi et al., 2019) y se superponen en gran parte de su distribución geográfica (Lucherini, 2015; Lucherini, 2016; Di Bitetti et al., 2022). *C. thous* tiene un rango de distribución que se extiende desde el norte de Colombia y Venezuela, hacia el sur hasta gran parte del este de Brasil, Paraguay, norte de Argentina y Uruguay (Berta, 1982; Lucherini, 2015; Lucherini, 2016) (**Figura 1-A**). *L. gymnocercus* se encuentra en el este de Bolivia, oeste y centro de Paraguay, Uruguay, norte y centro de Argentina y sureste de Brasil (Lucherini & Luengos, 2008) (**Figura 1-B**). En cuanto a los ambientes que utilizan, *C. thous* ocupa una gran variedad de ambientes como pantanos, sabanas, matorrales y gran variedad de bosques (e.g., semicaducifolios, secos, atlántico) (Berta, 1982; Sillero-Zubiri et al., 2004). Por otra parte, *L. gymnocercus* prefiere hábitats abiertos y praderas, aunque también es común en matorrales secos y bosques abiertos (Sillero-Zubiri et al., 2004;

Lucherini & Luengos, 2008). Ambas especies de zorros están catalogadas como "Preocupación Menor" (LC, por su nombre en inglés "Least Concern") según la lista roja de la UICN (Lucherini, 2015; Lucherini, 2016).

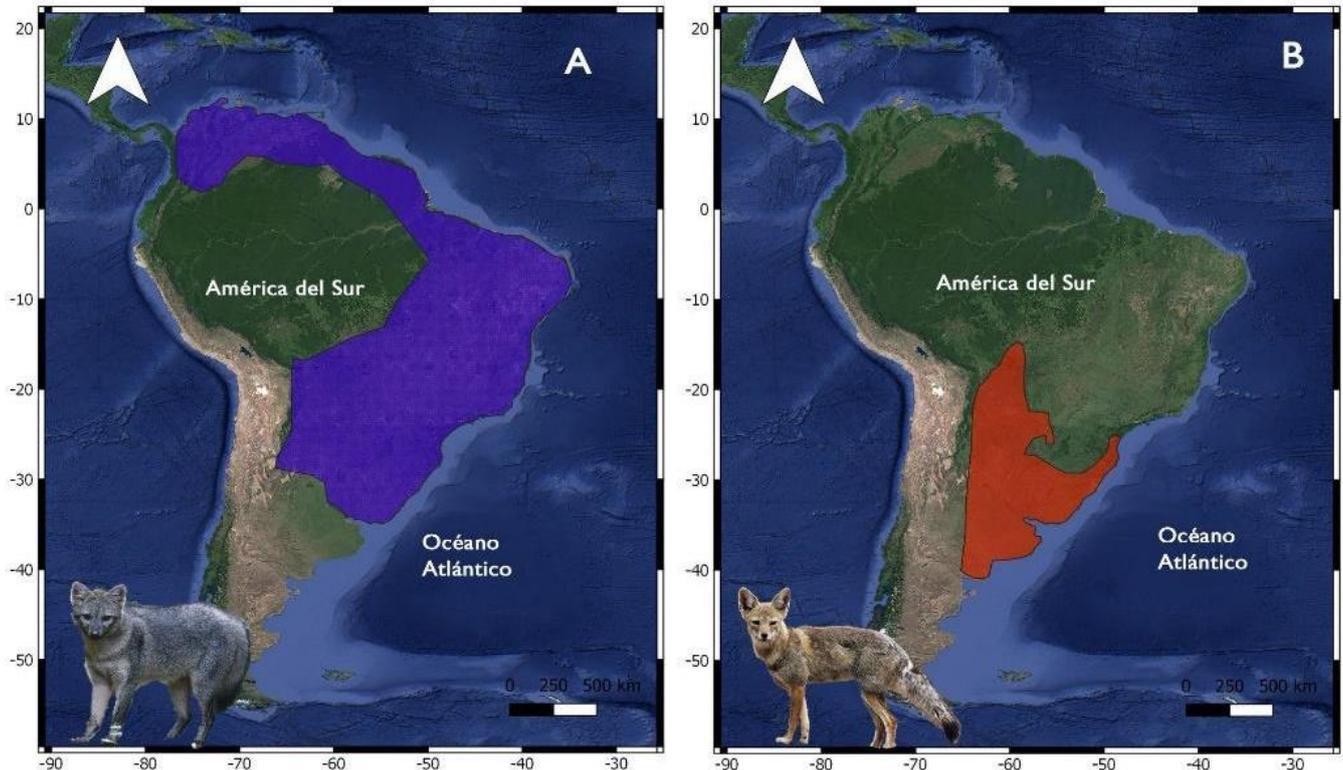


Figura 1- Mapa de distribución de *Cerdocyon thous* (A) y *Lycalopex gymnocercus* (B). Fuente de las distribuciones: Lucherini (2015) y Lucherini (2016), respectivamente.

La distribución de ambos cánidos comprende a Uruguay, un país incluido dentro de la provincia fitogeográfica pampeana (Cabrera & Willink, 1973). Más aún, este territorio presenta una clasificación geográfica por eco-regiones, que están definidas en base a las unidades morfoestructurales (Panario et al., 2011; Brazeiro, 2015). Estas delimitaciones también han sido utilizadas para la clasificación y mapeo de diferentes unidades de vegetación y de pastizales que se desarrollan en las distintas regiones de Uruguay (Brazeiro et al., 2012). Si bien los pastizales ocupan alrededor de 70% del territorio, también incluye varios tipos de bosques (e.g., ribereño, serrano, quebrada, costero) y sabanas arboladas (e.g., algarrobales, palmares, espinillares), cubriendo un 4,5% de su superficie (Brazeiro, 2015; Brazeiro, 2018). En Uruguay, *C. thous* se encuentra en bosques y sabanas arboladas, aunque puede también adentrarse en sitios más abiertos de pradera y pastizales (González & Martínez-Lanfranco, 2010); por otra parte, *L. gymnocercus* prefiere mayoritariamente ambientes abiertos de pradera, pastizales altos, pajonales, pero también puede adentrarse en bosques o matorrales (González & Martínez-Lanfranco, 2010).

Estudios previos sobre la coexistencia de estas dos especies en países cercanos como Brasil y Argentina (e.g., Vieira & Port, 2007; Faria-Corrêa et al., 2009; Di Bitetti et al., 2009, 2022) han reportado que ambas especies presentan diferentes preferencias en cuanto al uso del hábitat y el tiempo. En Uruguay, si bien ambas especies tienen una amplia distribución (Lucherini, 2015; Lucherini, 2016), hay escasos estudios (e.g., Turcatti, 2021; Cravino, 2022; González, 2022) sobre cómo interaccionan y coexisten en el territorio.

El estudio de la coexistencia de estas especies, es fundamental para alcanzar un mejor entendimiento de los patrones y procesos espacio-temporales en las comunidades ecológicas donde residen (Gordon, 2000). Este conocimiento no sólo es relevante para la ecología de estas especies, sino que también contribuye a abordar preguntas evolutivas y a enfrentar desafíos de conservación (Albanesi et al., 2016). Debido a esto, la presente tesina se centró en responder una pregunta principal: ¿cómo se comportan espacial y temporalmente estas dos especies de zorros en Uruguay?

Objetivo general

Caracterizar y analizar los patrones espacio-temporales de dos cánidos simpátricos, el zorro de monte *Cerdocyon thous* y el zorro de campo *Lycalopex gymnocercus*, en dos regiones de Uruguay.

Objetivos específicos

- 1) Determinar el uso del hábitat de las dos especies de zorros y estudiar potenciales solapamientos espaciales.
- 2) Caracterizar el patrón de actividad diario de las dos especies de zorro y evaluar los eventuales solapamientos temporales.
- 3) Definir la influencia del ciclo lunar en la actividad de las dos especies de zorros.

Hipótesis y predicciones

HIPÓTESIS	PREDICCIONES
H1) Las dos especies de zorro coexisten porque utilizan diferencialmente los ambientes y/o regiones disponibles.	P1) Se espera ver una disminución en la ocurrencia (i.e., porcentaje de eventos) de una de las especies de zorro, en los ambientes y/o regiones que la otra especie presente alta ocurrencia.
H2) Las dos especies de zorro coexisten porque presentan distintos patrones de actividad diaria.	P2) En sitios donde ambas especies estén presentes, el solapamiento temporal será bajo.
H3) El ciclo lunar y la iluminación de la luna determinará el patrón de actividad nocturno de una o ambas especies de zorros.	P3) En noches con mayor iluminación de luna, y en ciertos ciclos lunares (e.g., creciente gibosa, llena), la/s especie/s de zorro presentará/n picos de actividad.

Materiales y Métodos

Área de estudio

La presente tesina se llevó a cabo mediante el análisis de datos de cámaras trampa recolectados entre agosto de 2020 y agosto de 2021 en dos regiones de Uruguay (**Figura 2**).

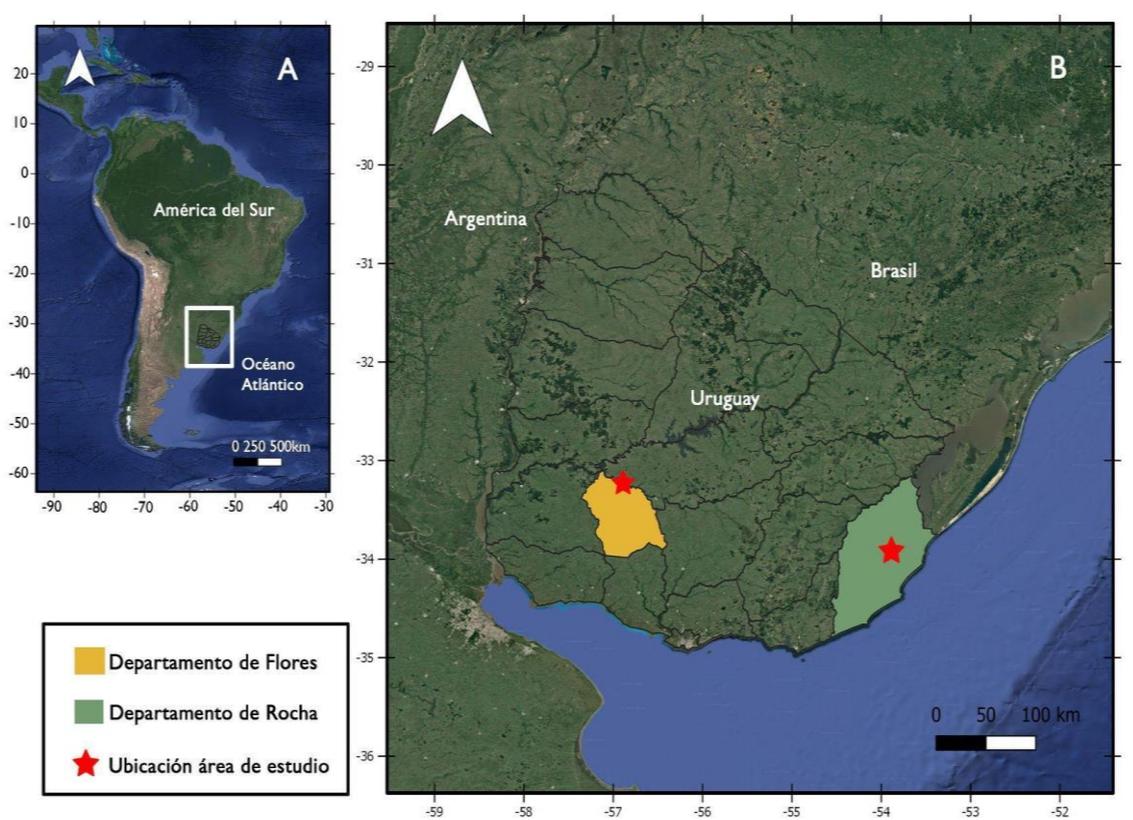


Figura 2- Ubicación del área de estudio a nivel continental (A) y a nivel país (B).

La primera área de estudio se ubica en el departamento de Flores (de aquí en más, dicha área de estudio es referida como "Flores") (**Figura 2B**), el cual se encuentra dentro de la ecorregión denominada "Escudo Cristalino" (Brazeiro, 2015). Dicha región se caracteriza por presentar lomadas suaves y valles ocasionalmente rocosos, cuyo uso de suelo predominante es el ganadero y el agrícola, y minoritariamente el forestal (Brazeiro, 2015). Puntualmente, el paisaje considerado se encuentra dominado por pastizales y bosques fluviales aledaños en menor medida (Brazeiro, 2015). Los pastizales presentan pendiente suave a moderada, de vegetación corta y relativamente rala, con árboles aislados, rodeados por vegetación herbácea más densa y alta (Cravino, 2022) (**Figura 3-A**). El bosque latifoliado de planicie vargedícola, mejor conocido como "bosque fluvial", se desarrolla en las planicies de inundación de cursos de agua y son periódicamente inundables por el desborde de ríos o arroyos (Brazeiro et al., 2012; Betancourt, 2021).

La segunda área de estudio está ubicada en el departamento de Rocha (de aquí en más, dicha área de estudio es referida como "Rocha") (**Figura 2B**). En este segundo sitio de estudio, el 85% del paisaje considerado se ubica dentro de la eco-región "Sierras del Este" (Brazeiro, 2015). Esta región se caracteriza por la presencia de colinas y serranías, cuyo uso del suelo dominante es el ganadero y forestal (Brazeiro, 2015). El restante 15% pertenece a la eco-región "Graven de la Laguna Merín", pero únicamente debido a una pequeña porción que ingresa en "Sierras del Este" (Brazeiro, 2015). Ésta se caracteriza por depresiones formadas por zonas de pastizales bajos e inundables, ocasionalmente de uso agrícola (Brazeiro, 2015). Puntualmente el paisaje considerado se encuentra dominado por bosque serrano, y pastizales aledaños en menor medida (**Figura 3-B**). El bosque latifoliado serrano rupícola de arenisca, conocido comúnmente como "bosque serrano", se destaca por ubicarse en paisajes con pendiente moderada a fuerte y una importante cantidad de rocas afloradas (Brazeiro, 2015; Betancourt, 2021). Fisonómicamente consiste en un pastizal con arbustos y árboles dispersos asociados a afloramientos rocosos, ocurriendo, también, en zonas inundables aledañas a cañadas (Cravino et al., *in prep*).

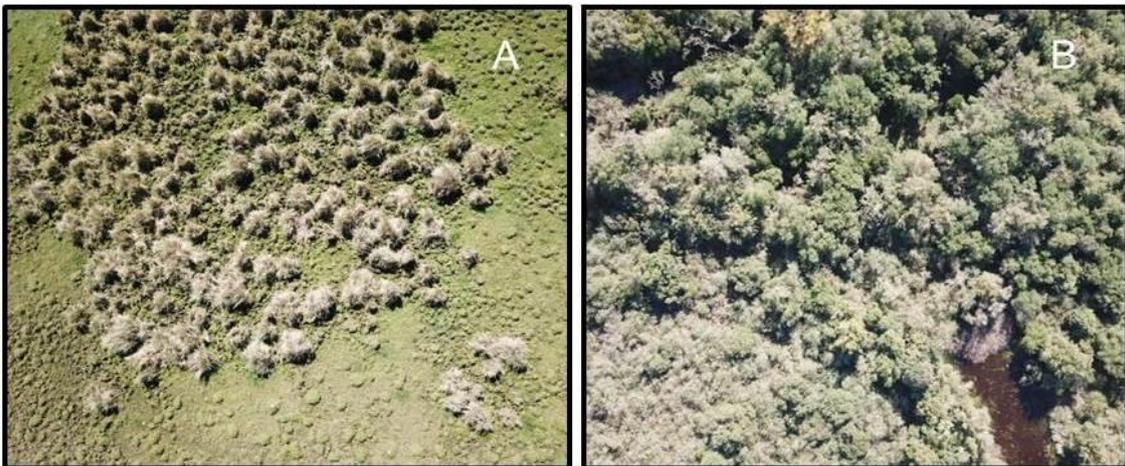


Figura 3- Ejemplos visuales de coberturas de ambientes dominantes en las regiones del departamento de Flores (A) y en el departamento de Rocha (B).

Diseño de muestreo

Entre los años 2020 y 2021 fueron instaladas cámaras trampa en el departamento de Flores por el Grupo Biodiversidad y Ecología de la Conservación (BEC), del Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales (IECA) de la Facultad de Ciencias (UdelaR), en el marco de la Tesis de Doctorado de la Dra. Alexandra Cravino. El objetivo de dicho muestreo fue evaluar los efectos de la forestación sobre los mamíferos terrestres de mediano y gran porte (ver Cravino, 2022). En el departamento de Rocha, las cámaras trampa fueron instaladas por la misma investigadora junto con el Grupo Interdisciplinario en el Estudio de las Relaciones

Humano Animales del Centro Universitario Regional Este (CURE-UdelaR) en el marco de un proyecto de monitoreo de poblaciones de jabalí *Sus scrofa*.

En total, fueron instaladas 22 estaciones de muestreo (**Figura 4**), cada una compuesta por una única cámara trampa (Stealth Cam G42NG, Stealth Cam ®, Irving, TX, EE. UU.). Los dispositivos permanecieron colocados durante un año, sin rotación en ambas áreas de estudio -i.e., Flores y Rocha-. Del total de las 22 estaciones de muestreo, en Flores, se establecieron ocho sitios (**Figura 4-A**) y, en Rocha, 14 (**Figura 4-B**). Dicha variación en el número de estaciones de muestreo dependió del tamaño de las áreas a ser cubiertas. El diseño de selección de las estaciones se realizó en base a un muestreo balanceado con ubicación aleatoria de las cámaras trampa, con un mínimo de separación entre sitios de 1 km. Dicha distancia se utilizó con el fin de establecer una independencia espacial entre las estaciones teniendo en cuenta el área de acción promedio de las especies (Juarez & Marinho-Filho, 2002; Maffei & Taber, 2003; Trovati et al., 2007). Como consecuencia del muestreo balanceado, los sitios se distribuyeron proporcionalmente a la superficie de los principales ambientes presentes en las áreas de estudio: los pastizales y los bosques (fluviales y serranos). Los dispositivos estuvieron activos las 24 horas del día, programados para tomar tres fotografías por activación, con intervalos de 15 segundos entre ráfagas. Para este muestreo no fueron empleados cebos atractivos.

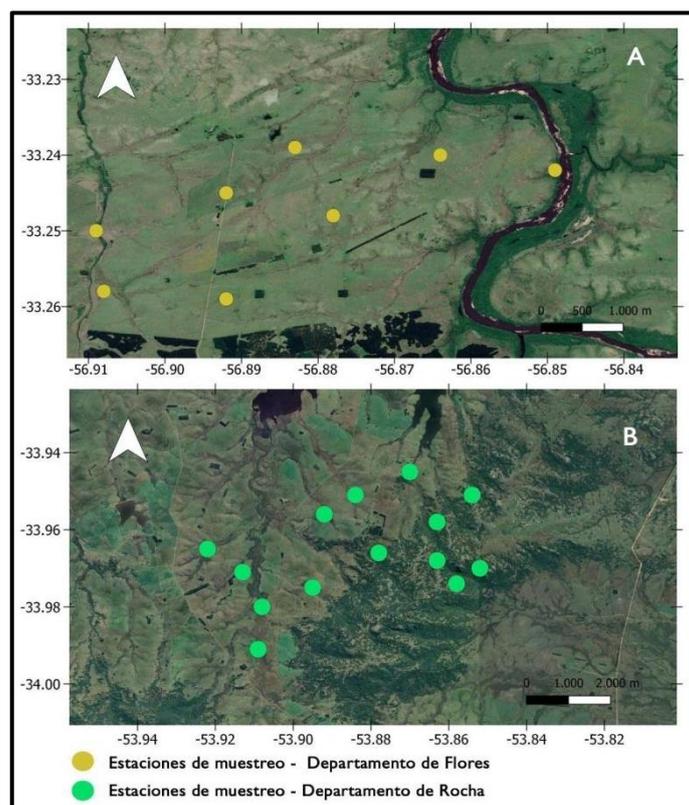


Figura 4- Ubicación de las estaciones de muestreo en Flores (A) y Rocha (B).

Análisis de datos

Procesamiento de datos

Todas las imágenes obtenidas fueron procesadas manualmente con la ayuda de software específicos (ver más abajo), sin reconocimiento automático de especies. Las imágenes de las especies objetivo, *C. thous* y *L. gymnocercus*, fueron determinadas y categorizadas en base a la identificación de caracteres morfológicos y fenotípicos que permiten reconocer y distinguir las especies en consideración (ver detalles en González & Martínez-Lanfranco 2010). El procesamiento de las imágenes se realizó con el software ExifPro 2.1 (Kowalski, 2013). Este programa permite colocar “etiquetas” a las fotografías (e.g., especie, cantidad de individuos, estación de muestreo) y cualquier información extra que se considere necesaria. Esta información, junto con los datos de la fecha y hora, queda guardada en los metadatos de las fotos pudiendo ser extraídos sucesivamente. Los eventos de captura de las especies objetivo se consideraron como independientes con una separación de al menos una hora entre cada captura (e.g., Cravino, 2022; Di Bitetti et al., 2022).

Eje espacial del nicho: uso del hábitat

Para la caracterización del uso del hábitat de ambas especies, se calculó, por un lado, la ocurrencia de cada especie por ambiente y, por el otro, se realizó un modelado de información en base a distintas variables. Se detallan en las secciones de abajo los pasos analíticos aplicados.

Ocurrencia

Se calculó el porcentaje de ocurrencia total por especie (i.e., número de eventos independientes de la especie en el ambiente, sobre el total de eventos independientes de la especie). También se calculó el porcentaje de ocurrencia de las especies por ambiente (i.e., número de eventos independientes totales de la especie en cada ambiente, sobre el total de eventos obtenidos de las dos especies en cada ambiente). Para esto se filtraron los datos por ambiente (i.e., bosque y pastizal), obtenidos en todas las estaciones de muestreo.

Covariables

Para cada área de estudio y estación de muestreo, se extrajeron ocho variables que podrían estar afectando uso del espacio y que han demostrado ser relevantes para el uso del hábitat de estas especies en estudios previos de ambas especies (e.g., García & Kittlein, 2005; Trovati et al., 2007; Di Bitetti et al., 2022). Las variables incluidas fueron: proporción de pastizal (de aquí en más: “Pastizal”), proporción de bosque (de aquí en más: “Bosque”), distancia mínima a cursos de agua (de aquí en más: “Agua”), distancia mínima a rutas (i.e.,

rutas pavimentadas) (de aquí en más: "Rutas"), índice de presas (de aquí en más: "Presas"), regiones (i.e. Rocha, Flores; de aquí en más: "Región"), distancia mínima a centros urbanos (de aquí en más: "Urbano") y presencia-ausencia de la otra especie presente (i.e. presencia ausencia de *L. gymnocercus*, presencia ausencia de *C. thous*; de aquí en más denominadas como "PALgym" y "PACthous", respectivamente). Éstas últimas dos variables resultan ser dicotómicas, donde "0" corresponde a ausencia y "1" a presencia.

Se contó con capas de usos del suelo de las correspondientes áreas de muestreo elaboradas por el Grupo Biodiversidad y Ecología de la Conservación y el Grupo Interdisciplinario para el Estudio de las Relaciones Humano-Animales. Las mismas fueron generadas a partir de la digitalización de imágenes satelitales a escala 1:5000 identificando los principales componentes ambientales (Cravino et al., 2022; Cravino et al., *in prep*). Para calcular la proporción de pastizal y bosque, se realizaron buffers de 500 m de radio en torno a las estaciones de muestreo, donde luego fueron extraídos los valores de superficie correspondientes (**Figura 5**). La selección del tamaño del buffer se realizó teniendo en cuenta el área de acción mínimo de ambas especies (entre 0,5 km² a 3 km²-5 km², aproximadamente) (Juarez & Marinho-Filho, 2002; Maffei & Taber, 2003; Trovati et al., 2007). Para las variables de distancia a centros urbanos, rutas y cursos de agua, se tuvieron en cuenta las capas disponibles dentro de los Geoservicios del Ministerio de Ambiente (Ministerio de Ambiente, 15 de enero 2023). Se realizaron, para éstas tres variables, los cálculos en base a la distancia más cercana a cada estación de muestreo (i.e., coordenadas geográficas de instalación de la cámara trampa). Todos los pasos vinculados al cálculo de áreas y medidas de distancias fueron realizados en el software QGIS (QGIS Development Team, 2020)

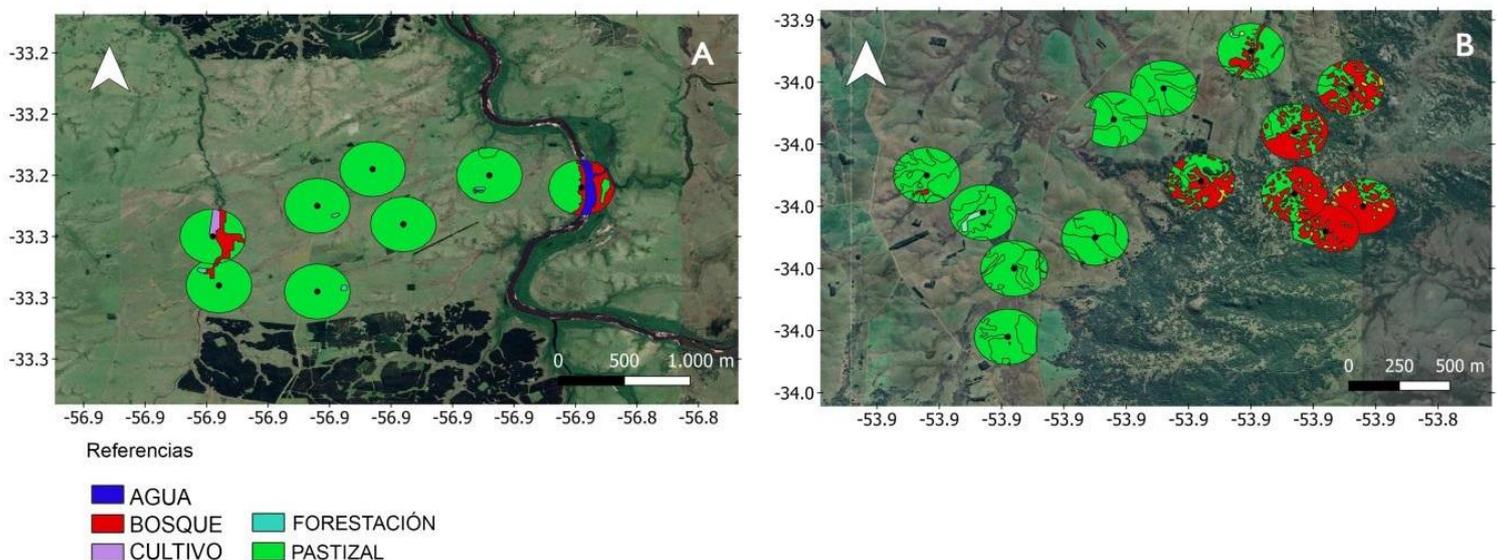


Figura 5- Estaciones de muestreo con buffers de 500 m y usos de suelo, en Flores (A) y Rocha (B).

Por último, la variable índice de presas se generó en base a la tasa de captura (eventos independientes de especies presa potencial sobre el esfuerzo de muestreo) de las mismas en cada estación de muestreo. Para esto, se sumó, por cada estación de muestreo, el total de todas las presas potenciales para ambas especies. Se realizó un filtro de potenciales presas de ambos zorros considerando sus dietas en base a estudios disponibles sobre su ecología trófica (e.g., Juárez & Marinho-Filho, 2002; Facure et al., 2003; Gatti et al., 2006). Luego se calculó la tasa de captura utilizando el total de presas potenciales y el esfuerzo de muestreo de cada estación. Para este índice se consideraron únicamente los eventos de captura independientes de especies de vertebrados de tamaño mediano y grande. Las especies consideradas como presas potenciales fueron: *Dasyopus novemcinctus*, *Dasyopus septemcinctus*, *Lepus europaeus*, *Conepatus chinga*, *Galictis cuja*, *Euphractus sexcinctus*, y aves en general sin distinción de especie.

Previo a la incorporación de variables en los modelos, se analizó la correlación entre las mismas, para evaluar cuán relacionadas están entre ellas y así poder descartar, si fuera necesario, según su grado de correlación. Para ello se realizó una matriz de correlación de Kendall (Kendall, 1938). Esta matriz arroja valores según el grado de correlación entre las variables incorporadas. Para este trabajo consideramos valores altos de correlación aquellos mayores a 0,7. A su vez, el grado de multicolinealidad (i.e. alta correlación entre dos o más variables independientes en un modelo) se analizó mediante el factor de inflación de la varianza o "VIF" (por sus siglas en inglés, *Variance Inflation Factor* (O'Brien, 2007). Esto permite descartar con mayor certeza aquellas variables altamente correlacionadas. Si se obtiene un VIF mayor a 10, en ambas variables independientes, indica la presencia de una alta multicolinealidad (Midi & Bagheri, 2010). Las correlaciones fueron analizadas con los paquetes corrplot (Wei et al., 2017) y car (Fox et al., 2012) en el software estadístico R (R Core Team, 2021).

Modelado del uso de hábitat de ambas especies

Se utilizaron modelos lineales generalizados (MLG), por especie de zorro, para evaluar cómo distintas variables podrían estar afectando el uso del espacio. Esto se realizó utilizando una distribución binomial negativa, que se ajustaba a los datos de las variables respuesta utilizadas (i.e., número de eventos independientes de *C. thous* y de *L. gymnocercus*). Para completar el diagnóstico de dicha distribución se utilizó el paquete MASS dentro del software R (Venables & Ripley, 2002).

La selección de modelos, para cada especie, se ejecutó teniendo en cuenta el criterio de información de Akaike corregido, el cual se considera más apropiado para muestras pequeñas (AICc; Burnham & Anderson, 2003). Para este trabajo, se tuvieron en

consideración todos los modelos obtenidos que cuenten con un delta (Δ) AICc < 2, que indica los modelos con mejor ajuste (Burnham & Anderson 2003). Para cada uno de los modelos obtenidos, se evaluaron los coeficientes, intervalos de confianza (IC al 95%) y p-valor de sus variables. Esto nos permite comprender la significancia de cada variable en conjunto con lo que se conoce de la especie, para poder discutir el que mejor se ajusta. Por último, para analizar la tendencia de las estimaciones de cada modelo obtenido, se graficaron los efectos de las variables involucradas en función de la variable respuesta. Para cumplir con dichos pasos analíticos, se aplicaron distintas funciones en el software R (R Core Team, 2021) utilizando los siguientes paquetes: corrplot (Wei et al., 2017), sjPlot (Lüdecke, 2023), stats (R Core Team, 2021), lme4 (Bates et al., 2009) y MuMIn (Barton & Barton, 2015).

Eje temporal del nicho: patrones temporales

Ciclo solar

Para clasificar el patrón de actividad diario de ambas especies, se categorizaron primariamente los eventos de captura independientes dentro de un rango de horario (i.e., crepúsculo, día, noche). Para cada rango horario, se tuvieron en cuenta los siguientes criterios: para el “día”, se consideró la franja desde la salida hasta la puesta del sol; para el “crepúsculo”, se clasificó la franja que se ubica una hora antes de la salida del sol, y una hora después de la puesta; para la “noche”, se utilizó el período que va desde el final del crepúsculo hasta el siguiente amanecer. Los horarios vinculados al amanecer y atardecer fueron obtenidos considerando la ubicación geográfica y la hora local de los muestreos con el paquete suncalc (Thieurmél & Elmarhraoui, 2022) en R (Core Team, 2021).

Para caracterizar a la especie según su patrón de actividad diario, se siguió el criterio establecido por Van Schaik & Griffiths (1996). Se utilizaron, entonces, las siguientes categorías: diurna, nocturna, crepuscular y catemeral. Esta clasificación está basada en establecer qué patrones presenta una especie en función del porcentaje de eventos independientes que ocurren en cada categoría (Van Schaik & Griffiths, 1996). Los autores definen como “diurna” aquella especie que presenta menos del 10% de los eventos durante la fase oscura, mientras que una especie con una actividad “nocturna” tendría más del 90% de los eventos en la fase oscura (Van Schaik & Griffiths, 1996). Para clasificar una especie como “catemeral”, sus registros deberían abarcar entre un 10% y un 90% en la fase nocturna (Van Schaik & Griffiths, 1996).

Una forma de categorizar los eventos independientes de las especies es con el “tiempo reloj” en períodos de 24 horas, pero la posición del sol que registra la misma “hora reloj”

cambia a lo largo del año (Nouvellet et al., 2012). Ya que este muestreo fue anual, se utilizó un método para convertir la “hora reloj” en otra variable que esté relacionada con el ciclo solar dadas las variaciones de largo del día a las latitudes del área de estudio (Vázquez et al., 2019). Esto se basa en considerar los horarios según la posición del sol (e.g., Nouvellet et al., 2012) donde "0" (cero) corresponde a la medianoche, " π " al medio día, " $\pi/2$ " a la salida del sol y " $3\pi/2$ " a la puesta del mismo. Se evaluó entonces, para cada especie, en cada ambiente (i.e., bosque y pastizal) y región (i.e., Rocha y Flores), su patrón de actividad diario.

El análisis del patrón de actividad se realizó a través de gráficas circulares, en conjunto con curvas de densidad de Kernel, las cuales permiten determinar la densidad de eventos según el ciclo solar (Ridout & Linkie, 2009). Para evaluar el patrón diario de actividad, se consideró que existieran al menos 10 registros independientes ($n > 10$) para las distintas subdivisiones a ser consideradas. Se evaluó estadísticamente si los patrones de actividad entre las especies, en cada región y ambiente, tenían o no diferencias significativas mediante la prueba de Mardia-Watson-Wheeler. Para realizar los diferentes análisis y gráficos se utilizaron los siguientes paquetes: circular (Agostinelli & Lund, 2017), activity (Rowcliffe, 2016), NPCirc (Oliveira et al., 2014) en el software R (R Core Team, 2021).

Por último, se realizaron gráficas de solapamiento temporal entre ambas especies, para cada ambiente (i.e., pastizal y bosque) y región (i.e., Flores y Rocha). Siguiendo el trabajo de Frey et al., (2017), se utilizó el coeficiente de solapamiento Dhat (Δ), que representa numéricamente la superposición temporal que presentan las especies entre sí. Este rango numérico va desde 0 (i.e., solapamiento nulo) a 1 (i.e., solapamiento completo). Para el cálculo del solapamiento, se utilizó el estimador Dhat 4 (Δ_4), que es el recomendado para cuando el número de registros es > 75 (Meredith & Ridout, 2017). Para el cálculo del solapamiento se analizaron únicamente las cámaras donde había presencia de ambas especies. Los solapamientos fueron analizados con el paquete overlap (Meredith & Ridout, 2017) en el software R (R Core Team, 2021).

Ciclo lunar

Se evaluó la actividad temporal de las especies respecto al ciclo lunar. Para evaluar esto, se realizaron análisis estadísticos y gráficas para ambas especies, comparándolas entre sí en cada región (i.e., Rocha, Flores) y ambiente (i.e., bosque y pastizal). El ciclo lunar fue convertido en radianes, donde " $\pi/2$ " se refiere al cuarto creciente, " π " a luna llena, " $3\pi/2$ " al cuarto menguante y "0" (cero) a la luna nueva. Para evaluar los patrones de actividad lunar, únicamente se tuvieron en cuenta los registros nocturnos de ambas especies en cada ambiente y región, y únicamente para sitios con un $n > 10$. Se realizaron gráficas de

densidad de Kernel en función del tiempo en el software R (R Core Team, 2021). Los paquetes utilizados para esto fueron los siguientes: `overlap` (Meredith & Ridout, 2017), `NPCirc` (Oliveira et al., 2014) y `suncalc` (Thieurmél & Elmarhraoui, 2022).

Para complementar el estudio, siguiendo el trabajo de Quispe-López y colaboradores (2022), se realizó una prueba de correlación de Spearman, con un intervalo de confianza del 95%, para analizar si existía una relación entre el porcentaje de luminosidad lunar, independiente de las fases lunares, y la actividad de cada especie. Los resultados indican diferentes medidas de asociación entre las dos variables, las cuales pueden asumir los siguientes valores: -1 (i.e., asociación negativa), 0 (i.e., no hay asociación) y 1 (i.e., asociación positiva). Para esto, se calculó el porcentaje de iluminación que presentaba la luna en un determinado tiempo con el paquete `lunar` (Lazaridis, 2022), para posteriormente realizar el test de Spearman con paquete `stats` del software R (R Core Team, 2021).

Resultados

Con un esfuerzo de muestreo de 7.597 noches/cámara, se obtuvieron un total de 646 eventos independientes de *C. thous* y *L. gymnocercus*. De dicho total, 42% corresponden a *C. thous* (n=270), mientras que el 58% corresponde a *L. gymnocercus* (n=376).

En relación con las dos regiones del país consideradas, en Flores (esfuerzo=2.837 noches/cámara) el mayor número de eventos independientes se obtuvo para *L. gymnocercus*, con un 92% de los mismos (n=309). En Rocha (esfuerzo=4.760 noches/cámara) la mayoría de los eventos fueron de *C. thous*, con un 78% (n= 242) (**Tabla 1**).

Tabla 1- Eventos independientes de ambas especies, seccionado por región y ambiente.

Regiones y ambientes	<i>C. thous</i> 	<i>L. gymnocercus</i> 	Eventos independientes totales (ambas especies)
Flores	28	309	337
Bosque	20	23	43
Pastizal	8	286	294
Rocha	242	67	309
Bosque	141	2	143
Pastizal	101	65	166
Total por especie	270	376	646

Eje espacial del nicho: uso del hábitat

Ocurrencia

L. gymnocercus presentó el 93% del porcentaje de ocurrencia de sus eventos independientes en el ambiente de pastizal (**n=351; Tabla 2**). Por el contrario, *C. thous*, presentó un mayor porcentaje de ocurrencia de sus eventos independientes en bosques, con el 60% (**n=161; Tabla 2**). En pastizal, el que fue más frecuente, considerando los eventos de ambas especies, fue *L. gymnocercus* con un 76% del total eventos en pastizal (**n=351; Tabla 3**), mientras que en el total de eventos en bosque, el más frecuente de ambas especies fue *C.thous* con un 86% (**n=161; Tabla 3**). Los eventos independientes, según región y en cada estación de muestreo, se detalla en el **Anexo-Tabla A1**.

Tabla 2- Porcentaje de ocurrencias y número eventos independientes por especie, entre paréntesis, para *C. thous* y *L. gymnocercus*, en cada ambiente.

Ambientes	<i>C. thous</i> 	<i>L. gymnocercus</i> 
Bosque	60% (161)	7% (25)
Pastizal	40% (109)	93% (351)
Eventos independientes totales	100% (270)	100% (376)

Tabla 3- Porcentaje de ocurrencias y número de eventos independientes por ambiente (entre paréntesis) para *C. thous* y *L. gymnocercus*.

Ambientes	<i>C. thous</i> 	<i>L. gymnocercus</i> 	Total de eventos independientes por ambiente
Bosque	86% (161)	14% (25)	100% (186)
Pastizal	24% (109)	76% (351)	100% (460)

Correlación de variables independientes

La matriz de correlación de datos arrojó valores menores a 0,7 para todas las variables, a excepción de las variables "Bosque" y "Pastizal" (Anexo 1-Tabla A2), con un valor de 0,77. Dichas variables, también presentaron alta multicolinealidad, con un "VIF" mayor a 10 (**Anexo-Tabla A3**). Se optó finalmente por eliminar una, incluyendo únicamente la variable "Bosque" para realizar los modelos.

Modelos lineales generalizados

Para *C. thous*, utilizando como variable respuesta el número de eventos independientes por estación de muestreo, se obtuvieron cuatro modelos con un $\Delta AICc < 2$ (**Tabla 4**). La variable "Agua" (correspondiente a la distancia al agua) fue la única que resultó tener un efecto negativo sobre la variable respuesta (Tabla 4). Las otras variables independientes que aparecieron en los modelos (i.e. "Urbano", "Presas", región "Rocha"), mostraron un efecto positivo sobre la variable respuesta (**Tabla 4**). En cuanto al conjunto de variables explicativas, los modelos resultaron con diferentes asociaciones. El conjunto de modelos obtenidos son los siguientes: #1 "Agua" con región "Rocha", #2 "Presas" con región "Rocha", #3 "Agua", "Urbano" y región "Rocha", #4 "Agua", "Presas" y región "Rocha" (**Tabla 4**). Los coeficientes, intervalos de confianza y p-valor de cada variable dentro de cada modelo se pueden visualizar en Anexo Tabla A4. Las variables significativas según los modelos resultaron ser: región "Rocha", "Agua" y "Presas" (**Anexo Tabla A4**). A su vez, se pueden observar las tendencias de dichas variables para cada modelo en el **Anexo Figura A1**.

Tabla 4- Modelos seleccionados con $\Delta AICc < 2$ y sus respectivas variables explicativas para *C. thous*. Referencias: Int: intersección. LogLik: función de log verosimilitud; AICc: valor del estimador de Akaike corregido. Δ : diferencia entre los valores de AICc.

#	(Int)	Agua	Rutas	Urbano	Bosque	Presas	Región Rocha	PALgym	logLik	AICc	Δ
1	0,533	-0,764					+		-67,193	144,7	0
2	0,967					0,808	+		-67,641	145,6	0,90
3	0,231	-0,585		0,251			+		-66,317	146,4	1,65
4	0,529	-0,569				0,503	+		-66,439	146,6	1,89

Para *L. gymnocercus*, utilizando como variable respuesta el número de eventos por sitio, se obtuvieron cinco modelos con un $\Delta AICc < 2$ (**Tabla 5**). En cuanto al conjunto de variables explicativas, los modelos resultaron con diferentes asociaciones. El conjunto de modelos obtenidos son los siguientes: #1 “Bosque”, región “Rocha” y “PACthous”, #2 “Rutas” y “Bosque”, #3 “Rutas”, “Bosque” y “PACthous”, #4 “Bosque”, “Presas”, región “Rocha” y “PACthous”, #5 “Bosque” y región “Rocha” (**Tabla 5**). La variable "Bosque" y región "Rocha", fueron las únicas que resultaron tener un efecto negativo sobre la variable respuesta (**Tabla 5**). Las otras variables independientes que aparecieron en los modelos (i.e. "Rutas", "Presas", "PACthous") resultaron tener un efecto positivo (**Tabla 5**). Los valores de estimación, intervalo de confianza y p-valor de cada modelo se pueden visualizar en Anexo Tabla A5. Las variables significativas según los modelos resultaron ser: región “Rocha”, “Bosque”, “Rutas” y “PACthous” (**Anexo Tabla A5**). A su vez, se pueden observar la tendencia de dichas variables para cada modelo en el **Anexo Figura A2**. En dicha figura se puede apreciar la tendencia de la variable dicotómica “PACthous”, donde se registran más eventos de *L.gymnocercus* en presencia de *C. thous* (**Anexo Figura A2**).

Tabla 5- Modelos seleccionados con $\Delta AICc < 2$ y sus respectivas variables explicativas para *L. gymnocercus*. Referencias: Int: intersección. LogLik: función de log verosimilitud; AICc: valor del estimador de Akaike corregido. Δ : diferencia entre los valores de AICc

#	(Int)	Agua	Rutas	Urbano	Bosque	Presas	Región Rocha	PACthous	logLik	AICc	Δ
1	2,264				-1,750		-	+	-62,494	138,7	0
2	1,616		0,911		-1,459				-64,667	139,7	0,95
3	1,018		1,088		-1,579			+	-63,090	139,9	1,19
4	2,064				-1,749	0,294	-	+	-61,397	140,4	1,66
5	FALT				-1,537		-		-65,099	140,6	1,81

Eje temporal del nicho: patrones temporales

Clasificación de actividad general de cada especie

A nivel general del estudio, ambas especies presentaron menos del 10% de sus eventos en el crepúsculo (*C. thous*=1%, n=4; *L. gymnocercus*=6%, n=22) y un porcentaje entre el 29 y el 43% en el día (*C. thous*= 43%, n=43; *L. gymnocercus* n=29%, n=109). Los eventos de ambas especies abarcaron entre un 10% y 90% en la fase nocturna (*C. thous*=56%, n=151; *L. gymnocercus*=65%, n=245), por lo que serían clasificadas como especies catemerales (**Tabla 6**).

Tabla 6- Porcentaje de eventos independientes con sus respectivos tamaños de muestra entre paréntesis para *C. thous* y *L. gymnocercus*, según los diferentes rangos horarios considerados.

	Crepúsculo	Día	Noche	Clasificación general de la especie
<i>C. thous</i> 	1% (4)	43% (115)	56% (151)	Catemeral
<i>L. gymnocercus</i> 	6% (22)	29% (109)	65% (245)	Catemeral

Ciclo solar: regiones

Para Flores, *C. thous* presentó similares eventos de captura en el día y en la noche (46%; n=13 y 50%; n=14, respectivamente). Por otro lado, para *L. gymnocercus*, se obtuvieron mayor cantidad de eventos nocturnos (64%; n=198) y, en menor medida, eventos diurnos (29%; n=90). En Rocha, *C. thous* presentó mayor cantidad de eventos en la noche (57%; n=137), pero aun así se observaron gran cantidad de registros en el día (42%; n=102). *L. gymnocercus*, en esta región, también presentó mayor cantidad de eventos en la noche (70%; n=47), seguido de menor cantidad de eventos en el día (28%; n=19) (**Tabla 7**).

Tabla 7- Porcentaje de registros independientes y su respectivo valor entre paréntesis para *C. thous* y *L. gymnocercus*, en la región de Flores y Rocha.

	<i>C. thous</i> 	<i>L. gymnocercus</i> 	Eventos independientes por región
Flores			
Crepúsculo	4% (1)	7% (21)	337
Día	46% (13)	29% (90)	
Noche	50% (14)	64% (198)	
Eventos independientes	28	309	
Rocha			
Crepúsculo	1% (3)	1% (1)	309
Día	42% (102)	28% (19)	
Noche	57% (137)	70% (47)	
Eventos independientes	242	67	

Para los patrones de actividad diarios a nivel regional, en Flores *C. thous* presentó actividad en el correr del día y la noche, con registros a lo largo de casi todo el ciclo solar. Aun así, su actividad está mayormente concentrada en el atardecer solar y después de éste (**Figura 6-A**). La mediana se ubicó pasado el atardecer y durante la noche. Para *L. gymnocercus*, se observó una mayor actividad después del atardecer y durante las primeras horas de la noche, aunque también presentó varios registros durante el amanecer y el día (**Figura 6-B**). La mediana resultó igual que para *C. thous* (**Figura 6-B**). Dentro de los patrones de actividad diarios en Rocha, *C. thous* se caracterizó por tener un patrón de actividad a lo largo de todo el ciclo solar, pero presentó una mayor actividad entre el período de la puesta y la salida del sol. La mediana de su actividad se observó entre el atardecer y la medianoche (**Figura 6-C**). Para *L. gymnocercus*, se observaron picos de gran actividad después del atardecer, y algunos eventos puntuales en la noche. La mediana de su actividad temporal se encontró más cercana a la puesta del sol (**Figura 6-D**).

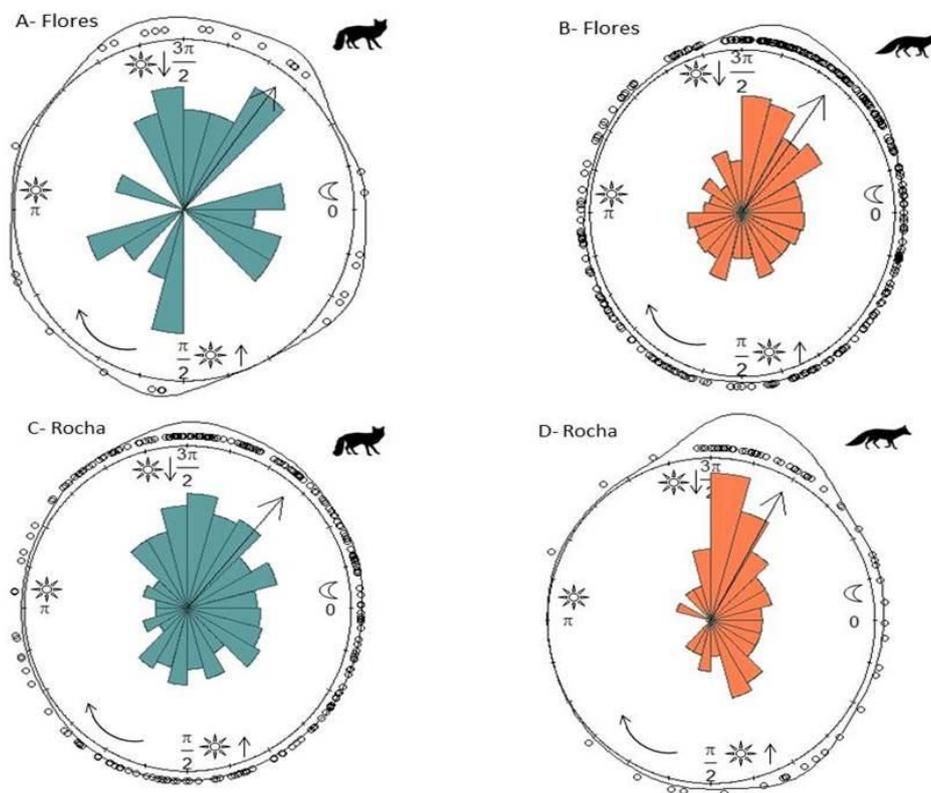


Figura 6- Patrones de actividad de **A)** *C. thous* (n=28) (azul) y **B)** *L. gymnocercus* (n=309) (naranja) en la región de Flores. Patrones de actividad de **C)** *C. thous* (n=242) (azul) y **D)** *L. gymnocercus* (n=67) (naranja) en la región de Rocha. Se representan con el ciclo circadiano solar, la curva de densidad de Kernel, la mediana (flecha recta) y el sentido de la hora solar (flecha curva). El número $\pi/2$ refiere la salida del sol, $3\pi/2$ a la puesta, 0 la medianoche y π al medio día.

Los patrones de actividad de ambas especies en Flores no fueron significativamente diferentes entre sí ($p > 0,05$). El coeficiente de solapamiento Dhat 4 fue de 0,83, indicando un mínimo desfase temporal en los picos de actividad en el atardecer y la noche (**Figura 7-A**). Los patrones de actividad de ambas especies en la región de Rocha fueron significativamente diferentes entre sí ($p < 0,05$). El coeficiente de solapamiento Dhat 4 fue de 0,71. Para este caso, se observó un menor solapamiento entre las especies al verificarse un pico de mayor actividad de *L. gymnocercus*, luego de la puesta de sol (**Figura 7-B**).

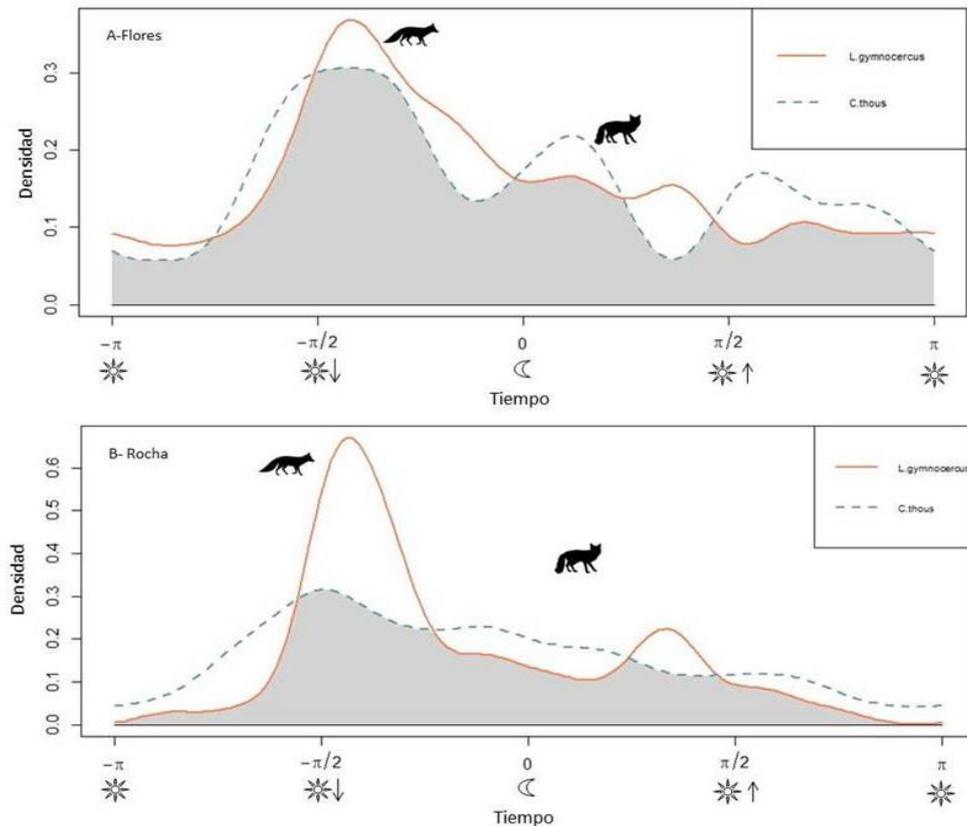


Figura 7- Solapamiento temporal de las curvas de densidad entre *C. thous* y *L. gymnocercus* en Flores **(A)** y en Rocha **(B)**. El número $\pi/2$ refiere la salida del sol, $-\pi/2$ a la puesta, 0 la medianoche y π al medio día.

Ciclo solar: ambientes

En el bosque, *C. thous* presentó un mayor porcentaje de eventos durante el día (61%, $n=99$), y una disminución de eventos durante la noche (36%, $n=58$), mientras que en el crepúsculo se obtuvieron escasos eventos (2%, $n=4$). En cuanto a *L. gymnocercus*, se obtuvieron nulos registros en el crepúsculo, mientras que el mayor porcentaje se presentó durante el día (84%, $n=21$). En cuanto al ambiente pastizal, *C. thous* presentó, contrariamente a su cantidad de eventos en bosque, mayores registros durante la noche (85%, $n=93$). Para *L. gymnocercus*, se obtuvo, en este ambiente, una mayor cantidad de

eventos durante la noche (69%, n=241) y, en menor medida, durante el día (25%, n=88) (**Tabla 8**).

Tabla 8- Porcentaje de registros independientes y su respectivo valor entre paréntesis para *C. thous* y *L. gymnocercus*, en los ambientes bosque y pastizal.

	<i>C. thous</i> 	<i>L. gymnocercus</i> 	Eventos independientes por ambiente
Bosque			
Crepúsculo	2% (4)	0% (0)	
Día	61% (99)	84% (21)	186
Noche	36% (58)	16% (4)	
Eventos independientes	161	25	
Pastizal			
Crepúsculo	0% (0)	6% (22)	
Día	15% (16)	25% (88)	460
Noche	85% (93)	69% (241)	
Eventos independientes	109	351	

En relación con los patrones de actividad diaria en el bosque, *C. thous* presentó eventos a lo largo de todo el ciclo solar, pero con picos más pronunciados luego del amanecer y antes del atardecer. La mediana de actividad se encuentra antes del atardecer (**Figura 8-A**). *L. gymnocercus* presentó mayor actividad en el día, con los picos más pronunciados luego del amanecer. La mediana de su actividad se encontró entre el amanecer y el mediodía (**Figura 8-B**). En el pastizal, los patrones de actividad de *C. thous* se concentraron mayoritariamente en la noche. La mediana de su actividad en este ambiente se encontró cerca de la medianoche (**Figura 8-C**). Para *L. gymnocercus*, se observó que su actividad en este ambiente está distribuida a lo largo de todo el ciclo solar, pero los picos de mayor actividad se dieron en la noche, luego del atardecer. La mediana de éste se concentró en la noche, pero más próximo pasado el atardecer (**Figura 8-D**).

Los patrones de actividad de ambas especies en bosque fueron significativamente diferentes entre sí ($p < 0,05$). El coeficiente de solapamiento Dhat 4 fue de 0,68. Se observó un desfase en los picos de actividad de ambas especies que se evidencia pasado el atardecer y en la noche. También se observó un bajo solapamiento después del amanecer, donde hay un mayor pico de actividad de *L. gymnocercus*. (**Figura 9-A**). Los patrones de actividad de ambas especies en el pastizal fueron significativamente diferentes entre sí ($p < 0,05$). Sin embargo, el coeficiente de solapamiento Dhat 4, entre la actividad de ambas especies en el pastizal, fue de 0,80. Se observó un gran solapamiento de la actividad en la noche, entre el atardecer y el amanecer, con un desfase de solapamiento en la medianoche, donde se presentó el pico de actividad para *C. thous* (**Figura 9-B**).

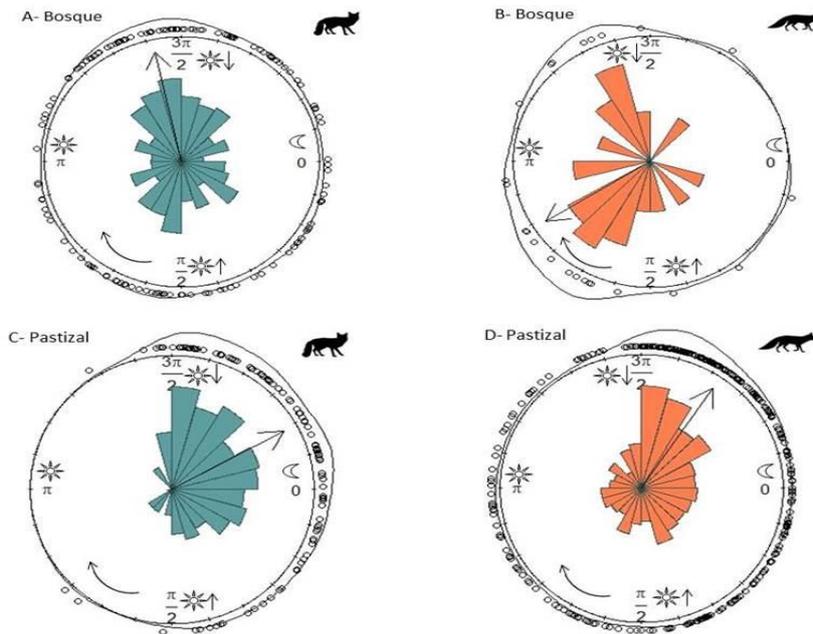


Figura 8- Patrones de actividad de **A)** *C. thous* (n=161) (azul) y **B)** *L. gymnocercus* (n=25) (naranja) en el ambiente bosque. Patrones de actividad de **C)** *C. thous* (n=109) (azul) y **D)** *L. gymnocercus* (n=351) (naranja) en el ambiente pastizal. Se representan con el ciclo circadiano solar, la curva de densidad de Kernel, la mediana (flecha recta) y el sentido de la hora solar (flecha curva). El número $\pi/2$ refiere la salida del sol, $3\pi/2$ a la puesta, 0 la medianoche y π al medio día.

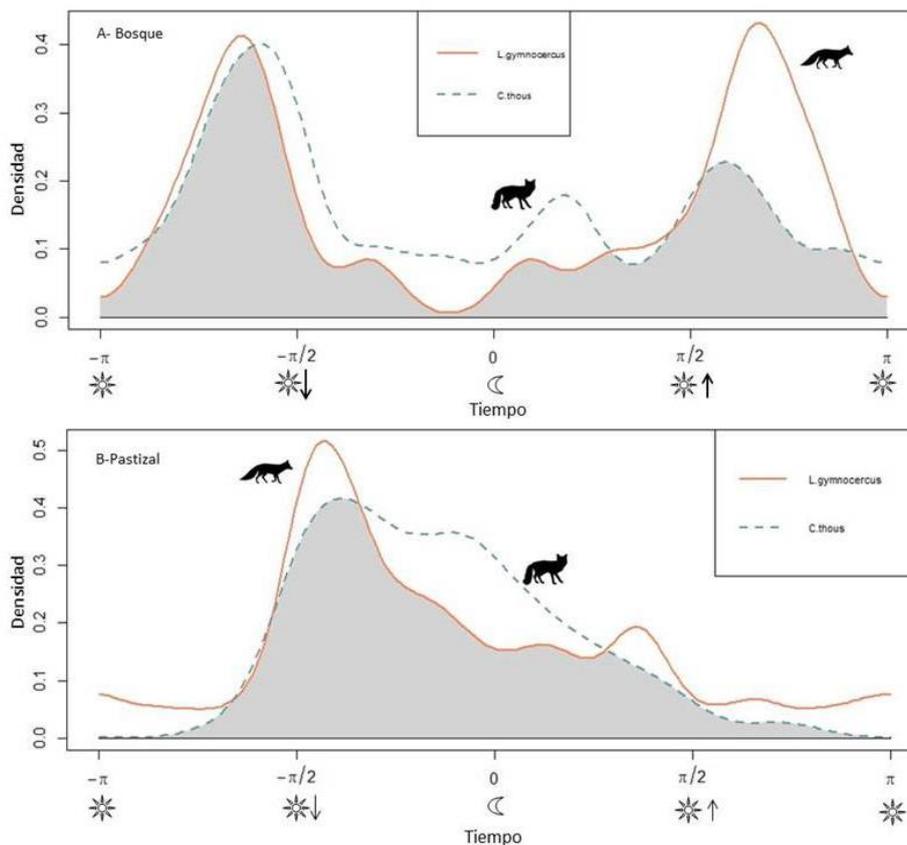


Figura 9- Solapamiento temporal de las curvas de densidad entre *C. thous* y *L. gymnocercus* en bosque **(A)** y en pastizal **(B)**. El número $\pi/2$ refiere la salida del sol, $-\pi/2$ a la puesta, 0 la medianoche y π al medio día.

Ciclo lunar: regiones

En Flores, *L. gymnocercus* no presentó grandes fluctuaciones de su actividad según el ciclo lunar (**Figura 10**). En cuanto a *C. thous*, se puede visualizar una mayor densidad de observaciones cuando la fase lunar está en cuarto menguante (i.e., $3\pi/2$) (**Figura 10**).

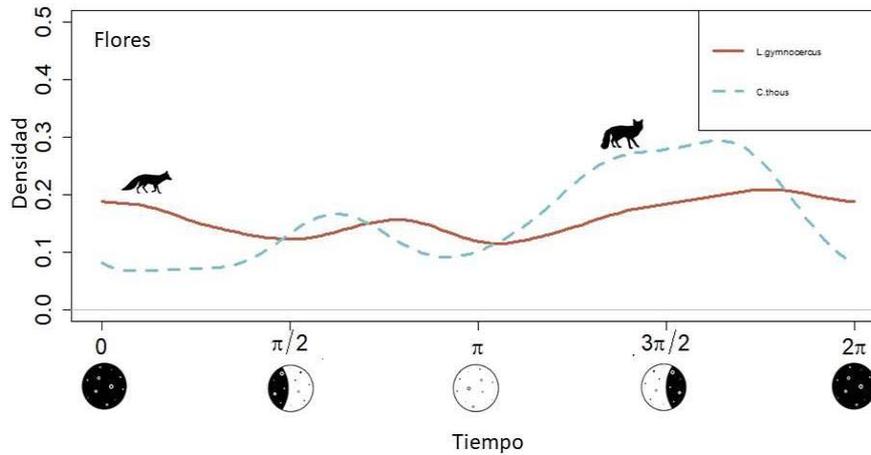


Figura 10- Actividad de *L. gymnocercus* (n=198) en rojo y *C. thous* (n=14) en azul, según el ciclo lunar en la región de Flores. El número $\pi/2$ se refiere al cuarto creciente, π a la luna llena, $3\pi/2$ al cuarto menguante y 2π luna nueva.

En Rocha, *L. gymnocercus* presentó una mayor cantidad de eventos de captura entre las fases lunares que corresponden entre el cuarto creciente y la luna llena (**Figura 11**). *C. thous* presentó una actividad con una distribución más uniforme en todas las fases lunares, sin grandes picos ni fluctuaciones marcadas (**Figura 11**). Sin embargo, se observó un leve aumento de la densidad entre el cuarto creciente y la luna llena (**Figura 11**).

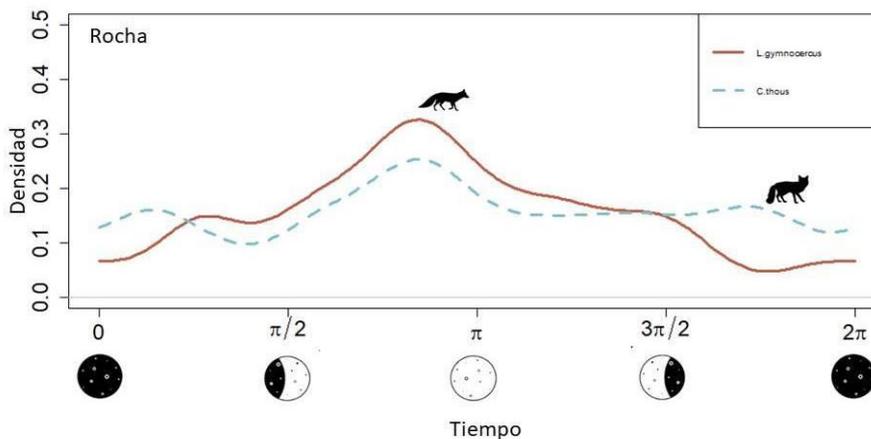


Figura 11- Actividad de *L. gymnocercus* (n=47) en rojo y *C. thous* (n=137) en azul, según el ciclo lunar en la región de Rocha. El número $\pi/2$ se refiere al cuarto creciente, π a la luna llena, $3\pi/2$ al cuarto menguante y 2π luna nueva.

En cuanto al test de correlación de la luminosidad lunar con la actividad nocturna para *L. gymnocercus*, tanto en Flores como en Rocha, no se encontró una asociación ya que los valores no fueron significativos ($p > 0,05$; $r_s \approx 0$) (**Tabla 10**). Para *C. thous*, en ambas

regiones, tampoco se encontró una asociación significativa de su actividad con la luminosidad lunar ($p > 0,05$; $r_s \approx 0$) (**Tabla 9**).

Tabla 9- Valores del Test de Spearman: relación de luminosidad lunar y la actividad nocturna para cada especie, en ambas regiones (Flores y Rocha).

Especie	Flores		Rocha	
	p-valor	rho	p-valor	rho
<i>L. gymnocercus</i> 	0,47	0,05	0,18	-0,19
<i>C. thous</i> 	0,82	-0,06	0,41	0,17

Ciclo lunar: ambientes

En cuanto a los ambientes, en pastizal, para *L. gymnocercus* se observó un patrón uniforme durante todas las fases lunares, sin grandes diferencias (**Figura 12**). Para *C. thous*, tampoco hubo grandes picos que marquen diferencias en la actividad en las diferentes fases lunares (**Figura 12**). Sí se pudo observar apenas un leve aumento de la densidad entre el primer cuarto creciente y la luna llena (**Figura 12**).

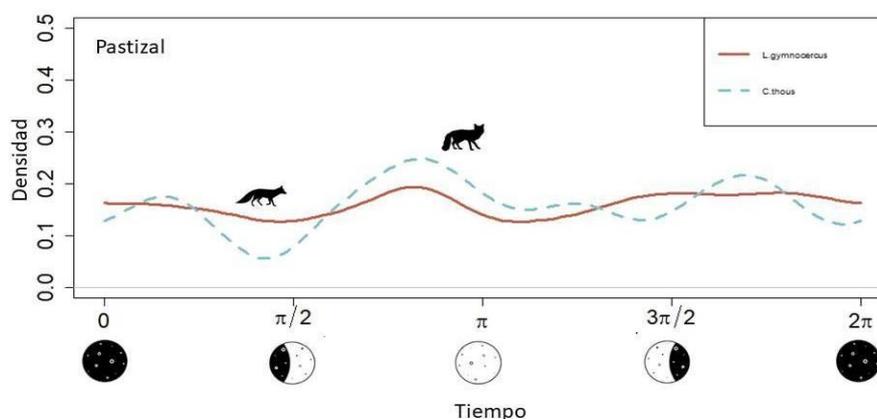


Figura 12- Actividad de *L. gymnocercus* (n=241) en rojo y *C. thous* (n=93) en azul, según el ciclo lunar en el ambiente pastizal. El número $\pi/2$ se refiere al cuarto creciente, π a la luna llena, $3\pi/2$ al cuarto menguante y 2π luna nueva.

Para bosque, solamente se analizó el patrón de actividad lunar para *C. thous*, ya que la cantidad de eventos nocturnos de *L. gymnocercus* en este ambiente (n=4) era menor al número de muestras necesarias para realizar el análisis. Para *C. thous*, en este ambiente, no se observaron grandes diferencias en cuanto a su patrón y la relación con las fases de la luna (**Figura 13**). Su actividad fue bastante uniforme a lo largo de todas las fases, con una leve actividad mayor entre el primer cuarto y el último cuarto (**Figura 13**).

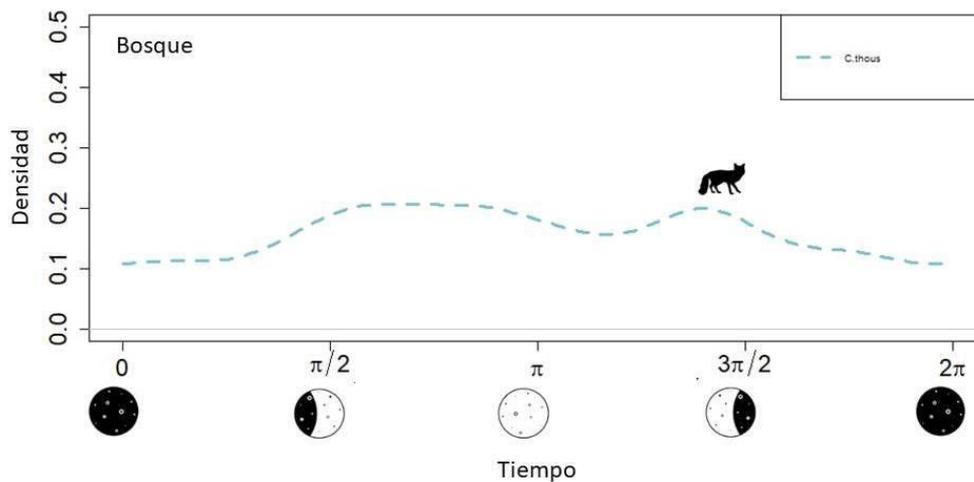


Figura 13- Actividad de *C. thous* (n=58) en azul, según el ciclo lunar en el ambiente bosque. El número $\pi/2$ se refiere al cuarto creciente, π a la luna llena, $3\pi/2$ al cuarto menguante y 2π luna nueva.

En pastizal, para *L. gymnocercus*, no se visualizó una correlación de su actividad con la luminosidad lunar ($p > 0,05$; $r_s \approx 0$) (**Tabla 10**). Para *C. thous*, tanto en pastizal como en bosque, no se observa tampoco ninguna asociación positiva ni negativa de su actividad con la luminosidad de la luna ($p > 0,05$; $r_s \approx 0$) (**Tabla 10**).

Tabla 10- Valores del Test de Spearman: relación de luminosidad lunar y la actividad nocturna para cada especie, en ambos ambientes.

Especie	Pastizal		Bosque	
	p-valor	rho	p-valor	rho
<i>L. gymnocercus</i> 	0,96	0,002	-	-
<i>C. thous</i> 	0,26	0,11	0,71	-0,04

Discusión

Este trabajo permitió un mayor acercamiento al uso del hábitat y los patrones de actividad de dos especies de zorros simpátricos en Uruguay, *L. gymnocercus* y *C. thous*. Evaluó la co-ocurrencia desde un punto de vista espacial y temporal (solar y lunar) entre ambas especies en las regiones en cuestión.

Eje espacial del nicho: uso del hábitat

La primera hipótesis planteada fue que las dos especies de zorros coexisten porque utilizan diferencialmente los ambientes y/o regiones disponibles. En base a los resultados mostrados, no puede ser confirmada. Esto se debe a que los datos recolectados no resultaron ser suficientes para reafirmar dicha hipótesis; igualmente, sí se observó una gran diferenciación entre las especies en el uso de los ambientes. Entonces, a partir de los resultados previamente presentados podría inferirse una preferencia de hábitat diferencial por parte de *C. thous* y *L. gymnocercus*. Se observó, coincidiendo con la predicción, un menor porcentaje de ocurrencia de una de las especies cuando la otra era captada con mayor proporción. Esto se evidenció tanto en las regiones (con un mayor número de eventos independientes de *L. gymnocercus* en Flores y de *C. thous* en Rocha) como en los ambientes (donde *L. gymnocercus* fue más frecuente en pastizales, mientras que *C. thous* lo fue en bosque). Sin embargo, ambas especies fueron registradas en las dos áreas de estudio y la diferenciación observada puede darse también ante una respuesta diferencial a algún factor no documentado en este estudio, como ser la dieta de las especies. Los potenciales factores operantes se discuten y presentan en los siguientes párrafos.

En líneas generales, la segregación espacial se ha visto también en otras especies de cánidos simpátricos, mecanismo que permite regular su coexistencia (Torretta et al., 2021). Por ejemplo, en una región de Italia, se registró la partición espacial entre el zorro rojo (*Vulpes vulpes*) y el chacal (*Canis aureus*) (Torretta et al., 2021). Allí se observó que la mayor parte de las áreas frecuentadas por el chacal coinciden con áreas menos frecuentadas por el zorro rojo. Los autores resaltan que esto podría ser una respuesta de evasión por parte del zorro rojo para reducir la competencia por las presas con el chacal, identificado como una especie dominante (Torretta et al., 2021). Este mecanismo de segregación en el eje espacial del nicho también ha sido observado en otras especies de cánidos. Por ejemplo, en lobos y coyotes, donde si bien ambas especies utilizan áreas de pastizales y estepa arbustiva, la intensidad del uso del hábitat por parte del coyote disminuye en áreas donde hay mayor proporción de lobos (Atwood & Gese, 2010). Esto podría representar una selección adaptativa de los recursos, alterando el uso del hábitat para evitar encuentros (Atwood & Gese, 2010). En un estudio de chacales simpátricos,

también se observó que el eje del nicho en el cual se encontraba mayor separación era en el del uso del hábitat (Loveridge & Macdonald, 2003).

La alta ocurrencia de *L. gymnocercus* en el departamento de Flores podría deberse en parte a que dicha región está dominada por pastizales (Brazeiro, 2015). Algunos estudios identifican que esta especie utiliza en mayor medida y preferentemente ambientes abiertos y praderas altas (Viera & Port, 2007; Lucherini & Luengos, 2008), como los pastizales, si bien también puede encontrarse en matorrales secos y bosques abiertos (Macdonald & Sillero-Zubiri, 2004). Estudios anteriores a este trabajo también muestran que, en diferentes regiones de América del Sur, *L. gymnocercus* mostró preferencia por hábitats más abiertos (Lucherini & Luengos, 2008; Di Bitetti et al., 2009; Faria-Correa et al., 2009). Por otro lado, la cantidad de eventos de *L. gymnocercus* en esta región también podría verse influenciada por los hábitos alimenticios de este cánido, no considerados directamente en este trabajo, asociados a la disponibilidad de presas. *L. gymnocercus* está catalogada como una especie generalista y omnívora (Macdonald & Sillero-Zubiri, 2004; Farias & Kittlein, 2007; Lucherini & Luengos, 2008; Bossi et al., 2019). Este cánido, en este tipo de ambiente, tiene preferencia por ciertas presas, como pueden ser insectos o pequeños mamíferos, los cuales predominan en los pastizales (García & Kittlein, 2005; Varela et al., 2008). Donde también habita una de sus presas más comunes, la liebre europea (*Lepus europaeus*) (García & Kittlein, 2005; Bossi et al., 2019; Bock, 2020).

La región de Flores, además, se caracteriza por el desarrollo de la ganadería extensiva y la agricultura (Brazeiro, 2015; Diaz et al., 2018). *L. gymnocercus* es una especie capaz de adaptarse a la alteración que provocan las actividades antrópicas (e.g., forestación, ganadería, agricultura) (Sillero-Zubiri et al., 2004), y por ende permanecer ocupando hábitats alterados a lo largo de su distribución (Novaro et al., 2004). En relación con la ganadería extensiva, en el trabajo de Farías y Kittlein (2008) se observó un gran consumo de carcasa de ganado como alimento. Los autores hipotetizan entonces, que esta disponibilidad de alimento podría favorecer la presencia de *L. gymnocercus* en ambientes ganaderos. Este tipo de comportamiento no solo ampliaría su oferta de dieta, sino también disminuiría el costo energético de tener que capturar presas vivas (Farías & Kittlein, 2008). Este tipo de ambientes abiertos ofrece, además, hábitat para reproducción pues se identificó que los pastizales fueron uno de los principales hábitats que seleccionó *L. gymnocercus* para fijar sus madrigueras y alojar a sus cachorros (Martinez, 2016). Este comportamiento está asociado a una mayor capacidad de la especie de realizar con facilidad cuevas en este ambiente (ver Santo Domingo, 2016).

En la región de Rocha, la especie que obtuvo mayor cantidad de eventos fue *C. thous*. Esta región se caracteriza por tener dominancia de bosque serrano y, en menor medida,

pastizales (Brazeiro, 2015; Diaz et al., 2018) con predominancia de uso ganadero y forestal (Brazeiro, 2015). Se considera a *C. thous* como uno de los cánidos con comportamientos más plásticos de la región neotropical pues, a lo largo de su distribución, ha sido registrado en ambientes tan variados como bosques, pastizales, sabanas arboladas (Trovati et al., 2007; Berta, 1982; Juarez & Marinho-Filho, 2002; Sillero-Zubiri et al., 2004). A pesar de dicha plasticidad, la mayor ocurrencia podría deberse a que, aunque presente en otros ambientes, esta especie prefiere utilizar bosques y bordes de bosques (Di Bitteti et al., 2009; Faria-Correa et al., 2009; Vieira & Port, 2007), los cuales predominan en el paisaje de Rocha (Brazeiro, 2015; Diaz et al., 2018). Dentro de los factores no evaluados en el presente trabajo, la mayor ocurrencia en esta región podría también estar vinculada a su dieta y morfología (Rocha et al., 2008; Zurano et al., 2017). En relación con la morfología, aunque ambas especies tengan aspecto similar, presentan características únicas que pueden apuntar a adaptaciones a ambientes diferentes (Di Bitteti et al., 2009). Por ejemplo, *C. thous* presenta hocico, patas y orejas relativamente más cortas que *L. gymnocercus*, y éstas podrían representar características anatómicas de especies que viven preferentemente en el bosque (Berta, 1982; Lucherini & Luengos, 2008; Di Bitteti et al., 2009).

La utilización de modelos y criterios de información puede ser una herramienta muy útil para intentar comprender cómo las especies utilizan el hábitat y qué variables pueden influir en sus patrones de uso. Sin embargo, se debe considerar al momento de discutir que el uso del hábitat de las especies puede estar influenciado por una variedad de factores que no siempre se consideran en los modelos (e.g., interacciones bióticas y abióticas, así como actividades humanas). Los resultados mostraron la existencia de modelos equivalentes, cada uno con un conjunto diferente de variables independientes que pueden explicar el uso del hábitat por parte de *C. thous* y *L. gymnocercus*.

Se identificaron varias variables y diferentes combinaciones que se relacionaron con el uso del hábitat por parte de *C. thous*. Estos modelos incluyeron las variables: "Presas", región "Rocha", "Urbano" y "Agua". La variable independiente que apareció en todos los modelos fue la variable de región "Rocha". Ésta se relacionó con un efecto positivo en todos los modelos, lo cual tiene sentido si se observa que fue donde *C. thous* presentó mayor cantidad de eventos. En cuanto a la variable "Presas" mostró una relación positiva con el uso del hábitat de *C. thous*, y esta relación se ve que a mayor cantidad de eventos de esta especie, más alto el índice de las posibles presas. Esto sugiere que la disponibilidad de presas puede ser un factor importante que influye en la selección de hábitat por parte de esta especie de zorro. La dieta de este cánido se basa en la ingesta de ítems de origen animal y de origen vegetal (Facure et al., 2003; Rocha et al., 2008). Los estudios de Maffei

& Taber (2003), Bossi y colaboradores (2019), de Almeida Jacomo colaboradores (2004) y Pedó y colaboradores (2006), han encontrado diferentes patrones en la dieta de *C. thous*. Estos estudios sugieren una cierta flexibilidad en sus hábitos alimentarios. Aun así, parte de las presas más comúnmente halladas en la dieta de esta especie (e.g., Facure et al., 2003; Juarez & Marinho-Filho, 2002) coinciden con las presas potenciales identificadas en este trabajo (e.g., *Dasytus* sp, *Lepus europaeus*, aves). También es de considerar, a la hora de interpretar los resultados, que la presencia de pequeños mamíferos no se tuvo en cuenta en la construcción de la variable independiente, lo que podría sesgar los resultados, ya que *C. thous* presentaría un consumo alto de roedores (e.g., Facure et al., 2003; Pedó et al., 2006). En ese caso se podría plantear la hipótesis de que *C. thous* esté recurriendo con mayor frecuencia a mamíferos pequeños en regiones subtropicales (como Uruguay), debido a una demanda más intensa de alimentos energéticos en áreas con temperaturas más frescas (Viera & Port, 2007). Por otro lado, la variable “Urbano”, referida a distancias a urbanizaciones, se asoció positivamente con el uso del hábitat: cuanto mayor distancia a centros urbanos, mayor cantidad de eventos de *C. thous*. Esto sugiere que la especie evita lugares cercanos a centros urbanos. Tanto *C. thous* como *L. gymnocercus* son especies que enfrentan una alta presión de caza (Berta, 1982; Lucherini & Luengos, 2008), y también consideran a los seres humanos como una amenaza potencial de depredación (Carreira et al., 2020). En un estudio de Cervantes y colaboradores (2023) detectaron que el zorro rojo (*Vulpes vulpes*) también se vio afectado negativamente por la urbanización en términos de ocupación. Otro estudio también registró que *V. vulpes*, debido a la intensa persecución por parte de los humanos, probablemente evitó la colonización de áreas próximas a poblaciones urbanas (Vuorisalo et al., 2014). La variable “Agua” mostró una relación negativa con la variable respuesta. Si se observa la tendencia de las variables, se visualiza que a menor distancia de cursos de agua, se obtuvo mayores eventos de *C. thous*. Dicha tendencia se puede relacionar con los resultados obtenidos por Di Bitetti y colaboradores (2022), donde se observó una mayor proporción de esta especie en zonas de humedales.

En los modelos obtenidos para *L. gymnocercus*, se identificaron cinco diferentes combinaciones que se relacionaron con el uso del hábitat. Estos modelos incluyeron las variables: “Rutas”, región “Rocha”, “Bosque”, “Presas”, “PACthous”. La variable que apareció en todos los modelos fue la proporción de bosque, con un efecto negativo sobre la especie. Esto sugiere que a medida que la proporción de bosque aumenta, el uso del hábitat por parte de *L. gymnocercus* disminuye, mientras que la situación opuesta se da con el incremento de pastizal. Como mencionamos anteriormente, la preferencia por los ambientes de pastizal (Viera & Port, 2007; Lucherini & Luengos, 2008), puede estar altamente influenciada por la disponibilidad de alimento y refugio para su reproducción. Esto

concuera con estudios recientes donde se ha documentado una alta probabilidad de ocurrencia en ambientes de pastizal por parte de esta especie (Di Bitetti et al., 2022). A su vez, la variable que presentó tener un efecto positivo sobre el uso del hábitat de esta especie fue la presencia de *C. thous*. Según la tendencia de las variables estudiadas, se observó que a mayor cantidad de eventos de *L. gymnocercus*, se encontraba la presencia de *C. thous*. Esto puede estar relacionado en cómo se midió la variable, ya que al ser una variable dicotómica, únicamente se toman los datos de presencia sin evaluar la cantidad de eventos de los mismos. Es decir, si bien en espacios donde *L. gymnocercus* tuvo alta cantidad de eventos haya estado presente *C. thous*, esta especie puede presentar escasos eventos. En cuanto a la variable "Rutas", los resultados indican que esta especie es más frecuente en sitios alejados a las rutas pavimentadas. En contraste con nuestros resultados obtenidos, Vieira y Port (2003) encontraron muestras fecales de *L. gymnocercus* cercanas a caminos de tierra, indicando su presencia en zonas próximas a estos elementos del paisaje. Esto podría indicar que utilicen caminos de tierra o internos, los cuales no fueron incluidos en la variable independiente mencionada. En una investigación adicional de Benson y colaboradores (2015), analizaron diferentes especies de cánidos y se observaron que estos animales tienen la capacidad de utilizar las ventajas que ofrecen las carreteras, al mismo tiempo que reducen el riesgo de mortalidad ocasionado por la presencia humana. Son necesarios estudios que se focalicen en la interacción de esta especie con las rutas y en las proximidades de estas.

Para concluir, se puede inferir que uno de los factores que puede ser considerado para que ambas especies coexistan, es que utilizan diferencialmente el espacio. Los mecanismos estabilizadores son fundamentales para mantener un equilibrio en los ecosistemas y evitar la dominancia de una especie sobre las demás (Chesson, 2000). Estos mecanismos se pueden observar en la forma en que las especies en este caso utilizan diferencialmente su hábitat. Esta división de recursos y preferencia por diferentes ambientes podría sugerir que estas especies están utilizando estos mecanismos para evitar una competencia directa por los mismos recursos. Al utilizar ambientes distintos, cada especie puede encontrar lo que necesita sin una presión competitiva excesiva. Sin embargo, para una comprensión más completa de esta dinámica, es necesario investigar y considerar otros factores, como la dieta de ambos zorros, la disponibilidad específica de presas y las interacciones con otras especies del entorno. Además, se podría incluir la realización de análisis más detallados a microescala para evaluar las preferencias por diferentes suelos y posibles diferencias en las estrategias reproductivas que podrían influir en la diferenciación espacial y en la coexistencia de estas especies.

Eje temporal del nicho: patrones temporales

Los resultados de este trabajo no apoyan la hipótesis de que las especies coexisten porque presentan distintos patrones de actividad temporal. La predicción sobre un bajo solapamiento temporal cuando las especies coexisten no se ha podido corroborar en base a los resultados obtenidos. Si bien se observaron diferencias en los patrones entre las especies (i.e. picos de actividad en diferentes horarios) los valores de solapamiento temporal se mantuvieron elevados. La partición temporal del tiempo en otras especies de zorros simpátricos, (e.g., *Lycalopex griseus* y *Lycalopex culpaeus*), tampoco ha sido catalogada como fundamental para su coexistencia, como sí lo han sido sus diferencias en hábitos alimenticios o de forrajeo (Johnson & Franklin, 1994).

Ciclo solar

La clasificación de ambas especies de zorros como catemerales coincide con resultados de otros autores para las mismas especies en Argentina (Di Bitteti y colaboradores, 2009; Albanesi y colaboradores, 2016), en Brasil (de Almeida Jácomo y colaboradores, 2004) y en Uruguay (González, 2022; Cravino, 2022). En otros trabajos se ha clasificado a las especies como mayoritariamente nocturnas (ver Berta, 1982; Maffei & Taber, 2003; Viera & Port, 2007; Faria-Correa et al., 2009; Turcatti, 2021), pero también con picos de actividad después del anochecer y antes del amanecer (Macdonald & Courtney, 1996). Los resultados de la presente tesina ponen en evidencia el mismo patrón de actividad general para ambas especies de zorros en estudios donde también se encuentran en simpatria.

En la región de Rocha se identificó un pico de actividad en el atardecer, para *L. gymnocercus*. En dicho horario se observó el menor solapamiento temporal entre la actividad de las especies. Esto podría indicar que, en Rocha, donde la presencia de *C. thous* fue más frecuente, *L. gymnocercus* concentra su actividad evitando potenciales solapamientos. Por el contrario, en Flores, la actividad se distribuye a lo largo de todo el ciclo solar, y no tan agrupados como en Rocha. Dada la menor cantidad de capturas de *C. thous*, la segregación temporal no parece ser una estrategia necesaria de evitación entre ambas especies. Estos resultados, se inclinan a la existencia de una modificación temporal entre las especies vinculada a la frecuencia de aparición de estas en áreas de coexistencia.

Es decir, cuando una especie está en mayor proporción, la otra modificará su patrón para evitar encuentros. Para reducir una potencial competencia, pueden estar activas al mismo tiempo, pero explorando diferentes áreas (Torretta et al., 2021). Las especies catemerales pueden tener comportamientos más flexibles. Esto va a depender de diversos factores como: la disponibilidad de alimento, temperatura, estructura del hábitat, época del año, entre otros (Torretta et al., 2021). Esta flexibilidad en el comportamiento podría explicar el

alto solapamiento en ambas áreas, indicando que las especies pueden coexistir temporalmente con las pequeñas segregaciones observadas

C. thous es una especie que mayoritariamente caza sola, pero puede verse comúnmente en parejas (Berta, 1982; Sillero-Zubiri et al., 2004; Maffei & Taber, 2003); esto podría ser un factor que influya en la partición temporal de *L. gymnocercus*, el cual suele forrajear de forma solitaria (Lucherini & Luengos, 2008). Otro factor puede ser que *L. gymnocercus* posee un menor tamaño corporal (entre 4 y 5,6 kg), mientras que *C. thous* puede presentar un peso entre los 4,5 y 8,5 kg (Sillero-Zubiri et al., 2004; Bossi et al., 2019). Existen registros de competencia entre especies de cánidos donde la dominancia se da por el tamaño del cuerpo (e.g., coyotes *Canis latrans* y zorros rojos *Vulpes vulpes*) (Johnson & Franklin, 1994), donde las que presentan tamaños más grandes influyen en las de menor tamaño, ejerciendo, por ende, una dominancia (Atwood y Gese, 2010).

El uso productivo que presenta cada región (Brazeiro, 2015; Diaz et al., 2018), también podría influenciar los patrones de actividad de ambas especies. En el trabajo de Luengos (2009) se observó que *L. gymnocercus* presentó flexibilidad en su patrón temporal, siendo más nocturno en áreas con mayor actividad antrópica y más diurno en áreas donde había menor densidad humana. Dichos hallazgos coinciden también con lo mencionado por Loveridge y Macdonald (2003), los cuales identifican, en los cánidos, una gran flexibilidad en sus comportamientos, siendo enteramente nocturnos cuando se encuentran en áreas de mayor densidad humana.

Para *L. gymnocercus* se observa una notoria diferencia en su patrón de actividad para los sitios de bosque, donde los eventos se concentran mayoritariamente en el día; mientras que en el pastizal se concentran mayoritariamente en la noche, estos resultados coinciden con un estudio reciente realizado en Uruguay (Cravino, 2022). De igual forma ocurre en *C. thous*, siendo más nocturno en pastizales pero activo a lo largo de todo el ciclo solar en bosques, lo cual también fue observado por Cravino (2022). Uno de los factores que puede estar determinando este patrón de las especies en dichos ambientes puede ser la disponibilidad de presas silvestres. Ambas especies presentaron una mayor actividad durante la noche en el pastizal, ambiente donde están presentes varios ítems principales de la dieta de ambos zorros (i.e., pequeños roedores o liebres; Pedó et al., 2006 Viera & Port, 2007; Varela et al., 2008; Lobato Abreu et al., 2010). Otro factor que puede estar afectando los patrones de actividad en los ambientes analizados es la cobertura vegetal. Los bosques, al poseer mayor cobertura vegetal, poseen mayores opciones de refugio, sea así para ocultarse de depredadores o de la potencial presencia humana (Fardell et al., 2021). La adaptación de las especies hacia hábitos nocturnos para minimizar el contacto con humanos, puede ser un factor clave para su supervivencia (Bennie et al., 2014). Se ha

documentado que las especies de mamíferos cambian sus patrones diarios a más nocturnos en áreas con actividad humana (Mendes et al., 2019). Tanto *C. thous* como *L. gymnocercus* son especies con elevada presión de caza (Berta, 1982; Lucherini & Luengos, 2008), y los humanos también son percibidos como un riesgo de depredación (Carreira et al., 2020). Por ejemplo, se observó que *L. gymnocercus*, en una zona productiva de Argentina, altera su patrón hacia uno más nocturno, en sitios con alta presión de cazadores (Santo Domingo y colaboradores, 2021). Si bien se dio un alto solapamiento de ambas especies, tanto en bosque como en pastizal, se podría deducir que *L. gymnocercus* es la especie que más modifica su patrón. Estos hallazgos coinciden con un estudio de Di Bitetti y colaboradores (2009), los cuales identifican la actividad de *L. gymnocercus* como mayoritariamente nocturna, en ausencia de *C. thous*, pero diurna en simpatria con la misma. No así coincidiendo con un estudio más reciente de Di Bitetti y colaboradores (2022), donde se observó que *L. gymnocercus* no alteró su patrón de actividad diario con la presencia de *C. thous*.

Para comprender mejor qué factores podrían estar afectando el uso del tiempo por parte de estas especies, como también entre las mismas, se propone, a futuro, completar un modelado en el cual se puedan incluir variables independientes que incluyan el efecto de los factores externos previamente mencionados. Como vimos, uno de los factores que afecta significativamente el patrón de las especies es la presencia humana y la presión que se da por la caza. En próximas investigaciones podría implementarse un estudio con el objetivo de comparar zonas con distinta densidad humana e intensidad de caza, para caracterizar cómo se altera potencialmente el patrón de las especies.

Ciclo lunar

Si bien hubo pequeñas variaciones en los patrones de actividad, no se encontraron evidencias significativas que demuestren que la iluminación o el ciclo lunar afecten el patrón de actividad nocturno de las especies. Si bien se sabe que la actividad de muchos mamíferos nocturnos puede variar según el ciclo lunar (Lucherini, 2009; Prugh & Golden, 2014; Botts et al., 2020), y que la actividad y éxito de caza de los depredadores nocturnos puede aumentar cuanto mayor es la iluminación lunar (Linley et al., 2020), en los resultados no se encontró ninguna relación significativa para las especies, ni por región y/o ambiente.

En Flores, *L. gymnocercus* mostró un patrón bastante uniforme, sin fluctuaciones a lo largo de todo el ciclo lunar; sin embargo *C. thous* presentó un mayor pico de actividad en el cuarto menguante. Estos resultados coinciden con los vistos por Faria-Correa y colaboradores (2009), quienes registraron una mayor actividad de esta especie en dicha etapa del ciclo lunar. En Rocha, región dominada por áreas de dosel cerrado, ambas

especies presentaron una mayor actividad en luna llena. En el estudio de Cravino (2022), se encontró que *L. gymnocercus* y *C. thous* tuvieron mayor actividad en la luna llena en bosque, pero no se encontraron tendencias vinculadas a la luna en el pastizal, coincidiendo así con los resultados obtenidos para este ambiente en este trabajo. Nuestros resultados también coinciden con los encontrados por Albanesi y colaboradores (2016), donde se observó que las fases lunares tampoco influyeron en la actividad nocturna de *L. gymnocercus* ni de *C. thous*.

Destacamos la importancia de cubrir al menos un ciclo lunar completo en los ambientes bajo consideración durante los muestreos en campo, de forma tal de poder realizar análisis de esta índole, si bien no se encontró un efecto significativo en ninguna de las especies.

Conclusiones y consideraciones finales

A partir de lo relevado en este trabajo se pueden desprender distintas consideraciones finales. De forma sintética se resumen los principales hallazgos de esta tesina:

- Se puede inferir que la coexistencia de las especies en estas regiones puede estar determinada principalmente por un uso diferencial y preferencial del hábitat. Aun así, estos datos no son suficientes para inferir una coexistencia estricta que sea desencadenada por dicho factor, y otras variables deben ser incorporadas para análisis más profundos.
- Aunque ambas especies registraron actividad a lo largo de todo el ciclo solar, sí se encontraron diferencias en sus patrones temporales cuando éstos se analizaron por ambiente (i.e., bosque y pastizal).
- La partición o segregación en el tiempo no parece ser un factor importante en la coexistencia de ambas especies, aunque se registró una segregación parcial en los picos de actividad de *L. gymnocercus* cuando *C. thous* se encontró presente con mayor frecuencia.
- La mayor capacidad de *L. gymnocercus* para cambiar temporalmente su actividad de un ambiente a otro, podría ser uno de los factores que permite la gran distribución en simpatria que presentan dichas especies.
- Ni las etapas del ciclo lunar ni el porcentaje de iluminación de la luna, mostraron evidencias significativas de afectar el patrón de actividad nocturno de las especies de zorros.
- Estudios abarcando períodos más largos de tiempo y mayor parte del territorio nacional son necesarios para seguir comprendiendo la ecología de ambas especies.

Dentro de las posibles líneas de investigación o proyectos que pueden desprenderse a partir de este trabajo, se destacan tres:

- 1) Este estudio se basó en un diseño de muestreo balanceado por ambiente, pero en dos regiones puntuales de Uruguay, con un limitado número de unidades de muestreo y con objetivos distintos a los aquí evaluados. La presente tesina resultó ser una forma de optimizar la información que las cámaras captaron por fuera de los objetivos originales (i.e., datos *bycatch*). A futuro, se propone completar un diseño a una escala mayor, intentando sumar otras regiones del país y contemplando la incorporación de ambientes no incluidos en esta tesina así como de réplicas de los ambientes incluidos. Ello superaría una de las limitaciones de este trabajo, referida al análisis de una única localidad dominada por pastizales y una única localidad

dominada por bosques, de forma tal de eliminar el ruido provocado por el potencial efecto de la localidad al incorporar la mayor diversidad posible en otros factores ambientales operantes. A pesar de la pequeña superficie del país, números tipos de bosques y pastizales han sido identificados (Brazeiro et al., 2020; Lezama et al., 2006), y su rol como hábitats de diversas especies aún no ha sido analizado en su totalidad.

- 2) También se podrían considerar, a futuro, distintos buffers de diferentes tamaños (e.g., 1000m, 2000m) para poder comprender si existe un efecto de las variables extraídas a otras escalas espaciales. A su vez, se podría complementar el estudio evaluando en un único conjunto lo temporal, lo espacial y la dieta de las especies, incluyendo así la diversidad y frecuencia de plantas comestibles en la región. Como también se podrían considerar la inclusión de pequeños mamíferos que, según la literatura mencionada, abarcan gran parte de la dieta de ambas especies. Otro factor a tener en cuenta para posibles estudios de dichas especies es poder vincular sus patrones y uso del hábitat, comparando entre zonas con alta presencia humana e impactos productivos y zonas protegidas.
- 3) Se puede implementar un análisis de evasión-atracción (Niedballa y colaboradores, 2019). Para ello, se debería comparar los intervalos de tiempo que ocurre el evento de captura entre especies, analizando los datos de manera espacialmente explícita cámara a cámara. También, se propone incorporar modelos de ocupación y detección de las especies. Estos modelos, permiten considerar que una especie puede no ser detectada en un sitio de muestreo incluso cuando está presente (MacKenzie & Royle, 2005).

Evaluar parte de la ecología de estas especies en nuestra región, contribuye a aumentar el conocimiento, y así comparar sus similitudes o diferencias con otras regiones que ya se han estudiado. Poder generar más información, nos puede permitir desarrollar planes de conservación para estas especies que están distribuidas en todo el territorio.

Referencias bibliográficas

- Agostinelli, C. & Lund, U. (2017). R package 'circular': Circular Statistics (version 0.4-95). URL <https://cran.r-project.org/web/packages/circular/circular.pdf>
- Albanesi, S. A., Jayat, J. P. & Brown, A. D. (2016). Patrones de actividad de mamíferos de medio y gran porte en el pedemonte de yungas del noroeste argentino. *Mastozoología Neotropical*, 23(2), 335-358.
- Arispe, R., Venegas, C., & Rumiz, D. (2008). Abundancia y patrones de actividad del mapache (*Procyon cancrivorus*) en un bosque chiquitano de Bolivia. *Mastozoología neotropical*, 15(2), 323-333.
- Arroyave, M. D. P., Gómez, C., Gutiérrez, M. E., Múnera, D. P., Zapata, P. A., Vergara, I. C., ... & Ramos, K. C. (2006). Impactos de las carreteras sobre la fauna silvestre y sus principales medidas de manejo. *Revista eia*, (5), 45-57.
- Atwood, T. C., & Gese, E. M. (2010). Importance of resource selection and social behavior to partitioning of hostile space by sympatric canids. *Journal of Mammalogy*, 91(2), 490-499.
- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. (2006) *Ecology: from Individuals to Ecosystems*. Blackwell Science Ltd, USA.
- Barton, K., & Barton, M. K. (2015). Package 'mumin'. Version, 1(18), 439.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R. H. B., Singmann, H., ... & Grothendieck, G. (2009). Package 'lme4'. URL <http://lme4.r-forge.r-project.org>.
- Benson, J. F., Mahoney, P. J., & Patterson, B. R. (2015). Spatiotemporal variation in selection of roads influences mortality risk for canids in an unprotected landscape. *Oikos*, 124(12), 1664-1673.
- Bennie, J. J., Duffy, J. P., Inger, R., & Gaston, K. J. (2014). Biogeography of time partitioning in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(38), 13727-13732.
- Berta, A. (1982). *Cerdocyon thous*. *Mammalian species*, (186), 1-4.
- Betancourt Rial, A. (2021.). *Evaluación del riesgo de los principales ecosistemas boscosos de Uruguay*. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias. Universidad de la República, Montevideo, Uruguay. 98pp.
- Bhatt, U., Singh Adhikari, B., Habib, B., & Lyngdoh, S. (2021). Temporal interactions and moon illumination effect on mammals in a tropical semievergreen forest of Manas National Park, Assam, India. *Biotropica*, 53(3), 831-845.
- Birochio, D. (2008). *Ecología trófica de *Lycalopex gymnocercus* en la región pampeana: un acercamiento inferencial al uso de los recursos*. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Sur.
- Block, W. M., & Brennan, L. A. (1993). The habitat concept in ornithology: theory and applications. *Current ornithology: volume 11*, 35-91.
- Brazeiro, A., Panario, D., Soutullo, A., Gutierrez, O., Segura, A., & Mai, P. (2012). Clasificación y delimitación de las eco-regiones de Uruguay. Informe Técnico.

Convenio MGAP/PPR – Facultad de Ciencias/Vida Silvestre/ Sociedad Zoológica del Uruguay/CIEDUR. 40p.

- Brazeiro, A. (2015). Eco-regiones de Uruguay: Biodiversidad, presiones y conservación. Aportes a la Estrategia Nacional de Biodiversidad. Facultad de Ciencias, Vida Silvestre Uruguay, CIEDUR, Sociedad Zoológica del Uruguay, Montevideo, Uruguay. 122pp.
- Brazeiro, A. (Ed.). (2018). Recientes avances en investigación para la gestión y conservación del bosque nativo de Uruguay. Facultad de Ciencias, MGAP, BMEL. Montevideo. 101pp.
- Brazeiro, A., Betancourt, A., & Haretche, F. (2020). Bosques nativos de Uruguay: distribución, diversidad y propuesta de clasificación. *Plantae*, 3, 18-33.
- Britton, N. F. (1989). Aggregation and the competitive exclusion principle. *Journal of Theoretical Biology*, 136(1), 57-66.
- Bock, A. (2020). *Lepus europaeus* (Lagomorpha: Leporidae). *Mammalian Species*, 52(997), 125-142.
- Bossi, M. A. S., Migliorini, R. P., Santos, T. G., & Kasper, C. B. (2019). Comparative trophic ecology of two sympatric canids in the Brazilian Pampa. *Journal of Zoology*, 307(3), 215-222
- Botts, R. T., Eppert, A. A., Wiegman, T. J., Blankenship, S. R., Rodriguez, A., Wagner, A. P., ... & Mooring, M. S. (2020). Does moonlight increase predation risk for elusive mammals in Costa Rica? *Tropical Conservation Science*, 13, 1940082920952405.
- Bowen, W. D. (1982). Home range and spatial organization of coyotes in Jasper National Park, Alberta. *The Journal of Wildlife Management*, 201-216.
- Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2003). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach* (488 pp.). Springer-Verlag, New York, EEUU.
- Burnham, K. P., Anderson, D. R., & Huyvaert, K. P. (2011). AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral ecology and sociobiology*, 65, 23-35.
- Cabrera, A. L., & Willink, A. (1973). *Biogeografía de América latina*, (13), 1-117. Washington DC: Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico.
- Carreira, D. C., Brodie, J. F., Mendes, C. P., Ferraz, K. M. P. M. B., & Galetti, M. (2020) A question of size and fear: Competition and predation risk perception among frugivores and predators. *J. Mammal.* 101 , 648–657.
- Carothers, J. H., & Jaksić, F. M. (1984). Time as a niche difference: the role of interference competition. *Oikos*, 403-406.
- Cervantes, A. M., Schooley, R. L., Lehrer, E. W., Gallo, T., Allen, M. L., Fidino, M., & Magle, S. B. (2023). Carnivore coexistence in Chicago: niche partitioning of coyotes and red foxes. *Urban Ecosystems*, 1-15.
- Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2003). *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.

- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 31(1), 343-366.
- Cravino, A. (2022) Mamíferos en paisajes forestados de Uruguay: diversidad, uso de hábitat y patrones de actividad. Tesis de doctorado. Montevideo: Udelar. FC - PEDECIBA.
- Coitiño, H., Montenegro, F., & Guerrero, J. C. (2018). Uruguay y el impacto de las carreteras: contexto y perspectivas a futuro. Bager, A. *Infraestructura viária & biodiversidade: métodos e diagnósticos*. Lavras: UFLA, 244-269
- Davies, T., Meiri, S., Barraclough, T. G., & Gittleman, J. L. (2007). Species co-existence and character divergence across carnivores. *Ecology Letters*, 10(2), 146-152.
- Díaz, I., Ceroni Acosta, M. B., López Orrego, G., & Achkar, M. (2018). Análisis espacio-temporal de la intensificación agraria y su incidencia en la productividad primaria neta: propuesta metodológica para Uruguay 2000-2011. *M+ A Revista Electrónica de Medio Ambiente*, 19 (1), 24-40.
- Di Bitetti, M. S., Di Blanco, Y. E., Pereira, J. A., Paviolo, A., & Pérez, I. J. (2009). Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) and pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *Journal of Mammalogy*, 90(2), 479-490.
- Di Bitetti, M. S., De Angelo, C. D., Di Blanco, Y. E., & Paviolo, A. (2010). Niche partitioning and species coexistence in a Neotropical felid assemblage. *Acta Oecologica*, 36(4), 403-412.
- Di Bitetti, M. S., Iezzi, M. E., Cruz, P., Cirignoli, S., Varela, D., & De Angelo, C. (2022). Enemies or good neighbors? No indication of spatial or temporal avoidance between two sympatric South American canids. *Journal of Zoology*, 317(3), 170-184.
- de Almeida Jácomo, A. T., Silveira, L., & Diniz-Filho, J. A. F. (2004). Niche separation between the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*), the crab-eating fox (*Dusicyon thous*) and the hoary fox (*Dusicyon vetulus*) in central Brazil. *Journal of Zoology*, 262(1), 99-106.
- de Moura Bubadué, J., Cáceres, N., dos Santos Carvalho, R., & Meloro, C. (2016). Ecogeographical variation in skull shape of South-American canids: abiotic or biotic processes?. *Evolutionary Biology*, 43, 145-159
- Facure, K. G., Giaretta, A. A., & Monteiro-Filho, E. L. A. (2003). Food habits of the crab-eating-fox, *Cerdocyon thous*, in an altitudinal forest of the Mantiqueira Range, southeastern Brazil. *Mammalia*, 67(4), 503-512.
- Fardell, L. L., Nano, C. E., Pavey, C. R., & Dickman, C. R. (2021). Small prey animal habitat use in landscapes of fear: Effects of predator presence and human activity along an urban disturbance gradient. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 750094.
- Farias, A. A., & Kittlein, M. J. (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.
- Faria-Corrêa, M., Balbuena, R. A., Vieira, E. M., & de Freitas, T. R. (2009). Activity, habitat use, density, and reproductive biology of the crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and

- comparison with the pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*) in a Restinga area in the southern Brazilian Atlantic Forest. *Mammalian biology*, 74, 220-229.
- Fischer, G. (1814). *Zoognosia tabulis synopticis illustrata. Volumen Tertium. Nicolas Sergeidis Vsevolozsky. Mosquae. XXIV:1–732.*
- Frey, S., Fisher, J. T., Burton, A. C., & Volpe, J. P. (2017). Investigating animal activity patterns and temporal niche partitioning using camera-trap data: Challenges and opportunities. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 3(3), 123-132.
- Fox, J., Weisberg, S., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., Ellison, S., ... & Monette, G. (2012). Package 'car'. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 16.
- Gatti, A., Bianchi, R., Rosa, C. R. X., & Mendes, S. L. (2006). Diet of two sympatric carnivores, *Cerdocyon thous* and *Procyon cancrivorus*, in a restinga area of Espírito Santo State, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 22(2), 227-230.
- García, V. B., & Kittlein, M. J. (2005). Diet, habitat use, and relative abundance of pampas fox (*Pseudalopex gymnocercus*) in northern Patagonia, Argentina. *Mammalian Biology*, 70(4), 218-226.
- Gómez, H., Wallace, R. B., Ayala, G., & Tejada, R. (2005). Dry season activity periods of some Amazonian mammals. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40(2), 91-95.
- González, E.M., & Martínez-Lanfranco, J.A. (2010) *Mamíferos de Uruguay: Guía de campo e introducción a su estudio y conservación.* Montevideo, Uruguay, 464 pp
- González-Varo, J. P., Laffitte, J. M. F., Guitián, J., López-Bao, J. V., & Suárez-Esteban, A. (2015). Frugivoría y dispersión de semillas por mamíferos carnívoros: rasgos funcionales. *Ecosistemas*, 24(3), 43-50.
- González, J. (2022). Efectos del ganado sobre el ensamble de mamíferos de mediano y gran porte en bosques del Uruguay: diversidad, uso de hábitat y actividad. Tesis de grado. Montevideo: Udelar. FC.
- Gordon, C. E. (2000). La coexistencia de especies. *Revista chilena de historia natural*, 73(1), 175-198.
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415– 427
- Ikeda, T., Uchida, K., Matsuura, Y., et al. (2016) Seasonal and Diel Activity Patterns of Eight Sympatric Mammals in Northern Japan Revealed by an Intensive Camera-Trap Survey. *PLoS One* 11 , e0163602.
- Johnson, W. E., & Franklin, W. L. (1994). Spatial resource partitioning by sympatric grey fox (*Dusicyon griseus*) and culpeo fox (*Dusicyon culpaeus*) in southern Chile. *Canadian Journal of Zoology*, 72(10), 1788-1793.
- Juarez, K. M., & Marinho-Filho, J. (2002). Diet, habitat use, and home ranges of sympatric canids in central Brazil. *Journal of Mammalogy*, 83(4), 925-933.
- Kasper, C. B., Peters, F. B., Christoff, A. U., & de Freitas, T. R. O. (2016). Trophic relationships of sympatric small carnivores in fragmented landscapes of southern Brazil: niche overlap and potential for competition. *Mammalia*, 80(2), 143-152.

- Kendall, M. G. (1938). A new measure of rank correlation. *Biometrika*, 30(1/2), 81-93.
- Kronfeld-Schor, N., & Dayan, T. (2003). Partitioning of time as an ecological resource. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 34(1), 153-181.
- Kowalski, M. (2013). Exifpro 2.1. California, US.
- Lazaridis, E. (2022) R package: 'Lunar': Calculate Lunar Phase & Distance, Seasons and Related Environmental Factors. (version 0.2-1) URL <https://cran.r-project.org/web/packages/lunar/lunar.pdf>
- Letten, A. D., Ke, P. J., & Fukami, T. (2017). Linking modern coexistence theory and contemporary niche theory. *Ecological Monographs*, 87(2), 161-177.
- Lezama, F., Altesor, A., León, R. J., & Paruelo, J. M. (2006). Heterogeneidad de la vegetación en pastizales naturales de la región basáltica de Uruguay. *Ecología austral*, 16(2), 167-182.
- Linnaeus, C. (1766). *Systema naturae*, Twelfth ed. L. Salvii, Uppsala, 1:1-532.
- Linley, G. D., Pauligk, Y., Marneweck, C., & Ritchie, E. G. (2020). Moon phase and nocturnal activity of native Australian mammals. *Australian Mammalogy*, 43(2), 190-195.
- Lobato Abreu, M. S., da Rosa Wieliczko, A., Mesquita, A., & Vieira, E. M. (2010). Consumo de pequenos mamíferos por canídeos simpátricos do sul do Brasil: sobreposição de nichos e seleção de presas. *Neotropical Biology & Conservation*, 5(1).
- Loveridge, A. J., & Macdonald, D. W. (2003). Niche separation in sympatric jackals (*Canis mesomelas* and *Canis adustus*). *Journal of Zoology*, 259(2), 143-153.
- Lucherini, M., & Luengos Vidal, E. M. (2008). *Lycalopex gymnocercus* (carnivora: canidae). *Mammalian Species*, (820), 1-9.
- Lucherini, M., Reppucci, J. I., Walker, R. S., Villalba, M. L., Wurstten, A., Gallardo, G., & Perovic, P. (2009). Activity pattern segregation of carnivores in the high Andes. *Journal of Mammalogy*, 90(6), 1404-1409.
- Lucherini, M. (2015). *Cerdocyon thous*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T4248A81266293. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T4248A81266293.en>. Accedido el 21 de Marzo 2023.
- Lucherini, M. (2016). *Lycalopex gymnocercus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T6928A85371194. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-1.RLTS.T6928A85371194.en>. Accedido el 21 de Marzo 2023.
- Lüdecke D (2023). sjPlot: Data Visualization for Statistics in Social Science. R package version 2.8.14, <https://CRAN.R-project.org/package=sjPlot>.
- Luengos Vidal, E. M. (2009). Organización espacial de *Pseudalopex gymnocercus* en los pastizales pampeanos. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional del Sur, Argentina.
- Maciel-Mata, C. A., Manríquez-Morán, N., Octavio-Aguilar, P., & Sánchez-Rojas, G. (2015). El área de distribución de las especies: revisión del concepto. *Acta Universitaria*, 25(2), 3-19. doi: 10.15174/au.2015.690
- MacArthur, R. (1970). Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoretical population biology*, 1(1), 1-11.

- Macdonald, D. W., & Courtenay, O. (1996). Enduring social relationships in a population of crab-eating zorros, *Cerdocyon thous*, in Amazonian Brazil (Carnivora, Canidae). *Journal of Zoology*, 239(2), 329-355.
- Macdonald, D. W., & Sillero-Zubiri, C. (2004). *The biology and conservation of wild canids*. OUP Oxford.
- MacKenzie, D. I., Nichols, J. D., Lachman, G. B., Droege, S., Royle, J. A., and Langtimm, C. A. (2002). "Estimating Site Occupancy Rates When Detection Probabilities are Less Than One," *Ecology*, 83, 2248–2245.
- MacKenzie, D. I., & Bailey, L. L. (2004). Assessing the fit of site-occupancy models. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 9, 300-318.
- MacKenzie, D. I., & Royle, J. A. (2005). Designing occupancy studies: general advice and allocating survey effort. *Journal of applied Ecology*, 42(6), 1105-1114.
- Maffei, L., & Taber, A. B. (2003). Distribución, historia natural y conservación de mamíferos neotropicales. Área de acción, actividad y uso de hábitat del zorro patas negras *Cerdocyon thous* en el bosque seco. *Mastozoología Neotropical*, 1, 154-160.
- Marques, R. V., & Fábian, M. E. (2018). Daily activity patterns of medium and large neotropical mammals during different seasons in an area of high altitude Atlantic rain forest in the South of Brazil. *Rev Bras Zool*, 19(3), 38-64.
- Márquez, A., & Fariña, R. A. (2003). Dental morphology and diet in canids and procyonids from Uruguay. *Mammalia*, 67(4), 567-574.
- Martinez, S.D. (2016). Características y uso de las cuevas del zorro gris pampeano (*Pseudalopex gymnocercus*) en un área agrícola ganadera del sur de la provincia de Buenos Aires. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional del Sur
- Mendes, C. P., Carreira, D., Pedrosa, F., &... (2019) Landscape of human fear in Neotropical rainforest mammals. *Biological Conservation*, 241 , 108257.
- Meredith, M. & Ridout, M. (2017). Overlap: Estimates of Coefficient of Overlapping for Animal Activity Patterns. R package (version 0.3.4) URL <https://cran.r-project.org/web/packages/overlap/overlap.pdf>
- Michalski, F., & Norris, D. (2011). Activity pattern of *Cuniculus paca* (Rodentia: Cuniculidae) in relation to lunar illumination and other abiotic variables in the southern Brazilian Amazon. *Zoologia (Curitiba)*, 28, 701-708.
- Midi, H., & Bagheri, A. (2010). Robust multicollinearity diagnostic measure in collinear data set. In *Proceedings of the 4th international conference on applied mathematics, simulation, modeling* (pp. 138-142). World Scientific and Engineering Academy and Society (WSEAS).
- Milesi, F. A., & Lopez de Casenave, J. (2005). El concepto de nicho en Ecología aplicada: del nicho al hecho hay mucho trecho. *Ecología austral*, 15(2), 131-148.
- Ministerio de Ambiente, (15 de enero 2023). Portal de Geoservicios. <https://www.ambiente.gub.uy/geoservicios/>

- Mori, E., Bagnato, S., Serroni, P., Sangiuliano, A., Rotondaro, F., Marchianò, V., & Ferretti, F. (2020). Spatiotemporal mechanisms of coexistence in an European mammal community in a protected area of southern Italy. *Journal of Zoology*, 310(3), 232-245.
- Niedballa, J., Wilting, A., Sollmann, R., Hofer, H., & Courtiol, A. (2019). Assessing analytical methods for detecting spatiotemporal interactions between species from camera trapping data. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 5(3), 272-285.
- Novaro, A. J., Funes, M. C., & Jimenez, J. (2004). Selection for introduced prey and conservation of culpeo and chilla zorros in Patagonia. Pp. 243-254, en: *The biology and conservation of wild canids* (MacDonald, D. W., & Sillero, C. Eds.). Oxford University Press, Oxford.
- Nouvellet, P., Rasmussen, G. S. A., Macdonald, D. W., & Courchamp, F. (2012). Noisy clocks and silent sunrises: measurement methods of daily activity pattern. *Journal of Zoology*, 286(3), 179-184.
- O'brien, R. M. (2007). A caution regarding rules of thumb for variance inflation factors. *Quality & quantity*, 41, 673-690.
- Okabe, F., & Agetsuma, N. (2007). Habitat use by introduced raccoons and native raccoon dogs in a deciduous forest of Japan. *Journal of Mammalogy*, 88(4), 1090-1097.
- Oliveira, M., Crujeiras, R. M., & Rodríguez-Casal, A. (2014). NPCirc: An R package for nonparametric circular methods. (version 3.1.1) URL <https://cran.r-project.org/web/packages/NPCirc/NPCirc.pdf>
- Panario, D., Gutiérrez, O., Achkar, M., Bartesaghi, L. & Ceroni, M. (2011) Clasificación y mapeo de ambientes de Uruguay. Informe Técnico. Convenio MGAP/PPR – Facultad de Ciencias/Vida Silvestre/ Sociedad Zoológica del Uruguay/CIEDUR. 149p.
- Pedó, E., Tomazzoni, A. C., Hartz, S. M., & Christoff, A. U. (2006). Diet of crab-eating fox, *Cerdocyon thous* (Linnaeus)(Carnivora, Canidae), in a suburban area of southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23, 637-641.
- Perini, F. A., Russo, C. A. M., & Schrago, C. G. (2010). The evolution of South American endemic canids: a history of rapid diversification and morphological parallelism. *Journal of evolutionary biology*, 23(2), 311-322.
- Polechová, J., & Storch, D. (2008). Ecological niche. *Encyclopedia of ecology*, 2, 1088-1097.
- Pratas-Santiago, L. P., Gonçalves, A. L. S., da Maia Soares, A. M. V., & Spironello, W. R. (2016). The moon cycle effect on the activity patterns of ocelots and their prey. *Journal of Zoology*, 299(4), 275-283.
- Prugh, L. R., & Golden, C. D. (2014). Does moonlight increase predation risk? Meta-analysis reveals divergent responses of nocturnal mammals to lunar cycles. *Journal of animal ecology*, 83(2), 504-514.
- QGIS Development Team (2020). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <https://qgis.org>.
- Quispe-López, M., Barreda, S., Marcelo-Carranza, D., Mejía, R., Santana, C., & Ramirez, D. W. (2022). Patrones de actividad diaria y lunar de *Cavia tschudii* (RODENTIA) en un humedal costero tropical. *Mastozoología Neotropical*, 29(1).

- R core team. (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ridout, M. S., & Linkie, M. (2009). Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*, 14(3), 322-337.
- Rocha, V. J., Aguiar, L. M., Silva-Pereira, J. E., Moro-Rios, R. F., & Passos, F. C. (2008). Feeding habits of the crab-eating fox, *Cerdocyon thous* (Carnivora: Canidae), in a mosaic area with native and exotic vegetation in Southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 25, 594-600.
- Rodriguez-Maturino, A., Viggers-Carrasco, M. G., Morales-Balderas, B. N., López-Reyes, J. A., Silva-Flores, R., & De León-Mata, G. D. (2020). Solapamiento en los patrones de actividad de mamíferos y sus presas potenciales en un área de la Sierra Madre Occidental en Durango, México. *Revista Bio Ciencias*, 7, 17.
- Rowcliffe, J. M. (2016). R package: 'Activity': Animal Activity Statistics (version 1.3.2) URL <https://cran.r-project.org/web/packages/activity/activity.pdf>
- Rumiz, D. I. (2010). Roles ecológicos de los mamíferos medianos y grandes. Distribución, ecología y conservación de los mamíferos medianos y grandes de Bolivia, 2, 53-73
- Saldaña-Vázquez, R. A., & Munguía-Rosas, M. A. (2013) Lunar phobia in bats and its ecological correlates: A meta-analysis. *Mammalian Biology*, 78, 216–219.
- Santo Domingo, A. D., (2016). Patrones de actividad y uso de hábitat del zorro gris pampeano (*Lycalopex gymnocercus*) en el sur del espinal. Tesis de Licenciatura. Universidad de Buenos Aires-Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.
- Santo Domingo, A. D., Caruso, N. C., Guerisoli, M., Lucherini, M., & Vidal, E. M. L. (2021). Limited influence of hunting on the activity patterns and habitat use of Pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*) in agroecosystems of central Argentina. *Behavioural Processes*, 192, 104476
- Schoener, T. W. (1974). Resource Partitioning in Ecological Communities: Research on how similar species divide resources helps reveal the natural regulation of species diversity. *Science*, 185(4145), 27-39.
- Sillero-Zubiri, C., Hoffmann, M., & Macdonald, D. W. (2004). *Canids: foxes, wolves, jackals, and dogs: status survey and conservation action plan*. IUCN--The World Conservation Union. https://www.researchgate.net/profile/Michael-Hoffmann-19/publication/260707097_Canids_Foxes_Wolves_Jackals_and_Dogs_Status_Survey_and_Conservation_Action_Plan/links/56f804cd08ae38d710a25bc1/Canids-Foxes-Wolves-Jackals-and-Dogs-Status-Survey-and-Conservation-Action-Plan.pdf
- Silva-Opps, M., & Opps, S. B. (2011). Use of telemetry data to investigate home range and habitat selection in mammalian carnivores. *Modern Telemetry*, 1-26
- Serrón, A., Coitiño, H., & Segura, Á. (2020). Atropellos de mamíferos en la Región Este de Uruguay y su relación con los atributos del paisaje. *Innotec*, (20), 139-157.

- Smith, P., & Smith, R. L. (2023). Natural history notes on Pampas Fox *Lycalopex gymnocercus* (Mammalia: Carnivora: Canidae) in the Paraguayan Chaco. *SITIENTIBUS* série Ciências Biológicas, 23.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure (Mpb-17). Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Thieurmel, B., & Elmarhraoui, A. (2022). R package: "suncalc" : Compute Sun Position, Sunlight Phases, Moon Position and Lunar Phase (version 0.5.1) URL <https://github.com/datastorm-open/suncalc>
- Torretta, E., Riboldi, L., Costa, E., Delfoco, C., Frignani, E., & Meriggi, A. (2021). Niche partitioning between sympatric wild canids: the case of the golden jackal (*Canis aureus*) and the red fox (*Vulpes vulpes*) in north-eastern Italy. *BMC Ecology and Evolution*, 21(1), 1-15.
- Trovati, R. G., de Brito, B. A., & Barbanti Duarte, J. M. (2007). Área de uso e utilização de habitat de cachorro-do-mato (*Cerdocyon thous* Linnaeus, 1766) no cerrado da região central do Tocantins, Brasil. *Mastozoología neotropical*, 14(1), 61-68.
- Turcatti, S. (2021). Análisis del patrón de actividad y uso de hábitat de tres especies de mesocarnívoros en los pastizales templados de Brasil y Uruguay. Tesis de maestría. Montevideo, UdelaR. FC - PEDECIBA
- Van Schaik, C. P., & Griffiths, M. (1996). Activity periods of Indonesian rain forest mammals. *Biotropica*, 105-112.
- Varela, O., Cormenzana-Méndez, A., Krapovickas, L., & Bucher, E. H. (2008). Seasonal diet of the pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*) in the Chaco dry woodland, northwestern Argentina. *Journal of Mammalogy*, 89(4), 1012-1019.
- Vázquez, C., Rowcliffe, J. M., Spoelstra, K., & Jansen, P. A. (2019). Comparing diel activity patterns of wildlife across latitudes and seasons: Time transformations using day length. *Methods in Ecology and Evolution*, 10(12), 2057-2066.
- Venables, W. N. & Ripley, B. D. (2002). *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0
- Vieira, E. M., & Port, D. (2007). Niche overlap and resource partitioning between two sympatric fox species in southern Brazil. *Journal of Zoology*, 272(1), 57-63.
- Vuorisalo, T., Talvitie, K., Kauhala, K., Bläuer, A., & Lahtinen, R. (2014). Urban red foxes (*Vulpes vulpes* L.) in Finland: A historical perspective. *Landscape and Urban Planning*, 124, 109-117.
- Wei, T., Simko, V., Levy, M., Xie, Y., Jin, Y., & Zemla, J. (2017). Package 'corrplot'. *Statistician*, 56(316), e24.
- Zúñiga, A., Muñoz-Pedrerros, A., & Fierro, A. (2009). Uso de hábitat de cuatro carnívoros terrestres en el sur de Chile. *Gayana (Concepción)*, 73(2), 200-210.
- Zurano, J. P., Martínez, P. A., Canto-Hernández, J., Montoya-Burgos, J. I., & Costa, G. C. (2017). Morphological and ecological divergence in South American canids. *Journal of Biogeography*, 44(4), 821-833.

Anexo

Tabla A1 - Número de registros independientes de las especies en estudio por cada estación de muestreo, en cada región.

Región	<i>C. thous</i> 	<i>L. gymnocercus</i> 	Región	<i>C. thous</i> 	<i>L. gymnocercus</i> 
Flores	28	309	Rocha	242	67
F1	0	5	R1	9	16
F2	0	10	R2	5	6
F3	0	70	R3	2	0
F4	0	38	R4	58	31
F5	20	18	R5	1	4
F6	1	52	R6	1	4
F7	0	11	R7	1	0
F8	7	105	R8	22	2
			R9	100	2
			R10	13	0
			R11	7	0
			R12	3	2
			R13	16	0
			R14	4	0

Tabla A2- Matriz de correlación de Kendall, mostrando las diferentes variables independientes a utilizar para explicar el uso de hábitat de *C. thous* y *L. gymnocercus*.

Variables	Bosque	Pastizal	Urbano	Rutas	Agua	Presas
Bosque	1					
Pastizal	-0,77	1				
Urbano	-0,13	0,02	1			
Rutas	-0,51	0,49	0,07	1		
Agua	0,21	-0,20	0,09	-0,35	1	
Presas	-0,25	0,17	0,30	0,14	-0,05	1

Tabla A3- Valores de VIF (*Variance Inflation Factor*) para cada una de las variables independientes.

Variables	Bosque	Rutas	Presas	Urbano	Agua	Pastizal
VIF	39,588	2,065	1,433	1,378	1,733	35,846

Tabla A4 - Modelos obtenidos con $\Delta AICc < 2$ para *C.thous*. Valores de 2,5% y 97,5%: Intervalos de confianza. Valor Z: test estadístico Wald. Pr(>|z|): p-valor. *Variables significativas.

#	Variables	Estimación	Error estándar	Valor z	Pr (> z)	2,5%	97,5%
1	(Int)	0,5339	0,5682	0,940	0,347	-0,549	1,770
	*Region Rocha	2,344	0,735	3,186	0,001	0,866	3,958
	*Agua	-0,764	0,354	-2,159	0,030	-1,444	-0,157
2	(Int)	0,967	0,535	1,808	0,070	0,024	2,140
	*Region Rocha	1,716	0,657	2,612	0,009	0,367	2,991
	*Presas	0,808	0,313	2,581	0,009	0,087	1,604
3	(Int)	0,231	0,566	0,408	0,683	0,024	2,140
	*Región Rocha	2,7143	0,7242	3,748	0,000	0,788	3,566
	Agua	-0,585	0,345	-1,692	0,090	-1,285	0,134
	Urbano	0,251	0,293	0,855	0,392	-0,080	0,596
4	(Int)	0,529	0,559	0,946	0,343	-0,540	1,731
	*Región Rocha	2,258	0,724	3,117	0,001	0,811	3,843
	Agua	-0,569	0,340	-1,673	0,094	-1,291	0,126
	Presas	0,503	0,292	1,723	0,084	-0,283	1,328

Tabla A5 - Modelos obtenidos con Δ AICc < 2 para *L. gymnocercus*. Valores de 2,5% y 97,5%: Intervalos de confianza. Valor Z: test estadístico Wald. Pr(>|z|): p-valor. *Variables significativas.

#	Variables	Estimación	Error estándar	Valor z	Pr (> z)	2,5%	97,5%
1	(Int)	0,2643	0,374	6,055	0,000000 0014	1,512	3,035
	*Region Rocha	-2,239	0,472	- 4,735	0,000002 1	-3,186	-1,347
	*Bosque	-1,750	0,393	- 4,451	0,000008 56	-2,612	-1,058
	* PA Cthous	1,1517	0,4845	2,377	0,0174	0,226	2,138
2	(Int)	1,6163	0,2846	5,680	0,000000 013	1,016	2,155
	*Bosque	-1,4588	0,3923	- 3,718	0,000201	-2,283	-0,747
	*Rutas	0,9115	0,2371	3,844	0,000121	0,470	1,370
3	(Int)	1,018	0,418	2,433	0,015	0,138	1,831
	*Bosque	-1,578	0,404	- 3,901	0,000095	-2,474	-0,847
	*Rutas	1,087	0,239	4,547	0,000005 4	0,625	1,592
	PA Cthous	0,8394	0,4500	1,866	0,0621	-0,048	1,782
4	(Int)	2,0644	0,3723	5,545	0,0	1,324	2,829
	*Bosque	-1,748	0,391	- 4,463	0,0	-2,584	-1,069
	*PA Cthous	1,3124	0,4678	2,806	0,00502	0,407	2,276
	*Region Rocha	-2,150	0,450	- 4,775	0,000001 7	-3,069	-1,281
	Presas	0,294	0,188	1,565	0,117	-0,087	0,686
5	(Int)	2,785	0,370	7,511	0,0	2,116	3,551
	*Bosque	-1,5373	0,3755	- 4,094	0,00004	-2,307	-0,868
	*Region Rocha	-1,7302	0,4514	- 3,833	0,000127	-2,632	-0,850

Figura A1- Tendencia de las variables para cada modelo para *C. thous*.

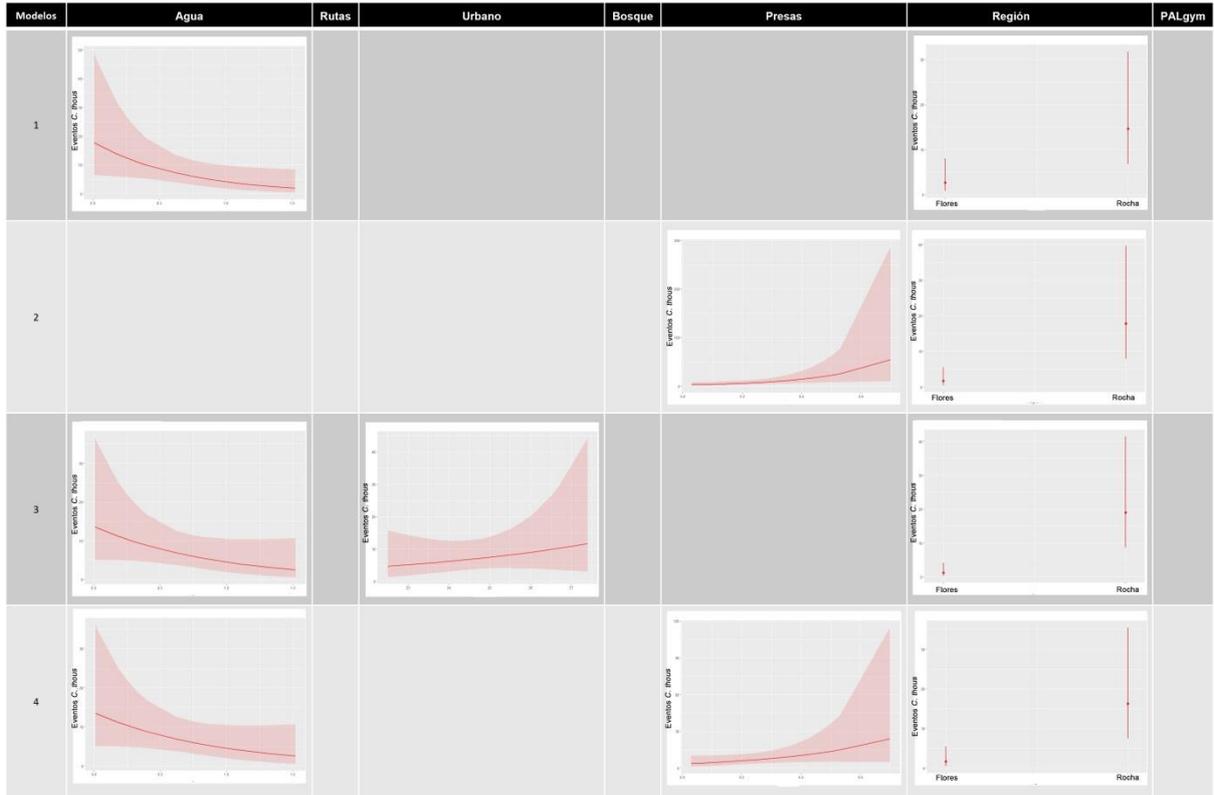


Figura A2- Tendencia de las variables para cada modelo para *L. gymnocercus*.

