



UNIVERSIDAD  
DE LA REPÚBLICA  
URUGUAY



FACULTAD DE  
**CIENCIAS**  
UDELAR | [fcien.edu.uy](http://fcien.edu.uy)



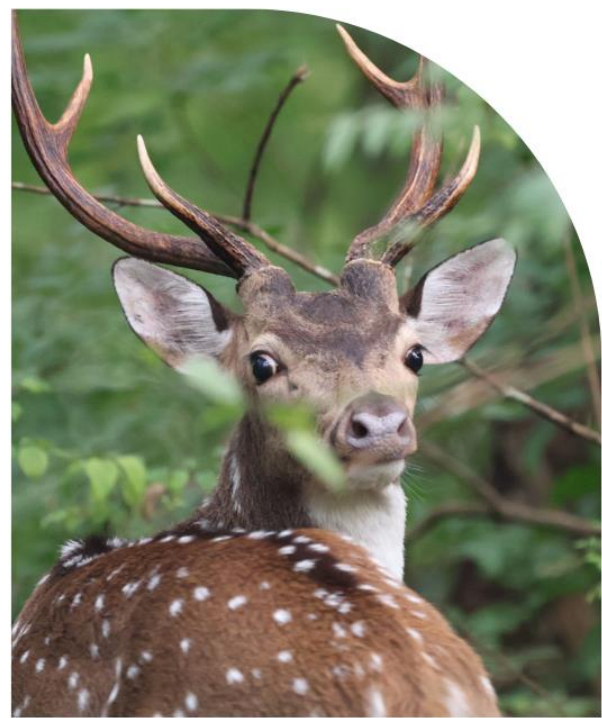
**CURE**  
Centro Universitario  
Regional del Este



Programa de  
Desarrollo de las  
Ciencias Básicas

## Tesis de maestría en Ciencias Biológicas PEDECIBA Biología, subárea Ecología y Evolución

Impacto del cérvido invasor *Axis axis* sobre la selección de hábitat y los patrones de actividad de *Subulo gouazoubira* a distintas escalas en el este de Uruguay



**Lic. Jennifer González Buve**

**Orientador: Dr. Ariel A. Farías**

Departamento de Ecología y Gestión Ambiental,  
Centro Universitario Regional del Este, Universidad de la República

Maldonado, Uruguay  
2026

## **Créditos de las imágenes de portada**

### **Fotografía de *Subulo gouazoubira*.**

Autor: Mauricio Silvera.

Fuente: archivo personal.

Año: 2024.

Uso autorizado.

### **Fotografía de *Axis axis*.**

Autor: hannahh12.

Fuente: iNaturalist.

Año: 2023.

Licencia: Creative Commons Atribución–No Comercial (CC BY-NC).

URL: <https://www.inaturalist.org/photos/573224789>

Consultado el: 5/2/2026.

## **TRIBUNAL EVALUADOR**

### **Presidenta**

#### **Dra. Susana González**

Departamento de Biodiversidad y Genética, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Uruguay

### **Vocales**

#### **Dr. Eduardo Silva-Rodríguez**

Instituto de Conservación, Biodiversidad y Territorio, Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales, Universidad Austral de Chile

#### **Dra. María de las Mercedes Guerisoli**

Laboratorio de Investigaciones en Evolución y Biodiversidad, Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, sede Esquel, Argentina; Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a Ariel, quien no solo asumió la dirección de esta maestría, sino que se convirtió en un pilar fundamental en mi proceso de formación como ecóloga. A lo largo de estos años se comprometió no solo con el proyecto, sino también con mi crecimiento académico, enseñándome a pensar cada investigación desde un marco teórico sólido y alentándome siempre a ir un paso más allá. Confió en mí desde el comienzo, muchas veces más de lo que yo misma confiaba, delegándome responsabilidades que fueron clave para desarrollar autonomía e independencia como investigadora. Quiero destacar también su calidad humana: su trato cercano, su disponibilidad y su compromiso por dar lugar y atención a mi trabajo, aun en medio de múltiples responsabilidades. En el contexto académico actual, no siempre es fácil encontrar una dirección basada en el respeto, la generosidad y la confianza. Haber transitado este proceso en ese marco fue, para mí, fundamental.

Agradezco también a los miembros del tribunal, el Dr. Eduardo Silva-Rodríguez, la Dra. María de las Mercedes Guerisoli y la Dra. Susana González, por aceptar evaluar este trabajo y por el tiempo y la dedicación invertidos en la lectura y el análisis de la tesis. Sus comentarios y sugerencias, tanto conceptuales como metodológicas, fueron de gran valor para fortalecer este estudio y resultan especialmente enriquecedores de cara a su futura publicación.

A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII, beca POS\_NAC\_2022\_1\_174098) y a la Comisión Académica de Posgrado (CAP, beca BFPM\_2025\_1#49140544) por la financiación otorgada, que hizo posible la realización de esta tesis.

Al resto del equipo del laboratorio y de las salidas de campo, especialmente a Nico, Ariel, Cana, Eliana, Gianca y Elías, gracias por la convivencia, las risas y el compañerismo en cada campaña. Fueron jornadas largas, madrugadas, frío y calor, pero siempre con buena onda, compromiso y disposición.

A todos los integrantes del DEGA, por construir un ambiente de trabajo en el que me sentí cómoda, bienvenida y parte.

A Manu, mi compañero de vida, por hacer que este camino sea siempre más liviano, por escucharme en cada momento, calmarme cuando lo necesité y celebrar conmigo cada logro.

A mi querida facción que me dejó la Fcien —Coco, Reni, Emma, Tito, Mai, Martín, Nic, Ceci y Manu—, gracias por ser el grupo humano más lindo. Si hoy estoy acá, en gran parte también es gracias a ustedes.

Finalmente, a mis padres, ejemplo de amor, esfuerzo y trabajo. Su apoyo incondicional y la libertad que siempre me dieron para tomar mis propias decisiones fueron fundamentales en mi vida. Me alentaron a perseguir aquello que me hacía feliz y celebraron cada uno de mis logros con orgullo. Gran parte de lo que soy hoy se lo debo a ustedes.

## TABLA DE CONTENIDOS

|               |   |           |
|---------------|---|-----------|
| <b>1.</b>     | <b>RESUMEN.....</b>   | <b>7</b>  |
| <b>2.</b>     | <b>ABSTRACT .....</b>   | <b>9</b>  |
| <b>3.</b>     | <b>INTRODUCCIÓN .....</b>   | <b>11</b> |
| <b>4.</b>     | <b>HIPÓTESIS Y PREDICCIONES.....</b>  | <b>20</b> |
| <b>5.</b>     | <b>OBJETIVOS .....</b>  | <b>21</b> |
| <b>6.</b>     | <b>METODOLOGÍA .....</b>  | <b>22</b> |
| <b>6.1.</b>   | <b>Área de estudio .....</b>  | <b>22</b> |
| <b>6.2.</b>   | <b>Recolección de datos: Fototrampeo.....</b>                                 | <b>24</b> |
| <b>6.3.</b>   | <b>Análisis de datos.....</b>   | <b>25</b> |
| <b>6.3.1.</b> | <b>Procesamiento de imágenes .....</b>  | <b>25</b> |
| <b>6.3.2.</b> | <b>Modelos de ocupación multinivel.....</b>                                   | <b>26</b> |
| <b>6.3.3.</b> | <b>Patrones de actividad diarios .....</b>                                    | <b>33</b> |
| <b>6.3.4.</b> | <b>Evitación espaciotemporal a escala fina.....</b>                           | <b>34</b> |
| <b>7.</b>     | <b>RESULTADOS.....</b>  | <b>36</b> |
| <b>7.1.</b>   | <b>Modelos de ocupación multinivel .....</b>                                  | <b>36</b> |
| <b>7.2.</b>   | <b>Patrones de actividad diarios.....</b>                                     | <b>43</b> |
| <b>7.3.</b>   | <b>Evitación espaciotemporal.....</b>   | <b>46</b> |
| <b>8.</b>     | <b>DISCUSIÓN .....</b>  | <b>49</b> |
| <b>8.1.</b>   | <b>Interacciones con el ciervo axis .....</b>                                 | <b>49</b> |
| <b>8.1.1.</b> | <b>Aportes al marco general .....</b>   | <b>49</b> |
| <b>8.1.2.</b> | <b>Respuestas del guazubirá a distintas escalas .....</b>                     | <b>50</b> |
| <b>8.1.3.</b> | <b>Síntesis e implicancias ecológicas.....</b>                                | <b>53</b> |
| <b>8.2.</b>   | <b>Influencia de otras especies introducidas y disturbios antrópicos...55</b> |           |
| <b>8.3.</b>   | <b>Implicancias para la gestión de áreas protegidas.....</b>                  | <b>59</b> |
| <b>9.</b>     | <b>CONCLUSIONES.....</b>  | <b>62</b> |
| <b>10.</b>    | <b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>  | <b>64</b> |

|   |           |
|---|-----------|
| <b>11. ANEXO .....</b>  | <b>79</b> |
| <b>11.1. Esfuerzo de muestreo en las áreas de estudio .....</b>               | <b>79</b> |
| <b>11.2. Análisis de componentes principales de variables de cobertura ..</b> | <b>79</b> |
| <b>11.2.1. Escala de cámara (EFT) .....</b>                                   | <b>79</b> |
| <b>11.2.2. Escala de sistema (SRA) .....</b>                                  | <b>80</b> |
| <b>11.3. Modelado de ocupación multinivel y diagnóstico de convergencia</b>   |           |
| <b>81</b>   |           |
| <b>11.4. Modelado del intervalo temporal entre eventos consecutivos .....</b> | <b>86</b> |

## 1. RESUMEN

La evaluación de los impactos de especies exóticas invasoras sobre la fauna nativa requiere enfoques que integren múltiples escalas ecológicas, ya que dichos impactos no siempre se expresan como exclusión espacial directa o disminuciones inmediatas en la abundancia, sino a través de respuestas conductuales no letales que pueden acumularse en el tiempo y escalar hacia efectos poblacionales. En el presente estudio se evaluó el efecto de la presencia y la actividad relativa del ciervo axis *Axis axis* sobre la ocupación, el uso relativo de ambientes, la actividad temporal y la expresión de comportamientos de evitación del guazubirá *Subulo gouazoubira* en paisajes rurales protegidos del este de la República Oriental del Uruguay, mediante un enfoque multinivel que permitió distinguir entre respuestas poblacionales y ajustes conductuales que se manifiestan a distintas escalas espaciales y temporales. Para ello, se utilizaron registros de fototrampeo colectados entre 2019 y 2023 en 175 estaciones de fototrampeo (EFT) dispuestas siguiendo un diseño espacial agregado, conformando sistemas de relevamiento (SRA) de tres EFT, separados por 2 km entre sí (250-650 m entre EFT). Se modeló la selección de hábitat del guazubirá a escala de SRA (ocupación) y EFT (uso de ambientes), usando modelos de ocupación multinivel, en función de la actividad de ciervo axis y covariables como la cobertura del suelo, urbanización, y actividad de perros, ganado y otras especies exóticas invasoras. A partir de los horarios de los registros fotográficos (transformados a horario solar) se ajustaron curvas de Kernel de densidad para estimar los patrones diarios de actividad del guazubirá en SRA con y sin registro de ciervo axis, y su sobreposición. Los comportamientos de evitación espaciotemporal a escala fina se evaluaron analizando la duración de los intervalos de tiempo entre registros consecutivos del guazubirá en una misma EFT, en relación con la actividad reciente del ciervo axis y de otras fuentes de disturbio, como el jabalí *Sus scrofa*, los perros domésticos y la proximidad a viviendas. Los resultados indican que, a escala poblacional, la probabilidad de ocupación del guazubirá mostró una asociación negativa clara con la carga ganadera, modulada por la estructura vertical de la vegetación, de modo que la especie persistió bajo mayores

niveles de actividad ganadera en ambientes con mayor cobertura boscosa. En cuanto al ciervo axis, su inclusión mejoró el desempeño de los modelos; sin embargo, la alta incertidumbre en la estimación impidió concluir con confianza la dirección de su efecto. Ambos factores, no obstante, fueron retenidos en los modelos con mejor desempeño, sugiriendo que podrían limitar la ocurrencia local del guazubirá a escala de paisaje. A su vez, dentro de los sitios ocupados, la respuesta del guazubirá frente a estas presiones se expresa principalmente a través de ajustes conductuales, incluyendo cambios en los patrones de actividad, con mayor nocturnidad en SRA ocupados por ciervo axis, aprovechando ventanas de menor actividad de esta especie, y una evitación espaciotemporal fina asociada a la actividad reciente del ciervo axis, del jabalí, de perros domésticos de movimiento libre y a la proximidad de infraestructura humana. En este contexto, los patrones observados coinciden con marcos teóricos que sugieren que los efectos poblacionales no necesariamente se expresan como exclusiones abruptas, sino que pueden emerger progresivamente como el resultado integrado de respuestas conductuales reiteradas. Proponemos que la reorganización sostenida de los horarios de actividad y la evitación persistente de áreas potencialmente favorables podría implicar costos energéticos y fisiológicos que, al acumularse en el tiempo, podrían traducirse a su vez en una disminución de la persistencia local y en consecuencias poblacionales a mediano o largo plazo. En conjunto, los resultados resaltan la importancia de adoptar enfoques multiescalares para detectar los impactos de especies invasoras y disturbios antrópicos, y sugieren que la persistencia del guazubirá en paisajes rurales antropizados depende tanto de la disponibilidad de hábitat como de la intensidad, frecuencia y superposición de presiones bióticas y humanas que moldean simultáneamente su distribución espacial y su comportamiento.

**Palabras clave:** especies exóticas invasoras; áreas protegidas; modelos de ocupación multinivel; efectos no letales.

## **2. ABSTRACT**

Assessing the impacts of invasive alien species on native fauna requires approaches that integrate multiple ecological scales, as such impacts are not always expressed through direct spatial exclusion or immediate declines in abundance, but rather through non-lethal behavioral responses that may accumulate over time and scale up to population-level effects. In the present study, we evaluated the effect of the presence and relative activity of the axis deer *Axis axis* on the occupancy, relative habitat use, temporal activity, and expression of avoidance behaviors of the gray brocket deer *Subulo gouazoubira* in protected rural landscapes of eastern Uruguay, using a multilevel approach that allowed us to distinguish between population-level responses and behavioral adjustments expressed across different spatial and temporal scales. To this end, camera-trap records collected between 2019 and 2023 were used from 175 camera-trap stations arranged in a clustered spatial design, forming survey systems composed of three camera-trap stations separated by 2 km from one another (250–650 m between stations). Habitat selection by the gray brocket deer was modeled at the survey-system scale (occupancy) and the camera-trap-station scale (habitat use) using multilevel occupancy models, as a function of axis deer activity and covariates such as land cover, urbanization, and the activity of dogs, livestock, and other invasive alien species. Based on the timing of photographic records (transformed to solar time), Kernel density curves were fitted to estimate the daily activity patterns of the gray brocket deer in survey systems with and without records of axis deer, as well as the degree of temporal overlap between species. Fine-scale spatiotemporal avoidance behaviors were evaluated by analyzing the duration of time intervals between consecutive records of gray brocket deer at the same camera-trap station in relation to recent axis deer activity and other sources of disturbance, such as the wild boar *Sus scrofa*, free-ranging domestic dogs, and proximity to human dwellings. The results indicate that, at the population scale, the occupancy probability of the gray brocket deer showed a clear negative association with livestock pressure, modulated by vegetation vertical structure, such that the species persisted under higher levels of livestock activity in environments with greater forest cover. Regarding axis deer, its inclusion improved model performance; however, the high

uncertainty in parameter estimates prevented confidently determining the direction of its effect. Nevertheless, both factors were retained in the best-performing models, suggesting that they may constrain the local occurrence of the gray brocket deer at the landscape scale. Within occupied sites, the response of the gray brocket deer to these pressures was expressed primarily through behavioral adjustments, including shifts in activity patterns, with increased nocturnality in survey systems occupied by axis deer, likely taking advantage of periods of lower activity by this species, as well as fine-scale spatiotemporal avoidance associated with recent activity of axis deer, wild boar, free-ranging domestic dogs, and proximity to human infrastructure. In this context, the observed patterns are consistent with theoretical frameworks suggesting that population-level effects are not necessarily expressed through abrupt exclusions but may instead emerge progressively as the integrated outcome of repeated behavioral responses. We propose that the sustained reorganization of activity schedules and the persistent avoidance of potentially favorable areas may impose energetic and physiological costs that, when accumulated over time, could in turn reduce local persistence and lead to population-level consequences in the medium or long term. Overall, these results highlight the importance of adopting multiscale approaches to detect the impacts of invasive species and anthropogenic disturbances and suggest that the persistence of the gray brocket deer in anthropized rural landscapes depends both on habitat availability and on the intensity, frequency, and overlap of biotic and human pressures simultaneously shaping its spatial distribution and behavior.

**Keywords:** invasive alien species; protected areas; multilevel occupancy models; non-lethal effects.

### **3. INTRODUCCIÓN**

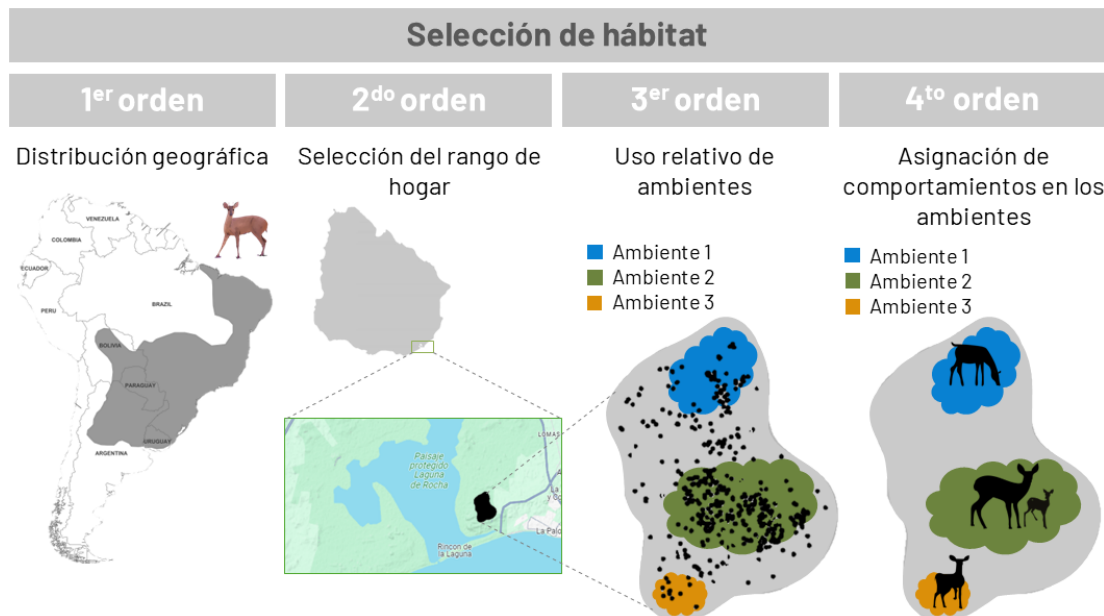
Las especies exóticas invasoras (EEI) constituyen una amenaza importante a la biodiversidad (Purvis *et al.*, 2019; WWF, 2020; IUCN, 2022). El proceso de invasión comienza con el movimiento de una especie desde su rango de distribución nativa hacia uno nuevo, frecuentemente mediado por el ser humano, donde posteriormente logra establecerse y reproducirse exitosamente, aumentando su población (Elton, 2020). Eventualmente, las nuevas poblaciones pueden dispersarse e incrementar su rango de distribución (Richardson *et al.*, 2011). Dependiendo de distintos factores de regulación (e.g. oportunidades de recursos, falta de depredadores), las EEI pueden alcanzar una densidad alta impactando de distintas maneras en las comunidades de la localidad invadida (Shea y Chesson, 2002). Estos impactos son diversos y pueden manifestarse en varios niveles de organización, desde alteraciones en procesos ecosistémicos, hasta impactos a nivel de comunidades (e.g. disminución de la riqueza) o poblacional (e.g. reducción de la abundancia por competencia) (Simberloff *et al.*, 2013). Si bien los impactos a nivel individual (e.g. comportamiento, historia de vida) de las EEI han recibido menor atención, su estudio es altamente relevante para entender los mecanismos de interacción entre EEI y especies nativas, y sus consecuencias en otros niveles de organización (Holway y Suarez, 1999; Crystal-Ornelas y Lockwood, 2020; Stewart *et al.*, 2021).

En este marco, se ha propuesto que muchas EEI animales ejercen sus efectos no solo a través de impactos directos sobre la supervivencia, sino también mediante la generación de nuevas fuentes de riesgo (e.g. mayor exposición a depredadores, competencia por recursos o transmisión de enfermedades) en los sistemas invadidos (Garabedian *et al.*, 2023; Takada *et al.*, 2025). Marcos teóricos basados en la percepción del riesgo sugieren que los organismos enfrentan un compromiso entre la obtención de recursos y la reducción de la probabilidad de encuentros costosos, lo que da lugar a ajustes conductuales orientados a minimizar dicho riesgo (Lima y Dill, 1990; Lima, 1998; Brown *et al.*, 1999; Muthersbaugh *et al.*, 2025). Estas respuestas incluyen cambios en el uso del espacio, en los patrones de actividad temporal o cambios en la asignación de tiempo a distintas conductas

(Garabedian *et al.*, 2023; Grotta-Neto *et al.*, 2024). Al reconocer que los estresores afectan inicialmente parámetros a nivel individual, como la condición corporal, el éxito reproductivo y los comportamientos de forrajeo y uso del hábitat, las alteraciones conductuales se posicionan como la primera señal fácilmente detectable (e.g. mediante fototrampeo y/o seguimiento por GPS) de que una población está bajo estrés, y una alerta temprana del potencial colapso poblacional (Cerini *et al.*, 2023).

En este contexto, el concepto de “paisaje del miedo” propone que la percepción de riesgo, más que la magnitud de la amenaza directa, estructura el uso del espacio y del tiempo por parte de las especies subordinadas (*i.e.* competidores subordinados y presas; Laundré *et al.*, 2001, 2010). Tales ajustes suponen compromisos entre la reducción del riesgo y el acceso a recursos, generando costos no letales que pueden afectar la eficiencia de forrajeo, elevar el estrés fisiológico y, a largo plazo, impactar en la dinámica poblacional y el éxito reproductivo (Peckarsky *et al.*, 2008; Ferretti *et al.*, 2015; Cerini *et al.*, 2023; Takada *et al.*, 2025). En este sentido, el estudio de los mecanismos conductuales mediante los cuales las especies nativas responden a la presencia de especies introducidas resulta clave para comprender los procesos que median sus interacciones y los impactos no letales que estas pueden generar, y aportar información relevante para la prevención o mitigación de impactos a nivel poblacional (Cerini *et al.*, 2023).

La selección de hábitat se define como un proceso jerárquico que integra una serie de decisiones conductuales anidadas, en el cual la importancia relativa de los factores ambientales y bióticos puede variar según la escala de análisis (Johnson, 1980; DeCesare *et al.*, 2012). De acuerdo con el marco conceptual propuesto por Johnson (1980), este proceso se organiza en cuatro niveles fundamentales: el primer orden corresponde a la distribución geográfica de la especie; el segundo orden determina el establecimiento del rango de hogar de un individuo; el tercer orden se refiere al uso relativo de los diversos componentes ambientales o parches de hábitat disponibles dentro de dicho rango; y finalmente, el cuarto orden comprende los comportamientos específicos realizados en cada sitio. Este marco conceptual se resume esquemáticamente en la Figura 1.



**Figura 1.** Representación conceptual de la selección de hábitat como un proceso jerárquico y multinivel. De acuerdo con el marco propuesto por Johnson (1980), la selección de hábitat se organiza en cuatro órdenes jerárquicos. El primer orden corresponde a la distribución geográfica de la especie. El segundo orden describe la selección del rango de hogar por parte de un individuo dentro de esa distribución. El tercer orden representa el uso relativo de los distintos ambientes disponibles dentro del rango de hogar. Finalmente, el cuarto orden comprende las decisiones conductuales y actividades específicas realizadas por el individuo dentro de cada ambiente.

Esta estructura jerárquica implica que los patrones observados a escalas locales o finas se encuentran condicionados por decisiones tomadas a escalas espaciales más amplias, generando una dependencia de escala en la que los factores que limitan la ocupación de una especie pueden diferir de aquellos que modulan su uso del hábitat o su comportamiento una vez presente (DeCesare *et al.*, 2012). En particular, las especies introducidas pueden afectar la selección de hábitat de la fauna nativa a distintos niveles del proceso; por ejemplo, inhibiendo la presencia de individuos a escalas comparables al rango de hogar, o mediante ajustes comportamentales, como modificaciones en el uso relativo de los distintos ambientes disponibles dentro de dicho rango, o afectando los patrones diarios de actividad y otros comportamientos (e.g. de forrajeo, reproductivos) si los individuos se encuentran presentes.

No obstante, esta relación no debe entenderse como estrictamente unidireccional. Si bien las escalas superiores imponen restricciones sobre las inferiores, los procesos que operan a nivel individual constituyen la base sobre la cual se configuran, en términos estadísticos, los patrones observables a escalas mayores (Maurer, 1999). De este modo, la selección de hábitat puede entenderse como un

proceso dinámico en el que distintos niveles se influyen mutuamente. En consecuencia, comprender los efectos de las especies introducidas sobre la fauna nativa requiere un enfoque multinivel que permita identificar cómo las respuestas se manifiestan en distintos niveles de organización ecológica (DeCesare et al. 2012).

Este enfoque jerárquico resulta particularmente relevante en contextos de competencia interespecífica, donde la presencia de un competidor dominante puede actuar como un filtro a gran escala, al tiempo que condiciona el uso relativo de ambientes y el comportamiento de las especies subordinadas a escalas más finas (DeCesare et al., 2012; Takada et al., 2025; Cortés et al., 2026). La competencia entre herbívoros exóticos y nativos es común, particularmente en cérvidos (Bartos et al., 2002; Faas y Weckerly, 2010; Flueck, 2010; Kalb et al., 2018), pudiendo darse por explotación de recursos compartidos, o mediante comportamientos de interferencia, como comportamientos agonísticos o disturbios que dificultan el acceso a dichos recursos (Amarasekare, 2003; Valeix et al., 2007; Grether et al., 2017; Ferretti y Mori, 2019). Su evaluación a menudo se basa en estudios que cuantifican el solapamiento en dieta o uso del espacio y los patrones de desplazamiento espacial o temporal de la especie subordinada principalmente a nivel poblacional (Loft et al., 1991; Arsenault y Owen-Smith, 2002; Regmi et al., 2022).

En este contexto, resulta cada vez más evidente que las respuestas de las especies nativas frente a competidores dominantes no se expresan únicamente a través de cambios en su distribución u ocupación a gran escala, sino también mediante ajustes conductuales “más sutiles” una vez que las especies coexisten localmente (Ferretti et al., 2015; Lancaster et al., 2022; Marion et al., 2022; Takada et al., 2025). Estos ajustes pueden manifestarse como modificaciones en el uso relativo de los ambientes, en los patrones de actividad o en la asignación de tiempo a distintas conductas, y en muchos casos constituyen los mecanismos subyacentes que median las respuestas observadas a escalas espaciales más amplias (Saldo et al., 2023; Ellsworth et al., 2024). Entre los ungulados, por ejemplo, se ha documentado que el comportamiento de vigilancia frente a una amenaza percibida (e.g.

depredador y/o competidor dominante) implica un costo directo al interrumpir o alterar otras actividades clave como el forrajeo, reduciendo la eficiencia en la adquisición de recursos (Jiang *et al.*, 2013; Takada *et al.*, 2025). Estos cambios se asocian con una disminución en la tasa de bocado y una menor continuidad en la alimentación (Ferretti *et al.*, 2015; Takada *et al.*, 2025), forzando a los individuos a enfrentar compromisos entre seguridad y nutrición (Ellsworth *et al.*, 2024). Si bien estos efectos se manifiestan inicialmente a nivel individual, la acumulación de costos no letales derivados de respuestas conductuales repetidas en el tiempo puede escalar hacia consecuencias demográficas, tales como reducciones en el éxito reproductivo o en la supervivencia de juveniles, con potenciales efectos sobre la dinámica poblacional y la ocupación del paisaje (Ferretti *et al.*, 2015; Marion *et al.*, 2022; Takada *et al.*, 2025). En este sentido, la evaluación explícita de respuestas a múltiples escalas resulta clave para desambiguar si los patrones observados reflejan procesos poblacionales propiamente dichos o emergen como consecuencia de ajustes conductuales finos que amortiguan o preceden dichas respuestas.

En Uruguay, una de las EEI más ampliamente distribuidas y considerada de alto riesgo para los ecosistemas terrestres (Cravino *et al.*, 2021), es el ciervo asiático *Axis axis* (Erxleben, 1777). Esta especie fue introducida en el territorio nacional en 1927 por Aarón de Anchorena en el Parque Anchorena, departamento de Colonia (González y Seal, 1997). Desde allí, y mediante posteriores traslocaciones a los departamentos de Rocha, Florida y Treinta y Tres, la especie se dispersó, estando hoy presente en los 19 departamentos (Cravino *et al.*, 2021). Pese a esta amplia distribución, los estudios sobre los impactos ecológicos del ciervo axis en Uruguay son escasos, limitándose a observaciones puntuales sobre daño a cultivos y plantas leñosas (González y Seal, 1997; Cravino *et al.*, 2021). Más recientemente, se ha investigado su rol sanitario como posible reservorio de distintos patógenos, incluyendo el virus de la hepatitis E (Cancela *et al.*, 2023) y protozoos como *Toxoplasma gondii* y *Neospora caninum* (Cabrera *et al.*, 2025), evidenciando además un importante solapamiento espacial con la fauna silvestre (Cancela *et al.*, 2023). Además, aunque los estudios locales son escasos, en otras regiones

invasoras por este ciervo se ha documentado competencia por interferencia con cérvidos nativos (Faas y Weckerly, 2010), lo que sugiere la necesidad de evaluar su interacción con la fauna nativa en Uruguay.

El ciervo axis es un cérvido de gran tamaño, con una altura a la cruz que varía entre 0,6 y 1 m (Randel y Tomeček, 2021) y un peso en la etapa adulta que puede oscilar entre 50 y 95 kg (Achaval *et al.*, 2004). Presenta un pelaje marrón rojizo con manchas blancas dispuestas en filas longitudinales a lo largo de los flancos y el dorso (Figura 2), y una línea marrón negruzca que se extiende desde la base del cuello hasta la base de la cola (González y Martínez-Lanfranco, 2010; Randel y Tomeček, 2021). Los machos desarrollan astas simples y de gran tamaño, generalmente con tres puntas por lado (Randel y Tomeček, 2021). El ciervo axis es una especie gregaria que forma manadas mixtas, compuestas por individuos de ambos sexos y de distintas clases etarias, que en ocasiones pueden superar el centenar de ejemplares (Srinivasulu, 2001; Ramesh *et al.*, 2012). La unidad social básica es el grupo familiar matriarcal, conformado por la madre y su descendencia de diferentes cohortes, pero la estructura social de la manada es relativamente flexible, con individuos que se separan y se unen con facilidad a otros grupos (Ramesh *et al.*, 2012). En su rango nativo, el ciervo axis ocupa hábitats que van desde pastizales y matorrales hasta bosques densos y áreas riparias, mostrando gran flexibilidad trófica y espacial (Randel y Tomeček, 2021). En Uruguay, estudios indican que la especie utiliza tanto pastizales abiertos como bosques nativos y plantaciones (Cravino *et al.*, 2023; Cravino y Brazeiro, 2023). Su dieta es predominantemente pastadora, basada en gramíneas, aunque puede consumir brotes y frutos según disponibilidad (Randel y Tomeček, 2021). En áreas invadidas, incluyendo Uruguay, muestra actividad cathemeral con predominio nocturno, conservando picos crepusculares al amanecer y atardecer (Faas y Weckerly, 2010; Cravino y Brazeiro, 2023; Nicosia *et al.*, 2023).



**Figura 2.** Ejemplares de ciervo axis (*Axis axis*) fotografiados mediante cámaras trampa durante el desarrollo del presente trabajo.

En este país, la especie nativa potencialmente más afectada por esta invasión podría ser el guazubirá *Subulo gouazoubira*, recientemente trasladado al género *Subulo* (Bernegossi *et al.*, 2022). Esta especie es uno de los tres cérvidos autóctonos de Uruguay, distribuido en casi todo el país y gran parte de Sudamérica subtropical (Achaval *et al.*, 2004; González y Martínez-Lanfranco, 2010; Silva-Caballero y Ortega, 2022). Es un ciervo nativo de menor tamaño en estado adulto (11-25 kg), con una coloración marrón a gris, orejas particularmente grandes y redondeadas (Figura 3), y una cola corta con pelaje blanco en la parte interior (Richard *et al.*, 1995; Richard y Juliá, 2001; Achaval *et al.*, 2004; González y Martínez-Lanfranco, 2010; Silva-Caballero y Ortega, 2022). Como ocurre en otros cérvidos asociados a ambientes boscosos, los machos se destacan por poseer un par de astas pequeñas de 5 a 15 cm que carecen de ramas (Richard *et al.*, 1995; Merino y Rossi, 2010).

El guazubirá es una especie principalmente solitaria, con la excepción de formación de parejas, las cuales están compuestas principalmente por la madre y su cría, y, rara vez, por machos y hembras (Richard *et al.*, 1995; Achaval *et al.*, 2004; González y Martínez-Lanfranco, 2010). El guazubirá suele habitar ambientes que le brinden cierta cobertura, utilizando principalmente mosaicos de bosques bajos, praderas arbustivas y/o bordes de bosque (Richard *et al.*, 1995; Pinder, 1997; Grotta-Neto *et al.*, 2019, 2020). Si bien existe variación en el uso de ambientes en su amplia distribución, se ha detectado una preferencia de esta especie por los bosques secundarios bajos, evitando bosques más altos (Richard *et al.*, 1995; Richard y

Juliá, 2004). En Uruguay, los distintos tipos de bosques nativos (e.g. bosques serranos, fluviales, de quebrada) presentan justamente estas características de cobertura y estructura (Brazeiro *et al.*, 2020), siendo los principales ambientes donde la especie es detectada (González y Martínez-Lanfranco, 2010; Cravino, 2022). El guazubirá es principalmente un ramoneador, alimentándose de hojas, brotes, frutos y ramas de arbustos y árboles, con muy escaso consumo de pastos (Silva-Caballero y Ortega, 2022). Este cérvido es una especie cathemeral cuya actividad diaria es altamente flexible, pudiendo ajustarse a factores como disturbios antrópicos, presencia de competidores o condiciones ambientales locales, reduciendo riesgos o conflictos con otras especies (Di Bitetti *et al.*, 2020; Grotta-Neto *et al.*, 2024).



**Figura 3.** Ejemplares de guazubirá (*Subulo gouazoubira*) fotografiados mediante cámaras trampa durante el desarrollo del presente trabajo.

En Uruguay, la coexistencia entre el ciervo axis y el guazubirá ocurre en distintos sectores del país, incluyendo la región este, donde paisajes costeros y serranos conforman mosaicos complejos de pastizales, bosques y humedales (Alonso Paz y Bassagoda, 2002). Esta región se sitúa en el encuentro de dos ecorregiones principales, el Graben de la Laguna Merín y las Sierras del Este, reconocidas por su alta diversidad de ambientes y su relevancia para la conservación de la biodiversidad (Brazeiro, 2015). Sin embargo, estos paisajes se encuentran sujetos a diversas presiones antrópicas, como la expansión agropecuaria, la forestación y el

turismo, generando una matriz heterogénea donde áreas protegidas coexisten con ambientes fuertemente modificados (Brazeiro, 2015; MVOTMA, 2015). En este contexto, y a diferencia de otros países de la región, el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) de Uruguay presenta características particulares: dado que aproximadamente el 96% del territorio nacional se encuentra bajo tenencia privada, las áreas protegidas no corresponden mayoritariamente a grandes extensiones de ambientes prístinos, sino a paisajes productivos o suburbanos con relictos de ecosistemas nativos inmersos en la matriz (MVOTMA, 2015). En concordancia, la mayoría de estas áreas se clasifican dentro de las categorías IV, V y VI de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN), que permiten e integran distintos grados de uso humano compatible con la conservación (MVOTMA, 2015; Ministerio de Ambiente, 2026).

Dado el solapamiento espacial entre ambas especies y considerando que las interacciones interespecíficas suelen ser jerárquicas (Amarasekare, 2003), el carácter gregario y el mayor tamaño corporal del ciervo axis, junto con reportes de competencia por interferencia en otras regiones (Faas y Weckerly, 2010) sugieren que esta especie podría ejercer dominancia sobre el guazubirá. Asimismo, las diferencias en la dieta reducen la probabilidad de una fuerte competencia por explotación de recursos, por lo que la interacción se esperaría mediada principalmente por mecanismos de interferencia. En este contexto, el marco teórico del paisaje del miedo resulta particularmente relevante para interpretar las respuestas conductuales del guazubirá. En consecuencia, su presencia podría afectar al ciervo nativo en múltiples escalas. A nivel poblacional, podría generar su desplazamiento en áreas donde el ciervo axis es más abundante, alterando su distribución y patrones de ocupación. A nivel individual, podría provocar cambios en el uso relativo de los ambientes dentro de su ámbito de hogar, en los patrones de actividad temporal o en comportamientos de evitación a escala fina (i.e. evitación de sitios dentro de su rango de hogar con mayor presencia de axis, independientemente del tipo de ambiente). A partir de esta **hipótesis general**, se derivan hipótesis específicas que abordan los patrones del guazubirá a distintas escalas, las cuales se detallan a continuación.

#### **4. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES**

##### **Respuestas a escala del paisaje:**

**H1.** A escala de paisaje, el ciervo axis actúa como un filtro ecológico que limita la ocurrencia del guazubirá en el paisaje.

**P1.** Al comparar sitios a una escala espacial comparable al del rango de hogar del guazubirá, la probabilidad de ocupación disminuirá en sitios con mayor actividad relativa del ciervo axis.

##### **Respuestas en el uso relativo de ambientes:**

**H2.** La presencia del ciervo axis altera la relación entre el riesgo y los beneficios asociados a los ambientes presentes dentro del ámbito de hogar del guazubirá, modificando su preferencia y uso relativo de los mismos.

**P2.** Dentro de los sitios ocupados, el guazubirá utilizará con menor intensidad aquellos ambientes (e.g. coberturas vegetales, gradientes de disturbio humano) más frecuentados por el ciervo axis, ajustando su comportamiento y reduciendo el solapamiento espacial entre ambos.

##### **Respuestas en patrones diarios de actividad:**

**H3.** La presencia del ciervo axis altera la relación entre riesgo y los beneficios asociados a los distintos períodos de actividad, modulando los patrones de actividad diaria del guazubirá.

**P3.** En los sitios donde ambas especies coexisten, el guazubirá desplazará su actividad hacia horarios con menor actividad del ciervo axis, reduciendo el solapamiento temporal entre ambas especies.

##### **Respuestas a escala espaciotemporal fina:**

**H4.** A una escala espaciotemporal fina, el uso heterogéneo en tiempo y espacio del ambiente por parte del ciervo axis genera variación en el riesgo percibido por el guazubirá, el cual responde de manera dinámica ajustando su uso del espacio y evitando temporalmente aquellos sitios recientemente utilizados por esta especie, independientemente del tipo de cobertura vegetal.

**P4a.** Los intervalos de tiempo entre registros consecutivos de guazubirá en un lugar determinado serán más largos cuando la actividad reciente del ciervo axis sea más alta, independientemente de su preferencia de ambientes.

**P4b.** La probabilidad de detección de guazubirá en un lugar determinado será menor en períodos con mayor actividad de ciervo axis, independientemente de su preferencia de ambientes.

## **5. OBJETIVOS**

### **Objetivo general**

Evaluar el impacto de la presencia y actividad del ciervo axis sobre la selección de hábitat y los patrones de actividad del guazubirá a distintas escalas espaciales y temporales en paisajes rurales protegidos del este de Uruguay.

### **Objetivos específicos**

- O1.** Evaluar la selección de hábitat del guazubirá a escala del paisaje y a escala local, mediante la estimación de la probabilidad de ocupación de sitios, como aproximación a procesos de selección de segundo orden, y del uso relativo de los ambientes disponibles dentro de los sitios ocupados, como aproximación a la selección de tercer orden, en relación con la tasa de registro del ciervo axis y covariables de cobertura de suelo y gradientes antrópicos relevantes (e.g. densidad humana, carga ganadera y actividad de perros).
- O2.** Contrastar los patrones de actividad diaria (i.e. distribución de actividad en distintos momentos del día) del guazubirá en sitios con y sin actividad del ciervo axis, y su solapamiento temporal con los patrones de actividad diaria de esta especie.
- O3.** Evaluar los comportamientos de evitación espaciotemporal a escala fina del guazubirá frente al ciervo axis, cuantificando tanto los cambios en su probabilidad de detección en períodos sucesivos de duración fija (i.e. 5 días), como la duración de los intervalos entre registros consecutivos del guazubirá, en relación con la actividad reciente de esta especie, y controlando por la cobertura vegetal y gradientes antrópicos.

## **6. METODOLOGÍA**

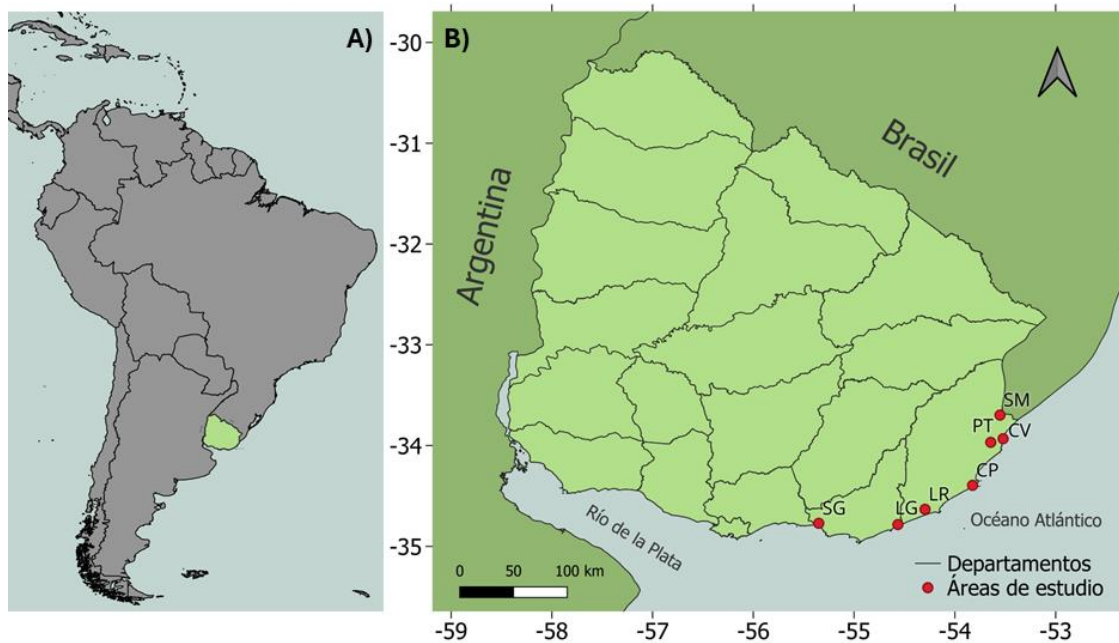
### **6.1. Área de estudio**

El área de estudio comprende siete áreas protegidas en la región este de Uruguay: seis pertenecientes al Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP; DINABISE, Ministerio de Ambiente) —Área de manejo de hábitats y/o especies Laguna Garzón (LG), Paisaje Protegido Laguna de Rocha (LR), Parque Nacional Cabo Polonio (CP), Estación Biológica Potrerillo de Santa Teresa (PT), Área de manejo de hábitats y/o especies Cerro Verde e Islas de la Coronilla (CV) y Parque Nacional San Miguel (SM)— y una al Sistema Departamental de Áreas de Protección Ambiental del Departamento de Canelones (SDAPA) — Área de Protección Ambiental Cuenca Media del Arroyo Solís Grande (SG)— ubicadas en los departamentos de Canelones, Maldonado y Rocha a lo largo de la costa este de Uruguay (Figura 4). Dos de estas áreas (PT y SM) son gestionadas por el Programa de Conservación de la Biodiversidad y Desarrollo Sustentable en los Humedales del Este (PROBIDES, <https://www.probides.org.uy>). Estas áreas se encuentran insertas en dos grandes ecorregiones: el Graben de la Laguna Merín y las Sierras del Este (Brazeiro, 2015). La primera se caracteriza principalmente por actividades agropecuarias, en especial el cultivo de arroz y soja, así como por la forestación, mientras que la segunda está más influenciada por la forestación y la minería (MVOTMA, 2015). Sin embargo, la ganadería y la expansión urbana ejercen presiones considerables en ambas ecorregiones (MVOTMA, 2015), y, junto con las actividades turísticas y recreativas, constituyen los agentes de presión antrópica más comunes dentro de las áreas protegidas consideradas en este estudio, principalmente aquellas ubicadas en la costa atlántica (Canteiro *et al.*, 2018).

El paisaje conforma un mosaico de ambientes costeros e interiores, que incluyen lagunas costeras, sistemas de dunas, bosques y matorrales psamófilos, bosques ribereños y costeros, afloramientos rocosos, pastizales naturales, humedales y planicies de inundación (Alonso Paz y Bassagoda, 2002). Desde el punto de vista socioeconómico, la región está modelada por una diversidad de actividades, tales como agricultura, ganadería, forestación, pesca y turismo (rural, costero y ecoturismo; MVOTMA, 2015). Como resultado, las áreas protegidas se encuentran

inmersas en una matriz dinámica y heterogénea de hábitats nativos fuertemente modificados (Alonso Paz y Bassagoda, 2002; MVOTMA, 2015). El conjunto de actividades humanas que modelan este paisaje favorece la presencia generalizada de perros domésticos *Canis lupus familiaris* de libre movimiento, particularmente en áreas rurales con intensa actividad agrícola y ganadera, donde suelen estar asociados a la presencia de trabajadores rurales, así como también en zonas suburbanas, en torno a viviendas dispersas y a lo largo de caminos o senderos (Walker *et al.*, 2021).

El clima de Uruguay se clasifica como subtropical húmedo (Cfa según Köppen-Geiger), con una marcada variación estacional en la temperatura (INUMET, 2025a). La temperatura media anual nacional es de 17,5 °C, con promedios anuales de mínimas cercanos a 12 °C y máximas en torno a 23 °C (INE, 2024; INUMET, 2025b). La precipitación se distribuye de manera relativamente uniforme a lo largo del año, aunque los valores anuales promedio muestran una notable variación interanual, oscilando en los últimos años entre aproximadamente 890 y 1100 mm (INE, 2024).

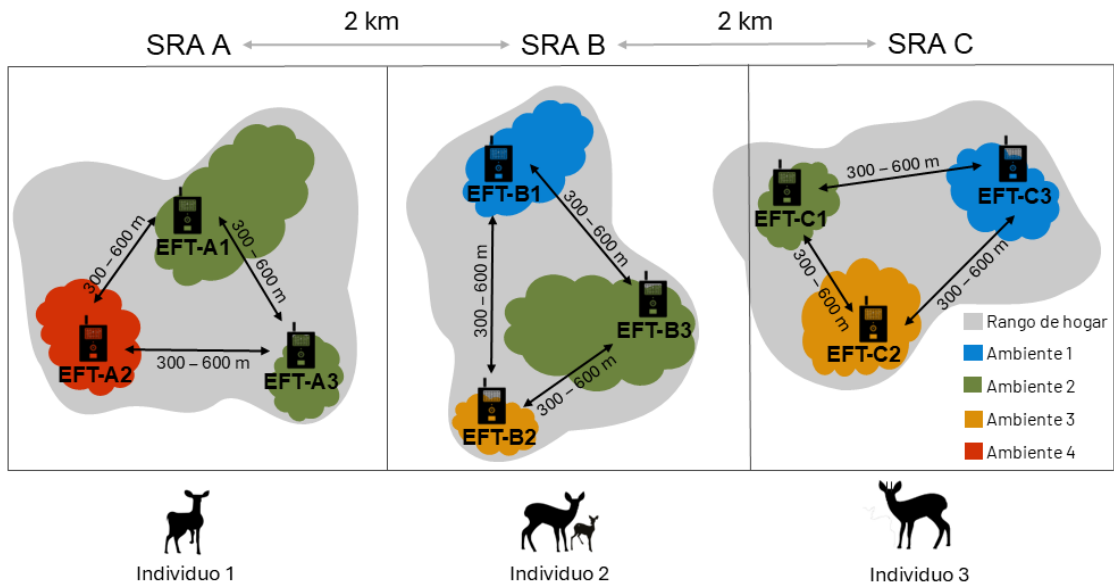


**Figura 4. A)** Localización de Uruguay en América del Sur; **B)** Ubicación de las áreas de estudio dentro de Uruguay (SG: Solís Grande, LG: Laguna Garzón, LR: Laguna de Rocha, CP: Cabo Polonio, PT: Potrerillo de Santa Teresa, CV: Cerro Verde, SM: San Miguel).

## **6.2. Recolección de datos: Fototrampeo**

Para estudiar los patrones de ocupación espacial y respuestas comportamentales a distintas escalas de los cérvidos, se realizó un relevamiento con cámaras trampa en las siete áreas entre 2019 y 2023 (ver detalles en Tabla A.1). Se empleó un diseño de muestreo espacialmente agregado, estableciendo sistemas de registro automático (SRA) espaciados uniformemente a 2 km de distancia entre sí, cada uno compuesto por tres estaciones de fototrampeo (EFT) separadas entre 300 y 600 m (Figura 5). Las EFT se ubicaron con el objetivo de capturar la diversidad de ambientes (i.e., coberturas de vegetación) presentes en el SRA correspondiente. Esta disposición permitió, por un lado, capturar la respuesta de distintos grupos de individuos, dado que la separación de 2 km iguala o supera el tamaño del rango de hogar de diferentes ejemplares (Black-Décima *et al.*, 2001; Silva-Caballero y Ortega, 2022), y por otro, registrar cómo los individuos utilizan en promedio los diversos ambientes dentro de su rango de hogar, al ubicar cámaras en coberturas de vegetación contrastantes dentro de cada SRA. En total se establecieron 63 SRA y 175 EFT, acumulando 7.861 noches-cámara (Tabla A.1).

Las cámaras trampa (modelos Dark Ops, Browning Trail Cameras, Birmingham, Alabama, EE. UU.; Stealth Cam, Stealth Cam LLC, Grand Prairie, Texas, EE. UU.; y Trophy Cam, Bushnell Outdoor Products, Overland Park, Kansas, EE. UU.) fueron configuradas para registrar tres fotografías consecutivas por evento de disparo, con un intervalo de cinco segundos antes del siguiente disparo, y operaron 24 horas al día durante aproximadamente 45 días (media = 47,2; DE = 16,2). Como el muestreo formó parte de un estudio multiespecie, se empleó pollo crudo como cebo con el fin de aumentar la detección de carnívoros (datos no utilizados en la presente tesis). El posible efecto del cebado sobre la detectabilidad de los cérvidos fue evaluado incluyendo la variable “días desde el cebado” en el submodelo de detección en modelos de ocupación preliminares (ver detalle abajo), asumiendo una caída exponencial de su impacto en el tiempo, la cual no mostró un efecto significativo, por lo que no fue considerada en los análisis posteriores.



**Figura 5.** Esquema del diseño de muestreo espacialmente agregado utilizado en las siete áreas de estudio, utilizando de forma ilustrativa rangos de hogar hipotéticos ficticios.

### 6.3. Análisis de datos

#### 6.3.1. Procesamiento de imágenes

Tras la verificación y corrección de todos los errores relacionados con almacenamiento, programación y fallas de funcionamiento (Silva-Rodríguez *et al.*, 2025), los datos de cámaras trampa fueron clasificados manualmente utilizando ExifPro 2.1 (Kowalski y Kowalski, 2013) hasta el nivel de especie (siempre que fue posible). Cuando esto no pudo lograrse, se asignó la clasificación más precisa posible y, en estos casos, los registros fueron excluidos del análisis realizado en esta tesis. Si bien no se realizó un doble chequeo sistemático de todas las identificaciones, los registros dudosos y aquellos asociados a inconsistencias en la base de datos fueron revisados de forma dirigida. Para cada especie, se definió un “evento de registro independiente” como una serie de fotografías separadas de cualquier evento previo o posterior por al menos una hora (criterio previamente utilizado en estudios de fototrampeo con mamíferos de la región; e.g., Cortés *et al.*, 2026; Cravino & Brazeiro, 2023). Sin embargo, en el caso del ciervo axis, si durante una visita se registraban múltiples individuos simultáneamente, el número de eventos para esa visita correspondió al total de individuos observados, bajo el supuesto de que el riesgo percibido ante la presencia de axis puede asociarse tanto a la frecuencia de visita de esta especie en las estaciones de fototrampeo como a

su abundancia. Los metadatos de las imágenes etiquetadas con esta información fueron extraídos en formato CSV y procesados en el software estadístico R (R Core Team, 2017) para su posterior análisis.

### 6.3.2. Modelos de ocupación multinivel

Los efectos de la actividad del ciervo axis sobre la ocupación y el uso relativo de ambientes del guazubirá se evaluaron ajustando modelos de ocupación multinivel con el paquete *msocc* (Stratton *et al.*, 2020) para R (R Core Team, 2017), utilizando inferencia bayesiana basada en Monte Carlo por cadenas de Markov (Markov Chain Monte Carlo, MCMC; 12.000 iteraciones). Este enfoque permite modelar de manera simultánea tres procesos jerárquicos: (i) la probabilidad de ocupación ( $\psi$ ) a nivel de sistema de registro automático (SRA; i.e. “sitio”), que determina la incidencia poblacional de la especie en función de las características del paisaje; (ii) la probabilidad de uso de ambientes disponibles en un SRA ( $\theta$ ) dado que el mismo está ocupado, estimada a nivel de estación de fototrampeo (EFT), que refleja la intensidad relativa promedio de uso de los distintos ambientes disponibles dentro del rango de hogar; y (iii) la probabilidad de detección ( $\rho$ ) en una EFT dado que el ambiente circundante es utilizado, que permite corregir por detección imperfecta y obtener estimaciones no sesgadas de ocupación y uso de ambientes (Nichols *et al.*, 2008; Stratton *et al.*, 2020). Además, los modelos multinivel permiten incorporar covariables explicativas en cada escala jerárquica, lo que posibilita evaluar cómo la ocupación y uso del ambiente del guazubirá se ve influenciada tanto por características del hábitat local como por factores de mayor escala.

La ocupación del guazubirá a escala de SRA se modeló mediante una variable latente  $z_i \sim \text{Bernoulli}(\psi_i)$ , donde  $\psi_i$  representa la ocupación del sitio  $i$ , en función de la actividad del ciervo axis, covariables ambientales  $X_{ik}$  y sus interacciones, modeladas en escala *logit* [Ecuación (Ec.) 1-2]. Condicionado a la ocupación del SRA, el uso relativo del ambiente en la EFT  $j$  se modeló mediante una variable latente  $y_{ij} \sim \text{Bernoulli}(\theta_{ij})$  donde  $\theta_{ij}$  representa el uso relativo del ambiente en función de la actividad del ciervo axis, covariables ambientales estimadas a escala local y de SRA, y sus interacciones (Ec. 3-4). La detección del guazubirá se modeló

mediante la variable observada  $h_{ijd} \sim \text{Bernoulli}(\rho_{jd})$ , condicionada a la ocupación y al uso del ambiente, con  $\rho_{jd}$  modelada en función de covariables de muestreo y temporales, donde  $j$  corresponde a la EFT y  $d$  a la ocasión de muestreo (Ec. 6).

$$z_i \sim \text{Bernoulli}(\psi_i) \quad (\text{Ec. 1})$$

$$\text{logit}(\psi_i) = \beta_0 + \beta_1 \text{Axis}_i + \sum_k \beta_k X_{\{ik\}} + \sum_k \gamma_k (\text{Axis}_i X_{\{ik\}}) \quad (\text{Ec. 2})$$

$$y_{ij} | z_i \sim \text{Bernoulli}(\theta_{ij}) \quad (\text{Ec. 3})$$

$$\text{logit}(\theta_{ij}) = \alpha_0 + \alpha_1 \text{Axis}_i + \sum_k \alpha_k X_{\{ijk\}} + \sum_k \delta_k (\text{Axis}_i X_{\{ijk\}}) \quad (\text{Ec. 4})$$

$$h_{ijd} | y_{ij}, z_i \sim \text{Bernoulli}(\rho_{j[d]}) \quad (\text{Ec. 5})$$

$$\text{logit}(\rho_{j[d]}) = \gamma_0 + \sum_k \gamma_k W_{\{ijkd\}} \quad (\text{Ec. 6})$$

### 6.3.2.1. Cuantificación de variables ambientales explicativas

En el marco de este enfoque multinivel, la estimación de las variables explicativas requirió la caracterización espacial del ambiente a distintas escalas. Para ello, se utilizó información espacial sobre los principales tipos de cobertura de suelo, obtenida y procesada por integrantes del grupo de investigación, a partir de mapas digitales de uso y cobertura del suelo elaborados por la Dirección Nacional de Calidad y Evaluación Ambiental (DINACEA, Ministerio de Ambiente, Uruguay), disponibles en repositorios de acceso abierto (<https://www.ambiente.gub.uy/oan/geoportal/>). En particular, se emplearon las capas *Cobertura vegetal costera (2019–2020)*, *Uso/cobertura del suelo – Cuenca de la Laguna Merín (2019–2020)* y *Clasificación de cobertura del suelo – Cuenca Atlántica (2021)*, generadas a partir de imágenes satelitales multiespectrales con

una resolución espacial mínima aproximada de 10 m, lo que permite una caracterización detallada del paisaje a escala local y de paisaje.

Dado que estas capas presentaban diferencias en las categorías de clasificación, errores puntuales de asignación y diferencias atribuibles a desfases temporales respecto al período de muestreo, los mapas fueron sometidos a un proceso de preprocesamiento, corrección y estandarización. Este proceso incluyó la edición vectorial de polígonos y la corrección manual de coberturas utilizando el software QGIS (QGIS Development Team, 2022), a partir de imágenes satelitales de alta resolución cercanas a las fechas de los relevamientos, obtenidas mediante la herramienta *Time Machine* de Google Earth Pro. A partir de estas capas corregidas se calcularon las proporciones relativas de los distintos tipos de cobertura de suelo considerados en el estudio (Tabla 1), tanto a escala de estación de fototrampeo (EFT) como de sistema de registro automático (SRA), utilizando buffers circulares de 100 m y 500 m, respectivamente. De manera análoga, la densidad humana se estimó a partir del conteo de techos dentro de los mismos buffers, como un *proxy* de urbanización e intensidad de uso humano del paisaje (ver más abajo detalles sobre esta covariable).

Dado que las proporciones de los distintos tipos de cobertura del suelo presentaron altos niveles de colinealidad, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) en R (R Core Team, 2017) con el objetivo de sintetizar la información ambiental y representar los principales gradientes espaciales del paisaje. El ACP se aplicó por separado a las variables de cobertura estimadas a escala de EFT y de SRA. En ambos casos, los tres primeros componentes explicaron más del 90 % de la varianza total, por lo que fueron retenidos para su uso como covariables en los modelos (ver Anexo 11.1). El primer componente representó un gradiente de estructura vertical de la vegetación, desde ambientes abiertos hasta ambientes arbolados (VSRT); el segundo componente reflejó un gradiente asociado a la vegetación natural, diferenciando principalmente entre plantaciones forestales y monte nativo (VNAT); y el tercer componente capturó un gradiente de influencia de ambientes húmedos y vegetación hidrófila, incluyendo humedales y pajonales

(WTLD). Estos componentes se utilizaron como predictores continuos en los submodelos de ocupación y uso del ambiente.

La densidad humana se caracterizó mediante índices continuos basados en la proximidad a viviendas, a partir de la identificación de techos en imágenes satelitales de alta resolución de Google Earth® correspondientes a fechas cercanas al muestreo. Para cada estación de fototrampeo  $i$ , se calculó un índice de densidad humana ( $DH_i$ ) como la suma de funciones de decaimiento exponencial de la distancia a los techos circundantes:

$$DH_i = \sum_{j=1}^R e^{-d_{ij}}$$

donde  $d_{ij}$  es la distancia (km) entre la estación  $i$  y el techo  $j$ , y  $R$  el número máximo de techos considerados. Se estimaron dos versiones del índice, DH5 y DH50, utilizando los 5 y 50 techos más cercanos, respectivamente, para representar la influencia de la densidad humana a distintas escalas espaciales.

**Tabla 1.** Variables ambientales y antrópicas utilizadas en los análisis a nivel de SRA y a nivel de EFT. Se incluyen clases de cobertura del suelo, variables compuestas, gradientes ambientales derivados de análisis de componentes principales, un índice continuo de densidad humana y tasas de registro de especies obtenidas a partir de las cámaras trampa.

| <b>Código</b> | <b>Descripción</b>  |
|---------------|---|
| <b>PLNT</b>   | Plantaciones forestales (incluye mayormente plantaciones <i>sensu stricto</i> , en menor medida cortinas forestales, y, raramente, áreas de sombra, ornamentación o frutales)   |
| <b>FRST</b>   | Bosque nativo (incluye tanto parches de bosque nativo puro como con presencia de especies exóticas, o dominados por especies exóticas del género <i>Acacia</i> )  |
| <b>SHRB</b>   | Matorrales y arboledas abiertas (incluye arbustales altos, i.e. > 1,5 m, y áreas arboladas abiertas dominadas por nativas o exóticas con dosel discontinuo)   |
| <b>OPEN</b>   | Áreas abiertas (praderas naturales, pasturas sembradas, cultivos, dunas, playas, arenales, suelo o roca desnuda y caminos)  |
| <b>WTER</b>   | Cuerpos de agua abiertos  |
| <b>TGRS</b>   | Pajonales altos (i.e. > 0,5 m) y arbustales bajos (i.e. mayormente < 1,5 m)   |
| <b>CLSD</b>   | Vegetación cerrada (PLNT + FRST + SHRB)   |
| <b>WOOD</b>   | Áreas arboladas de dosel continuo o denso (FRST + PLNT)   |
| <b>VSRT</b>   | Gradiente de estructura vertical de la vegetación (componente principal)  |
| <b>VNAT</b>   | Gradiente de vegetación natural (componente principal)  |
| <b>WTLD</b>   | Gradiente de cobertura de humedales y vegetación hidrófila (componente principal)   |
| <b>DH50</b>   | Índice continuo de densidad humana basado en la distancia a los 50 techos más cercanos, identificados en imágenes de Google Earth para fechas cercanas al muestreo  |
| <b>DH5</b>    | Índice continuo de densidad humana basado en la distancia a los 5 techos más cercanos, identificados en imágenes de Google Earth para fechas cercanas al muestreo; este representa el impacto de las viviendas más cercanas |
| <b>LOC</b>    | Localidad de estudio (i.e. área protegida)  |
| <b>TRAaxi</b> | Tasa de registro de ciervo axis (registros independientes ind./día)   |
| <b>TRLvst</b> | Tasa de registro de ganado (vacuno, ovino y equino) (registros ind./día), como proxy de carga ganadera  |
| <b>TRCfam</b> | Tasa de registro de perros (registros ind./día), como proxy de actividad relativa de perros de libre movimiento   |
| <b>TRSscr</b> | Tasa de registro de jabalí (registros ind./día), como proxy de actividad relativa de esta especie   |

En este marco, se evaluó si la actividad relativa del ciervo axis se asocia con cambios en (a) la probabilidad de ocupación del guazubirá a nivel de SRA y (b) su uso relativo de ambientes a nivel de EFT dentro de los sitios ocupados. Para ello, la ocupación del guazubirá se modeló a nivel de sistema de registro (SRA), incluyendo como factores explicativos principales la cobertura de suelo (Tabla 1) estimada dentro de un buffer de 500 m alrededor del centroide geográfico de las EFT en cada

SRA, y la tasa de registro promedio de axis registrada en las EFT de cada SRA, así como las interacciones entre estas variables. De esta manera, se evaluó tanto un posible efecto aditivo (e.g., disminución general de ocupación en SRA con mayor actividad de axis, luego de controlar por gradientes ambientales) como un efecto interactivo, en el que la respuesta del guazubirá a gradientes ambientales se ve modificada por la actividad relativa del ciervo axis. Como covariables de control se incorporaron la localidad (i.e. área protegida), la densidad humana asociada a la urbanización, y la actividad de perros, ganado y otras especies invasoras (Tabla 1), con el fin controlar el efecto de fuentes de variación no relacionadas directamente con la hipótesis (H1). La selección de ambientes a nivel de EFT se analizó empleando los mismos factores explicativos y covariables que para la estimación de la ocupación, pero en este caso estimados a ambas escalas (SRA y EFT). Para la cobertura de suelo y la densidad humana a nivel de EFT se empleó un buffer de 100 m alrededor de cada EFT. Finalmente, para estimar la probabilidad de detección del guazubirá, los registros se agruparon en intervalos de muestreo de 5 días. Esta elección se alinea con la duración mediana de las ocasiones de muestreo reportada en estudios de ocupación con cámaras trampa (Burton *et al.*, 2015) y constituye una estrategia recomendada para reducir la autocorrelación temporal entre registros y aproximar la independencia entre ocasiones de muestreo, minimizando así posibles sesgos en las estimaciones de ocupación (Goldstein *et al.*, 2024). Las variables predictoras incluyeron el esfuerzo de muestreo, el día del año, los días desde la instalación de la cámara, la fase lunar y los registros de otras especies, todos estructurados en intervalos de 5 días.

#### 6.3.2.2. Ajuste y selección de modelos

La construcción de los modelos multinivel se realizó de manera secuencial. En primer lugar, se ajustó un modelo nulo de los tres niveles jerárquicos (ocupación, uso y detección) sin variables, y su valor de Criterio de Información de Watanabe-Akaike (WAIC) se utilizó como referencial inicial para la comparación. A partir de este modelo, se procedió a ajustar el submodelo de probabilidad de detección, incorporando las variables mencionadas una a una y en combinación de forma aditiva. Cada modelo se comparó con el nulo mediante WAIC, y se retuvieron

aquellas variables que reducían el criterio de información y mostraban efectos consistentes. A continuación, se ajustaron los submodelos de ocupación a nivel de SRA, utilizando como referencia el submodelo de detección seleccionado. En este caso se incorporaron progresivamente las variables y covariables de hábitat y contexto, así como interacciones de interés. La comparación entre modelos se realizó nuevamente con WAIC, seleccionándose el modelo más parsimonioso que mejoraba el ajuste. Finalmente, se repitió el procedimiento a nivel de EFT para modelar el uso relativos de ambientes dentro de los SRA condicionados en su ocupación, incluyendo tanto variables y covariables estimadas a escala de EFT como de SRA. Todos los análisis y comparaciones de modelos se realizaron en el entorno estadístico R (R Core Team, 2017), utilizando principalmente el paquete *msocc* (Stratton *et al.*, 2020).

La convergencia y el comportamiento de las cadenas de Markov se evaluaron para todos los parámetros de los submodelos de ocupación, uso de hábitat y detección mediante la inspección visual de los *traceplots*, verificando la estabilidad de las cadenas y la ausencia de tendencias. Asimismo, se evaluó la adecuación del período de descarte inicial, confirmándose que la eliminación de las primeras 2.000 iteraciones (*burn-in*) resultó suficiente para todos los parámetros (Figuras A.1-3). Adicionalmente, se analizó la autocorrelación temporal de las cadenas post *burn-in*, detectándose autocorrelación moderada en los primeros seis retardos. En consecuencia, se recalcularon los estimadores y los intervalos de credibilidad aplicando un procedimiento de *thinning* (retención de una iteración cada seis). Dado que los valores medios y los intervalos obtenidos bajo *thinning* no difirieron sustancialmente de aquellos estimados utilizando la cadena completa post *burn-in*, se decidió reportar los resultados del modelo original, considerando que el muestreo posterior fue adecuado y representativo.

Para todos los parámetros y predicciones derivadas del modelo se estimaron intervalos de credibilidad del 95 % y del 75 %. Mientras que los intervalos del 95 % reflejan la incertidumbre completa asociada al proceso de inferencia, los intervalos del 75 % se utilizaron gráficamente con fines descriptivos para visualizar de manera más clara los patrones de respuesta promedio, reduciendo la influencia de valores

extremos provenientes de las colas de la distribución posterior generadas durante el muestreo MCMC. En el marco de la inferencia bayesiana, la evidencia de un efecto se evaluó según si los intervalos de credibilidad excluían o no el cero, sin recurrir a valores  $p$  (Gelman *et al.*, 2014).

### **6.3.3. Patrones de actividad diarios**

Los patrones diarios de actividad se estimaron en R (R Core Team, 2017) utilizando el mismo conjunto de datos obtenido a partir de los pasos de procesamiento descritos anteriormente. Los registros temporales fueron transformados a hora solar mediante la función *sunTime* del paquete ‘overlap’ (Ridout y Linkie, 2009), lo que permitió estandarizar la información en relación con la salida y puesta del sol. Esta corrección es importante dado que los datos fueron obtenidos en diferentes campañas de muestreo, incluyendo las diferentes estaciones del año, y podría generar sesgos debido a la variación estacional en la duración del día (Nouvellet *et al.*, 2012).

Con estos registros se construyeron curvas de densidad de Kernel para el guazubirá, diferenciando entre grupo de datos con presencia y ausencia de ciervo axis a nivel de SRA. Asimismo, se estimó la curva de densidad de Kernel para el ciervo axis en los sistemas que coexiste con el guazubirá, la cual fue comparada con la curva correspondiente para el guazubirá en sistemas sin ciervo axis y con aquella en sitios con ciervo axis. De estas comparaciones se obtuvieron los coeficientes de solapamiento temporal entre cada par de curvas de Kernel, para evaluar si existen diferencias en el patrón de actividad diario del guazubirá en presencia y ausencia de ciervo axis, y si el solapamiento de los patrones de actividad de guazubirá y ciervo axis en presencia de este último es menor que en su ausencia.

El grado de solapamiento temporal entre las curvas fue estimado y graficado mediante las funciones *overlapEst* y *overlapPlot* del paquete *overlap* (Ridout y Linkie, 2009), utilizando el estimador *Dhat4* recomendado para tamaños de muestras mayores a 50 (Meredith *et al.*, 2024). La variabilidad en las estimaciones

de solapamiento se evaluó mediante intervalos de confianza del 95%, calculados a partir de un procedimiento de bootstrap suavizado con 10.000 repeticiones.

Adicionalmente, para evaluar si la presencia del ciervo axis se asoció a cambios en la distribución temporal de la actividad del guazubirá, los registros horarios fueron transformados a datos circulares (en radianes) y se compararon las distribuciones angulares del guazubirá en sitios con y sin axis mediante la prueba de homogeneidad de Watson  $U^2$ , implementado en el paquete *circular* de R (Agostinelli y Lund, 2017). Esta prueba permite evaluar si dos distribuciones circulares difieren en su forma y/o dirección media, proporcionando una medida complementaria a los análisis de solapamiento temporal basados en densidades de Kernel.

#### 6.3.4. Evitación espaciotemporal a escala fina

Para evaluar una posible evitación espaciotemporal a escala fina del guazubirá frente al ciervo axis, se calcularon los intervalos de tiempo (en minutos) entre registros consecutivos independientes de guazubirá en cada cámara trampa. Para cada intervalo se contabilizó el número de registros de ciervo axis ocurridos dentro del mismo. Adicionalmente, se incorporó una variable denominada **Dp**, que representa la influencia temporal reciente de los ciervos axis en el sitio. Esta variable se definió como  $Dp=e^{-tp}$ , donde **tp** corresponde al tiempo transcurrido (en días) entre el inicio del intervalo y el último registro de axis previo. De esta forma, **Dp** toma el valor 1 cuando un axis fue registrado inmediatamente antes del intervalo (**tp=0**) y decrece exponencialmente a medida que aumenta el tiempo desde la última detección. Cuando no se registraron axis previamente al intervalo en la cámara, **Dp** se definió como 0, asumiendo que en ausencia de eventos previos detectados no existe influencia temporal residual dentro de la ventana de observación. Esta aproximación resulta razonable dado el tiempo efectivo de funcionamiento de las cámaras antes de la mayoría de los intervalos considerados. Esta formulación permite incorporar la posible influencia decreciente de la presencia reciente de ciervos axis sobre la actividad de guazubirá, incluyendo casos en los que los registros de axis no se superponen directamente con los

intervalos de guazubirá, pero podrían haber ocurrido poco antes (por ejemplo, al inicio del período de muestreo).

El tiempo entre detecciones consecutivas de guazubirá (*Interval\_mins*) presentó una fuerte asimetría positiva, por lo que se aplicó una transformación logarítmica con el fin de aproximar la normalidad de los residuos y la homogeneidad de varianzas (Zuur *et al.*, 2009). Los análisis se realizaron mediante modelos lineales mixtos (LMM) con el paquete *lme4* (Bates *et al.*, 2015) en R (R Core Team, 2017), utilizando  $\log(\text{Interval\_mins})$  como variable respuesta. Se evaluaron como efectos fijos predictores relacionados con la presencia y abundancia de ciervo axis (e.g. número de registros independientes de axis en el intervalo y variable *Dp*), así como covariables antropogénicas (e.g. presencia de casas en radio de 100m) y ecológicamente relevantes asociadas con la estructura y cobertura vegetal. Para controlar la no independencia espacial, se incluyó una estructura de efectos aleatorios anidados (1 | SRA/camera), representando las cámaras agrupadas dentro de cada sistema.

La construcción de los modelos se realizó de manera secuencial, comenzando con un modelo nulo y añadiendo progresivamente los predictores de interés. La selección del modelo se basó en el criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc), la inspección de los residuos (Figura A.4) y el sentido ecológico de los efectos estimados, priorizando el modelo con mejor ajuste y menor complejidad (Burnham y Anderson, 2004; Zuur *et al.*, 2009).

Este enfoque se eligió en lugar de los análisis tradicionales de atracción o evitación (e.g. Balme *et al.* 2019) porque permite incorporar covariables ambientales y de uso de hábitat como predictores adicionales, mejorando el ajuste de los modelos y reduciendo el riesgo de confundir un patrón de coocurrencia por uso compartido del ambiente con una verdadera interacción conductual (Bolker *et al.*, 2008; Pollock *et al.*, 2014).

## 7. RESULTADOS

### 7.1. Modelos de ocupación multinivel

El guazubirá fue detectado en 48 EFT distribuidas en 29 SRA. Entre los modelos evaluados, un único modelo completo (m.e19) mostró un soporte claramente superior al resto ( $\Delta\text{AIC} \geq 22$ ; Tabla A.6). La selección de covariables se realizó de manera secuencial sobre los tres submodelos que componen el modelo completo: primero el submodelo de detección ( $p$ ), luego el de ocupación a nivel SRA ( $\psi$ ) y, finalmente, el submodelo de uso relativo del ambiente a nivel EFT ( $\theta$ ). Los modelos fueron ordenados según el Criterio de Información de Watanabe-Akaike (WAIC) creciente y en las Tablas 2–4 se presentan los diez con mayor soporte para cada paso del ajuste.

**Tabla 2.** Diez modelos con mayor soporte (menor valor de Criterio de Información de Watanabe-Akaike; WAIC) entre todos los modelos candidatos evaluados para la probabilidad de detección ( $p$ ) del guazubirá. La ocupación a nivel de SRA ( $\psi$ ) y el uso relativo de ambientes a nivel de EFT ( $\theta$ ) se mantuvieron constantes ( $\sim 1$ ). Los modelos se presentan ordenados según WAIC creciente. Se indica el número de parámetros estimados ( $k$ ), el WAIC y  $\Delta\text{WAIC}$  respecto al modelo con mayor soporte. En negrita se señalan las variables estadísticamente significativas. Eff = esfuerzo de muestreo relativo, Cfam = tasa de registro de perros, Sscr = tasa de registro de jabalí, Aaxi = tasa de registro de axis, Lvst = tasa de registro de ganado, JDay = día del año, Nday = días desde la instalación, Moon = fase lunar

| Código           | Ocupación a nivel de SRA ( $\psi$ ) | Uso de ambiente a nivel de EFT ( $\theta$ ) | Probabilidad de Detección ( $p$ )       | $k$ | WAIC    | $\Delta\text{WAIC}$ |
|------------------|-------------------------------------|---|---|-----|---------|---------------------|
| <b>m.p7</b>      | $\sim 1$                            | $\sim 1$                                    | <b>Eff + Cfam + Sscr</b>                | 6   | 4418,64 | 0,00                |
| <b>m.p4</b>      | $\sim 1$                            | $\sim 1$                                    | <b>Eff + Cfam</b>                       | 5   | 4422,04 | 3,40                |
| <b>m.p8</b>      | $\sim 1$                            | $\sim 1$                                    | <b>Eff + Cfam + Sscr + Aaxi</b>         | 7   | 4423,22 | 4,57                |
| <b>m0 (nulo)</b> | $\sim 1$                            | $\sim 1$                                    | $\sim 1$                                | 3   | 4427,04 | 8,40                |
| <b>m.p6</b>      | $\sim 1$                            | $\sim 1$                                    | <b>Eff + Cfam + Aaxi</b>                | 6   | 4429,77 | 11,13               |
| <b>m.p3</b>      | $\sim 1$                            | $\sim 1$                                    | <b>Eff</b>                              | 4   | 4429,92 | 11,28               |
| <b>m.p10</b>     | $\sim 1$                            | $\sim 1$                                    | <b>Eff + Cfam + Sscr + JDay</b>         | 7   | 4457,01 | 38,36               |
| <b>m.p1</b>      | $\sim 1$                            | $\sim 1$                                    | <b>Eff + NDay + JDay + JDay2 + Moon</b> | 8   | 4461,92 | 43,28               |
| <b>m.p2</b>      | $\sim 1$                            | $\sim 1$                                    | <b>Eff + JDay</b>                       | 5   | 4464,16 | 45,52               |
| <b>m.p9</b>      | $\sim 1$                            | $\sim 1$                                    | <b>Eff + Cfam + Sscr + Lvst</b>         | 7   | 4526,77 | 108,13              |
| <b>m.p5</b>      | $\sim 1$                            | $\sim 1$                                    | <b>Eff + Cfam + Lvst</b>                | 6   | 4530,42 | 111,77              |

**Tabla 3.** Diez modelos con mayor soporte (menor valor de Criterio de Información de Watanabe-Akaike; WAIC) entre todos los modelos candidatos evaluados para la ocupación a nivel de SRA ( $\psi$ ) del guazubirá, manteniendo fija la estructura del submodelo de detección seleccionada (Eff + Cfam + Sscr) y el uso a nivel de EFT constante ( $\sim 1$ ). Los modelos se presentan ordenados según WAIC creciente. Se indica el número de parámetros estimados (k), el WAIC y  $\Delta$ WAIC respecto al modelo con mayor soporte. Se incluye el modelo de referencia del paso anterior para comparación. En negrita se señalan las variables estadísticamente significativas. Eff = esfuerzo de muestreo relativo, Cfam = tasa de registro de perros, Sscr = tasa de registro de jabalí, OPEN = áreas abiertas, TR.Aaxi = tasa de registro promedio de axis, TR.Lvst = tasa de registro promedio de ganado, LOC = localidad, VSRT = estructura vertical de la vegetación, DT50.sra = índice de densidad humana de 50 viviendas, DT5.sra = índice de densidad humana de 5 viviendas, TR.Sscr = tasa de registro promedio de jabalí.

| Código            | Ocupación a nivel de SRA ( $\psi$ )                           | Uso de ambiente a nivel de EFT ( $\theta$ ) | Probabilidad de Detección (p) | k  | WAIC    | $\Delta$ WAIC |
|-------------------|---|---|-------------------------------|----|---------|---------------|
| <b>m.s28</b>      | OPEN + TR.Aaxi + <b>LOC</b> + <b>TR.Lvst</b> * VSRT           | $\sim 1$                                    | <b>Eff + Cfam</b> + Sscr      | 11 | 3496,13 | 0,00          |
| <b>m.s26</b>      | OPEN * TR.Aaxi + LOC + TR.Lvst + VSRT+ TR.Cfam                | $\sim 1$                                    | <b>Eff + Cfam</b> + Sscr      | 13 | 3499,64 | 3,51          |
| <b>m.s25</b>      | OPEN * TR.Aaxi + <b>LOC</b> + <b>TR.Lvst</b> + VSRT           | $\sim 1$                                    | <b>Eff + Cfam</b> + Sscr      | 12 | 3500,06 | 3,93          |
| <b>m.s30</b>      | OPEN + TR.Aaxi + <b>LOC</b> + <b>TR.Lvst</b> * VSRT+ DT50.sra | $\sim 1$                                    | <b>Eff + Cfam</b> + Sscr      | 12 | 3519,23 | 23,10         |
| <b>m.s31</b>      | OPEN + TR.Aaxi + <b>LOC</b> + <b>TR.Lvst</b> * VSRT+ DT5.sra  | $\sim 1$                                    | <b>Eff + Cfam</b> + Sscr      | 12 | 3534,86 | 38,73         |
| <b>m.s18</b>      | <b>OPEN</b> * TR.Aaxi + LOC + <b>TR.Lvst</b>                  | $\sim 1$                                    | <b>Eff + Cfam</b> + Sscr      | 11 | 3545,98 | 49,84         |
| <b>m.s29</b>      | OPEN + <b>LOC</b> + TR.Lvst * VSRT                            | $\sim 1$                                    | <b>Eff + Cfam</b> + Sscr      | 10 | 3620,55 | 124,42        |
| <b>m.s16</b>      | <b>OPEN</b> * TR.Aaxi + LOC                                   | $\sim 1$                                    | <b>Eff + Cfam</b> + Sscr      | 10 | 3787,95 | 291,81        |
| <b>m.s14</b>      | <b>OPEN</b> + LOC + TR.Aaxi                                   | $\sim 1$                                    | <b>Eff + Cfam</b> + Sscr      | 9  | 3806,81 | 310,68        |
| <b>m.s27</b>      | OPEN * TR.Aaxi + LOC + TR.Lvst + VSRT+ TR.Sscr                | $\sim 1$                                    | <b>Eff + Cfam</b> + Sscr      | 13 | 3808,74 | 312,61        |
| <b>m.p7 (ref)</b> | $\sim 1$  | $\sim 1$                                    | <b>Eff + Cfam</b> + Sscr      | 6  | 4418,64 | 922,51        |

**Tabla 4.** Diez modelos con mayor soporte (menor valor de Criterio de Información de Watanabe-Akaike; WAIC) entre todos los modelos candidatos evaluados para el uso relativo de ambientes del guazubirá a nivel de EFT ( $\theta$ ), manteniendo fijas las estructuras seleccionadas para detección ( $p$ ) y ocupación ( $\psi$ ) en los pasos previos. Los modelos se presentan ordenados según WAIC creciente. Se indica el número de parámetros estimados ( $k$ ), el WAIC y  $\Delta$ WAIC respecto al modelo con menor WAIC. Se incluye el modelo de referencia correspondiente al mejor modelo de ocupación para comparación. En negrita se señalan las variables estadísticamente significativas. Eff = esfuerzo de muestreo relativo, Cfam = tasa de registro de perros, Sscr = tasa de registro de jabalí, OPEN = ambiente abierto, TR.Aaxi = tasa de registro promedio de axis, TR.Lvst = tasa de registro promedio de ganado, LOC = localidad, VSRT = estructura vertical de la vegetación, WTLD = humedales y vegetación hidrófila, FRST = bosque nativo,

| Código             | Ocupación a nivel de SRA ( $\psi$ )                 | Uso de ambiente a nivel de EFT ( $\theta$ ) | Probabilidad de Detección ( $p$ ) | k  | WAIC    | $\Delta$ WAIC |
|--------------------|---|---|-----------------------------------|----|---------|---------------|
| <b>m.e19</b>       | OPEN + TR.Aaxi + <b>LOC</b> + <b>TR.Lvst</b> * VSRT | <b>VSRT</b> + WTLD                          | <b>Eff</b> + <b>Cfam</b> + Sscr   | 14 | 3450,49 | 0,00          |
| <b>m.e1</b>        | OPEN + TR.Aaxi + <b>LOC</b> + <b>TR.Lvst</b> * VSRT | <b>VSRT</b>                                 | <b>Eff</b> + <b>Cfam</b> + Sscr   | 13 | 3472,72 | 22,23         |
| <b>m.e22</b>       | OPEN + TR.Aaxi + <b>LOC</b> + <b>TR.Lvst</b> * VSRT | <b>VSRT</b> + WTLD + FRST                   | <b>Eff</b> + <b>Cfam</b> + Sscr   | 15 | 3476,53 | 26,04         |
| <b>m.e7</b>        | OPEN + TR.Aaxi + <b>LOC</b> + <b>TR.Lvst</b> * VSRT | <b>FRST</b>                                 | <b>Eff</b> + <b>Cfam</b> + Sscr   | 13 | 3484,68 | 34,20         |
| <b>m.e21</b>       | OPEN + TR.Aaxi + <b>LOC</b> + <b>TR.Lvst</b> * VSRT | VSRT * TR.Aaxi.SRA + WTLD                   | <b>Eff</b> + <b>Cfam</b> + Sscr   | 16 | 3487,52 | 37,04         |
| <b>m.e14</b>       | OPEN + TR.Aaxi + <b>LOC</b> + <b>TR.Lvst</b> * VSRT | <b>FRST</b> *TR.Aaxi                        | <b>Eff</b> + <b>Cfam</b> + Sscr   | 15 | 3492,32 | 41,83         |
| <b>m.e9</b>        | OPEN + TR.Aaxi + <b>LOC</b> + <b>TR.Lvst</b> * VSRT | <b>VSRT</b> + FRST                          | <b>Eff</b> + <b>Cfam</b> + Sscr   | 14 | 3493,03 | 42,54         |
| <b>m.e20</b>       | OPEN + TR.Aaxi + <b>LOC</b> + <b>TR.Lvst</b> * VSRT | <b>VSRT</b> * TR.Aaxi + WTLD                | <b>Eff</b> + <b>Cfam</b> + Sscr   | 16 | 3496,00 | 45,52         |
| <b>m.s28 (ref)</b> | OPEN + TR.Aaxi + <b>LOC</b> + <b>TR.Lvst</b> * VSRT | ~1  | <b>Eff</b> + <b>Cfam</b> + Sscr   | 11 | 3496,13 | 45,65         |
| <b>m.e4</b>        | OPEN + TR.Aaxi + <b>LOC</b> + <b>TR.Lvst</b> * VSRT | VSRT + OPEN                                 | <b>Eff</b> + <b>Cfam</b> + Sscr   | 14 | 3497,85 | 47,36         |

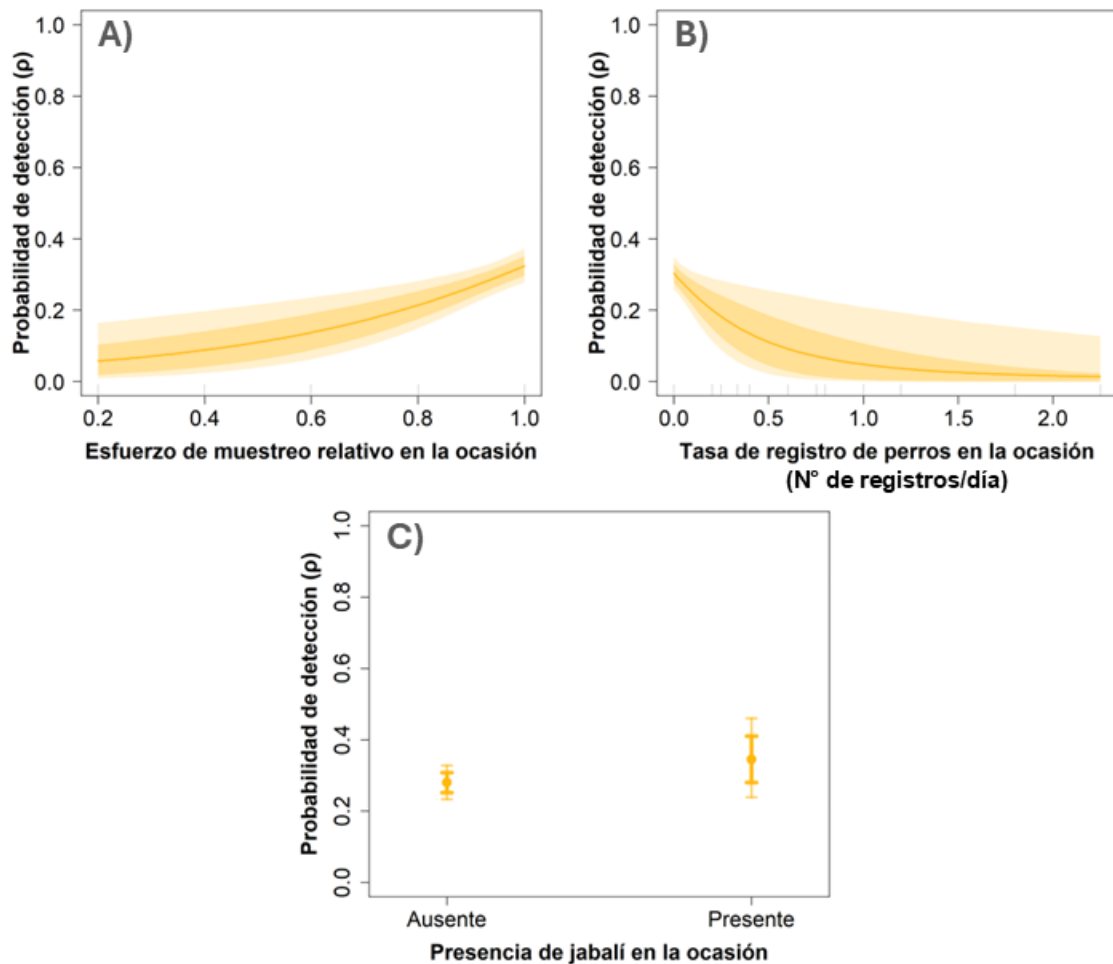
La probabilidad de detección estuvo fuertemente influenciada por el esfuerzo de muestreo y por variables asociadas a la actividad humana, como la tasa de registro de perros (Tabla 2). El esfuerzo tuvo un efecto positivo significativo sobre la detección ( $\hat{\gamma} = 2,88$ ; IC 95%: 1,07 a 4,97, Figura 6A), mientras que la tasa de registro de perros mostró un efecto negativo marcado ( $\hat{\gamma} = -2,80$ ; IC 95%:  $-5,83$  a  $-0,48$ , Figura 6B). En términos biológicos, una actividad relativamente baja pero sostenida de perros, equivalente a un registro por día, se asoció con una caída abrupta de la probabilidad de detectar guazubirá, alcanzando valores cercanos a cero (Figura

6B). El efecto de la presencia de jabalí fue débil y no significativo (Figura 6C), aunque su inclusión contribuyó a mejorar el ajuste del modelo (Tabla 2).

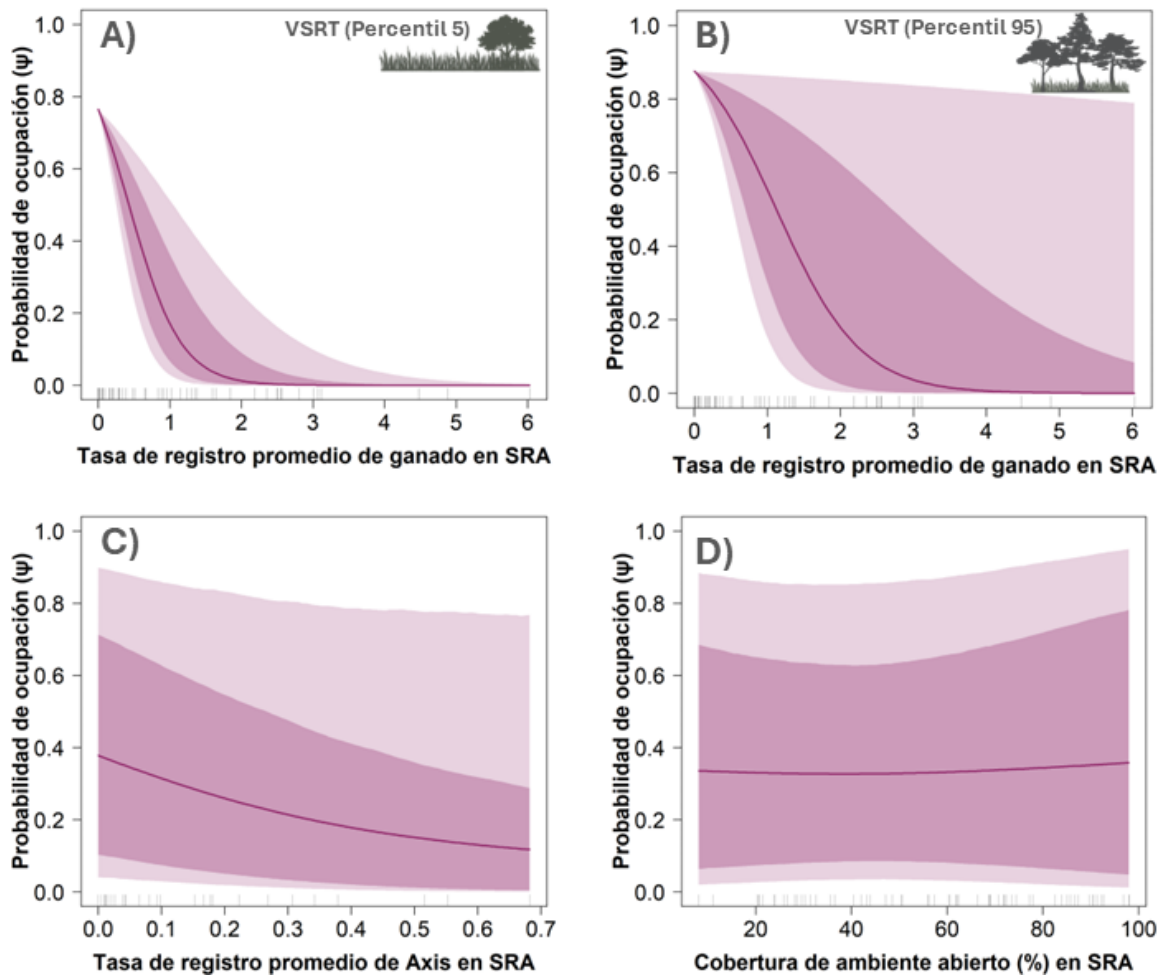
La ocupación del guazubirá estuvo principalmente explicada por variables asociadas a la localidad (i.e. área protegida), al uso humano del paisaje y a la actividad de ciervo axis. En particular, la localidad PT mostró un efecto positivo fuerte sobre la probabilidad de ocupación ( $\hat{\beta} = 4,46$ ; IC 95%: 0,58–8,79), indicando una mayor incidencia en esta área luego de controlar estadísticamente por otras variables. Por su parte, la tasa de registro promedio de ganado en el SRA mostró un efecto negativo sobre la probabilidad de ocupación del guazubirá, cuyo impacto dependió del gradiente de estructura vertical de la vegetación (VSRT). En sitios con baja estructura vertical de la vegetación (e.g. VSRT en el percentil 5), la probabilidad de ocupación disminuyó abruptamente, alcanzando valores cercanos a cero con tasas promedio de ganado en el sistema de aproximadamente 2 registros/día-cámara (Figura 7A). En contraste, en sitios con mayor estructura vertical de la vegetación (e.g. VSRT en el percentil 95), la ocupación se mantuvo relativamente más alta y solo se redujo a valores cercanos a cero a tasas de ganado del orden de 4 registros/día-cámara (Figura 7B). Si bien el término de interacción entre ambas variables no resultó estadísticamente significativo ( $\hat{\beta} = 1,14$ ; IC 95%: -3,64 a 6,32), su inclusión mejoró sustancialmente el desempeño del modelo, sugiriendo que una mayor complejidad estructural de la vegetación podría amortiguar parcialmente los efectos negativos del uso ganadero sobre la ocupación del guazubirá a escala de SRA.

Por otro lado, la tasa de registro promedio de ciervo axis mostró también una asociación con la probabilidad de ocupación del guazubirá, aunque con una alta incertidumbre ( $\hat{\beta} = -3,70$ ; IC 95%: -8,28 a 1,10, Figura 7C). Si bien la distribución posterior sugiere una mayor probabilidad de un efecto negativo, no es posible concluir con confianza su dirección. Finalmente, la cobertura relativa de ambiente abierto presentó efectos débiles y no significativos ( $\hat{\beta} = 0,09$ ; IC 95%: -4,58 a 4,91, Figura 7D), cuya inclusión mejoró también el desempeño del modelo (Tabla 3).

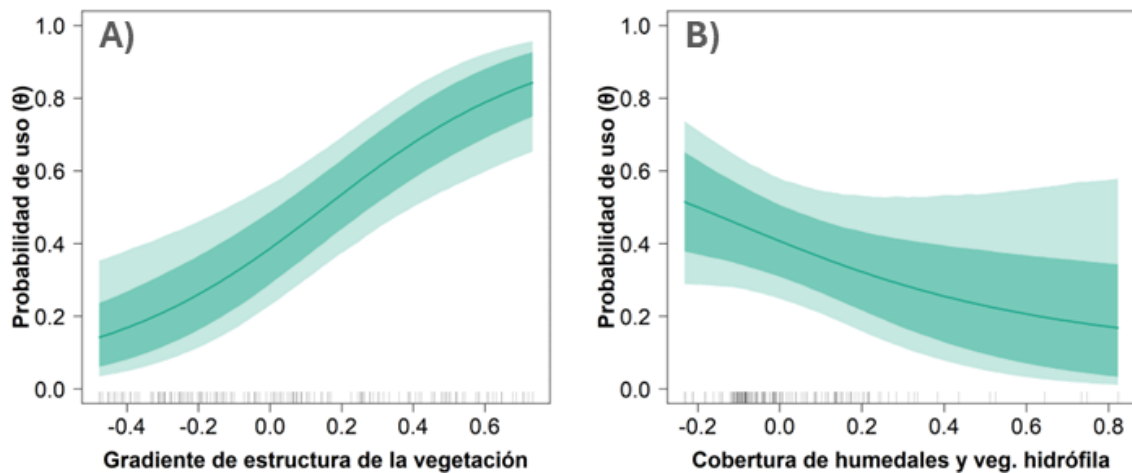
El uso relativo de los ambientes disponibles dentro del ámbito de hogar estuvo principalmente determinado por la estructura de la vegetación. La variable extraída del PCA asociada al gradiente de la estructura vertical de la vegetación mostró un efecto positivo fuerte sobre la probabilidad de uso ( $\hat{\alpha} = 3,11$ ; IC 95%: 1,32–4,99, Figura 8A), indicando una intensidad de uso del orden de cuatro veces mayor en ambientes con mayor desarrollo de la estructura vertical de la vegetación (*i.e.* sitios arbolados o de matorral). La presencia de humedales y vegetación hidrófila presentó una tendencia negativa, y con cierta incertidumbre en cuanto a la dirección del efecto ( $\hat{\alpha} = -1,96$ ; IC 95%: -4,80 a 0,67, Figura 8B). No se detectaron efectos de la actividad del ciervo axis sobre el uso relativo de los ambientes disponibles, lo que sugiere que los posibles efectos de su presencia no se manifiestan en la selección de hábitat del guazubirá a esta escala. No obstante, dado que la selección de modelos se realizó de manera secuencial, la inclusión previa del axis en el submodelo de ocupación (aunque con alta incertidumbre) podría haber absorbido parte de la variación, limitando la detección de un posible efecto a nivel de uso.



**Figura 6.** Probabilidades marginales de detectar guazubirá ( $p$ ) en la ocasión de muestreo de 5 días en función de: **A)** el esfuerzo de muestreo relativo (1 = cámaras activas durante los 5 días de la ocasión), **B)** la tasa de registro de perros (registros/5 días) y **C)** la presencia de jabalí (al menos un registro durante la ocasión de muestreo). Las líneas continuas representan la media de la probabilidad de ocupación, mientras que las áreas sombreadas indican los intervalos de confianza (claro el 95% y oscuro el 75%). Las marcas sobre el eje x indican la distribución de los valores observados de cada covariable.



**Figura 7.** Probabilidad marginal de ocupación de guazubirá ( $\psi$ ) en función de: **A)** la tasa de registro promedio de ganado en SRA (registros/día-cámara), para valores bajos del gradiente de estructura vertical de la vegetación (VSRT; percentil 5), **B)** la tasa de registro promedio de ganado en SRA (registros/día-cámara), para valores altos de VSRT (percentil 95), **C)** la actividad relativa del ciervo axis, aproximada a partir de la tasa de registro promedio de ciervo axis en SRA (registros/día-cámara), y **D)** porcentaje de ambiente abierto en un buffer de 500 m en SRA. Las líneas continuas representan la media de la probabilidad de ocupación, mientras que las áreas sombreadas indican los intervalos de confianza (claro el 95% y oscuro el 75%). Notar que los gráficos **A** y **B**, en conjunto, muestran no sólo al asociación  $\psi$  y la tasa de registro de ganado, sino su interacción con VSRT. Las marcas sobre el eje x indican la distribución de los valores observados de cada covariable.



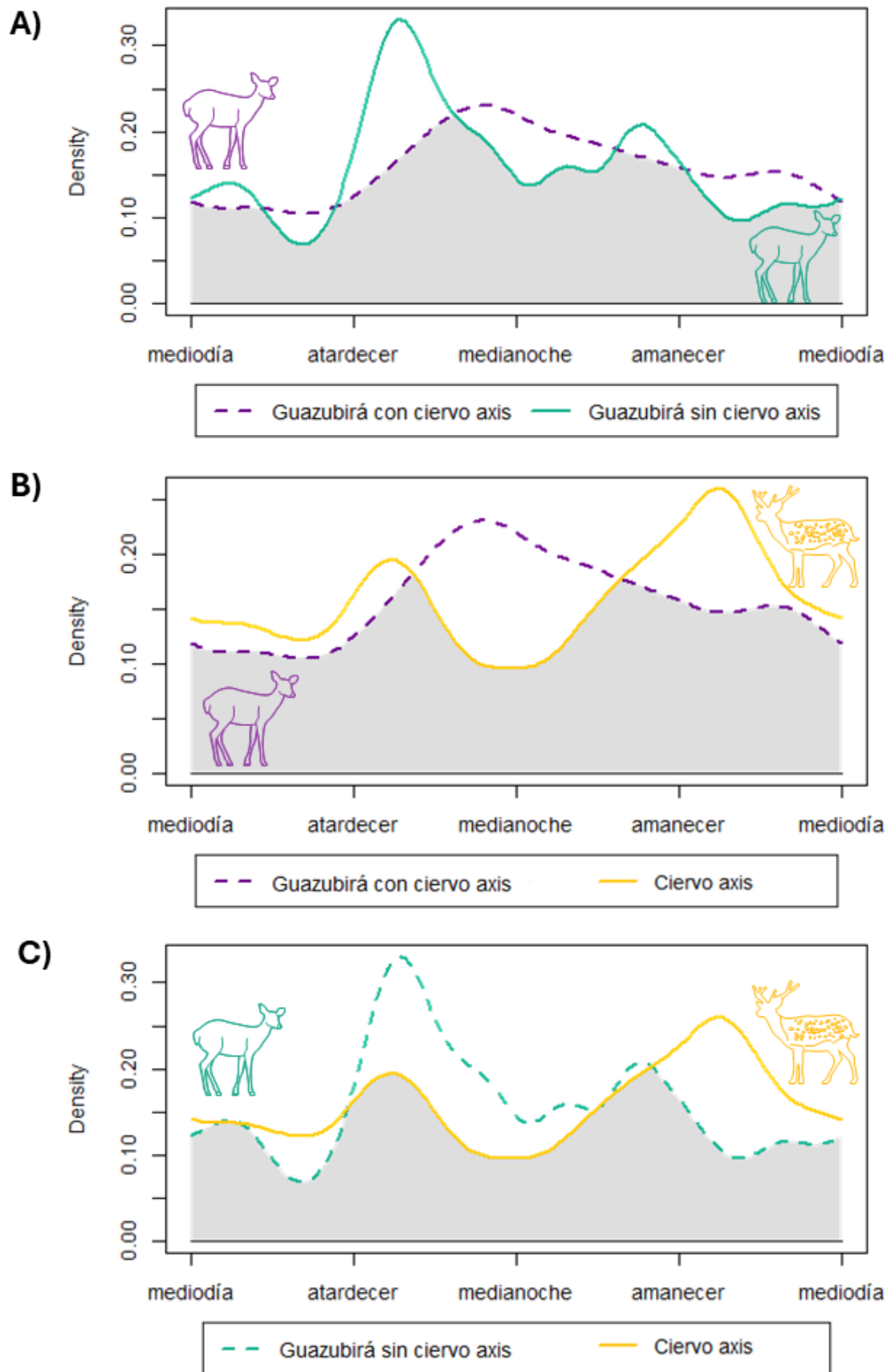
**Figura 8.** Probabilidad de uso de una EFT por el guazubirá ( $\theta$ ) dada su presencia en el sistema, en función de **A)** el componente principal VSRT y **B)** el componente principal WTLD. Las líneas continuas representan la media de la probabilidad de ocupación, mientras que las áreas sombreadas indican los intervalos de confianza (claro el 95% y oscuro el 75%). Las marcas sobre el eje x indican la distribución de los valores observados de cada covariable.

## **7.2. Patrones de actividad diarios**

Los patrones de actividad del guazubirá mostraron variaciones entre SRA con y sin presencia de ciervo axis, aunque con alto grado de solapamiento temporal ( $\hat{\Delta}_4 = 0,8$ ; IC 95%: 0,75 – 0,91). En ausencia del ciervo axis, el guazubirá un patrón predominantemente crepuscular-nocturno, con un pico de actividad pronunciado inmediatamente después del atardecer, seguido de una disminución hacia la medianoche y un leve incremento previo al amanecer (Figura 9A). En presencia de ciervo axis, este patrón se modifica: el pico de actividad asociado al atardecer se atenúa marcadamente, observándose en su lugar un incremento relativo de la actividad hacia la medianoche (Figura 9A). A pesar de estos cambios en la distribución temporal de la actividad, la comparación de las distribuciones angulares mediante la prueba de Watson  $U^2$  no evidenció diferencias estadísticamente significativas al nivel convencional ( $U^2 = 0,1021$ ;  $p > 0,10$ ), aunque el valor del estadístico sugiere una tendencia que merece ser explorada con análisis complementarios.

Al comparar la actividad del guazubirá con la del ciervo axis, el coeficiente de solapamiento temporal fue similar entre escenarios con y sin coexistencia. Cuando ambas especies coexisten a nivel de sistema de relevamiento, el solapamiento fue de  $\hat{\Delta}_4 = 0,79$  (IC 95%: 0,76–0,89; Figura 9B), mientras que en ausencia del ciervo axis

el valor estimado fue de  $\Delta_4^{\hat{}} = 0,82$  (IC 95%: 0,71–0,88; Figura 9C). Desde un punto de vista descriptivo, las curvas de actividad muestran diferencias en la distribución temporal del uso horario. En los sitios donde ambas especies coexisten, el guazubirá presenta un pico de actividad marcado hacia la medianoche, coincidente con un período de baja actividad del ciervo axis (Figura 9B). En contraste, en ausencia del ciervo axis, ambas especies exhiben patrones de actividad más similares, con mayor uso de las horas crepusculares. Particularmente muestran un pico de actividad al atardecer, menor actividad durante la medianoche y un nuevo incremento hacia la mañana (Figura 9C). No obstante, se observan leves diferencias en este último período, ya que el guazubirá tiende a incrementar su actividad antes del amanecer, mientras que el ciervo axis lo hace posteriormente.



**Figura 9.** Patrones de actividad diaria del guazubirá en SRAs con presencia (violeta) y ausencia de ciervo axis (turquesa), y la actividad diaria del ciervo axis (amarillo).

### 7.3. Evitación espaciotemporal

En el análisis de evitación espaciotemporal fina se consideraron múltiples predictores potencialmente explicativos, incluyendo la actividad de perros (local y en el intervalo), la actividad del ganado y variables de cobertura del suelo. Sin embargo, estas variables no mostraron efectos detectables sobre los intervalos ni contribuyeron al ajuste del modelo (Tabla A.7). El modelo final seleccionado incluyó la influencia de la cercanía temporal de la actividad de ciervos axis en el sitio, el número de registros de axis y jabalí en el intervalo, y la presencia de construcciones humanas cercanas (m11, Tabla 5). Otros ocho modelos presentaron un ajuste equivalente ( $\Delta AIC < 2$ ), pero con un mayor número de parámetros (Tabla 5).

**Tabla 5.** Comparación de modelos lineales mixtos para explicar el intervalo de tiempo entre eventos consecutivos de guazubirá. Se presenta el modelo nulo (m0), el modelo con mejor ajuste (m11) y modelos equivalentes ( $\Delta AIC < 2$ ). Todos los modelos tienen como variable respuesta  $\log(\text{interval\_mins})$  y comparten la misma estructura de efectos aleatorios (1 | SRA/camera). En la columna “Efectos fijos” se listan únicamente los predictores que difieren entre modelos. En negrita se señalan las variables estadísticamente significativas ( $p < 0,05$ ).

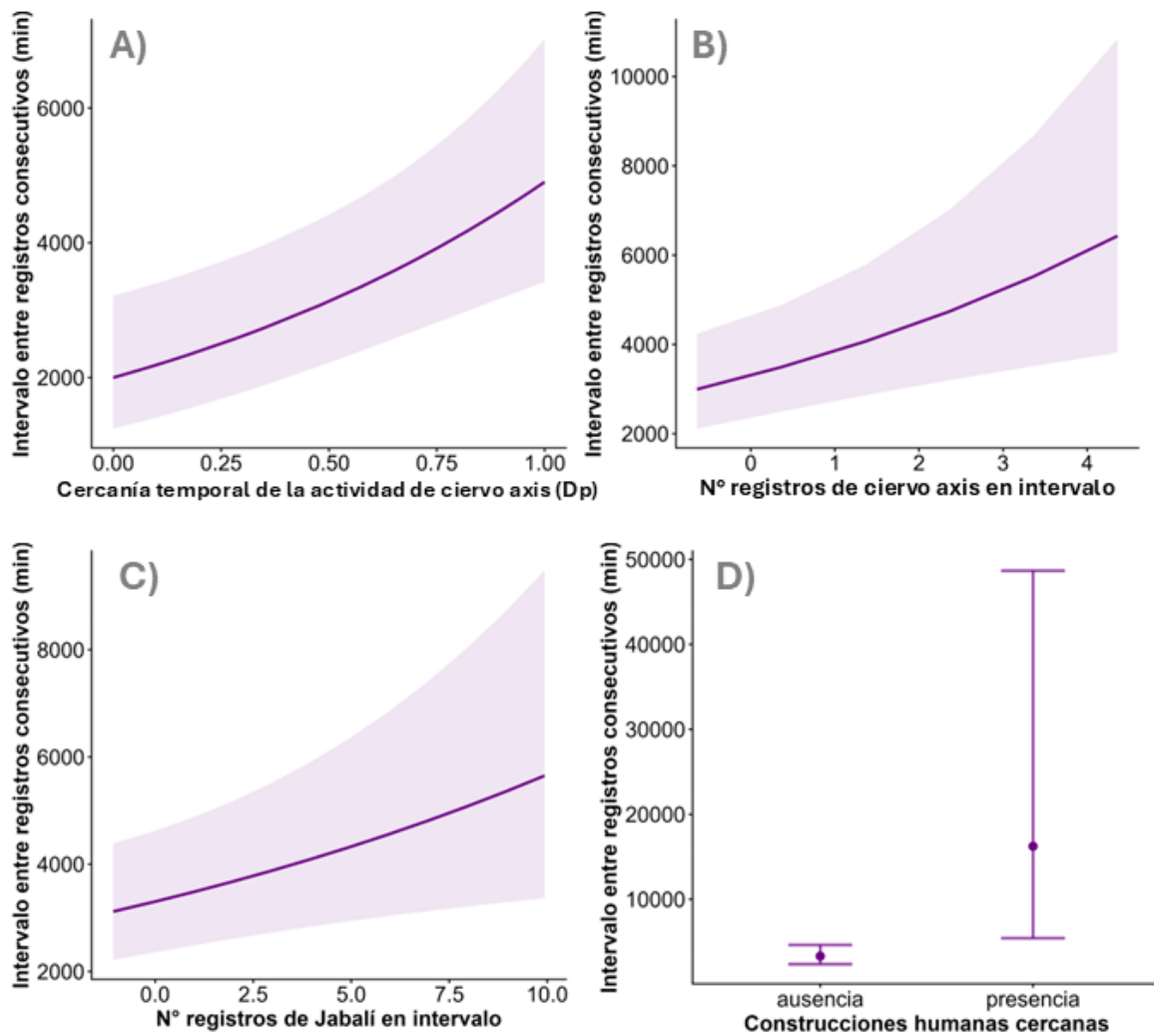
| Modelo | Efectos fijos  | K  | Loglik  | AIC    |
|--------|--|----|---------|--------|
| m0     | ~ 1  | 4  | -402,96 | 813,91 |
| m11    | <b>DpAxis_c + Axis_c + Jabali_c + NTech_bin</b>          | 8  | -386,79 | 789,58 |
| m12    | <b>DpAxis_c + Axis_c + Jabali_c + NTech_bin + CLSD</b>   | 9  | -385,66 | 789,32 |
| m14    | <b>DpAxis_c + Axis_c + Jabali_c + NTech_bin + WOOD</b>   | 9  | -384,94 | 787,89 |
| m21    | <b>DpAxis_c + Axis_c + Jabali_c + NTech_bin + Sscr</b>   | 9  | -385,40 | 788,80 |
| m22    | <b>DpAxis_c + Axis_c * CLSD_c + Jabali_c + NTech_bin</b> | 10 | -384,02 | 788,04 |
| m23    | <b>DpAxis_c + Axis_c * WOOD_c + Jabali_c + NTech_bin</b> | 10 | -384,89 | 789,78 |
| m24    | <b>DpAxis_c + Axis_c * OPEN_c + Jabali_c + NTech_bin</b> | 10 | -384,71 | 789,42 |
| m25    | <b>DpAxis_c + Axis_c * FRST_c + Jabali_c + NTech_bin</b> | 10 | -384,66 | 789,33 |
| m28    | <b>DpAxis_c * WOOD_c + Axis_c + Jabali_c + NTech_bin</b> | 10 | -384,86 | 789,72 |

**Nota:** El sufijo “\_c” indica que la variable numérica fue centrada. **DpAxis** = influencia reciente de ciervo axis; **Axis** = número de registros de ciervo axis en el intervalo; **Jabali** = número de registros de jabalí presentes en el intervalo; **NTech\_bin** = presencia (binaria) de construcciones humanas cercanas a la cámara; **Sscr** = tasa de registro de jabalí en la cámara; **FRST** = bosque nativo; **OPEN** = áreas abiertas; **CLSD** = áreas cerradas; **WOOD** = áreas arboladas.

El efecto de la cercanía temporal de la actividad del ciervo axis (variable *Dp*, definida previamente) fue positivo y significativo, indicando que cuanto más recientes son los registros previos de axis, los intervalos entre registros de

guazubirá tienden a ser más largos ( $\beta = 0,89$ ,  $p < 0,001$ ; Figura 10A). Tanto el número de registros de axis como el de jabalí en el intervalo mostraron también un efecto positivo significativo sobre la duración de los mismos, sugiriendo una evitación de ambas especies, pero siendo algo más pronunciado en el caso del ciervo axis ( $\beta = 0,15$ ,  $p = 0,003$ ; Figura 10B, y  $\beta = 0,05$ ,  $p = 0,011$ ; Figura 10C). Finalmente, la presencia de construcciones humanas cercanas también se asoció con un aumento en los intervalos ( $\beta = 1,59$ ,  $p = 0,008$ ; Figura 10D); dado que esta variable no difiere entre períodos, esto sugiere una menor actividad general de guazubirá en sitios más poblados.

Respecto a los efectos aleatorios evaluados en el modelo, aproximadamente un 19% de la variabilidad en los intervalos se explicó por diferencias entre sitios y cámaras, lo que respalda la inclusión de una estructura jerárquica de efectos aleatorios. El modelo presentó un ajuste adecuado, y la inspección de los residuos no evidenció patrones sistemáticos tras la transformación logarítmica (Figura A.4).



**Figura 10.** Efectos de distintas variables sobre el intervalo de tiempo entre registros consecutivos de guazubirá según el modelo lineal mixto ajustado sobre  $\log(\text{intervalo})$ . En todos los paneles, la línea representa la predicción del modelo y la banda sombreada (o barras, en el caso de variables binarias) el intervalo de confianza del 95%. **A)** Cercanía temporal de la actividad de ciervos Axis en el sitio ( $Dp$ ) definida como  $Dp = e^{-tp}$ , donde  $tp$  es el tiempo (días) desde la última detección de Axis. Valores altos indican detecciones recientes; valores cercanos a 0 indican ausencia de detecciones recientes. **B)** Número de registros de Axis en el intervalo. **C)** Número de registros de jabalí en el intervalo. **D)** Presencia de construcciones humanas cercanas (variable binaria: 0 = ausencia, 1 = presencia).

## **8. DISCUSIÓN**

### **8.1. Interacciones con el ciervo axis**

#### **8.1.1. Aportes al marco general**

Los estudios sobre el impacto de EEI han tendido históricamente a centrarse en efectos poblacionales directos, tales como la reducción de abundancias o la exclusión espacial, como principales indicadores del impacto (Lima, 1998; Peckarsky *et al.*, 2008). Sin embargo, evidencia creciente indica que muchos impactos se expresan inicialmente a través de modificaciones conductuales como la asignación temporal de actividades y cambios en el uso efectivo del espacio (Cerini *et al.*, 2023; Garabedian *et al.*, 2023). Los efectos de estos cambios pueden acumularse y escalar progresivamente hacia niveles demográficos, aun cuando no se detecten de forma inmediata cambios en la ocupación o abundancia (Peckarsky *et al.*, 2008; Cerini *et al.*, 2023). En este contexto, los abordajes que integran múltiples escalas ecológicas resultan particularmente valiosos para comprender cómo las respuestas conductuales pueden vincularse con posibles consecuencias sobre parámetros demográficos (e.g. supervivencia, reproducción) y detectar señales tempranas de efectos que podrían manifestarse posteriormente a nivel poblacional (Cerini *et al.*, 2023; Takada *et al.*, 2025; Cortés *et al.*, 2026).

El enfoque multinivel adoptado en este trabajo permitió capturar distintos niveles de este proceso ecológico actuando en simultáneo, desde respuestas conductuales inmediatas hasta patrones detectables a nivel de ocupación. Mientras que las respuestas conductuales más inmediatas pueden detectarse a escalas espaciotemporales finas, los efectos sobre la ocupación suelen emerger únicamente al integrar la información a escalas poblacionales. Cuando los análisis se restringen a una única escala, por ejemplo, a nivel de estaciones individuales de fototrampeo, los impactos pueden pasar inadvertidos, ya que la extrapolación de modelos de escala única frecuentemente falla en identificar los factores limitantes que operan a nivel de paisaje (DeCesare *et al.*, 2012). Esto resalta la importancia de considerar explícitamente la escala de análisis y el fenómeno ecológico de interés, dado que los impactos de una especie invasora pueden expresarse de manera

diferencial según el nivel ecológico al que se evalúen (Johnson, 1980; DeCesare *et al.*, 2012; Cortés *et al.*, 2026).

En este marco conceptual, el presente trabajo aborda, por primera vez, cómo la actividad del ciervo axis influye sobre distintos aspectos del comportamiento espacial y temporal del guazubirá, mediante una aproximación multinivel. Aunque el ciervo axis se encuentra ampliamente distribuido en Uruguay desde principios del siglo XX (González y Seal, 1997), su potencial competencia con cérvidos nativos ha sido señalada principalmente a partir de consideraciones generales y evaluaciones indirectas, tanto para el guazubirá como para el venado de campo *Ozotoceros bezoarticus* (Tellarini *et al.*, 2019; Cravino *et al.*, 2021). A nivel nacional, el único antecedente empírico que explora patrones de coexistencia y segregación espacio-temporal entre ambas especies corresponde al estudio de Cravino *et al.* (2022). El presente trabajo amplía este enfoque mediante una aproximación multinivel, profundizando en la caracterización de estos patrones e integrando distintas dimensiones del uso del espacio y la actividad temporal, y proporcionando un marco para discutir posibles mecanismos subyacentes.

### **8.1.2. Respuestas del guazubirá a distintas escalas**

A escala global, los estudios que analizan de manera explícita los patrones de coexistencia entre el ciervo axis y cérvidos nativos en contextos donde el primero actúa como especie invasora son extremadamente escasos. El trabajo de Faas and Weckerly (2010), realizado en Texas (EE. UU.), constituye el único antecedente publicado que aborda este tipo de interacciones. En dicho estudio, los autores demostraron que la presencia del ciervo axis se asocia con el desplazamiento del cérvido nativo, el ciervo de cola blanca *Odocoileus virginianus*, en sitios de alimentación compartidos y con una reducción en el uso de hábitats boscosos, patrón que se revirtió tras la remoción experimental del ciervo axis. Estos resultados sugerirían que mecanismos de interferencia y evitación podrían manifestarse sin traducirse necesariamente en una pérdida de ocupación, sino como una potencial reducción del uso efectivo del espacio por parte de especies subordinadas (*i.e.*, especies nativas).

En concordancia con este antecedente, los resultados obtenidos en el presente estudio sugieren que este tipo de interacciones también se manifestarían en sistemas sudamericanos, donde el ciervo axis ha colonizado paisajes ocupados por cérvidos nativos de menor tamaño, como el guazubirá (Cravino *et al.*, 2021). En este estudio, la actividad del ciervo axis se asocia con respuestas del guazubirá que varían según la escala de análisis, manifestándose a nivel fino del comportamiento individual (actividad temporal y evitación espaciotemporal). A nivel poblacional, la asociación entre la actividad del axis y la ocupación del guazubirá fue incluida en los mejores modelos, aunque con una alta incertidumbre, por lo que no es posible concluir con confianza la dirección del efecto. No obstante, la tendencia observada en la distribución posterior (mayoritariamente negativa) resulta consistente con estudios realizados en otros sistemas ecológicos, donde la expansión o alta densidad de ungulados competitivamente dominantes se ha vinculado con reducciones en la abundancia relativa, cambios en el uso del espacio y modificaciones en el comportamiento de especies simpátricas nativas subordinadas (Singh *et al.*, 2022; Takada *et al.*, 2025). En la literatura sobre interacciones competitivas, se ha señalado además que los efectos iniciales de este tipo de interacciones no se expresan necesariamente como exclusión espacial completa, sino a través de respuestas conductuales, con consecuencias energéticas sutiles pero persistentes, que pueden preceder impactos demográficos más evidentes a mediano o largo plazo (Ferretti *et al.*, 2015; Cerini *et al.*, 2023).

Las respuestas observadas del guazubirá a nivel comportamental en el presente estudio refuerzan esta interpretación. Los cambios en los patrones de actividad implican una redistribución del uso temporal dentro del período nocturno. En sitios con presencia del ciervo axis, el guazubirá reduce su actividad durante las horas inmediatamente posteriores al atardecer y concentra relativamente más actividad hacia la medianoche, coincidiendo con períodos de menor actividad del ciervo axis. Este patrón sugiere un ajuste temporal que podría estar mediado por la percepción de riesgo o por la necesidad de evitar encuentros agonísticos con un potencial

competidor (e.g. Faas & Weckerly, 2010; Grotta-Neto et al., 2024; Laundré et al., 2010). Este tipo de respuestas ha sido documentado en ungulados y otros mamíferos como una estrategia para reducir la interferencia cuando la evitación espacial no es posible (e.g. cuando existe una dependencia muy marcada de un tipo de hábitat), mediante el uso de refugios temporales en la dimensión horaria (Faas y Weckerly, 2010; Muthersbaugh et al., 2025).

En este sentido, se ha reportado que ciertos cérvidos neotropicales presentan la capacidad de ajustar sus ritmos de actividad en respuesta a distintos contextos ecológicos (Di Bitetti et al., 2020; Grotta-Neto et al., 2024). Por ejemplo, se ha observado que el guazubirá mantiene una actividad predominantemente diurna que le permite diferenciarse temporalmente de otros cérvidos simpátricos de hábitos más nocturnos, constituyendo un mecanismo de partición temporal que facilita la coexistencia entre especies morfológicamente similares (Grotta-Neto et al., 2024). Sin embargo, esta especie también puede modificar su patrón de actividad en respuesta a distintas presiones, mostrando una notable flexibilidad temporal. En particular, se ha observado que esta especie puede modificar su patrón de actividad en presencia de grandes herbívoros domésticos, volviéndose significativamente más nocturna en áreas con alta actividad de ganado, lo que sugiere un ajuste temporal orientado a reducir el solapamiento con estos animales (Di Bitetti et al., 2020). Aunque este tipo de consecuencias no ha sido evaluado específicamente en el sistema de especies considerado en este estudio, los desplazamientos temporales podrían no estar exentos de costos, ya que la modificación de los períodos de actividad puede afectar el acceso a recursos, la eficiencia de forrajeo o la exposición a otros riesgos, con potenciales consecuencias sobre la condición corporal y la adecuación biológica (Lima, 1998; Ferretti et al., 2015; Cerini et al., 2023; Takada et al., 2025).

A una escala temporal aún más fina, el análisis de los intervalos de tiempo entre detecciones consecutivas aporta evidencia adicional de este proceso. El guazubirá presentó demoras significativamente mayores en volver a ser registrado ante la presencia de actividad del ciervo axis en el intervalo previo, lo que sugiere una evitación prolongada de los sitios recientemente utilizados por la especie invasora,

independientemente del ambiente en el que se registra. Este tipo de respuesta es consistente con mecanismos de evitación inmediata documentados en escenarios de competencia por interferencia con el ciervo axis en Texas, EE. UU., donde la especie subordinada reduce tanto la frecuencia como la intensidad del uso de espacios compartidos para minimizar encuentros directos (Faas y Weckerly, 2010). Estudios previos han demostrado que el tiempo transcurrido tras el paso de un estímulo de riesgo puede constituir un indicador más sensible del disturbio que la simple ocupación espacial, reforzando la idea de que la evitación temporal inmediata puede representar la respuesta más marcada frente a escenarios de interferencia persistente (Parsons *et al.*, 2016).

Los patrones detectados en el presente trabajo son congruentes con algunas observaciones previas realizadas a escala nacional, donde reportaron una segregación espaciotemporal entre ambas especies, aunque la evidencia disponible es limitada y de carácter preliminar Cravino *et al.* (2022). Estos resultados aportan un antecedente consistente con la hipótesis de que la coexistencia entre ambas especies podría estar mediada por mecanismos de partición temporal y conductual.

### **8.1.3. Síntesis e implicancias ecológicas**

En conjunto, los resultados de este estudio indican que las respuestas del guazubirá frente a la presencia del ciervo axis se manifiestan de manera consistente a través de múltiples escalas ecológicas, desde ajustes conductuales finos hasta patrones observables a nivel poblacional. Las modificaciones en los patrones de actividad diaria y la evitación temporal de sitios recientemente utilizados por el ciervo axis representan respuestas inmediatas orientadas a reducir la probabilidad de encuentros con un competidor dominante (Faas y Weckerly, 2010; Muthersbaugh *et al.*, 2025). Sin embargo, estas respuestas no letales implican costos en términos de acceso efectivo a recursos, eficiencia de forrajeo y disponibilidad temporal del hábitat (Ferretti *et al.*, 2015; Takada *et al.*, 2025), que, al acumularse en el tiempo, podrían traducirse en una menor persistencia local del guazubirá, como ha sido propuesto en otros sistemas para efectos no letales

acumulativos (Peckarsky *et al.*, 2008), y eventualmente escalar a patrones detectables a nivel poblacional (Cerini *et al.*, 2023). Por otro lado, la asociación detectada entre la actividad del ciervo axis y la probabilidad de ocupación del guazubirá, aunque con alta incertidumbre y sin poder concluir su dirección, fue incluida en los mejores modelos, lo que sugiere que estos efectos podrían expresarse también a nivel poblacional, si bien esta interpretación debe ser tomada con cautela. Estos patrones podrían emerger como la consecuencia integrada de respuestas conductuales reiteradas en áreas con historia de co-ocurrencia más larga, potencialmente asociadas a cambios en el desempeño individual, más que como el resultado de una exclusión espacial abrupta. Esta hipótesis merece ser evaluada explícitamente en estudios futuros.

Si bien el presente estudio no evaluó directamente parámetros demográficos como el éxito reproductivo o la supervivencia, los patrones observados son consistentes con escenarios en los que respuestas conductuales sostenidas, como la reorganización de los horarios de actividad y la evitación reiterada de áreas utilizadas por un competidor dominante, podrían generar costos no letales que, mantenidos en el tiempo, podrían afectar el desempeño individual y, en última instancia, la dinámica poblacional (Peckarsky *et al.*, 2008). Estudios previos en sistemas comparables han demostrado que este tipo de costos puede asociarse con aumentos en el estrés fisiológico, reducciones en la eficiencia de forrajeo y disminuciones en el reclutamiento, aun en ausencia de mortalidad directa o exclusión espacial completa (Ferretti *et al.*, 2015; Ellsworth *et al.*, 2024; Takada *et al.*, 2025). En este sentido, la plasticidad ecológica y comportamental documentada para el guazubirá (Ferreira Rodrigues *et al.*, 2018; Grotta-Neto *et al.*, 2024) podría facilitar su coexistencia local con el ciervo axis, pero no necesariamente garantizar la ausencia de impactos poblacionales a largo plazo. De acuerdo con el marco propuesto por Cerini *et al.* (2023), los efectos de distintos estresores ambientales suelen manifestarse inicialmente a través de cambios conductuales, seguidos por alteraciones en rasgos morfológicos asociados al desempeño individual (e.g. condición corporal), que pueden escalar progresivamente a nivel poblacional e incluso derivar en extinciones locales. En

este sentido, las respuestas conductuales pueden constituir indicadores tempranos de procesos de degradación poblacional (Cerini *et al.*, 2023). Los efectos detectados en este trabajo podrían representar etapas tempranas de un proceso de impacto más amplio, cuyo resultado final dependerá de la persistencia de estas presiones y de la capacidad de la especie nativa para compensarlas.

Aunque nuestros resultados describen los patrones de respuesta del guazubirá frente al ciervo axis en el este de Uruguay, la densidad de este cérvido introducido y el contexto del paisaje probablemente difieren en otras regiones del país (Cravino *et al.*, 2021). En áreas con mayor abundancia de ciervo axis, los efectos a nivel poblacional podrían ser más fuertes, generando filtros de exclusión más claros. Estudios futuros que comparen distintas regiones permitirán evaluar cómo la intensidad de la presión de especies introducidas modula la ocupación y los ajustes conductuales de ungulados nativos en distintos contextos socioecológicos.

## **8.2. Influencia de otras especies introducidas y disturbios antrópicos**

Más allá de la interacción específica con el ciervo axis, los resultados del presente estudio indican que el guazubirá responde también a diversas fuentes de disturbio antrópico y biológico, incluyendo otras especies introducidas, dependiendo de la escala de análisis y del tipo de disturbio involucrado. En particular, la actividad ganadera mostró un efecto negativo marcado sobre la probabilidad de ocupación del guazubirá a escala de paisaje. Sin embargo, este efecto no fue uniforme, sino que estuvo modulado por la estructura vertical de la vegetación: en ambientes con baja complejidad estructural la ocupación disminuyó abruptamente ante aumentos en la actividad ganadera, mientras que en sitios con mayor estructura vertical el impacto negativo del ganado fue atenuado. Este patrón sugiere que la vegetación puede actuar como un elemento amortiguador frente al disturbio asociado a la ganadería, posiblemente al ofrecer mayor cobertura, refugio o heterogeneidad espacial que reduzca la exposición al ganado o al disturbio humano vinculado a su manejo.

Este patrón es consistente con estudios realizados en otros sistemas neotropicales y templados, donde la presencia de ganado se ha asociado con reducciones en la

ocurrencia o abundancia relativa de cérvidos nativos, ya sea por competencia por el forraje, compactación del suelo, modificación de la estructura de la vegetación o aumento del disturbio humano asociado a la actividad ganadera (e.g. Gaudiano et al. 2021; de Oliveira et al. 2025). Sin embargo, menos atención se ha prestado a evaluar si estos efectos varían en función del contexto estructural del hábitat. Esta naturaleza condicional del efecto es consistente con evidencia que señala que la intensidad de las interacciones entre fauna nativa y agentes de disturbio puede estar modulada por las características del hábitat. En particular, marcos conceptuales como el “paisaje del miedo” (Laundré et al., 2010) y un estudio reciente sobre complejidad del hábitat (Muthersbaugh et al., 2025) sostienen que ambientes con mayor estructura pueden funcionar como refugios funcionales que amortiguan el riesgo percibido y reducen la intensidad del disturbio. Bajo esta perspectiva, Garabedian et al. (2023) documentaron en Carolina del Sur, EE. UU. que la respuesta de un cérvido nativo a la cobertura forestal dependía de la presencia de un competidor introducido, mostrando que el impacto de un agente externo puede variar según la disponibilidad de cobertura. En este sentido, la ausencia de un efecto significativo de la ganadería sobre la ocupación del guazubirá en otros contextos (e.g. Di Bitetti et al. 2020) podría reflejar no solo diferencias en la escala de análisis (e.g. respuestas confundidas entre distintos niveles), sino también variación en la estructura del paisaje, que determinaría en qué medida la ganadería actúa efectivamente como filtro de exclusión o si su impacto es mitigado por condiciones locales favorables.

Si bien la inclusión de variables ambientales mejoró el desempeño general de los modelos, estas no mostraron patrones direccionales tan consistentes a nivel de ocupación, sugiriendo que su influencia se manifiesta de manera más contextual dentro del paisaje. Dentro de los sitios ocupados, en cambio, el uso relativo del ambiente estuvo determinado principalmente por el gradiente de estructura vertical y la cobertura de vegetación hidrófila. Este patrón coincide con hallazgos de Cortés et al. (2026) en Chile sobre el pudú *Pudu puda*, un cérvido con requerimientos de hábitat comparables: a nivel de paisaje, la actividad de especies introducidas (i.e. perros) fue el factor determinante que explicó la ausencia del

podú en ciertas áreas, mientras que a nivel local, dentro de los sitios ocupados, la estructura del hábitat (tipo de bosque) explicó qué lugares eran efectivamente utilizados. De manera análoga, en el presente estudio el ganado puede interpretarse como un factor limitante dominante a gran escala, cuyo efecto se ve condicionado por la estructura de la vegetación, mientras que las variables que describen la complejidad estructural y la disponibilidad de ambientes húmedos explicarían los patrones de uso del ambiente dentro de los sitios ocupados.

De manera similar, el patrón de evitación espaciotemporal no se restringió únicamente a la interacción con el ciervo axis, sino que se extendió a otras fuentes de disturbio. En particular, el guazubirá mostró demoras mayores en volver a ser registrado tras la actividad reciente de jabalí y en áreas con viviendas cercanas, lo que sugiere un mecanismo general de evitación frente a riesgos percibidos a escalas espaciotemporales más finas. Asimismo, la actividad de perros domésticos se asoció con una menor probabilidad de detección del guazubirá, consistente con una evitación del sitio durante períodos de mayor presencia de este disturbio. Este tipo de respuestas conductuales ha sido ampliamente documentado en ungulados sometidos a disturbios antrópicos y biológicos, incluyendo la presencia de perros domésticos y actividad humana (Garabedian *et al.*, 2023; Saldo *et al.*, 2023; Cortés *et al.*, 2026).

En otros sistemas, la coexistencia entre ungulados nativos y el jabalí ha sido explicada principalmente a través de mecanismos de segregación espacial, mientras que la partición temporal aparece como una estrategia secundaria o contextual (Saldo *et al.*, 2023). Sin embargo, estudios recientes indican que, cuando la evitación espacial es limitada o los sitios de uso son compartidos de manera recurrente, pueden emerger respuestas de evitación temporal a escalas más finas (Garabedian *et al.*, 2023; Saldo *et al.*, 2023). En particular, Garabedian *et al.* (2023) mostraron que cérvidos nativos de Carolina del Sur, EE. UU. reducen el uso inmediato de áreas recientemente utilizadas por el jabalí, incluso sin cambios marcados en la superposición espacial general, sugiriendo que la respuesta puede estar mediada por señales indirectas como alteraciones del sustrato, ruidos o pistas olfativas persistentes. En este contexto, las mayores demoras observadas en

el guazubirá para volver a ser registrado tras la actividad reciente de jabalí serían consistentes con un mecanismo de evitación temporal a escalas finas, que no implicaría desplazamientos espaciales amplios, sino una reducción transitoria del uso de sitios compartidos.

La presencia de viviendas representa, por su parte, una fuente de perturbación humana crónica, asociada a ruidos, olores, tránsito y actividades recurrentes que ha sido ampliamente documentada como un factor que modifica el comportamiento espacial y temporal de ungulados y otros mamíferos, promoviendo la evitación de áreas cercanas a asentamientos humanos (Canteiro *et al.*, 2018; Tucker *et al.*, 2018; Singh *et al.*, 2022; Cortés *et al.*, 2026). Dado que las viviendas representan una perturbación crónica y espacialmente constante, este patrón sugiere una menor actividad general de la especie cerca de los asentamientos humanos, ya sea por una menor abundancia, un uso menos frecuente de su rango de hogar, o movimientos diarios más restringidos (Burton *et al.*, 2015; Broadley *et al.*, 2019). En la zona de estudio, caracterizada por paisajes rurales fragmentados, la perturbación humana se encuentra estrechamente vinculada a la presencia de perros domésticos de movimiento libre asociados a viviendas y actividades productivas. En otros paisajes rurales de Sudamérica se ha documentado que abundancia y actividad de perros tienden a disminuir con la distancia a las estructuras antrópicas, reflejando su dependencia de subsidios humanos en paisajes rurales (Silva-Rodríguez *et al.*, 2023; Cortés *et al.*, 2026). Sin embargo, el efecto de la cercanía a viviendas sobre las demoras en la re-detección del guazubirá se mantuvo aún luego de controlar estadísticamente por la actividad de perros domésticos, lo que indicaría que la respuesta observada no puede atribuirse exclusivamente a estos, sino que estaría vinculada a otros componentes del disturbio humano crónico (e.g., actividad humana directa, ruido o tránsito asociados a asentamientos rurales; Canteiro *et al.*, 2018; Di Bitetti *et al.*, 2020; Gaynor *et al.*, 2019).

La literatura ha documentado ampliamente que los perros pueden actuar como depredadores o fuentes persistentes de disturbio para la fauna silvestre, generando tanto consecuencias poblacionales, como disminuciones en la ocupación o

densidad, como respuestas comportamentales, incluyendo evitación espacial y temporal e incrementos en los niveles de vigilancia (Lenth *et al.*, 2008; Vanak y Gompper, 2010; Weston y Stankowich, 2014; Parsons *et al.*, 2016; De Oliveira *et al.*, 2025; Cortés *et al.*, 2026). En el caso de los cérvidos, varios estudios indican que estas respuestas no necesariamente se manifiestan como exclusión espacial, sino como ajustes conductuales a escalas finas. Por ejemplo, Parsons *et al.* (2016) no detectaron evitación espacial en el ciervo de cola blanca frente a perros, pero sí una marcada evitación temporal de los sitios recientemente utilizados por humanos con perros, acompañada de un aumento en los niveles de vigilancia. En el presente estudio, no se detectaron efectos a nivel poblacional asociados a la actividad de perros, sino respuestas a una escala más fina, reflejadas en una disminución marcada de la detectabilidad del guazubirá en sitios y períodos con mayor actividad de estos animales. Este patrón podría ser consistente con estrategias de evitación temporal orientadas a reducir la probabilidad de encuentros, mediante una menor utilización efectiva del sitio o modificaciones en los patrones de actividad. Si bien en otros sistemas se ha documentado que una presión intensa y persistente de perros puede derivar en respuestas poblacionales más severas en cérvidos neotropicales (De Oliveira *et al.*, 2025; Cortés *et al.*, 2026), los resultados aquí obtenidos sugieren que, en la zona de estudio, el guazubirá responde principalmente a través de ajustes conductuales, sin evidencia de efectos demográficos inmediatos.

### **8.3. Implicancias para la gestión de áreas protegidas**

En el contexto de las áreas protegidas incluidas en la región de estudio, los resultados obtenidos aportan información relevante para la conservación del guazubirá y la gestión de estos sistemas. Si bien las áreas protegidas desempeñan un papel fundamental en la conservación de la biodiversidad y en la persistencia de poblaciones de fauna nativa (Watson *et al.*, 2014), diversos estudios han señalado que estos sistemas no funcionan como unidades ecológicas aisladas, sino como partes de ecosistemas mayores cuya dinámica externa condiciona la biodiversidad interna (Hansen y DeFries, 2007; Brodie *et al.*, 2023; Cumming, 2026). En Uruguay, esta situación puede ser aún más marcada, dado que muchas áreas protegidas se

insertan en paisajes productivos y mantienen actividades como la ganadería extensiva u otras formas de uso del suelo dentro de sus límites (MVOTMA, 2015), lo que implica que distintos tipos de disturbio y presiones antrópicas pueden coexistir con los objetivos de conservación (Geldmann *et al.*, 2019).

En este contexto, los patrones detectados en este estudio sugieren que la combinación de disturbios antrópicos y la presencia de especies introducidas estaría generando presiones ecológicas que afectan el uso del espacio y el comportamiento del guazubirá incluso dentro de áreas protegidas. En este sentido, los resultados obtenidos indican que la mera designación de áreas protegidas podría no ser suficiente para garantizar condiciones de refugio efectivas para esta especie si no se consideran explícitamente las presiones que operan dentro y en el entorno de estas áreas, lo que resalta la importancia de integrar estas presiones en los criterios de manejo y planificación de las áreas protegidas.

En particular, la asociación entre la actividad del ciervo axis y la ocupación del guazubirá mostró una tendencia negativa, aunque con un alto grado de incertidumbre en su estimación. En conjunto con las respuestas comportamentales detectadas a escalas espaciotemporales más finas, sugiere que la presencia de este ungulado introducido ya estaría generando presiones ecológicas persistentes sobre las poblaciones de cérvidos nativos. Aunque las intervenciones orientadas al manejo de especies invasoras suelen ser social y logísticamente complejas (Crowley *et al.*, 2017), especialmente en el caso de vertebrados de gran tamaño, la ausencia de acciones de manejo podría favorecer escenarios en los que estos efectos se acumulen a lo largo del tiempo (Peckarsky *et al.*, 2008; Cerini *et al.*, 2023), con potenciales consecuencias para la persistencia local del guazubirá. En este sentido, la detección temprana de estas interacciones resulta particularmente relevante en el contexto de las áreas protegidas, donde las decisiones de manejo podrían desempeñar un papel clave para limitar o mitigar los impactos de especies introducidas.

No obstante, es importante señalar que nuestros resultados son de naturaleza correlacional, por lo que no permiten establecer relaciones causales inequívocas. Futuras aproximaciones experimentales, como manipulaciones a pequeña escala

o el seguimiento de procesos naturales (por ejemplo, el avance del frente de invasión del ciervo axis o experiencias de control poblacional), serían necesarias para confirmar los patrones observados y orientar acciones de manejo con mayor certeza.

Desde una perspectiva de manejo, el efecto modulador de la estructura vertical de la vegetación frente al impacto de la ganadería resalta la importancia de conservar o promover ambientes con mayor complejidad estructural dentro de las áreas protegidas y sus zonas de influencia, ya que estos ambientes podrían actuar como refugios funcionales frente a distintas fuentes de disturbio (Laundré *et al.*, 2010; Garabedian *et al.*, 2023; Muthersbaugh *et al.*, 2025).

Un aspecto relevante a considerar es que la población de ciervo axis excede con frecuencia los límites de las áreas protegidas, que suelen ser pequeñas y estar insertas en una matriz agroganadera altamente modificada (MVOTMA, 2015). En ausencia de una estrategia de control poblacional a escala regional, los esfuerzos de manejo local resultarían permanentes y de alcance limitado. Por lo tanto, la generación de refugios funcionales mediante la conservación o restauración de la estructura vertical de la vegetación nativa se vuelve una herramienta crucial para amortiguar los efectos del axis sobre el guazubirá en estos paisajes fragmentados.

## **9. CONCLUSIONES**

Este estudio aporta evidencia empírica sobre la importancia de adoptar enfoques multiescalares para evaluar el impacto de especies introducidas y disturbios antrópicos en sistemas ecológicos complejos. En contraste con aproximaciones frecuentes basadas en estimaciones de solapamiento espacial o temporal, comparaciones entre sitios invadidos y no invadidos, o análisis de superposición de nicho trófico como indicador indirecto de competencia, el presente trabajo enfatiza que los efectos de las interacciones pueden manifestarse de manera dependiente de la escala y a través de ajustes conductuales que median las dinámicas de coexistencia. Asimismo, al integrar múltiples fuentes de disturbio dentro de un mismo marco, el estudio permite estimar sus efectos de manera simultánea y separar estadísticamente la contribución relativa de cada una, controlando por la influencia de las demás. Este patrón es consistente con marcos teóricos que destacan la relevancia de impactos no letales y dependientes de la escala, donde los efectos de las interacciones no necesariamente se traducen de manera inmediata en cambios poblacionales detectables. En conjunto con los efectos detectados a escala de paisaje, las respuestas conductuales observadas constituyen patrones coherentes con posibles vías mediante las cuales los disturbios podrían influir en la dinámica poblacional. No obstante, establecer dichos mecanismos de manera directa requeriría la evaluación de métricas demográficas explícitas, como la supervivencia o el éxito reproductivo.

En este marco, los resultados muestran que el guazubirá se encuentra expuesto a un complejo de estresores biológicos y antrópicos que operan de manera simultánea y a múltiples escalas, modulando su ocurrencia, el uso efectivo del espacio y sus decisiones comportamentales. A una escala de paisaje, la actividad ganadera y, en menor medida, la actividad del ciervo axis actúan como filtros, condicionando la ocurrencia del guazubirá en determinados sitios, afectando su incidencia y potencialmente su abundancia poblacional. A escalas más finas, en cambio, la coexistencia con estas presiones se expresa principalmente a través de ajustes conductuales frente a distintas fuentes de disturbio, incluyendo la actividad del ciervo axis, del jabalí, de perros domésticos de movimiento libre y la proximidad

a construcciones humanas. Estas respuestas se manifiestan como cambios en los patrones de actividad, evitación temporal de sitios recientemente utilizados y reducciones en el uso efectivo del espacio, reflejadas en cambios en la detectabilidad.

Si bien estos ajustes conductuales pueden permitir la persistencia local del guazubirá en paisajes rurales altamente modificados, no están exentos de costos. La acumulación de desplazamientos temporales, la alteración sostenida de los horarios de actividad y la evitación reiterada de áreas potencialmente favorables pueden reducir la disponibilidad efectiva de recursos y aumentar el estrés crónico, con posibles consecuencias sobre la reproducción y el reclutamiento. En este sentido, los resultados sugieren que la conservación del guazubirá no depende únicamente de la disponibilidad de hábitat, sino también de la intensidad, frecuencia y superposición de múltiples fuentes de disturbio, tanto bióticas como antrópicas, cuya evaluación integrada y explícitamente multiescalar resulta clave para comprender la viabilidad de sus poblaciones en paisajes rurales antropizados, incluyendo áreas protegidas inmersas en matrices productiva.

Desde una perspectiva aplicada, la mera designación de áreas protegidas no garantiza refugios efectivos si no se gestionan activamente las presiones internas y del entorno, en especial el ciervo axis, la carga ganadera y la conservación de la complejidad estructural de la vegetación. Aunque el control de especies exóticas o la regulación de actividades productivas pueden ser complejos, la ausencia de intervención podría comprometer la persistencia local del guazubirá. Futuros estudios deberían integrar métricas demográficas (supervivencia, éxito reproductivo) y evaluaciones experimentales de manejo para confirmar los mecanismos y orientar decisiones de conservación.

.

## **10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

- Achaval, F., Clara, M., Olmos, A., 2004, Mamíferos de la República Oriental del Uruguay: Montevideo, Uruguay, Imprex, Impresora, 176 pp p.
- Agostinelli, C., Lund, U., 2017, R package “circular”: Circular Statistics (version 0.4-93):
- Alonso Paz, E., Bassagoda, M.J., 2002, La vegetación costera del SE uruguayo: ambientes y biodiversidad: Documentos De Divulgacion: Museo Nacional De Historia Natural Y Antropología Número 5, 1–6.
- Amarasekare, P., 2003, Competitive coexistence in spatially structured environments: A synthesis: *Ecology Letters* 6(12), 1109–1122.  
<https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00530.x>
- Arsenault, R., Owen-Smith, N., 2002, Facilitation versus competition in grazing herbivore assemblages: *Oikos* 97(3), 313–318. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970301.x>
- Balme, G., Rogan, M., Thomas, L., Pitman, R., Mann, G., Whittington-Jones, G., Midlane, N., Broodryk, M., Broodryk, K., Campbell, M., Alkema, M., Wright, D., Hunter, L., 2019, Big cats at large: Density, structure, and spatio-temporal patterns of a leopard population free of anthropogenic mortality: *Population Ecology* 61(3), 256–267. <https://doi.org/10.1002/1438-390X.1023>
- Bartos, L., Vankova, D., Miller, K. V., Siler, J., 2002, Interspecific competition between White-Tailed, Fallow, Red, and Roe Deer: *Journal of Wildlife Management* 66(2), 522–527.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015, Linear Mixed-Effects Models using lme4: *Journal of Statistical Software* 67(1), 1–48.  
<https://doi.org/doi:10.18637/jss.v067.i01>
- Bernegossi, A.M., Borges, C.H. de S., Sandoval, E.D.P., Cartes, J.L., Cernohorska, H., Kubickova, S., Vozdova, M., Caparroz, R., González, S., Duarte, J.M.B., 2022, Resurrection of the genus *Subulo* Smith, 1827 for the gray brocket deer, with designation of a neotype : *Journal of Mammalogy* (X), 1–15.

<https://doi.org/10.1093/jmammal/gyac068>

Black-Décima, P., Vieira Rossi, R., Vogliotti, A., Cartes, J.L., Maffei, L., Barbanti Duarte, J.M., González, S., Juliá, J.P., 2001, Brown Brocket Deer *Mazama gouazoubira* (Fischer 1814): en Barbanti Duarte, J.M., González, S. (eds.), *Neotropical cervidology: Biology and Medicine of Latin America Deer*, Jaboticabal, Brazil - Gland, Switzerland, FUNEP/IUCN, 190–201.

Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H., White, J.S., 2008, Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution: *Trends in Ecology and Evolution* 24(3), 127–135.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008>

Brazeiro, A., 2015, *Eco-Regiones de Uruguay: Biodiversidad, Presiones y Conservación. Aportes a la Estrategia Nacional de Biodiversidad.*: Montevideo, Facultad de Ciencias, CIEDUR, VS-Uruguay, SZU, 122pp p.

Brazeiro, A., Betancourt, A., Haretche, F., 2020, Bosques nativos de Uruguay: Distribución, diversidad & propuesta de clasificación: *Plantae* 3, 19–35.

Broadley, K., Burton, A.C., Avgar, T., 2019, Density-dependent space use affects interpretation of camera trap detection rates: *Ecology and Evolution* 9, 14031–14041. <https://doi.org/10.1002/ece3.5840>

Brodie, J.F., Mohd-Azlan, J., Chen, C., Wearn, O.R., Deith, M.C.M., Ball, J.G.C., Slade, E.M., Burslem, D.F.R.P., Teoh, S.W., Williams, P.J., Nguyen, A., Moore, J.H., Goetz, S.J., Burns, P., Jantz, P., Hakkenberg, C.R., Kaszta, Z.M., Cushman, S., Coomes, D., Helmy, O.E., Reynolds, G., Rodríguez, J.P., Jetz, W., Luskin, M.S., 2023, Landscape-scale benefits of protected areas for tropical biodiversity: *Nature* 620(7975), 807–812.  
<https://doi.org/10.1038/s41586-023-06410-z>

Brown, J.S., Laundré, J.W., Gurung, M., 1999, The ecology of fear: Optimal foraging, game theory, and trophic interactions: *Journal of Mammalogy* 80(2), 385–399. <https://doi.org/10.2307/1383287>

Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2004, *Multimodel Inference: Understanding AIC*

- and BIC in Model Selection: *Sociological Methods & Research* 33(2), 261–304.  
<https://doi.org/10.1177/0049124104268644>
- Burton, A.C., Neilson, E., Moreira, D., Ladle, A., Steenweg, R., Fisher, J.T., Bayne, E., Boutin, S., 2015, Wildlife camera trapping: a review and recommendations for linking surveys to ecological processes: *Journal of Applied Ecology* 52, 675–685. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12432>
- Cabrera, A.M., Ruppel, F.S., Echeverría, S.E., Tomasina, R., González, F., Castro, G.A., De Brun, M.L., Cravino, A., Cancela, F., Correa, R., Altuna, M., Puentes, R., Basmadjian, Y., Robello, C., Mirazo, S., 2025, Seroprevalence of *Toxoplasma gondii* and *Neospora caninum* in Free-Ranging Wild Boar (*Sus scrofa*) and Axis Deer (*Axis axis*) in Uruguay: *Journal of wildlife diseases* 61(4), 933–940. <https://doi.org/10.7589/JWD-D-24-00133>
- Cancela, F., Cravino, A., Icasuriaga, R., González, P., Bentancor, F., Leizagoyen, C., Echaides, C., Ferreira, I., Cabrera, A., Arbiza, J., Mirazo, S., 2023, Co-circulation of Hepatitis E Virus (HEV) Genotype 3 and Moose-HEV-Like Strains in Free-Ranging-Spotted Deer (*Axis axis*) in Uruguay: *Food and Environmental Virology* 15(4), 281–291. <https://doi.org/10.1007/s12560-023-09563-2>
- Canteiro, M., Córdova-Tapia, F., Brazeiro, A., 2018, Tourism impact assessment: A tool to evaluate the environmental impacts of touristic activities in Natural Protected Areas: *Tourism Management Perspectives* 28, 220–227.  
<https://doi.org/10.1016/j.tmp.2018.09.007>
- Cerini, F., Childs, D.Z., Clements, C.F., 2023, A predictive timeline of wildlife population collapse: *Nature Ecology and Evolution* 7, 320–331.  
<https://doi.org/https://doi.org/10.1038/s41559-023-01985-2>
- Cortés, E.I., Vásquez-Ibarra, V., Farías, A.A., Silva-Rodríguez, E.A., 2026, Human presence and habitat availability modulate dog-wildlife interactions: *Biological Conservation* 313. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2025.111625>
- Cravino, A., 2022, Mamíferos en paisajes forestados de Uruguay: diversidad, uso de hábitat y patrones de actividad: Facultad de Ciencias, Universidad de la

República, 198 p.

- Cravino, A., Brazeiro, A., 2023, Tick-tock... says the moon and the sun: Daily activity patterns of mid-large-sized mammals in grassland-dominated landscapes afforested with Eucalyptus: *Austral Ecology* 48(8), 1737–1761. <https://doi.org/10.1111/aec.13411>
- Cravino, A., González, E.M., Martínez-Lanfranco, J.A., González, P., 2021, Situación actual y perspectivas de investigación y manejo del ciervo axis (*Axis axis*) en Uruguay: en Brazeiro, A., Bresciano, D., Brugnoli, E., Iturburu, M. (eds.), *Especies exóticas invasoras de Uruguay: distribución, impactos socioambientales y estrategias de gestión*, Montevideo, Uruguay, RETEMA-UdelaR, CEEI-Ministerio de Ambiente, 191–203.
- Cravino, A., Martínez-Lanfranco, J.A., Brazeiro, A., 2023, Community structure of medium-large mammals across a tree plantation cycle in natural grasslands of Uruguay: *Forest Ecology and Management* 529(1), 120713. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120713>
- Cravino, A., Mirazo, S., Martínez-Lanfranco, J.A., 2022, Solapamiento espacio-temporal entre el guazubirá (*Mazama gouazoubira*) y el ciervo axis (*Axis axis*) en Uruguay: en SAREM (Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos) (ed.), *XXXIII Jornadas Argentinas de Mastozoología*, Puerto Iguazú, Misiones, Argentina, Ediciones CeIBA, 105.
- Crowley, S.L., Hinchliffe, S., McDonald, R.A., 2017, Conflict in invasive species management: *Frontiers in Ecology and the Environment* 15(3), 133–141. <https://doi.org/10.1002/fee.1471>
- Crystal-Ornelas, R., Lockwood, J.L., 2020, The ‘known unknowns’ of invasive species impact measurement: *Biological Invasions* 22(4), 1513–1525. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02200-0>
- Cumming, G.S., 2026, Protected area management has significant spillover effects on vegetation: *Nature* 650, 642–651. <https://doi.org/10.1038/s41586-025-09837-8>

- De Oliveira, M.L., Grotta-Neto, F., Rosa da Silva, A., Ebner Pinho, M., Ribeiro, R.C., Almeida de Correia Junior, A., Jerozolimski, R., Farias de Peres, P.H., Vogliotti, A., Barbanti Duarte, J.M., de Passos, F.C., 2025, Lower ungulate population density in rainforests under anthropogenic influences: *Journal of Applied Ecology* 62(3), 470–479. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14858>
- DeCesare, N.J., Hebblewhite, M., Schmiegelow, F., Hervieux, D., McDermid, G.J., Neufeld, L., Bradley, M., Whittington, J., Smith, K.G., Morgantini, L.E., Wheatley, M., Musiani, M., 2012, Transcending scale dependence in identifying habitat with resource selection functions: *Ecological Applications* 22(4), 1068–1083.
- Di Bitetti, M.S., Iezzi, M.E., Cruz, P., Varela, D., De Angelo, C., 2020, Effects of cattle on habitat use and diel activity of large native herbivores in a South American rangeland: *Journal for Nature Conservation* 58(March), 125900. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2020.125900>
- Ellsworth, W.H., Peacor, S.D., Chandler, R.B., Conner, L.M., Garrison, E.P., Miller, K. V, Cherry, M.J., 2024, Measuring the benefit of a defensive trait: Vigilance and survival probability: *Ecology* 105, 1–14. <https://doi.org/10.1002/ecy.4429>
- Elton, C.S., 2020, *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*, 2da edició. ed: Cham, Suecia, Springer Nature Switzerland AG, 261 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-34721-5>
- Erxleben, J.C.P., 1777, *Systema regni animalis per classes, ordines, genera, species, varietates, cum synonymia et historia animalium. Classis I. Mammalia: Lipsiae (Leipzig), Germany, Weygandianis*, 636 p.
- Faas, C.J., Weckerly, F.W., 2010, Habitat Interference by Axis Deer on White-Tailed Deer: *Journal of Wildlife Management* 74(4), 698–706. <https://doi.org/10.2193/2009-135>
- Ferreira Rodrigues, T., Kays, R., Parson, A., Fraguas Versiani, N., Montanheiro Paolino, R., Pasqualotto, N., Gasperotto Krepschi, V., Garcia Chiarello, A., 2018, Managed forest as habitat for gray brocket deer (*Mazama gouazoubira*)

- in agricultural landscapes of southeastern Brazil: *Journal of Mammalogy* 98(5), 1301–1309. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx099>
- Ferretti, F., Corazza, M., Campana, I., Pietrocini, V., Brunetti, C., Scornavacca, D., Lovari, S., 2015, Competition between wild herbivores: reintroduced red deer and Apennine chamois: *Behavioral Ecology* 26(2), 550–559. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru226>
- Ferretti, F., Mori, E., 2019, Displacement interference between wild ungulate species: does it occur? *Ethology Ecology and Evolution* 32(1), 2–15. <https://doi.org/10.1080/03949370.2019.1680447>
- Flueck, W.T., 2010, Exotic deer in southern Latin America: What do we know about impacts on native deer and on ecosystems? *Biological Invasions* 12(7), 1909–1922. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9618-x>
- Garabedian, J.E., Cox, K.J., Vukovich, M., Kilgo, J.C., 2023, Co-occurrence of native white-tailed deer and invasive wild pigs: Evidence for competition? *Ecosphere* 14(3), 1–15. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4435>
- Gaudiano, L., Pucciarelli, L., Mori, E., 2021, Livestock grazing affects movements and activity pattern of Italian roe deer in Southern Italy: *European Journal of Wildlife Research* 67(66), 1–8. <https://doi.org/10.1007/s10344-021-01506-1>
- Gaynor, K.M., Brown, J.S., Middleton, A.D., Power, M.E., Brashares, J.S., 2019, Landscapes of Fear: Spatial Patterns of Risk Perception and Response: *Trends in Ecology & Evolution* 34(4), 355–368. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.01.004>
- Geldmann, J., Manica, A., Burgess, N.D., Coad, L., Balmford, A., 2019, A global-level assessment of the effectiveness of protected areas at resisting anthropogenic pressures: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116(46), 23209–23215. <https://doi.org/10.1073/pnas.1908221116>
- Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S., Dunson, D.B., Vehtari, A., Rubin, D.B., 2014, *Bayesian Data Analysis*, 3a ed: Boca Raton, Florida, Chapman & Hall/CRC, 667 p.

- Goldstein, B.R., Jensen, A.J., Kays, R., Cove, M. V, Mcshea, W.J., Rooney, B., Kierepka, E.M., Pacifici, K., 2024, Guidelines for estimating occupancy from autocorrelated camera trap detections: *Methods in Ecology and Evolution* 15, 1177–1191. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.14359>
- González, E., Martínez-Lanfranco, J.A., 2010, *Mamíferos de Uruguay. Guía de Campo e Introducción a su Estudio y Conservación*: Montevideo, Uruguay, Vida Silvestre - Museo Nacioanl de Historia Natural. Ediciones de la Banda Oriental, 464pp p.
- González, S., Seal, U.S., 1997, *El manejo del ciervo axis (Cervus axis) en la residencia presidencial de Colonia-Uruguay*: Apple Valley, Minnesota, Estados Unidos, IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group.
- Grether, G.F., Peiman, K.S., Tobias, J.A., Robinson, B.W., 2017, Causes and Consequences of Behavioral Interference between Species: *Trends in Ecology and Evolution* 32(10), 760–772. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.07.004>
- Grotta-Neto, F., Peres, P.H.F., Piovezan, U., Passos, F.C., Duarte, J.M.B., 2020, Camera Trap Feasibility for Ecological Studies of Elusive Forest Deer: *Wildlife Society Bulletin* 44(3), 640–647. <https://doi.org/10.1002/wsb.1121>
- Grotta-Neto, F., Peres, P.H.F., Piovezan, U., Passos, F.C., Duarte, J.M.B., 2019, Influential factors on gray brocket deer (*Mazama gouazoubira*) activity and movement in the Pantanal, Brazil: *Journal of Mammalogy* 100(2), 454–463. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz056>
- Grotta-Neto, F., Vogliotti, A., Oliveira, M.L. De, Passos, F.C., Barbanti Duarte, J.M., 2024, Brocket deer niche breadth and overlap: spatial similarities limit species coexistence: *Journal of Zoology* 324, 21–33. <https://doi.org/10.1111/jzo.13180>
- Hansen, A.J., DeFries, R., 2007, Ecological Mechanisms Linking Protected Areas to Surrounding Lands: *Ecological Applications* 17(4), 974–988.
- Holway, D.A., Suarez, A. V, 1999, *Animal behavior: an essential component of*

- invasion biology: *Trends in Ecology and Evolution* 14(8), 328–330.
- INE, 2024, Capítulo 1. Información general: en INE (ed.), *Anuario Estadístico 2024*. Edición 101, Instituto Nacional de Estadística.
- INUMET, 2025a, Clasificación climática (en línea), Instituto Uruguayo de Meteorología. disponible en <<https://www.inumet.gub.uy/clima/estadisticas-climatologicas/clasificacion-climatica>>, consultado el 10 de abril de 2025
- INUMET, 2025b, Características climáticas. Temperatura media (en línea), Instituto Uruguayo de Meteorología. disponible en <<https://www.inumet.gub.uy/clima/estadisticas-climatologicas/caracteristicas-climaticas>>, consultado el 10 de abril de 2025
- IUCN, 2022, The IUCN Red List of Threatened Species (en línea). disponible en <<https://www.iucnredlist.org>>, consultado el 27 de junio de 2023
- Jiang, T.Y., Wang, X.M., Ding, Y.Z., Liu, Z.S., Wang, Z.H., 2013, Behavioral responses of blue sheep (*Pseudois nayaur*) to nonlethal human recreational disturbance: *Chinese Science Bulletin* 58(18), 2237–2247.  
<https://doi.org/10.1007/s11434-013-5761-y>
- Johnson, D.H., 1980, The Comparison of Usage and Availability Measurements for Evaluating Resource Preference: *Ecology* 61(1), 65–71.
- Kalb, D.M., Bowman, J.L., DeYoung, R.W., 2018, Dietary resource use and competition between white-tailed deer and introduced sika deer: *Wildlife Research* 45, 457–472.
- Kowalski, Madga, Kowalski, Michal, 2013, ExifPro Photo Browser.:
- Lancaster, A., Corti, P., Fernández, T., Moraga, C.A., Radic-Schilling, S., von Hardenberg, A., 2022, Changes in foraging behaviour suggest competition between wild and domestic ungulates: Guanaco and domestic sheep in southern Patagonia: *Journal of Zoology* 1–16.  
<https://doi.org/10.1111/jzo.12971>
- Laundré, J.W., Hernández, L., Altendorf, K.B., 2001, Wolves, elk, and bison:

reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, U.S.A.:  
Canadian Journal of Zoology 79(8), 1401–1409. <https://doi.org/10.1139/cjz-79-8-1401>

Laundré, J.W., Hernández, L., Ripple, W.J., 2010, The Landscape of Fear:  
Ecological Implications of Being Afraid: The Open Ecology Journal 3, 1–7.  
<https://doi.org/10.2174/1874213001003030001>

Lenth, B., Brennan, M., Knight, R.L., 2008, The effects of dogs on wildlife  
communities: Natural Areas Journal 28(3), 218–227.  
[https://doi.org/10.3375/0885-8608\(2008\)28\[218:TEODOW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3375/0885-8608(2008)28[218:TEODOW]2.0.CO;2)

Lima, S.L., 1998, Nonlethal Effects in the Ecology of Predator-Prey Interactions:  
What are the ecological effects of anti-predator decision-making ?  
BioScience 48(1), 25–34.

Lima, S.L., Dill, L.M., 1990, Behavioral decisions made under the risk of predation:  
a review and prospectus: Canadian Journal of Zoology 68(4), 619–640.  
<https://doi.org/10.1139/z90-092>

Loft, E.R., Menke, J.W., Kie, J.G., 1991, Habitat Shifts by Mule Deer: The Influence  
of Cattle Grazing: The Journal of Wildlife Management 55(1), 16.  
<https://doi.org/10.2307/3809236>

Marion, S., Demšar, U., Davies, A.L., Stephens, P.A., Irvine, R.J., Long, J.A., 2022,  
Red deer behavioural response to hiking activity: A study using camera traps:  
Journal of Zoology 317, 249–261. <https://doi.org/10.1111/jzo.12976>

Maurer, B.A., 1999, Untangling Ecological Complexity: The macroscopic  
perspective: Chicago & London, The University of Chicago Press, 251 p.

Meredith, M., Ridout, M., Campbell, L.A.D., 2024, Package ‘overlap’: Estimates of  
Coefficient of Overlapping for Animal Activity Patterns:  
<https://doi.org/10.1198/jabes.2009.08038>>.License

Merino, M.L., Rossi, R. V, 2010, Origin, systematics, and morphological radiation:  
en Duarte, J.M.B., González, S. (eds.), Neotropical cervidology: Biology and

Medicine of Latin America Deer, Jaboticabal, Brazil - Gland, Switzerland, FUNEP/IUCN, 2–11.

Ministerio de Ambiente, 2026, ¿Qué es el SNAP? (en línea). disponible en <<https://www.gub.uy/ministerio-ambiente/politicas-y-gestion/es-snap>>, consultado el 15 de abril de 2026

Muthersbaugh, M.S., Saldo, E.A., Jensen, A.J., Cantrell, J., Ruth, C., Ross, B.E., Kilgo, J.C., Jachowski, D.S., 2025, Responses of a large herbivore to predation risk are modulated by intrinsic and extrinsic factors: *Ecosphere* 16, 1–19. <https://doi.org/10.1002/ecs2.70252>

MVOTMA, 2015, Plan Estratégico 2015-2020. Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Uruguay.:

Nichols, J.D., Bailey, L.L., O’Connell Jr, A.F., Talancy, N.W., Campbell Grant, E.H., Gilbert, A.T., Annand, E.M., Husband, T.P., Hines, J.E., 2008, Multi-scale occupancy estimation and modelling using multiple detection methods: *Journal of Applied Ecology* 45, 1321–1329. <https://doi.org/doi:10.1111/j.1365-2664.2008.01509.x>

Nicosia, G., de Miguel, A., Fumagalli, A., Diego-Arnaldo, R.B., Gürtler, R.E., 2023, Influence of COVID-19 lockdown and hunting disturbance on the activity patterns of exotic wild boar (*Sus scrofa*) and axis deer (*Axis axis*) in a protected area of northeastern Argentina: *European Journal of Wildlife Research* 69(5), 1–12. <https://doi.org/10.1007/s10344-023-01725-8>

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. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2011.00864.x>

Parsons, A.W., Bland, C., Forrester, T., Baker-Whatton, M.C., Schuttler, S.G., McShea, W.J., Costello, R., Kays, R., 2016, The ecological impact of humans and dogs on wildlife in protected areas in eastern North America: *Biological Conservation* 203, 75–88. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.09.001>

- Peckarsky, B.L., Abrams, P.A., Bolnick, D.I., Dill, L.M., Grabowski, J.H., Luttbeg, B., Orrock, J.L., Peacor, S.D., Preisser, E.L., Schmitz, O.J., Trussell, G.C., 2008, Revisiting the classics: Considering nonconsumptive effects in textbook examples of predator prey Interactions: *Ecology* 89(9), 2416–2425. <https://doi.org/10.1890/07-1131.1>
- Pinder, L., 1997, Niche Overlap Among Brown Brocket Deer, Pampas Deer, and Cattle in the Pantanal of Brazil: University of Florida, 221 p.
- Pollock, L.J., Tingley, R., Morris, W.K., Golding, N., Hara, R.B.O., Parris, K.M., Vesk, P.A., Mccarthy, M.A., 2014, Understanding co-occurrence by modelling species simultaneously with a Joint Species Distribution Model (JSDM): *Methods in Ecology and Evolution* 5, 397–406. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12180>
- Purvis, A., Molnár, Z., Obura, D., Ichii, K., Willis, K., Chettri, N., Dulloo, M., Hendry, A., Gabrielyan, B., Gutt, J., Jacob, U., Keskin, E., Niamir, A., Öztürk, B., Salimov, R., Jaureguiberry, P., 2019, Chapter 2.2 Status and Trends – Nature: en Dirzo, R., Sebsebe Woodmatas, D. (eds.), Global assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, Zenodo, 201–308. <https://doi.org/https://doi.org/10.5281/zenodo.5517457>
- QGIS Development Team, 2022, QGIS Geographic Information System.:
- R Core Team, 2017, R: A language and enviroment for Statistical Computing.:
- Ramesh, T., Sankar, K., Qureshi, Q., Kalle, R., 2012, Group size, sex and age composition of chital (*Axis axis*) and sambar (*Rusa unicolor*) in a deciduous habitat of Western Ghats: *Mammalian Biology* 77(1), 53–59. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2011.09.003>
- Randel, C.J., Tomeček, J.M., 2021, *Axis axis* (Artiodactyla: Cervidae): *Mammalian Species* 53(1004), 51–64. <https://doi.org/10.1093/mspecies/seab006>
- Regmi, S., Neupane, B., Dhama, B., Gautam, D., Panthi, S., Poudel, M., 2022, Niche breadth and overlap of spotted deer and domestic cattle with swamp deer in

tropical region of Nepal: *Ecological Processes* 11(1).

<https://doi.org/10.1186/s13717-022-00367-z>

Richard, E., Juliá, J.P., 2004, Aspectos ecobiológicos de la corzuela parda (*Mazama gouazoubira*) en Argentina, aplicables al manejo de la especie en toda su área de distribución: en Fontúrbel, F. (ed.), *Manejo y conservación de fauna silvestre: Un enfoque conceptual, metodológicos y práctico para el tercer milenio*, La Paz, Bolivia, Publicaciones Integrales.

Richard, E., Juliá, J.P., 2001, La corzuela parda: en Dellafiore, C.M., Maceira, N. (eds.), *Los ciervos autóctonos de la Argentina y la acción del hombre*, Buenos Aires, Argentina, Secretaría de Desarrollo Sustentable y Política Ambiental. Ministerio de Desarrollo Social y Medio Ambiente, 35–46.

Richard, E., Julia, J.P., Samaniego, J., Aceñolaza, P., 1995, La corzuela parda: *Mazama gouazoubira*., Serie Monográfica y Didáctica.

Richardson, D.M., Pyšek, P., Carlton, J.T., 2011, A compendium of essential concepts and terminology in biological invasions: en Richardson, D.M. (ed.), *Fifty years of invasion ecology: The legacy of Charles Elton*, Chichester, UK, Blackwell Publishing Ltd, 409–420.

Ridout, M., Linkie, M., 2009, Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data: *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 14(3), 322–337.

Saldo, E.A., Jensen, A.J., Muthersbaugh, M.S., Butfiloski, J.W., Cantrell, J., Kilgo, J.C., Ruth, C., Yarrow, G.K., Jachowski, D.S., 2023, Spatiotemporal overlap with invasive wild pigs (*Sus scrofa*) varies by species and season in a temperate ecosystem: *Ecosphere* 14(6), 1–17.

<https://doi.org/10.1002/ecs2.4500>

Shea, K., Chesson, P., 2002, Community ecology theory as a framework for biological invasions: *TRENDS in Ecology & Evolution* 17(4), 170–176.

Silva-Caballero, A., Ortega, J., 2022, *Mazama gouazoubira* (Cetartiodactyla: Cervidae): *Mammalian Species* 54(1023).

<https://doi.org/10.1093/mspecies/seac008>

Silva-Rodríguez, E.A., Cortés, E.I., Vasquez-Ibarra, V., Gálvez, N., Cusack, J., Ohrens, O., Moreira-Arce, D., Farías, A.A., Infante-Varela, J., 2025, A protocol for error prevention and quality control in camera trap datasets: *Journal of Applied Ecology* (January), 1–10. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.70010>

Silva-Rodríguez, E.A., Cortés, E.I., Zambrano, B., Naughton-Treves, L., Farías, A.A., 2023, On the causes and consequences of the free-roaming dog problem in southern Chile: *Science of the Total Environment* 891(164324), 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.164324>

Simberloff, D., Martin, J.L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D.A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pyšek, P., Sousa, R., Tabacchi, E., Vilà, M., 2013, Impacts of biological invasions: What's what and the way forward: *Trends in Ecology and Evolution* 28(1), 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>

Singh, H., Sharief, A., Joshi, B.D., Kumar, V., Mukherjee, T., Chandra, K., Bhardwaj, N., Thakur, M., Sharma, L.K., 2022, Multi-species occupancy modeling suggests interspecific interaction among the three ungulate species: *Scientific Reports* 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-20953-7>

Srinivasulu, C., 2001, Chital (*Axis axis* Erxleben, 1777) herd composition and sex ratio on the Nallamala Hills of Eastern Ghats, Andhra Pradesh, India: *Zoos' Print Journal* 16(12), 655–658.

Stewart, P.S., Hill, R.A., Stephens, P.A., Whittingham, M.J., Dawson, W., 2021, Impacts of invasive plants on animal behaviour: *Ecology Letters* 24(4), 891–907. <https://doi.org/10.1111/ele.13687>

Stratton, C., Sepulveda, A.J., Hoegh, A., 2020, msocc: Fit and analyse computationally efficient multi-scale occupancy models in r: *Methods in Ecology and Evolution* 11(9), 1113–1120. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13442>

Takada, H., Tezuka, N., Yano, R., Washida, A., Hasegawa, T., Yamazaki, K., 2025,

Competition between native ungulates: negative effects of sika deer (*Cervus nippon*) on foraging behavior, physiological stress, and population characteristics of Japanese serow (*Capricornis crispus*): *Journal of Zoology* 326, 403–413. <https://doi.org/10.1111/jzo.70023>

Tellarini, J.F., Cirignoli, S., Aprile, G., Sobral Zotta, N., Varela, D., Maranta, A., Fracassi, N., Lartigau, B., Gómez Villafañe, I., 2019, *Axis axis* (en línea), SAYDS–SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. disponible en <<http://cma.sarem.org.ar>>, consultado

Tucker, M.A., Böhning-gaese, K., Fagan, W.F., Fryxell, J.M., Moorter, B. Van, Alberts, S.C., Ali, A.H., Allen, A.M., Attias, N., Avgar, T., Bartlam-brooks, H., Bayarbaatar, B., Belant, J.L., Bertassoni, A., Beyer, D., Bidner, L., Beest, F.M. Van, Blake, S., Blaum, N., Bracis, C., Brown, D., Bruyn, P.J.N. De, Cagnacci, F., Diefenbach, D., Douglas-hamilton, I., Fennessy, J., Fichtel, C., Fiedler, W., Fischer, C., Fischhoff, I., Fleming, C.H., Ford, A.T., Fritz, S.A., Gehr, B., Goheen, J.R., Gurarie, E., Hebblewhite, M., Heurich, M., Hewison, A.J.M., Hof, C., Hurme, E., Isbell, L.A., Janssen, R., Jeltsch, F., Kaczensky, P., Kane, A., Kappeler, P.M., Kauffman, M., Kays, R., Kimuyu, D., Koch, F., Kranstauber, B., Lapoint, S., Mattisson, J., Medici, E.P., Mellone, U., Merrill, E., Morrison, T.A., Díaz-muñoz, S.L., Mysterud, A., Nandintsetseg, D., Nathan, R., Niamir, A., Odden, J., Hara, R.B.O., Oliveira-santos, L.G.R., Olson, K.A., Patterson, B.D., Paula, R.C. De, Pedrotti, L., Reineking, B., Rimmler, M., et al, 2018, Moving in the Anthropocene: Global reductions in terrestrial mammalian movements: *Science* 359, 466–469.

Valeix, M., Chamaillé-Jammes, S., Fritz, H., 2007, Interference competition and temporal niche shifts: Elephants and herbivore communities at waterholes: *Oecologia* 153(3), 739–748. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0764-5>

Vanak, A.T., Gompper, M.E., 2010, Interference competition at the landscape level: the effect of free-ranging dogs on a native mesocarnivore: *Journal of Applied Ecology* 47, 1225–1232. <https://doi.org/10.1111/j.1365->

2664.2010.01870.x

Walker, E.N., Pedrini, G., Farías, A.A., 2021, Segregación espacial y temporal de dos especies de zorros (*Cerdocyon thous* y *Lycalopex gymnocercus*) en presencia de perros (*Canis familiaris*) en áreas rurales de Uruguay: Jornadas Argentinas de Mastozoología virtuales (e-j@m.21), Argentina, 102.

Watson, J.E.M., Dudley, N., Segan, D.B., Hockings, M., 2014, The performance and potential of protected areas: *Nature* 515(7525), 67–73.

<https://doi.org/10.1038/nature13947>

Weston, M.A., Stankowich, T., 2014, Dogs as agents of disturbance: en Gompper, M.E. (ed.), *Free-Ranging Dogs and Wildlife Conservation*, Oxford, Oxford University Press, 94–116.

WWF, 2020, *Living Planet Report 2020 - Bending the curve of biodiversity loss.*: Gland, Switzerland, WWF, 159 p.

Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009, *Mixed effects models and extensions in ecology with R*: Spring Street, New York, USA, Springer, 574 p.

## 11. ANEXO

### 11.1. Esfuerzo de muestreo en las áreas de estudio

**Tabla A.1.** Esfuerzo de muestreo con cámaras trampa en las distintas áreas de estudio, indicando el período de muestreo, el número de sistemas de registro automático (SRA), el número de estaciones de fototrampeo (EFT), la duración promedio de funcionamiento de las cámaras y el esfuerzo total expresado en noches-cámara.

| Área            | Año       | Período de muestreo | Nº de SRA | Nº de EFT | Días promedio por EFT | Esfuerzo total (noches-cámara) |
|-----------------|-----------|---------------------|-----------|-----------|-----------------------|--------------------------------|
| Laguna Garzón   | 2019      | jul-set             | 5         | 15        | 55,7                  | 836                            |
|                 | 2020      | set-oct             | 7         | 19        | 32,4                  | 616                            |
| Solís Grande    | 2020      | may-ago             | 4         | 12        | 46                    | 551                            |
| Laguna de Rocha | 2020      | nov-dic             | 10        | 27        | 27,3                  | 738                            |
|                 | 2021      | set-dic             | 11        | 29        | 40,2                  | 1167                           |
| Cabo Polonio    | 2022      | may-jul             | 11        | 32        | 62,6                  | 2003                           |
| Potreriño       | 2022      | may-jul             | 3         | 9         | 70                    | 360                            |
| Cerro Verde     | 2022      | may-jul             | 7         | 18        | 52,2                  | 940                            |
| San Miguel      | 2022-2023 | dic-feb             | 5         | 14        | 46,4                  | 650                            |

### 11.2. Análisis de componentes principales de variables de cobertura

Se realizó un PCA sobre las proporciones de cobertura utilizando una matriz de correlación (variables estandarizadas) a dos escalas: cámara (EFT) y sistema (SRA), con el objetivo de sintetizar la variación estructural del ambiente y reducir la colinealidad entre variables. En ambas escalas, los tres primeros componentes fueron retenidos para los análisis posteriores al explicar más del 90% de la varianza total observada.

#### 11.2.1. Escala de cámara (EFT)

**Tabla A.2.** Importancia de los componentes principales obtenidos a partir del análisis de componentes principales (PCA) aplicado a las variables de cobertura a escala de estación de fototrampeo (EFT). Se presentan la desviación estándar (SD), la proporción de varianza explicada por cada componente y la varianza acumulada. Los componentes fueron interpretados como: CP1 (VSRT), gradiente de estructura vertical de la vegetación; CP2 (VNAT), gradiente asociado a la diferenciación entre plantaciones forestales y bosque nativo; y CP3 (WTLD), gradiente de incremento en la influencia de humedales y vegetación hidrófila.

| Componente | SD    | Proporción de varianza | Varianza acumulada |
|------------|-------|------------------------|--------------------|
| CP1 (VSRT) | 0,359 | 0,503                  | 0,503              |
| CP2 (VNAT) | 0,275 | 0,296                  | 0,799              |
| CP3 (WTLD) | 0,168 | 0,110                  | 0,909              |

**Tabla A.3.** Cargas (loadings) de las variables de cobertura en los tres primeros componentes principales del PCA realizado a escala de estación de fototrampeo (EFT). Los valores indican la contribución relativa de cada variable a cada componente. WTER: cuerpos de agua; FRST: bosque nativo; PLNT: plantaciones forestales; OPEN: áreas abiertas; TGRS: pajonales altos y arbustales bajos.

| Componente        | WTER  | FRST   | PLNT   | OPEN   | TGRS  |
|-------------------|-------|--------|--------|--------|-------|
| <b>CP1 (VSRT)</b> | 0,000 | 0,389  | 0,384  | -0,836 | 0,000 |
| <b>CP2 (VNAT)</b> | 0,000 | 0,664  | -0,741 | 0,000  | 0,000 |
| <b>CP3 (WTLD)</b> | 0,206 | -0,434 | -0,274 | -0,313 | 0,771 |

### 11.2.2. Escala de sistema (SRA)

**Tabla A.4.** Importancia de los componentes principales obtenidos a partir del análisis de componentes principales (PCA) aplicado a las variables de cobertura a escala de sistema (SRA). Se presentan la desviación estándar (SD), la proporción de varianza explicada por cada componente y la varianza acumulada. Los componentes fueron interpretados como: CP1 (VSRT), gradiente de estructura vertical de la vegetación; CP2 (VNAT), gradiente asociado a la diferenciación entre plantaciones forestales y bosque nativo; y CP3 (WTLD), gradiente de incremento en la influencia de humedales y vegetación hidrófila.

| Componente        | SD    | Proporción de varianza | Varianza acumulada |
|-------------------|-------|------------------------|--------------------|
| <b>CP1 (VSRT)</b> | 0.310 | 0.584                  | 0.584              |
| <b>CP2 (VNAT)</b> | 0.196 | 0.234                  | 0.818              |
| <b>CP3 (WTLD)</b> | 0.140 | 0.119                  | 0.937              |

**Tabla A.5.** Cargas (loadings) de las variables de cobertura en los tres primeros componentes principales del PCA realizado a escala de sistema (SRA). Los valores indican la contribución relativa de cada variable a cada componente. WTER: cuerpos de agua; FRST: bosque nativo; PLNT: plantaciones forestales; OPEN: áreas abiertas; TGRS: pajonales altos y arbustales bajos.

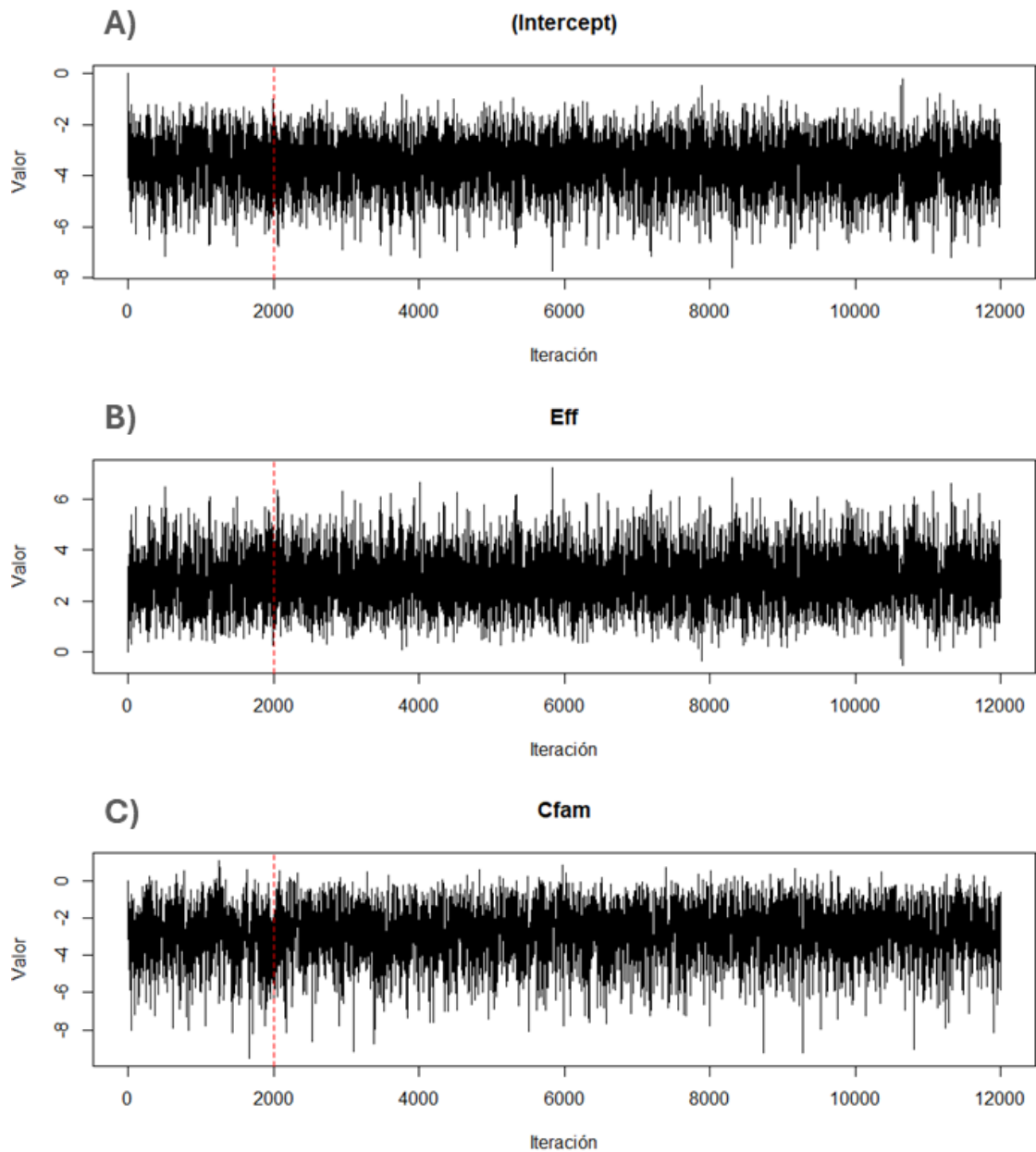
| Componente        | WTER  | FRST   | PLNT   | OPEN   | TGRS  |
|-------------------|-------|--------|--------|--------|-------|
| <b>CP1 (VSRT)</b> | 0.000 | 0.220  | 0.532  | -0.814 | 0.000 |
| <b>CP2 (VNAT)</b> | 0.151 | 0.668  | -0.671 | -0.255 | 0.125 |
| <b>CP3 (WTLD)</b> | 0.764 | -0.519 | -0.215 | -0.241 | 0.207 |

### 11.3. Modelado de ocupación multinivel y diagnóstico de convergencia

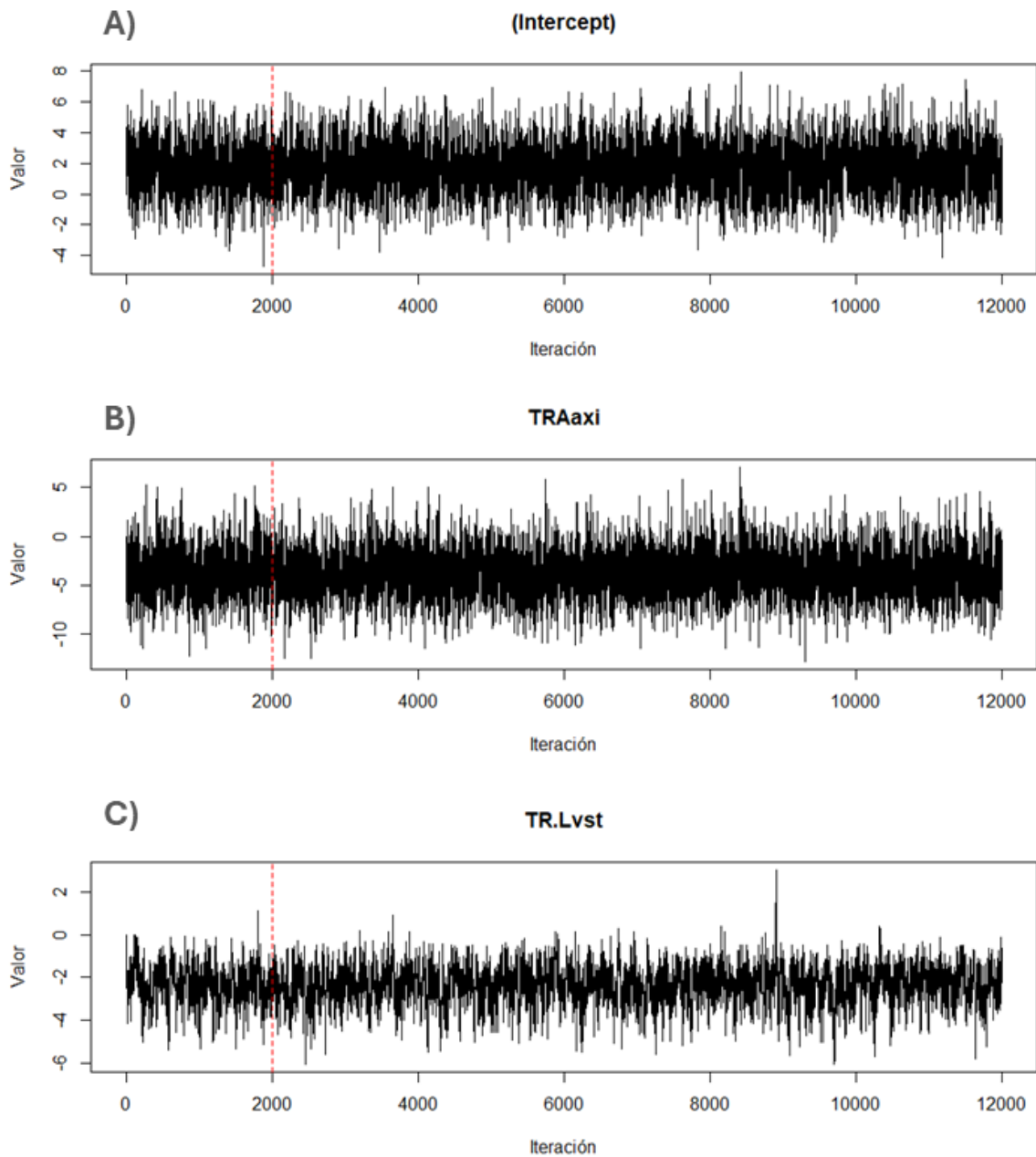
**Tabla A.6.** Conjunto de modelos candidatos ajustados para evaluar los efectos de covariables ambientales y antrópicas sobre los procesos de ocupación ( $\psi$ ), uso relativo del ambiente ( $\theta$ ) y probabilidad de detección ( $p$ ). Para cada modelo se indica la estructura de los submodelos, el número de parámetros estimados ( $k$ ) y el criterio de información (WAIC) utilizado para la comparación de modelos. En negrita se señalan los efectos cuyos intervalos de credibilidad no incluyen el cero.

| Código       | Ocupación a nivel de SRA ( $\psi$ )           | Uso de ambiente a nivel de EFT ( $\theta$ ) | Probabilidad de Detección ( $p$ )          | k  | WAIC     |
|--------------|---|---|--|----|----------|
| <b>m0</b>    | ~1  | ~1  | ~1   | 3  | 4427.042 |
| <b>m.p1</b>  | ~1  | ~1  | <b>Eff + NDay + JDay</b><br>+ JDay2 + Moon | 8  | 4461.92  |
| <b>m.p2</b>  | ~1  | ~1  | <b>Eff + JDay</b>                          | 5  | 4464.163 |
| <b>m.p3</b>  | ~1  | ~1  | <b>Eff</b>                                 | 4  | 4429.922 |
| <b>m.p4</b>  | ~1  | ~1  | <b>Eff + Cfam</b>                          | 5  | 4422.044 |
| <b>m.p5</b>  | ~1  | ~1  | <b>Eff + Cfam + Lvst</b>                   | 6  | 4530.418 |
| <b>m.p6</b>  | ~1  | ~1  | <b>Eff + Cfam + Aaxi</b>                   | 6  | 4429.77  |
| <b>m.p7</b>  | ~1  | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b>                   | 6  | 4418.644 |
| <b>m.p8</b>  | ~1  | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b><br>+ Aaxi         | 7  | 4423.219 |
| <b>m.p9</b>  | ~1  | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b><br>+ Lvst         | 7  | 4526.773 |
| <b>m.p10</b> | ~1  | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b><br>+ JDay         | 7  | 4457.006 |
| <b>m.s1</b>  | DT50.sra                                      | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b>                   | 7  | 4451.963 |
| <b>m.s2</b>  | DT5.sra                                       | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b>                   | 7  | 4476.589 |
| <b>m.s3</b>  | <b>VSRT</b>                                   | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b>                   | 7  | 3904.642 |
| <b>m.s4</b>  | VNAT  | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b>                   | 7  | 4437.989 |
| <b>m.s5</b>  | <b>OPEN</b>                                   | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b>                   | 7  | 3886.995 |
| <b>m.s6</b>  | FRST  | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b>                   | 7  | 4254.895 |
| <b>m.s7</b>  | VSRT + OPEN                                   | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b>                   | 8  | 3888.117 |
| <b>m.s8</b>  | TGRS  | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b>                   | 7  | 4409.83  |
| <b>m.s9</b>  | PLNT  | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b>                   | 7  | 4389.266 |
| <b>m.s10</b> | SHRB  | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b>                   | 7  | 4404.161 |
| <b>m.s11</b> | WTER  | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b>                   | 7  | 4395.034 |
| <b>m.s12</b> | <b>LOC</b>                                    | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b>                   | 7  | 4007.75  |
| <b>m.s13</b> | <b>OPEN + LOC</b>                             | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b>                   | 8  | 3838.743 |
| <b>m.s14</b> | <b>OPEN + LOC + TRAaxi</b>                    | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b>                   | 9  | 3806.814 |
| <b>m.s15</b> | <b>OPEN + TRAaxi</b>                          | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b>                   | 8  | 3909.134 |
| <b>m.s16</b> | <b>OPEN * TRAaxi + LOC</b>                    | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b>                   | 10 | 3787.945 |
| <b>m.s17</b> | <b>OPEN * TRAaxi</b>                          | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b>                   | 9  | 3907.896 |
| <b>m.s18</b> | <b>OPEN * TRAaxi + LOC + TR.Lvst</b>          | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b>                   | 11 | 3545.977 |
| <b>m.s25</b> | OPEN * TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> + VSRT   | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b>                   | 12 | 3500.061 |
| <b>m.s26</b> | OPEN * TRAaxi + LOC + TR.Lvst + VSRT+ TR.Cfam | ~1  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b>                   | 13 | 3499.644 |

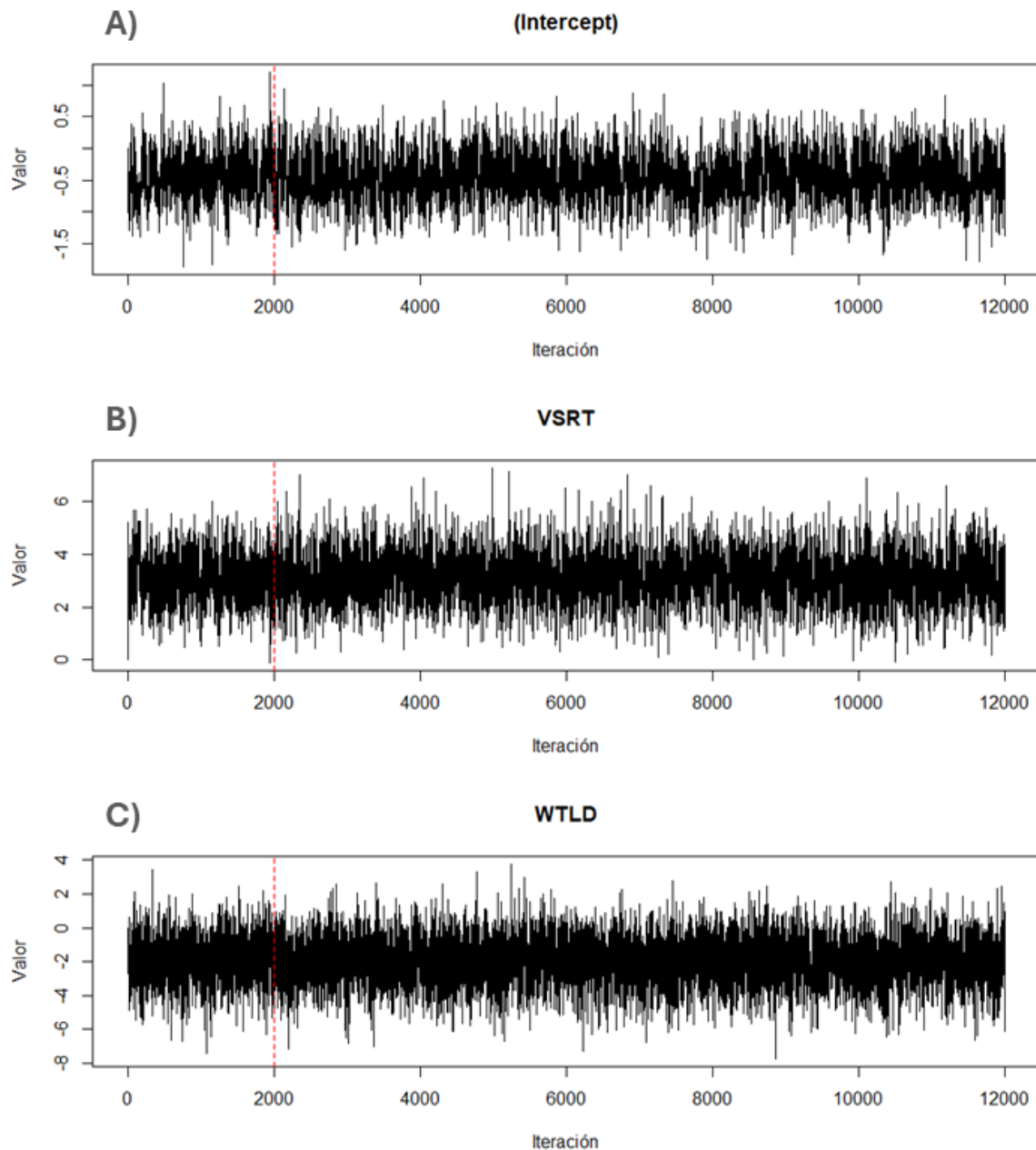
|              |   |                              |                          |    |          |
|--------------|---|------------------------------|--------------------------|----|----------|
| <b>m.s27</b> | OPEN * TRAaxi + LOC + TR.Lvst + VSRT+ TR.Sscr         | ~1                           | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 13 | 3808.744 |
| <b>m.s28</b> | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | ~1                           | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 11 | 3496.132 |
| <b>m.s29</b> | OPEN + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT                    | ~1                           | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 10 | 3620.548 |
| <b>m.s30</b> | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT+ DT50.sra | ~1                           | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 12 | 3519.233 |
| <b>m.s31</b> | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT+ DT5.sra  | ~1                           | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 12 | 3534.863 |
| <b>m.e1</b>  | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | <b>VSRT</b>                  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 13 | 3472.718 |
| <b>m.e2</b>  | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | VNAT                         | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 13 | 3522.666 |
| <b>m.e3</b>  | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | <b>OPEN</b>                  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 13 | 3506.305 |
| <b>m.e4</b>  | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | VSRT + OPEN                  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 14 | 3497.85  |
| <b>m.e5</b>  | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | VSRT.sra                     | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 13 | 3618.617 |
| <b>m.e6</b>  | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | OPEN.sra                     | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 13 | 3625.607 |
| <b>m.e7</b>  | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | <b>FRST</b>                  | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 13 | 3484.681 |
| <b>m.e8</b>  | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | PLNT                         | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 13 | 3546.564 |
| <b>m.e9</b>  | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | <b>VSRT + FRST</b>           | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 14 | 3493.025 |
| <b>m.e10</b> | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | <b>VSRT + TR.Aaxi</b>        | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 14 | 3501.298 |
| <b>m.e11</b> | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | <b>VSRT * TR.Aaxi</b>        | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 15 | 3509.792 |
| <b>m.e12</b> | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | <b>VSRT * TR.Aaxi.SRA</b>    | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 15 | 3507.75  |
| <b>m.e13</b> | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | TR.Aaxi                      | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 13 | 3502.042 |
| <b>m.e14</b> | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | <b>FRST*TR.Aaxi</b>          | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 15 | 3492.318 |
| <b>m.e15</b> | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | <b>VSRT + TR.Lvst</b>        | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 14 | 3633.095 |
| <b>m.e16</b> | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | <b>VSRT * TR.Lvst</b>        | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 15 | 3652.086 |
| <b>m.e17</b> | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | <b>VSRT + DT50.eft</b>       | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 14 | 3507.329 |
| <b>m.e18</b> | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | <b>VSRT + DT5.eft</b>        | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 14 | 3504.047 |
| <b>m.e19</b> | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | <b>VSRT + WTLD</b>           | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 14 | 3450.485 |
| <b>m.e20</b> | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | <b>VSRT * TR.Aaxi + WTLD</b> | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 16 | 3496.003 |
| <b>m.e21</b> | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | VSRT * TR.Aaxi.SRA + WTLD    | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 16 | 3487.524 |
| <b>m.e22</b> | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | <b>VSRT + WTLD + FRST</b>    | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 15 | 3476.525 |
| <b>m.e23</b> | OPEN + TRAaxi + <b>LOC + TR.Lvst</b> * VSRT           | <b>VSRT + WTLD + TR.Lvst</b> | <b>Eff + Cfam + Sscr</b> | 15 | 3619.153 |



**Figura A.1.** Traceplots de las cadenas MCMC para los parámetros del submodelo de detección. **A)** Intercepto, **B)** efecto del esfuerzo de muestreo y **C)** efecto de la actividad de perros. La línea vertical roja indica el período de descarte inicial (burn-in = 2.000 iteraciones). En todos los casos, las cadenas muestran estabilidad posterior al burn-in y ausencia de tendencias aparentes, lo que sugiere adecuada convergencia y mezcla de las cadenas. Se observó comportamiento similar para el resto de los parámetros.



**Figura A.2.** Traceplots de las cadenas MCMC para los parámetros del submodelo de ocupación. **A)** Intercepto, **B)** efecto de la tasa de registro de ciervo axis y **C)** efecto de la tasa de registro de ganado. La línea vertical roja indica el período de descarte inicial (burn-in = 2.000 iteraciones). En todos los casos, las cadenas muestran estabilidad posterior al burn-in y ausencia de tendencias aparentes, lo que sugiere adecuada convergencia y mezcla de las cadenas. Se observó comportamiento similar para el resto de los parámetros.

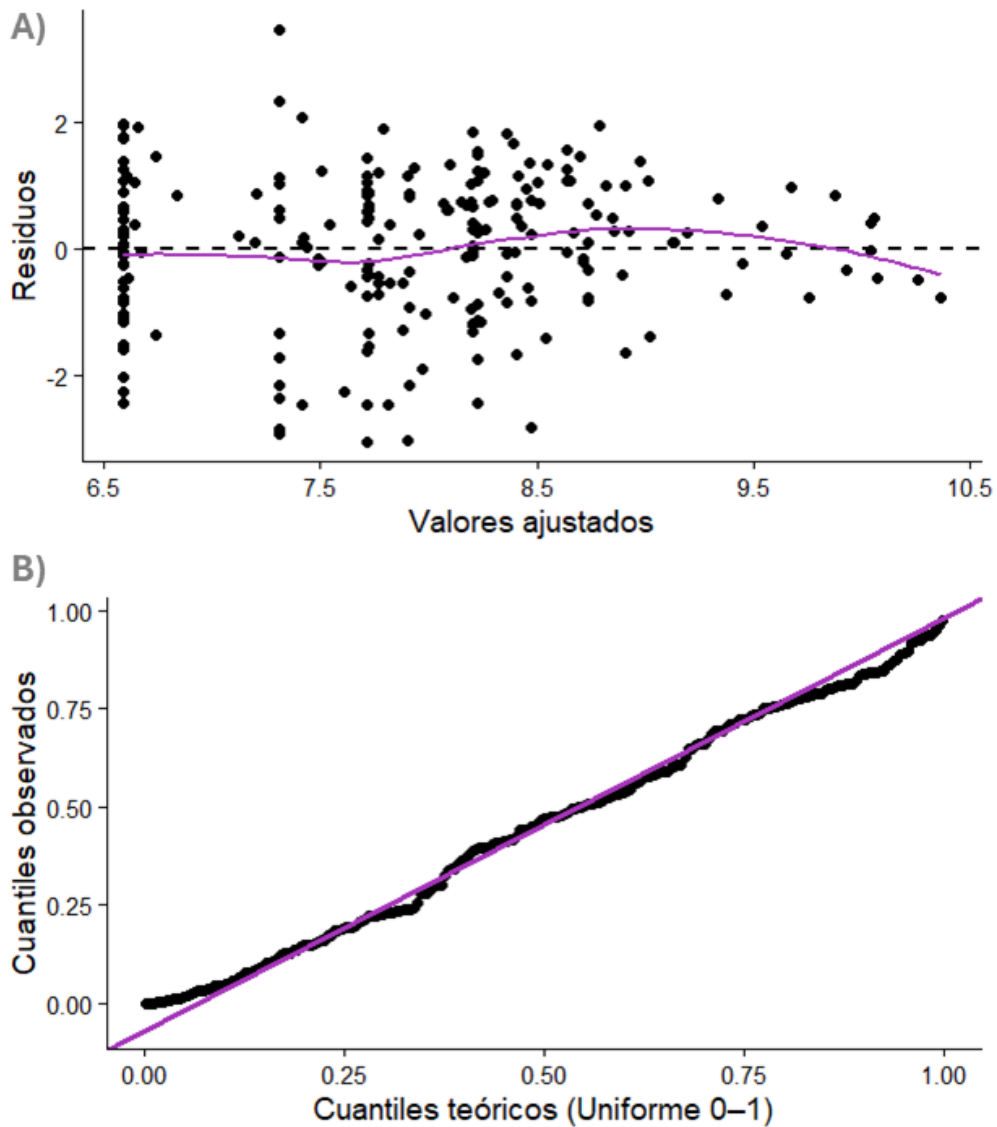


**Figura A.3.** Traceplots de las cadenas MCMC para los parámetros del submodelo de uso relativo de ambientes. **A)** Intercepto, **B)** efecto de la estructura vertical de la vegetación y **C)** efecto de humedales y vegetación hidrófila. La línea vertical roja indica el período de descarte inicial (burn-in = 2.000 iteraciones). En todos los casos, las cadenas muestran estabilidad posterior al burn-in y ausencia de tendencias aparentes, lo que sugiere adecuada convergencia y mezcla de las cadenas. Se observó comportamiento similar para el resto de los parámetros.

#### 11.4. Modelado del intervalo temporal entre eventos consecutivos

**Tabla A.7.** Conjunto de modelos lineales mixtos evaluados para explicar el logaritmo del intervalo de tiempo entre eventos consecutivos de *Subulo gouazoubira*. Todos los modelos tienen como variable respuesta  $\log(\text{interval\_mins})$  y comparten la misma estructura de efectos aleatorios (1 | SRA/camera). En la columna “Efectos fijos” se listan únicamente los predictores que difieren entre modelos. En negrita se señalan las variables estadísticamente significativas ( $p < 0.05$ ).

| Modelo | Efectos fijos   | k  | LogLik  | AIC    |
|--------|---|----|---------|--------|
| m0     | ~ 1   | 4  | -402.96 | 813.91 |
| m1     | <b>Axis_bin</b>   | 5  | -399.09 | 808.18 |
| m2     | <b>Axis_c</b>   | 5  | -399.05 | 808.11 |
| m3     | <b>Perros_bin</b>   | 5  | -400.88 | 811.77 |
| m4     | Perros_c  | 5  | -401.19 | 812.38 |
| m5     | <b>DpAxis_c</b>   | 5  | -398.50 | 807.00 |
| m6     | <b>Axis_c</b> + Perros_bin  | 6  | -397.30 | 806.61 |
| m7     | <b>DpAxis_c</b> + <b>Axis_c</b>   | 6  | -393.58 | 799.16 |
| m8     | <b>DpAxis_c</b> + <b>Axis_c</b> + Perros_bin                                  | 7  | -391.91 | 797.83 |
| m9     | <b>DpAxis_c</b> + <b>Axis_c</b> + <b>Jabali_bin</b>                           | 7  | -391.71 | 797.42 |
| m10    | <b>DpAxis_c</b> + <b>Axis_c</b> + <b>Jabali_c</b>                             | 7  | -390.41 | 794.83 |
| m11    | <b>DpAxis_c</b> + <b>Axis_c</b> + <b>Jabali_c</b> + <b>NTech_bin</b>          | 8  | -386.79 | 789.58 |
| m12    | <b>DpAxis_c</b> + <b>Axis_c</b> + <b>Jabali_c</b> + <b>NTech_bin</b> + CLSD   | 9  | -385.66 | 789.32 |
| m13    | <b>DpAxis_c</b> + <b>Axis_c</b> + <b>Jabali_c</b> + <b>NTech_bin</b> + FRST   | 9  | -386.76 | 791.53 |
| m14    | <b>DpAxis_c</b> + <b>Axis_c</b> + <b>Jabali_c</b> + <b>NTech_bin</b> + WOOD   | 9  | -384.94 | 787.89 |
| m15    | <b>DpAxis_c</b> + <b>Axis_c</b> + <b>Jabali_c</b> + <b>NTech_bin</b> + SHRB   | 9  | -386.11 | 790.21 |
| m16    | <b>DpAxis_c</b> + <b>Axis_c</b> + <b>Jabali_c</b> + <b>NTech_bin</b> + OPEN   | 9  | -385.96 | 789.92 |
| m17    | <b>DpAxis_c</b> + <b>Axis_c</b> + <b>Jabali_c</b> + <b>NTech_bin</b> + SSN    | 11 | -385.89 | 793.78 |
| m18    | <b>DpAxis_c</b> + <b>Axis_c</b> + <b>Jabali_c</b> + <b>NTech_bin</b> + Lvst   | 9  | -386.52 | 791.03 |
| m19    | <b>DpAxis_c</b> + <b>Axis_c</b> + <b>Jabali_c</b> + <b>NTech_bin</b> + Cfam   | 9  | -386.79 | 791.58 |
| m20    | <b>DpAxis_c</b> + <b>Axis_c</b> + <b>Jabali_c</b> + <b>NTech_bin</b> + Aaxi   | 9  | -386.70 | 791.40 |
| m21    | <b>DpAxis_c</b> + <b>Axis_c</b> + <b>Jabali_c</b> + <b>NTech_bin</b> + Sscr   | 9  | -385.40 | 788.80 |
| m22    | <b>DpAxis_c</b> + <b>Axis_c</b> * CLSD_c + <b>Jabali_c</b> + <b>NTech_bin</b> | 10 | -384.02 | 788.04 |
| m23    | <b>DpAxis_c</b> + <b>Axis_c</b> * WOOD_c + <b>Jabali_c</b> + <b>NTech_bin</b> | 10 | -384.89 | 789.78 |
| m24    | <b>DpAxis_c</b> + <b>Axis_c</b> * OPEN_c + <b>Jabali_c</b> + <b>NTech_bin</b> | 10 | -384.71 | 789.42 |
| m25    | <b>DpAxis_c</b> + <b>Axis_c</b> * FRST_c + <b>Jabali_c</b> + <b>NTech_bin</b> | 10 | -384.66 | 789.33 |
| m26    | <b>DpAxis_c</b> * OPEN_c + <b>Axis_c</b> + <b>Jabali_c</b> + <b>NTech_bin</b> | 10 | -385.96 | 791.91 |
| m27    | <b>DpAxis_c</b> * CLSD_c + <b>Axis_c</b> + <b>Jabali_c</b> + <b>NTech_bin</b> | 10 | -385.62 | 791.24 |
| m28    | <b>DpAxis_c</b> * WOOD_c + <b>Axis_c</b> + <b>Jabali_c</b> + <b>NTech_bin</b> | 10 | -384.86 | 789.72 |
| m29    | <b>DpAxis_c</b> * FRST_c + <b>Axis_c</b> + <b>Jabali_c</b> + <b>NTech_bin</b> | 10 | -385.38 | 790.77 |



**Figura A.4.** Diagnóstico del modelo lineal mixto (mlog11) que evalúa los efectos de la actividad reciente y abundancia de ciervo axis, la presencia de jabalí y la presencia de infraestructuras sobre el logaritmo del tiempo entre registros consecutivos de guazubirá, incluyendo interceptos aleatorios anidados de EFT dentro de SRA. **A)** Residuos en función de los valores ajustados. La línea punteada indica residuo cero y la línea continua corresponde a un suavizado LOESS. La ausencia de patrones sistemáticos sugiere homogeneidad de varianza y adecuación del ajuste. **B)** Gráfico Q-Q de residuos simulados obtenidos mediante DHARMA. La alineación de los cuantiles observados con los cuantiles teóricos indica ausencia de desviaciones sistemáticas respecto a la distribución esperada.