



**INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

MARCELO GEHLEN DE OLIVEIRA

**UTILIZAÇÃO DO ESPAÇO E DO TEMPO POR CINGULADOS (MAMMALIA,
XENARTHRA) DA SAVANA URUGUAIA E DA MATA ATLÂNTICA
MERIDIONAL**

**PORTO ALEGRE
2022**

MARCELO GEHLEN DE OLIVEIRA

**UTILIZAÇÃO DO ESPAÇO E DO TEMPO POR CINGULADOS (MAMMALIA,
XENARTHRA) DA SAVANA URUGUAIA E DA MATA ATLÂNTICA
MERIDIONAL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Área de concentração: Biodiversidade

Orientadora: Dra. Flávia Pereira Tirelli

PORTO ALEGRE
2022

MARCELO GEHLEN DE OLIVEIRA

**UTILIZAÇÃO DO ESPAÇO E DO TEMPO POR CINGULADOS (MAMMALIA,
XENARTHRA) DA SAVANA URUGUAIA E DA MATA ATLÂNTICA
MERIDIONAL**

Aprovado em _____ de _____ de 2022.

BANCA EXAMINADORA

Dra. Maria João Ramos Pereira
(Universidade Federal do Rio Grande do Sul)

Dr. Daniel Galiano
(Universidade Federal da Fronteira Sul)

Dra. Alessandra Bertassoni
(Universidade Federal de Goiás)

1 **Agradecimentos**

2 Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal
3 do Rio Grande do Sul por oferecer a estrutura necessária para a realização deste projeto, à
4 Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior por fornecer a bolsa de
5 mestrado, e a todos os proprietários rurais que permitiram a realização da amostragem em suas
6 terras.

7 Agradeço aos meus colegas Cíntia da Costa, Erika Petzhold, Jordani Dutra, Mateus
8 Zimmer, Patrícia Paludo e Santiago Oviedo, do Laboratório de Evolução, Sistemática e
9 Ecologia de Aves e Mamíferos, pela ajuda monumental na amostragem, triagem e análises.
10 Agradeço ao Dr. André Luís Luza, pela colaboração inestimável nas análises e na escrita, e à
11 Dra. Flávia Pereira Tirelli, por ter me auxiliado do começo ao fim do mestrado.

12 Agradeço à minha família, principalmente minha mãe, Marília, meu pai, Ércio, e minha
13 madrasta, Andrea, por terem sempre me incentivado a estudar e trabalhar na profissão que amo.
14 Agradeço também a todos os meus amigos e amigas, e à minha namorada, Carolina, por terem
15 mantido minha saúde mental durante a pandemia. Por fim, agradeço a todos os tatus, por serem
16 maravilhosos e minhas fontes de inspiração.

Sumário	
Lista de figuras.....	iii
Lista de tabelas.....	v
Resumo.....	vii
Abstract.....	viii
INTRODUÇÃO GERAL.....	1
História natural de Cingulata.....	1
Diversidade de Cingulata no Rio Grande do Sul e no Uruguai.....	6
Métodos estatísticos.....	11
Objetivos.....	13
Síntese dos resultados.....	14
Estrutura da Dissertação.....	15
Referências bibliográficas.....	16
ARTIGO.....	23
Abstract.....	24
Introduction.....	25
Materials and methods.....	28
Results.....	36
Discussion.....	42
References.....	46
Supplementary materials.....	52
CONCLUSÃO.....	57

Lista de figuras

INTRODUÇÃO GERAL

Figura 1 Distribuição geográfica das espécies das famílias: a) Dasypodidae; b) Chlamyphoridae (subfamílias Chlamyphorinae e Euphractinae); c) Chlamyphoridae (subfamília Tolypeutinae). Fonte: Santos et al., 2019.....2

Figura 2 Registros fotográficos das espécies de Cingulata que habitam o Uruguai e o Rio Grande do Sul. a) tatu-de-rabo-mole-grande; b) tatu-galinha; c) tatu-mirim; d) tatu-mulita; e) tatu-peba. Fonte: Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, 2015.....7

ARTIGO

Figure 1 Geographic location of the areas sampled during this study (white dots). Black lines indicate borders of ecoregions; red lines indicate borders of countries. Modified from: Olson et al., 2001.....29

Figure 2 Relations between estimated detection (p) and site occupancy (Ψ) probabilities of the nine-banded armadillo and statistically significant covariates: a) camera trap range and p in all sites (dataset i); b) distance to roads and p in dataset i; c) distance to human settlements and Ψ in dataset i; d) detection of domestic dogs and Ψ in dataset i; e) camera trap range and p in the Atlantic Forest (dataset ii); f) distance to roads and p in dataset ii.....38

Figure 3 Daily activity patterns of: a) the nine-banded armadillo in all sites (dataset i); b) the nine-banded armadillo in the Atlantic Forest (dataset ii); c) the nine-banded armadillo in the Uruguayan Savanna (dataset iii); d) the six-banded armadillo in dataset i; e) the southern long-nosed armadillo in dataset i; f) the greater naked-tailed armadillo in dataset i. Arrows indicate angular means; their lengths are proportional to the non-uniformity of the data. Below each graph are the results of their respective Rayleigh tests of uniformity.....39

Figure 4 Daily activity patterns of the nine-banded armadillo: a) in the Atlantic Forest and Uruguayan Savanna; b) and the six-banded armadillo; c) and the southern long-nosed

armadillo; d) and the greater naked-tailed armadillo; e) and the domestic dog; f) in sites with and without detections of the domestic dog; g) and the wild boar; h) in sites with and without detections of the wild boar. Vertical dotted lines indicate average sunrise and sunset hours....**40**

Supplementary material S6 Daily activity patterns of: a) the domestic dog in all sites (dataset i); b) the domestic dog in the Atlantic Forest (dataset ii); c) the domestic dog in the Uruguayan Savanna (dataset iii); d) the wild boar in dataset i; e) the wild boar in dataset ii; f) the wild boar in dataset iii. Arrows indicate angular means; their lengths are proportional to the non-uniformity of the data. Below each graph are the results of their respective Rayleigh tests of uniformity.....**56**

Lista de tabelas

Table 1 Description of each study area. N° of sites is the number of camera trap sites in each area. IUCN categories of protected areas were obtained from Dudley, 2008.....	30
Table 2 Description of each covariate used in occupancy modeling.....	33
Table 3 Model selection table showing the plausible site occupancy models ($\Delta AIC \leq 2$) for the nine-banded armadillo. Ψ = occupancy, p = detection, rang = camera trap range, road = distance to roads, sett = distance to human settlements, tavg = average temperature, tvar = temperature variation, cfam = detection of domestic dogs, sscr = detection of wild boars.....	37
Supplementary material S1 Results of the Spearman correlation test between our continuous covariates. Correlated covariates are indicated in bold. rang = camera trap range, road = distance to roads, sett = distance to human settlements, tavg = average temperature, tvar = temperature variation.....	52
Supplementary material S2 Mean sunrise and sunset hours in each study area during their sampling periods. Data obtained from https://www.timeanddate.com/	52
Supplementary material S3 Model selection table showing the plausible detection models ($\Delta AIC \leq 2$) for the nine-banded armadillo. Ψ = occupancy, p = detection, rang = camera trap range, road = distance to roads.....	53
Supplementary material S4 Estimated effect of each parameter in the plausible site occupancy models for the nine-banded armadillo. Ψ = occupancy, p = detection, rang = camera trap range, road = distance to roads, sett = distance to human settlements, tavg = average temperature, tvar = temperature variation, cfam = detection of domestic dogs, sscr = detection of wild boars.....	54
Supplementary material S5 Estimated effect of each parameter in the average site occupancy models for the nine-banded armadillo. Parameters with statistically significant effects are indicated in bold. Ψ = occupancy, p = detection, rang = camera trap range, road = distance to	

roads, sett = distance to human settlements, tavg = average temperature, tvar = temperature variation, cfam = detection of domestic dogs, sscr = detection of wild boars, CI = confidence interval.....55

17 **Resumo**

18 As espécies da ordem Cingulata Illiger, 1811, coloquialmente chamadas de tatus, são
19 encontradas exclusivamente no continente americano. Presentes em diversas regiões florestais
20 e campestres, elas apresentam uma variedade de padrões ecológicos espaço-temporais,
21 inclusive em relação às formas como respondem a diferentes ambientes e a distúrbios
22 provocados por humanos e animais exóticos. Infelizmente, existe uma escassez de
23 conhecimentos sobre a ecologia dos tatus na maior parte de sua distribuição, o que dificulta a
24 formulação de esforços de conservação. Usando registros de vídeos obtidos por armadilhas
25 fotográficas, este estudo providencia uma avaliação de fatores que influenciam na ocupação de
26 sítios e atividade diária da fauna de tatus da Savana Uruguaia e da Mata Atlântica meridional,
27 incluindo covariáveis relacionadas ao ambiente físico e a atividades humanas e de animais
28 exóticos. Devido a um número limitado de registros da maioria das espécies, esta dissertação
29 enfatiza os padrões de ocupação e atividade da espécie registrada mais frequentemente, o tatu-
30 galinha (*Dasypus novemcinctus* Linnaeus, 1758). Entretanto, também fornece informações
31 sobre os padrões demonstrados pelas espécies menos detectadas. Modelos de ocupação de
32 sítios, utilizados para testar a influência de covariáveis ambientais, revelaram uma correlação
33 positiva entre a probabilidade de ocupação de sítios do tatu-galinha e as covariáveis distância
34 de assentamentos humanos e detecção de cães domésticos (*Canis lupus familiaris* Linnaeus,
35 1758). Visto que a Savana Uruguaia e a Mata Atlântica meridional possuem variações
36 ambientais internas consideráveis, foram realizadas análises independentes para cada região.
37 Nesta escala, nenhuma covariável influenciou a ocupação do tatu-galinha. Testes de
38 uniformidade de Rayleigh revelaram que o tatu-galinha, tatu-peba (*Euphractus sexcinctus*
39 Linnaeus, 1758), tatu-mulita (*Dasypus septemcinctus hybridus* Desmarest, 1804) e tatu-de-
40 rabo-mole-grande (*Cabassous tatouay* Desmarest, 1804) apresentaram padrões de atividade
41 diária não-uniformes e majoritariamente noturnos. Não foram obtidos registros do tatu-mirim
42 (*Dasypus septemcinctus septemcinctus* Linnaeus, 1758). Embora baseados em poucos
43 registros, os resultados sobre o tatu-peba e o tatu-mulita são surpreendentes, pois diferem do
44 conhecimento sobre a atividade destas espécies, majoritariamente diurnas em outras partes de
45 suas distribuições. O tatu-galinha também apresentou alta sobreposição temporal com as outras
46 três espécies de tatus e baixa sobreposição temporal com cães domésticos e javalis (*Sus scrofa*
47 Linnaeus, 1758) e atividade similar entre a Savana Uruguaia e a Mata Atlântica meridional e
48 entre sítios com e sem detecção das espécies exóticas. A relação positiva com a distância de
49 assentamentos humanos sugere que as populações de tatu-galinha na Mata Atlântica meridional
50 podem estar sofrendo, em relação às da Savana Uruguaia, devido à uma maior densidade
51 humana. Já a relação positiva com a detecção de cães pode indicar que ambas as espécies
52 utilizam os mesmos locais, mas não ao mesmo tempo, como pudemos observar em nossos
53 resultados de sobreposição de atividade diária. Por fim, visto que o tatu-peba e o tatu-mirim
54 são considerados comuns e existem em alta densidade em outras partes de suas distribuições,
55 os poucos registros obtidos geram preocupações sobre os estados de conservação locais destas
56 espécies. No geral, este estudo apresenta novos conhecimentos sobre os padrões de ocupação
57 e de atividade de diversas espécies de tatu em regiões pouco estudadas e muito degradadas nos
58 limites de suas distribuições geográficas. Estes achados podem servir para direcionar futuras
59 pesquisas em busca da manutenção das funções ecológicas e serviços ecossistêmicos prestados
60 por estas espécies.

61 Palavras-chave: distúrbio antrópico; espécie exótica; ocupação de sítios; padrão de atividade;
62 tatu-galinha.

63 **Abstract**

64 The species of the order Cingulata Illiger, 1811, colloquially referred to as armadillos, are
65 found exclusively in the American continent. Present in a wide range of forests and grasslands,
66 they show a variety of spatio-temporal ecological patterns, including the ways in which they
67 respond to different environments and to disturbances provoked by humans or exotic animals.
68 Unfortunately, there is a dearth of knowledge regarding the ecology of armadillos in most of
69 their distribution, which complicates the creation of conservation efforts. Using video records
70 obtained through camera traps, this study provides an assessment of drivers which influence
71 the site occupancy and daily activity patterns of the armadillo fauna in the Uruguayan Savanna
72 and southern Atlantic Forest, including site-specific covariates related to the physical
73 environment and to the activities of humans and exotic animals. Due to a limited number of
74 records of most species, this dissertation emphasizes occupancy and activity patterns of the
75 species, which was most frequently recorded, the nine-banded armadillo (*Dasypus*
76 *novemcinctus* Linnaeus, 1758). However, it also provides information about the patterns
77 presented by species with fewer detections. Site occupancy models, used to test the influence
78 of environmental covariates, revealed a positive correlation between the site occupancy
79 probability of the nine-banded armadillo and the distance to human settlements and detection
80 of domestic dogs (*Canis lupus familiaris* Linnaeus, 1758) covariates. As the Uruguayan
81 Savanna and southern Atlantic Forest show considerable internal environmental variabilities,
82 independent analyses were made for each region. On this scale, no covariate influenced the
83 occupancy of the nine-banded armadillo. Rayleigh uniformity tests revealed that the nine-
84 banded, six-banded (*Euphractus sexcinctus* Linnaeus, 1758), southern long-nosed (*Dasypus*
85 *septemcinctus hybridus* Desmarest, 1804) and greater naked-tailed (*Cabassous tatouay*
86 Desmarest, 1804) armadillos showed non-uniform and mostly nocturnal daily activity patterns.
87 No records were obtained for the seven-banded armadillo (*Dasypus septemcinctus*
88 *septemcinctus* Linnaeus, 1758). Although based on few records, the results for the six-banded
89 and southern long-nosed armadillos are surprising, as they differ from knowledge of these
90 species' activities, which are mostly diurnal elsewhere in their distributions. The nine-banded
91 armadillo presented low temporal overlap with domestic dogs and wild boars (*Sus scrofa*
92 Linnaeus, 1758), and similar activity patterns between the Uruguayan Savanna and southern
93 Atlantic Forest and between sites where the exotic species were detected and those where they
94 were not. The positive relation with distance to human settlements suggests that nine-banded
95 armadillo populations in the southern Atlantic Forest might be suffering, relative to those of
96 the Uruguayan Savanna, due to a higher human density. The positive relation with dog
97 detection might indicate that both species use the same locations, but at different times, as we
98 could observe in our temporal overlap results. Finally, as the six-banded and seven-banded
99 armadillos are considered common and exist in high densities in other portions of their
100 distributions, the low number of records obtained raise concerns over these species' local
101 conservation statuses. Overall, this study presents novel knowledge about the occupancy and
102 activity patterns of several species of armadillo in poorly studied and very degraded regions in
103 the limits of their geographic distributions. These findings could serve to direct future research
104 aiming to maintain the ecological functions and ecosystem services provided by these species.

105 **Keywords:** activity pattern; exotic species; human disturbance; nine-banded armadillo; site
106 occupancy.

107 INTRODUÇÃO GERAL

108 História natural de Cingulata

109 As espécies pertencentes à ordem Cingulata são coloquialmente chamadas de tatus.
110 Junto das preguiças e dos tamanduás, os tatus compõem a superordem Xenarthra Cope, 1889
111 (Burgin et al., 2018). Atualmente, consistem em 21 espécies divididas entre duas famílias:
112 Chlamyphoridae Bonaparte, 1850, com 13 espécies, e Dasypodidae Gray, 1821, com oito
113 espécies (Abba et al., 2015; Feijó et al., 2018). São endêmicos do continente americano,
114 distribuindo-se do Sul dos Estados Unidos (graças à colonização recente do tatu-galinha), até
115 o Sul da Argentina (Loughry et al., 2013). No entanto, é no seu berço de origem, a América do
116 Sul, que encontramos a maior riqueza de Cingulata: todas as espécies existentes ali estão
117 presentes (Fig. 1; Santos et al., 2019). Além disso, um estudo recente identificou a porção
118 central da América do Sul (i.e., Bolívia, Paraguai, Norte da Argentina e Norte, Centro-Oeste e
119 Sudeste brasileiros) como as áreas de maior biodiversidade de Xenarthra (Feijó et al., 2022).

120 Entre o final da época do Eoceno (~34 milhões de anos atrás) e o final da época do
121 Pleistoceno (~12 mil anos atrás), os tatus apresentavam uma diversidade maior de espécies e
122 hábitos de vida do que hoje em dia, contando com herbívoros de grande porte (Delsuc et al.,
123 2016; Vizcaíno et al., 1998). Por exemplo, *Pampatherium humboldtii* Lund, 1839, da família
124 Pampatheriidae Couto, 1954, chegava aos 200 quilogramas (Tambusso e Fariña, 2015), e
125 *Doedicurus clavicaudatus* Owen, 1847, da subfamília Glyptodontinae Burmeister, 1879,
126 passava de duas toneladas (Soibelzon et al., 2012). Além disso, existiu *Macroeuphractus outesi*
127 Ameghino, 1908, um tatu carnívoro que pesava até 100 quilogramas (Vizcaíno e Iuliis, 2003).
128 As mudanças climáticas consequentes do final do último período glacial, somadas à expansão
129 da população humana no continente americano, resultaram na extinção da megafauna de tatus
130 por toda a região (Bartlett et al., 2015; Villavicencio et al., 2016).

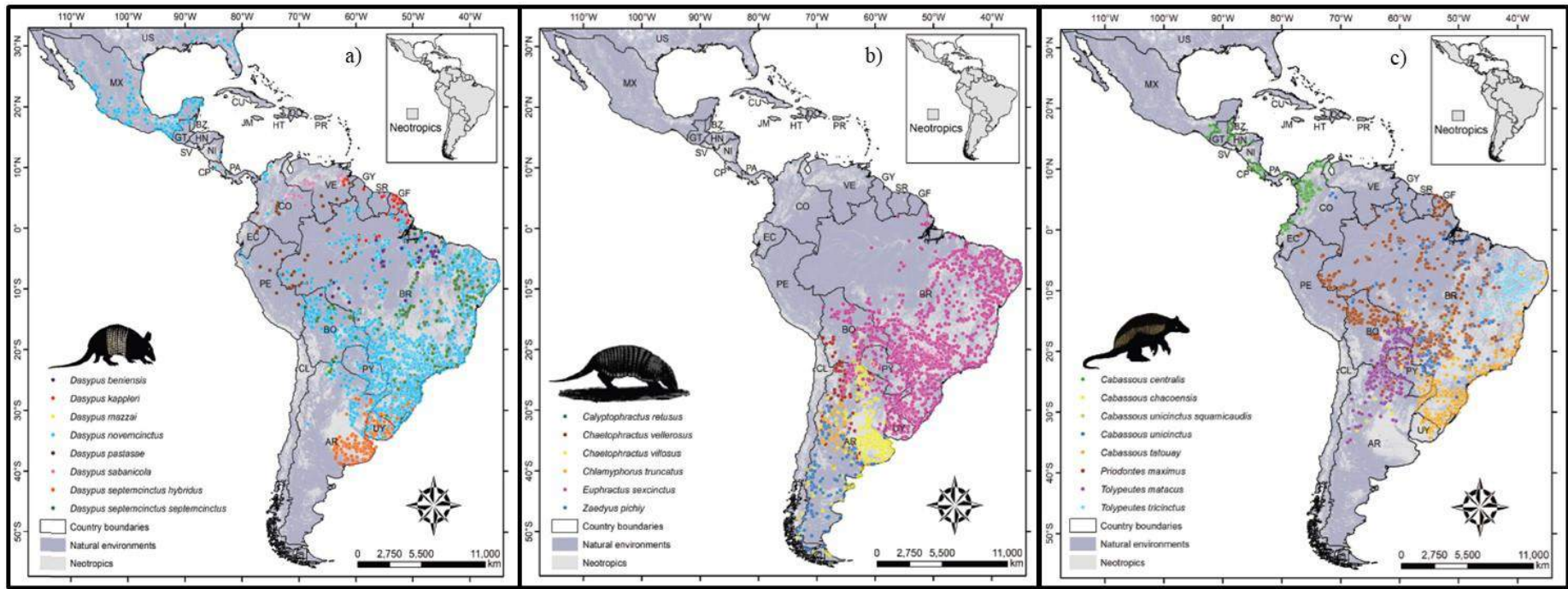


Figura 1 Distribuição geográfica das espécies das famílias: a) Dasypodidae; b) Chlamyphoridae (subfamílias Chlamyphorinae e Euphractinae); c) Chlamyphoridae (subfamília Tolypeutinae). Fonte: Santos et al., 2019.

131 As espécies viventes são somente uma amostra da riqueza dos tatus no passado. Com
132 exceção do tatu-canastra (*Priodontes maximus* Kerr, 1792), que pode chegar aos 60
133 quilogramas (Carter et al., 2016), todas as espécies modernas de tatu são de pequeno ou médio
134 porte, raramente ultrapassando 10 quilogramas. Além disso, todas possuem adaptações para a
135 fossorialidade, sendo que escavam tocas subterrâneas onde passam seus períodos de
136 inatividade ou, no caso dos tatus-de-rabo-mole (*Cabassous* spp. McMurtrie, 1831), pichiciego-
137 maior (*Calyptophractus retusus* Burmeister, 1863) e pichiciego-menor (*Chlamyphorus*
138 *truncatus* Harlan, 1825), a maior parte de suas vidas (Attias et al., 2016; Vizcaíno e Milne,
139 2002). Também são adaptados a uma dieta predominantemente insetívora, embora algumas
140 espécies tenham dietas generalistas (Anacleto, 2007).

141 Algumas adaptações notáveis dos tatus ao hábito fossorial e à dieta insetívora são a
142 baixa taxa metabólica (50% do esperado para outros mamíferos do mesmo porte; McNab,
143 1979) e temperatura corporal (32,7 - 35,5 °C, em relação aos 36 - 38 °C da maioria dos
144 mamíferos; McNab, 1985), e uma alta condutividade térmica (200% do esperado para outros
145 mamíferos do mesmo porte; McNab, 1985). Ao mesmo tempo em que estas características
146 permitem aos tatus sobreviver de uma dieta pobre em calorias e evitar superaquecer dentro de
147 suas tocas, elas limitam sua capacidade de termorregulação e restringem a distribuição da
148 maioria das espécies a áreas de clima quente e ameno na região neotropical (McNab, 1985).
149 As poucas espécies que ocorrem em climas temperados possuem adaptações interessantes para
150 contornar suas dificuldades de termorregulação. Por exemplo, o tatu-galinha é capaz de
151 armazenar gordura suficiente para sobreviver ao inverno (McNab, 1980), enquanto o pichi
152 (*Zaedyus pichiy* Desmarest, 1804) é capaz de entrar em estado de hibernação (Roig, 1971).
153 Além disso, devido a estas peculiaridades fisiológicas, existe uma relação entre a temperatura
154 ambiental e a atividade de diversas espécies de Cingulata. Por exemplo, quando a temperatura
155 é menor, o tatu-peba e o mataco (*Tolypeutes matacus* Desmarest, 1804) tornam-se mais diurnos

156 (Attias et al., 2018; Maccarini et al., 2015), enquanto o tatu-peludo-gritador (*Chaetophractus*
157 *vellerosus* Gray, 1865) e o pichi tornam-se menos ativos (Seitz e Puig, 2018). Existe também
158 uma relação entre temperatura ambiental e seleção de habitat pelo tatu-peba e mataco, que
159 utilizam ambientes florestais com maior frequência quando a temperatura é muito quente ou
160 muito fria (Attias et al., 2018).

161 Mesmo com a perda de grande parte da sua diversidade, os tatus ainda exercem uma
162 variedade de funções ecológicas importantes para os ecossistemas latino-americanos. Por
163 exemplo, são agentes causadores de bioturbação, alterando as propriedades físicas e químicas
164 do solo através do transporte de materiais e nutrientes (Rodrigues et al., 2019). Este processo
165 chega a causar mudanças na composição da flora no entorno de suas tocas (Sawyer et al., 2012).
166 Além de alterar as comunidades vegetais, seu hábito fossorial também resulta na criação de
167 refúgios para diversas espécies animais (Desbiez e Kluyber, 2013; Platt et al., 2004; Silveira e
168 Cademartori, 2017). Assim, os tatus tornam-se engenheiros ecossistêmicos ao alterarem as
169 condições para o estabelecimento de outros organismos (Desbiez e Kluyber, 2013). Também
170 se destacam pelo consumo de uma grande biomassa de invertebrados (Redford, 1985),
171 contribuindo com o controle de suas populações (Anacleto, 2007; Whitaker et al., 2012),
172 inclusive de pragas agrícolas (Elizalde e Superina, 2019; Gallo et al., 2019). Além disso,
173 algumas espécies generalistas são predadoras de vertebrados, como o tatu-peba, que consome
174 grande biomassa de sapos e lagartos (Anacleto, 2007). Outras espécies são predadoras de
175 ninhos, como o tatu-canastra, que consome ovos de jacaré-coroa (Campos et al., 2016), e o
176 tatu-galinha, que consome ovos de tartarugas-marinhas (Engeman et al., 2006). Por outro lado,
177 tatus constituem uma porção considerável da dieta de felídeos neotropicais, como a jaguatirica
178 (Bianchi et al., 2010), a onça-parda e a onça-pintada (Gómez-Ortiz e Monroy-Vilchis, 2013),
179 sendo ocasionalmente consumidos por diversas outras espécies de mamíferos carnívoros e aves
180 de rapina (Rodrigues et al., 2019). Tatus também são reservatórios e transmissores de zoonoses,

181 tais como a doença de Chagas (Yeo et al., 2005), a Hanseníase (da Silva et al., 2018) e a
182 Blastomicose (Bagagli et al., 2003), sendo que o monitoramento de suas populações pode
183 fornecer informações sobre a dinâmica da disseminação destas doenças (Rodrigues et al.,
184 2019). Tatus também são modelos laboratoriais para experimentos médicos, sendo o tatu-
185 galinha o modelo animal mais utilizado em experimentos com Hanseníase (Sharma et al.,
186 2013). Por fim, tatus têm um importante papel socioeconômico para comunidades
187 empobrecidas e isoladas na América Latina, sendo uma fonte importante de proteína animal
188 (Mesquita et al., 2018; Nunes et al., 2019) e de insumos para medicina tradicional (Alonso-
189 Castro, 2014; Alves e Alves, 2011).

190 A despeito de sua importância ecológica, ainda existem lacunas importantes no
191 conhecimento sobre os tatus. Por exemplo, em 2013, um artigo de revisão encontrou 3117
192 publicações sobre as espécies existentes de Cingulata (Superina et al., 2013). Destas, 1337
193 abordaram o tatu-galinha, principalmente sobre aspectos médicos (1100 publicações, sendo
194 541 sobre Hanseníase). Por último, 1115 publicações foram realizadas com dados dos Estados
195 Unidos, país que conta com apenas uma espécie de tatu. Em contrapartida, relativamente
196 poucos estudos foram realizados na porção meridional do continente Sul-americano, que
197 contém diversas espécies (Superina et al., 2013). Esta deficiência na pesquisa se reflete na
198 taxonomia de Cingulata, que sofreu diversas revisões em anos recentes. Por exemplo, um
199 estudo de 2018 encontrou através de dados morfológicos que o tatu-mulita, até então
200 considerado uma espécie própria, é uma subespécie de *Dasypus septemcinctus* (Feijó et al.,
201 2018). Outro estudo, de 2015, utilizou dados morfológicos e moleculares para determinar que
202 o tatu-peludo-andino (*Chaetophractus nationi* Thomas, 1894) é a mesma espécie que o tatu-
203 peludo-gritador (Abba et al., 2015).

204 **Diversidade de Cingulata no Rio Grande do Sul e no Uruguai**

205 O Uruguai e o estado do Rio Grande do Sul (RS), Brasil, compartilham quatro espécies
206 de tatus (Santos et al., 2019), uma das quais apresentando duas subespécies (Feijó et al., 2018).
207 A fauna de Cingulata nesta região é composta pelo tatu-de-rabo-mole-grande, tatu-galinha,
208 tatu-mirim, tatu-mulita e tatu-peba (Fig. 2). Dentre estas espécies, o tatu-de-rabo-mole-grande
209 é o mais fossorial, alimentando-se no subsolo próximo a colônias de insetos (Carter e
210 Encarnação, 1983). Embora pouco se saiba sobre o padrão de atividade diária desta espécie, o
211 gênero *Cabassous* é tradicionalmente considerado noturno (Meritt, 1985). A espécie está
212 presente no Uruguai, Leste da Argentina e na metade Sul do Brasil. Estudos demonstraram que,
213 na Argentina, ocorre principalmente em formações florestais, embora possa ser encontrada em
214 ambientes campestres (Abba et al., 2012), enquanto no Brasil, ocorre em todos os biomas,
215 embora com maior frequência no Cerrado, Mata Atlântica e Pantanal (Anacleto et al., 2006).
216 As maiores ameaças para a manutenção de suas populações na natureza são a conversão do
217 habitat em áreas de atividades agropecuárias, e a caça para consumo humano (Gonzalez e Abba,
218 2014).

219 O tatu-galinha é uma espécie que apresentou atividade crepuscular e noturna em
220 estudos realizados na Mata Atlântica do Sudeste brasileiro (Ferreguetti et al., 2016; Loughry e
221 McDonough, 1998), e atividade crepuscular e diurna no Sul estadunidense (Loughry e
222 McDonough, 1998). Esta diferença, que vem acompanhada de mudanças morfológicas entre
223 populações da espécie (Feijó et al., 2019), pode representar uma adaptação aos diversos climas
224 encontrados ao longo de sua área de ocorrência. A espécie também apresenta respostas distintas
225 a diferentes distúrbios antrópicos em ambientes diversos. Por exemplo, estudos demonstraram
226 que, nos Estados Unidos, a proximidade de assentamentos humanos e a presença de cães
227 domésticos estão relacionadas a hábitos mais noturnos do que o usual (DeGregorio et al., 2021),
228 enquanto na Amazônia brasileira, foi encontrada uma relação entre ambientes florestais mais

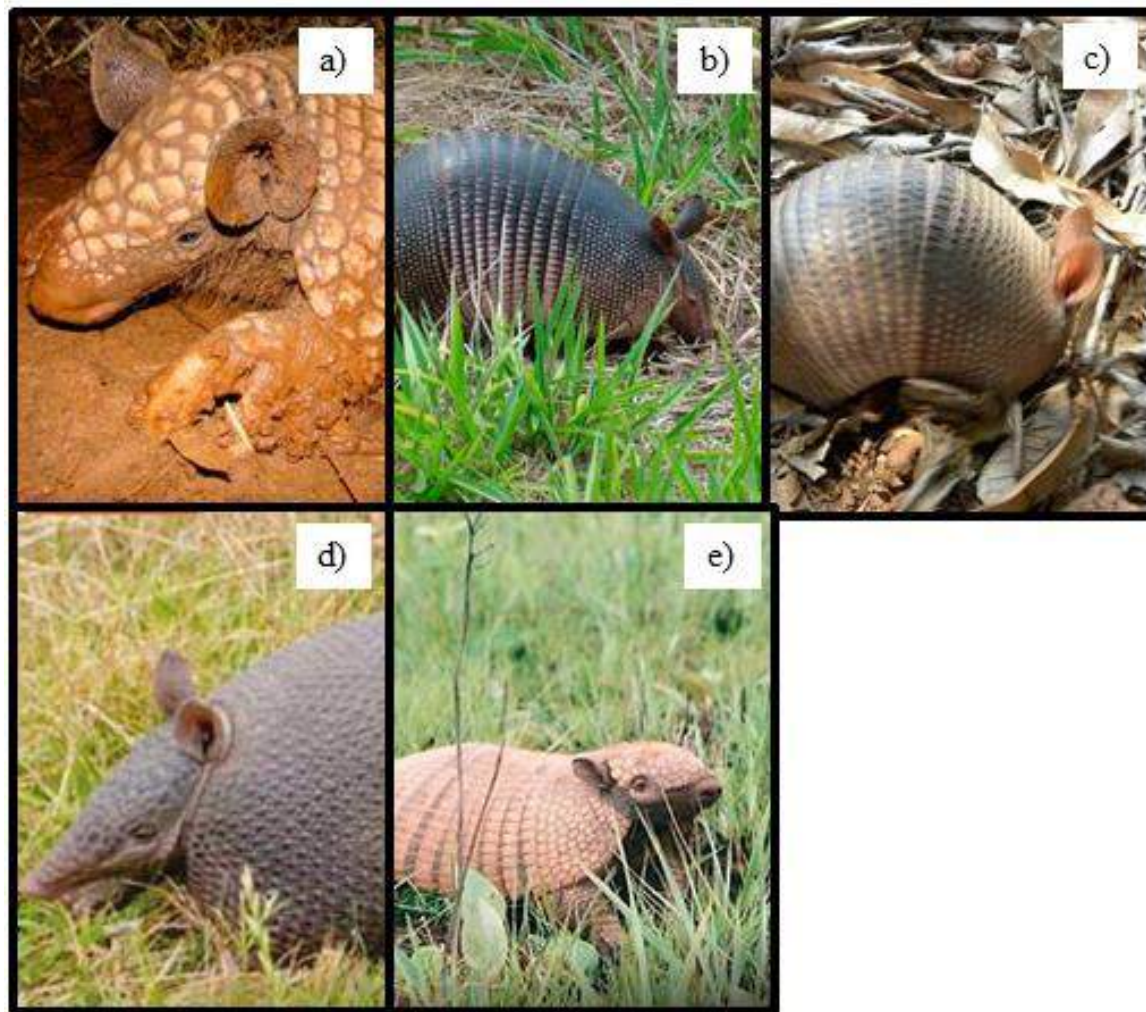


Figura 2 Registros fotográficos das espécies de Cingulata que habitam o Uruguai e o Rio Grande do Sul. a) tatu-de-rabo-mole-grande; b) tatu-galinha; c) tatu-mirim; d) tatu-mulita; e) tatu-peba. Fonte: ICMBio, 2015.

229 fragmentados e hábitos mais diurnos (Norris et al., 2010). A espécie se alimenta principalmente
230 de invertebrados e oportunamente de vegetais e pequenos vertebrados (Whitaker et al., 2012).
231 É o tatu de maior distribuição geográfica, sendo encontrado desde o Norte da Argentina até o
232 Sul dos Estados Unidos, onde sua distribuição segue se expandindo (Feng e Papeş, 2015).
233 Ocorre em diversos tipos de ambientes ao longo de sua distribuição. Um estudo demonstrou
234 que, no Brasil, a espécie ocorre com maior frequência no Cerrado, Caatinga e Mata Atlântica
235 (Anacleto et al., 2006). Outros encontraram que, em áreas do Cerrado e Mata Atlântica do
236 Sudeste brasileiro, a espécie ocorre com maior frequência em florestas densas (Ferregueti et
237 al., 2016; McDonough et al., 2000; Rodrigues e Chiarello, 2018). Já no Sul estadunidense, foi
238 encontrada uma maior ocorrência em capões e pântanos (McDonough et al., 2000). Devido à
239 sua alta taxa reprodutiva, esta espécie não possui ameaças importantes às suas populações,
240 embora seja caçada para consumo humano (Loughry et al., 2014).

241 O tatu-mirim apresenta hábitos diurnos, estando ativo do amanhecer ao entardecer no
242 Cerrado brasileiro (Feijó, 2020). Ocorre em ambientes florestais na Bolívia, Brasil e Paraguai
243 (Anacleto et al., 2006). É predominantemente insetívoro, consumindo vegetais ocasionalmente
244 (Vaz et al., 2012). As ameaças à conservação do tatu-mirim são a conversão do habitat, caça
245 para consumo humano, e predação por cães domésticos (Anacleto et al., 2014).

246 O tatu-mulita também é diurno, sendo que um estudo na Argentina demonstrou que está
247 ativo do amanhecer ao entardecer, com atividade reduzida em meses frios (Abba et al., 2011).
248 Alimenta-se predominantemente de invertebrados e vegetais, com consumo ocasional de
249 vertebrados (Abba e Cassini, 2010). Ocorre em ambientes campestres da Argentina, sul do
250 Brasil e Uruguai (Abba et al., 2007; Abba e Vizcaíno, 2011). As principais ameaças para sua
251 conservação são a conversão de seu habitat, atropelamentos, caça para o consumo humano e
252 predação por cães domésticos (Abba e Gonzalez, 2014).

253 O tatu-peba apresenta hábitos diurnos na Mata Atlântica do Sudeste brasileiro
254 (Ferregueti et al., 2016), e catemerais no Cerrado da mesma região (Bonato et al., 2008). Além
255 disso, estudos demonstram que, no Pantanal brasileiro, o tatu-peba modifica seu padrão de
256 atividade em função da temperatura ambiente, tornando-se mais noturno e menos ativo em dias
257 mais quentes (Attias et al., 2018; Maccarini et al., 2015). Esta espécie é onívora, alimentando-
258 se de diversas espécies de invertebrados, vertebrados e vegetais (Anacleto, 2007). Distribui-se
259 por grande parte da América do Sul, desde o Suriname até o norte da Argentina, sendo que no
260 Brasil é mais frequente na Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica e Pantanal (Anacleto et al., 2006).
261 Um estudo na Mata Atlântica do Sudeste brasileiro demonstrou que a espécie apresenta maior
262 ocorrência em ambientes campestres e bordas de florestas (Ferregueti et al., 2016), enquanto
263 outro, realizado no Pantanal, encontrou que o tatu-peludo seleciona ambientes florestais
264 quando a temperatura ambiental é muito fria ou muito quente (Attias et al., 2018). É caçado
265 para consumo humano, porém não há indícios de ameaças graves à sua conservação (Abba et
266 al., 2014).

267 Segundo os critérios da União Internacional para a Conservação da Natureza (IUCN) o
268 tatu-de-rabo-mole-grande, tatu-galinha, tatu-mirim e tatu-peba possuem um estado de
269 conservação menos preocupante a nível global (Abba et al., 2014; Anacleto et al., 2014;
270 Gonzalez e Abba, 2014; Loughry et al., 2014), enquanto o tatu-mulita é considerado quase
271 ameaçado, com sua população atualmente encontrando-se em declínio (Abba e Gonzalez,
272 2014). No Brasil, o Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio)
273 considera o tatu-de-rabo-mole-grande e o tatu-mulita como possuindo dados insuficientes para
274 que seus estados de conservação a nível nacional sejam avaliados (ICMBio, 2015).

275 As espécies descritas acima coexistem na ecorregião da Savana Uruguaia e no limite
276 meridional do bioma Mata Atlântica. A Savana Uruguaia é constituída pelo bioma Pampa na
277 metade sul do RS e no Uruguai (Brazeiro et al., 2020), abrangendo uma área de 355.605 km²

278 (Olson et al., 2001). Caracteriza-se pela cobertura extensa de gramíneas e vegetação arbustiva,
279 e em menor extensão manchas naturais de vegetação florestal ripária. Possui um clima que
280 varia sazonalmente, com verões tipicamente quentes e secos, e invernos tipicamente frios e
281 úmidos (Boldrini, 2009). A ecorregião está sob severa ameaça pela conversão de sua vegetação
282 nativa em áreas de atividade agropecuária (Brazeiro et al., 2020). Além disso, possui uma
283 insuficiência de esforços de conservação, uma vez que o Pampa brasileiro possui uma menor
284 cobertura de áreas protegidas do que qualquer outro bioma brasileiro (Overbeck et al., 2015).

285 A metade norte do RS representa o limite meridional do bioma Mata Atlântica. Essa
286 porção do bioma é composta por partes de três ecorregiões, representando diferentes tipos de
287 vegetação (Oliveira-Filho e Fontes, 2000). Estendendo-se por 104.894 km², do estado de
288 Espírito Santo ao RS (Olson et al., 2001), a ecorregião das Florestas da Serra do Mar apresenta
289 florestas densas, cuja composição varia conforme a altitude. O clima dessa ecorregião torna-se
290 continuamente mais frio e úmido com o aumento da altitude (Duarte et al., 2014). A ecorregião
291 das Florestas de Araucária cobre uma área de 216.005 km², do sul do estado de São Paulo ao
292 norte do RS, além de uma parte da província de Misiones, Argentina (Olson et al., 2001). Se
293 distingue pelo predomínio de *Araucaria angustifolia* (Bertoloni) Kuntze, 1898, na sua
294 vegetação (Duarte et al., 2014). Possui clima constantemente úmido e temperaturas amenas.
295 Por fim, a ecorregião das Florestas do Alto Paraná estende-se por 483.809 km², do sul do estado
296 de Mato Grosso do Sul ao norte do RS, além de pelo leste do Paraguai e por uma parte da
297 província de Misiones na Argentina (Olson et al., 2001). Composta em grande parte por
298 vegetação decídua, ela se distingue por possuir duas estações marcadamente distintas: um verão
299 quente e chuvoso, e um inverno frio e seco (Duarte et al., 2014). O bioma Mata Atlântica está
300 seriamente degradado, com uma cobertura de vegetação nativa de apenas 28% (Rezende et al.,
301 2018).

302 **Métodos estatísticos**

303 Existe uma deficiência de informações sobre os tatus da Savana Uruguaia e do sul da
304 Mata Atlântica, ambientes com um estado de conservação preocupante. Visto que estas
305 espécies possuem diversas funções essenciais para a manutenção de seus ecossistemas e
306 prestam serviços importantes para populações humanas, a inclusão de conhecimentos sobre
307 seus padrões de utilização espacial e temporal deveria ser uma etapa na concepção de futuros
308 projetos de conservação. Uma medida ecológica válida para fomentar a conservação de
309 espécies é a estimativa da probabilidade de ocupação das espécies em um dado grupo de sítios.
310 Uma abordagem quantitativa bastante frequente para estimar tal probabilidade é a modelagem
311 de ocupação de sítios (Mackenzie et al., 2002; 2006). Por exemplo, ao se estimar a
312 probabilidade de ocupação de sítios em função de uma covariável ambiental, pode-se
313 determinar um limite mínimo ou máximo desta covariável em que é possível a presença de uma
314 espécie em um local (Rhodes et al., 2008). Além disso, modelos de ocupação de sítios podem
315 ser utilizados de maneira a prever os efeitos que mudanças ambientais terão sobre diferentes
316 espécies. Por exemplo, em função da expansão ou redução de suas distribuições potenciais
317 (Spencer et al., 2011). Esta medida também pode ser utilizada de maneira a quantificar o efeito
318 de programas de conservação já implementados, comparando as probabilidades de ocupação
319 de sítios por espécies dentro e fora de áreas protegidas (Weller, 2008), ou ao longo do tempo
320 (da Silva et al., 2018). Outra medida ecológica que deve ser considerada na conservação é o
321 padrão de atividade diária. Múltiplas espécies modificam seus padrões de atividade em função
322 de distúrbios antrópicos e de variações nas condições ambientais, em geral tornando-se mais
323 noturnas (Gaynor et al., 2018). Essas mudanças podem alterar drasticamente as interações entre
324 predadores e presas, gerando efeitos graves na manutenção de cadeias tróficas (Shamoon et al.,
325 2018).

326 Dada a vasta distribuição geográfica das quatro espécies descritas anteriormente, torna-
327 se interessante realizar estudos em larga escala, que demonstrem tanto padrões gerais na
328 probabilidade de ocupação e padrão de atividade de cada espécie, quanto diferenças entre
329 ambientes distintos. Um método muito utilizado para a obtenção de dados ecológicos em áreas
330 extensas é o armadilhamento fotográfico (Tobler et al., 2015). Os registros obtidos por
331 armadilhas fotográficas instaladas em campo possibilitam a elaboração de históricos de
332 detecção necessários para a realização de análises estatísticas referentes à probabilidade de
333 ocupação de sítios, padrão de atividade diária e diversas outras características ecológicas de
334 espécies animais. Entretanto, é um método de detecção imperfeito, sendo que algumas espécies
335 são detectadas com muito mais facilidade que outras (Tobler et al., 2015). Métodos
336 matemáticos que levam em conta a detecção imperfeita das espécies, como o modelo de
337 probabilidade de ocupação descrito em MacKenzie et al., 2002, servem para minimizar o erro
338 provocado pela falha do método amostral. Este tipo de modelo é considerado hierárquico, pois
339 é composto de submodelos relacionados, onde uma covariável presente em um submodelo
340 depende de um parâmetro estimado por outro submodelo (Kéry e Royle, 2016). No caso, um
341 submodelo estima parâmetros relacionados ao processo ecológico (a probabilidade de
342 ocupação de sítios), o qual é dependente de um submodelo que estima parâmetros relacionados
343 ao método amostral (a probabilidade de detecção). Ainda assim, quando são obtidos muito
344 poucos registros de uma espécie, pode ser inviável realizar análises com base em
345 armadilhamento fotográfico.

346 **Objetivos**

347 Este trabalho tem por objetivo geral avaliar os padrões de ocupação e atividade das
348 quatro espécies da ordem Cingulata no sul da Mata Atlântica e na ecorregião Savana Uruguaia.
349 O trabalho possui dois objetivos específicos: (1) estimar a probabilidade de ocupação de sítios
350 em função da distância de assentamentos humanos, temperatura média, variação de
351 temperatura, categoria de cobertura do solo e da detecção de cães domésticos e javalis; (2)
352 analisar o padrão de atividade diária em relação à região de estudo e à detecção de cães
353 domésticos e javalis.

354 **Síntese dos resultados**

355 Foram obtidos 618 registros em vídeo do tatu-galinha, 26 do tatu-peludo, 25 do tatu-
356 mulita, 15 do tatu-de-rabo-mole-grande e nenhum do tatu-mirim. Foram construídos modelos
357 de ocupação de sítios apenas para o tatu-galinha. Foram elaborados 21 modelos utilizando o
358 conjunto completo de dados. Apenas um foi considerado plausível, revelando uma correlação
359 positiva significativa ($p < 0,05$) com as covariáveis distância de assentamentos humanos e
360 detecção de cães domésticos. Também foram elaborados 15 modelos com os dados da Savana
361 Uruguaia e outros 15 com os dados da Mata Atlântica. Estes não revelaram correlações
362 significativas com quaisquer covariáveis.

363 Todas as espécies de tatu apresentaram padrões de atividade não-uniformes e
364 majoritariamente noturnos. O tatu-galinha apresentou alta sobreposição temporal com as outras
365 espécies de tatu e baixa sobreposição temporal com cães e javalis, que foram majoritariamente
366 diurnos. O tatu-galinha também apresentou padrões de atividade parecidos entre a Savana
367 Uruguaia e a Mata Atlântica e entre sítios com e sem detecções de cães e javalis.

368 **Estrutura da dissertação**

369 A dissertação está estruturada em três capítulos, conforme a resolução nº 38/2019 do
370 Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal. O primeiro capítulo contém uma descrição
371 dos objetivos, uma revisão bibliográfica do tema e uma síntese dos resultados. O segundo tem
372 forma de um artigo intitulado “Drivers of occurrence and activity of armadillos (Mammalia,
373 Cingulata) in the Uruguayan Savanna and southern Atlantic Forest”. O terceiro contém uma
374 síntese das conclusões resultantes do trabalho. Também conforme a resolução, as referências
375 bibliográficas e o texto do capítulo II estão formatados de acordo com as normas da revista
376 científica “Mammalian Biology”, à qual o artigo será submetido. Visando facilitar a leitura,
377 figuras e tabelas foram apresentadas na sequência de sua citação no texto.

378 Referências bibliográficas

- 379 Abba A. M., Vizcaíno S. F., Cassini M. H., 2007. Effects of land use on the distribution of
380 three species of armadillos in the Argentinean Pampas. *Journal of Mammalogy*. 88(2), 502 –
381 507. <https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-006R1.1>
- 382 Abba A. M., Cassini M. H., 2010. Ecological differences between two sympatric species of
383 armadillos (*Xenarthra*, Mammalia) in a temperate region of Argentina. *Acta Theriologica*.
384 55(1) 35 – 44. <https://doi.org/10.4098/j.at.0001-7051.083.2008>
- 385 Abba A. M., Vizcaíno S. F., 2011. Distribución de los armadillos (*Xenarthra*: Dasypodidae)
386 en la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Mastozoología Neotropical*. 18(2), 185 – 206.
- 387 Abba A. M., Tognelli M. F., Seitz V. P., Bender J. B., Vizcaíno S. F., 2012. Distribution of
388 extant xenarthrans (Mammalia: *Xenarthra*) in Argentina using species distribution models.
389 *Mammalia*. 76(2), 123 – 136. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2011-0089>
- 390 Abba A. M., Lima E., Superina M., 2014. *Euphractus sexcinctus*. The IUCN Red List of
391 Threatened Species. e.T8306A47441708. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T8306A47441708.en> (accessed 19 January 2022)
- 393 Abba A. M., Gonzalez E., 2014. *Dasypus hybridus*. The IUCN Red List of Threatened
394 Species. e.T6288A47440329. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T6288A47440329.en> (accessed 23 January 2022)
- 396 Abba A. M., Cassini G. H., Valverde G., Tilak M., Vizcaíno S. F., Superina M., Delsuc F.,
397 2015. Systematics of hairy armadillos and the taxonomic status of the Andean hairy armadillo
398 (*Chaetophractus nationi*). *Journal of Mammalogy*. 96(4), 673 – 689.
399 <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyv082>
- 400 Alonso-Castro A. J., 2014. Use of medicinal fauna in Mexican traditional medicine. *Journal*
401 *of Ethnopharmacology*. 152, 53 – 70. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jep.2014.01.005>
- 402 Alves R. R. N., Alves H. N., 2011. The faunal drugstore: Animal-based remedies used in
403 traditional medicines in Latin America. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*. 7(9).
404 <https://doi.org/10.1186/1746-4269-7-9>
- 405 Anacleto T. C. S., Diniz-Filho J. A. F., Vital M. V. C., 2006. Estimating potential geographic
406 ranges of armadillos (*Xenarthra*, Dasypodidae) in Brazil under niche-based models.
407 *Mammalia*. 70(3), 202 – 213. <https://doi.org/10.1515/MAMM.2006.039>
- 408 Anacleto T. C. S., 2007. Food Habits of Four Armadillo Species in the Cerrado Area, Mato
409 Grosso, Brazil. *Zoological Studies*. 46(4), 529 – 537.
- 410 Anacleto T. C. S., Smith P., Abba A. M., Superina M., 2014. *Dasypus septemcinctus*. The
411 IUCN Red List of Threatened Species. e.T6293A47441509.
412 <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T6293A47441509.en> (accessed 19
413 January 2022)
- 414 Attias N., Miranda F. R., Sena L. M. M., Tomas W. M., Mourão G. M., 2016. Yes, they can!
415 Three-banded armadillos *Tolypeutes* sp. (Cingulata: Dasypodidae) dig their own burrows.
416 *Zoologia*. 33(4), e20160035. <https://doi.org/10.1590/S1984-4689zool-20160035>

- 417 Attias N., Oliveira-Santos L. G. R., Fagan W. F., Mourão G., 2018. Effects of air temperature
418 on habitat selection and activity patterns of two tropical imperfect homeotherms. *Animal*
419 *Behaviour*. 140, 129 - 140. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.04.011>
- 420 Bagagli E., Franco M., Bosco S. M. G., Hebler-Barbosa F., Trinca L. A., Montenegro M. R.,
421 2003. High frequency of *Paracoccidioides brasiliensis* infection in armadillos (*Dasypus*
422 *novemcinctus*): an ecological study. *Medical Mycology*. 41, 217 – 223.
423 <https://doi.org/10.1080/13693780310001597368>
- 424 Bartlett L. J., Williams D. R., Prescott G. W., Balmford A., Green R. E., Eriksson A., Valdes
425 P. J., Singarayer J. S., Manica A., 2015. Robustness despite uncertainty: regional climate data
426 reveal the dominant role of humans in explaining global extinctions of Late Quaternary
427 megafauna. *Ecography*. 38, 1 – 10. <https://doi.org/10.1111/ecog.01566>
- 428 Bianchi R. C., Mendes S. L., Marco Jr. P., 2010. Food habits of the ocelot, *Leopardus*
429 *pardalis*, in two areas in southeast Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*.
430 45(3), 111 – 119. <https://doi.org/10.1080/01650521.2010.514791>
- 431 Boldrini I. I., 2009. A flora dos Campos do Rio Grande do Sul, in: Pillar V. P., Müller S. C.,
432 Castilhos Z. M. S., Jacques A. V. A. (Eds). *Campos Sulinos – conservação e uso sustentável*
433 *da biodiversidade*. MMA, Brasília. pp. 63 – 77
- 434 Bonato V., Martins E. G., Machado G., da Silva C. Q., dos Reis S. F., 2008. Ecology of the
435 armadillos *Cabassous unicinctus* and *Euphractus sexcinctus* (Cingulata: Dasypodidae) in a
436 Brazilian Cerrado. *Journal of Mammalogy*. 89(1), 168 – 174. [https://doi.org/10.1644/06-](https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-187.1)
437 [MAMM-A-187.1](https://doi.org/10.1644/06-MAMM-A-187.1)
- 438 Brazeiro A., Achkar M., Toranza C., Bartesaghi L., 2020. Agricultural expansion in
439 Uruguayan grasslands and priority areas for vertebrate and woody plant conservation.
440 *Ecology and Society*. 25(1), 15. <https://doi.org/10.5751/ES-11360-250115>
- 441 Burgin C. J., Colella J. P., Kahn P. L., Upham N. S., 2018. How many species of mammals
442 are there? *Journal of Mammalogy*. 99(1), 1 – 14. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx147>
- 443 Campos Z., Muniz F., Desbiez A. L. J., Magnusson W. E., 2016. Predation on eggs of
444 Schneider’s dwarf caiman, *Paleosuchus trigonatus* (Schneider, 1807), by armadillos and
445 other predators. *Journal of Natural History*. 50(25).
446 <https://doi.org/10.1080/00222933.2016.1155782>
- 447 Carter T. S., Encarnação C. D., 1983. Characteristics and Use of Burrows by Four Species of
448 Armadillos in Brazil. *Journal of Mammalogy*. 64(1), 103 – 108.
449 <https://doi.org/10.2307/1380755>
- 450 Carter T. S., Superina M., Leslie Jr. D. M., 2016. *Priodontes maximus* (Cingulata:
451 Chlamyphoridae). *Mammalian Species*. 48(932), 21 – 34.
452 <https://doi.org/10.1093/mspecies/sew002>
- 453 da Silva M. B., et al., 2018. Evidence of zoonotic leprosy in Pará, Brazilian Amazon, and
454 risks associated with human contact or consumption of armadillos. *PLoS Negl. Trop. Dis*.
455 12(6), e0006532. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0006532>
- 456 da Silva M. X., Paviolo A., Tambosi L. R., Pardini R., 2018. Effectiveness of Protected Areas
457 for biodiversity conservation: Mammal occupancy patterns in the Iguaçu National Park,

458 Brazil. Journal for Nature Conservation. 41, 51 – 62.
459 <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2017.11.001>

460 DeGregorio B. A., Gale C., Lassiter E. V., Massey A., Roberts C. P., Veon J. T., 2021. Nine-
461 banded armadillo (*Dasybus novemcinctus*) activity patterns are influenced by human activity.
462 Ecology and Evolution. 11, 15874 – 15881. <https://doi.org/10.1002/ece3.8257>

463 Delsuc F., et al., 2016. The phylogenetic affinities of the extinct glyptodonts. Current
464 Biology. 26, 141 – 156. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.01.039>

465 Desbiez A. L. J., Kluyber D., 2013. The Role of Giant Armadillos (*Priodontes maximus*) as
466 Physical Ecosystem Engineers. BIOTROPICA. 0(0), 1 – 4. <https://doi.org/10.1111/btp.12052>

467 Duarte L. S., Bergamin R. S., Marcilio-Silva V., Seger G. D. S., Marques M. C. M., 2014.
468 Phylobetadiversity among Forest Types in the Brazilian Atlantic Forest Complex. PLoS
469 ONE. 9(8), e105043. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105043>

470 Elizalde L., Superina M., 2019. Complementary effects of different predators of leaf-cutting
471 ants: implications for biological control. Biological Control. 128, 111 – 117.
472 <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.09.015>

473 Engeman R. M., Martin R. E., Smith H. T., Woolard J., Crady C. K., Constantin B., Stahl M.,
474 Groninger N. P., 2006. Impact on predation of sea turtle nests when predator control was
475 removed midway through the nesting season. Wildlife Research. 33, 187 – 192.
476 <https://doi.org/10.1071/WR05049>

477 Feijó A., Patterson B. D., Cordeiro-Estrela P., 2018. Taxonomic revision of the long-nosed
478 armadillos, Genus *Dasybus* Linnaeus, 1758 (Mammalia, Cingulata). PLoS ONE 13(4),
479 e0195084. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0195084>

480 Feijó A., Patterson B. D., Cordeiro-Estrela P., 2019. Phenotypic variability and
481 environmental tolerance shed light on nine-banded armadillo Nearctic invasion. Biological
482 Invasions. 22, 255 – 269. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02085-8>

483 Feijó A., 2020. *Dasybus septemcinctus* (Cingulata: Dasypodidae). Mammalian Species.
484 52(987), 1 – 9. <https://doi.org/10.1093/mspecies/sez022>

485 Feijó A., Ge D., Wen Z., Xia L., Yang Q., 2022. Identifying hotspots and priority areas for
486 xenarthran research and conservation. Diversity and Distributions. 0, 1 - 13.
487 <https://doi.org/10.1111/ddi.13473>

488 Feng X., Papeş M., 2014. Ecological niche modelling confirms potential north-east range
489 expansion of the nine-banded armadillo (*Dasybus novemcinctus*) in the USA. Journal of
490 Biogeography. 42, 803 – 808. <https://doi.org/10.1111/jbi.12427>

491 Ferreguetti A. C., Tomas W. M., Bergallo H. G., 2016. Density and niche segregation of two
492 armadillo species (Xenarthra: Dasypodidae) in the Vale Natural Reserve, Brazil. Mammalian
493 Biology. 81, 138 – 145. <http://dx.doi.org/10.1016/j.mambio.2015.10.007>

494 Gallo J. A., Fasola L., Abba A. M., 2019. Armadillos as natural pests control? Food habits of
495 five armadillo species in Argentina. Mastozoología Neotropical. 26(1), 117 – 127.
496 <https://doi.org/10.31687/saremMN.19.26.1.0.03>

- 497 Gaynor K. M., Hojnowski C. E., Carter N. H., Brashares J. S., 2018. The influence of human
 498 disturbance on wildlife nocturnality. *Science*. 360, 1232 – 1235.
 499 <https://doi.org/10.1126/science.aar7121>
- 500 Gómez-Ortiz Y., Monroy-Vilchis O., 2013. Feeding ecology of puma *Puma concolor* in
 501 Mexican montane forests with comments about jaguar *Panthera onca*. *Wildl. Biol.* 19, 179 –
 502 187. <https://doi.org/10.2981/12-092>
- 503 Gonzalez E., Abba A. M., 2014. *Cabassous tatouay*. The IUCN Red List of Threatened
 504 Species. e.T3414A47437737. [https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-](https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T3414A47437737.en)
 505 [1.RLTS.T3414A47437737.en](https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T3414A47437737.en) (accessed 19 January 2022)
- 506 Inbar M., Mayer R. T., 1999. Spatio-temporal trends in armadillo diurnal activity and road-
 507 kills in central Florida. *Wildlife Society Bulletin*. 27(3), 865 – 872
- 508 Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (Ed), 2015. Avaliação de risco de
 509 extinção dos xenartros brasileiros. Brasília.
- 510 Kéry M., Royle J. A., 2016. Applied Hierarchical Modeling in Ecology: Analysis of
 511 distribution, abundance and species richness in R and BUGS. Academic Press, Elsevier
- 512 Loughry W. J., McDonough C. M., 1998. Comparisons between nine-banded armadillo
 513 (*Dasypus novemcinctus*) populations in Brazil and the United States. *Rev. Biol. Trop.* 46(4),
 514 1173 – 1183
- 515 Loughry W. J., Perez-Heydrich C., McDonough C. M., Oli M. K., 2013. Population
 516 Dynamics and Range Expansion in Nine-Banded Armadillos. *PLoS ONE*. 8(7), e68311.
 517 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068311>
- 518 Loughry J., McDonough C., Abba A. M. 2014. *Dasypus novemcinctus*. The IUCN Red List
 519 of Threatened Species. e.T6290A47440785. [https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-](https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T6290A47440785.en)
 520 [1.RLTS.T6290A47440785.en](https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T6290A47440785.en) (accessed 19 January 2022)
- 521 Maccarini T. B., Attias N., Medri Í. M., Marinho-Filho J., Mourão G., 2015. Temperature
 522 influences the activity patterns of armadillo species in a large neotropical wetland. *Mammal*
 523 *Research*. 60, 403 - 409. <https://dx.doi.org/10.1007/s13364-015-0232-2>
- 524 MacKenzie D. I., Nichols J. D., Lachman G. B., Droege S., Royle J. A., Langtimm C. A.,
 525 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one.
 526 *Ecology*. 83(8), 2248 – 2255. [https://doi.org/10.1890/0012-](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2248:ESORWD]2.0.CO;2)
 527 [9658\(2002\)083\[2248:ESORWD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2248:ESORWD]2.0.CO;2)
- 528 McDonough C. M., DeLaney M. A., Le P. Q., Blackmore M. S., Loughry W. J., 2000.
 529 Burrow characteristics and habitat associations of armadillos in Brazil and the United States
 530 of America. *Rev. Biol. Trop.* 48(1), 109 – 120
- 531 McNab B. K., 1979. The influence of body size on the energetics and distribution of fossorial
 532 and burrowing mammals. *Ecology*. 60, 1010 - 1021
- 533 McNab B. K., 1980. Energetics and the limits to a temperate distribution in armadillos.
 534 *Journal of Mammalogy*. 61, 606 - 627

- 535 McNab B. K., 1985. Energetics, population biology, and distribution of xenarthrans, living
536 and extinct, in: Montgomery G. G. (Ed). The evolution and ecology of armadillos, sloths and
537 vermilinguas. Smithsonian Institution Press, Washington and London. pp. 219 - 232
- 538 Meritt Jr. D. A., 1985. Naked-tailed armadillos *Cabassous* sp., in: Montgomery G. G. (Ed.).
539 The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas. Smithsonian Institution
540 Press, Washington, DC. pp. 389 – 391
- 541 Mesquita G. P., Teijeiro J. D. R., Barreto L. N., 2018. Patterns of Mammal Subsistence
542 Hunting in Eastern Amazon, Brazil. Wildlife Society Bulletin. 42(2), 272 – 283.
543 <https://doi.org/10.1002/wsb.873>
- 544 Norris D., Michalski F., Peres C. A., 2010. Habitat patch size modulates terrestrial mammal
545 activity patterns in Amazonian forest fragments. Journal of Mammalogy. 91(3), 551 – 560.
546 <https://doi.org/10.1644/09-MAMM-A-199.1>
- 547 Nunes A. V., Peres C. A., Constantino P. A. L., Santos B. A., Fischer E., 2019. Irreplaceable
548 socioeconomic value of wild meat extraction to local food security in rural Amazonia.
549 Biological Conservation. 236, 171 – 179. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.05.010>
- 550 Oliveira-Filho A. T., Fontes M. A. L., 2000. Patterns of Floristic Differentiation among
551 Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. BIOTROPICA. 32(4),
552 793 – 810. [http://dx.doi.org/10.1646/0006-3606\(2000\)032\[0793:POFDAA\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1646/0006-3606(2000)032[0793:POFDAA]2.0.CO;2)
- 553 Olson D. M., et al., 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth.
554 BioScience. 51(11), 933 – 938. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)
- 556 Overbeck G. E., et al., 2015. Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems.
557 Diversity Distrib. 21, 1455 – 1460. <https://doi.org/10.1111/ddi.12380>
- 558 Platt S. G., Rainwater T. R., Brewer S. W., 2004. Aspects of the burrowing ecology of nine-
559 banded armadillos in northern Belize. Mamm. Biol. 69(4), 217 – 224.
560 <https://doi.org/10.1078/1616-5047-00138>
- 561 Redford K. H., 1985. Food habits of armadillos (Xenarthra: Dasypodidae), in: Montgomery
562 G. G. (Ed.). Evolution and Ecology of Sloths, Armadillos, and Vermilinguas. Smithsonian
563 Institution Press, Washington, DC. pp. 429 – 437
- 564 Rezende C. L., Scarano F. R., Assad E. D., Joly C. A., Metzger J. P., Strassburg B. B. N.,
565 Tabarelli M., Fonseca G. A., Mittermeier R. A., 2018. From hotspot to hopespot: An
566 opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. Perspectives in Ecology and Conservation. 16,
567 208 – 214. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2018.10.002>
- 568 Rhodes J. R., Callaghan J. G., McAlpine C. A., Jong C., Bowen M. E., Mitchell D. L.,
569 Lunney D., Possingham H. P., 2008. Regional variation in habitat-occupancy thresholds: a
570 warning for conservation planning. Journal of Applied Ecology. 45, 549 – 557.
571 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01407.x>
- 572 Rodrigues T. F., Chiarello A. G., 2018. Native forests within and outside protected areas are
573 key for nine-banded armadillo (*Dasypus novemcinctus*) occupancy in agricultural landscapes.
574 Agriculture, Ecosystems and Environment. 266, 133 -141.
575 <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.08.001>

- 576 Rodrigues T. F., Mantellatto A. M. B., Superina M., Chiarello A. G., 2019. Ecosystem
577 services provided by armadillos. Biol. Rev. <https://doi.org/10.1111/brv.12551>
- 578 Roig V. G., 1971. Observaciones sobre la termorregulación en *Zaedyus pichiy*. Acta
579 Zoológica Lilloana. 28, 13 - 18
- 580 Santos P. M., et al., 2019. Neotropical xenarthrans: a data set of occurrence of xenarthran
581 species in the Neotropics. Ecology. 100(7), e02663. <https://doi.org/10.1002/ecy.2663>
- 582 Sawyer C. F., Brinkman D. C., Walker V. D., Covington T. D., Stienstraw E. A., 2012. The
583 zoogeomorphic characteristics of burrows and burrowing by nine-banded armadillos
584 (*Dasyus novemcinctus*). Geomorphology. 157, 122 – 130.
585 <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2012.01.028>
- 586 Seitz V. P., Puig S., 2018. Aboveground activity, reproduction, body temperature and weight
587 of armadillos (Xenarthra, Chlamyphoridae) according to atmospheric conditions in the
588 central Monte (Argentina). Mammalian Biology. 88, 43 - 51.
589 <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2017.11.008>
- 590 Shamon H., Maor R., Saltz D., Dayan T., 2018. Increased mammal nocturnality in
591 agricultural landscapes results in fragmentation due to cascading effects. Biological
592 Conservation. 226, 32 – 41. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.07.028>
- 593 Sharma R., Lahiri R., Scollard D. M., Pena M., Williams D. L., Adams L. B., Figarola J.,
594 Truman R. W., 2013. The armadillo: a model for the neuropathy of leprosy and potentially
595 other neurodegenerative diseases. Disease Models & Mechanisms. 6, 19 – 24. <https://doi.org/10.1242/dmm.010215>
- 597 Silveira R. S., Cademartori C. V., 2017. Padrões de Uso de Tocas por Mamíferos em Área de
598 Floresta Estacional Semidecidual no Sul do Brasil. Revista Brasileira de Zoociências. 18(3),
599 61 – 70. <https://doi.org/10.34019/2596-3325.2017.v18.24676>
- 600 Soibelzon L. H., Zamorano M., Scillato-Yané G. J., Piazza D., Rodríguez S., Soibelzon E.,
601 Tonni E. P., Cristóbal J. S., Beilinson E., 2012. Un Glyptodontidae de gran tamaño en el
602 Holoceno temprano de la región pampeana, Argentina. Rev. Bras. Paleontol. 15(1), 105 –
603 112. <https://doi.org/10.4072/rbp.2012.1.09>
- 604 Spencer W., Rustigian-Romsos H., Strittholt J., Scheller R., Zielinski W., Truex R., 2011.
605 Using occupancy and population models to assess habitat conservation opportunities for an
606 isolated carnivore population. Biological Conservation. 144, 788 – 803. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.10.027>
- 608 Superina M., Pagnutti N., Abba A. M., 2013. What do we know about armadillos? An
609 analysis of four centuries of knowledge about a group of South American mammals, with
610 emphasis on their conservation. Mammal Review. 44(1), 69 – 80.
611 <https://doi.org/10.1111/mam.12010>
- 612 Tambusso P. S., Fariña R. A., 2015. Digital endocranial cast of *Pampatherium humboldtii*
613 (Xenarthra, Cingulata) from the Late Pleistocene of Uruguay. Swiss J. Palaeontol. 134, 109 –
614 116. <https://doi.org/10.1007/s13358-015-0070-5>

- 615 Tobler M. W., Hartley A. Z., Carrillo-Percastegui S. E., Powell G. V. N., 2015.
616 Spatiotemporal hierarchical modelling of species richness and occupancy using camera trap
617 data. *Journal of Applied Ecology*. 52, 413 – 421. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12399>
- 618 Vaz V. C., Santori R. T., Jansen A. M., Delciellos A. C., D'Andrea P. S., 2012. Notes on
619 food habits of armadillos (Cingulata, Dasypodidae) and anteaters (Pilosa, Myrmecophagidae)
620 at Serra da Capivara National Park (Piauí State, Brazil). *Edentata*. 13, 84 - 89.
621 <https://doi.org/10.5537/020.013.0107>
- 622 Villavicencio N. A., Lindsey E. L., Martin F. M., Borrero L. A., Moreno P. I., Marshall C. R.,
623 Barnosky A. D., 2016. Combination of humans, climate, and vegetation change triggered
624 Late Quaternary megafauna extinction in the Última Esperanza region, southern Patagonia,
625 Chile. *Ecography*. 39, 125 – 140. <https://doi.org/10.1111/ecog.01606>
- 626 Vizcaíno S. F., Iuliis G., Bargo M. S., 1998. Skull Shape, Masticatory Apparatus, and Diet of
627 *Vassallia* and *Holmesina* (Mammalia: Xenarthra: Pamphathiidae): When Anatomy
628 Constrains Destiny. *Journal of Mammalian Evolution*. 5, 291 – 322.
629 <https://doi.org/10.1023/A:1020500127041>
- 630 Vizcaíno S. F., Milne N., 2002. Structure and function in armadillo limbs (Mammalia:
631 Xenarthra: Dasypodidae). *J. Zool. Lond.* 257, 117 – 127.
632 <https://doi.org/10.1017/S0952836902000717>
- 633 Vizcaíno S. F., Iuliis G., 2003. Evidence for advanced carnivory in fossil armadillos
634 (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). *Paleobiology*. 29(1), 123 – 138.
635 [http://dx.doi.org/10.1666/0094-8373\(2003\)029<0123:EFACIF>2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1666/0094-8373(2003)029<0123:EFACIF>2.0.CO;2)
- 636 Weller, T. J., 2008. Using occupancy estimation to assess the effectiveness of a regional
637 multiple-species conservation plan: Bats in the Pacific Northwest. *Biological Conservation*.
638 141, 2279 – 2289. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2008.06.018>
- 639 Whitaker Jr. J. O., Ruckdeschel C., Bakken L., 2012. Food of the Armadillo *Dasypus*
640 *novemcinctus* L. from Cumberland Island, GA. *Southeastern Naturalist*. 11(3), 497 – 506.
641 <http://dx.doi.org/10.1656/058.011.0312>
- 642 Yeo M., et al., 2005. Origins of Chagas disease: *Didelphis* species are natural hosts of
643 *Trypanosoma cruzi* I and armadillos hosts of *Trypanosoma cruzi* II, including hybrids.
644 *International Journal for Parasitology*. 35, 225 – 233.
645 <http://dx.doi.org/10.1016/j.ijpara.2004.10.024>

ARTIGO

Drivers of occurrence and activity of armadillos (Mammalia, Cingulata) in the Uruguayan Savanna and southern Atlantic Forest

Marcelo Gehlen de Oliveira ^{a, *}, André Luís Luza ^b, Flávia P. Tirelli ^{a, c}

^a *Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil*

^b *Departamento de Ecologia e Evolução, Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brasil*

^c *Instituto Pró-Carnívoros, Atibaia, Brasil*

*Corresponding author: Marcelo Gehlen de Oliveira (marcelo.oliveira@edu.pucrs.br)

ORCID: Marcelo Gehlen de Oliveira (0000-0002-3533-9974), André Luís Luza (0000-0003-0302-529X), Flávia P. Tirelli (0000-0002-9748-8721)

646 **Abstract**

647 Few studies have analyzed the ecology of multiple armadillo species coexisting in different
648 regions. Through camera trapping, we sought to assess the site occupancy and daily activity of
649 four armadillo species inhabiting the Uruguayan Savanna and Atlantic Forest. Most records
650 belonged to *Dasyurus novemcinctus*. We created site occupancy models for this species using
651 data from all sites, and then only from those in either region. For all sites, the distance to human
652 settlements and detection of domestic dogs presented a significant positive influence. For either
653 region, no covariate presented a significant influence. *D. novemcinctus* activity showed high
654 overlap with the three other armadillo species', which were all nocturnal. It was also similar in
655 either region and had low overlap with the activity of two exotic species, *Canis lupus familiaris*
656 and *Sus scrofa*, and there was no difference in the armadillo's activity regarding the detection
657 of these exotic species. Results highlight that i) the occurrence of *D. novemcinctus* in the
658 Atlantic Forest might be hampered by human settlements and ii) the positive influence of *C. l.*
659 *familiaris* detection on *D. novemcinctus* occurrence does not imply a beneficial interaction.
660 The activities of *Euphractus sexcinctus* and *Dasyurus septemcinctus hybridus* were
661 predominantly nocturnal, which differs from scientific literature. Finally, we were alarmed by
662 the scarcity of records of armadillos other than *D. novemcinctus*. We hope that these results
663 will help guide future research on armadillo ecology and conservation, for which there is a
664 dearth of knowledge.

665 Keywords: exotic species; human disturbance; nine-banded armadillo; spatio-temporal
666 ecology.

667 **Competing interests**

668 We declare no conflict of interests regarding this study.

669 **Introduction**

670 Occurrence and daily activity are important quantities in ecology and conservation.
671 They show how species' use of available space and time can be affected by abiotic (i.e., the
672 properties of the physical environment; Ferreguetti et al., 2016; Rodrigues and Chiarello, 2018;
673 Zimbres et al., 2012), biotic (i.e., the presence of conspecific and other species; Foster et al.,
674 2013; Hegel et al., 2019; Zapata-Ríos and Branch, 2018) and human-mediated processes (e.g.,
675 Gaynor et al., 2018; Shamoan et al., 2018). Species with wide distributions often respond
676 differently to these processes throughout their range (Loughry and McDonough, 1998).
677 Therefore, when most ecological studies take place in a small fraction of a species' distribution,
678 we are left with major spatial gaps in our understanding of its biology. Such is the case of the
679 nine-banded armadillo (*Dasypus novemcinctus* Linnaeus, 1758), a widely distributed and
680 locally abundant species that is present from the South of the United States to the North of
681 Argentina (Santos et al., 2019). The species is neglected by scientific research in most of its
682 geographic distribution. For example, as of 2013, most of the research done on the nine-banded
683 armadillo was performed in the United States (Superina et al., 2013). Additionally, more
684 studies addressed the armadillo as a medical model (35%) than any other topic, such as ecology
685 (11%) or conservation (2%; Superina et al., 2013).

686 Armadillos provide several important ecological functions and ecosystem services. For
687 example, they improve soil quality (Sawyer et al., 2012), create shelter for other species (Platt
688 et al., 2004; Silveira & Cademartori, 2017), control invertebrate populations (Whitaker et al.,
689 2012), and are a food resource for wildlife (Bianchi et al., 2010; Gómez-Ortiz & Monroy-
690 Vilchis, 2013; Rodrigues et al., 2019) and humans (Nunes et al. 2019). Despite this fact, nine-
691 banded and other species of armadillo present a great dearth of scientific knowledge. For
692 instance, so little is known about the greater naked-tailed (*Cabassous tatouay* Desmarest, 1804)
693 and southern long-nosed (*Dasypus septemcinctus hybridus* Desmarest, 1804) armadillos that it

694 is impossible to determine their conservation statuses in Brazil, which comprises a large portion
695 of these species' distributions (Anacleto et al., 2015; Faria-Corrêa et al., 2015). Furthermore,
696 even the identity of the southern long-nosed armadillo as a subspecies of the seven-banded
697 armadillo (*Dasyus septemcinctus septemcinctus* Linnaeus, 1758) is still being debated (Feijó
698 et al., 2018). The six-banded armadillo (*Euphractus sexinctus* Linnaeus, 1758) also suffers
699 from a lack of research in most of its distribution (Superina et al., 2013).

700 Very little information is available about armadillo occurrence. Some of what is known
701 is that the nine-banded armadillo, in small areas of the Brazilian Atlantic Forest and Cerrado,
702 presented higher occurrence close to water and within forested environments (Ferreguetti et
703 al., 2016; Rodrigues and Chiarello, 2018), whereas the six-banded armadillo showed higher
704 site occupancy away from forests in small areas of the Cerrado (Ferreguetti et al., 2016). In
705 contrast, neither of these species showed covariate influence in site occupancy when many
706 areas, scattered throughout the Cerrado, were analyzed together (Zimbres et al., 2013). As for
707 daily activity, available literature suggests that some armadillo species present different
708 patterns in response to certain ecological processes, mainly the human-mediated ones. As an
709 example, the nine-banded armadillo increases nocturnality close to human settlements and in
710 the presence of domestic dogs (*Canis lupus familiaris* Linnaeus, 1758; DeGregorio et al.,
711 2021). This species and the six-banded armadillo, also alter their activities when exposed to
712 differing atmospheric temperatures (Attias et al., 2018; Maccarini et al., 2015). To the extent
713 of our knowledge, general patterns of occurrence and activity remain mostly unknown for large
714 areas with heterogeneous environments.

715 To elucidate patterns of spatio-temporal ecology of the species of armadillo, we
716 gathered data in several areas of the Uruguayan Savanna and of the southern portion of the
717 Atlantic Forest. First, we sought to determine the influence of potential environmental drivers
718 of these species occurrence. To identify differences between patterns specific to the Uruguayan

719 Savanna or Atlantic Forest, we analyzed both regions together, and then separately. We
720 hypothesized that there are differing responses to the covariates between regions. We predicted
721 that all armadillos show negative responses to: i) high temperature variations and low average
722 temperatures, as they are poor thermal regulators (McNab 1979; 1980; 1985); ii) the detection
723 of exotic species, proximity to human settlements, and human land uses (e.g., forestry,
724 agriculture and pasture), as these are known threats to armadillo populations (Abba et al., 2014;
725 Anacleto et al., 2014; Hegel et al., 2019; Paschoal et al., 2018). We also sought to determine
726 the daily activity patterns of these species, and to discover if there is a difference between
727 regions and whether they are temporally segregated relative to each other and to exotic species.
728 More specifically, we expected that i) daily activity would be different between the Uruguayan
729 Savanna and the Atlantic Forest, as environmental processes that affect this quantity differ
730 between regions; ii) the greater naked-tailed and nine-banded armadillos are highly nocturnal,
731 whereas the seven-banded, six-banded and southern long-nosed armadillos are mostly diurnal
732 (Abba et al., 2011; Feijó, 2020; Ferreguetti et al., 2016; Meritt, 1985); iii) the nine-banded
733 armadillos' activity would be altered by the detection of exotic species (DeGregorio et al.,
734 2021).

735 **Materials and methods**

736 *Study areas*

737 We carried out the study in 18 areas (Fig. 1, Table 1). Five areas were in the northern
738 half of the state of Rio Grande do Sul (RS), Brazil, within the southern limit of the Atlantic
739 Forest biome. The sampled portion of the biome consists of two major vegetation types: mixed
740 and deciduous forests (Oliveira-Filho and Fontes, 2000). Also known as the Araucaria Forests
741 ecoregion, the mixed forests are notable by the predominance of the Paraná pine *Araucaria*
742 *angustifolia* (Bertoloni) Kuntze, 1898. These forests are located at elevations higher than 500m,
743 possess humid climates, with no dry season and mild temperatures (Duarte et al., 2014). The
744 deciduous forests, or Upper Paraná Forests ecoregion, are marked by seasonal changes in
745 climate, with hot, rainy summers and cold, dry winters. Consequently, much of their vegetation
746 is deciduous (Duarte et al., 2014). The Atlantic Forest biome is severely degraded, with only
747 28% of it being covered by native vegetation, most of which lies outside protected areas
748 (Rezende et al., 2018).

749 Eight areas are in the Brazilian Pampa biome, in the southern half of RS, while the
750 remaining five are situated in northern Uruguay. By sharing biodiversity, the Brazilian and
751 Uruguayan Pampas comprise the Uruguayan Savanna ecoregion (Brazeiro et al., 2020). This
752 ecoregion is characterized by extensive areas of grassland and shrubland, with patches of
753 riparian forests. Climate changes seasonally, with hot, dry summers and cold, rainy winters
754 (Boldrini, 2009). The biodiversity of the Uruguayan Savanna is extremely endangered by the
755 conversion of grasslands and shrublands into crop fields and exotic tree plantations, while still
756 perishing from insufficient coverage of protected areas (Brazeiro et al., 2020; Overbeck et al.,
757 2015).

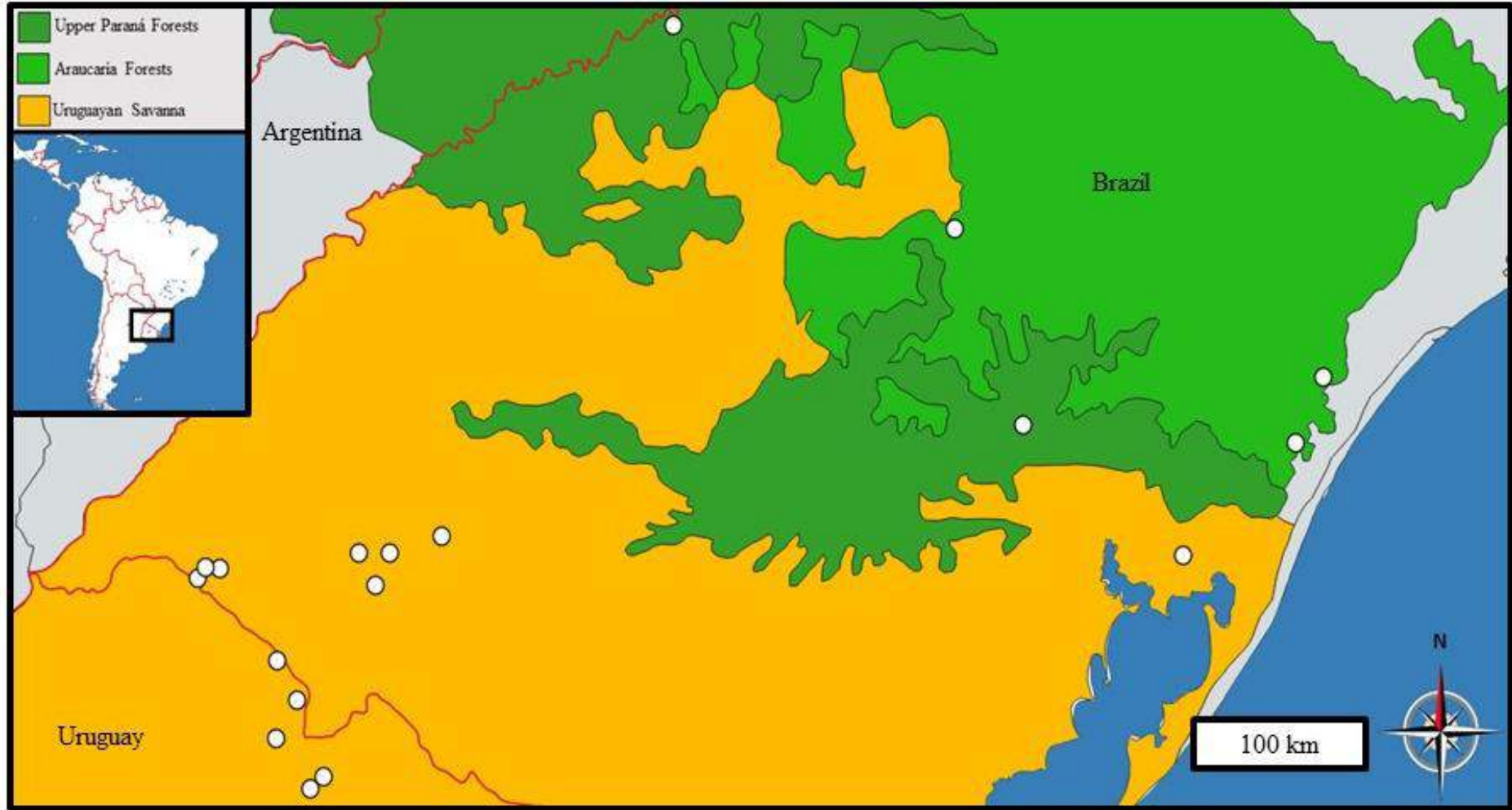


Figure 1 Geographic location of the areas sampled during this study (white dots). Black lines indicate borders of ecoregions; red lines indicate borders of countries. Modified from: Olson et al., 2001.

Table 1 Description of each study area. No of sites is the number of camera trap sites in each area. IUCN categories of protected areas were obtained from Dudley, 2008.

Name	Category	Land cover	Ecoregion	Location	Latitude	Longitude	n° of sites	Sampling period
Teutônia	Private rural properties	Agriculture, forestry, pasture, and secondary forest	Alto Paraná Atlantic Forest	Teutônia, RS, Brazil	-29.381	-51.784	20	Oct - Nov 2018
Turvo State Park	Strict nature reserve (IUCN category Ia)	Primary forest	Alto Paraná Atlantic Forest	Derrubadas, RS, Brazil	-27.210	-53.843	20	Mar - Apr 2018
Passo Fundo National Forest	Protected area with sustainable use of natural resources (IUCN category VI)	Forestry and secondary forest	Araucaria Moist Forest	Passo Fundo, RS, Brazil	-28.314	-52.188	20	Jan - Feb 2019
Pró-Mata Research and Conservation Center	Private nature reserve	Primary forest, savanna, and secondary forest	Araucaria Moist Forest	São Francisco de Paula, RS, Brazil	-29.480	-50.174	20	Dec 2017 - Jan 2018
Serra Geral National Park	Strict nature reserve/national park (IUCN category Ia/II)	Forestry, pasture, primary forest, savanna, and secondary forest	Araucaria Moist Forest	Cambará do Sul, RS, Brazil	-29.122	-50.011	20	Sep - Oct 2017
Banhado dos Pachecos Wildlife Refuge	Habitat/species management area (IUCN category IV)	Agriculture, savanna, and wetland	Uruguayan Savanna	Viamão, RS, Brazil	-30.091	-50.842	20	Sep - Oct 2017
Cerro dos Porongos Farm	Private rural property	Agriculture, pasture, riparian forest, and savanna	Uruguayan Savanna	Alegrete, RS, Brazil	-30.082	-55.517	6	Oct - Nov 2019
Maronna Foundation: Ranch 28	Private rural property in protected area with sustainable use of natural resources (IUCN category VI)	Agriculture, forestry, pasture, riparian forest, and savanna	Uruguayan Savanna	Alegrete, RS, Brazil	-30.077	-55.696	6	Oct - Nov 2019
Quaraí I	Private rural property	Agriculture, pasture, riparian forest, and savanna	Uruguayan Savanna	Quaraí, RS, Brazil	-30.215	-56.650	6	Jan - Feb 2020
Quaraí II	Private rural property	Agriculture, pasture, riparian forest, and savanna	Uruguayan Savanna	Quaraí, RS, Brazil	-30.164	-56.517	6	Jan - Feb 2020
Quaraí III	Private rural property	Agriculture, pasture, riparian forest, and savanna	Uruguayan Savanna	Quaraí, RS, Brazil	-30.154	-56.601	6	Jan - Feb 2020
Tapera Farm	Private rural property in protected area with sustainable use of natural resources (IUCN category VI)	Agriculture, pasture, riparian forest, and savanna	Uruguayan Savanna	Rosário do Sul, RS, Brazil	-30.254	-55.598	6	Oct - Nov 2019
Umbu Station	Private rural property	Agriculture, pasture, riparian forest, and savanna	Uruguayan Savanna	Cacequi, RS, Brazil	-29.990	-55.209	6	Jan - Feb 2020
Arapey River	Private rural property	Forestry, riparian forest, and savanna	Uruguayan Savanna	Mataojo, Salto, Uruguay	-31.088	-56.185	6	Oct - Nov 2020
FYMNSA	Private rural property	Forestry and savanna	Uruguayan Savanna	Tranqueras, Rivera, Uruguay	-31.293	-55.907	4	Oct - Nov 2020
Laureles Stream	Private rural property	Riparian forest and savanna	Uruguayan Savanna	Tacuarembó, Uruguay	-31.360	-55.983	4	Oct - Nov 2020
Rincón de Pacheco	Private rural property	Forestry, riparian forest, and savanna	Uruguayan Savanna	Artigas, Uruguay	-30.666	-56.178	6	Oct - Nov 2020
Sepulturas	Private rural property	Riparian forest and savanna	Uruguayan Savanna	Artigas, Uruguay	-30.877	-56.061	4	Oct - Nov 2020

758 *Field sampling design*

759 We collected data in the Atlantic Forest between 2017 and 2019, and in the Uruguayan
760 Savanna between 2019 and 2021. Sampling lasted 60 days in each area to guarantee closed
761 populations, as required by single-species, single-season site occupancy models (Mackenzie et
762 al., 2006). Sampling in all areas was realized during austral spring and summer (mid-September
763 to mid-March) to minimize variations in temperature, rainfall, and other seasonal changes in
764 weather. A total of 186 camera traps were installed in sites across the study areas. One hundred
765 in the Atlantic Forest (20 per study area), in a one km² grid, and 86 in the Uruguayan Savanna
766 (4 or 6 per study area), in a two km² grid, except in the Banhado dos Pachecos Wildlife Refuge,
767 which followed the Atlantic Forest design. To ensure spatially independent records (Mackenzie
768 et al., 2006), our sites were separated by distances greater than the home range of the nine-
769 banded armadillo, 0.04 km² (McDonough, 2000).

770 A single camera trap was placed per site. They were all unbaited, attached to trees or
771 fences at approximately 30 cm above the ground, active 24 hours per day, recording date and
772 time, and programmed to capture 10 seconds videos when activated by passing animals. Data
773 was collected using different models and brands of camera traps (Bushnell® NatureView® Cam
774 119438, Bushnell® NatureView® HD Essential Cam 119739, Bushnell® Trophy® Cam HD
775 Aggressor 119774, Bushnell® Trophy® Cam HD Essential E2 119836, Scoutguard®
776 ZeroGlow™ 10M and Scoutguard® SG2060K™ 20M).

777 We were able to collect data from 162 sites, as some equipment was stolen or damaged.
778 We gathered data from 92 sites in the Atlantic Forest and 70 in the Uruguayan Savanna,
779 resulting in a total sampling effort of 9,720 camera trap-days. We obtained a total of 618
780 records of nine-banded, 26 of six-banded, 25 of southern long-nosed and 15 of greater naked-
781 tailed armadillos. We were unable to obtain any records of seven-banded armadillos. As for
782 the exotic species, we obtained 193 records of wild boars and 121 of domestic dogs.

783 Unfortunately, the nine-banded was the only armadillo species with enough records to allow
784 site occupancy modeling and temporal overlap analysis.

785 *Site occupancy modeling*

786 We fit our camera trap data on the nine-banded armadillo's detection to a single-species,
787 single-season site occupancy model described in Mackenzie et al., 2002. This is a hierarchical
788 model comprising two conditionally related submodels, where one estimates site occupancy
789 probability (Ψ) and covariate influences on Ψ , and is probabilistically dependent on the other,
790 which estimates detection probability (p) and covariate influences on p (Kéry and Royle, 2016).
791 Site occupancy models are fed with a detection history comprising the detection (1) and non-
792 detection (0) of the species in a series of sites and sampling occasions (Guillera-Arroita, 2017).
793 Our nine-banded armadillo detection histories had 12 sampling occasions, which aggregate
794 data in five-day periods, as done in other studies on this species (e.g., Ferreguetti et al., 2016;
795 Rodrigues and Chiarello, 2018).

796 We selected two covariates likely to influence the p of the nine-banded armadillo (Table
797 2). The range of each camera trap's infrared flash was expected to influence p positively. The
798 distance to roads was expected to show a negative relation, as seen in Rodrigues and Chiarello,
799 2018. Based on the knowledge of armadillo biology presented in the introduction, we also
800 chose six covariates expected to influence the Ψ (Table 2). We scaled the continuous covariates
801 by their averages and standard deviations. We then tested for correlation between them using
802 the Spearman correlation test (Supplementary material S1). Detection covariates that showed
803 correlation with one another would not be used in the same submodel, neither would correlate
804 occupancy covariates.

Table 2 Description of each covariate used in occupancy modeling.

Covariate	Unit	Code	Type	Description	Prediction	Reference
Detection						
Camera trap range	meters	rang	continuous	Maximum range of each camera trap model's infrared flash. Obtained from official manuals	Positive correlation	Bushnell Outdoor Products, 2012; 2014; 2015; ScoutGuard Australia, 2014
Distance to roads	pixels	road	continuous	Euclidean distance from site to nearest roads. Extracted from a raster file obtained from Fundação Estadual de Proteção Ambiental Henrique Luis Roessler. Pixel size: 0.009 km ²	Negative correlation	FEPAM, 2022
Occupancy						
Distance to human settlements	pixels	sett	continuous	Euclidean distance from site to nearest human settlements. Extracted from a raster file obtained from Fundação Estadual de Proteção Ambiental Henrique Luis Roessler. Pixel size: 0.009 km ²	Positive correlation	FEPAM, 2022
Average temperature	°C	tavg	continuous	Mean of the average temperatures during the sampled months between 2010 and 2018. Average temperatures estimated from maximum and minimum monthly temperature values extracted from raster files obtained from WorldClim. Pixel size: 1 km ²	Positive correlation	Fick and Hijmans, 2017
Temperature variation	°C	tvar	continuous	Mean of the temperature variations during the sampled months between 2010 and 2018. Temperature variation estimated from maximum and minimum monthly temperature values extracted from raster files obtained from WorldClim. Pixel size: 1 km ²	Negative correlation	Fick and Hijmans, 2017
Detection of domestic dogs	-	cfam	categorical	Detection (1) or non-detection (0) of domestic dogs (<i>Canis lupus familiaris</i>) at the site. Obtained from our own data	Negative correlation	-
Detection of wild boars	-	sscr	categorical	Detection (1) or non-detection (0) of wild boars (<i>Sus scrofa</i>) at the site. Obtained from our own data	Negative correlation	-
Land cover category	-	cate	categorical	Primary type of land use at the site: natural forest, forest plantation, grassland, or mosaic of agriculture and pasture. Extracted from a raster file obtained from MapBiomias. Pixel size: 0.0009 km ²	Positive or negative correlation	Souza et al., 2020

805 In order to determine which covariates influence the p of the nine-banded armadillo,
806 we applied a model selection analysis using the Akaike Information Criterion (AIC) on
807 detection models, keeping the Ψ constant and using different combinations of detection
808 covariates. Afterwards, to find out which covariates influence Ψ , we ran a model selection
809 analysis once again. This time, on site occupancy models, using the detection covariates in the
810 best-ranked model, and different combinations of the occupancy covariates. Plausible models
811 were those with a $\Delta\text{AIC} \leq 2$, as per Burnham and Anderson, 2004. When more than one model
812 was equally plausible, we used model averaging using all covariates present in plausible
813 models to obtain the average p and Ψ per site and the effect of each covariate. Models were
814 built with the aid of the package 'unmarked' version 1.1.1 (Fiske and Chandler, 2011) of R
815 programming environment v.4.0.2 (R Core Team, 2021). Model averaging was done with the
816 packages 'MuMIn' version 1.43.17 (Burnham and Anderson, 2002) and 'AICcmodavg'
817 version 2.3-1 (Mazerolle, 2006).

818 To discover if this species responds differently to covariates in each region, we repeated
819 our modeling procedure using three alternative datasets: i) all sites, ii) only the Atlantic Forest
820 sites, and iii) only the Uruguayan Savanna sites. Due to an insufficient sample size, we did not
821 include the main land cover category covariate for datasets ii and iii.

822 *Daily activity patterns*

823 We estimated the daily activity patterns of the four armadillo species, the domestic dog
824 and the wild boar using date and time data recorded by the camera traps. We only used records
825 with a gap of at least one hour. To determine the number of nocturnal records, we calculated
826 the mean sunrise and sunset hours in each study area during the respective sampling periods
827 using data from <https://www.timeanddate.com/> (Supplementary material S2; Time and Date
828 AS, 2022). We used the Rayleigh test of uniformity to evaluate whether daily activity patterns

829 were more uniform (i.e., equally spaced across hours) than expected by a uniform statistical
830 distribution. We ran this test using the three datasets mentioned above. The angular mean,
831 representing the average period of activity, was calculated for each dataset.

832 To better understand if this species behaves differently in each region, we estimated the
833 coefficient of overlap ($\hat{\Delta}$) of nine-banded armadillo records in the Atlantic Forest sites with
834 those in the Uruguayan Savanna sites. To identify whether the nine-banded armadillo's activity
835 overlaps with that of the other species, we estimated $\hat{\Delta}$ between them. Finally, to investigate
836 potential negative effects of the domestic dog and wild boar on nine-banded armadillo activity
837 patterns, we estimated $\hat{\Delta}$ of nine-banded armadillo records in sites where either exotic species
838 was detected with those in sites where they weren't detected. Overlap values range from 0 to
839 1, where 0 means no temporal overlap and 1 means complete overlap (Ridout and Linkie,
840 2009). We used the $\hat{\Delta}_4$ estimator for sample sizes greater than 75 when estimating overlap
841 between the nine-banded armadillo and the exotic species or between different sets of nine-
842 banded armadillo records. When estimating overlap between species of armadillo, we used the
843 $\hat{\Delta}_1$ estimator for small samples. We obtained confidence intervals through 1000 resamples of a
844 bootstrapping procedure. Rayleigh tests and angular mean calculations were carried out in the
845 R package 'circular' version 0.4-93 (Agostinelli and Lund, 2017). Overlap analysis was carried
846 out in the R package 'overlap' version 0.3.4 (Ridout and Linkie, 2009).

847 **Results**

848 *Drivers of the nine-banded armadillo's occurrence*

849 The nine-banded armadillo was detected in 88 of 162 sites, resulting in a naïve
850 occupancy of 0.54. Naïve occupancy was smaller in the Atlantic Forest (0.38) than in the
851 Uruguayan Savanna (0.76). We created four detection models for each dataset (Supplementary
852 material S3). We designed 21 site occupancy models for dataset i, from which only one was
853 plausible (Table 3). Estimated p for dataset i ranged from 0.08 to 0.44 (mean = 0.32), while
854 estimated Ψ ranged from 0.29 to 0.98 (mean = 0.54). In the plausible model, four covariates
855 presented statistically significant effects ($p < 0.05$; Supplementary material S4). Camera trap
856 range had a positive influence on p (Fig. 2a), whereas distance to roads influenced p negatively
857 (Fig. 2b). Distance to human settlements had a positive influence on Ψ (Fig. 2c), as did the
858 detection of domestic dogs (Fig. 2d).

859 For dataset ii (Atlantic Forest sites), we made 15 site occupancy models. Two were
860 equally plausible (Table 3). The estimated p ranged from 0.03 to 0.62 (mean = 0.34), and the
861 estimated Ψ ranged from 0.27 to 0.87 (mean = 0.43). The same detection covariates were
862 present as in dataset i and, after model averaging, they also showed statistically significant
863 influences on p (Supplementary material S5). Camera trap range showed a positive influence
864 (Fig. 2e), while distance to roads showed a negative influence (Fig. 2f). Average temperature
865 and detection of domestic dogs were present in the best model of Ψ . However, they did not
866 show a significant influence on Ψ .

867 Finally, we built another 15 site occupancy models for dataset iii (Uruguayan Savanna
868 sites). Seven were equally plausible (Table 3). Estimated p was constant at 0.28, while
869 estimated Ψ ranged from 0.76 to 0.86 (mean = 0.81). While no detection covariates influenced
870 the armadillo's detection, all occupancy covariates appeared in at least one plausible model.

871 However, after model averaging, they had no significant influence on Ψ (Supplementary
872 material S5).

Table 3 Model selection table showing the plausible site occupancy models ($\Delta AIC \leq 2$) for the nine-banded armadillo. Ψ = occupancy, p = detection, rang = camera trap range, road = distance to roads, sett = distance to human settlements, tavg = average temperature, tvar = temperature variation, cfam = detection of domestic dogs, sscr = detection of wild boars.

Model	n° parameters	AIC	ΔAIC	AIC weight	Cumulative weight
All sites					
$\Psi(\text{sett}+\text{cfam}) p(\text{rang}+\text{road})$	6	1387.18	0.00	0.51	0.51
$\Psi(\text{sett}) p(\text{rang}+\text{road})$	5	1389.33	2.15	0.17	0.69
Atlantic Forest					
$\Psi(\text{tavg}+\text{cfam}) p(\text{rang}+\text{road})$	6	594.49	0.00	0.27	0.27
$\Psi(\text{tavg}) p(\text{rang}+\text{road})$	5	595.39	0.90	0.17	0.44
$\Psi(\text{sett}+\text{tavg}) p(\text{rang}+\text{road})$	6	596.93	2.44	0.08	0.52
Uruguayan Savanna					
$\Psi(.) p(.)$	2	761.07	0.00	0.17	0.17
$\Psi(\text{tvar}) p(.)$	3	762.14	1.08	0.10	0.27
$\Psi(\text{tvar}+\text{cfam}) p(.)$	4	762.16	1.10	0.10	0.37
$\Psi(\text{cfam}) p(.)$	3	762.37	1.31	0.09	0.45
$\Psi(\text{sett}) p(.)$	3	762.48	1.41	0.08	0.54
$\Psi(\text{sscr}) p(.)$	3	762.50	1.44	0.08	0.62
$\Psi(\text{tavg}) p(.)$	3	762.80	1.73	0.07	0.69
$\Psi(\text{sett}+\text{cfam}) p(.)$	4	763.77	2.70	0.04	0.73

873 *Daily activity patterns of armadillo species*

874 The majority (97%) of nine-banded armadillo detections occurred during nighttime
875 (19:18 - 06:15). This species showed non-uniform activity ($p < 0.05$) for the three datasets (Fig.
876 3a, b and c), with an angular mean always between 23:00 and 00:00. Activity patterns were
877 similar in the Atlantic Forest and Uruguayan Savanna sites ($\hat{\Delta}_4 = 0.92$; confidence interval (CI)
878 = 0.86 - 0.97; Fig. 4a).

879 The six-banded armadillo had 92% nocturnal records, non-uniform activity in the full
880 dataset (i) (Fig. 3d), and an angular mean between 23:00 and 00:00. Its $\hat{\Delta}_1$ with the nine-banded
881 armadillo was 0.77 (CI = 0.61 - 0.93; Fig. 4b). The southern long-nosed armadillo showed 80%
882 nocturnality, non-uniform activity in dataset i (Fig. 3e), and an angular mean between 23:00
883 and 00:00. It presented a $\hat{\Delta}_1$ of 0.78 (CI = 0.63 - 0.94) with the nine-banded armadillo (Fig. 4c).
884 Finally, all records of the greater naked-tailed armadillo were nocturnal. Like the other species,

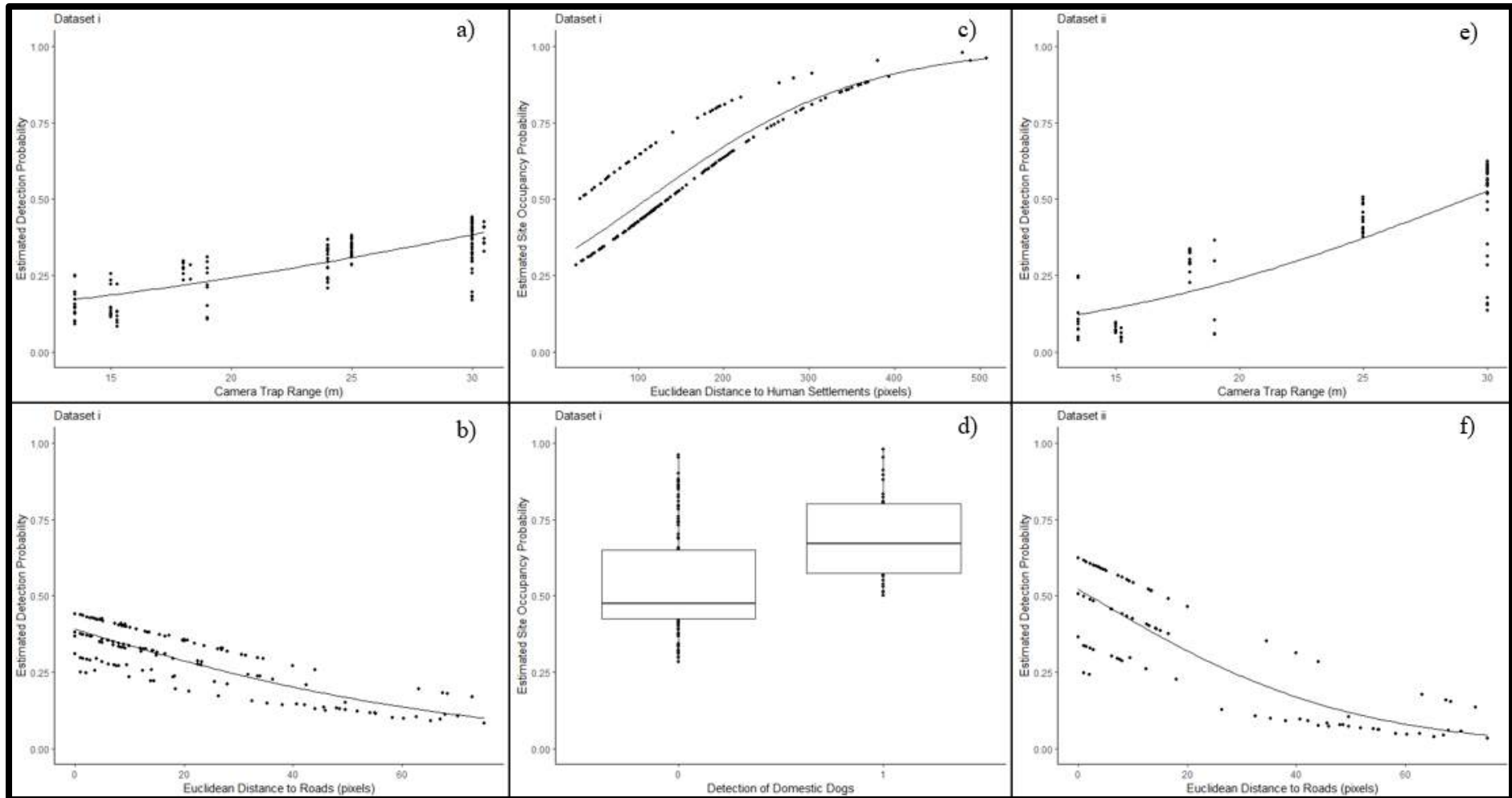


Figure 2 Relations between estimated detection (p) and site occupancy (Ψ) probabilities of the nine-banded armadillo and statistically significant covariates: a) camera trap range and p in all sites (dataset i); b) distance to roads and p in dataset i; c) distance to human settlements and Ψ in dataset i; d) detection of domestic dogs and Ψ in dataset i; e) camera trap range and p in the Atlantic Forest (dataset ii); f) distance to roads and p in dataset ii.

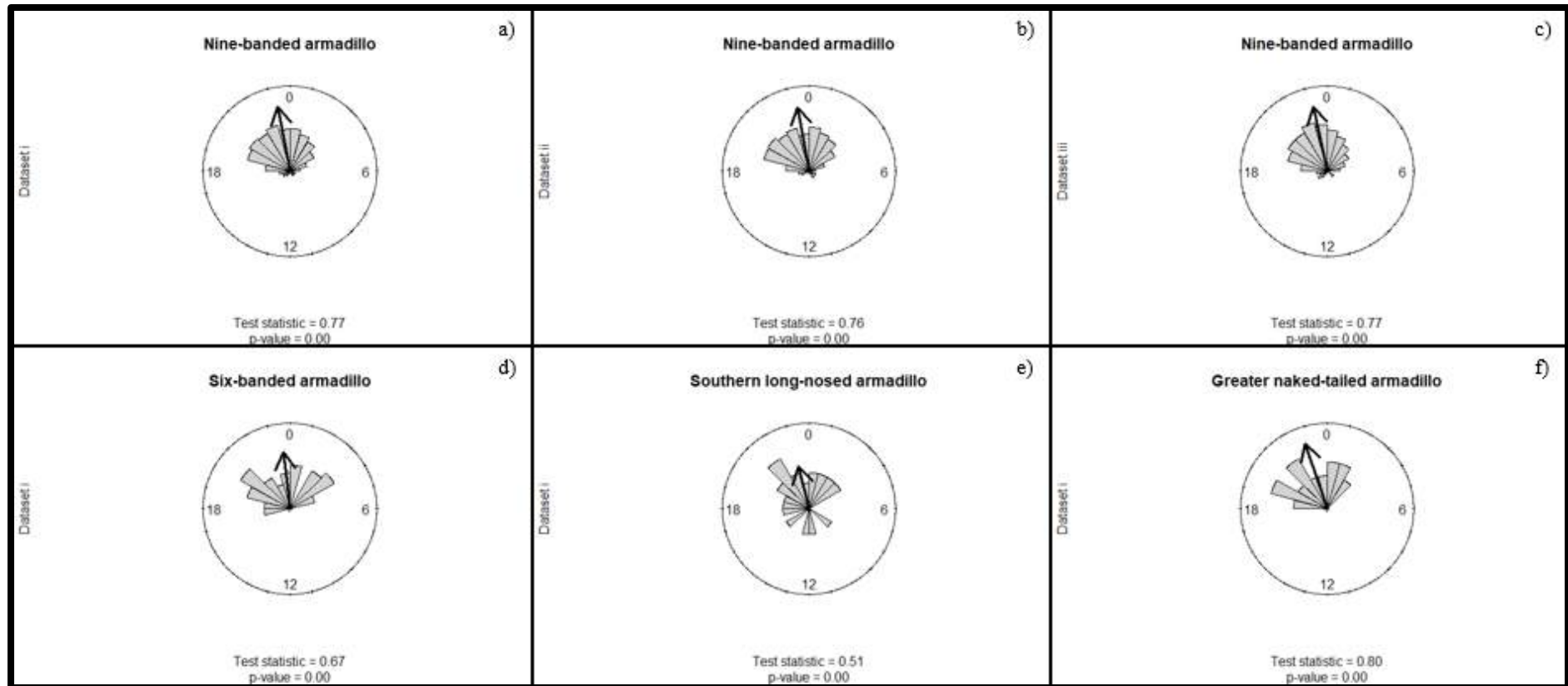


Figure 3 Daily activity patterns of: a) the nine-banded armadillo in all sites (dataset i); b) the nine-banded armadillo in the Atlantic Forest (dataset ii); c) the nine-banded armadillo in the Uruguayan Savanna (dataset iii); d) the six-banded armadillo in dataset i; e) the southern long-nosed armadillo in dataset i; f) the greater naked-tailed armadillo in dataset i. Arrows indicate angular means; their lengths are proportional to the non-uniformity of the data. Below each graph are the results of their respective Rayleigh tests of uniformity.

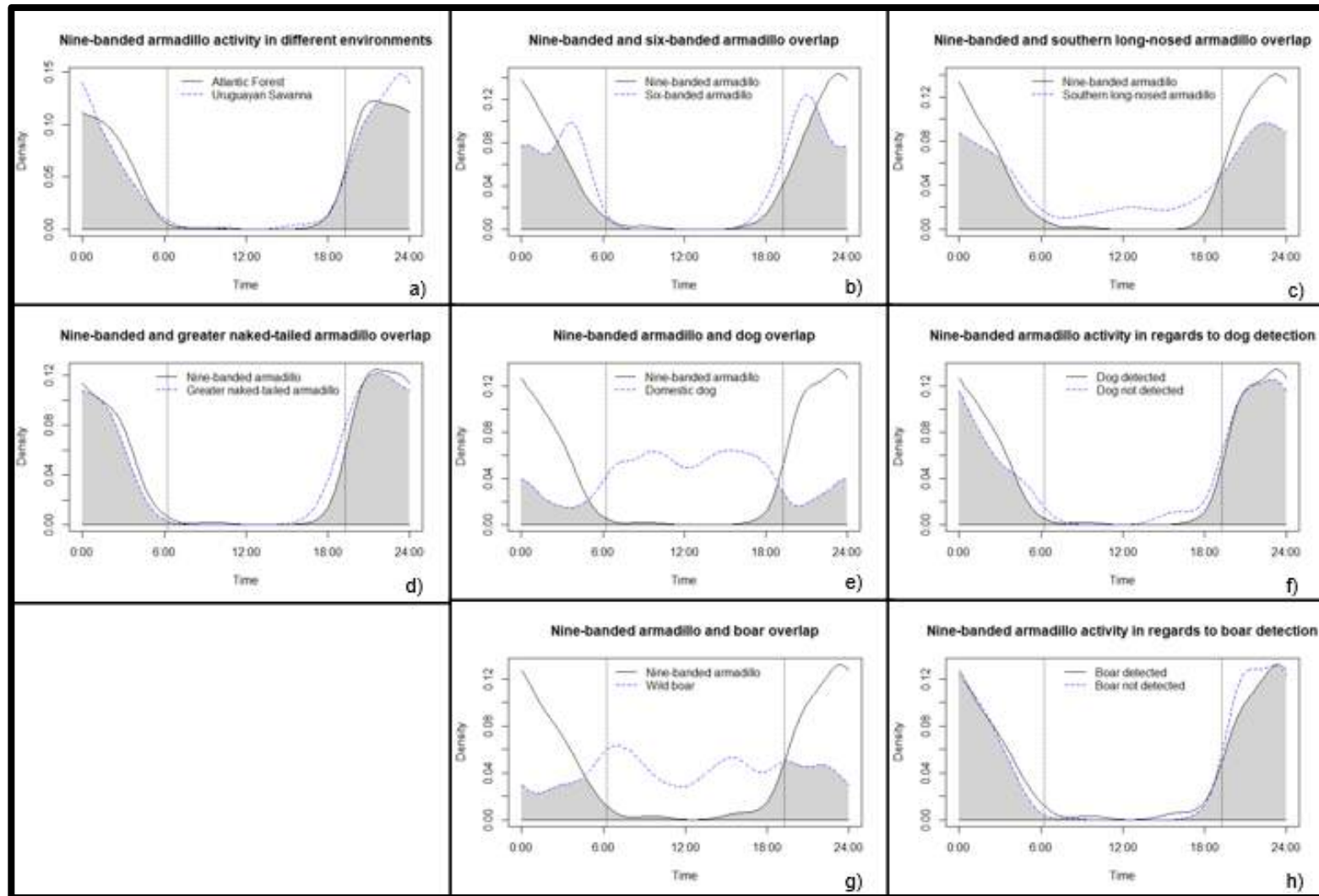


Figure 4 Daily activity patterns of the nine-banded armadillo: a) in the Atlantic Forest and Uruguayan Savanna; b) and the six-banded armadillo; c) and the southern long-nosed armadillo; d) and the greater naked-tailed armadillo; e) and the domestic dog; f) in sites with and without detections of the domestic dog; g) and the wild boar; h) in sites with and without detections of the wild boar. Vertical dotted lines indicate average sunrise and sunset hours.

885 it showed non-uniform activity in dataset i (Fig. 3f). However, the angular mean was between
886 22:00 and 23:00. Its $\hat{\Delta}_1$ with the nine-banded armadillo was 0.93 (CI = 0.76 - 1.00; Fig. 4d).

887 Domestic dog and wild boar records were mostly diurnal (Supplementary material S6).
888 The $\hat{\Delta}_4$ between domestic dogs and nine-banded armadillos was low (0.27; CI = 0.20 - 0.36;
889 Fig. 4e), and nine-banded armadillo activity was similar in sites where the domestic dog was
890 detected and in those where it was not ($\hat{\Delta}_4 = 0.92$; CI = 0.84 - 1.00; Fig. 4f). The $\hat{\Delta}_4$ between
891 wild boars and nine-banded armadillos was medium-low (0.45; CI = 0.37 - 0.52; Fig. 4g), and
892 nine-banded armadillo activity was similar in sites with and without wild boar detections ($\hat{\Delta}_4 =$
893 0.94; CI = 0.88 - 0.99; Fig. 4h).

894 **Discussion**

895 We bring novel information on the occurrence of the nine-banded armadillo --as
896 measured by site occupancy probability (Ψ) that accounts for detection biases-- and on the daily
897 activity patterns of it and three other armadillo species in an extensive portion of southern
898 Brazil and northern Uruguay. The region comprises the Atlantic Forest and the Uruguayan
899 Savanna. It is therefore characterized by sharp ecological gradients produced by the presence
900 of biotic components from both biomes. We found a general pattern of nine-banded armadillo
901 occurrence being positively related to the distance to human settlements, in agreement with our
902 predictions. Proximity to human settlements has been shown to negatively affect this species
903 in other portions of its distribution (e.g., DeGregorio et al., 2021). However, to the extent of
904 our knowledge, this is the first time this covariate has been associated with differences in the
905 species' occurrence. Although with wide intervals of confidence, we found that mean
906 occurrence probability was almost twice as high in the Uruguayan Savanna (0.81) than in the
907 Atlantic Forest (0.43). The distance to human settlements covariate was also higher in the
908 Uruguayan Savanna (mean = 20.05 km) than in the Atlantic Forest (mean = 9.41 km). It seems
909 that, in the southern limits of the Atlantic Forest, the high density of human settlements may
910 be harming the nine-banded armadillo populations by greatly reducing the amount of suitable
911 habitat for the species. As 80% of Atlantic Forest sites were located within protected areas, and
912 the nine-armadillo occurred in 43% of these sites, it seems reasonable to suggest that protected
913 area coverage alone is not enough to maintain suitable habitats for the species in the Atlantic
914 Forest. The reverse scenario --of successful conservation of nine-armadillo armadillo
915 populations-- can be inferred for the Uruguayan Savanna, where the species occupied 81% of
916 the studied sites.

917 We found a positive relation between nine-banded armadillo occurrence and the
918 detection of domestic dogs. This was contrary to our predictions and somehow surprising, as

919 scientific literature often reveals that dogs are an important threat to the conservation of
920 medium sized mammals (e.g., Cassano et al., 2014; Lessa et al., 2016; Paschoal et al., 2018;
921 Zapata-Ríos and Branch, 2018). We suggest that this pattern can be explained by two
922 phenomena: i) the widespread distribution of the nine-banded armadillo, which occurred in
923 over half the sites we analyzed; ii) both species are affected similarly by one or more covariates
924 that favor the occurrence of both, resulting in a sharing of occurrence sites.

925 We found that all recorded species of armadillo are mostly nocturnal in the study areas,
926 and that the nine-banded armadillo showed high temporal overlap with the other three
927 armadillos. The nine-banded armadillo was expected to be mostly nocturnal, as in studies set
928 in other portions of its distribution (e.g., Ferreguetti et al., 2016). Almost nothing is known
929 about the greater naked-tailed armadillo's biology, although its genus is considered mostly
930 nocturnal (Meritt, 1985). We were surprised by the predominantly nocturnal activity of the six-
931 banded and southern long-nosed armadillos, which are mostly cited as diurnal in the scientific
932 literature (e.g., Feijó, 2020; Ferreguetti et al., 2016). The nocturnal behavior of the last two
933 species in the studied sites might be related to the environmental temperature, as armadillos are
934 known to show greater nocturnality when temperature exceeds their physiological limits (e.g.,
935 Attias et al., 2018; Maccarini et al., 2015). In the studied region, high temperatures (mean =
936 20.5 °C) are frequent in the spring and summer, seasons in which we carried out our sampling
937 procedure. It would be necessary for further studies to analyze these species' activity patterns
938 during the autumn and winter months, to better assess the effect of temperature on their
939 activities.

940 We discovered that the nine-banded armadillo showed low temporal overlap with
941 domestic dogs, and medium to low overlap with wild boars. This result reveals that the nine-
942 banded armadillo is for the most part temporally segregated from the exotic species. The
943 mismatch in temporal activity can decrease the chance of encounters, as both species seem to

944 share sites (i.e., the positive relation between dog detection and armadillo occurrence) and dogs
945 are known predators of armadillos (Paschoal et al., 2018). Furthermore, nine-banded armadillo
946 activity was revealed to be very similar in sites with and without the detection of either exotic
947 species, and between the Atlantic Forest and Uruguayan Savanna. Average temperatures,
948 calculated from 2010 to 2018, were similar in Uruguayan Savanna sites (mean = 20.7 °C) and
949 in Atlantic Forest sites (mean = 20.31 °C), which is consistent with this result. However,
950 DeGregorio et al. (2021) found a relation between proximity to human settlements and
951 increased armadillo nocturnality in the United States. We believe that, because this species is
952 highly nocturnal in all our study areas, there is no room for a change in its activity pattern in
953 response to disturbances. It is plausible that this local inability of the nine-banded armadillo to
954 change its activity pattern makes it more susceptible to the encroachment of human populations
955 into its natural habitat than in the northern limit of its distribution.

956 The number of records we obtained for the nine-banded armadillo was much greater
957 than for every other armadillo species. This compromised our ability to analyze the patterns of
958 occurrence and temporal overlap of the greater naked-tailed, southern long-nosed, six-banded,
959 and seven-banded armadillos. Scientific knowledge is very deficient for the former two species,
960 leading us to have no expectations regarding their detection. However, the latter two species
961 are given least concern conservation statuses on a national level (ICMBio, 2015), are as
962 abundant as the nine-banded armadillo in other parts of their distributions (Bonato et al., 2008;
963 Silva and Henriques, 2009), and the six-banded armadillo has been studied through camera
964 trapping before (e.g., Ferregueti et al., 2016). This leads us to be concerned about their local
965 conservation statuses, as it was unexpected that they would show so few detections, or none in
966 the case of the seven-banded armadillo. Seeing as even the nine-banded armadillo presented
967 results that suggest its populations are diminishing due to human influence, we strongly

968 recommend that further research be done to elucidate the patterns of use of time and space by
969 the less studied armadillo species before they disappear from these ecosystems.

970 **References**

- 971 Abba A. M., Vizcaíno S. F., 2011. Distribución de los armadillos (Xenarthra: Dasypodidae)
972 en la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Mastozoología Neotropical*. 18(2), 185 – 206.
- 973 Abba A. M., Gonzalez E., 2014. *Dasypus hybridus*. The IUCN Red List of Threatened
974 Species. e.T6288A47440329. [https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-](https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T6288A47440329.en)
975 [1.RLTS.T6288A47440329.en](https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T6288A47440329.en) (accessed 23 January 2022)
- 976 Agostinelli C., Lund U., 2017. R package ‘circular’: Circular Statistics (version 0.4-93).
977 Available from: <https://r-forge.r-project.org/projects/circular/> (accessed 19 January 2022)
- 978 Anacleto T. C. S., Smith P., Abba A. M., Superina M., 2014. *Dasypus septemcinctus*. The
979 IUCN Red List of Threatened Species. e.T6293A47441509.
980 <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T6293A47441509.en> (accessed 19
981 January 2022)
- 982 Anacleto T. C. S., Chiarello A. G., da Silva K. F. M., Mourão G. M., Vaz S. M., 2015.
983 Avaliação do risco de extinção de *Cabassous tatouay* (Desmarest, 1804) no Brasil, in:
984 Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (Ed). Avaliação de risco de
985 extinção dos xenartros brasileiros. Brasília. pp. 127 - 139
- 986 Attias N., Oliveira-Santos L. G. R., Fagan W. F., Mourão G., 2018. Effects of air temperature
987 on habitat selection and activity patterns of two tropical imperfect homeotherms. *Animal*
988 *Behaviour*. 140, 129 - 140. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.04.011>
- 989 Bianchi R. C., Mendes S. L., Marco Jr. P., 2010. Food habits of the ocelot, *Leopardus*
990 *pardalis*, in two areas in southeast Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*.
991 45(3), 111 – 119. <https://doi.org/10.1080/01650521.2010.514791>
- 992 Boldrini I. I., 2009. A flora dos Campos do Rio Grande do Sul, in: Pillar V. P., Müller S. C.,
993 Castilhos Z. M. S., Jacques A. V. A. (Eds). Campos Sulinos – conservação e uso sustentável
994 da biodiversidade. MMA, Brasília. pp. 63 – 77
- 995 Brazeiro A., Achkar M., Toranza C., Bartesaghi L., 2020. Agricultural expansion in
996 Uruguayan grasslands and priority areas for vertebrate and woody plant conservation.
997 *Ecology and Society*. 25(1), 15. <https://doi.org/10.5751/ES-11360-250115>
- 998 Bonato V., Marins E. G., Machado G., Silva C. Q., Reis S. F., 2008. Ecology of the
999 armadillos *Cabassous unicinctus* and *Euphractus sexcinctus* (Cingulata: Dasypodidae) in a
1000 Brazilian Cerrado. *Journal of Mammalogy*. 89(1), 168 - 174.
- 1001 Burnham K. P., Anderson D. R., 2002. Model selection and multimodel inference: a practical
1002 information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York
- 1003 Burnham K. P., Anderson D. R., 2004. Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in
1004 Model Selection. *Sociological Methods Research*. 33, 261 – 304.
1005 <https://doi.org/10.1177/0049124104268644>
- 1006 Bushnell Outdoor Products, 2012. NatureView® Cam HD Instruction Manual. Available
1007 from: <https://www.bushnell.com/bu-manuals.html> (accessed 23 January 2022)
- 1008 Bushnell Outdoor Products, 2014. NatureView® HD Essential Instruction Manual. Available
1009 from: <https://www.bushnell.com/bu-manuals.html> (accessed 23 January 2022)

- 1010 Bushnell Outdoor Products, 2015. Trophy® Cam HD Aggressor Instruction Manual.
1011 Available from: <https://www.bushnell.com/bu-manuals.html> (accessed 23 January 2022)
- 1012 Cassano C. R., Barlow J., Pardini R., 2014. Forest loss or management intensification?
1013 Identifying causes of mammal decline in cacao agroforests. *Biological Conservation*. 169, 14
1014 – 22. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2013.10.006>
- 1015 DeGregorio B. A., Gale C., Lassiter E. V., Massey A., Roberts C. P., Veon J. T., 2021. Nine-
1016 banded armadillo (*Dasyopus novemcinctus*) activity patterns are influenced by human activity.
1017 *Ecology and Evolution*. 11, 15874 – 15881. <https://doi.org/10.1002/ece3.8257>
- 1018 Delibes-Mateos M., Smith A. T., Slobodchikoff C. N., Swenson J. E., 2011. The paradox of
1019 keystone species persecuted as pests: A call for the conservation of abundant small mammals
1020 in their native range. *Biological Conservation*. 144, 1335 – 1346.
1021 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.02.012>
- 1022 Duarte L. S., Bergamin R. S., Marcilio-Silva V., Seger G. D. S., Marques M. C. M., 2014.
1023 Phylobetadiversity among Forest Types in the Brazilian Atlantic Forest Complex. *PLoS*
1024 *ONE*. 9(8), e105043. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105043>
- 1025 Dudley N., 2008. *Guidelines for Applying Protected Area Management Categories*. Gland,
1026 Switzerland
- 1027 Faria-Corrêa M. A., Vaz S. M., Anacleto T. C. S., de Camargo e Timo T. P., 2015. Avaliação
1028 do risco de extinção de *Dasyopus hybridus* (Desmarest, 1804) no Brasil, in: Instituto Chico
1029 Mendes de Conservação da Biodiversidade (Ed). *Avaliação de risco de extinção dos*
1030 *xenartros brasileiros*. Brasília. pp. 153 - 161
- 1031 Feijó A., Patterson B. D., Cordeiro-Estrela P., 2018. Taxonomic revision of the long-nosed
1032 armadillos, Genus *Dasyopus* Linnaeus, 1758 (Mammalia, Cingulata). *PLoS ONE* 13(4),
1033 e0195084. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0195084>
- 1034 Feijó A., Patterson B. D., Cordeiro-Estrela P., 2019. Phenotypic variability and
1035 environmental tolerance shed light on nine-banded armadillo Nearctic invasion. *Biol.*
1036 *Invasions*. 22, 255 – 269. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02085-8>
- 1037 Feijó A., 2020. *Dasyopus septemcinctus* (Cingulata: Dasypodidae). *Mammalian Species*.
1038 52(987), 1 – 9. <https://doi.org/10.1093/mspecies/sez022>
- 1039 Ferreguetti A. C., Tomas W. M., Bergallo H. G., 2016. Density and niche segregation of two
1040 armadillo species (*Xenarthra: Dasypodidae*) in the Vale Natural Reserve, Brazil. *Mammalian*
1041 *Biology*. 81, 138 – 145. <http://dx.doi.org/10.1016/j.mambio.2015.10.007>
- 1042 Fick S. E., Hijmans R. J., 2017. WorldClim 2: new 1km spatial resolution climate surfaces
1043 for global land areas. *International Journal of Climatology*. 37(12), 4302 - 4315.
1044 <http://dx.doi.org/10.1002/joc.5086>
- 1045 Fiske I. J., Chandler R. B., 2011. unmarked: An R Package for Fitting Hierarchical Models of
1046 Wildlife Occurrence and Abundance. *Journal of Statistical Software*. 43(10), 1 – 23.
1047 <http://doi.org/10.18637/jss.v043.i10>
- 1048 Foster V. C., Sarmiento P., Sollmann R., Tôrres N., Jácomo A. T. A., Negrões N., Fonseca C.,
1049 Silveira L., 2013. Jaguar and Puma Activity Patterns and Predator-Prey Interactions in Four
1050 Brazilian Biomes. *BIOTROPICA*. 0(0), 1 – 7. <http://doi.org/10.1111/btp.12021>

- 1051 Fundação Estadual de Proteção Ambiental Henrique Luiz Roessler (FEPAM), 2022.
1052 Arquivos digitais para uso em SIG. Available from:
1053 http://www.fepam.rs.gov.br/biblioteca/geo/bases_geo.asp (accessed 23 January 2022)
- 1054 Gaynor K. M., Hojnowski C. E., Carter N. H., Brashares J. S., 2018. The influence of human
1055 disturbance on wildlife nocturnality. *Science*. 360, 1232 – 1235.
1056 <https://doi.org/10.1126/science.aar7121>
- 1057 Gómez-Ortiz Y., Monroy-Vilchis O., 2013. Feeding ecology of puma *Puma concolor* in
1058 Mexican montane forests with comments about jaguar *Panthera onca*. *Wildl. Biol.* 19, 179 –
1059 187. <https://doi.org/10.2981/12-092>
- 1060 Guillera-Aroita G., 2017. Modelling of species distributions, range dynamics and
1061 communities under imperfect detection: advances, challenges and opportunities. *Ecography*.
1062 40, 281 – 295. <https://doi.org/10.1111/ecog.02445>
- 1063 Hegel C. G. Z., Santos L. R., Marinho J. R., Marini M. Â., 2019. Is the wild pig the real “big
1064 bad wolf”? Negative effects of wild pig on Atlantic Forest mammals. *Biol. Invasions*. 21,
1065 3561 – 3574. <https://doi.org/10.1007/s10530-019-02068-9>
- 1066 Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (Ed), 2015. Avaliação de risco de
1067 extinção dos xenartros brasileiros. Brasília.
- 1068 Kéry M., Royle J. A., 2016. Applied Hierarchical Modeling in Ecology: Analysis of
1069 distribution, abundance and species richness in R and BUGS. Academic Press, Elsevier
- 1070 Lessa I., Guimarães T. C. S., Bergallo H. G., Cunha A., Vieira E. M., 2016. Domestic dogs in
1071 protected areas: a threat to Brazilian mammals? *Natureza & Conservação*. 14, 46 – 56.
1072 <http://dx.doi.org/10.1016/j.ncon.2016.05.001>
- 1073 Loughry W. J., McDonough C. M., 1998. Comparisons between nine-banded armadillo
1074 (*Dasypus novemcinctus*) populations in Brazil and the United States. *Rev. Biol. Trop.* 46(4),
1075 1173 – 1183.
- 1076 Loughry W. J., Perez-Heydrich C., McDonough C. M., Oli M. K., 2013. Population
1077 Dynamics and Range Expansion in Nine-Banded Armadillos. *PLoS ONE*. 8(7), e68311.
1078 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068311>
- 1079 Maccarini T. B., Attias N., Medri Í. M., Marinho-Filho J., Mourão G., 2015. Temperature
1080 influences the activity patterns of armadillo species in a large neotropical wetland. *Mammal*
1081 *Research*. 60, 403 - 409. <https://dx.doi.org/10.1007/s13364-015-0232-2>
- 1082 MacKenzie D. I., Nichols J. D., Lachman G. B., Droege S., Royle J. A., Langtimm C. A.,
1083 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one.
1084 *Ecology*. 83(8), 2248 – 2255. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2248:ESORWD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2248:ESORWD]2.0.CO;2)
1085
- 1086 MacKenzie D. I., Nichols J. D., Royle J. A., Pollock K. H., Bailey L. L., Hines J. E., 2006.
1087 Occupancy Estimation and Modeling – Inferring Patterns and Dynamics of Species
1088 Occurrence. Elsevier Inc.

- 1089 Mazerolle M. J., 2006. Improving data analysis in herpetology: using Akaike's Information
 1090 Criterion (AIC) to assess the strength of biological hypotheses. *Amphibia-Reptilia*. 27, 169 –
 1091 180. <https://doi.org/10.1163/156853806777239922>
- 1092 McNab B. K., 1979. The influence of body size on the energetics and distribution of fossorial
 1093 and burrowing mammals. *Ecology*. 60, 1010 - 1021
- 1094 McNab B. K., 1980. Energetics and the limits to a temperate distribution in armadillos.
 1095 *Journal of Mammalogy*. 61, 606 - 627
- 1096 McNab B. K., 1985. Energetics, population biology, and distribution of xenarthrans, living
 1097 and extinct, in: Montgomery G. G. (Ed). *The evolution and ecology of armadillos, sloths and*
 1098 *vermilinguas*. Smithsonian Institution Press, Washington and London. pp. 219 - 232
- 1099 McDonough C. M., 2000. Social Organization of Nine-banded Armadillos (*Dasyopus*
 1100 *novemcinctus*) in a Riparian Habitat. *Am. Midl. Nat.* 144, 139 – 151.
 1101 [http://dx.doi.org/10.1674/0003-0031\(2000\)144\[0139:SOONBA\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1674/0003-0031(2000)144[0139:SOONBA]2.0.CO;2)
- 1102 McDonough C. M., DeLaney M. A., Le P. Q., Blackmore M. S., Loughry W. J., 2000.
 1103 Burrow characteristics and habitat associations of armadillos in Brazil and the United States
 1104 of America. *Rev. Biol. Trop.* 48(1), 109 – 120.
- 1105 Meritt Jr. D. A., 1985. Naked-tailed armadillos *Cabassous* sp., in: Montgomery G. G. (Ed.).
 1106 *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths, and Vermilinguas*. Smithsonian Institution
 1107 Press, Washington, DC. pp. 389 – 391
- 1108 Nunes A. V., Peres C. A., Constantino P. A. L., Santos B. A., Fischer E., 2019. Irreplaceable
 1109 socioeconomic value of wild meat extraction to local food security in rural Amazonia.
 1110 *Biological Conservation*. 236, 171 – 179. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.05.010>
- 1111 Oliveira-Filho A. T., Fontes M. A. L., 2000. Patterns of Floristic Differentiation among
 1112 Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. *BIOTROPICA*. 32(4),
 1113 793 – 810. [http://dx.doi.org/10.1646/0006-3606\(2000\)032\[0793:POFDAA\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1646/0006-3606(2000)032[0793:POFDAA]2.0.CO;2)
- 1114 Olson D. M., et al., 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth.
 1115 *BioScience*. 51(11), 933 – 938. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)
- 1117 Overbeck G. E., et al., 2015. Conservation in Brazil needs to include non-forest ecosystems.
 1118 *Diversity Distrib.* 21, 1455 – 1460. <https://doi.org/10.1111/ddi.12380>
- 1119 Paschoal A. M. O., Massara R. L., Bailey L. L., Doherty Jr. P. F., Santos P. M., Paglia A. P.,
 1120 Hirsch A., Chiarello A. G., 2018. Anthropogenic Disturbances Drive Domestic Dog Use of
 1121 Atlantic Forest Protected Areas. *Tropical Conservation Science*. 11, 1 – 14.
 1122 <https://doi.org/10.1177/1940082918789833>
- 1123 Platt S. G., Rainwater T. R., Brewer S. W., 2004. Aspects of the burrowing ecology of nine-
 1124 banded armadillos in northern Belize. *Mamm. Biol.* 69(4), 217 – 224.
 1125 <https://doi.org/10.1078/1616-5047-00138>
- 1126 R Core Team, 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation
 1127 for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from <https://www.R-project.org/>
 1128 (accessed 13 January 2022)

- 1129 Rezende C. L., Scarano F. R., Assad E. D., Joly C. A., Metzger J. P., Strassburg B. B. N.,
 1130 Tabarelli M., Fonseca G. A., Mittermeier R. A., 2018. From hotspot to hopespot: An
 1131 opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspectives in Ecology and Conservation*. 16,
 1132 208 – 214. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2018.10.002>
- 1133 Ridout M., Linkie M., 2009. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap
 1134 data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics*. 14(3), 322 – 337.
 1135 <https://doi.org/10.1198/jabes.2009.08038>
- 1136 Rodrigues T. F., Chiarello A. G., 2018. Native forests within and outside protected areas are
 1137 key for nine-banded armadillo (*Dasypus novemcinctus*) occupancy in agricultural landscapes.
 1138 *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 266, 133 -141.
 1139 <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.08.001>
- 1140 Rodrigues T. F., Mantellatto A. M. B., Superina M., Chiarello A. G., 2019. Ecosystem
 1141 services provided by armadillos. *Biol. Rev.* <https://doi.org/10.1111/brv.12551>
- 1142 Santos P. M., et al., 2019. Neotropical xenarthrans: a data set of occurrence of xenarthran
 1143 species in the Neotropics. *Ecology*. 100(7), e02663. <https://doi.org/10.1002/ecy.2663>
- 1144 Sawyer C. F., Brinkman D. C., Walker V. D., Covington T. D., Stienstraw E. A., 2012. The
 1145 zoogeomorphic characteristics of burrows and burrowing by nine-banded armadillos
 1146 (*Dasypus novemcinctus*). *Geomorphology*. 157, 122 – 130.
 1147 <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2012.01.028>
- 1148 ScoutGuard Australia, 2014. Professional Trapping Supplies Catalogue. Available from:
 1149 <http://www.scoutguard.com.au/> (accessed 23 January 2022)
- 1150 Shamon H., Maor R., Saltz D., Dayan T., 2018. Increased mammal nocturnality in
 1151 agricultural landscapes results in fragmentation due to cascading effects. *Biological*
 1152 *Conservation*. 226, 32 – 41. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.07.028>
- 1153 Silva K. F. M., Henriques R. P. B., 2009. Ecologia de população e área de vida do tatu-mirim
 1154 (*Dasypus septemcinctus*) em um Cerrado no Brasil Central. *Edentata*. 8(10), 48 - 53.
- 1155 Silveira R. S., Cademartori C. V., 2017. Padrões de Uso de Tocais por Mamíferos em Área de
 1156 Floresta Estacional Semidecidual no Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Zoociências*. 18(3),
 1157 61 – 70. <https://doi.org/10.34019/2596-3325.2017.v18.24676>
- 1158 Souza Jr. C. M., et al., 2020. Reconstructing Three Decades of Land Use and Land Cover
 1159 Changes in Brazilian Biomes with Landsat Archive and Earth Engine. *Remote Sensing*.
 1160 12(17). <https://doi.org/10.3390/rs12172735>
- 1161 Superina M., Pagnutti N., Abba A. M., 2013. What do we know about armadillos? An
 1162 analysis of four centuries of knowledge about a group of South American mammals, with
 1163 emphasis on their conservation. *Mammal Review*. 44(1), 69 – 80.
 1164 <https://doi.org/10.1111/mam.12010>
- 1165 Time and Date AS. Sunrise and Sunset Calculator. Available from
 1166 <https://www.timeanddate.com/sun/> (accessed 13 January 2022)
- 1167 Whitaker Jr. J. O., Ruckdeschel C., Bakken L., 2012. Food of the Armadillo *Dasypus*
 1168 *novemcinctus* L. from Cumberland Island, GA. *Southeastern Naturalist*. 11(3), 497 – 506.
 1169 <http://dx.doi.org/10.1656/058.011.0312>

- 1170 Zapata-Ríos G., Branch L. C., 2018. Mammalian carnivore occupancy is inversely related too
1171 presence of domestic dogs in the high Andes of Ecuador. PLoS ONE. 13(2), e0192346.
1172 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192346>
- 1173 Zimbres B., Furtado M. M., Jácomo A. T. A., Silveira L., Sollmann R., Tôrres N. M.,
1174 Machado R. B., Marinho-Filho J., 2013. The impact of habitat fragmentation on the ecology
1175 of xenarthrans (Mammalia) in the Brazilian Cerrado. Landscape Ecol. 28, 259 – 269.
1176 <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9832-2>

Supplementary materials

S1 Results of the Spearman correlation test between our continuous covariates. Correlated covariates are indicated in bold. rang = camera trap range, road = distance to roads, sett = distance to human settlements, tavg = average temperature, tvar = temperature variation.

Covariate	rang	road	sett	tavg
All sites				
road	-0.24	-	-	-
sett	0.05	-0.00	-	-
tavg	0.08	-0.51	0.15	-
tvar	0.22	-0.44	0.35	0.46
Atlantic Forest				
road	-0.34	-	-	-
sett	-0.16	0.16	-	-
tavg	0.37	-0.68	0.13	-
tvar	0.47	-0.66	-0.45	0.37
Uruguayan Savanna				
road	0.05	-	-	-
sett	-0.32	-0.18	-	-
tavg	-0.35	-0.18	0.45	-
tvar	0.18	-0.35	0.09	0.18

S2 Mean sunrise and sunset hours in each study area during their sampling periods. Data obtained from <https://www.timeanddate.com/>.

Area	Mean sunrise	Mean sunset
Teutônia	06:08	19:25
Turvo State Park	06:49	18:27
Passo Fundo National Forest	06:38	19:39
Pró-Mata Research and Conservation Center	06:37	20:13
Serra Geral National Park	06:24	18:57
Banhado dos Pachecos Wildlife Refuge	06:16	19:10
Cerro dos Porongos Farm; Maronna Foundation: Ranch 28	05:50	19:17
Quaraí I; II; III	06:25	19:23
Tapera Farm	05:45	19:15
Umbu Station	06:14	19:21
Arapey River	05:59	19:10
FYMNSA	06:06	19:33
Laureles Stream	05:57	19:08
Rincón de Pacheco; Sepulturas	06:15	19:11

S3 Model selection table showing the plausible detection models ($\Delta AIC \leq 2$) for the nine-banded armadillo. Ψ = occupancy, p = detection, rang = camera trap range, road = distance to roads.

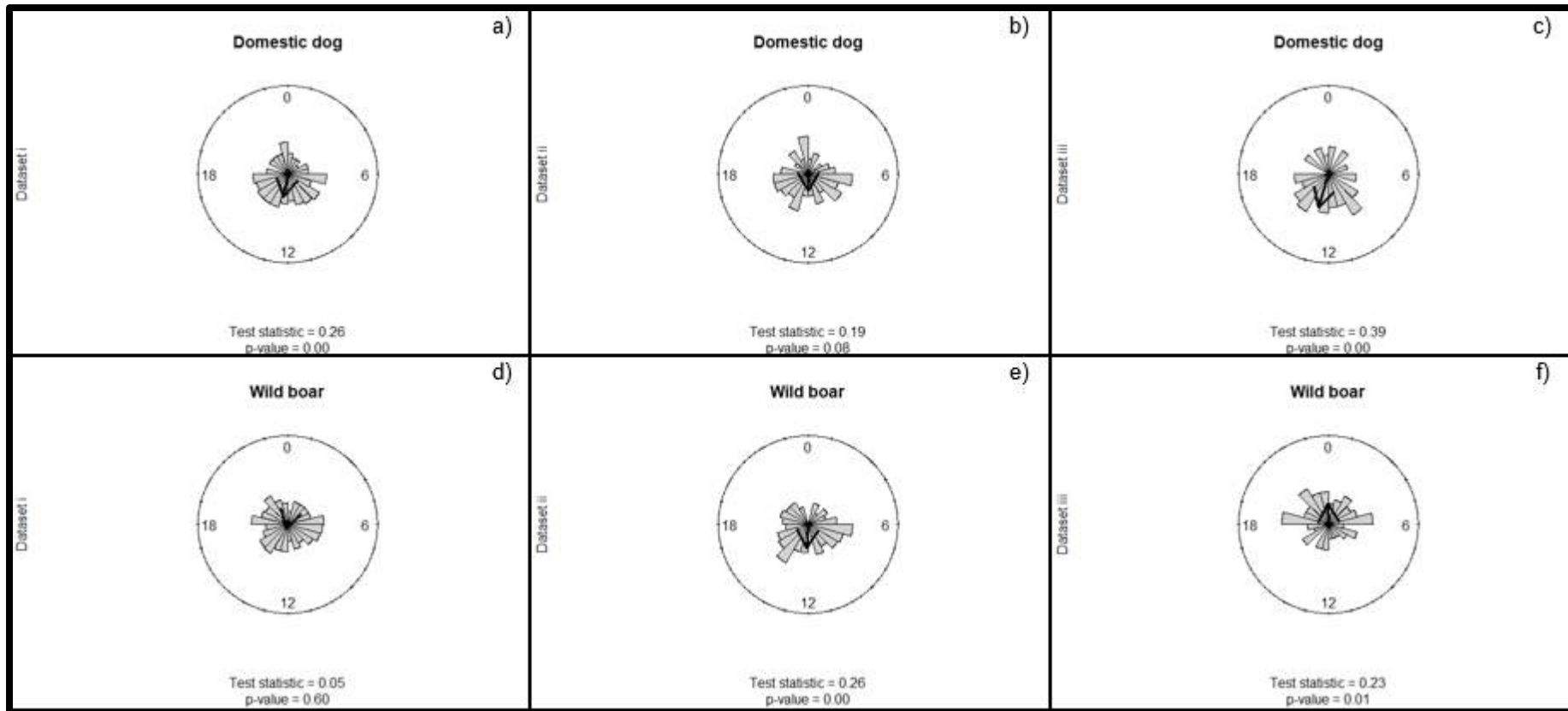
Model	n° parameters	AIC	ΔAIC	AIC weight	Cumulative weight
All sites					
$\Psi(.) p(\text{rang}+\text{road})$	4	1403.26	0.00	1.00	1.00
$\Psi(.) p(\text{road})$	3	1416.68	13.42	0.00	1.00
Atlantic Forest					
$\Psi(.) p(\text{rang}+\text{road})$	4	597.64	0.00	1.00	1.00
$\Psi(.) p(\text{road})$	3	614.42	16.78	0.00	1.00
Uruguayan Savanna					
$\Psi(.) p(.)$	2	761.07	0.00	0.46	0.46
$\Psi(.) p(\text{rang})$	3	762.17	1.11	0.26	0.72
$\Psi(.) p(\text{road})$	3	762.95	1.89	0.18	0.90
$\Psi(.) p(\text{rang}+\text{road})$	4	764.09	3.03	0.10	1.00

S4 Estimated effect of each parameter in the plausible site occupancy models for the nine-banded armadillo. Ψ = occupancy, p = detection, rang = camera trap range, road = distance to roads, sett = distance to human settlements, tavg = average temperature, tvar = temperature variation, cfam = detection of domestic dogs, sscr = detection of wild boars.

Model	Parameter	Estimate	Standard error	Standard score	p-value
All sites					
$\Psi(\text{sett}+\text{cfam}) p(\text{rang}+\text{road})$	Occupancy intercept	0.20	0.21	0.96	0.34
	sett	0.85	0.24	3.58	0.00
	cfam (1)	0.88	0.45	1.97	0.05
	Detection intercept	-0.92	0.08	-11.60	0.00
	rang	0.30	0.08	3.70	0.00
	road	-0.37	0.10	-3.70	0.00
Atlantic Forest					
$\Psi(\text{tavg}+\text{cfam}) p(\text{rang}+\text{road})$	Occupancy intercept	-0.38	0.36	-1.04	0.30
	tavg	-0.75	0.50	-1.51	0.13
	cfam (1)	0.94	0.56	1.68	0.09
	Detection intercept	-0.94	0.14	-6.74	0.00
	rang	0.62	0.14	4.47	0.00
	road	-0.76	0.17	-4.49	0.00
$\Psi(\text{tavg}) p(\text{rang}+\text{road})$	Occupancy intercept	-0.09	0.36	-0.25	0.80
	tavg	-0.76	0.58	-1.31	0.19
	Detection intercept	-0.95	0.14	-6.68	0.00
	rang	0.63	0.14	4.44	0.00
	road	-0.78	0.17	-4.54	0.00
	Uruguayan Savanna				
$\Psi(.) p(.)$	Occupancy intercept	1.44	0.34	4.23	0.00
	Detection intercept	-0.93	0.10	-9.52	0.00
$\Psi(\text{tvar}) p(.)$	Occupancy intercept	1.49	0.36	4.15	0.00
	tvar	0.31	0.32	0.98	0.33
	Detection intercept	-0.93	0.10	-9.54	0.00
$\Psi(\text{tvar}+\text{cfam}) p(.)$	Occupancy intercept	1.25	0.38	3.28	0.00
	tvar	0.54	0.36	1.50	0.13
	cfam (1)	1.32	1.01	1.30	0.19
	Detection intercept	-0.92	0.10	-9.55	0.00
$\Psi(\text{cfam}) p(.)$	Occupancy intercept	1.29	0.37	3.51	0.00
	cfam (1)	0.72	0.94	0.77	0.44
	Detection intercept	-0.92	0.10	-9.50	0.00
$\Psi(\text{sett}) p(.)$	Occupancy intercept	1.46	0.35	4.21	0.00
	sett	0.27	0.37	0.74	0.46
	Detection intercept	-0.92	0.10	-9.52	0.00
$\Psi(\text{sscr}) p(.)$	Occupancy intercept	1.30	0.38	3.45	0.00
	sscr (1)	0.62	0.88	0.71	0.48
	Detection intercept	-0.93	0.10	-9.52	0.00
$\Psi(\text{tavg}) p(.)$	Occupancy intercept	1.44	0.34	4.23	0.00
	tavg	0.17	0.34	0.51	0.61
	Detection intercept	-0.92	0.10	-9.50	0.00

S5 Estimated effect of each parameter in the average site occupancy models for the nine-banded armadillo. Parameters with statistically significant effects are indicated in bold. Ψ = occupancy, p = detection, rang = camera trap range, road = distance to roads, sett = distance to human settlements, tavg = average temperature, tvar = temperature variation, cfam = detection of domestic dogs, sscr = detection of wild boars, CI = confidence interval.

Parameter	Full	Subset	2.5% CI	97.5% CI
Atlantic Forest				
Ψ (intercept)	-0.26	-	-1.02	0.51
tavg	-0.75	-	-1.80	0.29
cfam (1)	0.54	0.94	-0.16	2.03
p(intercept)	-0.94	-	-1.22	-0.67
rang	0.63	-	0.35	0.90
road	-0.77	-	-1.10	-0.43
Uruguayan Savanna				
Ψ(intercept)	1.39	-	0.67	2.11
sett	0.03	0.27	-0.45	0.99
tavg	0.02	0.17	-0.49	0.84
tvar	0.11	0.42	-0.28	1.12
cfam (1)	0.25	1.02	-0.98	3.01
sscr (1)	0.07	0.62	-1.11	2.36
p(intercept)	-0.92	-	-1.12	-0.73



S6 Daily activity patterns of: a) the domestic dog in all sites (dataset i); b) the domestic dog in the Atlantic Forest (dataset ii); c) the domestic dog in the Uruguayan Savanna (dataset iii); d) the wild boar in dataset i; e) the wild boar in dataset ii; f) the wild boar in dataset iii. Arrows indicate angular means; their lengths are proportional to the non-uniformity of the data. Below each graph are the results of their respective Rayleigh tests of uniformity.

1177 CONCLUSÃO

1178 O estudo resultou na obtenção de conhecimentos inéditos sobre a ocorrência do tatu-
1179 galinha e sobre a atividade diária de toda a fauna de tatus na Savana Uruguaia e na Mata
1180 Atlântica sul-rio-grandense. Quanto ao tatu-galinha, espécie de maior destaque neste estudo,
1181 foi encontrada uma maior probabilidade de ocorrência na Savana Uruguaia do que na Mata
1182 Atlântica. A ocorrência do tatu-galinha sofreu influência positiva da distância de assentamentos
1183 humanos e da detecção de cães domésticos. Visto que a porção amostrada da Mata Atlântica
1184 possui ampla cobertura de áreas protegidas, a ocorrência diminuída do tatu-galinha nesta região
1185 ressalta a importância da obtenção de conhecimentos sobre os padrões de utilização espacial
1186 da espécie, a fim de avaliar o impacto dos esforços de conservação vigentes. Além disso, foram
1187 obtidas evidências de que os padrões de utilização temporal do tatu-galinha nas regiões
1188 amostradas independem de variações em medidas relacionadas a distúrbios antrópicos ou à
1189 presença de espécies exóticas (i.e., os tatus são quase exclusivamente noturnos). Este resultado
1190 pode auxiliar na delimitação de futuras medidas de conservação desta espécie, mesmo em
1191 cenários de perda de hábitat e invasões biológicas.

1192 Quanto ao tatu-peludo e tatu-mirim, a pequena amostra obtida para estas espécies pode
1193 ser uma indicação de um estado de conservação preocupante a nível regional. Estas espécies,
1194 junto do tatu-mulita, são consideradas diurnas pela literatura científica, mas foram registradas
1195 principalmente à noite neste estudo. Isto pode se dever a temperaturas médias elevadas ou ser
1196 uma resposta a distúrbios antrópicos, porém seriam necessários mais estudos para confirmar
1197 qualquer destas possibilidades. Já o tatu-de-rabo-mole-grande apresentou atividade noturna,
1198 conforme o esperado pela pouca literatura disponível.

1199 Acreditamos que estes resultados serão úteis para direcionar futuras pesquisas sobre
1200 estas espécies, de maneira a preencher as lacunas no conhecimento biológico e garantir a
1201 manutenção de suas populações nesta porção pouco estudada e muito degradada de suas

1202 distribuições. Assim, indicamos que esforços futuros busquem desvendar os fatores que levam
1203 às diferenças de ocupação de sítios do tatu-galinha em diferentes regiões, e procurem adaptar
1204 os métodos deste estudo de maneira a obter resultados mais detalhados sobre as outras três
1205 espécies.