



**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 |
| Resumo..... | iv |
| Abstract..... | v |
| 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 |
| CONCLUSÃO..... | 23 |

Lista de figuras

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**

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).

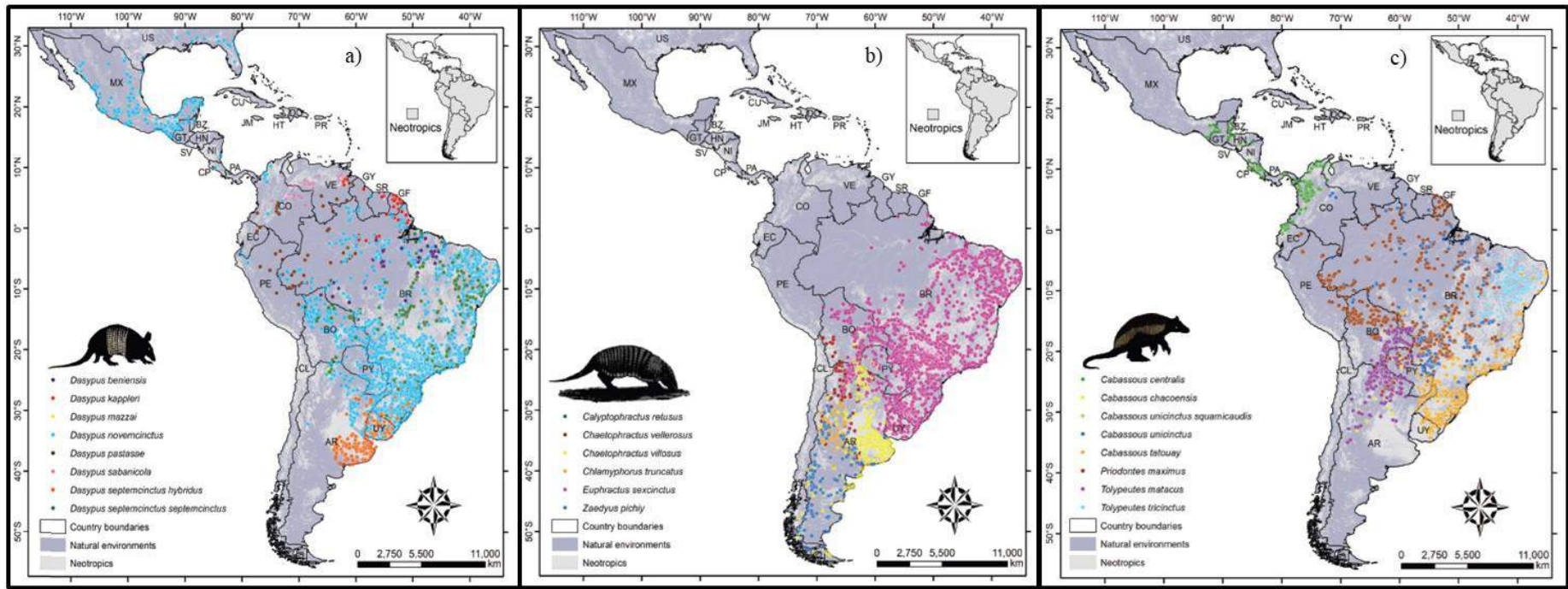


Figura 1 Distribuição geográfica das espécies das famílias: a) Dasypodidae; b) Chlamyphoridae (subfamílias Chlamyphorinae e Euphractinae); c) Chlamyphoridae (subfamília Tolypeutinae). Fonte: Santos et al., 2019.

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

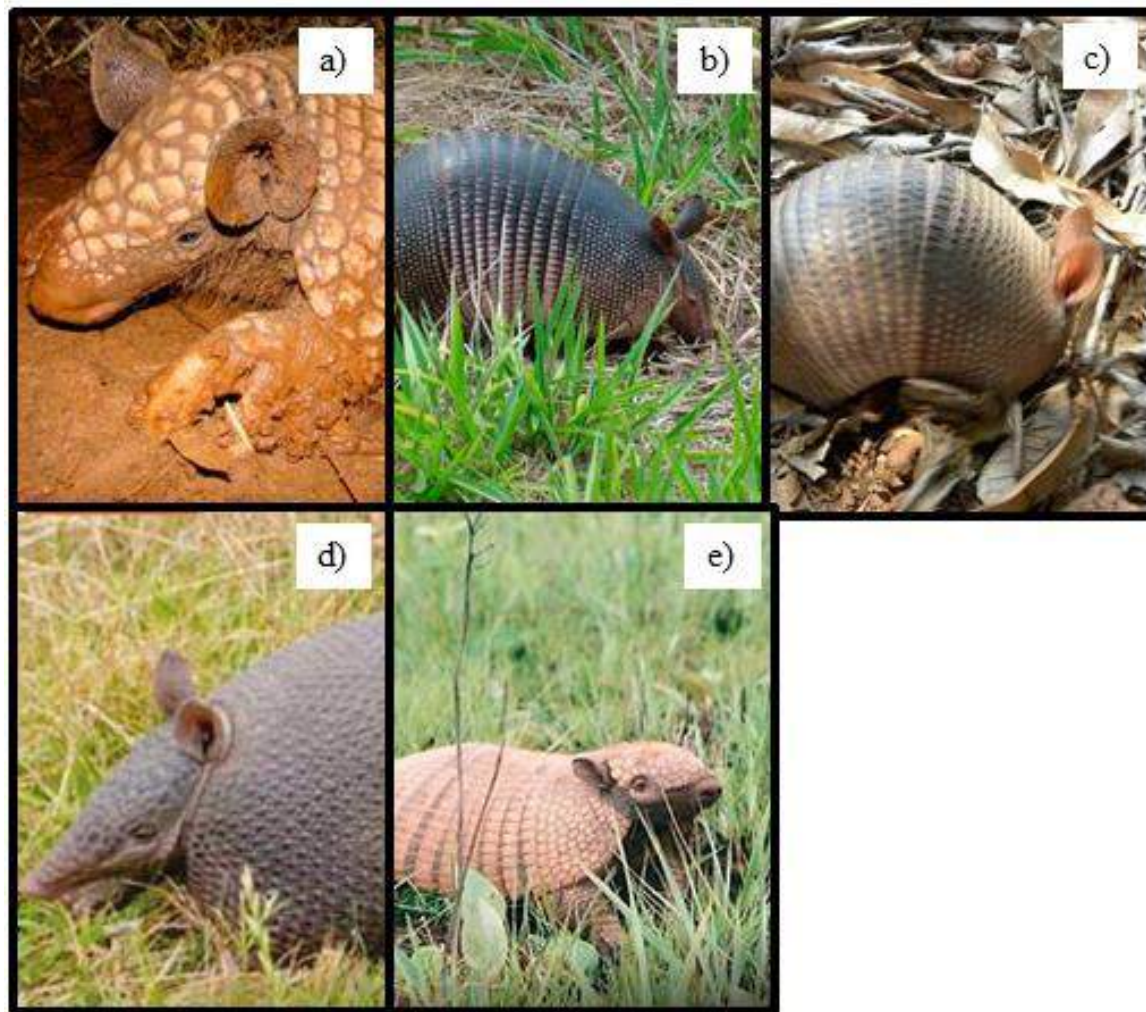


Figura 2 Registros fotográficos das espécies de Cingulata que habitam o Uruguai e o Rio Grande do Sul. a) tatu-de-rabo-mole-grande; b) tatu-galinha; c) tatu-mirim; d) tatu-mulita; e) tatu-peba. Fonte: ICMBio, 2015.

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-](https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T8306A47441708.en)
392 [1.RLTS.T8306A47441708.en](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-](https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T6288A47440329.en)
395 [1.RLTS.T6288A47440329.en](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 (*Dasypus 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: Pampatheriidae): 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>

646 CONCLUSÃO

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

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

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

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