



Estructura interna del área de distribución geográfica: el caso de Guagua loba (*Dinomys branickii* Peters 1843)



Carlos Arturo Saavedra Rodríguez
Cali, Colombia 2014

Ilustración de la portada: Adulto de Guagua loba (*Dinomys branickii*), Nidia Álvarez

UNIVERSIDAD DEL VALLE



**ESTRUCTURA INTERNA DEL ÁREA DE DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: EL
CASO DE LA GUAGUA LOBA (*Dinomys branickii* Peters 1843)**

CARLOS ARTURO SAAVEDRA RODRÍGUEZ

Director

GUSTAVO H. KATTAN K. (Ph.D.)

Co-director

ALAN GIRALDO-LÓPEZ (Ph.D.)

**DOCTORADO EN CIENCIAS – BIOLOGÍA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS
2014**

**ESTRUCTURA INTERNA DEL ÁREA DE DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA: EL
CASO DE LA GUAGUA LOBA (*Dinomys branickii* Peters 1843)**

CARLOS ARTURO SAAVEDRA RODRÍGUEZ

**Tesis de grado presentada como requisito parcial para optar Al título de Doctor en
Ciencias-Biología**

Director

GUSTAVO H. KATTAN K. (Ph.D.)

Co-director

ALAN GIRALDO-LÓPEZ (Ph.D.)

**DOCTORADO EN CIENCIAS – BIOLOGÍA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS
2014**



FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS
ACTA DE SUSTENTACIÓN
TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS-BIOLOGÍA

Jurado conformado por los doctores:

LUIS PACHECO, Universidad Mayor de San Andrés, Bolivia
SERGIO A. SOLARI T., Universidad de Antioquia
JAIRO PÉREZ T., Pontificia Universidad Javeriana

El día 24 de Febrero de 2014 a las 3:00 p.m. se llevó a cabo la sustentación de la Tesis: "Distribución y viabilidad poblacional de la Guagua loba (*Dinomys branickii*)", presentada por el estudiante Carlos Arturo Saavedra Rodríguez, código 0600925, Plan 9194, candidato a grado para la próxima ceremonia.

RESULTADO DE LA EVALUACIÓN:

APROBADA MERITORIA LAUREADA

Regístrese esta calificación.

- REPROBADA: El estudiante debe matricularse en esta actividad.
- PENDIENTE: El estudiante debe acoger las recomendaciones del jurado y presentar nuevamente el documento ante el Director de Tesis.
 Requiere No requiere nueva sustentación.
El plazo para nueva sustentación y/o presentación del documento es de: _____

OBSERVACIONES

Santiago de Cali, 24 de Febrero de 2014.

LUIS PACHECO
Jurado

SERGIO A. SOLARI TORRES
Jurado

JAIRO PÉREZ T.
Jurado

GUSTAVO H. KATTAN
Director de Tesis

ALAN GIRALDO L.
Co - Director de Tesis

ALBATRINA TORRES G.
Directora Postgrado en Ciencias-Biología
Coordinadora de la Sustentación

TABLA DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS	10
RESUMEN GENERAL.....	12
ABSTRACT.....	16
INTRODUCCIÓN GENERAL	19
Marco conceptual	22
Nicho ecológico y distribución de especies.....	27
Uso de hábitat en especies simpátricas.....	28
El riesgo de extinción	30
Los análisis de viabilidad poblacional (PVA)	32
OBJETIVOS	35
Objetivo general	35
Objetivos específicos	35
Preguntas de investigación e hipótesis	35
A MULTISCALE ASSESSMENT ON THE DISTRIBUTION OF A RARE NEOTROPICAL MAMMAL, THE PACARANA <i>Dinomys branickii</i>	36
ABSTRACT.....	37
RESUMEN	38
INTRODUCTION	39
MATERIALS AND METHODS.....	40
RESULTS	44
DISCUSSION.....	45
ACKNOWLEDGEMENTS.....	48
LITERATURE CITED	49
CONFIRMACIÓN DE LA PRESENCIA Y NUEVOS REGISTROS DEL PACARANA (<i>Dinomys branickii</i>) EN COLOMBIA	59
ABSTRACT.....	60
INTRODUCCIÓN	61
AGRADECIMIENTOS	65
LITERATURA CITADA	65

COMPARACIÓN DE LOS MICROHÁBITATS DE <i>Dinomys branickii</i> Y <i>Cuniculus taczanowskii</i> EN LOS ANDES DE COLOMBIA	73
RESUMEN	74
INTRODUCCIÓN	75
MATERIALES Y MÉTODOS	76
RESULTADOS	78
DISCUSIÓN	80
AGRADECIMIENTOS	83
LITERATURA CITADA	83
VULNERABILIDAD A LA EXTINCIÓN DE LAS POBLACIONES DE <i>Dinomys</i>	94
RESUMEN	95
INTRODUCCIÓN	96
MATERIALES Y MÉTODOS	97
RESULTADOS	103
DISCUSIÓN	104
AGRADECIMIENTOS	109
LITERATURA CITADA	109
DISCUSIÓN GENERAL	125
CONCLUSIONES GENERALES.....	130
Hipótesis de trabajo futuras.....	131
LITERATURA CITADA	133

Este enorme esfuerzo está dedicado a:

A la vida y a Dios por permitirme alcanzar y disfrutar este momento de mi vida junto a las personas que más quiero: “las mujeres de mi vida”

Las mujeres de mi vida: mis hijas (Sara y la personita que viene en camino; mis “Muchachas”), mi madre (Nelly, mi “Cuco”) y mi esposa (Rosa, mi “Vieja”).

A mi padre (Hugles Saavedra, QEPD), mi tío (Humberto Rodríguez, QEPD) y M.S. Alberico (QEPD), aunque ya se fueron, siempre influirán en mi vida;

A todos lo que creyeron en mi trabajo,

Gracias.

AGRADECIMIENTOS

A Gustavo H. Kattan más que el director de la tesis, el maestro amable y paciente, no sólo durante la estructuración conceptual, metodológica y analítica de mi trabajo; sino por la inestimable oportunidad de trabajar juntos. Esas jornadas en las que me transmitió conocimientos, crítica, tesón y sobre todo su amistad, esta última la que permitió sacar ésta tesis adelante, a pesar de los momentos de flaqueza.

A Vladimir Rojas-Díaz, Germán Forero-Medina, Alan Giraldo-López, Carlos Andrés Cultid-Medina, Jineth Berrío-Martínez y William Cardona-Duque, por sus acertadas correcciones y por sus enriquecedores comentarios. A Blas Benito, Carlos Andrés Ríos-Franco y Ana Paola Yusti-Muñoz, por su generosa colaboración a la hora de preparar los datos y variables climáticas, cambiar las proyecciones o resolver las dudas sobre los análisis y resultados espaciales. A Padu Franco, Carolina Murcia, Carlos Humberto Valderrama, Jesús Martínez-Gómez, William Cardona-Duque, Julián Velasco-Vinasco, Carlos Andres Ríos-Franco, Catalina Gutiérrez-Chacón, Néstor Roncancio-Duque, Robert Márquez, Paula A. Giraldo, Juan David Corrales, Bedir Martínez, Juan Manuel Martínez-Troya, Fabián Gaviria, Germán Forero-Medina, Jorge Velandia-Perilla, Ana Paola Yusti-Muñoz, Nili Johana Betancur y a todos los amigos y compañeros de la Fundación EcoAndina y de WCS programa Colombia.

A Germán Corredor, Gustavo Zabala, Francisco Álvarez, Elizabeth Jiménez, Carolina López-Castañeda, Paola Mejía, Mario Fernando Garcés, Yamid Braga, Leonardo Rivera, Leonardo Herrera, Christian Bermúdez y todos los estudiantes y egresados del postgrado en Biología de la Universidad del Valle, Cali, Colombia, que compartieron conmigo sus ideas, momentos de discusiones y sus interesantes vivencias. A los profesores Humberto Álvarez-López, Fernando Zapata, Jaime Cantera, Inge Armbrecht, Patricia Chacón, Manuel Giraldo, James Montoya, Heiber Cárdenas, y demás profesores del Departamento de Biología de la Universidad del Valle, quienes fueron cruciales en mi formación como biólogo y persona, porque son ejemplo de vida.

A Blas Benito y a su esposa Ana, Regino Zamora, Fabio Albuquerque, Pepa Infante, Irene Navarro, Pablo Gonzáles, Antonio J. Pérez, Ricardo Moreno, y toda la gente linda del Centro Andaluz de Medio Ambiente (CEAMA) en Granada, Andalucía, España. A Pablo Rodríguez, Padre Antonio, Padre Rafael y toda la gran gente del Colegio Mayor Albaizin en Granada, Andalucía, España. A Alicia Kuroiwa, Lucia Sato, David Stevens, Steven Sevillano, Juan Francisco Laja-Alemán, Julián Quiroz, Hector Slongo y la gente de WCS-Perú y WCS-Bolivia.

A toda la gente de las Fundaciones Las Mellizas y Orquídeas en Quindío (Mónica P. Ramírez-López, Mónica Arroyave, Jorge Hernán López, Delfín López), los Amigos de la vida silvestre en Apía, Risaralda (Nicolás Gañán y su familia) y de la Fundación FEDENA (Wilfredo, Joaquín y Giovanni) en Fenicia, Valle del Cauca, por los buenos e inolvidables momentos durante los talleres y jornadas de campo. Además por ofrecerme un rinconcito en sus cálidos hogares durante los meses de campo.

A Viviana Bonilla (CORTOLIMA), Erika Nadachowski y Eduardo Londoño (CARDER), Cesar Ortiz y Jony Arias (CORPOCALDAS), María Isabel Salazar, Martha L. Salazar, Natalia Gómez-Hoyos (CVC) y Oscar Marín (CRQ). A Nidia Álvarez (mi cuñada) por el magnífico dibujo de la guagua loba (*Dinomys branickii*) que aparece en la portada. A los jóvenes tesistas de la Universidad del Valle y de la Universidad del Quindío que depositaron en mí la confianza para orientarlos en sus trabajos y quienes de la mejor manera, brindaron insumos para esta investigación. A Lina M. Ortiz, Sebastián Orjuela, Jorge Horacio Velandia y Jean Wilman Parra.

RESUMEN GENERAL

El presente trabajo se enfoca en el análisis de la estructura interna del área de distribución geográfica de *Dinomys branickii*, evaluando los factores ambientales a los que la presencia y abundancia de la especie están asociadas. En la investigación se abordaron cuatro cuestionamientos: ¿qué factores ambientales físicos se asocian con la presencia de *Dinomys* a lo largo de su distribución geográfica?, ¿dónde está *Dinomys* en los Andes de Colombia?, ¿los microhábitats de *Dinomys* difieren de los de otros roedores caviomorfos comparables: caso guagua de montaña (*Cuniculus taczanowskii*)? y ¿cuál es el impacto de las tasas extracción de individuos sobre las poblaciones de *Dinomys* en los Andes de Colombia?

Se recopilaron 180 registros de presencia de *Dinomys* en toda su distribución conocida y se usaron 15 variables que describen factores topográficos, climáticos, de cobertura vegetal y presencia humana para generar un mapa de distribución potencial combinando diferentes métodos para elaborar modelos de distribución de especies (MDE). Se evaluó la importancia relativa de los factores ambientales a tres escalas espaciales, realizando análisis de partición de la varianza para toda el área de distribución, dos regiones (norte y sur) donde se concentran la mayor cantidad de registros, y "bandas" latitudinales del área de distribución. Se elaboró un modelo de distribución potencial de la especie a escala de Suramérica.

Los resultados muestran que el área de distribución de *Dinomys* es ambientalmente heterogénea. La topografía es el factor que mejor explica la distribución de *Dinomys* a escala biogeográfica y por tanto, tiene más peso en el modelo de distribución potencial. La distribución de *Dinomys* se asocia con la alta diversidad topográfica, pendientes fuertes, alta precipitación en el trimestre más cálido del año y un estrecho rango de variación anual en la temperatura. La heterogeneidad ambiental del área de distribución tampoco es homogénea; en los Andes de Colombia, la presencia de la especie se asocia con la combinación de clima y topografía, mientras que en el piedemonte andino-amazónico, en Perú y Bolivia, el clima y la vegetación son los factores que mejor explican la presencia de la especie. El mapa de distribución potencial muestra que la planicie amazónica tiene baja idoneidad ambiental para *Dinomys*, por tanto, las poblaciones habrían de estar dispersas. Además, el modelo resalta la potencialidad del sector occidental de los Andes en Perú para albergar la especie.

Para evaluar la presencia de *Dinomys* en los Andes de Colombia, se elaboró un modelo de distribución potencial con el programa Maxent y se seleccionaron doce localidades con valores altos de probabilidad de presencia (sin registros) para evaluar la eficacia de la predicción del modelo y confirmar la presencia de la especie. La confirmación de la

presencia se hizo combinando entrevistas a habitantes locales y la búsqueda de señales físicas (huellas, señales de forrajeo, excretas y refugios); las búsquedas se hicieron al interior de bosques ribereños y cubrieron cerca de 70 km lineales. La especie fue reconocida por los habitantes de la zona en nueve localidades y se confirmó su presencia en siete. Adicionalmente, se recopilaron dos nuevos registros de presencia de *Dinomys* en localidades por fuera del área de estudio y de la distribución conocida.

En los Andes de Colombia el hábitat potencial de *Dinomys* es discontinuo y se encuentra principalmente entre 1800 - 2500 m de elevación. De las doce localidades visitadas y predichas por el modelo, se confirmó la presencia de *Dinomys* en siete localidades, estableciendo una elevada eficacia de la predicción (sensitividad = 0,58). Se concluye que el modelo generado para los Andes de Colombia es una buena representación de la distribución de *Dinomys*, que el hábitat potencial de la especie es discontinuo en la región y que su distribución incluye zonas bajas de la región del Chocó Biogeográfico en la costa pacífica de Colombia y el piedemonte oriental de la cordillera Central de los Andes de Colombia.

Para evaluar si *Dinomys* usa hábitats diferentes a los de otros roedores con similitudes ecomorfológicas, se compararon los ambientes asociados a la presencia y los microhábitats (sitios de forrajeo, senderos y refugio) de *Dinomys* y la guagua de montaña (*Cuniculus taczanowskii*) en tres localidades de los Andes de Colombia, ubicadas en la zona de simpatria teórica de las especies (2200 – 3200 m). Los ambientes asociados a las presencias se compararon respecto a las variables diversidad topográfica, la pendiente del terreno, la cobertura vegetal y la precipitación en el período más cálido del año.

Los microhábitats se evaluaron en 139 parcelas distribuidas a lo largo de nueve senderos y distanciadas 200 m entre sí, cubriendo casi 20 km lineales dentro de bosques ribereños, donde previamente se determinó la presencia de ambas especies. Las comparaciones se hicieron respecto a seis categorías de la cobertura vegetal y siete variables que describen la heterogeneidad del hábitat: promedio de diámetro a la altura al pecho de los árboles - DAP, distancia al árbol más cercano con DAP mayor a 25 cm, número de arbustos por parcela, promedio de clases diamétricas, porcentaje promedio de cobertura rocosa, porcentaje promedio de pendiente y penetración de luz en el dosel.

Las condiciones ambientales de las localidades de presencia de *Dinomys* y la guagua de montaña son similares. Sin embargo los microhábitats usados por las especies en bosques ribereños en las quebradas se diferencian respecto a la inclinación y el porcentaje de rocas en la superficie del terreno. Se encontró evidencia sustancial de la partición de hábitat, con *Dinomys* seleccionando áreas con promedio de cobertura rocosa de 50% y con pendiente de 60%, mientras que *C. taczanowskii* usa áreas con promedio de DAP de 22 cm. Por lo tanto,

la diferencia en el uso del hábitat muestra que *Dinomys* coexiste con otros roedores caviomorfos de tamaño mediano y que es posible dada su capacidad de usar espacios adicionales del hábitat a microescala.

Para evaluar el impacto relativo de las tasas de extracción de individuos de *Dinomys* sobre el tamaño de una población, como medida de la vulnerabilidad de la especie frente a la cacería como factor de mortalidad, se realizó un análisis de viabilidad poblacional (PVA) usando el programa VORTEX. La información de reproducción y mortalidad se obtuvo de una población en cautiverio (Fundación Zoológico de Cali, Colombia) y de la literatura técnica disponible. El análisis considera como supuestos, un tamaño de población ideal de 500 individuos y que este tamaño se relaciona directamente con condiciones ambientales favorables; y que la capacidad de carga se asocia a la disponibilidad de hábitat. Se elaboraron proyecciones considerando escenarios de extracción de individuos adultos que se han obtenido de una localidad de los Andes de Colombia y que consideran extracciones anuales entre 2 - 16 individuos de ambos sexos.

Respecto al AVP se estimó que a 100 años la población en las mejores condiciones de tamaño inicial y capacidad de carga (idoneidad ambiental) ($n_0 = 500$ y $K = 700$), la población disminuye hasta el 40% (promedio 16%). El tamaño de la población de *Dinomys* resultó ser más sensible a las variaciones en el número de hembras adultas reproductivas disponibles, la edad reproductiva de hembras en comparación con la de machos y a la mortalidad de hembras adultas respecto a la mortalidad de machos adultos. La extracción de individuos adultos aumenta la probabilidad de extinción de la especie y el impacto es mayor en las poblaciones pequeñas en zonas de baja idoneidad ambiental ($n_0 = 100$, $K = 250$), las cuales se extinguen antes de 100 años. Se concluye que la persistencia de las poblaciones depende principalmente de la disponibilidad de hembras; *Dinomys* tiene características de historia de vida asociadas a un bajo crecimiento de las poblaciones; la cacería limita la presencia de poblaciones a lo largo de su distribución, porque altera la estructura de las poblaciones y ocasiona disminución del éxito reproductivo.

La concentración de registros de presencia de *Dinomys* en los Andes de Colombia y en el piedemonte amazónico en Bolivia, contraria a la dispersión de estos en la planicie amazónica, es resultado de filtros ambientales dentro del área de distribución geográfica. Estos filtros se asocian a condiciones topográficas y climáticas y a la presencia o ausencia de competidores que pueden modular su patrón de presencia y abundancia. No obstante, el equilibrio entre las tasas de natalidad y de mortalidad juega papel preponderante en la abundancia de individuos dentro del área de distribución. Por tanto, las características de historia de vida de *Dinomys*, que comparativamente con otros roedores caviomorfos tienen mayor duración del período de gestación, baja producción de progenie y pocos eventos reproductivos por año, permiten suponer un crecimiento poblacional relativamente lento

que no permite que las poblaciones soporten la extracción de individuos, o por lo menos no en tasas como a las que están sometidas las poblaciones en algunas localidades de los Andes de Colombia.

ABSTRACT

The pacarana or “guagua loba” (*Dinomys branickii*) is a relatively large body sized Neotropical rodent whose distribution is associated with the Andes and the western Amazonian piedmont. The pacarana is considered a rare species mainly because it is uncommon in the terrestrial mammal diversity sampling; an observation probably linked to its reproductive pattern (long gestation periods, small litter size and long longevity) which is associated with a slow population growth and also to a patchy resource distribution. This research evaluated the factors associated with the presence of the pacarana through a multi-scale ecological approach, distribution and population viability, focusing in four questions: what environmental factors are associated with the presence of the species throughout its geographical distribution? Is the pacarana's distribution continuous? are the microhabitats used for pacaranas and mountain pacas (*Cuniculus taczanowskii*) different? Are the known pacarana's populations viable?

We used 180 presence records and 15 climatic variables related with topographic factors, land cover and human presence, to built a potential distribution map for the pacarana combining different species distribution models (SDM) methods. Variance partitioning analyses were also performed to assess the relative factor relevance at three spatial scales: the whole distribution, latitudinal stripes (zones) and two regions (north and south); and a potential distribution map was developed.

Topography is the most important factor associated with the presence of the species in the potential area. The distribution of the pacarana is associated with high topography, steep slopes diversity, high precipitation in the warmest quarter and a narrow range of annual temperature variation. In the Andes of Colombia the combination of climate and topography is associated with the presence of the species, while at the Andean-Amazonian foothills, climate and vegetation were the most important factors. The potential distribution map shows that the Amazonian plains has low environmental suitability and in the Amazonian foothills the species's habitats are rare, therefore, populations would be fragmented.

To evaluate the presence prediction capability of a model made with Maxent for the Colombian Andes, 12 locations were selected and visited to confirm the presence of the species. The presence of the species was confirmed combining interviews and conducting fieldwork, searching for signs along trails within riparian forests, covering almost 70 km. Two additional records of pacarana's presence were obtained in Colombia.

On the presence of the pacarana in Andes of Colombia, by interviews the presence of the species as confirmed in nine locations (60% of the visited locations), and in 7 locations signals (foraging signs, paths, tracks, feces or burrows) were found. Two new records of pacarana's presence were obtained: in the eastern slope of the Central Andes at 1000 m and in the Chocó Biogeográfico to 70 m. The model is a good representation of the pacarana distribution, the species is rare in locations where it is present, its presence is not continuous in the study region, the pacarana distribution includes lowlands areas of the Chocó Biogeográfico region of Colombia and the foothills of the Central Andes of Colombia.

The environments associated with the presence and microhabitat variables (foraging sites, trails and shelter) of the pacarana and the mountain paca in the sympatric distribution area were compared. The environments were compared based on topographic diversity, slope, vegetation cover and precipitation during the warmest quarter of the year. The microhabitats were evaluated at 3 locations, using 139 plots distributed every 200 m along 9 trails that covered 20 km. The comparisons were made using 6 vegetation cover categories and 7 variables describing habitat heterogeneity (tree diameter at breast height average, distance to the nearest tree with DBH over 25 cm, number of shrubs in each plot, DAP diversity, percentage of rock cover, slope percentage and light penetration in the canopy).

The comparison of microhabitats between pacarana and mountain paca, showed that the environmental conditions associated to the presence of both species are quite similar; however, the pacaranas have a tendency to be present in zones with higher and permanent precipitation. We conclude that the pacarana used more narrowly available spaces at microscale, where the slope and the rocky surface differentiate the habitat used for the species. The habitat use of the pacarana is associated with topographic factors, and behavioral and ecological conditions linked with its presence in the microspaces, facilitating the coexistence with potential competitors. Therefore, the ability to achieve available spaces at the geographical scale or the possible extinction of populations may be playing important role in the pattern of the species throughout its distribution. There is important to analyze other components of the species niche in areas where these species are not coexisting.

Fourth, population viability analysis (PVA) was performed using the VORTEX software to evaluate the contribution of different demographic parameters on the population growth, and simulate the extinction probability under different scenarios of availability of habitat and hunting rates.

Regarding to the PVA, it was estimated that at 100 years will be a decrease of 40% of the population in best conditions ($n = 500$, $K = 700$). The results establish that with decreasing the number of adult females available for breeding, the probability of extinction increases. In all scenarios, the hunting increases the probability of extinction and has stronger impact on small saturated populations ($n = 100$, $K = 101$), reaching a probability of extinction of 100%. The main conclusion was that the persistence of pacarana's populations depends mainly on the availability of females and that the species is a rare with life history characteristics that influence the low population growth, conditioning that it does not support the hunting pressure that potentially may be faced in the Andes of Colombia or any other area of its distribution.

Factors associated with the distribution of pacarana are abiotic (primarily topography) and biotic related to dispersal ability and achieve particular microscale spaces different compared with potential competitors, and population aspects related to life history characteristics. This permits to confirm that the pacarana is a rare species prone to extinction.

INTRODUCCIÓN GENERAL

El área de distribución geográfica de las especies se caracteriza por los límites, el tamaño, la forma y la estructura interna (Brown 1984, Brown et al. 1996, Gaston 2009). Los estudios sobre el área de distribución de las especies generalmente ignoran la estructura del área al interior, donde hay matrices de ambientes heterogéneos y los filtros impuestos por el ambiente determinan dónde se presentan las condiciones para que las poblaciones estén presentes y tengan las mayores abundancias (Brown 1984, Brown et al. 1996, Gaston 2009, Sagarin et al. 2006). El conocer cómo es la estructura interna del área de distribución es útil para evaluar los factores asociados a la presencia y abundancia de una especie, siendo particularmente aplicable en especies de difícil detección y para las cuales los cambios espaciales y temporales en las poblaciones pasan desapercibidos por la ausencia de datos directos sobre las tendencias demográficas (Stork 2010).

Las condiciones ambientales físicas, determinan la disponibilidad de espacios accesibles de diferente idoneidad ocupados o no por la especie al interior de su área de distribución geográfica. En estos espacios, las interacciones de competencia interespecífica condicionan la presencia y abundancia de poblaciones (Soberón 2007, Anderson et al. 2002). A la vez, las tasas de crecimiento poblacional (ligadas a características de historia de vida, con tendencias positivas en zonas de mayor idoneidad y sin interacciones negativas) determinan el tamaño de las poblaciones y la posibilidad de persistencia de estas (Gaston 2009).

El estudio de las interacciones interespecíficas y del uso de hábitats específicos como limitantes de la distribución de las especies han sido temas recurrentes en ecología. La influencia de la competencia interespecífica se incorpora explícitamente en definiciones de nicho ecológico (Pulliam 2000), un concepto central de la teoría ecológica (Chase y Leibold 2003) y que se ha aplicado en el análisis de la distribución de especies (Anderson et al. 2002, Cadena y Loiselle 2007). Según la teoría de nicho, las interacciones competitivas limitan las especies a ocupar una porción del nicho de todo el espectro de

condiciones ambientales bajo las cuales se podrían mantener las poblaciones; es decir, en el nicho realizado (Hutchinson 1957). El uso de hábitat se conceptualiza desde una visión jerárquica espacial que establece que diferentes factores ambientales limitan el uso de hábitat a diferentes escalas espaciales u órdenes de selección de hábitat (Johnson 1980).

La persistencia de las diferentes poblaciones de una especie depende de tres parámetros fundamentales: la natalidad, la supervivencia y la migración. Por un lado la natalidad es función directa de las características de historia de vida de las especies (Oli 2004) y de las condiciones ambientales (clima y hábitat). De este modo, en zonas de mayor idoneidad ambiental, las tasas de natalidad de la especie son mayores o iguales a las tasas de mortalidad. En contraste, en zonas de menor idoneidad, las poblaciones tienden a tener bajo crecimiento y la estocasticidad demográfica y ambiental tienen mayor influencia sobre el crecimiento. En estas últimas circunstancias, donde el tamaño de las poblaciones tiende a decrecer, las variaciones en los parámetros poblacionales tienen mayor influencia sobre la persistencia de las poblaciones (Gaston 2003, 2009).

Asimismo la persistencia poblacional de una especie dentro del área de distribución depende de las condiciones ambientales biofísicas (Hanski y Thomas 1994, Keith et al. 2008, Anderson et al. 2009) y de fuentes de mortalidad que reducen la supervivencia de los individuos a escala local: la depredación, la extracción de individuos producto de la cacería y las enfermedades. En particular, la extracción de individuos producto de la cacería es una de las principales causas de mortalidad de mamíferos neotropicales, especialmente de aquellos con peso mayor a 1 kg y que son preferidos para el consumo humano, por tanto, la actividad es una amenaza para las poblaciones de estas especies (Fa et al. 2002, Robinson y Bennett 2004). La extracción de individuos resulta en la reducción de la abundancia y, en caso de poblaciones pequeñas que son más vulnerables a fenómenos estocásticos, disminuye la estabilidad e incrementa la probabilidad de extinción poblacional (Peres 2001, Milner et al. 2007). Si las poblaciones están en los bordes de la distribución, la extinción local produciría la contracción del área de distribución (Gaston 1994).

En la presente investigación se analiza la estructura interna del área de distribución geográfica de la guagua loba (*Dinomys branickii*). En el primer capítulo, mediante el empleo y combinación de métodos para elaborar modelos de distribución de especies (MDE) se identifican los factores ambientales físicos (topografía, clima, vegetación y presencia humana) asociados con la presencia de la especie en diferentes espacios del área de distribución y se elabora una propuesta de distribución potencial de la especie.

En el segundo capítulo, se evalúa la capacidad de predicción del modelo mediante la búsqueda de la especie en 12 localidades de un paisaje de los Andes de Colombia y se utilizan encuestas a pobladores locales y búsqueda de signos de actividad (huellas, excretas, madrigueras y señales de forrajeo). En el tercer capítulo, se compara el uso de hábitats entre *Dinomys* y la guagua de montaña a escala de condiciones ambientales de localidades de presencia en el área de simpatria entre 2200 y 3200 m de elevación respecto a la diversidad topográfica, la pendiente del terreno, la cobertura vegetal y la precipitación en el período más cálido del año, y a escala de microhábitat en tres localidades de los Andes de Colombia donde se ha reportado la presencia de ambas especies con base en variables que describen tipo de vegetación, estructura del hábitat y aspecto del terreno, medidas en 132 parcelas.

En el cuarto capítulo, se evalúa el impacto relativo de las tasas de extracción de individuos de *Dinomys* sobre el tamaño de una población, como medida de la vulnerabilidad de la especie frente a la cacería como fuente de mortalidad empleando un análisis de viabilidad poblacional (AVP). En la discusión general se contrastan los resultados en conjunto y se resalta que la heterogeneidad ambiental es una característica de la distribución de *Dinomys* y que las características de uso de hábitat a escala de microhábitat son determinantes de su presencia; asimismo que el uso de hábitat es diferente al que tiene la guagua de montaña y que la extracción de individuos adultos acentúa la tendencia a la desaparición de sus poblaciones particularmente cuando afecta a las hembras adultas. Finalmente, se proponen conclusiones referentes al análisis de la estructura interna del área de distribución geográfica de *Dinomys* y sobre la relevancia del enfoque empleado que combina modelos de distribución, análisis de uso de hábitat y análisis de vulnerabilidad a la extinción para evaluar los factores asociados a la distribución y abundancia de especies.

Marco conceptual

El caso de estudio: *Dinomys branickii*

La guagua loba o pacarana (*Dinomys branickii* Peters 1843) es un roedor caviomorfo que habita los bosques del occidente de Brasil y las estribaciones cordilleranas de los Andes en Bolivia, Perú, Ecuador, Colombia y Venezuela entre 300 m y 3200 m (White y Alberico 1992). *Dinomys* es el único representante viviente de la Familia Dinomyidae, un grupo de especies de gran tamaño (Rinderknecht y Blanco 2008) que tuvo una notable diversidad en el pasado geológico de sudamérica (Mares y Ojeda 1982, Nasif 2009, Rinderknecht 2011) y cuyo origen se postula entre 45 y 36 m.a. (Huchon et al. 2000, Huchon y Douzery 2001, Poux et al. 2006, Nasif 2009, Rinderknecht 2011). Con un peso de hasta 15 kg, *Dinomys* es el segundo roedor de mayor tamaño y el más grande de los Andes.

Dinomys ha sido parte de estudios sistemáticos y evolutivos de mamíferos caviomorfos, junto a los fósiles de especies sudamericanas extintas (Nasif 2009, Antoine et al. 2011, Rinderknecht 2011). La información ecológica sobre la especie proviene principalmente de descripciones sobre encuentros casuales (p.e. Sanborn 1931), registros de presencias (p.e. Boher et al. 1988, Muñoz 2002, Azurduy y Langer 2006), información sobre reproducción (p.e. Collins y Eisenberg 1972, Moraes-Santos et al. 1998) y comportamiento en cautiverio (p.e. López et al. 2000), siendo pocas las aproximaciones que abordan cuestionamientos acerca de su distribución y de la persistencia de sus poblaciones.

Osahr y colaboradores, han realizado estudios sobre la especie, ayudando a comprender algunos aspectos biológicos y ecológicos asociados a su presencia en los Andes de Colombia. Osahr (1998), Saavedra-Rodríguez et al. (2012a) y González y Osahr (2013) presentan listados de más de 25 especies vegetales consumidas por *Dinomys* en vida silvestre. En estos estudios se establece que *Dinomys* consume principalmente plantas suculentas, de las cuales aprovechan principalmente los tallos y tiene preferencia por plantas con alto contenido proteico. Osahr (1999) establece que hay diferencias en las especies vegetales consumidas por *Dinomys* y la guagua de montaña (*Cuniculus taczanowskii*), otro roedor caviomorfo de tamaño mediano (7 – 12 kg) con el que *Dinomys*

cohabita en parches de bosque andino. Osbahr et al. (2009a, b) y Osbahr y Azumendi (2010) en estudios sobre estructura corporal y locomoción con individuos cautivos, establecen que *Dinomys* y la guagua de montaña tienen diferentes adaptaciones en su locomoción asociadas al uso del hábitat. Estos autores plantean que *Dinomys* es más cursorial y tiene capacidad para trepar, mientras que la guagua de montaña es más saltatorial y tiene mayor capacidad para cavar.

Dinomys es una especie considerada globalmente Vulnerable a la extinción (Tirira et al. 2008, IUCN 2008) y está incluida en listas de especies amenazadas en diferentes países; en Ecuador y Perú se considera En Peligro (EN: Tirira 2011, EN: Decreto Supremo No. 034-2004-AG-17 de Setiembre del 2004, respectivamente), mientras que en Bolivia y Colombia se considera Vulnerable (VU) (Wallace et al. 2010, Rodríguez-Mahecha et al. 2006, MAVDT 2010). En Colombia además, es una especie focal para la conservación con planes de acción para su protección (Osbahr 2007, Saavedra-Rodríguez 2007, Saavedra-Rodríguez et al. 2012b).

Los registros de presencia de *Dinomys* a lo largo del área de distribución geográfica están dispersos, aunque muchos se concentran hacia las zonas andinas (ver registros de presencia reportados por Patterson et al. 2007). La especie presenta bajas frecuencias locales obtenidas de las muestras de estudios sobre mamíferos terrestres medianos (ver Tobler et al. 2008) y usa microhábitats particulares (Saavedra-Rodríguez et al. 2012a). Estos aspectos permiten considerar a *Dinomys* una especie rara (Rabinowitz et al. 1986, Gaston 1994, Flather y Sieg 2007); un concepto ecológico asociado a su patrón de presencia y abundancia. De este punto particular surge un cuestionamiento fundamental en ecología: ¿qué factores limitan la distribución geográfica de una especie como *Dinomys*? Desde un marco teórico, la presencia y abundancia de la especie está limitada por factores abióticos y bióticos, que caracterizan su nicho ecológico y la persistencia de sus poblaciones. Los factores abióticos son variables climáticas y topográficas, y los bióticos son los recursos (p.e. alimento y reproducción) e interacciones (p.e. competencia, depredación) (Lomolino et al. 2006).

Respecto a los factores abióticos, los mapas de la distribución geográfica de *Dinomys* tanto de la IUCN (2008) como de NatureServe (Patterson et al. 2007) consideran sólo el componente geográfico del nicho ecológico de la especie (el espacio) dejando por fuera otros factores ambientales que podrían estar asociados a la presencia de la especie (p.e. clima, topografía, presencia humana, vegetación). El método convencional para la construcción de estos mapas incorpora el área de extensión de todos los registros de presencia para delimitar su distribución, lo cual resulta en una proyección de presencias continuas en los Andes y en una amplia zona de la Amazonía (Patterson et al. 2007). Estos mapas definen el área, la forma y los límites de la distribución, pero ignoran los componentes estructurales del espacio al interior, que en últimas determinan dónde puede estar la especie y dónde se esperan las mayores abundancias.

La mayoría de la información publicada corresponde a registros de presencia (Boher et al. 1988, Sánchez et al. 2004, Tobler et al. 2008), a descripciones de los hábitats hechas por exploradores (Goeldi 1904, Sanborn 1931, Allen 1942) y estudios sobre uso de hábitat (Muñoz 2002, Osbahr 1998, 1999; Saavedra-Rodríguez et al. 2012a, González y Osbahr 2013). Esta información evidencia que existe discontinuidad en la presencia de la especie dentro de su área de distribución geográfica y que es un animal poco frecuente de encontrar y observar en vida silvestre (Goeldi 1904, Sánchez et al. 2004, Tobler et al. 2008). Sin embargo, Conservation International (1994) documentó una abundancia de *Dinomys* inusualmente elevada en la Reserva Nacional Tambopata, Madre de Dios, Amazonía peruana, utilizando censos nocturnos.

En el mismo marco de los factores abióticos presentes al interior del área de distribución de *Dinomys*, Saavedra-Rodríguez et al. (2012a) encontraron que *Dinomys* se encuentra en parches de bosques relativamente grandes (> 5ha) y que su presencia se asocia con la disponibilidad de refugios. Los refugios corresponden a espacios naturales entre rocas en zonas de altas pendientes, que son usados por grupos familiares de hasta ocho individuos. Además, las áreas de forrajeo están cercanas a los refugios (≤ 200 m). Este resultado permite señalar la importancia de factores topográficos para la presencia de la especie.

El uso de hábitats particulares por parte de *Dinomys* establece que los espacios usados por la especie difieren de los usados por otros caviomorfos de tamaño mediano (7 – 15 kg) que puedan tener similares requerimientos ecológicos. Al respecto se conoce que entre 2200 m y 3200 m *Dinomys* es simpátrica con la guagua de montaña, otro roedor caviomorfo de tamaño mediano y de hábitos terrestres-cursoriales. La coexistencia de *Dinomys* y la guagua de montaña puede estar mediada por diferencias en los hábitats usados (Schöener 1974, Hutchinson 1978, Meserve 1981, Ricklefs 1990, Wang et al. 2005, Ritchie et al. 2009), asociado a las adaptaciones morfológicas y locomotoras (Grand y Eisenberg 1982, Weisbecker y Schmid 2007, Osbahr et al. 2009, Osbahr y Azumendi 2010), que señalan que *Dinomys* usa microhábitats particulares. Esta situación ha de ser determinante en la presencia de *Dinomys* y en la estructura de las comunidades de las cuales hace parte (Hutchinson 1957, 1978, Ricklefs 1990, Holt 1987, Hopf et al. 1993, Haines 2006). El hecho conlleva a plantear algunas preguntas de investigación: ¿en zonas de simpatria, las localidades de presencia de *Dinomys* y la guagua de montaña tienen condiciones ambientales similares? y ¿los microambientes usados por ambas especies son similares?

En el marco de los factores bióticos, la presencia de *Dinomys* está determinada por la capacidad de que sus poblaciones persistan en las condiciones ambientales del espacio que ocupa. No obstante, la persistencia de las poblaciones de *Dinomys* se asocian a sus características de historia de vida, a su aparente rareza y vulnerabilidad a la extinción (Purvis et al. 2000, Cardillo et al. 2005, Flather y Sieg 2007, Davidson et al. 2009), además de su actual singularidad filogenética, como único representante viviente de los dinómidos (Amori y Gippoliti 2003, Habel y Thorsten 2010). Esta aproximación permite sugerir que, en caso de enfrentar situaciones adversas que causen el declive del tamaño de sus poblaciones (p.e. desastres naturales, o sobreexplotación por caza), ésta tendría baja capacidad de recuperación (Heppell et al. 2000, Oli 2004).

Las especies de mamíferos de mayor tamaño corporal dentro de un taxon tienden a ser más vulnerables que sus contrapartes, por sus restricciones en reproducción y especialización en el uso del hábitat (Purvis et al. 2000, Cardillo et al. 2005, Forero-Medina et al. 2010). Por tanto, las poblaciones de estas especies tienden a extinguirse más rápido cuando enfrentan

presiones como la reducción de los hábitat o tasas de extracción que superen la producción de la progenie y alteren la estructura de las poblaciones. Peres (2001) documentó la extinción de poblaciones de *Dinomys* en una región de la Amazonia brasilera y establece que ésta extinción estuvo asociada con la fragmentación y la presión por cacería.

Sólo se conoce una estimación de abundancia para *Dinomys*; obtenida para una localidad de los Andes de Colombia (ver Saavedra-Rodríguez et al. 2012a). En ese trabajo se reportan abundancias relativas de 5,5 a 9 grupos de la especie / km², que los grupos están compuestos por 4 a 5 individuos y que los grupos usan hasta 3 hectáreas como área de actividad. También se indica que la especie enfrenta presiones de caza en los Andes de Colombia como en otras localidades a lo largo de su distribución. No obstante, la discontinuidad en los datos de presencia y la baja frecuencia en las muestras permiten suponer que las poblaciones se encuentran dispersas o que efectivamente son poco densas o con bajo número de individuos. En este sentido, la persistencia de las poblaciones de *Dinomys* podría depender fuertemente de la incapacidad de resistir y reponerse después de sufrir una drástica disminución de sus tamaños debido a un fenómeno amenazante. Esto atañe a las características de historia de vida, que directamente se asocian con parámetros poblacionales (Heppell et al. 2000, Oli 2004, Ruggiero et al. 2004, Flather y Sieg 2007, Davidson et al. 2009). En torno a este escenario, surge el cuestionamiento de: ¿cuál es el impacto de las tasas de extracción de individuos de *Dinomys* reportadas sobre las poblaciones de los Andes de Colombia?

En la presente investigación se abordaron cuatro estudios, los cuales se presentan a manera de artículos científicos que evalúan: 1) los factores ambientales asociados a la distribución geográfica de *Dinomys*, 2) la distribución potencial de la especie en un paisaje Andino de Colombia, 3) las diferencias en las condiciones ambientales asociadas a la presencia y los microhábitats de *Dinomys* y un potencial competidor y 4) el impacto de la extracción de individuos de *Dinomys* sobre las poblaciones. Finalmente, en la discusión general se hace un análisis global de los resultados de los capítulos.

Nicho ecológico y distribución de especies

La presencia de *Dinomys* a lo largo de su distribución geográfica es resultado de los filtros impuestos por el ambiente, de modo que las condiciones ambientales (p.e. clima y topografía) son importantes a escala biogeográfica y son limitantes de su presencia (Brown 1984, Brown et al. 1996, Lomolino et al. 2006, Gaston 2009). Estas condiciones caracterizan el nicho ecológico de *Dinomys* (concepto de nicho; Hutchinson 1978) y a escala biogeográfica, establece que existen zonas potenciales con las condiciones apropiadas (idóneas) que la especie aprovecha según sus requerimientos fisiológicos y necesidades de recursos (nicho fundamental) (Soberón y Nakamura 2009). Pero, la especie está presente y persiste sólo en una porción del espacio geográfico de este nicho ecológico; es decir, en los espacios que caracterizan su nicho realizado (Hutchinson 1957, 1978), donde la capacidad de acceder a los ambientes disponibles y de hacer usos de los recursos juega un papel importante (Hubbell 2006, Hubbell y Lake 2003).

Las condiciones ambientales que caracterizan el nicho ecológico de la especie satisfacen sus requisitos ecológicos mínimos, para que las tasas de natalidad de sus poblaciones locales sean mayores ó iguales a las tasas de mortalidad en ausencia de intercambio de individuos con otras poblaciones (Leibold 1995, Chase y Leibold 2003, Leibold y Geddes 2005). En este sentido, 1) el nicho fundamental no es una característica exclusiva de la especie, sino una propiedad de la especie y del ambiente y 2) el nicho fundamental, al depender de las condiciones ambientales, puede variar espacial y temporalmente, no por cambios evolutivos en la población focal, sino por la variación espacio-temporal en las condiciones ambientales.

Con soporte conceptual en la teoría de nicho ecológico, los sistemas de información geográfica (SIG) han permitido analizar los factores ecológicos asociados a las distintas poblaciones de una especie y generar modelos de distribución de especies (MDE). Estos modelos identifican los espacios adecuados para la supervivencia de las poblaciones de la especie por medio de la identificación de sus requerimientos ambientales (Guisan y Zimmermann 2000, Soberón y Nakamura 2009).

Debido al creciente uso de los MDE en diferentes disciplinas, Soberón (2007) y Hirzel y Le Lay (2008) clarifican el uso de los términos usados durante su implementación para alcanzar una correcta definición del nicho aplicable a estos ejercicios, estableciendo tres principios: 1) el concepto de nicho tratado como hábitat debe separarse del concepto de nicho tratado como función, 2) hay diferencias importantes entre los nichos definidos a escalas locales, que tienen en cuenta la ecología, comportamiento y fisiología de pequeñas poblaciones o individuos, y los nichos definidos a grandes escalas geográficas, que solo tienen en cuenta el concepto de distribución y 3) hay que separar los distintos tipos de variables que componen el nicho en al menos dos grupos: condiciones y recursos.

Uso de hábitat en especies simpátricas

Hutchinson (1978) establece que el nicho realizado de una especie tiene una extensión menor que el nicho fundamental y que es exclusivo de ella. Por tanto, dos especies con requerimientos ecológicos similares no pueden solapar sus nichos realizados en un ambiente estable (exclusión competitiva, Gause 1934). Sin embargo, la presencia de *Dinomys* en una localidad como resultado del uso de hábitats particulares, que describen su nicho, la diferencian de otras especies con requerimientos ecológicos similares, permitiendo la coexistencia entre ellas, eliminando o minimizando una posible competencia (Schöener 1974, Hutchinson 1957, Chase y Leiboldt 2003). Esta partición ecológica es importante en la distribución de especies y es central en la estructura de comunidades (Connor y Simberloff 1979, Hopf et al. 1993, Amarasekare 2003).

La coexistencia puede implicar diferencias en los ejes del espacio geográfico (es decir, dónde están los individuos en el espacio) o en el espacio ecológico, y puede ocurrir ya sea en los ejes temporales (cuando los individuos utilizan el hábitat, tal como se define por Hall et al. (1997) como los recursos y condiciones asociados a su presencia) o en ejes de recursos, en los que los recursos son usados por los individuos (Darmon et al. 2012). Al respecto, los ejes de recursos deben ser estudiados conjuntamente debido a que la superposición en algunos de estos puede ser mal interpretada como una evidencia de

competencia; es decir, que conduce a la disminución de la aptitud de los individuos de la población de una especie, mientras que en otros ejes la partición puede permitir convivencia (Holt 1987).

El enfoque de coexistencia de especies en ensamblajes ha sido el punto central de estudios sobre mamíferos terrestres del neotrópico, algunos de ellos sobre herbívoros (Dublin et al. 1990, Almeida Jácomo et al. 2004, Chillo et al. 2010). Los enfoques empíricos se han basado en la comparación de la dinámica poblacional de múltiples especies para definir las fuerzas estructurantes de los ensamblajes (por ejemplo, competencia, facilitación, depredación) que impulsan la coexistencia y sobre la separación de hábitat de acuerdo a las diferencias en el tamaño corporal, adaptaciones digestivas, fisiológicas y anatómicas (Meserve et al. 1981, Cortés et al. 2002, DiBitetti et al. 2009, Chillo et al. 2010).

Considerando que dos especies pueden seleccionar los mismos recursos, pero pueden habitar diferentes lugares y nunca interactuar directamente, la distribución y las interacciones bióticas deben estudiarse en conjunto (Ritchie et al. 2009, Darmon et al. (2012). Para tener una comprensión global de los mecanismos de convivencia, se debe evaluar conjuntamente: 1) cómo los individuos se distribuyen en el espacio, 2) si la distribución espacial de las especies se correlacionan positivamente, negativamente o son independientes, 3) si la segregación se produce en términos de uso del hábitat y 4) la forma en que la selección del hábitat (el uso de hábitat relativo a la disponibilidad, Johnson 1980) de cada especie está influida por la presencia de las otras especies (por ejemplo, incluyendo en ellos como una sola dimensión del nicho de la especie, Ritchie et al. 2009).

Los estudios con enfoques multiespaciales (la superposición de distribución espacial y la coexistencia) para evaluar las diferencias en ambientes usados por las especies son pocos (ver Anderson et al. 2002, Haines 2006). Para el caso, se eligió combinar el análisis de la distribución altitudinal simpátrica de *Dinomys* y la guagua de montaña, para explorar cómo estas dos especies coexisten compartiendo el espacio y el hábitat, no para evaluar la competencia, sino para establecer si hay diferenciación en los hábitats usados por las

especies. Este aspecto permitiría establecer si *Dinomys* tiene requerimientos de hábitat diferentes a los de otros roedores de tamaño mediano y con similitudes ecológicas.

El riesgo de extinción

Las condiciones ambientales asociadas a la presencia de *Dinomys* permiten satisfacer los requisitos ecológicos mínimos; de modo que las tasas de natalidad de sus poblaciones sean mayores o iguales a sus tasas de mortalidad (Leibold 1995, Chase y Leibold 2003, Leibold y Geddes 2005). No obstante, aún en condiciones idóneas del ambiente, la presencia y abundancia de *Dinomys* estaría limitada por el bajo potencial de crecimiento poblacional como resultado de sus características de historia de vida (bajas tasas reproductivas), y por diferentes fuentes de mortalidad por causa natural o humana (p.e. extracción de individuos) que pueden causar la extinción de las poblaciones.

Las causas naturales de extinción – aquellas que ocurren en ausencia de la intervención humana – se centran en tres procesos: interacción entre especies (máximo biológico y establece el efecto de nuevos competidores, depredadores o enfermedades), cambio climático (asociado con el cambio en los niveles de los océanos) y desastres naturales (cambios abruptos en el ambiente por eventos naturales, como fenómenos astrofísicos y erupciones volcánicas) (Raup 1986). La extinción también puede ser causada por la acción humana, por ejemplo por sobre explotación, pérdida de hábitat y la introducción de especies.

La extinción por sobre-explotación ocurre con más frecuencia en especies de tamaño grande y de interés cinegético, mientras que la pérdida de hábitat casi siempre afecta comunidades enteras. Aunque la permanencia de una especie depende del tamaño de su área de distribución geográfica, de la cantidad y el tamaño de sus hábitats y de su densidad, algunas especies tienen características como áreas de distribución pequeña, representar organismos en la cúspide de la cadena alimenticia, ser especialistas de hábitat, tener bajas densidades, gestación larga, tamaño grande (Gaston y Blackburn 2000, Cardillo et al. 2005,

Davidson et al. 2009, Gaston 2009) y singularidad filogenética (Purvis et al. 2000, Amori y Gippoliti 2003), que las hacen más propensas a la extinción.

La extinción puede ser de tipo determinista (direccionada) o estocástica (al azar). La determinista es ocasionada por un evento dañino externo sobre la población y ocurre cuando algún elemento esencial es removido (como hábitat o alimento) o alguno letal es introducido (especies introducidas o cacería). La extinción estocástica, por su parte, resulta de eventos inesperados y afecta principalmente a poblaciones pequeñas. En la práctica, muchas extinciones probablemente ocurren como resultado de procesos determinísticos, como son la pérdida de hábitat y la cacería, que reducen las poblaciones hasta un tamaño en que los eventos inesperados pueden acabarla (Sinclair et al. 2003).

Los eventos inesperados que afectan a poblaciones pequeñas pueden clasificarse en demográficos, ambientales y genéticos. Los demográficos se refieren a procesos al azar que afectan las tasas de nacimiento, de mortalidad o proporción de sexos, que son intrínsecos a la población, pero que pueden afectar su número en el futuro. Un primer factor se relaciona con el éxito reproductivo y establece que si una población pequeña consiste casi solamente de individuos maduros (que ya no son reproductivos) o de un solo sexo, esto podría significar su extinción; mientras que en otras circunstancias más balanceadas demográficamente la población podría permanecer.

Otro factor demográfico de importancia se relaciona con limitantes de distribución; cuando individuos reproductivos están concentrados en un sitio tendrán acceso a parejas potenciales pero con alta competencia por el recurso, o cuando los individuos están ampliamente distribuidos tendrán poca oportunidad de encontrar pareja. El problema se acentúa cuando un sexo se dispersa más que el otro, como en muchos mamíferos que tienen áreas de acción grandes (p.e. jaguar, puma, oso de anteojos) haciendo menos probable el encuentro de parejas.

Un tercer factor de importancia es el efecto Alle (*sensu lato* Allee et al. 1949 citado por Liebhold y Bascompte 2003), que se relaciona con la estructura social, el éxito

reproductivo de los individuos y la persistencia de las poblaciones (Stephens y Sutherland 1999). Algunos organismos en bajo número pueden fracasar en su reproducción debido a la ausencia de una facilitación social. Por ejemplo, algunas especies no se reproducen sin el estímulo de una colonia, mientras otras pueden no hacerlo sin la conformación de grupos de defensa ante depredadores o para forrajear.

Los eventos ambientales inesperados se relacionan con la posibilidad de que desastres naturales (huracanes o maremotos) causen mortalidad de individuos, mientras que los eventos genéticos (endogamia y exogamia) causan un efecto similar ocasionando la disminución o extinción de poblaciones. El apareamiento entre individuos emparentados (endogamia) es uno de los mecanismos que lleva a la pérdida de diversidad genética. Este tipo de apareamiento implica una reducción en la diversidad genética de la descendencia ya que la composición genética de los progenitores es más similar que la que se espera en dos individuos de la población tomados al azar. Los individuos con menor variabilidad genética podrían tener menores probabilidades de supervivencia (Frankham et al. 2001).

Los análisis de viabilidad poblacional (PVA)

Entre más pequeñas son las poblaciones, más vulnerables son a la extinción debido a la estocasticidad demográfica (Melbourne y Hastings 2008). Al respecto, surge la pregunta: ¿cuál es el tamaño mínimo para que una población sea ecológicamente viable (PMV)? (Shaffer 1981, Traill et al. 2007, Traill et al. 2010). La pregunta por si sola implica que existe un umbral para el número de individuos que asegurarían que una población persista en un ambiente natural y un periodo de tiempo determinado, siempre y cuando las condiciones se mantengan (Shaffer 1981, Reed et al. 2003) o que, desde la perspectiva evolutiva, se mantenga el potencial evolutivo, es decir, el tamaño requerido para el balance entre pérdida de diversidad genética y la ganancia por mutaciones (Franklin y Frankham 1998, Frankham et al. 2001).

En varias ocasiones se menciona PMV como la población que tiene el 95% de probabilidad de persistir en 200 años. Este concepto ha venido siendo usado a la par con los Análisis de

Viabilidad Poblacional (AVP), un proceso que permite estimar PMV de una población de tamaño particular y otras características (Gilpin y Soulé 1986). Traill et al. (2007) y Traill et al. (2010) han revisado los PMV sugeridos en múltiples artículos y, desde la base empírica y evolutiva proponen un tamaño de ~ 5000 individuos para especies (o taxa) de interés cuando no existe información demográfica. Sin embargo, debido a que la vulnerabilidad de las especies a cada evento inesperado (demográfico, ambiental o genético) varía acorde con las características de hábitat, historia de vida y genética, no hay un valor general de PMV.

Los Análisis de Viabilidad Poblacional (AVP) son modelos matemáticos que evalúan los factores que pueden tener influencia sobre el declive de una determinada población o especie. Si bien es obvio que la realidad es compleja y que los modelos no son más que una simplificación de la misma, sus aplicaciones resultan muy útiles en la conservación. Aparte de la propia evaluación de los factores que provocan el declive, un AVP proporciona información sobre cómo el manejo de los recursos puede invertir la tendencia negativa de la población actuando sobre los factores que la provocan. La potencialidad de los AVP como herramienta de evaluación ha permitido que se usen para evaluar el riesgo de extinción y las opciones adecuadas de manejo de poblaciones de especies animales amenazadas. Es importante destacar que cada AVP se desarrolla individualmente para una población concreta y, por lo tanto, cada análisis es único.

Existe mucha controversia respecto al uso e interpretación de los resultados de los AVP debido a que, en muchos casos, los datos que se emplean son deficientes, por lo que es necesario evaluar la sensibilidad de los parámetros incluidos y la precisión de los modelos generados. A pesar de sus limitaciones, los AVP son útiles en ausencia de información u otras herramientas más robustas. Reed et al. (2003) concluyen que los AVP son una herramienta poderosa para la biología de la conservación, para comparar planes de investigación alternos y los riesgos de extinción entre especies; pero sugieren precaución en su uso, debido a que los resultados dependen de la validez y calidad de los datos; que debe evaluarse la confiabilidad de los datos; la estructura del modelo, los datos y los resultados deberían tratarse como hipótesis a probar; además, no utilizar los AVP para estimar

tamaños de población mínima o probabilidad específica de extinción, entre otras consideraciones. Reed et al. (2003) establecen que el uso adecuado de los AVP es para comparar los efectos relativos de las acciones de manejo sobre el crecimiento de la población o su persistencia.

La base para la realización de los AVP son los datos sobre fuerzas determinísticas, demográficas, medioambientales y efectos genéticos estocásticos relacionados con las poblaciones. Desafortunadamente no se tiene información suficiente acerca de las tasas de reproducción y supervivencia de las poblaciones silvestres de muchas especies amenazadas, consecuentemente no se pueden usar los modelos para hacer predicciones absolutas y precisas acerca del futuro de la población. Sin embargo, se pueden usar para estudiar la respuesta relativa de la población a cambios en la demografía. Estos cambios pueden reflejar la incertidumbre en los valores de parámetros que, aunque no se han medido en campo, pueden representar los resultados de actividades humanas, tales como modificación del hábitat o la cacería. Mediante el Análisis de Sensibilidad se puede investigar el impacto de esta incertidumbre en el comportamiento del modelo.

OBJETIVOS

Objetivo general

Identificar los factores asociados con la presencia de *Dinomys branickii*.

Objetivos específicos

Identificar la influencia de factores ambientales en la presencia de *Dinomys branickii* a lo largo del área de distribución geográfica global.

Elaborar un modelo de distribución potencial de *Dinomys* para los Andes de Colombia.

Comparar los ambientes asociados a la presencia y microhábitats de *Dinomys* y de *Cuniculus taczanowskii*.

Evaluar el riesgo de extinción de las poblaciones de *Dinomys* en los Andes de Colombia.

Preguntas de investigación e hipótesis

¿Qué factores ambientales se asocian a la presencia de *Dinomys*?

H₁: La topografía y la estructura de la vegetación son determinantes en la idoneidad de hábitat de la especie a escala de geográfica.

H₂: El clima influencia la distribución altitudinal de la especie.

H₃: La actividad humana restringe la presencia de la especie a paisajes no alterados.

¿El modelo de distribución generado predice la distribución de *Dinomys*?

H₄: El modelo generado predice la distribución de *Dinomys* en los Andes de Colombia.

¿Los ambientes y microhábitats asociados a la presencia y uso de espacio de *Dinomys* y *Cuniculus* son diferentes?

H₅: Los ambientes y microhábitat de ambas especies son diferentes.

¿Cuál es el riesgo de extinción de poblaciones de *Dinomys* en Andes de Colombia?

H₆: Las tasas de extracción de individuos en los Andes de Colombia ponen en riesgo de extinción de las poblaciones de *Dinomys*.

**A MULTISCALE ASSESSMENT ON THE DISTRIBUTION OF A RARE
NEOTROPICAL MAMMAL, THE PACARANA *Dinomys branickii***

**(Documento sometido a la revista *Journal of Mammalogy* en 2013-08-19, devuelto
para corrección en 2013-10-09 y nueva versión sometida en 2013-12-12)**

CARLOS A. SAAVEDRA-RODRÍGUEZ^{1,2*}, BLAS M. BENITO³, ALAN GIRALDO-LÓPEZ¹ Y
GUSTAVO H. KATTAN⁴

Affiliations:

¹Grupo de Investigación en Ecología Animal, Departamento de Biología, Universidad del Valle, Calle 13 No 100-00, A. A. 25360, Cali, Colombia.

²Wildlife Conservation Society Colombia, Calle 2 No. 42-23, Cali, Colombia.

³ Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, 18071 Granada, España.

⁴Departamento de Ciencias Naturales y Matemáticas, Pontificia Universidad Javeriana Cali, Calle 18 No. 118-250, Cali, Colombia.

Running Heading: Distribution of *Dinomys branickii*

ABSTRACT

The pacarana (*Dinomys branickii*) is one of the rarest rodents of the world that according to distribution maps inhabits forested areas in the Andes, western Amazonia, and a few reports in the amazon basin as far east as Manaus. In the Andes, family groups roost in caves in rocky outcrops near streams. The absence of these topographic features in the Amazonian plains suggests that its potential distribution needs to be reviewed. The pacarana is a vulnerable species with specific habitat requirements and it is heavily hunted. Therefore, understanding the factors that determine its distribution is required for protecting viable populations. We used species distribution models (SDM) to evaluate environmental factors associated to its distribution at three spatial scales: the entire distribution, northern and southern regions where most of the records are concentrated, and latitudinal stripes (zones). The pacarana's distribution was associated with high topographic diversity, steep slopes, high precipitation in the warmest quarter and a low range of annual temperature variation. Topography was the most important factor determining pacarana's presence in its entire potential distribution. In the northern Andes of Colombia a combination of climate and topography were associated with pacarana presence, whereas in the Andean-Amazonian foothills in the southern part of the distribution, climate and vegetation cover were the most important factors. Our potential distribution map showed a low favorability for pacaranas in the Amazonian plains. Our results suggest that pacarana's habitat in the Amazonian foothills is patchy and populations are fragmented. Differences in environmental conditions throughout the pacarana's range suggest the possibility of phenotypic and genetic differentiation among populations, particularly between the northern Andes and the southern Amazonian foothills.

Keywords: Ecological rarity, Geographic distribution, Pacarana, Species distribution model

Correspondent. Carlos A. Saavedra-Rodríguez; casaavedrar@yahoo.com

RESUMEN

La pacarana (*Dinomys branickii*) es una especie rara de roedor que habita zonas boscosas de los Andes y la Amazonia hasta Manaus (Brasil). En los Andes, los grupos de individuos se refugian en cuevas entre rocas cerca a cursos de agua. La ausencia de estas características topográficas en las planicies amazónicas sugiere que la distribución potencial de la especie debe ser revisada. La pacarana es una especie vulnerable, con requerimientos particulares de hábitat y además con presión por cacería. Por lo tanto, es necesario comprender los factores que determinan su distribución para proteger las poblaciones viables. Se usaron modelos de distribución de especies para evaluar los factores ambientales asociados a la distribución del pacarana en tres escalas espaciales: toda la distribución, regiones norte y sur donde se concentran la mayoría de los registros, y zonas latitudinales, la distribución de la pacarana se asocia con una alta diversidad topográfica, fuertes pendientes, alta precipitación en el trimestre más cálido y un estrecho rango de variación anual de temperatura. La topografía fue el factor más importante asociado a la presencia de la pacarana en el área de distribución potencial. En el norte de los Andes de Colombia la combinación de clima y topografía estuvieron asociadas con la presencia de la especie, mientras que en el pie de monte andino-amazónico, la parte sur de la distribución, el clima y la vegetación fueron los factores más importantes. Nuestro mapa de distribución potencial mostró que la planicie amazónica presenta baja idoneidad de ambientes para la especie. Nuestros resultados sugieren que en las estribaciones amazónicas son poco frecuentes los hábitats para la pacarana y que las poblaciones están fragmentadas. Las diferencias en las condiciones ambientales a lo largo del área de distribución permiten sugerir la posibilidad de diferenciación fenotípica y genética entre poblaciones, en particular entre el norte de los Andes y las estribaciones amazónicas del sur.

Palabras clave: rareza ecológica, distribución geográfica, Pacarana, modelo de distribución de especies

INTRODUCTION

The pacarana (*Dinomys branickii* Peters 1873) is the second largest rodent of the world, with males reaching over 14 kg (White and Alberico 1992). This rare species is the only extant member of Dinomyidae, a monophyletic group of large-bodied species that was highly diverse and widely distributed in South America during the Miocene-Pliocene (Nasif 2010; Rinderknecht and Blanco 2008). Pacaranas presently occupy forested areas of western Amazonia and the tropical Andes between 300-3500 m (Azurduy et al. 2006; Boher and Marín 1988; Wallace et al. 2010; White and Alberico 1992). Current distributional maps of the pacarana (Fig. 1a) show a continuous area that encompasses records from Bolivia, Brazil, Colombia, Ecuador, Peru and Venezuela (Patterson et al. 2007; IUCN 2008). However these maps ignore the area inside the range boundaries where different environmental factors influence the presence and abundance of the species (Brown 1984, Brown et al. 1996, Gaston and Blackburn 2003, Blackburn and Gaston 2003, Gaston 2009).

Most records come from the Andes and Amazonian foothills, but some records come from the central plains of Amazonian Brazil (GBIF; www.gbif.org). One particularly marginal record is represented by a specimen obtained in 1923 by Edmund Heller from a hunter in Manaus, Brazil (Field Museum of Natural History specimen number 34328), which marks the eastern extreme of current distribution maps. Manaus was a regional market for bushmeat right on the river, and the specimen may have originated a long distance away. Therefore, current distribution maps could be over-representing the environmental and geographical spaces used by the species.

In the Colombian Andes, pacaranas inhabit forested areas near streams where family groups roost in deep caves in rocky outcrops (Saavedra-Rodríguez et al. 2012). The species has morphological adaptations for climbing on rocky terrain in areas with abrupt topography (Grand and Eisenberg 1982; Osbahr and Azumendi 2009; Osbahr et al. 2009; Weisbecker and Schmid 2007). Therefore, topography and rocky outcrops are probably factors associated to pacarana's occurrence at fine scales. This raises the question whether

the pacarana can inhabit the Amazonian region if deep ravines with rocky caves are the main limiting factor. The pacarana is a species of conservation interest (Tirira et al. 2008), with biological attributes that make it prone to extinction such as large body size, low abundance and habitat specificity, particularly under human pressures such as hunting and habitat alteration. Thus, understanding the factors that determine its distribution at broad scales is important for its conservation.

We used species distribution models (SDM) to evaluate the environmental variables that may determine the species' distribution and identify factors that could limit its distribution at three spatial scales: geographic range, regional (Amazonian plains compared with the northern Andes) and latitudinal zones. SDMs combine occurrence records and environmental variables to identify areas with ecological conditions resembling the locations where the species is known to occur (Araújo and New 2007; Pearson et al. 2007). A variety of alternative algorithms are available (e.g., MaxEnt, GARP, and ecological distances) but their results can be very different even with the same input data (Elith et al. 2006) and there is no clear justification to choose any particular model. We followed the proposals of Araújo and New (2007) and Marmion et al. (2009) to use ensembles or combinations of models, to generate a consensus distribution map able to offer a more robust hypothesis for the potential distribution of the pacarana, while avoiding the problems derived from the selection of a single model. Ensemble forecast techniques take into account the variability of single models to determine a central tendency and produce an average map predicting the occurrence of the species for each location (Araújo and New 2007).

MATERIALS AND METHODS

We obtained 180 records of localities with pacarana presence from Bolivia, Brazil, Colombia, Ecuador, Peru and Venezuela. Geographical coordinates were obtained from different sources such as the Mammal Networked Information System (MaNIS; www.manisnet.org), the Global Biodiversity Information Facility (GBIF; www.gbif.org),

mammal collections, publications and information obtained directly from researchers. Depending on their precision, locality data were grouped in grids with spatial resolutions of 200-1000 m, 1000-5000 m and >5000 m. Only records with a spatial resolution of 5 km or better were included in the analysis (109 records; Appendix 1 available on line).

We obtained a comprehensive dataset of environmental variables with a resolution of 1 km² from different sources: topography from the SRTM mission (USGS 2004), climate from Worldclim (Hijmans et al. 2005), Normalized Differences Vegetation Index (NDVI) from the Blue Marble project (Stöckli et al. 2005), vegetation cover from the MODIS Vegetation Continuous Fields (Hansen et al. 2003), land uses from GlobCover (Arino et al. 2008), and the human footprint from The Last of the Wild (Sanderson et al. 2002).

According to our initial hypothesis, topography and vegetation structure are key features to determine the pacarana's habitat suitability at local extents, while climate probably influences the elevation range occupied by the species, and human activity restricts its presence in impacted landscapes. To represent topography, we derived the slope, topographic position, topographic diversity and solar radiation from the SRTM digital elevation model with GRASS GIS (GRASS Development Team 2011). Topographic position was computed as the difference in elevation between a target cell and its immediate neighbors. Topographic diversity was computed as the sum of diversity values of aspect, slope, elevation and solar radiation of each target cell and its immediate neighbors. Finally, we computed solar radiation maps using the *r.sun* module of GRASS GIS. Vegetation variables represented both vegetation structure and productivity. The structure variables were percent of cover of shrubs, trees, and bare ground. The productivity variables were monthly and yearly statistics of NDVI that estimates the fraction of photosynthetically active radiation intercepted by vegetation, and is associated with the characteristics of spectrally dense vegetation in good conditions (Chuvieco 2008, Tucker et al. 2005).

To reduce co-linearity in the dataset, and select variables meaningful for the distribution of the pacarana by following the guidelines of Williams et al. (2012) and own experience, we

computed correlation trees, and for each cluster of highly correlated variables (Pearson correlation > 0.5), we selected one to be included as a predictor in the model. The selected factors and variables were: 1) Climate factor: mean diurnal range of temperature, minimum temperature of the coldest month, temperature annual range, precipitation of wettest quarter, precipitation of driest quarter, and precipitation of warmest quarter, 2) Vegetation structure and productivity factor: percent of herbs cover, percent of bare soil, diversity of land-uses, yearly average and range of NDVI, 3) Topography factor: topographic diversity, topographic position and slope, and 4) Human activity factor: human footprint, and density of human population. We resampled all variables to a spatial resolution of 25 km² using the `r.resamp.stats` module of GRASS GIS.

We used five presence-only SDM algorithms: Artificial Neural Networks (ANN), Mahalanobis Ecological Distances (MED), Genetic Algorithm for Rule Set Production (GARP), Support Vector Machines (SVM) and MaxEnt. The first four were ran in openModeller (Muñoz et al. 2011), while MaxEnt was run independently (Phillips et al. 2006).

We averaged sixteen combinations of three to five SDMs into ensembles (Araújo and New 2007) to produce distribution models. All models (single and ensembles) were tested with a cross validation procedure based on bootstrapping (Verbyla and Litvaitis 1989) without replacement and predictive performance was assessed based on AUC values (Fielding and Bell 1997), using pseudo-absences instead of true absences (Phillips et al. 2006). We selected this performance measure because it is the most appropriate for comparing models for the same species calibrated with different algorithms (Lobo et al. 2008). For each model we ran ten bootstraps, leaving out 25% of occurrences for testing to compute AUC values. To select a final model, we used the mean AUC value of the ten bootstraps as an objective criterion, but also relied on CASR's field experience in Colombia and Peru to obtain a reasonable distribution map for the pacarana.

To evaluate the consensus between the individual models within the best ensemble we computed the mean and standard deviation of the habitat suitability. The mean represents

the combined suitability value of all models, and the standard deviation is a measure of the consensus in the suitability value produced by each model. Low values of the standard deviation represent a high coincidence in the predictions of the three models. To visualize the results we applied the Colour Mixture (CM) method (Hengl 2003) which is based on the Hue-Saturation-Intensity color model. The mean is coded by the hue (type of color) and the standard deviation by the whiteness (paleness) (Appendix 2 available on line).

We selected a threshold to transform the continuous habitat suitability model into a binary absence-presence map. Values above this threshold in the model output are interpreted as predicting ecological conditions suitable for the pacarana (Pearson et al. 2007). We used the Low Presence Threshold (LPT), which selects the environmental space encompassing all the observed occurrence records. This approach can be interpreted ecologically as selecting the pixels that are at least as suitable as those where the species actually occurs and is considered a conservative approach, because it identifies the minimum predicted area possible while maintaining a zero omission error in the data set (Pearson et al. 2007).

To assess the influence of each environmental variable on the continental distribution of the pacarana, we used Spearman-rank linear correlations between each variable and the suitability values produced by the best ensemble model. To assess the pure and shared influence of the four environmental factors (climate, topography, vegetation cover and human intervention) on the distribution of the pacarana at different geographical extents we used the variance partitioning function (varpart) of the R 'vegan' package (Oksanen et al. 2012). This function computes the amount of variance in suitability values explained by the factors and its results are represented as Venn diagrams, in which each circle represents the pure effect of each group of explanatory variables, and intersections represent the shared effects (Legendre and Legendre 1998; Muñoz et al. 2005; Muñoz and Real 2006). We applied the varpart function at three geographical scales: 1) the entire distribution of the pacarana; 2) two regions at the north and south of the distribution, where each region was a square of 122,500 km² and were selected because these have the highest concentrations of records in the northern Andes (in Colombia) and in an area of the Amazonian piedmont (in

Bolivia), and 3) the latitudinal extent divided into seven equal zones between 23°35' S and 8°15' N (latitudinal zones).

We compared our model with distribution maps (Patterson et al. 2007) to find coincidences, subtractions and additions. Coincidences are areas where the distribution map and our model intersect. Subtractions are areas included in the distribution map, which are not predicted by the model. Additions refer to areas predicted by our model but outside of the distribution map. We excluded the additions represented by isolated areas well outside of the proposed distribution model to avoid potentially unrealistic predictions. These areas may have adequate environmental conditions; but they are separated from the Andes by potential dispersion barriers.

RESULTS

The ensemble model that combined the MaxEnt, MED and SVM algorithms had the highest AUC value (mean 0.953; range 0.935-0.967). This model showed a consistent pattern of high habitat suitability throughout the Andes, but presented the higher suitability values and lower standard deviations (high consensus among models in the ensemble) in the northern Andes in Colombia (Appendix 2). Areas of high suitability were not continuous, so the model suggests that the pacarana habitat is fragmented and this probably derives from the topographical configuration.

The potential distribution map obtained with the LPT of 0.36 coincided with the distribution map in the Andes and Amazonian foothills. In these zones, our model showed high mean values and low standard deviations (Appendix 2 available on line). However, the distribution map includes a large portion of Amazonia that is not included in our model (Fig. 1 and Fig. 2).

The correlation between the predictive variables and the final model showed that two topographic variables (topographic diversity and slope), precipitation of the warmest

quarter and mean NDVI had the highest positive correlations with pacarana presence ($R^2 > 0.3$; Table 1), whereas annual temperature range was negatively correlated. Variables representing human intervention showed low correlations with the habitat suitability of the pacarana.

The variance partition analysis applied to the entire distribution model showed that 50% of the variation in habitat suitability values was explained by topography, climate and vegetation cover. Topography and the combination of climate and vegetation cover contributed the most to this variation (Fig. 3A).

At the region scale, the factors explained 54 to 67% of the variation. The combined effect of climate and topography was most important for the northern region in the Andes of Colombia, whereas the combination of climate and vegetation cover was the most important for the southern region in the Amazonian foothills of Bolivia, Peru and Brazil (Figs. 3B and Fig. 3C). Considering the seven latitudinal bands selected to perform the latitudinal analysis, between 27 and 62% of the variation was explained by the four factors and in this case topography and climate had the greatest contributions (Table 2).

DISCUSSION

Our model indicates that topography is the best predictor to explain the distribution of the pacarana at the continental scale, which reflects its association with the Andes. Within the geographic distribution, the conditions associated with pacarana presence are high topographic diversity and steep slopes, high rainfall in warm periods, low variation in annual temperatures, and abundant forest cover (Table 1). This agrees with the results of Saavedra-Rodríguez et al. (2012), who found that at landscape scales in Andes of Colombia, pacaranas require forest cover but at small spatial scales, their presence is determined by the availability of refuges in areas with steep slopes. Our model additionally suggests that pacaranas require humid areas with a relatively stable temperature throughout the year.

The combination of topography and climate explains most of the variation in the environmental space in the eight latitudinal zones, suggesting that pacaranas find suitable conditions throughout their distribution along the Andean axis. However, environmental conditions, and therefore the suitability for pacaranas, differ between the northern and southern regions. In the Colombian Andes, the highly variable topography and climate indicate a high probability of finding suitable conditions represented by steep slopes and stable climates (Fig. 1B). In contrast, in the southern region our model shows a lower suitability (Fig. 1B), probably related to a comparatively lower topographic diversity in the foothills and adjacent plains, and higher seasonal variation in climate.

Two climate variables, high precipitation in the warmest quarter and a low range of annual temperature variation, are associated with pacarana's distribution. However, temperature and precipitation influence vegetation composition and structure, and pacaranas could be responding not to the climatic variables themselves, but to correlated factors such as resource availability at local and microscales.

Our model coincides with the distribution maps throughout most of the Andes and Amazonian piedmonts in Peru and Bolivia, but does not include a large portion of the central Amazonian plains (Fig. 2). This difference between the modeled distribution and the range map reflects the absence of suitable topographic conditions for pacaranas in the Amazonian plains. Our model adds areas of potential distribution in the Pacific slope of Colombia, Ecuador and Peru and central-eastern Bolivia. The absence of records in these areas may reflect the difficulty of detection of this cryptic species or real discontinuities in its distribution related to its specific requirements of rocky outcrops near streams (Saavedra-Rodríguez et al. 2012). Other areas that the model predicted as favorable for the pacarana, such as the Mato Grosso in Brazil, Guiana Shield in Venezuela and Sierra Nevada de Santa Marta in Colombia, are not realistic because they are separated from the main distribution by large expanses of unsuitable habitat, and in fact the species has not been recorded in surveys that include historic and recent data (i.e. Cáceres et al. 2008).

Human factors represented by population density and landscape transformation showed no correlation with the presence probability of pacarana. In fragmented landscapes of the Andes of Colombia, pacaranas use forest patches where groups can find refuges in steep slopes (Saavedra-Rodríguez et al. 2012), which usually are inaccessible and undisturbed. Likewise, areas with elevations above 2000 m, are usually unpopulated due to their lower agricultural productivity and steep slopes. Thus, in the northern region, where there are high levels of human intervention and habitat fragmentation, the high topographic diversity results in suitable environments and forest patches associated with ravines appear as available habitat at the landscape scale.

In the southern region, in contrast, the lower suitability probably means that pacarana populations are discontinuous and restricted to areas with adequate conditions of topography, climate and vegetation cover. This may explain why recent surveys in the Amazonian foothills of Peru have reported pacaranas as scarce (Jiménez et al. 2010; Tobler et al. 2008), although they may be common in some localities (Conservation International 1994). If pacarana populations in this region are localized and isolated, they are more susceptible to human pressures. Human factor was not limiting the pacarana at the spatial scale studied, but habitat transformation linked with hunting surely affect the species occurrence and impact the population persistence. Peres (2001) reported the local extinction of a pacarana population in Acre, Brazil, related to habitat fragmentation and hunting.

Different pacarana phenotypes have been described based on cranial features, body size and coloration (White and Alberico 1992). Our study highlights differences in environmental conditions that may be reflected in differences in the ecological spaces occupied by the species. In addition, populations may be discontinuous and separated by ecological and geographical barriers associated with topography, climate and vegetation. Therefore, there is the potential for ecological and genetic differentiation of pacarana populations across its distribution, particularly between the extremes in the northern Andes and the southern Amazonian foothills. Further studies are required to establish the ecological requirements and habitat use of pacarana at finer scales in the latter region and an assessment to possible differences with Andean populations.

The environmental heterogeneity inside the range boundaries of habitat specialist species are offering potential spaces for the species presence and habitat use. The filter imposed by the environmental associated to the requirements of the species limits the pacarana presence along the geographical range and, consequently, influences the abundance structure inside of the range (Brown et al. 1996, Brown et al. 1996, Gaston 2009). The high environmental suitability for pacarana in Andes of Colombia indicates that there are abiotic conditions for its maximum abundance, but in areas with low suitability, as lowlands of the pacific coast of the Andes and the Amazonian plains, the species will be less abundant and less frequent in the landscape. Moreover, the combination of suitability biotic and biotic factors, as competition, predation or both, influences the abundance structure of the range, where absence mean zero abundance. Studies are required to establish the role of interactions on species presence and abundance, and an assessment the influence with the environmental suitability for the abundance in the structure of the geographiphic range.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank V. Rojas-Díaz, G. Forero-Medina, J. Martínez-Gómez, J. D. Corrales, C. A. Cultid-Medina, W. Bolívar-García and I. C. Estrada-Lasso for comments on the manuscript. The Mohamed bin Zayed Species Conservation Fund, Idea Wild Foundation and Wildlife Conservation Society Colombia Program (WCS-Colombia) provided funding and equipment. Thanks to P. Franco (WCS-Colombia, Director), the researchers of the Grupo de Ecología Terrestre of the Centro Andaluz de Medio Ambiente (CEAMA), Granada, Spain, and M. Varese, A. Kuroiwa, L. Sato, C. Sevillano (WCS-Peru), Lima, Peru for their hospitality and unconditional support. The following people and institutions provided data on pacarana records: K. Osbahr (Universidad de Ciencias Aplicadas y Ambientales, Colombia), J. D. Corrales, B. G. Martínez, F. Gaviria and N. Roncancio-Duque, (WCS-Colombia), M. F. Garcés-Restrepo and A. Quintero (Grupo de Investigación en Ecología Animal, Universidad del Valle, Colombia), J. H. Castaño (Universidad de

Caldas, Colombia), C. A. Páez (Fundación PROAVES, Colombia), J. F. Loja-Alemán, V. Pacheco and C. Melo (Museo de Historia Natural de San Marcos, Lima, Perú), J. Vargas Mattos (Museo Nacional de Historia Natural de La Paz, Bolivia), N. Rocha (Museo de Historia Natural Noel Kempff Mercado, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia), R. Wallace, L. Painter, G. Ayala (WCS-Bolivia), D. Tirira (Red Noctilio - Ecuador), B. D. Patterson (MacArthur Curator of Mammals, Field Museum of Natural History, Chicago, USA) and A. Muniz Calouro (Universidade Federal do Acre – CCBN, Rio Branco, Acre, Brazil). C. A. Ríos-Franco helped in the elaboration of final maps. This work is part of CASR's doctoral thesis at Universidad del Valle, Cali, Colombia, supported by a COLCIENCIAS scholarship.

LITERATURE CITED

- ARAÚJO, M. B. AND M. NEW. 2007. Ensemble forecasting of species distributions. *Trends in Ecology and Evolution* 22:42–47.
- ARINO, O., P. BICHERON, F. ACHARD, J. LATHAM, R. WITT AND J. L. WEBER. 2008. GlobCover: The most detailed portrait of Earth. *European Space Agency Bulletin* 136:24–31.
- AZURDUY, F. H. AND F. A. LANGER. 2006. El registro más austral de *Dinomys branickii* (Dinomyidae, Rodentia) en el Neotrópico. *Kempffiana* 2:140–143.
- BLACKBURN, T. M. AND K. J. GASTON. 2003. *Macroecology: concepts and consequences*. Blackwell Science, Oxford.
- BOHER, S. AND B. MARÍN. 1988. El Pacarana (*Dinomys branickii*) en Venezuela. *Natura*. 84:14–18.
- BROWN J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124: 255–279.
- BROWN J. H., G. C. STEVENS AND D. M. KAUFMAN. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 27: 597–623.
- CÁCERES N. C., A. P. CARMIGNOTTO, E. FISCHER AND C. SANTOS FERREIRA. 2008. Mammals from Mato Grosso do Sul, Brazil. *Check List* 4:321–335.
- CONSERVATION INTERNATIONAL. 1994. *The Tambopata-Candamo Reserved Zone of Southeastern Perú: A Biological Assessment*. Conservation International Department of Conservation Biology. Washington, US. 192 pp.

- CHUVIECO, E. 2008. Teledetección Ambiental, Third Edition. Barcelona.
- ELITH J., C. H. GRAHAM, R. P. ANDERSON, M. DUDÌK, S. FERRIER, A. GUISAN, R. J. HIJMANS, F. HUETTMANN, J. R. LEATHWICK, A. LEHMANN, J. LI, L. G. LOHMANN, B. A. LOISELLE, G. MANION, C. MORITZ, M. NAKAMURA, Y. NAKAZAWA, J. MCC.M. OVERTON., A. T. PETERSON, S. J. PHILLIPS, K. RICHARDSON, R. SCACHETTI-PEREIRA, R. E. SCHAPIRE, J. SOBERÓN, S. WILLIAMS, M. S. WISZ AND N. E. ZIMMERMANN. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129–151.
- FARR, T. G., P. A ROSEN, E. CARO, R. CRIPPEN, R. DUREN, S. HENSLEY, M. KOBRICK, M. PALLER, E. RODRIGUEZ, L. ROTH, D. SEAL, S. SHAFFER, J. SHIMADA, J. UMLAND, M. WERNER, M. OSKIN, D. BURBANK AND D. ALSDORF. 2007. The shuttle radar topography mission. *Rev Geophys* 45:1–33.
- FIELDING, A. H. AND J. F. BELL. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24:38–49.
- GASTON, K.J. 2003 *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- GASTON, K.J. 2009. Geographic range limits of species. *Proceeding of the Royal Society B* 276: 1391–1393
- GASTON, K.J. AND T.M. BLACKBURN. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- GRAND T. AND J. EISENBERG. 1982. On the affinities of the Dinomyidae. *Säugetierkundliche Mitteilungen* 30:151–157.
- GRASS DEVELOPMENT TEAM 2011. Geographic resources analysis support system (GRASS) software. Version 6.4.2. Available at: <http://grass.osgeo.org>.
- HANSEN, M. C., R. S. DEFRIES, J. R. G. TOWNSHEND, M. CARROLL, C. DIMICELI AND R. A. SOHLBERG. 2003. Global Percent Tree Cover at a Spatial Resolution of 500 Meters: First Results of the MODIS Vegetation Continuous Fields Algorithm. *Earth Interact* 7:1–15.
- HENGL, T. 2003. Visualization of uncertainty using the HSI colour model: computations with colours. 7th International Conference on GeoComputation.
- HIJMANS, R.J., S. E. CAMERON, J. L. PARRA, P. G. JONES AND A. JARVIS. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978.
- IUCN (INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE). 2008. DINOMYS BRANICKII. IN: IUCN 2013. IUCN RED LIST OF THREATENED SPECIES. VERSION 2013.2
- JIMÉNEZ, C. F., H. QUINTANA, V. PACHECO, D. MELTON, J. TORREALVA AND G. TELLO. 2010. Camera traps survey of medium and large mammals in a montane rainforest of northern Peru. *Revista Peruana de Biología* 17:191-196.
- LEGENDRE, P. AND L. LEGENDRE. 1998. *Numerical ecology*, Second Edition. Elsevier Science, Amsterdam.

- LOBO J. M., A. JIMÉNEZ-VALVERDE AND R. REAL. 2008. AUC: a misleading measure of the performance of predictive distribution models. *Global Ecology and Biogeography* 17:145-151.
- MARMION, M., M. PARVIAINEN, M. LUOTO, R. K. HEIKKINEN AND W. THULLER. 2009. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling. *Diversity and Distribution* 15:59–69.
- MUÑOZ, A. R. AND R. REAL. 2006. Assessing the potential range expansion of the exotic monk parakeet in Spain. *Diversity and Distribution* 12:656–665.
- MUÑOZ, A. R., R. REAL, A. M. BARBOSA AND J. M. VARGAS. 2005. Modelling the distribution of Bonelli's eagle in Spain: implications for conservation planning. *Diversity and Distribution* 11:477–486.
- MUÑOZ, M. E. S., R. GIOVANNI, M. F. SIQUEIRA, T. SUTTON, P. BREWER, R. S. PEREIRA, D.A.L. CANHOS AND V. P. CANHOS. 2011. openModeller: a generic approach to species' potential distribution modelling. *GeoInformatica* 15:111-135.
- NASIF, N. 2010. Los Dinomyidae (Rodentia, Caviomorpha) del Mioceno superior del noroeste argentino. Su anatomía cráneo-dentaria. Ph.D. disertación, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.
- OKSANEN, J., F. G., BLANCHET, R. KINDT, P. LEGENDRE, R. B. O'HARA, G. L. SIMPSON, P. SOLYMOS, M. HENRY, H. STEVENS AND H. WAGNER. 2012. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-3.
- OSBAHR, K. AND J. L. AZUMENDI. 2009. Comparación de la cinética de los miembros de dos especies de roedores histricognatos (*Cuniculus taczanowskii* y *Dinomys branickii*). *Revista Universidad de Ciencias Aplicadas y Ambientales U.D.C.A.* 12:39–50.
- OSBAHR, K., P. ACEVEDO, A. VILLAREAL AND D. ESPINOSA. 2009. Comparación de la estructura y de la función de los miembros anterior y posterior de *Cuniculus taczanowskii* y *Dinomys branickii*. *Revista Universidad de Ciencias Aplicadas y Ambientales U.D.C.A* 10:37–49.
- PATTERSON, B. D., G. CEBALLOS, W. SECHREST, M. F. TOGNELLI, T. BROOKS, L. LUNA, P. ORTEGA, I. SALAZAR AND B. E. YOUNG. 2007. Digital distribution maps of the mammals of the Western Hemisphere. Version 3.0. Nature Serve, Arlington, USA.
- PEARSON, R. G, C. J. RAXWORTHY, M. NAKAMURA AND A. T. PETERSON. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 24:102–117.
- PERES, C. A. 2001. Synergetic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation in Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology* 15:1490-1503.
- PHILLIPS, S. J., R. P. ANDERSON AND R. E. SCHAPIRE. 2006. Maximum entropy modelling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231-259.
- RINDERKNECHT, A. AND R. E. BLANCO. 2008. The largest fossil rodent. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275:923–928.

- SAAVEDRA-RODRÍGUEZ, C. A., G. H. KATTAN, K. OSBAHR AND J. G. HOYOS. 2012. Multiscale patterns of habitat and space use by the pacarana *Dinomys branickii*: factors limiting its distribution and abundance. *Endangered Species Research* 16:273–281.
- SANDERSON, E. W., M. JAITEH, M. A. LEVY, K. H. REDFORD, A. V. WANNEBO AND G. WOOLMER. 2002. The Human Footprint and the Last of the Wild. *Bioscience* 52:891-904.
- STÖCKLI, R., E. VERMOTE, N. SALEOUS, R. SIMMON AND E. HERRING. 2005. The Blue Marble Next Generation - A true color earth dataset including seasonal dynamics from MODIS. Published by the NASA Earth Observatory.
- TIRIRA, D., J. VARGAS AND J. DUNNUM. 2008. *Dinomys branickii*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. www.iucnredlist.org. 20131.2. www.iucnredlist.org. Downloaded on 16 March 2014
- TOBLER, M. W., S. E. CARRILLO-PERCASTEGUI, R. L. PITMAN, R. MARES AND G. POWELL. 2008. An evaluation of camera traps for inventorying large- and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation* 11:169–178.
- TUCKER, C. J., J. E. PINZON, M. E. BROWN, D. A. SLAYBACK, E. W. PAK, R. MAHONEY, E. F. VERMOTE AND N. E. SALEOUS. 2005. An extended AVHRR 8-km NDVI data set compatible with MODIS and SPOT vegetation NDVI data. *International Journal of Remote Sensing* 26:4485-5598.
- USGS. 2004. Shuttle Radar Topography Mission, 1 Arc Second scene SRTM_u03_n008e004, Unfilled Unfinished 2.0, Global Land Cover Facility, University of Maryland, College Park, Maryland, February 2000.
- VERBYLA, D.L. AND J. A. LITVAITIS. 1989. Resampling methods for evaluating classification accuracy of wildlife habitat models. *Environmental Management* 13:783–787.
- WALLACE, R. B., E. ALIAGA-ROSSEL, M. E. VISCARRA AND T. SILES. 2010. Cuniculidae, Dasyproctidae, Dinomyidae, Myocastoridae. Pp. 729-762 In: *Distribución, Ecología y Conservación de los Mamíferos Medianos y Grandes de Bolivia* (Wallace R.B., Gómez H., Porcel Z.R. and Rumiz D.I. eds). Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- WEISBECKER, V. AND S. SCHMID. 2007. Autopodial skeletal diversity in hystricognath rodents: Functional and phylogenetic aspects. *Mammalian Biology* 72:27–44.
- WHITE, T. G. AND M. ALBERICO. 1992. *Dinomys branickii*. *Mammalian Species* 410:1–5.
- WILLIAMS, K. J., L. BELBIN, M. P. AUSTIN, J. L. STEIN AND S. FERRIER. 2012. Which environmental variables should I use in my biodiversity model? *International Journal of Geographical Information Science* 26:2009–2047.

List of figures

Figure 1. Pacarana distribution maps and analyses. A. Occurrence records, B. ensemble forecasting model, where increasing of shading indicates higher values and C. binary distribution map of pacarana obtained with ensemble predictions. Pointed squares signed the northern (Andes) and southern (foothills of the Amazonia) regions analyzed with the variance partitioning approach (see text for details) the variance partitioning approach (see text for details).

Figure 2. Distribution of pacarana. The clearest polygon is the conventional distribution map proposed by Patterson et al. (2007) and the darkest is our proposal based on the ensemble modeling approach.

Figure 3. Results of the variation partitioning of the best model (p ensemble forecasting of maps). The distributional range (A), Northern Andes (B) and foothills and southwest of the Amazonia (C). The northern and southern regions are showed in Fig 1C. Values in the diagrams are percentages of variation explained exclusively by climate, topographic, vegetation factors and their combined effect. Variables included in each explanatory factor are presented in Table 2. The human effect was inferior to 0.01%, and is not showed in the figure.

List of tables

Table 1. Explanatory factors and variables used, and correlation values between variables and the habitat suitability of pacarana according to the distribution model.

Table 2. Comparison of variation partitioning between latitudinal zones into the potential distribution area. The values correspond to the proportion of the variation explained by factors: climate, topography, vegetation and their combined effect.

Fig 1.

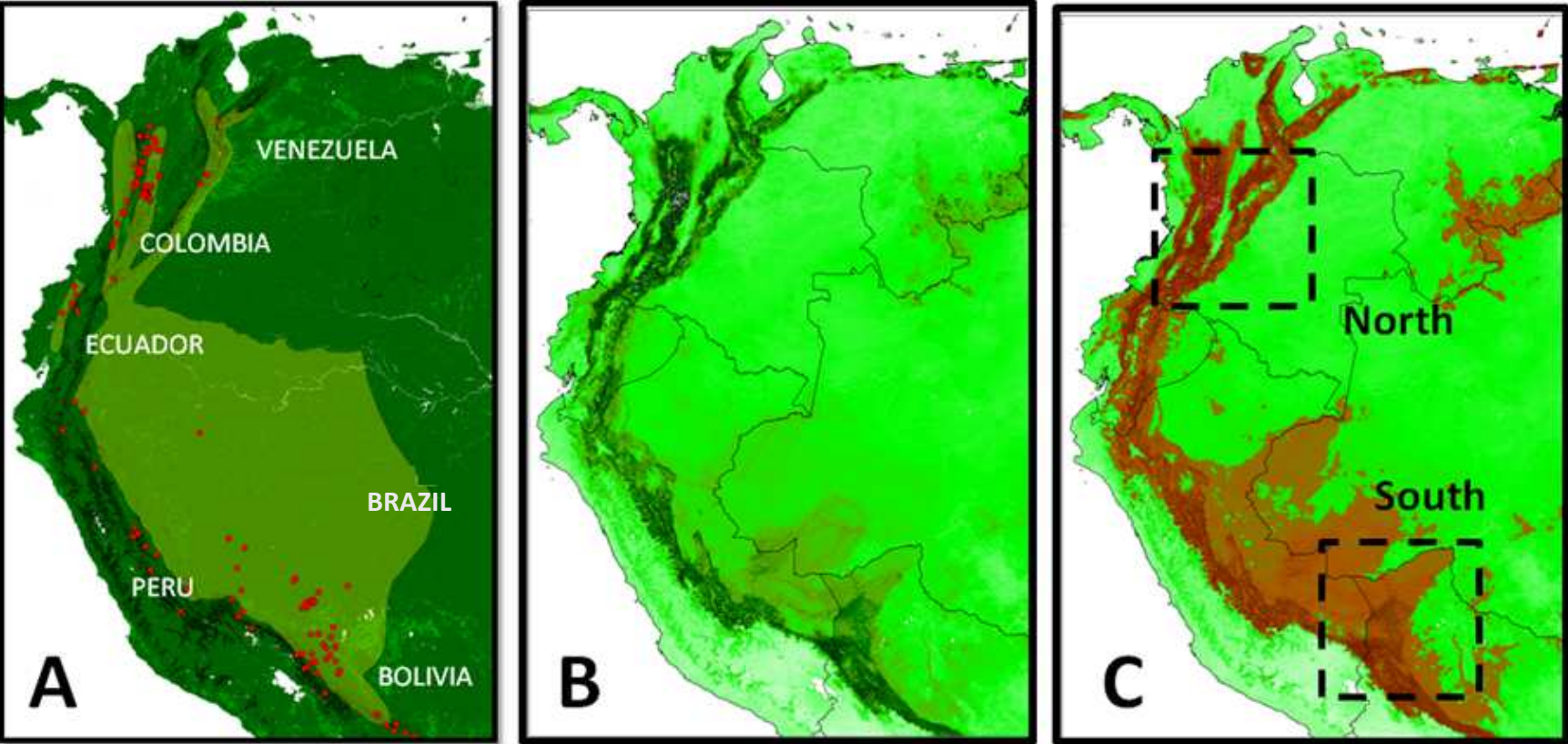


Fig 2.

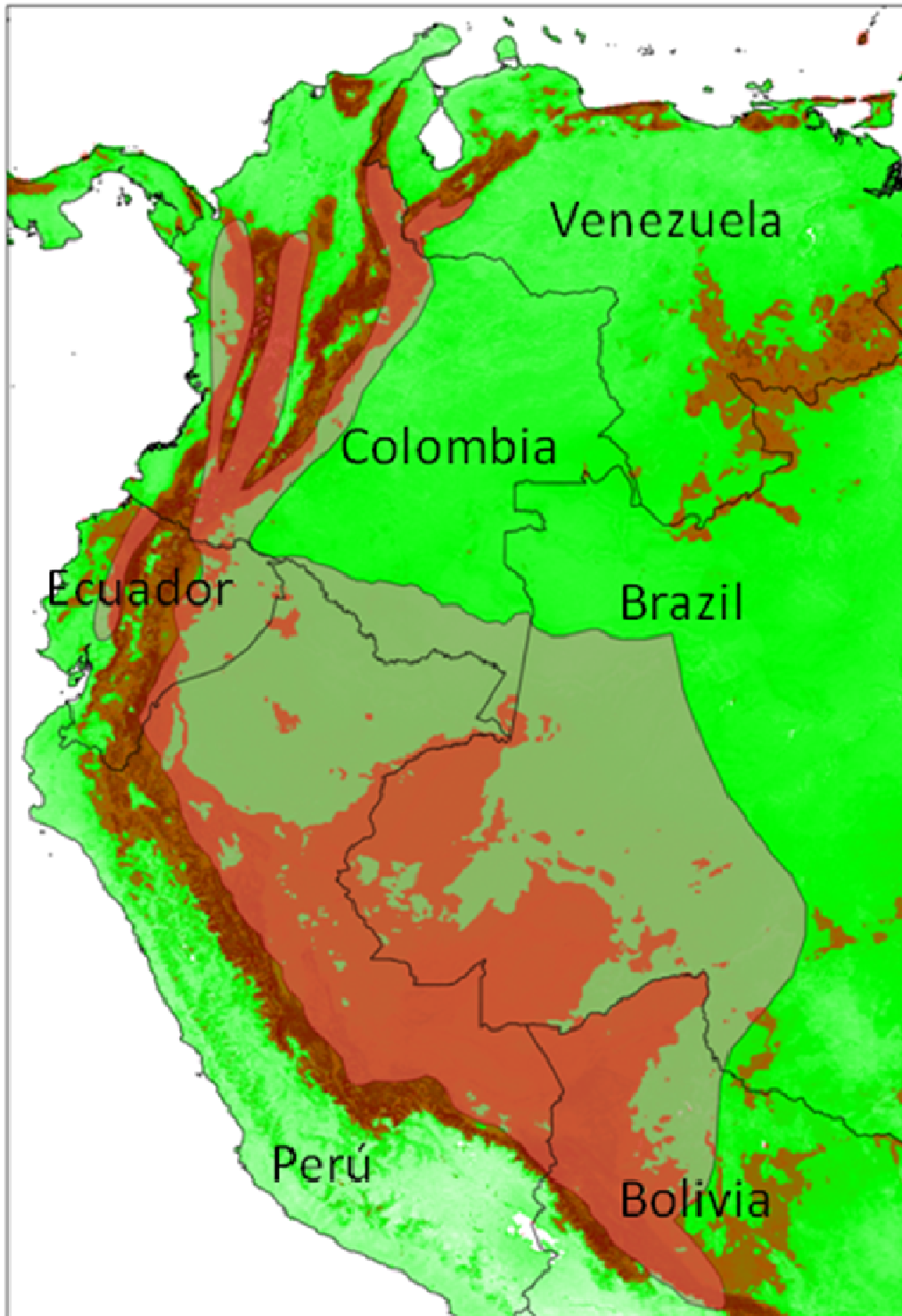


Fig 3.

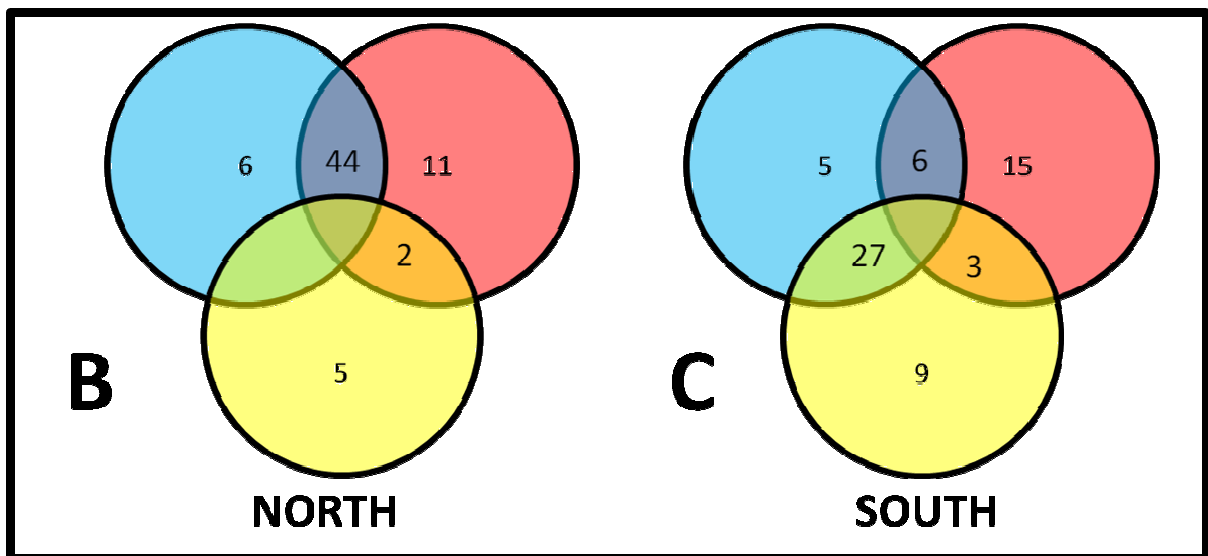
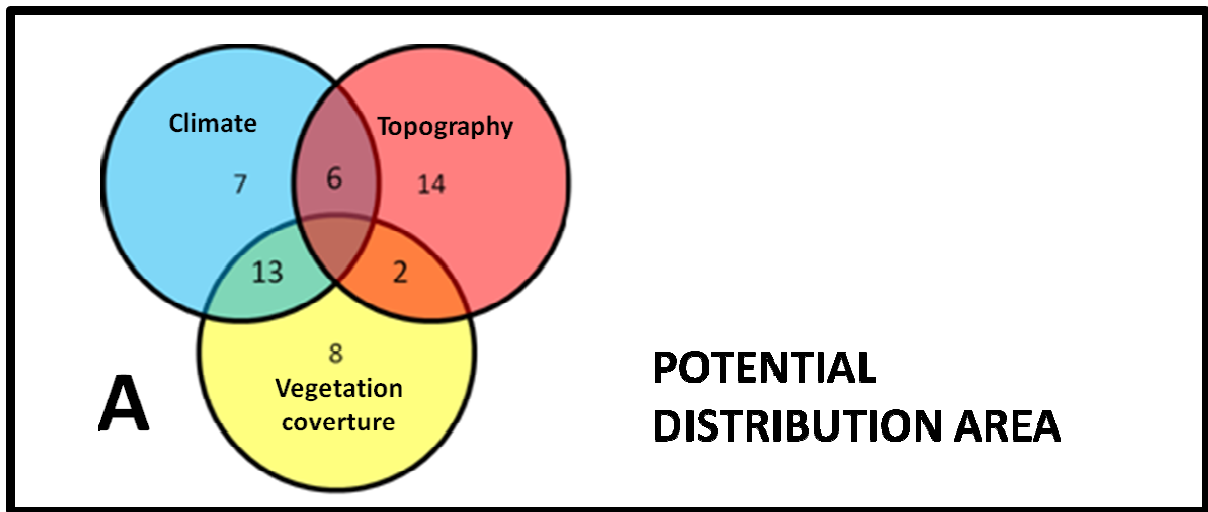


Table 1

Variables	Correlation (r)
Topography ^a	
Topographic diversity	0.387
Topographic slope	0.372
Climate ^b	
Precipitation of warmest quarter	0.359
Annual temperature range	-0.322
Precipitation of wettest quarter	0.265
Precipitation of driest quarter	0.218
Min temperature of coldest month	0.199
Mean diurnal range (mean of monthly (max temp - min temp))	-0.192
Vegetation ^c	
Mean annual NDVI	0.311
Percent of cover of bare ground	-0.261
Annual NDVI range	-0.227
Percent of cover of shrubs	-0.169
Diversity of vegetal cover	-0.116
Human impact ^d	
Human population	0.045
Human footprint	0.002

^a Topography variables (diversity and slope) were derived from the digital elevation model (DEM) produced by NASA (Shuttle Radar Topographic Mission [SRTM]), available from <http://glcfapp.umiacs.umd.edu:8080/esdi/index.jsp> (Farr et al. 2007).

^b Data on six climatic variables related to temperature and precipitation were obtained from the web page of WORLDCLIM (<http://biogeo.berkeley.edu/worldclim>; Hijmans et al. 2005).

^c Vegetation variables represent structure and function. The structure variables were percent of cover of shrubs, bare ground and cover diversity, and were taken from the MODIS (MODERate Resolution Imaging Spectroradiometer) Vegetation Continuous Fields (Hansen et al. 2003). The function variables consist of two estimates of the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI), available from <http://glcf.umiacs.umd.edu>. NDVI is an estimation of the fraction of photosynthetically active radiation intercepted by vegetation, which is associated with the characteristics of spectrally dense vegetation in good conditions (Chuvieco 2000, Tucker et al. 2005). These variables were calculated from maximum monthly values and are medium and range “greenness”.

^d The human footprint follow the Sanderson et al. 2002 and was obtained from <http://sedac.ciesin.columbia.edu/data/collection/wildareas-v2>.

Table 2.

	Latitudinal zone							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Southern limit (°)	-23.60	-19.00	-14.50	-9.96	-5.40	-0.83	3.71	8.25
Climate	6	7	4	6	2	19	21	9
Climate – Topography	6	25	22	26	19	18	9	21
Topography	7	19	18	16	18	12	14	12
Topography - Vegetation	0	6	1	0	1	1	3	5
Vegetation	3	5	4	8	5	5	5	5
Vegetation – Climate	1	9	3	2	3	0	7	6
Climate - Topography - Vegetation	4	0	0	3	6	2	4	0
Residuals	73	37	54	42	47	43	38	47

**CONFIRMACIÓN DE LA PRESENCIA Y NUEVOS REGISTROS DEL PACARANA
(*Dinomys branickii*) EN COLOMBIA**

**(Documento sometido a la revista Mastozoología Neotropical en 2013-05-19, devuelto para
corrección en 2013-09-09 y la nueva versión fue enviada en 2014-02-26)**

Carlos A. Saavedra-Rodríguez^{1,2}, Juan David Corrales-Escobar² y Alan Giraldo-López¹

¹ Grupo de Investigación en Ecología Animal, Departamento de Biología, Universidad del Valle,
A. A. 25360, Cali, Colombia. Email: ecologia@univalle.edu.co, ² Wildlife Conservation Society
Colombia Program, Calle 2 No. 42-23, Cali, Colombia, Cali, Colombia.

Título breve: PRESENCIA DEL PACARANA (*Dinomys branickii*) EN COLOMBIA

Correspondencia:

Carlos Arturo Saavedra-Rodríguez

Grupo de Investigación en Ecología Animal.

Departamento de Biología

Facultad de Ciencias Naturales y Exactas

Universidad del Valle. Calle 13 N° 100-00, Cali - Colombia

Fax: 2 3393243

RESUMEN

El pacarana (*Dinomys branickii*) es un roedor neotropical que habita zonas boscosas de los Andes y la Amazonía entre 300 y 3200 m. Confirmamos la presencia del pacarana en nueve localidades de los Andes de Colombia con entrevistas, y en siete localidades encontramos evidencias de presencia. Adicionamos dos nuevos registros que extienden la distribución geográfica de la especie. La combinación de entrevistas y métodos de campo permiten confirmar la presencia de la especie y su área de distribución geográfica incluye el piedemonte en los valles interandinos de las cordilleras de los Andes y zonas bajas del Chocó Biogeográfico de Colombia.

ABSTRACT

The pacarana (*Dinomys branickii*) is a neotropical rodent that inhabits forests of the Andes and Amazonian between 300 and 3200 m. We confirmed the pacarana presence in nine localities of the Andes of Colombia based on interviews; we found signs of activity in seven localities. We add two new records of pacarana. The combination of interviews and field methods permit to confirm the species presence and the distribution of pacarana includes the piedmonts at the interandean valleys of the Andes and lowlands of the Chocó Biogeográfico of Colombia.

Key words: Andes, Colombia, presence, distribution, pacarana.

Palabras clave: Andes, Colombia, presencia, distribución, pacarana.

INTRODUCCIÓN

El pacarana (*Dinomys branickii* Peters 1873) es el segundo roedor más grande del mundo y el más grande en los Andes (alcanza 15 kilogramos). El área de distribución del pacarana incluye Colombia, Venezuela, Perú, Ecuador, Bolivia y Brasil en el piedemonte de la Amazonía (White y Alberico, 1992; Patterson et al., 2007). La información sobre la presencia del pacarana se basa en datos de colecciones biológicas, encuentros casuales y registros con métodos de campo: huellas (Gómez et al., 2001), foto-capturas (Tobler et al., 2008) y signos de actividad (Saavedra-Rodríguez et al., 2012). La mayoría de los registros son de entrevistas a pobladores que cazan y que comentan sobre la rareza de la especie (Rumiz et al., 1998; Boddicker et al., 2002; Sánchez et al., 2004; Pacheco et al. 2007, Jiménez et al., 2010).

En Colombia, el pacarana se encuentra entre 300 y 3400 m (Alberico et al., 2000; Solari et al., 2013) y se ha reportado para los departamentos de Antioquia (Cuartas-Calle y Muñoz-Arango, 2003), Caldas (Castaño et al., 2003), Valle del Cauca (Rojas-Díaz et al., 2012), Cauca (Ramírez-Chávez y Pérez, 2010), Nariño (Ramírez-Chávez y Noguera-Urbano, 2010) y Putumayo (Ramírez-Chávez et al., 2013). La especie se encuentra principalmente por encima de los 1500 m en las cordilleras de los Andes de Colombia (White y Alberico, 1992; Muñoz-Saba y Alberico, 2004) y no hay registros para elevaciones inferiores en el valle del río Magdalena o para zonas bajas del Chocó Biogeográfico (vertiente pacífica de la cordillera Occidental).

El pacarana es una especie Vulnerable a nivel global (Tirira et al., 2008) y está en la lista de especies amenazadas de Colombia (MAVDT, 2010). Esta especie presenta atributos biológicos que la hacen propensa a la extinción (tamaño corporal grande, baja abundancia, especificidad en el uso de hábitats, singularidad filogenética); por tanto, obtener información sobre la presencia de poblaciones es importante para su conservación. En este estudio se presenta información sobre los métodos usados para confirmar la presencia del pacarana en los Andes de Colombia y se adicionan nuevos registros de la especie en el país, que amplían su distribución geográfica.

El estudio se hizo en los Andes de Colombia, en el paisaje que comprende el área del Sistema Regional de Áreas Protegidas del Eje Cafetero en los departamentos del Caldas, Quindío, Risaralda, Tolima y Valle del Cauca (aprox. 30.000 km², 6.400 km² son bosques y 2.800 km² son

áreas protegidas), al centro occidente de Colombia (Fig. 1). Para enfocar la búsqueda de pacaranas elaboramos un modelo de distribución potencial empleando todos los registros de presencias disponibles de colecciones biológicas (180 registros; GBIF; www.gbif.org). Los registros fueron espacializados con una resolución de 5 km² y usamos el método de Máxima Entropía (MaXENT; Phillips et al. 2006) y variables ambientales asociadas a la topografía (diversidad topográfica y pendiente), clima (7 de temperatura y 6 de precipitación), de vegetación (media anual y rango del índice normalizado de vegetación – NDVI, porcentaje de cobertura de herbáceas, de arbustos y diversidad de cobertura vegetal) y del factor humano (población y huella humana), para elaborar un total de 10 modelos de distribución. Empleamos el criterio de AUC (área bajo la curva ROC) para evaluar los modelos y seleccionar el de mayor ajuste (Fielding y Bell 1997).

Para elaborar el mapa de distribución potencial del pacarana en Andes de Colombia se usó el umbral de corte de 0,76, que incluye el 10% de las presencias conocidas. Visitamos 10 localidades en una o dos ocasiones entre 2008 y 2010, donde indagamos a los pobladores sobre la presencia del pacarana empleando un formato de entrevista semiestructurada (Huntington, 2000). Con la información suministrada por locales y la experiencia propia seleccionamos sitios de bosques asociados a cursos de agua para buscar señales de actividad a lo largo de recorridos que cubrieron entre 1,4 a 16,4 km. Este método fue implementado antes para el estudio de la especie en una localidad del paisaje de estudio e incluida en los análisis (localidad La Paloma) (ver Saavedra-Rodríguez et al. 2012). Finalmente, recopilamos registros de presencia de pacaranas de localidades de estudio de diferentes investigadores de la región.

Los modelos de distribución elaborados tuvieron un ajuste alto ($AUC \geq 0,96$) y el de mejor ajuste tuvo un $AUC=0,98$. Las variables explicativas que más aportaron a la distribución predicha fueron diversidad topográfica, pendiente y precipitación del periodo más cálido del año y la media anual de NDVI (Saavedra-Rodríguez et al. *en prep.*). De acuerdo al modelo generado, el área de distribución potencial está hacia las partes medias y altas de las cordilleras.

En las 12 localidades visitadas se efectuaron 29 entrevistas, se recorrieron 35 senderos al azar que cubrieron 69,9 km, y se hallaron 13 evidencias de pacaranas (Tabla 1). Las señales de los pacaranas se diferencian de las dejadas por pacas *Cuniculus* spp. y agutis *Dasyprocta* sp. Las

excretas de los pacaranas son consistentes, de forma cilíndrica y bajas en humedad, con longitud y ancho promedio de $23,71 \pm 5,90$ mm y $13,82 \pm 2,20$ mm, respectivamente (Osbaahr 2010; *obs. pers.*). Los pacaranas dejan huellas alargadas en las cuales se distinguen sus cuatro dígitos y las señales de forrajeo son impresiones de dientes incisivos dejadas sobre tallos o frutas; éstas son más anchas y profundas que las de otros roedores (Saavedra-Rodríguez et al., 2012). Las sendas del pacarana son más notorias y más amplias que las de las pacas. Los grupos de individuos de pacaranas se refugian en espacios entre rocas y cerca a los refugios se hallan letrinas que son usadas por un grupo familiar y cerca a los refugios se encuentran sendas, huellas y pelos.

Los pobladores reconocen la especie en nueve localidades y solo en 7 localidades encontramos señales de actividad (40%). Las tasas de encuentro fueron de 0,06 (min 0 – máx 0,22) signos / km y de 0,01 (min 0 – máx 0,12) refugios / km en bosques ribereños. Encontramos señales de actividad en el área de amortiguamiento del Parque Regional Natural Páramo del Duende (Valle del Cauca), dos localidades del área de amortiguamiento del Parque Nacional Natural Los Nevados (Veredas Viboral y El Castillo, Villamaría, Caldas) y en el Parque Regional Natural Aguilinda (Apía, Risaralda).

Recopilamos dos nuevos registros de pacarana de localidades fuera del área de distribución conocida de la especie. El primer registro se obtuvo en mayo de 2012 durante exploraciones en la Cuchilla de Bellavista, vertiente oriental de la cordillera Central, departamento de Caldas, donde se encontró una piel preservada por un poblador en la hacienda Cuba, vereda Bellavista ($3^{\circ}19'50''N$ - $77^{\circ}19'40''O$; 1000 m), municipio de Victoria; el individuo fue cazado en los años 1980s. El segundo registro se obtuvo en 2013 y proviene de la vereda San José, cuenca media del río Yurumanguí, ($5^{\circ}20'22''N$ - $74^{\circ}55'41''O$; 70 m), vertiente pacífica de la cordillera Occidental (Chocó Biogeográfico), Valle del Cauca, donde habitantes de la zona cazaron y consumieron a un macho adulto. No fue posible acceder a la piel para colección. Estos registros corresponden a ampliaciones del área de distribución de la especie (Fig. 1 y 2).

El modelo de hábitat potencial muestra que los Andes de Colombia presentan ambientes idóneos para el pacarana principalmente en las zonas altas y medias de las cordilleras, aunque la presencia de la especie no se confirmó en todas las localidades visitadas (60% con entrevistas y 40% con encuentro de señales de actividad). En adición, el área de distribución de la especie

incluye elevaciones inferiores a 1500 m en las cordilleras del valle del río Magdalena y zonas bajas del Chocó Biogeográfico por debajo de 800 m.

La ausencia de información sobre la presencia del pacarana en estudios anteriores puede ser un artificio de muestreo ya que los métodos que se implementan posiblemente no han permitido identificar todas las localidades donde la especie está presente. Al respecto, el conocimiento de pobladores es útil como primer paso para confirmar la presencia de la especie. Los pobladores conocen el territorio y regularmente usan la fauna existente. Para este estudio, en dos localidades, esta información fue el único soporte de la posible presencia del pacarana.

Sobre los nuevos registros, se proponen dos explicaciones. 1) Los micro-hábitats del pacarana son localmente escasos en algunas localidades, por tanto, su presencia es irregular. En las nuevas localidades ésta presencia puede ser marginal y la especie ha pasado desapercibida por las comunidades locales que hacen uso de la fauna silvestre. En este sentido, la extirpación de competidores potenciales del pacarana (p.e. *Cuniculus* sp.) podría condicionar a que los locales exploren otros lugares en busca de especies de interés cinegético y exploren los micro-hábitats usados por los pacaranas. 2) Los registros podrían ser de individuos erráticos provenientes de las montañas. Por lo tanto, la presencia del pacarana, que está asociada a factores topográficos y climáticos, establece que deben existir poblaciones limitadas por los patrones de dispersión y a la disponibilidad de los hábitats. En estas localidades marginales, en todo caso, la especie se muestra más vulnerable a las presiones antrópicas.

El uso de hábitat del pacarana podría ser resultado de adaptaciones asociadas a su locomoción sobre terrenos rocosos y escarpados de selección de hábitats. En tal caso, el levantamiento de las montañas de los Andes habría constituido la conformación de nuevos hábitats que añadieron nuevas posibilidades de ocupación y de dispersión para la especie. En este sentido, muchas zonas podrían aún estar sin ser ocupadas y que la presencia de la especie en diferentes espacios sea producto de situaciones asociadas a su capacidad de acceder a los espacios disponibles, ya que no hay evidencias que soporten restricciones asociadas a interacciones competitivas. Estudios adicionales sobre uso de hábitat, abundancia y dieta ayudarán a confirmar si el uso de hábitat es un patrón regular en la especie en Andes de Colombia, asociado a la selección de hábitat.

AGRADECIMIENTOS

C Gutiérrez-Chacón, V Rojas-Díaz, C Cultid-Medina, G Forero-Medina y P Franco por los comentarios a versiones preliminares del manuscrito. A tres revisores anónimos por sus valiosos aportes y comentarios. A E Cuellar, de la revista *Mastozoología Neotropical*, por su invaluable acompañamiento en el proceso editorial. Este trabajo fue apoyado por WCS-Colombia, Fundación EcoAndina, Mohamed bin Zayed Conservation Fund, CARDER y CORPOCALDAS (Autoridad ambiental regional del Departamento de Risaralda y Caldas, respectivamente); estas últimas, permitieron la realización de los muestreos. La Fundación IdeaWild donó parte de los equipos de campo a CASR. A F Gaviria, B Martínez., JM Martínez-Troya, LM Ortíz, S Orjuela, C Ríos-Franco, W Cardona-Duque e IC Estrada-Lasso por su colaboración durante el trabajo de campo. A B Orobio -Riofrío y a la población de San José localizada en el Consejo comunitario del río Yurumanguí, por permitirnos hacer el reporte del espécimen. CASR es estudiante de doctorado de la Universidad del Valle, Cali, Colombia, financiado por COLCIENCIAS para estudios en el país.

LITERATURA CITADA

ALBERICO M, A CADENA, J HERNÁNDEZ-CAMACHO y Y MUÑOZ-SABA. 2000. Mamíferos (Synapsida: Theria) de Colombia. *Biota Colombiana* 1: 43-75.

BODDICKER M, JJ RODRÍGUEZ y J AMANZO. 2002. Indices for assessment and monitoring of large mammals within an adaptive management framework. *Environmental Monitoring and Assessment* 76:105-123.

CASTAÑO JH, Y MUÑOZ-SABA, JE BOTERO y JH VÉLEZ. 2003. Mamíferos del Departamento de Caldas - Colombia. *Biota Colombiana* 4: 247-259.

CUARTAS-CALLE CA y J MUÑOZ-ARANGO. 2003. Lista de la Mamíferos (Theria) del departamento de Antioquia. *Biota Colombiana* 4: 65-78.

FIELDING AH y JF BELL. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24:38–49.

GÓMEZ H, RB WALLACE y C VEITCH. 2001. Diversidad y abundancia de mamíferos medianos y grandes en el noreste del área de influencia del Parque Nacional Madidi durante la época húmeda. *Ecología en Bolivia* 36:17-29

HUNTINGTON HP. 2000. Using traditional ecological knowledge in science: methods and applications. *Ecological Applications* 10:1270-1274.

JIMÉNEZ JC, H QUINTANA, V PACHECO, D MELTON, J TORREALBA y T GUILLERMO. 2010. Evaluación de mamíferos medianos y grandes mediante trampas cámara en un bosque montano del norte del Perú. *Revista Peruana de Biología* 17: 191–196.

MAVDT (MINISTERIO DEL AMBIENTE, VIVIENDAY DESARROLLO TERRITORIAL) 2010. Resolución No. 383, “Por la cual se declaran las especies silvestres que se encuentran amenazadas en el territorio nacional y se toman otras determinaciones”. 23 de Febrero de 2010. 29 pp.

MUÑOZ-SABA Y y M ALBERICO. 2004. Mamíferos en el Chocó Biogeográfico. Pp 559-597. En: Rangel JO (Ed). Colombia. Diversidad Biótica IV. El Chocó Biogeográfico/Costa Pacífica. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia. 997 pp.

OSBAHR K 2010. Evaluación de la tasa de defecación y del uso de letrinas en la Guagua loba (*Dinomys branickii* Rodentia: Dinomyidae). *Revista U.D.C.A. Actualidades y Divulgación Científica* 13:57-66.

PACHECO V, E SALAS, L CAIRAMPOMA, M NOBLECILLA, H QUINTANA, F ORTIZ, P PALERMO y R LEDESMA. 2007. Contribución al conocimiento de la diversidad y conservación de los mamíferos en la cuenca del río Apurímac, Perú. *Revista Peruana de Biología* 14:169-180.

PATTERSON BD, G CEBALLOS, W SECHREST, MF TOGNELLI, T BROOKS, L LUNA, P ORTEGA, I SALAZAR and BE YOUNG. 2007. Digital Distribution Maps of the Mammals of the Western Hemisphere, version 3.0. NatureServe, Arlington, Virginia, USA.

- PHILLIPS SJ, RP ANDERSON y RE SCHAPIRE. 2006. Maximum entropy modelling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231-259.
- RAMÍREZ-CHÁVEZ HE y EA NOGUERA-URBANO. 2010. Lista preliminar de los mamíferos (Mammalia: Theria) del departamento de Nariño, Colombia. *Biota Colombiana* 11: 117-140.
- RAMÍREZ-CHÁVEZ HE y WA PÉREZ. 2010. Mamíferos (Mammalia: Theria) del departamento del Cauca, Colombia. *Biota Colombiana* 11: 141-171.
- RAMÍREZ-CHÁVEZ HE, EA NOGUERA-URBANO y ME RODRÍGUEZ-POSADA. 2013. Mamíferos (Mammalia) del departamento de Putumayo, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 37: 263-286.
- ROJAS-DÍAZ V, M REYES-GUTIÉRREZ y MS ALBERICO. 2012. Mamíferos (Synapsida, Theria) del Valle del Cauca, Colombia. *Biota Colombiana* 13: 3-20.
- RUMIZ DI, CF EULERT y R ARISPE. 1998. Evaluación de la diversidad de mamíferos medianos y grandes en el Parque Nacional Carrasco (Cochabamba - Bolivia). *Revista Boliviana de Ecología* 4:77-90.
- SÁNCHEZ F, P SÁNCHEZ-PALOMINO y A CADENA. 2004. Inventario de mamíferos en un bosque de los Andes centrales de Colombia. *Caldasia* 26:291-309.
- SAAVEDRA-RODRÍGUEZ CA, BM BENITO, A GIRALDO-LÓPEZ y GH. KATTAN (en prep.) A multiscale assessment on the distribution of a rare neotropical mammal, the Pacarana *Dinomys branickii*
- SAAVEDRA-RODRÍGUEZ CA, GH KATTAN, K OSBAHR y JG HOYOS. 2012. Multiscale patterns of habitat and space use of Pacarana (*Dinomys branickii*): factors limit its distribution and abundance. *Endangered Species* 16:273-281.
- SOLARI S, Y MUÑOZ-SABA, V RODRÍGUEZ-MAHECHA, TR DEFLER, HE RAMÍREZ-CHAVES y F TRUJILLO. 2013. Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. *Mastozoología Neotropical* 20:301-365.

TIRIRA D, J VARGAS y J DUNNUM. 2008. *Dinomys branickii*. En: IUCN 2008. 2008 IUCN Red List of Threatened Species. <www.iucnredlist.org>.

TOBLER MW, SE CARRILLO-PERCASTEGUI, RL PITMAN, R MARES y G POWELL. 2008. An evaluation of camera traps for inventorying large- and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation* 11:169-178.

WHITE TG y MS ALBERICO. 1992. *Dinomys branickii*. *Mammalian species* 410:1-5.

Tabla 1. Métodos y esfuerzo de muestreo implementados en estudios con reportes de presencia de *Dinomys*. CT: Cámaras trampa (días); TH: Trampas huella (días); TS: Recorridos buscando señales (km o días); EN: Entrevistas; DT: detecciones con los diferentes métodos. Sin datos significa método utilizado, pero no hay datos publicados.

Estudio	Método							
	CT	DT	TH	DT	TS	DT	EN	DT
Rumiz et al. 1998. Parque Nacional Carrasco, Bolivia.	-----	-----	-----	-----	67 Km	0	Sin datos	Si
Gómez et al. 2001. Parque Nacional Madidi, Bolivia.	-----	-----	-----	-----	20,4 Km	1	-----	No
Boddicker et al. 2002. Bajo Urabamba. Cuzco - Perú.	-----	-----	504	0	24 Km	2	Sin datos	Si
Sánchez et al. 2004. Reserva río Blanco, Caldas - Colombia.	-----	-----	1022	0	120 días	1	30	Si
Pacheco et al. 2007. Yanamonte, Ayacucho - Perú.	-----	-----	-----	-----	12 días	0	Sin datos	Si
Tobler et al. 2008. Los Amigos, Madre de Dios - Perú.	3780	1	-----	-----	-----	-----	-----	No
Jiménez et al. 2010. Querocoto, Cajamarca - Perú.	3266	0	-----	-----	Sin datos	1	Sin datos	Si
Saavedra-Rodríguez et al. 2012. La Paloma, Risaralda - Colombia.	-----	-----	-----	-----	23 Km	17	5	Si

Tabla 2. Resultados del trabajo de campo con los métodos implementados para confirmar la presencia de *Dinomys* en localidades de los Andes de Colombia. Reconocimiento de la especie por parte de locales (si o no) y el esfuerzo de muestreo respecto a cantidad (N), frecuencia de encuentro de señales (FES) y refugios en las localidades evaluadas (Fig. 1). El asterisco (*) indica las localidades donde se confirmó la presencia de *Dinomys* mediante el hallazgo de señales.

Localidad	Reconocimiento por locales	Recorridos	Kilómetros	Signos		Refugios		Total	
				N	FES	N	FES	N	FES
La Paloma*, Santa Rosa de Cabal - Risaralda.	Si	2	1,4	1	0,71	1	0,71	0	1,42
El Chaquiro*, Santa Rosa de Cabal - Risaralda.	Si	5	16,4	4	0,12	0	0	4	0,06
PRN Agualinda*, Apía - Risaralda	Si	3	6,8	1	0,15	3	0,44	4	0,58
Santa Rita, Salento - Quindío.	No	1	1,6	0	0	0	0	0	0
RNSC Alta Montaña*, Génova - Quindío	Si	3	6	1	0,2	0	0	1	0,17
El Cinabrio, Cajamarca - Tolima.	No	7	6,9	0	0	0	0	0	0
El Castillo*, Villa María - Caldas.	Si	5	9,8	3	0,17	1	0,12	4	0,15
Viboral*, Samaná - Caldas.	Si	4	13,4	3	0,22	0	0	3	0,11
Miravalles*, Fenicia - Valle del Cauca.	Si	3	10,4	0	0	1	0,10	1	0,10
Costa Rica, Andinópolis - Valle del Cauca.	Si	2	1	0	0	0	0	0	0
El Berrión, Queremal - Valle del Cauca.	No	3	5,5	0	0	0	0	0	0
La Vinagre, Murillo - Tolima.	Si	3	3,5	0	0	0	0	0	0
		35	82,7	13	0,16	5	0,06	18	0,021

Figura 1. Distribución potencial de *Dinomys* para Sudamérica (derecha) y el paisaje de los Andes de Colombia (izquierda) según el modelo desarrollado en este estudio. Los círculos rojos corresponden a las localidades visitadas donde se confirmó la presencia y, los verdes las localidades visitadas, donde no se pudo confirmar la presencia. Las localidades son A: La Paloma, Santa Rosa de Cabal – Risaralda; B: El Chaquiro, Santa Rosa de Cabal – Risaralda; C: El Castillo, Villa María – Caldas; D: Viboral, Samaná - Caldas; E: El Cinabrio, Cajamarca - Tolima; F: La Vinagre, Murillo - Tolima; G: Santa Rita, Salento – Quindío; H: Costa Rica, Andinópolis - Valle del Cauca; I: Miravalles, Fenicia - Valle del Cauca; J: El Berrión, Queremal - Valle del Cauca, K: RNSC Alta Montaña Génova – Quindío, L: PRN Agualinda, Apía – Risaralda. Los cuadrados negros son los nuevos registros del río Yurumanguí, Valle del Cauca (1) y Cuchilla de Bellavista, Caldas (2).

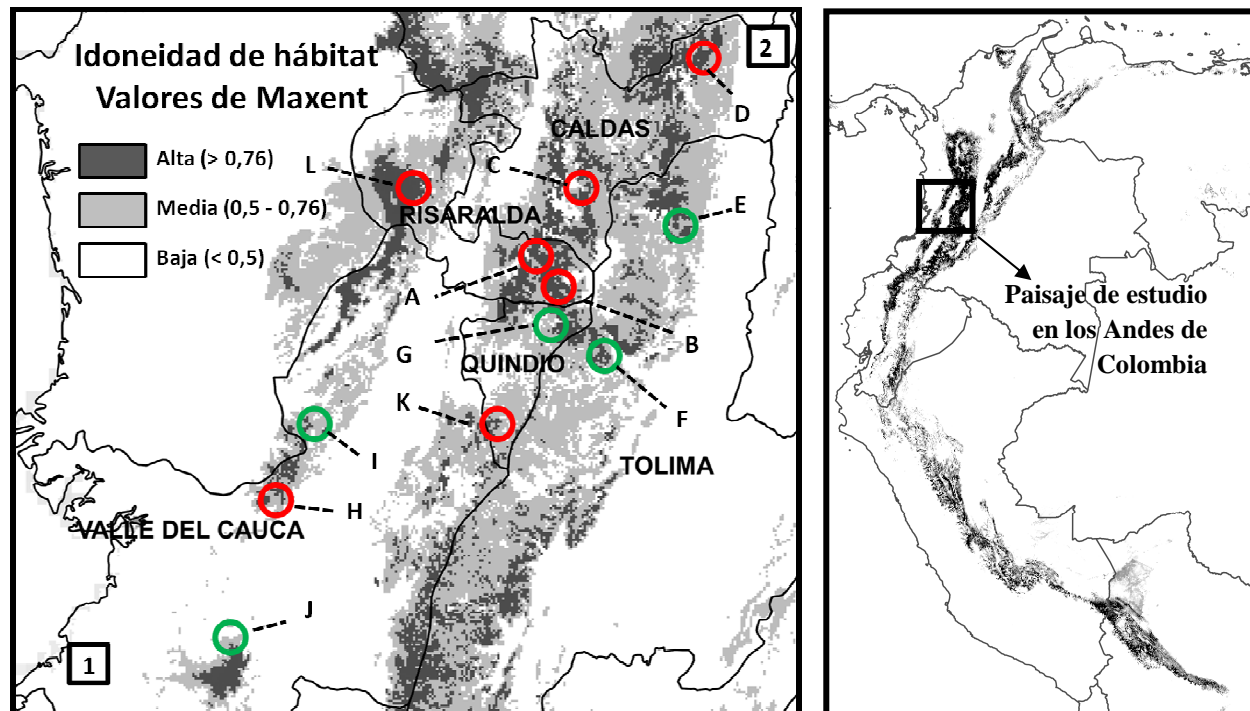


Figura 2. Imágenes de los especímenes de *Dinomys* del río Yurumanguí, Valle del Cauca (A y B) y de la Cuchilla de Bellavista, Caldas (C).



COMPARACIÓN DE LOS MICROHÁBITATS DE *Dinomys branickii* Y *Cuniculus taczanowskii* EN LOS ANDES DE COLOMBIA

(Artículo preparado para someter a la revista Mastozoología Neotropical)

Carlos A. Saavedra-Rodríguez^{1,2}, Juan D. Corrales², Alan Giraldo-López¹ y Gustavo H. Kattan³

¹Grupo de Investigación en Ecología Animal, Departamento de Biología, Universidad del Valle, A. A. 25360, Cali, Colombia

²Wildlife Conservation Society Colombia, Calle 2 No. 42-23, Cali, Colombia

³Departamento de Ciencias Naturales y Matemáticas, Pontificia Universidad Javeriana Cali, Calle 18 No. 118-250, Cali, Colombia

Título breve: Mictohábitats de *Dinomys branickii* y *Cuniculus taczanowskii*

Correspondencia:

Carlos Arturo Saavedra-Rodríguez

Grupo de Investigación en Ecología Animal.

Departamento de Biología

Facultad de Ciencias Naturales y Exactas

Universidad del Valle. Calle 13 N° 100-00, Cali - Colombia

Fax: 2 3393243

RESUMEN

La distribución de la guagua loba (*Dinomys branickii*) se asocia con factores topográficos y climáticos y entre los 2200 y 3200 m y su distribución se solapa con la de la guagua de montaña (*Cuniculus taczanowskii*). Examinamos el uso de hábitat de las dos especies simpátricas para determinar si existe partición de hábitat. Buscamos diferencias en las condiciones ambientales de localidades de presencia de ambas especies y en el uso de componentes estructurales de microhábitats dentro de bosques asociados a quebradas usados por ambas especies en tres localidades de los Andes de Colombia. Las condiciones ambientales de las localidades de presencia de ambas especies no muestran diferencias significativas, aunque *Dinomys* tiende a estar en localidades donde la precipitación es mayor en períodos cálidos del año. *Dinomys* usa de manera más amplia los espacios disponibles a microescala, donde la inclinación y la superficie rocosa diferencian el uso de su hábitat respecto a la guagua de montaña. La capacidad de usar espacios particulares juega papel importante en el patrón de presencia de *Dinomys* y de su coexistencia con potenciales competidores.

INTRODUCCIÓN

Dinomys branickii es uno de los roedores menos conocidos del Neotrópico y su distribución se asocia principalmente con las montañas de los Andes. En Colombia, la especie ha sido reportada entre los 300 y 3200 m (Alberico et al. 2000, Solari et al. 2013) y la mayoría de los reportes provienen de la cordillera Central entre 1500 y 2800 m (Osbaahr 1998). Entre 2200 y 3200 m la especie es simpátrica con la guagua de montaña (*Cuniculus taczanowskii*), otro roedor con el que comparte similitudes ecológicas y con el que coexiste en algunas localidades de los Andes de Colombia (Osbaahr 1998).

La coexistencia de *Dinomys* y *Cuniculus* permite sugerir que podría haber una potencial competencia entre ambas o que debe haber uso diferencial del hábitat que facilite la convivencia. Schöner (1974) describe tres formas de partición ecológica, que permiten la coexistencia e incluyen el hábitat, la estacionalidad y el alimento. Al respecto, las diferencias en la dieta han sido señaladas como el mecanismo de partición ecológica más común en roedores caviomorfos simpátricos (p.e. Chillo et al. 2010) y de otros mamíferos herbívoros (p.e. Bagchi et al. 2003). La partición de hábitat es el mecanismo que permite la coexistencia entre mamíferos carnívoros (Jones y Barmuta 2000) y herbívoros simpátricos (Wei et al. 2000). En roedores caviomorfos, la selección de microhábitats minimiza la competencia entre especies simpátricas y permite su coexistencia dada por adaptaciones morfológicas, fisiológicas y comportamentales (*Proechimys semispinosus* y *Hoplomys gymnurus*; Alberico y González 1993, González-Alberico 1993, Tomblin y Adler 1998).

Weisbecker y Schmid (2007) describen a *Dinomys* y la guagua de montaña como animales terrestres trepadores y Osbaahr et al. (2009a) establecen que *Dinomys* es más cursorial, con mayor capacidad para correr y trepar, mientras que la guagua de montaña muestra mayor capacidad para cavar y saltar (hasta 1,5 m). Mientras *Cuniculus* cava sus refugios, *Dinomys* usa principalmente espacios naturales entre rocas (López et al. 2000, White y Alberico 1992). En adición, *Dinomys* presenta adaptaciones que le permiten trepar (Grand y Eisenberg 1982) y moverse por terrenos rocosos, como es la presencia de almohadillas en las plantas de las extremidades y la presencia de cola (Mares 1997, Mares y Lacher 1987). Esta condición, suma

componentes espaciales adicionales a la dimensión espacial del hábitat asociados al acceso a lugares no asequibles para otras especies. Por tanto, el uso de diferentes microhábitats puede ser la principal forma de partición ecológica entre *Dinomys* y *Cuniculus*.

Nuestro objetivo fue evaluar si existen diferencias en los hábitats usados por *Dinomys* y *Cuniculus* en localidades donde coexisten en los Andes de Colombia. Debido a que la selección de hábitat y por lo tanto, de partición de hábitat se produce a lo largo de una jerarquía de escalas (Johnson 1980), buscamos diferencias en las condiciones ambientales de las localidades de presencia de las especies en la zona de simpatria (2200-3200 m) de Colombia considerando las variables ambientales asociadas a la presencia de *Dinomys* a lo largo de su distribución (ver Capítulo 2) y en el uso de diferentes coberturas y de componentes estructurales a micro - escala de la vegetación dentro de bosques protectores de cursos de agua en tres localidades.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se recopilaron 80 registros de presencia de *Dinomys* y 122 de *Cuniculus* del área de traslape en la distribución altitudinal de las especies (2200 y 3200 m). Los registros fueron obtenidos de la base de datos en línea de GBIF, www.gbif.org, y se usó una resolución de 25 km². A los registros que no tenían la resolución espacial se les asignó la posición geográfica de un píxel de 25 km² ubicado cerca de un centroide de 10 x 10 km que cumplía con la altitud u otra información geográfica del dato, seleccionando al azar la cercanía al centroide de la celda.

Los ambientes asociados a la presencia de *Dinomys* y *Cuniculus* fueron comparados con base en cuatro variables ambientales (diversidad topográfica, pendiente del terreno, precipitación del trimestre más cálido del año y abundancia de cobertura vegetal), que se muestran asociadas a la presencia de *Dinomys* y describen factores de topografía, clima y vegetación (Ver Capítulo 2 para detalle de fuente de variables; Tabla 1). Se comparó la dispersión de los valores de cada variable evaluando las diferencias entre las especies según el traslape en los intervalos de confianza (95%) (Cumming y Finch 2005, Cumming et al. 2007).

En tres localidades de los Andes de Colombia entre 1600 y 2600 m, donde previamente se había establecido la presencia de *Dinomys* y *Cuniculus*: Distrito de Conservación de Suelos Campoalegre (1800-2300 m, Santa Rosa de Cabal), el Parque Municipal Natural Agualinda (1600-1800 m, Apía, Risaralda) y Reserva Natural de la Sociedad Civil Serbia (2300-2600 m, Génova, Quindío) se realizaron recorridos de entre 6 y 7 kilómetros de longitud, que cubrieron bosques asociados a cursos de agua. Estas áreas fueron transitados de día, repetidas tres o cuatro veces en el tiempo del estudio por dos o tres personas (siempre hubo un habitante local con experiencia de campo) y se registraron las evidencias encontradas. Para establecer la abundancia relativa de los signos de ambas especies se calcularon las frecuencias de encuentro de signos (FES) expresadas como la cantidad de signos por kilómetro recorrido (n/km).

Para evaluar las diferencias en el uso de hábitats entre *Dinomys* y la guagua de montaña, en cada sitio de encuentro de signos a lo largo de los recorridos se caracterizó el microhábitat con base en estructura vegetal, topografía y tipo de cobertura. Para esto, en cada recorrido se muestrearon parcelas de radio de 5m (área de 15,7 m²), con punto central en el sitio donde se encontraba el signo o cada 200 m, conforme a lo realizado en otros estudios (Bagchi et al. 2003).

Para caracterizar y cuantificar la disponibilidad de hábitat se realizaron dos análisis. Primero, las parcelas se clasificaron en seis categorías según la cobertura dominante. El bosque secundario maduro (BSM) corresponde a zonas de laderas de montañas donde la densidad de sotobosque es baja y el dosel es mayor a 15 metros. El bosque secundario ribereño (BSR) presenta vegetación de sotobosque abundante y los árboles alcanzan hasta 15 m de altura. El bosque con abundancia de palmas (BAP) donde abundan las palmas en estado juvenil o adulto. El bosque con abundancia de chusque (BAC) donde la vegetación dominante es el chusque (*Chusquea* sp.), y el sotobosque es denso. El bosque con suelo cenagoso (BSC) corresponde a zonas dentro del bosque donde se encuentran suelos con nivel freático alto. Por último, los claros dentro del bosque (CDB), que son espacios dejados por la caída de árboles o derrumbes. Segundo, en cada parcela se tomaron medidas de siete variables que describen la heterogeneidad del hábitat: promedio de diámetro a la altura al pecho de los árboles - DAP, distancia al árbol más cercano con DAP superior a 25 cm - DAR, número de arbustos en parcela NAR, diversidad de DAP -

DDAP, porcentaje de cobertura rocosa - CROC, porcentaje de pendiente PPEN y penetración de luz en dosel – PLUZ.

Se examinaron los supuestos de normalidad de todas las variables y las frecuencias de encuentro con pruebas de Shapiro-Wilks. Se examinó la variación de las FES entre localidades usando pruebas de Kruskal-Wallis (KW). Para evaluar el uso preferencial de los diferentes tipos de hábitats se emplearon pruebas de chi-cuadrado. Para evaluar la semejanza entre hábitats usados por *Dinomys* y *Cuniculus*, cuando las variables no tuvieron distribución normal, estas fueron transformadas. Posteriormente, se usaron pruebas no paramétricas para comparar cada variable, se realizó un análisis de correspondencia canónica para establecer la variación dentro del conjunto de datos e identificar las variables que se muestran más relacionadas con el uso de hábitat de las especies. Se evaluó la colinearidad entre variables usando coeficientes de correlación de Spearman y se estableció $r > 0,70$ como criterio para omitir variables del análisis multivariado (Luck 2002). Se comparó la dispersión de los valores de cada variable según el traslape en los intervalos de confianza (95%) (Cumming y Finch 2005, Cumming et al. 2007).

RESULTADOS

Los ambientes de las localidades de presencia de *Dinomys* y de *Cuniculus* dentro de la franja altitudinal de simpatria no muestran diferencias significativas (Figura 1), aunque *Dinomys* tiende a estar presente en zonas donde la precipitación del período más cálido del año es mayor respecto a las zonas de presencia de la guagua de montaña. En las tres localidades donde ambas especies coexisten se realizaron muestreos a lo largo de nueve senderos, que cubrieron 19,6 km ($n = 9$, promedio = 2120, SD \pm 426,3 m). Se encontraron 47 zonas con signos, doce de *Dinomys* y 35 de *Cuniculus*. Para *Dinomys* se encontraron siete sitios con señales de forrajeo, cuatro refugios y una huella, y no se encontraron excretas. Para *Cuniculus*, fueron trece zonas con signos de forrajeo, diez con huellas, tres refugios y cuatro con excretas (Tabla 2).

La FES de *Dinomys* estuvo significativamente correlacionada con el hallazgo de signos de forrajeo y de huellas ($r = 0,82$ y $r = 0,79$, respectivamente; $p = 0,05$) y hubo correlación negativa entre cantidad de signos de forrajeo y de refugios ($r = -0,66$; $p = 0,05$). Para *Cuniculus*, la FES mostró correlación con la cantidad de excretas ($r = 0,63$; $p = 0,05$). Aunque las FES de *Dinomys* fue mayor en el DCS Campoalegre, no hubo diferencias significativas con PRN Agualinda (KW test, $H = 0,42$, $p > 0,05$). En la RNSC Alta Montaña no se encontraron signos de *Dinomys* al momento de medir las parcelas, pero previamente se habían hallado rastros que se usaron para caracterizar los microhábitat, pero no se calcularon FES para esta localidad. Para *Cuniculus* no hay diferencias en las FES entre las localidades (Fr test, $Fr = 5,16$, $p = 0,075$).

El hábitat se caracterizó en 139 parcelas (promedio = 15,4, $SD \pm 3,47$); 42 con signos de alguna especie y 97 en zonas de hábitat disponible. La proporción de signos entre los seis hábitats evaluados no difiere de la disponibilidad de los mismos tanto para *Dinomys* ($\chi^2 = 3,35$; $p > 0,05$) como para *Cuniculus* ($\chi^2 = 4,96$; $p > 0,05$), ni entre las especies ($\chi^2 = 1,9$; $p > 0,05$). Los BSR fueron los hábitats más encontrados a lo largo del muestreo y en los que se encontró la mayor proporción de evidencias de las especies (Tabla 2). En segunda instancia, la mayor proporción de señales de *Dinomys* se encontró en BAP con ausencia en BSC. En la guagua de montaña, la mayor proporción de señales se encontró en CDB. Por tanto, no se denotó uso preferencial de espacios en las áreas de bosque evaluados por ninguna de las especies.

La tabla 3 presenta el promedio y variación de cada una de las variables en cada localidad. La altura de árboles mostró alta correlación con otras variables, por tanto, se excluyó del análisis. La selección de hábitat estuvo positivamente relacionada con la cobertura rocosa, la pendiente y diversidad de DAP. Sobre el promedio de DAP, los espacios usados por *Dinomys* fueron diferentes a los usados por *Cuniculus* ($U = 97$; $p < 0,05$) y los disponibles ($U = 543,5$; $p < 0,05$). El porcentaje de cobertura rocosa en el suelo en espacios usados por *Dinomys* fue diferente a los espacios de *Cuniculus* ($U = 56,5$; $p < 0,01$) y los disponibles ($U = 320$; $p < 0,01$). El porcentaje de pendiente en hábitats usados por *Dinomys* difiere de los usados por *Cuniculus* ($U = 98,5$; $p < 0,05$) y los disponibles ($U = 540,5$; $p < 0,05$). Ninguna de las variables mostró diferencia entre los espacios usados por las especies y los disponibles ($p > 0,05$).

En la figura 2 se pueden observar conjuntamente los grupos de parcelas, variables y los círculos de confianza alrededor de la media de cada grupo, que permite tener la comparación gráfica. Los grupos tienen una alta representación en el primer eje y los tres grupos de parcelas de *Dinomys*, *Cuniculus* y del ambiente disponible, parecen tener diferencias entre las medias. Las parcelas de *Dinomys* se diferencian de los demás grupos por el porcentaje de cobertura rocosa en el suelo y el porcentaje de pendiente, es decir, por un factor ligado al aspecto del terreno (Figura 3).

DISCUSIÓN

En la zona de simpatria de *Dinomys* y la guagua de montaña en los Andes de Colombia (2200 – 3200 m) ambas especies se encuentran en condiciones ambientales similares pero, a microescala, *Dinomys* usa espacios con mayor cobertura rocosa y pendientes pronunciadas, mientras que la guagua de montaña usa espacios donde el promedio de DAP es mayor. *Dinomys* usa espacios diferentes a los de la guagua de montaña, y esto se relaciona con sus adaptaciones corporales y capacidad locomotriz (MacArthur y Levins 1967, Schöener 1974, Tomblin y Adler 1998, Holt y Barfield 2008, Chillo et al. 2010). A escala fina hay diferenciación en los hábitats usados por las especies, lo cual establece que la capacidad de *Dinomys* para acceder a espacios particulares permite la coexistencia con otros roedores caviomorfos y que su presencia en localidades se debe a su capacidad de ocupar las zonas del hábitat potencialmente disponibles.

La información obtenida indica que hay diferencias en el uso de hábitats en *Dinomys* y la guagua de montaña. Mientras que en *Dinomys* los patrones espaciales de uso de hábitat están vinculados a afloramientos rocosos donde los grupos de individuos encuentran refugio y a bosques asociados a quebradas (Saavedra-Rodríguez et al. 2012), el uso de hábitat en la guagua de montaña parece ser ecológicamente flexible y usa variedad de hábitats, con mayor frecuencia en hábitats donde los DAP son mayores a 10 cm. En los Andes de Colombia, los bosques ribereños son ambientes disponibles para *Dinomys* o la guagua de montaña, donde comparten algunos componentes de la dieta (Osahr 1999; González y Osahr 2013), pero no se había evaluado el uso de hábitat.

En la zona de distribución simpátrica y en localidades donde coexisten las especies, *Dinomys* es menos frecuente en las muestras respecto a la guagua de montaña (ver Jiménez et al. 2010). Esta apreciación puede ser explicada desde el marco de historia de vida de las especies y de sus tasas de detección. Por un lado, las especies tienen diferentes estrategias reproductivas que pueden incidir en sus abundancias. *Dinomys* es folívora, su reproducción es más lenta porque tiene largo periodo de gestación (más de 260 días) y en cada parto producen máximo tres crías. Por el contrario, la guagua de montaña es folívora-frugívora y su reproducción es ligeramente más prolífica, con partos de hasta 6 y 7 individuos y un período de gestación menor que *Dinomys*. Por otro lado, hay diferencias en la detectabilidad de las especies que se deben a que *Dinomys* usa espacios de difícil acceso para el hombre y los depredadores, y que los rastros dejados por esta especie son menos visibles porque se moviliza sobre sustratos rocosos, donde es difícil observar los rastros.

La abundancia de *Dinomys* aún es desconocida y en los estudios en el corto y mediano plazo se han obtenido pocos registros. Tobler et al. (2008) obtuvo sólo un registro con cámaras trampa en un estudio realizado en Perú, donde se obtuvo una imagen de *Dinomys* en dos sitios de muestreo con esfuerzos de 1440 y 2340 cámaras / día. En el estudio hecho en los Andes de Colombia se obtuvieron frecuencias de encuentro de rastros de 0,007 / km (los rastros son huellas, excretas, signos de forrajeo y refugios) y para una primera aproximación de la abundancia de 5,5 a 9,9 grupos / km² obtenida considerando senderos de ancho fijo de 10 m (para detalles, ver Saavedra-Rodríguez et al. 2012a). Por tanto, no hay datos concluyentes sobre abundancia.

La frecuencia de señales de *Dinomys* y la guagua de montaña en hábitats ribereños establece que en los paisajes andinos estos espacios son importantes para estos mamíferos. En estos hábitats se congrega la riqueza de especies que aprovechan los recursos alimenticios y refugios, y usan estas coberturas como conectores entre elementos del paisaje. *Dinomys* usa de manera más amplia los espacios asociados a disponibilidad de refugios, mientras que la guagua de montaña usa espacios con mayor amplitud de valores en algunas variables a escalas espaciales mayores (Johnson 1980), asociados a la disponibilidad de otros recursos (p.e. alimento). Pero, los resultados del estudio deben considerarse con cautela por que describen el uso de hábitat en bosques ribereños.

El surgimiento de los Andes ha sido un suceso fundamental en la historia biogeográfica de los roedores neotropicales (ver Patton et al. 1994, Voss 2013). *Dinomys* y la guagua de montaña son especies asociadas a los Andes y la historia de colonización de los espacios en los Andes es importante en su distribución actual. Para la guagua de montaña, el surgimiento de los Andes estableció una diferenciación entre las especies del género *Cuniculus* en términos del uso de ambientes en los extremos de elevación y ambientales de las cordilleras. Los fenotipos de *Cuniculus* son muy similares, por lo que ha habido divergencia de nicho y hoy día hay controversia respecto a que el grupo de especies congénicas puede ser aún más diverso que el actualmente reconocido (ver Castro et al. 2010). Sin embargo, no hay evidencias de que el surgimiento de los Andes haya promovido diferenciación en *Dinomys*.

El levantamiento de las montañas habría ocasionado la conformación de nuevos hábitats que ampliaron las posibilidades de ocupación de ambientes y de dispersión de *Dinomys* hacia otras regiones geográficas. En este sentido, muchas zonas no estarían ocupadas por *Dinomys* ya que no presentan las condiciones ambientales favorables para la persistencia de las poblaciones a escala de microhábitat y la historia y la dinámica de la dispersión de la especie serían los condicionantes que limitan la presencia y persistencia de poblaciones. En tal caso, la presencia *Dinomys* sería producto de su capacidad de acceder a las muchas localidades en una región y a los espacios disponibles dentro de las localidades, ya que no hay evidencias que soporten que existan restricciones asociadas a interacciones competitivas, como si se documenta para otros roedores caviomorfos (p.e. Anderson et al. 2002).

La coexistencia de *Dinomys* y *Cuniculus* en zonas de simpatría en los Andes de Colombia ocurre porque las relaciones entre estas son neutrales, ya que los ambientes disponibles para las poblaciones en común no son limitados a escala de paisaje (Messier 1991) y a que, a escala fina, hay diferencias en los hábitats usados respecto al aspecto del terreno (Gordon y Illius 1989). Pero es necesario realizar estudios sobre uso de hábitat y dieta en sitios donde las especies coexistan y en sitios donde alguna de las especies esté ausente. Esto confirmaría si el patrón de uso de hábitat observado es regular o si el uso de hábitat es diferente en ausencia de potenciales competidores.

Las interacciones ecológicas, como la competencia, son determinantes en la estructura de las comunidades y afecta la distribución local y general de especies. *Dinomys* coexiste con al menos cuatro especies de roedores de tamaño mediano (7-12 kg) en los Andes de Colombia (Alberico et al. 2000, Solari et al. 2013). Nuestros resultados establecen que la coexistencia con la guagua de montaña, la especie con mayores similitudes ecológicas en los Andes de Colombia, es posible por las diferencias en el uso del hábitat. Un análisis de interacciones podría explicar por qué la especie no se encuentra en todas las áreas con ambientes favorables (Anderson et al. 2002) y generar predicciones más robustas en lugares donde la información es limitada o nula, como en el caso de la región amazónica donde hay un número mayor de competidores potenciales.

AGRADECIMIENTOS

A V Rojas-Díaz y CA Cultid-Medina por sus comentarios sobre las versiones y análisis preliminares del manuscrito. Este trabajo fue apoyado por WCS-Colombia, Fundación EcoAndina, Mohamed bin Zayed Conservation Fund, CARDER y CORPOCALDAS (Autoridad ambiental regional del Departamento de Risaralda y Caldas, respectivamente); estas últimas, permitieron la realización de los muestreos. IdeaWild donó parte de los equipos de campo a CASR. A F Gaviria, B Martínez., JM Martínez-Troya, LM Ortiz, S Orjuela, C Ríos-Franco, W Cardona-Duque e IC Estrada-Lasso por su colaboración durante el trabajo de campo. CASR es estudiante de doctorado de la Universidad del Valle, apoyado por COLCIENCIAS.

LITERATURA CITADA

ALBERICO M y A GONZÁLEZ. 1993. Relaciones competitivas entre *Proechimys semispinosus* y *Hoplomys gymnurus* (Rodentia: Echimyidae) en el occidente colombiano. *Caldasia* 17:325-332.

- ALBERICO M, A CADENA, J HERNÁNDEZ-CAMACHO, Y MUÑOZ-SABA. 2000. Mamíferos (Synapsia: Theria) de Colombia. *Biota Colombiana* 1: 43-75.
- ANDERSON RP, AT PETERSON y M. GÓMEZ-LAVERDE. 2002. Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos* 98:3–16.
- BAGCHI SP, S GOYAL y K SANKAR. 2003. Habitat separation among ungulates in dry tropical forests of Ranthambhore national park Rajasthan. *Tropical Ecology* 44:177-183.
- CASTRO JJ, JB LÓPEZ y F BECERRA 2010. Una nueva especie de *Cuniculus* (Rodentia:Cuniculidae) de la cordillera Central de Colombia. *Revista de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas* 22: 122-131.
- CHILLO V, D RODRÍGUEZ y RA OJEDA. 2010. Niche partitioning and coexistence between two mammalian herbivores in the Dry Chaco of Argentina. *Acta Oecologica* 36: 611-616.
- CORTÉS A, JA RAU, E MIRANDA y JA JIMÉNEZ 2002. Hábitos alimenticios de *Lagidium viscacia* y *Abrocoma cienrea*: roedores sintópicos en ambientes altoandinos del norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 583-593.
- CUMMING G, F FIDLER y DL VAUX. 2007. Error bars in experimental biology. *The Journal of Cell Biology* 177: 7–11
- CUMMING G y S FINCH. 2005. Inference by eye: Confidence intervals, and how to read pictures of data. *American Psychologist* 60: 170–180.
- GONZÁLEZ A y M. ALBERICO. 1993. Selección de hábitat en una comunidad de mamíferos pequeños en la costa pacífica de Colombia. *Caldasia* 17: 313-324.
- GONZÁLEZ JL y K OSBAHR. 2013. Composición botánica y nutricional de la dieta de *Dinomys branickii* (Rodentia: Dinomyidae) en los Andes Centrales de Colombia. *Rev UDCA Actual Divulg Cient* 16:235-244.
- GORDON IJ y AW ILLIUS 1989. Resource partitioning by ungulates in the isle of Rhum. *Oecologia* 79:383–389.
- GRAND TI y JF EISENBERG. 1982. On the affinities of the Dinomyidae. *Säugetierkundliche Mitteilungen* 30: 151-157.
- HOLT RD y M BARFIELD. 2008. Habitat selection and niche conservatism. *Israel Journal of Ecology and Evolution* 54:295–309.

- JIMENEZ CF, H QUINTANA, V PACHECO, D MELTON, J TORREALVA y G TELLO. 2010. Evaluación de mamíferos medianos y grandes mediante trampas cámara en un bosque montano del norte del Perú. *Revista Peruana de Biología* 17: 191-196.
- JOHNSON DH. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61: 65–71.
- JONES ME y LA BARMUTA. 2000. Niche differentiation among sympatric Australian dasyurid carnivores. *Journal of Mammalogy* 81:434-447.
- LÓPEZ L, I LÓPEZ, J MORA y K OSBAHR. 2000. Estudio preliminar del comportamiento de *Dinomys branickii* (Peters 1873) en cautiverio. *Rev UDCA Actual Divulg Cient* 3:28–35.
- LUCK GW. 2002. The habitat requirements of the rufous treecreeper (*Climacteris rufa*). 1. Preferential habitat use demonstrated at multiple spatial scales. *Biological Conservation* 105: 383–394.
- MACARTHUR RH y R LEVINS. 1967. The limiting similarity convergence and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101:377–385.
- MARES MA. 1997. The geobiological interface: Granitic outcrops as a selective force in mammalian evolution. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 80:131-139.
- MARES MA y TE LACHER. 1987. Ecological, morphological and behavioral convergence in rock-dwelling mammals. Capítulo 8:307-348 pp. En: *Current Mammalogy*. Editor HH Genoway. Plenum Publishing Corporation.
- MESSIER F. 1991. The significance of limiting and regulating factors on the demography of moose and white-tailed deer. *Journal of Animal Ecology* 60: 377–393.
- OSBAHR K. 1998. Contribución al conocimiento de la Guagua Loba (*Dinomys branickii*). In: Chávez ME, Arango N (eds) Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad 1997, Tomo III. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, p 83–87.
- OSBAHR K. 1999. Identificación de plantas consumidas por *Agouti taczanowskii* y *Dinomys branickii* a partir de fragmentos vegetales recuperados de heces. *Rev UDCA Actual Divulg Cient* 2: 42–49
- OSBAHR K, P ACEVEDO, A VILLAREAL y D ESPINOSA. 2009a. Comparación de la estructura y de la función de los miembros anterior y posterior de *Cuniculus taczanowskii* y *Dinomys branickii*. *Rev UDCA Actual Divulg Cient* 10:37–49.

- PATTON JL, MNF DASILVA y JR MALCOLM. 1994. Gene genealogy and differentiation among arboreal spiny rats (Rodentia, Echimyidae) of the Amazon basin - a test of the riverine barrier hypothesis. *Evolution* 48: 1314–1323.
- SAAVEDRA-RODRÍGUEZ CA, GH KATTAN, K OSBAHR y JG HOYOS. 2012. Multiscale patterns of habitat and space use by the pacarana *Dinomys branickii*: factors limiting its distribution and abundance. *Endangered Species Research* 16: 273–281.
- SCHÖENER TW. 1974. Resource partition in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- SOLARI S, Y MUÑOZ-SABA, V RODRÍGUEZ-MAHECHA, TR DEFLER, HE RAMÍREZ-CHAVES y F TRUJILLO. 2013. Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. *Mastozoología Neotropical* 20:301-365.
- TOBLER MW, C CARRILLO-PERCASTEGUI SE, RL PITMAN, R MARES y G POWELL. 2008. An evaluation of camera traps for inventorying large- and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation* 11:169–178.
- TOMBLIN DC y GH ADLER. 1998. Differences in habitat use between two morphologically similar tropical forest rodents. *Journal of Mammalogy* 79:953-961.
- VOSS RS, C HUBBARD y SA JANSA. 2013. Phylogenetic Relationships of New World Porcupines (Rodentia, Erethizontidae): Implications for Taxonomy, Morphological Evolution, and Biogeography. *American Museum Novitates* Number 3769:1-36.
- WEISBECKER V y S SCHMID. 2007. Autopodial skeletal diversity in hystricognath rodents: Functional and phylogenetic aspects. *Mammalian Biology* 72:27–44.
- WEI F, F ZUOJIAN, W ZUWANG y H JINCHU. 2000. Habitat use and separation between the Giant Panda and the Red Panda *Journal of Mammalogy* 81: 448-455.
- WHITE TG y M ALBERICO. 1992. *Dinomys branickii*. *Mammalian Species* 410: 1–5.

Tabla 1. Variables ambientales y de microhábitat usadas para el análisis. Las variables ambientales provienen de sensores remotos y las variables de microhábitat fueron medidas durante recorridos.

Variables	Abrev.	Descripción
Ambientales		
Diversidad topográfica	TopD	Índice de diversidad topográfica de la diferencia de elevación entre una celda y sus vecinos inmediatos. La diversidad topográfica es la suma de los valores de diversidad de aspecto, pendiente, la elevación y la radiación solar de cada celda y sus vecinos inmediatos.
Pendiente geográfica	PenG	Porcentaje promedio de inclinación de celdas de 1km en un área de 25km ²
Precipitación en los meses más cálidos	Prec	Precipitación en milímetros
Media anual de NDVI (índice de vegetación de diferencia normalizada)	NDVI	Estimar la cantidad, calidad y desarrollo de la vegetación con base a la medición.
Microhábitat		
Cobertura rocosa	CoR	Cobertura de afloramientos rocosos
Pendiente de microhábitat	PenM	Inclinación del terreno
Diversidad de DAP	DAP	Índice de diversidad de Shannon para categorías de DAP de árboles y arbustos con DAP $\geq 3,5$ cm
Distancia al árbol más cercano	Dar	Medida de dispersión de vegetación. Árbol se define como DAP ≥ 50 cm
Número de árboles o arbustos con DAP $\geq 3,5$ cm	Nar	
Diversidad de alturas de árboles y arbustos	Dalt	Índice de diversidad de Shannon para categorías de altura de árboles y arbustos con DAP $\geq 3,5$ cm
Altura del dosel	Alt	Mayor altura estimada de los árboles
Penetración de luz	Pluz	Porcentaje de luz penetrante por el dosel del bosque

Tabla 2. Cantidad de signos de presencia (For: forrajeo, Hu: huellas, Ref: refugios, Exc: excretas) y frecuencia de encuentro de signos (FES) de *Dinomys* y la guagua de montaña en los nueve recorridos hechos en las tres localidades.

Loc./ Recorridos- kilómetros	<i>Dinomys</i>					Guagua de montaña					Total	
	For.	Huella	Ref.	Exc	FES	For.	Huella	Ref.	Exc	FES	Signos	FES
DEMS Campoalegre (R)												
LP1 (2,6 km)	3	-	-	-	1,1	3	-	-	-	1,2	6	2,3
LP2 (1,8 km)	-	-	-	-	-	2	-	-	-	1,1	2	1,1
LP3 (2,0 km)	3	1	1	-	1,7	1	-	-	-	0,8	6	2,5
PRN Agualinda – C, San Juan (R)												
AL1 (3,0 m)	-	-	2	-	0,7	1	4	-	-	1,7	7	2,3
CS1 (1,8 km)	-	-	1	-	0,6	1	1	-	-	1,1	3	1,7
CS2 (2,0 km)	1	-	-	-	0,5	1	-	1	1	1,0	4	2,0
RNSC Alta Montaña (Q)												
AM1 (1,6 km)	-	-	-	-	-	-	2	1	-	1,9	3	1,9
AM2 (2,0 km)	1	-	-	-	0,5	2	2	-	1	2,5	5	2,5
AM3 (2,4 km)	-	-	-	-	-	2	1	1	2	2,5	6	2,5
Total	9	1	4	0	0,55±0,56	13	10	3	4	1,53±0,60	42	2,14±0,45

Tabla 3. Valores de variables medidas para el análisis comparativo de microhábitat de *Dinomys* y la guagua de montaña.

Variables (Abreviaturas)	<i>Dinomys</i>	Guagua de montala	Total
Número de parcelas muestreadas	12	28	138
Promedio de DAP (DAP)	15,0 ± 5,97	22,2 ± 12,0	20,0 ± 10,1
Distancia de árbol cercano (DAR)	10,6 ± 4,4	8,05 ± 2,6	8,59 ± 3,0
Número de arbustos (NAR)	5,3 ± 3,1	6,7 ± 3,2	6,5 ± 2,9
Diversidad DAP (DDAP)	1,4 ± 0,44	1,5 ± 0,5	1,5 ± 0,47
Cobertura Rocosa (%) (CROC)	53,2 ± 22,3	20,9 ± 20,5	22,8 ± 20,3
Pendiente (%) (PPEN)	62,3 ± 15,7	33,4 ± 17,7	34,9 ± 21,0
Penetración de Luz (%) (PLUZ)	36,8 ± 22,6	37,5 ± 21,5	43,6 ± 22,6

Fig. 1. Comparación de intervalos de confianza de las variables ambientales asociadas a las localidades de presencia de *Dinomys* y la guagua de montaña en la zona de traslape de sus distribuciones altitudinales (2200 – 3200 m). Todos los intervalos de confianza se traslaparon en más del 25%. No se encontraron diferencias significativas entre las variables asociadas a la presencia de las especies

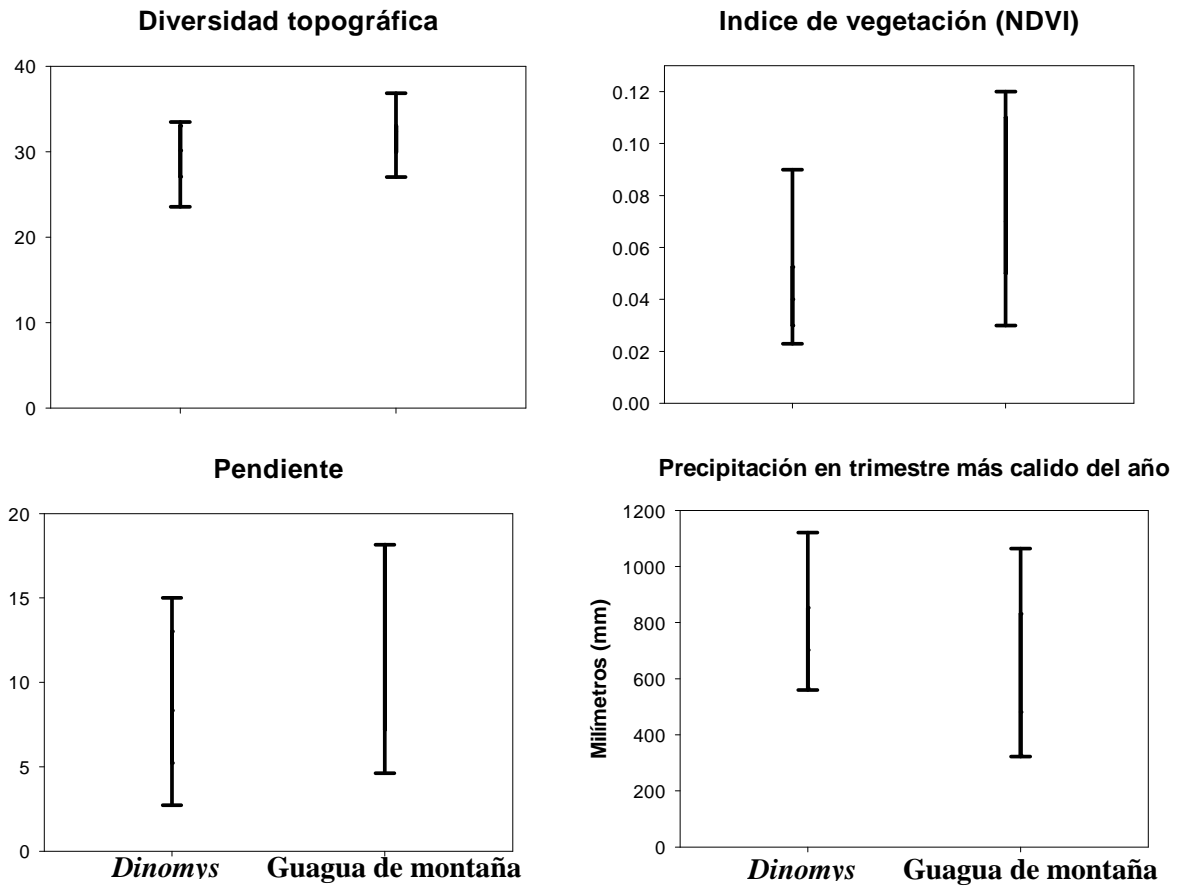


Fig. 2. a) Ordenación de las nueve variables de microhábitat evaluadas en las tres localidades de los Andes de Colombia del primer eje canónico. (Ver tabla 1 para abreviatura y descripción de las variables) (b) Ordenación de los grupos de parcelas asociadas a *Dinomys* (en azul), guagua de montaña (verde) y el disponible (en rojo).

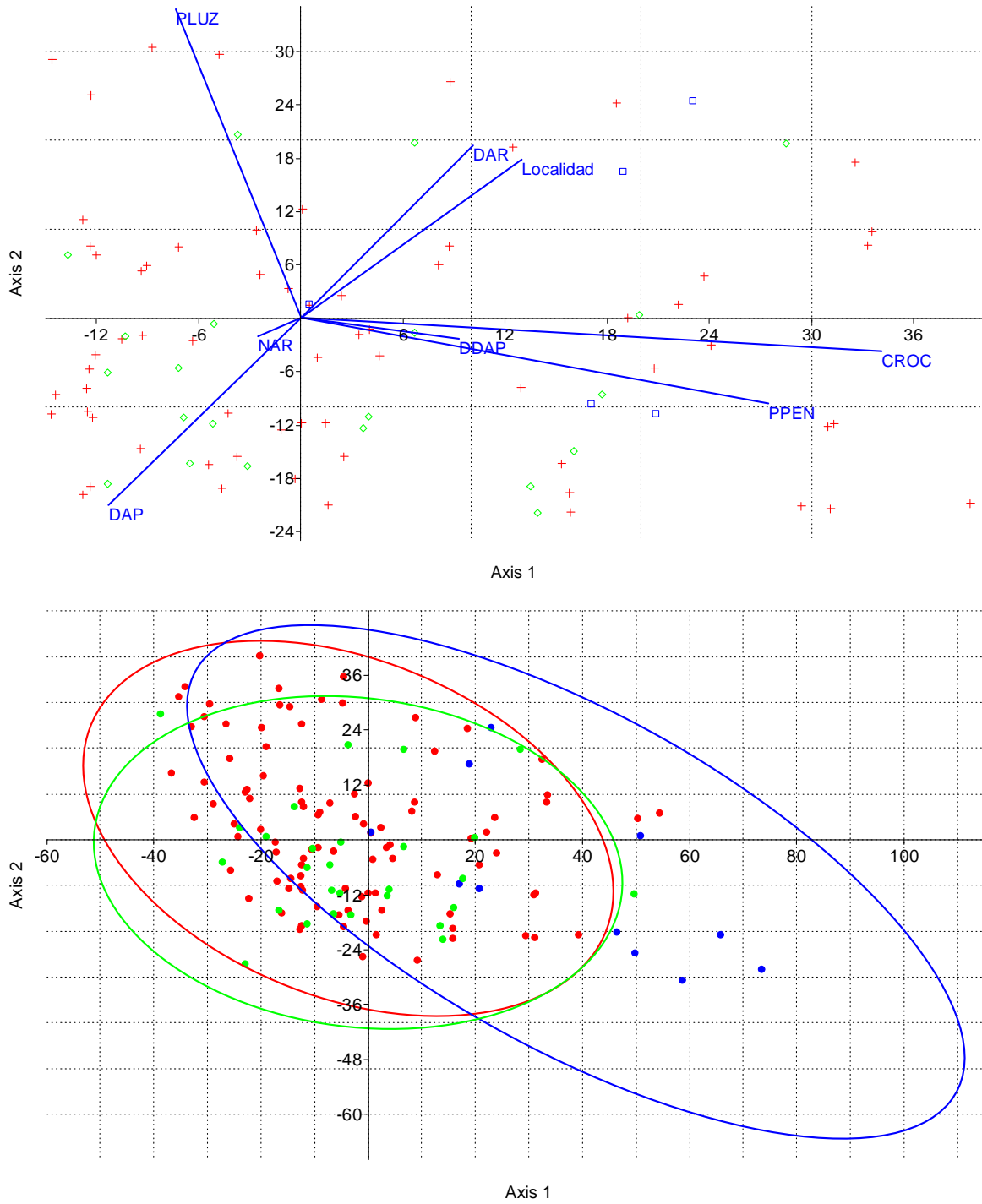
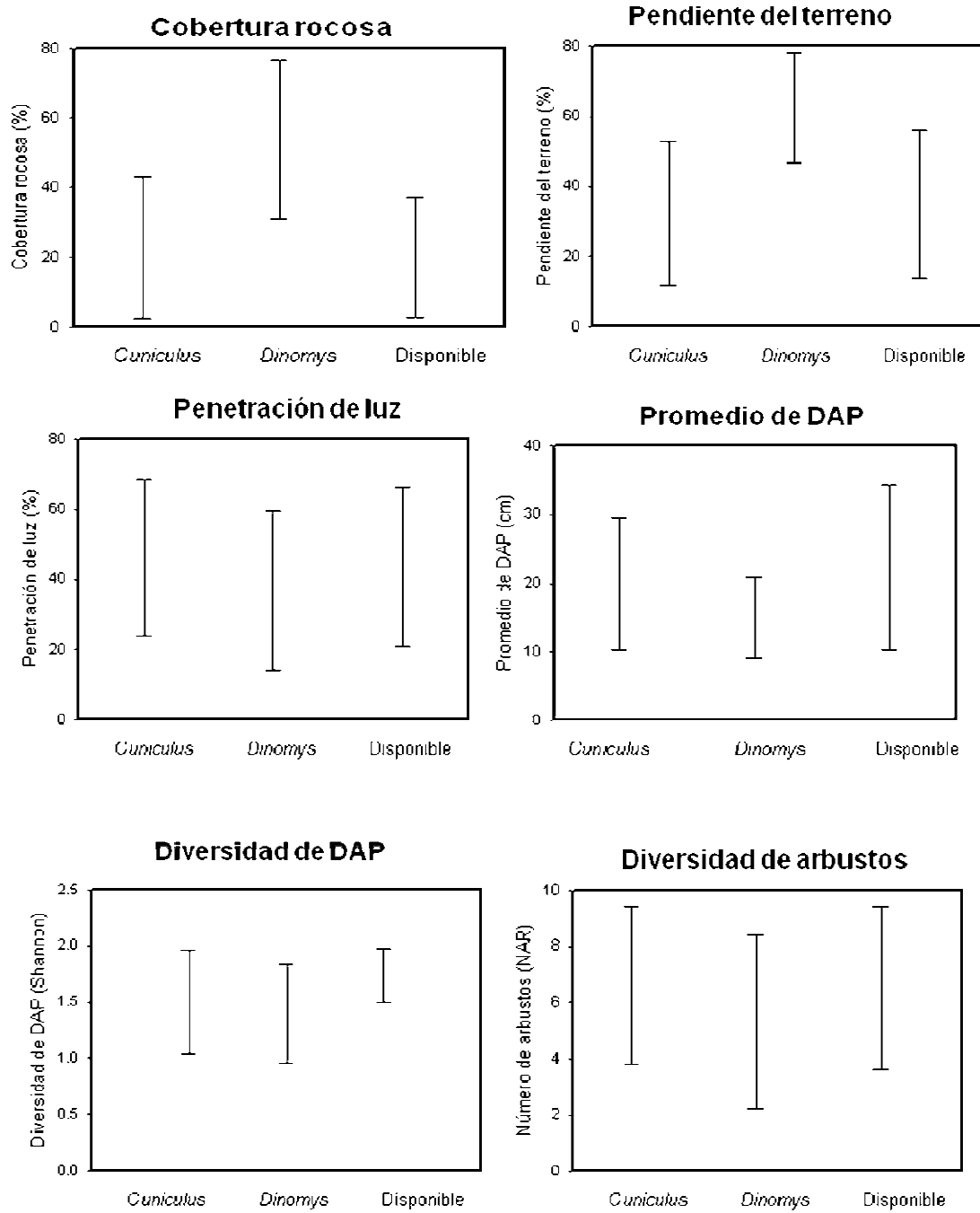


Fig. 3. Comparación de intervalos de confianza de las variables de estructura de hábitat y de aspecto del terreno asociadas a las parcelas de *Dinomys* y la guagua de montaña en las tres localidades estudiadas en los Andes de Colombia.



VULNERABILIDAD A LA EXTINCIÓN DE LAS POBLACIONES DE *Dinomys*

Carlos A. Saavedra-Rodríguez^{1,2}, Jorge Horacio Velandia-Perilla² y Gustavo H. Kattan³

¹Grupo de Investigación en Ecología Animal, Departamento de Biología, Universidad del Valle, A. A. 25360, Cali, Colombia

²Wildlife Conservation Society Colombia, Calle 2 No. 42-23, Cali, Colombia

³Departamento de Ciencias Naturales y Matemáticas, Pontificia Universidad Javeriana Cali, Calle 18 No. 118-250, Cali, Colombia

Título breve: VIABILIDAD DE POBLACIÓN DE *Dinomys branickii*

Correspondencia:

Carlos Arturo Saavedra-Rodríguez

Grupo de Investigación en Ecología Animal.

Departamento de Biología

Facultad de Ciencias Naturales y Exactas

Universidad del Valle. Calle 13 N° 100-00, Cali - Colombia

Fax: 2 3393243

RESUMEN

La guagua loba (*Dinomys branickii*) es una especie amenazada por la pérdida de hábitat y la cacería. Se realizó un análisis de viabilidad poblacional (AVP) usando modelos demográficos estocásticos con el programa VORTEX para: 1) evaluar la contribución de parámetros demográficos en el crecimiento poblacional y 2) simular la tendencia poblacional y probabilidad de extinción de la especie en los Andes de Colombia, bajo escenarios de diferente calidad y disponibilidad de hábitat así como de extracción de individuos. Se estimó una disminución hasta del 40% con promedio de 16% del tamaño de la población en las mejores condiciones ($n_0 = 500$, $K = 700$). Las simulaciones muestran que conforme disminuye el número de hembras adultas disponibles para la reproducción, la probabilidad de extinción aumenta. Por lo tanto, la persistencia de las poblaciones depende principalmente de la sobrevivencia de las hembras. En todos los escenarios las simulaciones sugieren que cualquier tasa de extracción de individuos aumenta la probabilidad de extinción de la especie y que ésta tiene impacto más fuerte en poblaciones pequeñas saturadas ($n_0 = 100$, $K = 101$), que se interpretan como aquellas en los límites de su distribución o en áreas de baja idoneidad ambiental.

INTRODUCCIÓN

Dinomys branickii es el único representante viviente de la familia Dinomyidae y es una especie considerada amenazada a nivel global y regional (Tirira et al. 2008; MADVT 2010), cuyas características de historia de vida y distribución permiten señalarla como rara y vulnerable a la extinción (Rabinowitz et al. 1986, Flather y Sieg 2007). *Dinomys* enfrenta la pérdida de hábitat y la cacería como amenazas para sus poblaciones (Tirira et al. 2008). El impacto de la cacería sobre poblaciones de roedores caviomorfos ha sido evaluado empleando información sobre reproducción y abundancia de las especies en paisajes de la Amazonia (Robinson y Redford 1994, Robinson y Bennett 2004, Sirén et al. 2004, Ohl-Schacherer et al. 2007), pero para *Dinomys* estos datos no están disponibles. No obstante, se conoce que las presiones antrópicas sobre las poblaciones han causado la extinción de alguna de sus poblaciones en la Amazonía brasilera (Peres 2001).

Dinomys presenta bajas abundancias relativas en las muestras de estudios sobre mamíferos terrestres (p.e. Tobler et al. 2008). En adición, los registros de presencia concentrados en algunas regiones y dispersos en otras muestran que las poblaciones están separadas por barreras ambientales y que se encuentran en diferentes condiciones de idoneidad ambiental, (Saavedra et al. *en prep.*). Lo anterior sugiere que las poblaciones de *Dinomys* han de presentar dinámicas diferentes por la influencia de la disponibilidad de recursos y del efecto del aislamiento, resultando en una tendencia a que las poblaciones sean pequeñas.

Las poblaciones pequeñas son altamente vulnerables a la extinción por varios motivos 1) por la fluctuación demográfica a causa de la variación aleatoria de la natalidad, mortalidad y proporción de sexos en ambientes de baja idoneidad y en hábitats reducidos, debido a que la abundancia es menor y que es más difícil encontrar parejas; 2) por las fluctuaciones ambientales de recursos (p.e. disponibilidad de hábitat), de depredación, interacciones competitivas y catástrofes, que limitarán aún más la abundancia de las poblaciones; 3) por la reducción de interacciones de cooperación y la subsiguiente disminución de fecundidad y supervivencia (efecto Allee o efecto de la densidad-dependencia positiva), con la consiguiente reducción del éxito reproductivo en grupos sociales (Denis 2002, Kokko y Sutherland

2001, Penteriania et al. 2008); 4) por la reducción de la capacidad reproductiva por depresión endogámica, por efecto de la mayor distancia entre grupos de individuos que reducirá el flujo genético; 5) por la pérdida de diversidad genética (por efectos de un cuello de botella y menor flujo génico) que podría reducir la capacidad evolutiva para enfrentar cambios ambientales (Shaffer 1981, Diamond 1984, Gilpin y Soulé 1986, Soulé 1987, Young y Clarke 2003).

No existen estimativos de tamaños y otros parámetros para poblaciones silvestres de *Dinomys*, pero la información sobre características de historia de vida dan bases para evaluar el impacto relativo de las amenazas que puede enfrentar la especie (ver Keith et al. 2008). En este capítulo, usando el programa VORTEX 9.9 se evalúa el impacto de las tasas de extracción de individuos en poblaciones de *Dinomys*. En este análisis se evalúa la sensibilidad del tamaño de la población respecto a cambios en (1) parámetros demográficos, (2) disponibilidad de hábitat (K – capacidad de carga-, 700, 600, 500, 450, 375, 300, 250) con diferentes tamaños de poblaciones (N – abundancias variables 500, 350, 250 y 100) y (3) extracción de individuos adultos (machos y hembras adultos, 2, 4, 8 y 16).

MATERIALES Y MÉTODOS

Análisis de viabilidad poblacional (AVP). Se utilizó un modelo de simulación estocástico incluido en el software Vortex 9.9 (Lacy 1993, Lacy et al. 2005, Miller y Lacy 2005, Lacy y Pollak 2013), por medio del cual se analizaron los procesos que influyen en la dinámica de las poblaciones de *Dinomys*. Aunque los AVP se hacen sobre una población (Reed et al. 2003), el objetivo de nuestro análisis es aproximarse a la comprensión relativa de los mecanismos que influyen en la variación numérica de las poblaciones y determinar el impacto de la extracción de individuos. Este modelo considera datos de historia de vida, tasas mortalidad y tasas reproductivas. La opción del uso de Vortex se consideró porque es un programa de acceso público y los resultados que se pretenden obtener son valores

relativos y no absolutos, por lo cual las aproximaciones de diferentes AVP tienen la misma utilidad (Brook et al. 1999).

El programa Vortex simula comenzando con una matriz-Lesslie computacional, con subprogramas que controlan inmigración y un ajuste en las tasas de supervivencia y fertilidad para dependencia de la densidad, estocasticidad demográfica y ambiental, y un efecto Allee. Para cada combinación de condiciones de entrada, la dinámica poblacional fue simulada en 1000 iteraciones y cada simulación se hizo para 100 años de duración. En cada caso el número inicial de adultos (≥ 2 años) es un conjunto variable en tamaño y de capacidad de carga, que se describe más adelante.

Por cada conjunto de 1000 corridas, el programa simula la trayectoria de la población por sexo y clases de edad. Además, estima el número de corridas en las que la población resulta extinta, el tamaño medio poblacional (TMP) en 100 años y el tiempo promedio de extinción (T_e). Para el caso de la vulnerabilidad a la extinción, se estimó el porcentaje de reducción del tamaño de la población inicial (n_0) como indicador de la presión selectiva (Caswell 2000), que señala la importancia de los diferentes parámetros sobre el crecimiento de la población y de la capacidad de respuesta de las poblaciones hipotéticas a cambios en el tamaño poblacional, capacidad de carga y extracción de individuos adultos.

Obtención de la información. Para realizar el AVP en Vortex es necesario conocer el sistema de reproducción, edad de la primera reproducción, tamaño de camada, edad máxima de reproducción, proporción de sexos al nacer, porcentaje de hembras que no producen crías, porcentaje de hembras que producen crías y mortalidades por edades (Miller y Lacy 2005). Como muchos de estos datos no están disponibles, se recopilaron datos de una población en cautiverio para acercarse a las tendencias en las dinámicas de las poblaciones de la especie.

Estructura del modelo. La estructura del modelo requiere la caracterización de tasas de supervivencia, tamaño medio de camada, tasa de inmigración, capacidad de carga (K), área del hábitat y atributos medioambientales, por separado para cada sexo y clase de edad,

cuando es pertinente (Tabla 1). Las características determinadas para cada una de las variables y parámetros incluidos en el modelo se basaron principalmente en datos de *Dinomys* obtenidos de individuos en cautiverio publicados (Collins y Eisenberg 1972, Weir 1974, Millar y Zammuto 1983, Merrit 1984, White y Alberico 1992, Ernest 2003, Tacutu et al. 2013). De la Fundación Zoológico de Cali, Colombia, se obtuvieron datos sobre proporción de sexos al nacer, fecha de nacimiento y de muerte, con lo cual se obtuvo la edad en que las hembras tienen el primer parto viable y la edad de muerte.

– Tamaño de camada. De acuerdo a los datos disponibles acerca de la biología de *Dinomys*, luego de ~260 días dan a luz de uno a excepcionalmente cuatro individuos (*com. pers.* Germán Corredor y Carlos A. Galvis, Fundación Zoológico de Cali, Colombia). Se consideró 12 meses como el intervalo entre nacimientos, asumiendo que la especie tuviese un estro postparto y entrase en preñez. Teniendo en cuenta los datos de cautiverio del Zoológico de Cali, se estableció un promedio de 1,51 individuos por parto.

– Tasas de supervivencia para juveniles y adultos. No hay estimaciones de supervivencia de individuos de *Dinomys* en estado silvestre, por tanto, se consideraron las de la población cautiva de la Fundación Zoológico de Cali. Para la estimación, a cada individuo se le asignó un intervalo de edad y se calculó la expectativa de vida, mortalidad y supervivencia por edades (Ricklefs 1998; Tabla 1). Las clases de edad corresponden a (1) 0 años-5 meses para neonatos (hasta el destete), (2) de 5 meses a 22 meses para juveniles (hasta la madurez reproductiva) y (3) 22 a 144 meses para adultos. Se estimaron tres posibles valores para la supervivencia: para hembras entre 0 y 1 año y adultas 0,75; para machos de 0 a 1 años 0,6, de 1 a 2 años 0,75 y para adultos 0,78).

– Longevidad. Aunque la mayor edad de vida registrada para *Dinomys* es 15 años (Moraes-Santos et al. 1998), se asumió un máximo de 12 años en todas las simulaciones. Esta edad fue obtenida de los individuos de la Fundación Zoológico de Cali.

– Capacidad de carga (K). Está dada por el número de adultos por unidad de área (km²). Aunque la especie presenta comportamiento social que permite suponer que la densidad de

hembras se regula principalmente por los recursos de alimentos, mientras que la densidad de machos se dio por las interacciones territoriales, en el modelo se asumió una sola capacidad de carga (K) para adultos de ambos sexos y que la proporción de sexos es de 1:1.

El tamaño inicial de la población base del análisis se estableció bajo el concepto de tamaños mínimos para poblaciones viables (PMV) (Soulé 1987); es decir, el número de individuos que asegurarían que una población persista en un ambiente natural y un periodo de tiempo determinado, siempre y cuando las condiciones se mantengan (Shaffer 1981, Reed et al. 2003). Traill et al. (2007) y Traill et al. (2010) proponen, cuando no existe información demográfica, se emplee un tamaño de ~ 5000 individuos para que especies (o taxa) mantengan su potencial evolutivo. No obstante, se trabajó con 500 individuos como el tamaño inicial de una población y se trabajó con una capacidad de carga de 700 individuos ($K = 700$). Aunque este número es menor al 10% de las propuestas recientes de PMV, este valor se acerca al cálculo obtenido con el único estimativo de abundancias de una población silvestre en los Andes de Colombia, en las mejores condiciones de hábitat, donde se tiene una abundancia de 5 a 10 grupos / km^2 y los grupos están conformados por entre 4 y 5 individuos (Saavedra-Rodríguez et al. 2012). A la vez, el análisis se realizó para establecer valores relativos y no absolutos respecto al tamaño de la población inicial.

– Catástrofes que reducen la capacidad de carga. En las corridas no se consideró reducción de capacidad de carga (K) por catástrofes.

Reproducción. Se usó como máxima edad de reproducción los 12 años de edad y 2 años como la edad en que alcanzan la madurez sexual (Tabla 2). En todas las simulaciones se modeló la estocasticidad demográfica y no se consideró el efecto del ambiente.

Sistema reproductivo. Se consideró la opción de Poligamia a Largo Plazo, que establece que la especie usa parches de recursos dispersos en un área y que forma grupos reproductivos que, al parecer, permanecen estables. El modelo clásico de la poligamia potencial propuesto por Emlen y Oring (1977) es el que más se ajusta de las observaciones sobre *Dinomys*. Este modelo enlaza la ecología de los sistemas de apareamiento y postula

que las limitaciones ecológicas limitan el grado en que la selección sexual puede funcionar. La hipótesis afirma que cuando los recursos críticos se distribuyen homogéneamente en el medio, hay pocas oportunidades para la monopolización de estos. Por tanto, los individuos de una población tienden a dispersarse uniformemente y rara vez se encontrarán con múltiples compañeros. Por el contrario, si los recursos están heterogéneamente distribuidos, éstos llegan a algunos individuos (en mamíferos, por lo general a los machos) que tienen la capacidad de defender los parches de recursos y, finalmente, a monopolizar grupos de hembras (Orians 1969).

El modelo de la poligamia predice que la distribución uniforme de recursos conduce a una vida solitaria y la monogamia, mientras que los recursos distribuidos irregularmente conducen a la formación de grupos y la poligamia (Emlen y Oring 1977, Maher y Burger 2011). Por último, se consideró que el porcentaje de machos en el “pool” genético es 50% y que el porcentaje de machos que producen descendencia es 22,5%.

Denso-dependencia. En las simulaciones con tasas de supervivencia sin denso-dependencia, el número de adultos en 100 años excede la capacidad de carga (K) porque la denso-independencia produce un tamaño poblacional poco realista (Beier 1993). Vortex puede modelar la dependencia de densidad como una función del tamaño de la población, pero no hay datos específicos que soporten la existencia de un modo o intensidad de dependencia de la densidad sobre el éxito reproductivo en la especie. Por lo que la denso-dependencia no se incluyó en los análisis.

Escenario base. La dinámica poblacional en *Dinomys* fue evaluada para un período de 100 años, cuando al menos ocho generaciones de la especie han pasado. La población base fue PMV (Soule 1987; 500 individuos). Los parámetros usados se muestran en la Tabla 2.

Sensibilidad a parámetros biológicos. Se analizó la respuesta del tamaño de la población inicial (n_0) frente al final como indicador de la presión selectiva (Caswell 2000), que señala la importancia de los diferentes parámetros poblacionales sobre el crecimiento de la población. En todas las simulaciones se usó el modelo base para modificar los valores de

los parámetros. Para la mortalidad se hicieron corridas variando los valores en el 10% de mortalidad (+10% y -10%) para hembras, machos y juveniles. Para la reproducción, como la especie muestra sistemas de agrupación en los que hay uno o dos machos, se realizaron análisis cambiando el 15% de los machos disponibles para la reproducción. Las simulaciones se hicieron para 100 años usando 1000 réplicas para estimar el cambio relativo en el tamaño poblacional. Considerando que los análisis se hicieron suponiendo un tamaño de población inicial hipotético de 500 individuos y datos de cautiverio para generar el modelo, los resultados deben considerarse como tendencias relativas y no valores absolutos.

Escenarios simulados. La dinámica poblacional se simuló en escenarios enfocados en modelos demográficos asociados a la idoneidad y disponibilidad de hábitat. En este arreglo, se modela la calidad en función de la idoneidad ambiental (capacidad de carga = K) y de la disponibilidad de hábitat en función del tamaño de las poblaciones (n); es decir, combina n_0 en zonas de diferentes K (Tabla 3). El escenario base se consideró como población sin presiones (población de 500 individuos en un área de 100 km^2 para una zona de alta idoneidad, $K = 700$). Para las tasas de extracción de individuos se usaron los datos obtenidos para una localidad de los Andes de Colombia (La Paloma, Distrito de Manejo de Suelos Campoalegre, municipio de Santa Rosa de Cabal, Risaralda, vertiente occidental de la cordillera Central, Andes de Colombia; ver Saavedra-Rodríguez et al 2012 para detalles de la localidad). La disminución en el tamaño de la población final respecto al inicial se presenta como parámetro para describir el impacto sobre la población.

Idoneidad ambiental y disponibilidad de hábitat. La idoneidad, evaluada con K , tiene valores de 700 individuos para zonas de alta idoneidad y valores decrecientes en categorías: 75% en idoneidad media alta, 50% en media baja y 20% en baja. El tamaño de población tiene valores de 500 individuos para zonas de máxima idoneidad y valores decrecientes para espacios hipotéticos con diferente disponibilidad de hábitat (Tabla 3).

Extracción de individuos. *Dinomys* es cazada a lo largo de su distribución (p.e. Sánchez y Vásquez 2007, Lima et al. 2008) y en los Andes de Colombia se hace extracción dirigida de

individuos con fines de entretenimiento o para consumo por algunos individuos de comunidades en algunas localidades. Entre junio 2005 a junio de 2006 y de enero 2009 a diciembre de 2010, con la ayuda de los habitantes, se estimó la cantidad de individuos cazados para la localidad. Los habitantes registraron los eventos de caza ocurridos con base en disparos de armas y observaciones directas sobre individuos capturados por cazadores. El cálculo de individuos extraídos fue 8 a 32 individuos / año y la caza anual es de 1 a 8 individuos / km², para un área de 80 km².

En los escenarios de la extracción de individuos se consideraron las estimaciones sobre extracción de adultos y se estableció que pueden ocurrir en una localidad de alta idoneidad ($n_0 = 500$, $K = 700$). Por tanto, se realizaron análisis con datos de extracción anual de individuos, desde el año 0 al 100, para evaluar si la población podría tener capacidad de recuperarse en caso de tener la misma tasa de extracción anual. Los valores de extracción de individuos usados fueron: a) 2, b) 4, c) 8 y d) 16 machos cazados, e) 2, f) 4, g) 8, h) y 16 hembras cazados, e i) 2 machos y 2 hembras cazados.

RESULTADOS

Escenario base y análisis de sensibilidad. La información de mortalidad, longevidad, tamaño de camada, frecuencia de reproducción y tiempo de gestación provino de la revisión de 109 registros clínicos de individuos de la Fundación Zoológica de Cali. No se tuvieron en cuenta 30 historias por tener información incompleta, que en la mayoría de los casos eran de individuos trasladados a otras instituciones. De las 79 historias, 44 son de machos y 35 de hembras. En condiciones de cautiverio, la mayor supervivencia la tienen los neonatos y comparativamente es mayor en el caso de las hembras.

El modelo elaborado con los datos de cautiverio muestra que en el escenario base, la población de *Dinomys* disminuye en promedio 16% (Figura 2 y 3). El análisis de la influencia de los parámetros biológicos establece que las predicciones fueron sensibles a

casi todos los parámetros, especialmente a la proporción de hembras disponibles (Figura 2). Dadas estas condiciones, variaciones del 10% de hembras disponibles resultan en que el tamaño de la población inicial (n_0) varíe en más de la mitad. El modelo también es sensible a la mortalidad de hembras adultas entre 0 y 1 año de edad y a la proporción de sexos (Figura 2).

Idoneidad del ambiente y disponibilidad de hábitat. La disminución porcentual del n_0 es mayor en la medida que la población simulada es más pequeña y en que K decrece (Figura 3). En las simulaciones obtenidas con un tamaño de 100 individuos, la tendencia a la extinción es a partir de los 60 años, y se presenta una disminución entre el 60 y 100%. En los escenarios con poblaciones de tamaños más grandes, con 250 individuos, la población disminuye entre 30 y 50%.

La idoneidad del hábitat expresada en K , también mostró influencia en la disminución del tamaño de las poblaciones de alta a menor idoneidad del 20% en $n_0 = 500$. El efecto es marcado cuando las poblaciones tienen un tamaño inicial bajo ($n_0 = 100$ individuos), simulando hábitats de baja idoneidad, donde el efecto de K lleva hasta el 40% de disminución y la extinción se da antes de los 90 años; es decir, antes de ocho generaciones.

Extracción de individuos. Los ocho escenarios con cacería en zonas de alta idoneidad ($n_0 = 500$ y $K = 700$) predicen diferentes porcentajes de reducción del tamaño de las poblaciones. Los escenarios con extracción de machos disminuyen en cerca del 20% de la población y la extracción de hembras muestra valores del 20 al 60%, siendo el escenario con extracción de 16 hembras al año el que muestran la disminución más pronunciada (Figura 4).

DISCUSIÓN

Las pruebas de sensibilidad de las características de historia de vida de *Dinomys* detectaron que la proporción de hembras disponibles para la reproducción es determinante en la

persistencia de las poblaciones y, por tanto, en la presencia y abundancia de la especie a lo largo de su distribución geográfica. La extracción de individuos exacerba la vulnerabilidad a la extinción de la especie, de modo que las poblaciones pequeñas, en condiciones de baja idoneidad ambiental y que enfrentan la extracción de individuos presentan la mayor tendencia de disminuir en su tamaño.

Las características de vida de *Dinomys* (vida larga, edad avanzada para alcanzar la madurez sexual y tasas de reproducción lenta) muestran que presiones evolutivas favorecieron el desarrollo de una estrategia reproductiva en la que se destinan los recursos energéticos a la producción de pocos descendientes y en la alta supervivencia de los adultos (Oli y Dobson 2003). Los datos obtenidos sugieren que a medida que el número de hembras adultas disminuye, el tamaño poblacional se reduce. De modo que las estrategias para aumentar la capacidad reproductiva de las hembras tienen implicaciones sobre la probabilidad de persistencia. El análisis de sensibilidad sugiere que la supervivencia de hembras adultas es el parámetro más importante que contribuye con las tendencias de crecimiento de población en las poblaciones de la especie.

Dinomys, comparada con otros roedores histricognatos, presenta largos periodos de gestación (> 260 días), pequeños tamaños de camada (1 – 4 individuos) e intervalos largos entre partos (> 500 días) (Collins y Eisenberg 1972, Weir 1974, Millar y Zammuto 1983, Ernest 2003). Estas características se relacionan con las estrategias reproductivas de las especies de tamaño corporal más grande y con bajas tasas de incremento poblacional, que ciertamente limitan la capacidad de recuperación de las poblaciones (Heppell et al. 2000, Oli 2004).

El mayor tamaño corporal en mamíferos se asocia con un alto riesgo de extinción (Purvis et al. 2000, Cardillo et al. 2005) y es una característica de *Dinomys* respecto a otros roedores caviomorfos. Adicionalmente, la condición de distribución discontinua en *Dinomys* permite suponer su alta vulnerabilidad a la extinción. En Colombia, los hábitats potenciales de *Dinomys* están fragmentados y aislados, y muchas poblaciones estarán en ambientes de baja idoneidad, como son las zonas bajas del pacífico o la amazonia (Ver Capítulo 3). Estas

poblaciones serían marginales, por lo que serían más vulnerables y su tendencia es a desaparecer más rápido (Tomback et al. 2005, List et al. 2010) debido a que sus dinámicas son diferentes a las del resto del área de distribución (Ries et al. 2004, Keith et al. 2008). Para poblaciones marginales de *Dinomys*, la reducción poblacional es de hasta de 4,5% por año. Mientras que para poblaciones pequeñas en espacios de alta idoneidad ambiental, la extinción ocurriría después de 100 años y el crecimiento poblacional es bajo.

La alta mortalidad de juveniles es importante en la dinámica de poblaciones de *Dinomys*, aunque en el análisis, la supervivencia de los juveniles no es el principal factor que determina la tasa de crecimiento en poblaciones. El número de juveniles en un momento determinado es el resultado de la dinámica demográfica (variación de la fecundidad, supervivencia y las tasas de dispersión) en años anteriores. Por lo tanto, incluso con una alta tasa de mortalidad de los machos adultos e inmaduros, el potencial de crecimiento de la población depende principalmente de la tasa de supervivencia de las hembras adultas. La alta supervivencia significa una alta tasa de fecundidad, que a su vez aumenta la tasa de crecimiento y el futuro tamaño de la población. Nuestros resultados están de acuerdo con los datos reportados por Akkoc y Williams (2005) y Dobson y Lyles (1989) para primates, y Gong et al. (2012) para el panda gigante, que hacen hincapié en la importancia de la supervivencia de las hembras en mamíferos que forman grupos sociales.

La persistencia de la especie está influenciada por la capacidad de producir nuevas generaciones y ligada a la supervivencia de hembras como fuente productora de prole. Esta estrategia está favorecida por el comportamiento social de formar grupos; establece que, si la edad de reproducción inicial de hembras es baja, las tasas reproductivas femeninas aumentan, las tasas de mortalidad de hembras juveniles disminuyen, y las tasas de mortalidad de las hembras adultas disminuyen. En combinación, estos factores aumentan el número de animales disponibles para la reproducción y, por tanto, las posibilidades de crecimiento de la población mejoran y disminuye la probabilidad de extinción. Esta condición reproductiva seguramente se ve favorecida por la disminución del riesgo de depredación como factor de mortalidad (Ebensperger y Cofré 2001, Ebensperger y

Blumstein 2006), que en *Dinomys* se asocia con una restricción a refugios en sitios de difícil acceso para depredadores y los refugios como centro de actividad de los individuos.

Las características de historia de vida de *Dinomys* están ligadas a su condición de uso específico de hábitats, y que también caracterizan su rareza (Flather y Sieg 2007). La poca producción de progenie seguramente hará difícil la colonización de nuevos hábitats ya que, en la condición de que los grupos usan parches de hábitats específicos, es difícil encontrar parejas. Por tanto, la ausencia de reproducción limita que los individuos se dispersen, impidiendo el flujo genético (Young y Clark 2003). La baja supervivencia de hembras reproductivas y de juveniles condiciona la persistencia y limita la colonización de nuevas áreas y en los paisajes fragmentados, limitan la dispersión y el establecimiento o recuperación de las subpoblaciones que han disminuido en tamaño.

La extracción de individuos es uno de los factores que más afecta las poblaciones de mamíferos y que ocasiona su extinción, por lo que no es sostenible (Naranjo y Bodmer 2007, Reyna-Hurtado y Tanner 2007, Sandercock et al. 2010). Para *Dinomys*, la extracción de individuos adultos reportada para los Andes de Colombia, donde se muestran las mejores condiciones biofísicas para la presencia y abundancia de individuos (Ver Capítulo 2), acentúa la tendencia a la reducción del tamaño poblacional. En las poblaciones pequeñas ($n_0 = 100$) que enfrentan la extracción de individuos, la extinción se presenta antes de 70 años. Esta situación es esperable porque estas poblaciones son más vulnerables a fluctuaciones estocásticas, teniendo poca capacidad de recuperación ante la pérdida de individuos (Gilpin y Soulé 1986, Soulé 1987).

Muchos de los valores de entrada para el análisis hecho proceden del cautiverio y algunos de estos pueden ser diferentes en las poblaciones silvestres. Por una parte, las poblaciones silvestres pueden presentar mayor mortalidad de juveniles que la reportada en cautiverio y debe haber eventos de mortalidad de juveniles asociados a la extracción de los adultos. Los grupos de individuos de *Dinomys* en vida silvestre tienen tamaños de 4 a 5 hasta de 8 individuos y están conformados por dos a tres individuos adultos y un máximo de tres crías

de diferentes edades (*CAS obs. pers.*). Esto supone que debe haber más muertes tempranas de neonatos que las reportadas en cautiverio y que los adultos sobreviven más.

En cautiverio se conoce de partos no exitosos (Collins y Eisenberg 1972), que pueden no haber sido reregistrados. Por otra parte, los individuos cautivos de *Dinomys* alcanzan los 12 años de edad; esta expectativa de vida seguramente no será alcanzada en poblaciones silvestres de la especie pero, si se logra, el aporte en la reproducción estará influenciado por competencia intraespecífica por recurso reproductivo y por aspectos morfofisiológicos relacionados con la capacidad de supervivencia y reproductiva de los individuos más longevos.

Los resultados de este estudio demuestran que varios factores, tanto intrínsecos como extrínsecos a las poblaciones de especies con las características de historia de vida similares a los de la *Dinomys* (p.e. Wielgus et al. 2001, Barrio 2007, Tian et al. 2011), pueden influir en la persistencia de las poblaciones, como son la disponibilidad de hembras disponibles para la reproducción y las tasas de extracción de individuos.

A pesar de la controversia que existe sobre el uso de análisis de viabilidad por la incertidumbre que pueden tener los datos usados, la importancia del análisis realizado no radica en los valores absolutos del tamaño final de población, del tiempo de extinción preciso u otro resultado de las simulaciones, sino de las tendencias relativas respecto a cambios en los datos de entrada presentados en el modelo base de análisis. Por tanto, estos análisis son una herramienta útil para evaluar los impactos potenciales de poblaciones de especies amenazadas, interpretando los resultados como tendencias relativas. De este modo, se usan los datos existente antes de que sea tarde para iniciar acciones de manejo para la conservación de las poblaciones localidades que, como es el caso en *Dinomys*, las acciones se han de orientan a eliminar la cacería en paisaje fragmentado de los Andes de Colombia.

AGRADECIMIENTOS

A K Osbahr, CA Galvis, J Peña y G Corredor por su colaboración permanente. A V Rojas-Díaz, J Berrío-Martínez, G Forero-Medina y J Martínez-Gómez por los aportes al manuscrito. JD Corrales, JM Martínez-Troya, B Martínez y F Gaviria por su ayuda en campo y a los habitantes de la vereda La Paloma, por su disposición y colaboración permanente. A los funcionarios de corporaciones autónomas que se mantuvieron atentos y colaborando en la realización del trabajo, E Nadachowski, E Londoño (CARDER), J Arias, C Ortíz (CORPOCALDAS), ML Salazar, MI Salazar, N Gómez (CVC). Al programa de becas para la conservación Mohamed bin Zayed, Wildlife Conservation Society Programa Colombia, la Fundación IdeaWild y al Programa de Postgrado en Ciencias Biología por el apoyo económico brindado.

LITERATURA CITADA

- Akkoc CC, Williams LE (2005). Population modeling for a captive squirrel monkey colony. *American Journal of Primatologist* 65: 239-254.
- Amori A, Gippoliti S (2003). A higher-taxon approach to rodent conservation priorities for the 21st century. *Animal Biodiversity and Conservation* 26:1-18.
- Barrio J (2007). Population viability analysis of the Taruka, *Hippocamelus antisensis* (D'Órbigny, 1834) (Cervidae) in southern Peru. *Revista Peruana de Biología* 14:193-200.
- Beier P (1993). Determining minimum habitat areas and habitat corridors for cougars. *Conservation Biology* 7: 94-108.
- Bonnot TW, Thompson III FR, Millspaugh JJ (2011) Extension of landscape-based population viability models to ecoregional scales for conservation planning. *Biological Conservation* 144 2041–2053.
- Brook BW, Cannon JR, Lacy RC, Mirande C, Frankham R (1999). Comparison of the population viability analysis packages GAPPS, INMAT, RAMAS and VORTEX for the whooping crane (*Grus americana*). *Animal Conservation* 2: 23–31.

- Cardillo M, Mace GM, Jones KE, Bielby J, Bininda-Emonds ORP, Sechrest W, Orme CDL, Purvis A (2005). Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science* 309:1239-1241.
- Caswell H (2000). Prospective and retrospective perturbation analyses: their roles in conservation biology. *Ecology* 81:619–627
- Chiarello A G (2000) Density and population size of mammals in remnants of Brazilian Atlantic forest. *Conservation Biology* 14:1649-1657.
- Collins LR, Eisenberg JF (1972). Notes on the behaviour and breeding of pacaranas (*Dinomys branickii*) in captivity. *International Zoo Yearbook* 12: 108-114.
- Davidson AD, Hamilton MJ, Boyer AG, Brown JH, Ceballos G (2009) Multiple ecological pathways to extinction in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 10702-10705.
- Diamond JM (1984). “Normal” extinctions of isolated populations. Pag. 191–246. En Nitecki, N.H. (Ed.). *Extinctions*. University of Chicago Press, Chicago.
- Dennis B (2002). Allee effects in stochastic populations. *Oikos* 96: 389–401.
- Dobson FS, Oli MK (2001) The demographic basis of population regulation in Columbian ground squirrels. *The American Naturalist* 158:236-247.
- Dobson AP, Lyles AM (1989). The population dynamics and conservation of primate populations. *Conservation Biology* 3: 362-380.
- Emlen ST, Oring LW (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215–223. [PubMed: 327542]
- Ebensperger LA, Cofré H (2001). On the evolution of group-living in the New World cursorial hystricognath rodents. *Behavioral Ecology* 12: 227-236.
- Ebensperger LA, Blumstein DT (2006). Sociality in New World hystricognath rodents is linked to predators and burrow digging. *Behavioral Ecology* 17:410–418.
- Ernest (2003). Life history characteristics of placental non-volant mammals. *Ecology*, 84:3402-3402
- Flather CH, Sieg CH (2007). Species rarity: definition, classification, and causes. Pags. 40-66. En: Raphael MG, MolinaR (eds.). *Conservation of rare or little-known species: biological, social, and economic considerations*. Island Press, Washington, DC.

- Forero-Medina G, Vinícius M, Viveiros CE, Almeida PJ (2010) Body size and extinction risk in Brazilian carnivores. *Biota Neotropical* 9:45-49.
- García K, Jara A, Ortiz JC, Victoriano P (2008) Evaluación de un escenario de extinción para la última población de *Hippocamelus bisulcus* (Molina, 1782) de Chile Central. *Interciencia* 32:152-159.
- Gaston KJ, Blackburn TM (2000) *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Gaston KJ (1994) *Rarity*. Chapman y Hall, London. 205 p.
- Gerber LR, Heppell SS (2004) The use of demographic sensitivity analysis in marine species conservation planning. *Biological Conservation* 120:121-128.
- Gilpin ME, Soulé ME (1986). Minimum viable populations: Processes of species extinctions. en: M.E. Soulé (Ed). *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. pp. 19-34. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts, USA.
- Ginzburg LR, Slobodkin LB, Johnson K y Bindman AG (1982). Quasi-extinction probabilities as a measure of impact on population growth. *Risk Analysis* 2: 171-181.
- Gong M, Song Y, Yang Z y Lin C (2012). Important population viability analysis parameters for giant pandas (*Ailuropoda melanoleuca*). *Zoological Research* 33:18-24.
- Heppell SS, Caswell H, Crowder LB (2000). Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology* 81:654-665.
- Kokko H, Sutherland W (2001). Ecological traps in changing environments: ecological and evolutionary consequences of a behaviourally mediated Allee effect. *Evolutionary Ecology Research* 3: 537-551
- Keith DA, Akçakaya HR, Thuiller W, Midgley GF, Pearson RG, Phillips SJ, Regan HM, Araújo MB, Rebelo TG (2008). Predicting extinction risks under climate change: coupling stochastic population models with dynamic bioclimatic habitat models. *Biological Letters* 4:560-563.
- Lacy RC (1993). VORTEX: A computer simulation model for Population Viability Analysis. *Wildlife Research* 20:45-65.

- Lacy RC, Borbat, M, Pollak JP (2005). VORTEX: A Stochastic Simulation of the extinction Process. Version 9.50. Brookfield, IL: Chicago Zoological Society.
- Lacy RC, Pollak JP (2013). Vortex: A stochastic simulation of the extinction process. Version 10.0. Chicago Zoological Society, Brookfield, Illinois, USA.
- Lima PA, Fortini LB, Kaxinawa FRS, Kaxinawa AM, Kaxinawa ES, Kaxinawa AP, Kaxinawa LS, Kaxinawa JM, Kaxinawa JP (2008). Indigenous collaborative research for wildlife management in Amazonia: the case of the Kaxinawá, Acre, Brazil. *Biological Conservation* 141:2718–2729.
- List R, Pergams ORW, Pacheco JS, Cruzado JC, Ceballos G (2010). Genetic divergence of *Microtus pennsylvanicus chihuahuensis* and conservation implications of marginal population extinctions. *Journal of Mammalogy* 91:1093–1101.
- MAVDT (Ministerio del Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial) (2010). Resolución No. 383, “Por la cual se declaran las especies silvestres que se encuentran amenazadas en el territorio nacional y se toman otras determinaciones”. 23 de Febrero de 2010. 29 pp.
- Maher CR, Burger JR (2011). Intraspecific variation in space use, group size, and matingsystems of caviomorph rodents. *Journal of Mammalogy* 92: 54–64.
- Merrit OA Jr (1984). The pacarana *Dinomys branickii*. En: One medicine Ryder OA y Byrd ML eds. Springer Verlag, New York, p 154-161,
- Millar J, Zammuto RM (1983). Life histories of mammals: an analysis of life tables. *Ecology* 64: 631-635.
- Miller PS, Lacy RC (2005). VORTEX: A Stochastic Simulation of the Extinction Process. Version 9.50 User’s Manual. Apple Valley, MN: Conservation Breeding Specialist Group (SSC/IUCN).
- Moraes-Santos H, Ferigolo J, Marros C (1998). Artrose em um espécime senil de *Dinomys branickii* de cativeiro (Rodentia, Caviomorpha, Dinomyidae). *Biociências* 6:175-183.
- Münzbergová, Z (2005) Determinants of species rarity: population growth rates of species sharing the same habitat. *American Journal of Botany* 92:1987-1994.
- Naranjo EJ, Bodmer RE (2007). Source-sink systems and conservation of hunted ungulates in the Lacandon forest, Mexico. *Biological Conservation* 138: 412–420.

- Naujokaitis-Lewis IR, Curtis JMR, Arcese P, Rosenfeld J (2008) Sensitivity analyses of spatial population viability analysis models for species at risk and habitat conservation planning. *Conservation Biology* 23:225–229.
- Ohl-Schacherer J, Shepard Jr. GH, Kaplan H, Peres CA, Levi T, Yu DW (2007). The sustainability of subsistence hunting by Matsigenka native communities in Manu National Park, Peru. *Conservation Biology* 21:1174-1185.
- Oli MK, FS Dobson. 2003. Generation time, elasticity patterns, and mammalian life histories: a reply to Gaillard et al. *The American Naturalist* 166: 1 124-128.
- Oli MK (2004). The fast-slow continuum and mammalian life-history patterns: an empirical evaluation. *Basic and Applied Ecology* 5:449-463.
- Orians GH (1969). On the evolution of mating systems in birds and mammals. *American Naturalist* 103:589–603.
- Penteriania V, Ojalora F, Ferrer M (2008). Floater mortality within settlement areas can explain the Allee effect in breeding populations. *Ecological Modelling* 213: 98–104.
- Peres CA (2001). Synergetic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation in Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology* 15:1490-1503
- Purvis A, Gittleman JL, Cowlishaw G, Mace MG (2000). Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society B: Biology* 267: 1947–1952.
- Rabinowitz D, Cairns S, Dillon T (1986). Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. Págs. 182-204 en: M. Soulé (ed.). *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Ralls K, Ballou JD, Templeton A (1988). Estimates of Lethal Equivalents and the Cost of Inbreeding in Mammals. *Conservation Biology* 2:185-193.
- Reed DH, O’Grady JJ, Brook BW, Ballou JD, Frankham R (2003). Estimates of minimum viable population sizes for vertebrates and factors influencing those estimates. *Biological Conservation* 113:23–34.
- Reyna-Hurtado R, Tanner GW (2007). Ungulate relative abundance in hunted and non-hunted sites in Calakmul Forest, Campeche, México. *Biotropica* 34:676-685.
- Ries L, Fletcher J, Battin J, Sisk T (2004). Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35:491–522.

- Ricklefs RE (1998) *Invitación a la Ecología: La Economía de la Naturaleza*. Cuarta edición. Editorial Médica Panamericana, Buenos Aires, Argentina. 692p.
- Robinson JG y Redford KH (1986). Intrinsic rate of natural increase in Neotropical forest mammals: relationship to phylogeny and diet. *Oecology* 68: 516-520
- Robinson JG, Redford KH (1994). Measuring the sustainability of hunting in tropical forests. *Oryx* 28:249-256
- Robinson JG, Bennett EL (2004). Having your wildlife and eating it too: an analysis of hunting sustainability across tropical ecosystems. *Animal Conservation* 7:397-408.
- Roff DA (1992) *The Evolution of Life Histories: Theory and analysis*. New York: Chapman y Hall
- Ruggiero LF, Hayward GD, Squires JR (2004) Viability analysis in biological evaluations: concepts of population viability analysis, biological population, and ecological scale. *Conservation Biology* 8:364-372.
- Saavedra-Rodríguez CA, Benito BM, Giraldo-López A, Kattan GH. (*en prep.*). A multiscale assessment on the distribution of a rare neotropical mammal, the Pacarana *Dinomys branickii*.
- Saavedra-Rodríguez CA, Kattan GH, Osbahr K, Hoyos JG (2012). Multiscale patterns of habitat and space use by the pacarana *Dinomys branickii*: factors limiting its distribution and abundance. *Endangered Species Research* 16: 273–281.
- Sánchez A, Vásquez P (2007). Presión de caza de la comunidad nativa Mushuckllacta de Chipaota, Zona de Amortiguamiento del Parque Nacional Cordillera Azul, Perú. *Ecología Aplicada*, 6: 161-138.
- Sabo JL (2008) Population viability and species interactions: Life outside the single-species vacuum. *Biological Conservation* 141:276-286.
- Sabo JL, Holmes EE, Kareiva P (2004) Efficacy of simple viability models in ecological risk assessment: does density dependence matter?. *Ecology* 85:328–341
- Sandercock BK, Nilsen EB, Brøseth H, Pedersen HC (2010). Is hunting mortality additive or compensatory to natural mortality? Effects of experimental harvest on the survival and cause-specific mortality of willow ptarmigan. *Journal of Animal Ecology* 2010 doi: 10.1111/j.1365-2656.2010.01769.x.

- Schiegg K, Walters JR, Priddy JA (2005) Testing a Spatially Explicit, Individual-Based Model of Red-Cockaded Woodpecker Population Dynamics. *Ecological Applications* 15: 1495-1503
- Shaffer ML (1981). Minimum population sizes for species conservation. *BioScience* 31, 131–134.
- Sirén A, Hamback P, Machoa E (2004). Including spatial heterogeneity and animal dispersal when evaluating hunting: a model analysis and an empirical assessment in an Amazonian community. *Conservation Biology* 18:1315-1329
- Soulé ME (1987). *Viable Populations for Conservation*. Cambridge University Press. 189p.
- Southwell DM, Lechner AM, Coates T, Wintle BA (2008) The Sensitivity of Population Viability Analysis to Uncertainty about Habitat Requirements: Implications for the Management of the Endangered Southern Brown Bandicoot. *Conservation Biology* 22:1045–1054.
- Tacutu R, Craig T, Budovsky A, Wuttke D, Lehmann G, Taranukha D, Costa J, Fraifeld VE, de Magalhaes J P (2013). Human Ageing Genomic Resources: Integrated databases and tools for the biology and genetics of ageing. *Nucleic Acids Research* 41:1027-1033.
- Tian Y, Wu J, Smith AT, Wang T, Kou X, Ge J (2011). Population viability of the Siberian Tiger in a changing landscape: going, going and gone?. *Ecological Modelling* 222:3166–3180.
- Tirira D, Vargas J, Dunn J (2008). *Dinomys branickii*. En: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. <www.iucnredlist.org>. Revisado el 14 Junio 2013.
- Tobler MW, Carrillo-Percegué SE, Pitman RL, Mares R, Powell G (2008). An evaluation of camera traps for inventorying large- and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation* 11:169–178.
- Tomback DF, Schoettle AW, Chevalier KE, Jones CA (2005). Life on the edge for limber pine: seed dispersal within a peripheral population. *Ecoscience* 12:519–529.
- Trill LW, Bradshaw CJA, Brook BW (2007). Minimum viable population size: A meta-analysis of 30 years of published estimates. *Biological Conservation* 139: 159–166.

- Traill LW, Brook BW, Frankham RR, Bradshaw CJA (2010). Pragmatic population viability targets in a rapidly changing world. *Biological Conservation* 143: 28–34.
- Young A, Clarke G (eds.) (2003). *Genetics, Demography and the Viability of Fragmented Populations*, Cambridge University Press. Pp 452.
- Wielgus RB, Sarrazin F, Ferriere R, Clobert J (2001). Estimating effects of adult male mortality on Grizzly bear population growth and persistence using matrix models. *Biological Conservation* 98:293-303.
- Weir BJ (1974). Reproductive characteristics of hystrocomorph rodents. Pp 265-301. En: *The biology of hystrocomorph rodents* (Rowlands IW y Weir BJ eds). *Symposia of the Zoological Society of London* 34:1-482.
- White TG, Alberico M (1992). *Dinomys branickii*. *Mammalian Species* 410: 1–5.
- Young AG, Clarke GM (Ed) (2003). *Genetics, demography and viability of fragmented populations* Cambridge University Press. 460 p.

Tabla 1. Atributos poblacionales de la Guagua loba obtenidos de poblaciones en cautiverio para construir las tablas de vida.

Atributo poblacional	Cálculo
Número de individuos vivos en el punto medio del intervalo de edad.	$Lx = \frac{(lx) + (lx + 1)}{2}$
Número de sobrevivientes al inicio de cada intervalo de tiempo.	$lx = (2Lx) - (lx + 1)$
Número de muertos de cada intervalo de edad.	$dx = (lx) - (lx + 1)$
Probabilidad de mortalidad específica por intervalo de edad.	$qx = (dx)/(lx)$
Probabilidad de supervivencia específica por intervalo de edad.	$Sx = 1 - qx$
Expectativa de vida estimada en unidades de tiempo que quedan por vivir.	$Tx = \sum_x^m Lx$
Esperanza real de vida para un individuo de edad x durante cada intervalo de edad.	$ex = (Tx)/(lx)$

Tabla 2. Parámetros poblacionales de *Dinomys* utilizados en el Análisis de Viabilidad Poblacional (AVP).

Variable	Valor	Sensibilidad
Número de iteraciones	1000	---
Número de Años	100	---
Definición de Extinción	Sólo un sexo sobrevive	---
Número de Poblaciones	1	---
Equivalentes letales ²	3,14	---
% Recessivos Letales	50	---
Sistema Reproductivo ³	Poligamia a largo plazo	---
Edad de la Primera Reproducción de Hembras	1,8	---
Edad de la Primera Reproducción de Machos	2,25	---
Máxima Edad de Reproducción	12,24	---
Máximo Número de Camadas por Año	1	---
Máximo Número de Crías por Camada	3	---
Relación de los Sexos al Nacer	54,35	---
% Hembras Adultas Reproductivas	28,6	+10%; -10%
Número de Crías por Hembra por Camada	1,51	---
Desviación Estándar	0,57	---
Mortalidad de Hembras de 0 a 1 año.	24,29	+10%; -10%
Mortalidad Anual de Hembras Mayores a un año.	24,77	+10%; -10%
Mortalidad de Machos de 0 a 1 año.	38,64	+10%; -10%
Mortalidad de Machos de 1 a 2 años.	25,93	+10%; -10%
Mortalidad Anual de Machos Mayores a dos años.	22,64	+10%; -10%
% Machos Reproductivos ⁴	50	+15%; -15%
Tamaño Poblacional Inicial ¹	500	---
Capacidad de Carga (K)	700	---

¹ Soúle 1980, ² Ralls et al. 1988, ³ White yAlberico 1992, ⁴ Miller y Lacy 2005.

FIGURAS

Figura 2. Análisis de sensibilidad de los diferentes parámetros con referencia a valores de crecimiento ($N = 421$) obtenidos del (A) modelo base, (B) reproducción de hembras, (C) reproducción de machos, (D) edad reproductiva en hembras, (E) edad reproductiva en machos, (F) mortalidad de hembras entre 0-1 años de edad, (G) mortalidad de hembras adultas, (H) mortalidad de machos entre 0-1 años, (I) mortalidad de machos adultos, (J) producción de progenie y (K) relación de sexos al nacer.

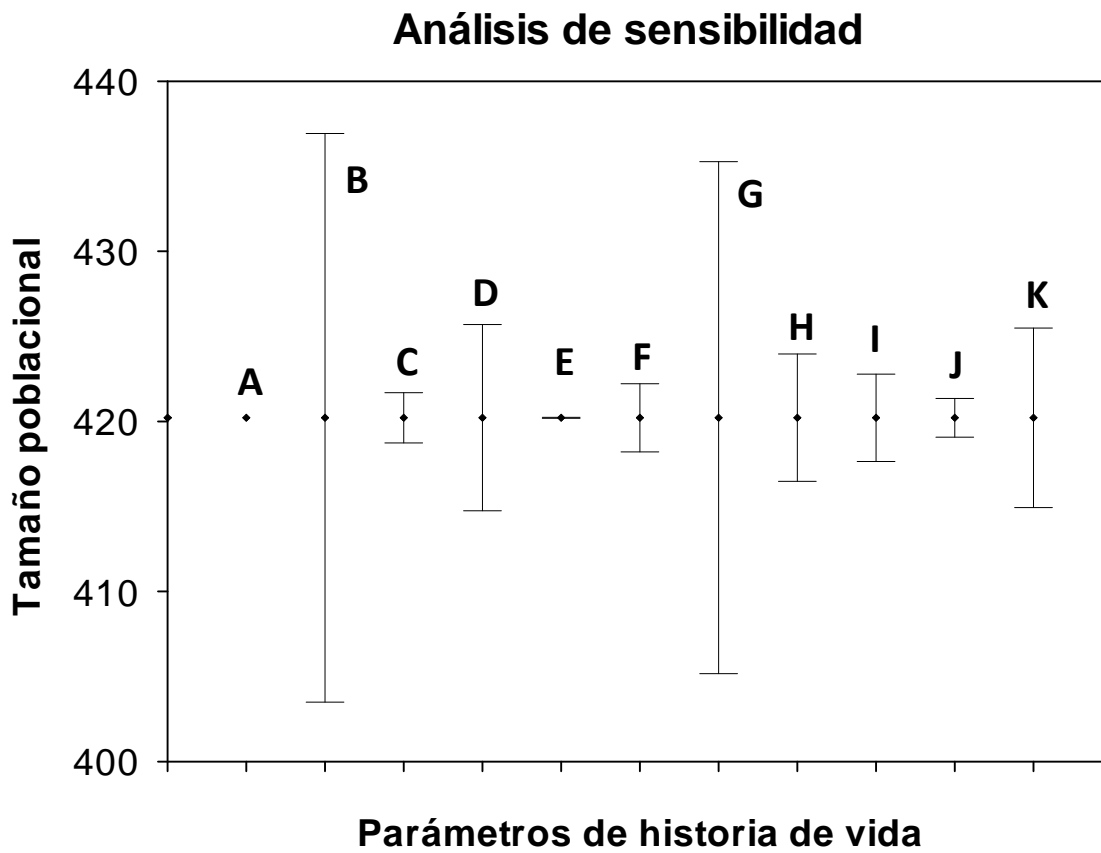
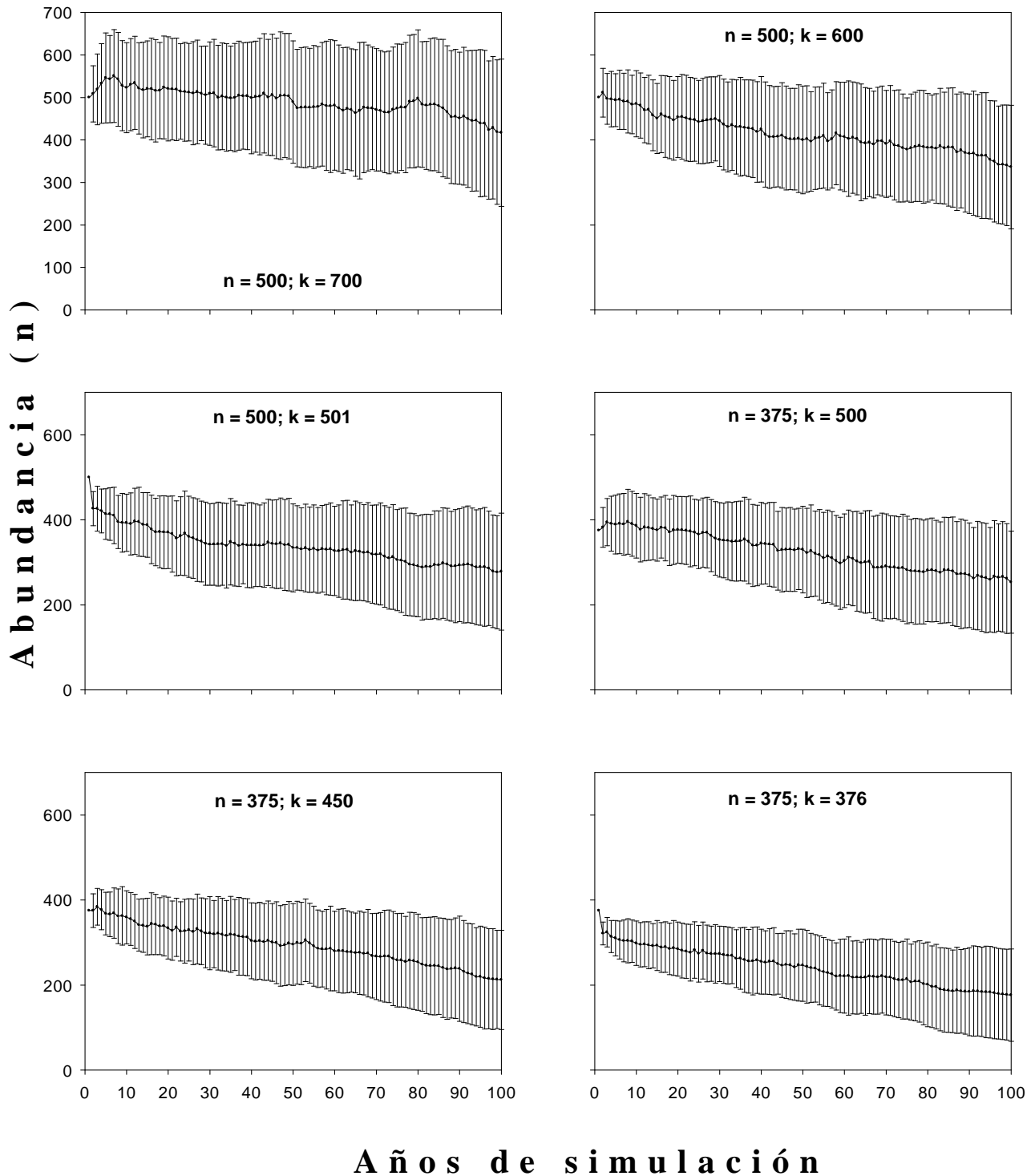


Figura 3. Abundancia proyectada de la población de *Dinomys* con base en los tamaños iniciales de población (n) como descriptor de calidad de hábitat (idoneidad) y capacidad de carga (k) como descriptor de disponibilidad de hábitat. Nota: n_0 y K son hipotéticas, por lo tanto, las trayectorias de los gráficos no deben considerarse como tendencias poblacionales absolutas.



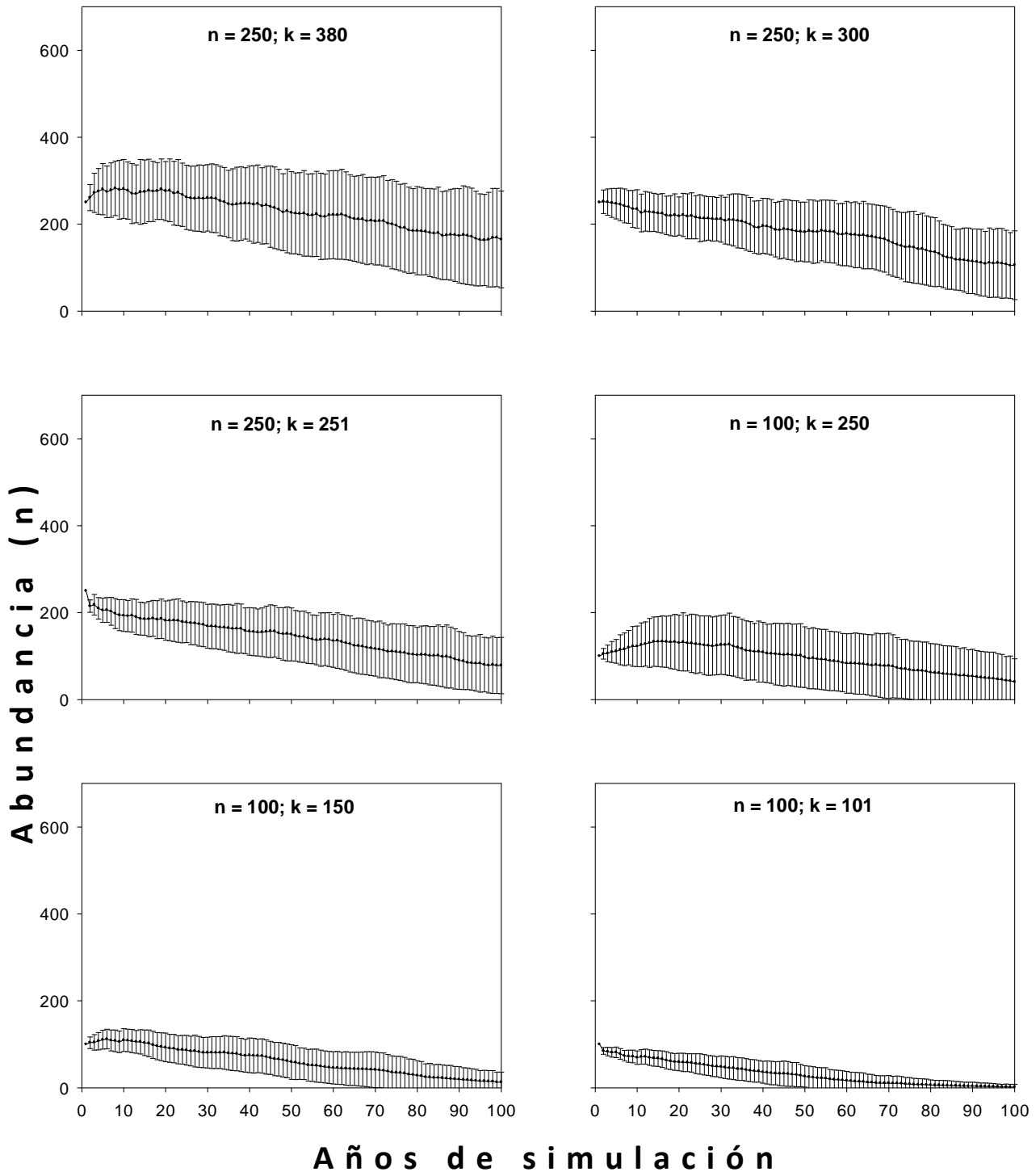
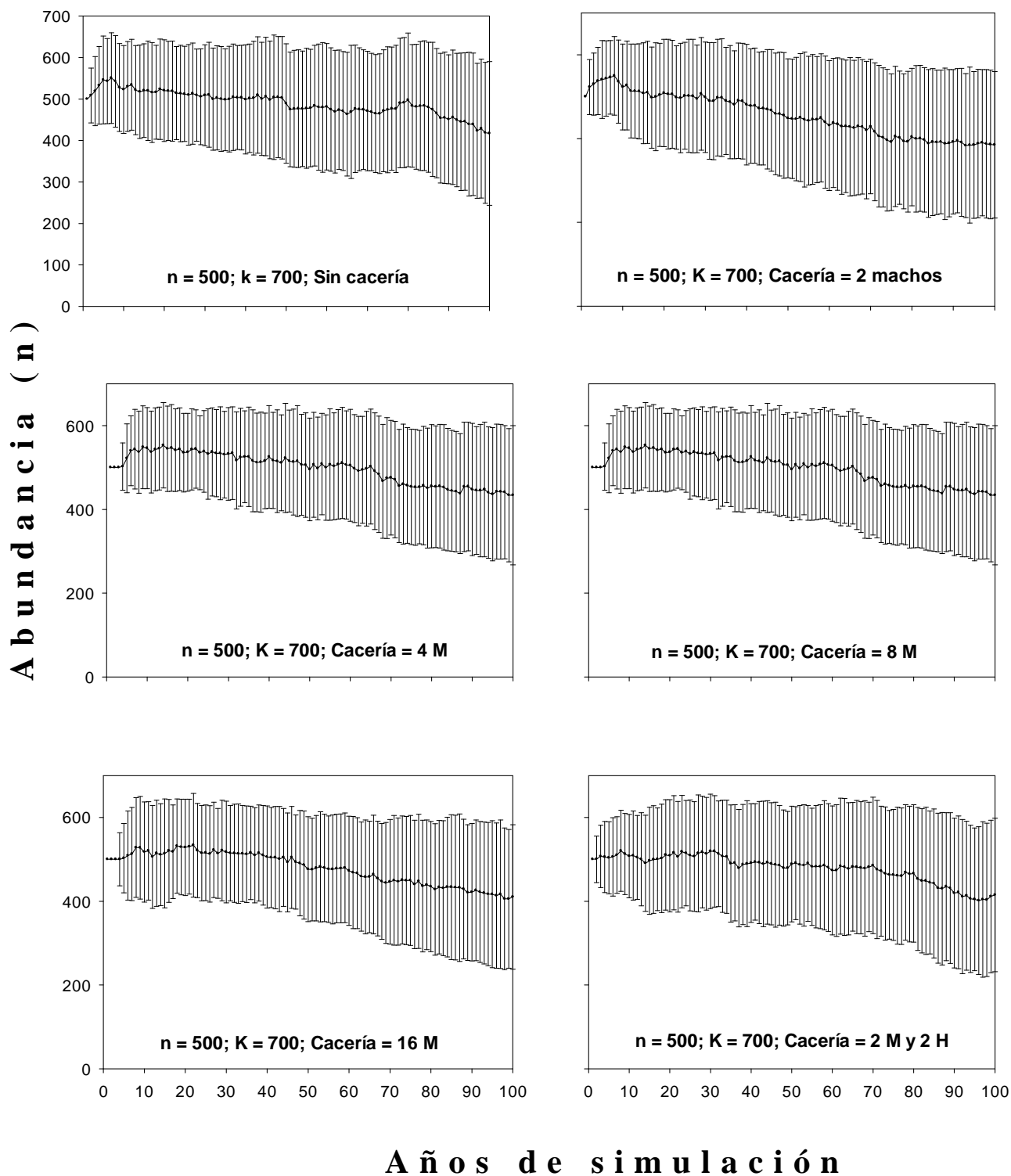
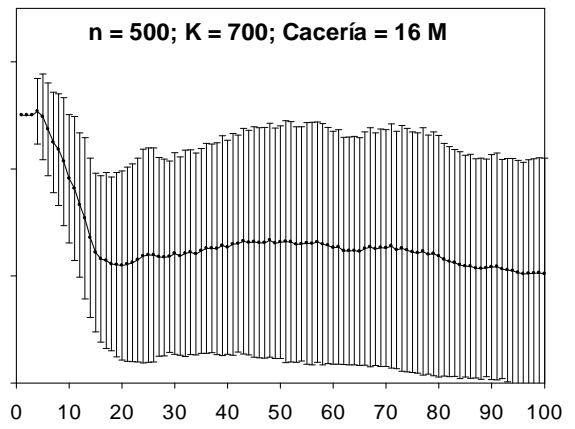
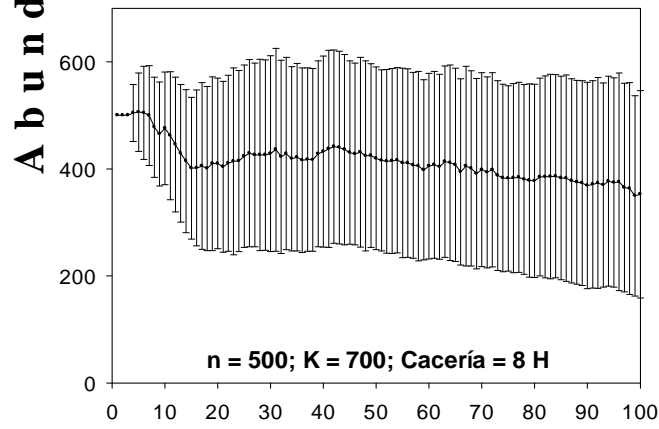
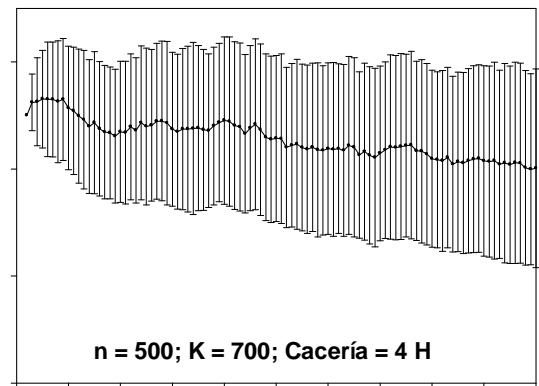
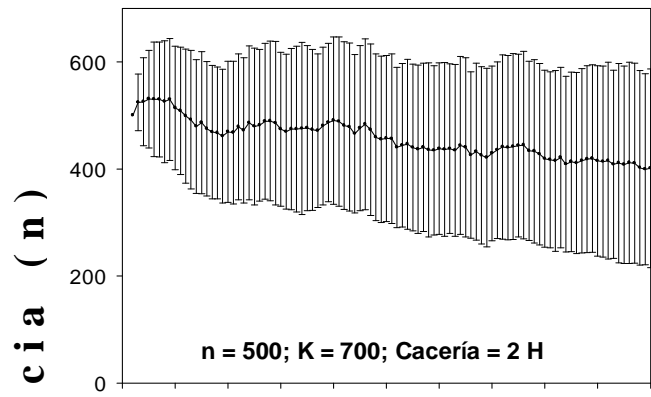


Figura 4. Abundancias proyectadas de la población de *Dinomys* simuladas con tamaño inicial de 500 individuos y tasa de extracción cada año de 2 machos (a), 2 hembras (b), 2 machos y 2 hembras (c), 4 machos (d), 8 machos (e), 16 machos (f), 4 hembras (g), 8 hembras (h) y 16 hembras (i). La línea central es la media de la abundancia ± 1 SD y las líneas verticales muestran los valores mínimos y máximos (x) de 1000 iteraciones.





A ñ o s d e s i m u l a c i ó n

Anexo 1. Tabla de vida de la población cautiva de *Dinomys branickii* de la Fundación Zoológica de Cali con base al estado de desarrollo (arriba) y al rango de edad (abajo).

Sexo	Intervalo	Edad (Meses)	Categoría de Edad	d_x	l_x	L_x	q_x	s_x	T_x	e_x
Machos	1	0 - 5	Neonatos	11	44	38,50	0,25	0,75	76,00	1,73
	2	6 - 21	Juveniles	12	33	27,00	0,36	0,64	37,50	1,14
	3	22 - 144	Adultos	21	21	10,50	1,00	0,00	10,50	0,50
Hembras	1	0 - 5	Neonatos	3	35	33,50	0,09	0,91	72,50	2,07
	2	6 - 21	Juveniles	9	32	27,50	0,28	0,72	39,00	1,22
	3	22 - 144	Adultos	23	23	11,50	1,00	0,00	11,50	0,50

DISCUSIÓN GENERAL

El análisis de la distribución geográfica de *Dinomys* se basó en una aproximación jerárquica recomendada por diferentes autores (Johnson 1980, Luck 2002, Mc Louging et al. 2002). Esta se ha venido trabajando con la especie para evaluar los factores asociados a su distribución y abundancia a escala de paisaje en los Andes de Colombia (Saavedra-Rodríguez et al. 2012), pero no había sido abordada a escala biogeográfica. Ésta aproximación fue útil para identificar los factores asociados a la estructura interna del área de distribución geográfica de la especie y por tanto, a la presencia y abundancia de la especie.

El área de la distribución geográfica de una especie es espacialmente heterogénea que, de modo esquemático, comprende al menos cuatro aproximaciones: el área, la forma, los límites y el área al interior (Gaston y Blackburn 2000, Gaston 2009). Los modelos de distribución empleados en el trabajo permitieron evaluar la distribución de *Dinomys*, que comprende una extensión amplia de los Andes y de la planicie amazónica, siendo una de las áreas de distribución más extensas de entre los roedores caviomorfos de 7 a 15 kilogramos. Parte de los ambientes más idóneos para la especie están en los Andes de Colombia donde el filtro ambiental impuesto por la diversidad topográfica y la complejidad ecológica de los paisajes de las montañas andinas conducen a la presencia de poblaciones de la especie y a que estas tengan las mayores opciones para mantener el equilibrio entre natalidad y mortalidad. Por tanto, es de esperar que estas poblaciones presenten una mayor abundancia (Brown 1984, Gaston 2009).

La pobre diversidad topográfica en la planicie Amazónica en cambio, se muestra como una gran dificultad para *Dinomys*. La representación ambiental de la distribución de *Dinomys* obtenida, muestra que las zonas de baja idoneidad abundan y que la especie está restringida a unas porciones pequeñas de hábitat adecuado, siendo esto una característica común en especies especialistas (Verberk 2012). Mientras que las poblaciones de *Dinomys* parecen estar en pequeñas zonas de alta idoneidad ambiental relacionadas entre sí y rodeadas por una proporción más grande de zonas de menor idoneidad. En los Andes de Colombia, las

áreas no ocupadas de alta idoneidad son abundantes, por lo que permitirían la persistencia estable de poblaciones después de un evento de colonización.

El análisis del área de distribución geográfica de *Dinomys* (Capítulo 2) es el primero en estudiar la heterogeneidad de los ambientes en diferentes escalas espaciales (continente, bandas latitudinales y paisajes) que abarcan la totalidad del área de distribución. Hasta la fecha, los estudios realizados se restringían a aspectos ecológicos del uso de hábitat. El área interna de la distribución de una especie se asocia con múltiples requerimientos ambientales, siendo las formaciones andinas las que en mayor medida se asocian a la presencia de la especie. Estos resultados ponen de manifiesto las particularidades de *Dinomys* en los Andes de Colombia con respecto a otras poblaciones (p.e. en la planicie amazónica). Así, varios autores sugieren una relación positiva entre la diversidad topográfica y la presencia de la especie (Saavedra-Rodríguez et al. 2012 en los Andes de Colombia).

En lo que respecta al uso de microhábitat (Capítulo 4), el análisis realizado ofrece una perspectiva adicional a los estudios realizados, al comparar los espacios usados por *Dinomys* y la guagua de montaña (*Cuniculus taczanowskii*). Como resultado de esta aproximación comparativa se establece que *Dinomys* usa hábitats diferentes y que el uso de microhábitats se asocia a la capacidad de usar terrenos empinados y rocosos, a alcanzar los refugios y acceder a zonas de forrajeo favorecida por adaptaciones corporales para su locomoción: presencia de cola, almoadillas plantares, locomoción plantígrada y, su particular, contoneo “lado a lado” (Mares 1997, Mares y Lacher 1987, Osbahr et al. 2009, Osbahr y Azumendi 2010). *Dinomys* no ha accedido a todos los espacios disponibles debido posiblemente a barreras biogeográficas o a que la especie se encuentre aún en dispersión. Aunque potenciales interacciones de competencia o a la presencia de depredadores pueden limitar la distribución de la especie (Messier 1991, Gaston y Blackburn 2000, Anderson et al. 2002, Darmon et al. 2012), las particularidades en el uso de hábitat los Andes de Colombia permiten establecer que no hay evidencias para establecer que la competencia interespecífica condicione la presencia y abundancia de la especie.

Los refugios entre rocas son el recurso fundamental para *Dinomys*. Estos espacios son menos frecuentes en la planicie amazónica (Beisiegel 2006), por lo que los ambientes son menos apropiados para la especie. En los Andes de Colombia, los espacios entre rocas son abundantes y existe un menor número de potenciales competidores y depredadores (ver Solari et al. 2013) comprativamente con las zonas de la planicie amazónica y del Chocó Biogeográfico y la cantidad de potenciales competidores y depredadores es mayor. Este escenario establece que dada la heterogeneidad ambiental, las poblaciones han de responder diferencialmente a la disponibilidad de refugios, por lo que pueden usar refugios diferentes (diferencia en el nicho entre poblaciones), y las interacciones interespecíficas jugarían un papel importante en la presencia y abundancia de la especie en zonas de baja idoneidad. De modo que habría traslape de nicho entre especies equivalentes respecto al componente espacial asociado a los refugios.

En las zonas de menor idoneidad ambiental, las poblaciones están dispersas y no hay las condiciones para mantener el equilibrio entre natalidad y mortalidad. Estas zonas caracterizan el límite del área de distribución de la especie, donde hay mayor aislamiento, diferenciación genética y variabilidad en el rendimiento individual y de la población (Purves et al. 2009, Sexton et al. 2009). Estas áreas corresponden a los valles interandinos de Colombia, las planicies amazónica y del Chocó Biogeográfico. En estas circunstancias, estas poblaciones son las más vulnerables (Keith et al. 2008).

Los estudios sobre tendencias en las poblaciones requieren de datos sobre edad, crecimiento, reproducción y mortalidad, lo cual ha dificultado su aplicación para especies como *Dinomys*, por la poca información disponible. El análisis de vulnerabilidad realizado ofrece una perspectiva para evaluar el papel relativo de las alteraciones en los parámetros poblacionales sobre el proceso de extinción que, implícitamente, influyen en la estructura del área de distribución de la especie (Keith et al. 2008, Anderson et al. 2009). De manera complementaria, este estudio aporta al entendimiento de las tendencias en mamíferos terrestres con características de vida y presiones similares y de los métodos para analizar el riesgo de extinción con la información que se disponga.

La baja producción de progenie, la edad reproductiva a los dos años y la alta longevidad, generalmente presentan valores bajos de crecimiento en las poblaciones (Oli 2004) y tiempos intergeneracionales largos permiten ubicar a *Dinomys* en el extremo de “lenta” (Stearns 1976, 1992). Este tipo de especies requiere de ambientes estables, ya que disminuciones drásticas en el tamaño de las poblaciones pueden ocasionar su desaparición. Esta teoría refuerza las limitaciones que tiene *Dinomys* para persistir en ambientes de baja idoneidad ambiental como los bordes de la distribución donde la dinámica de extinción y colonización juega un papel proponderante en la presencia de las especies (Purves et al. 2009, Gaston 2009, Sexton et al. 2009).

La extracción de individuos influye en la dinámica de extinción de poblaciones (Milner et al. 2007), por tanto, esta es una amenaza determinante en la estructura interna del área de distribución (Gaston 2009). *Dinomys* es cazada a lo largo del área de su distribución geográfica y, según las proyecciones, la extracción documentada para los Andes de Colombia produce un declive de hasta el 100% de la población (promedio 60%), que sumado a la fragmentación de hábitat, puede ocasionar su extinción, como ya se ha documentado para la Amazonia (Peres 2001). Esta aproximación establece que en zonas de menor idoneidad y en los límites de distribución, las poblaciones serían aún más vulnerables ante cambios en el balance entre natalidad y mortalidad (Hanski y Thomas 1994, Keith et al. 2008).

Los roedores caviomorfos de tamaño mediano son objeto de caza para consumo en el Neotrópico (Fa et al. 2002, Robinson y Bennett 2004). Aunque existen diferencias en preferencia de presas entre comunidades humanas donde se practica la caza para consumo, *Dinomys* no es muy apatecida a lo largo de su distribución. En localidades donde la especie coexiste con la guagua de montaña en los Andes de Colombia, esta última, es perseguida para consumo y *Dinomys* lo es en ausencia de *Cuniculus*. En este marco de ideas, surge el interrogante de ¿cuál es el efecto de la presencia y preferencia en la extracción de individuos y extinción de la guagua de montaña sobre las población de *Dinomys*? Este

interrogante es supremamente importante en el marco de interacciones depredador-presa para la presencia, abundancia y persistencia de las poblaciones de *Dinomys*.

La presencia de *Dinomys* en los Andes de Colombia es evidencia de que las poblaciones han persistido en el tiempo. Esto sugiere que existen dinámicas de colonización que han favorecido la distribución de la especie en la región y tiene una efectiva habilidad de dispersión. Esta aproximación establece que la dinámica de dispersión es determinante de la distribución y abundancia de la especie (Hubbell 2001) y, para *Dinomys*, establece que la dispersión tiene más impacto sobre la distribución que la misma estructura funcional dentro de ensamblajes y que sus adaptaciones a las condiciones locales (Bell 2001, Hubbell y Lake 2003, Hubbell 2006).

CONCLUSIONES GENERALES

La estructura interna del área de distribución de *Dinomys* presenta heterogeneidad ambiental. Los filtros impuestos por el ambiente establecen que la especie está presente en zonas de mayor idoneidad donde las poblaciones tienen mayores posibilidades de mantener el balance entre natalidad y mortalidad. Estas zonas presentan mayor diversidad topográfica y pendientes fuertes, donde la especie tiene las mayores cantidades de registros de presencia y se espera la mayor abundancia poblacional.

Dinomys usa hábitats específicos asociados a mayores inclinaciones y suelo cubierto por rocas en los Andes de Colombia; esto en consonancia con adaptaciones morfológicas. Estas características permiten obtener una buena representación del área de distribución geográfica de la especie e identificar los espacios que el ambiente ofrece para las poblaciones, con diferentes escalas de idoneidad ambiental.

El establecer el uso diferencial de hábitats entre *Dinomys* y la guagua de montaña es un primer paso para evaluar posibles interacciones de competencia pasada. Para el caso, no hubo evidencias que permitiesen establecer que hay competencia entre las especies, pero, en otras regiones, el nicho y las interacciones pueden ser diferentes, y sus poblaciones pueden estar limitadas por la competencia interespecífica y la depredación.

La condición de que *Dinomys* sea el segundo roedor más grande de Sudamérica se relaciona con aspectos reproductivos, específicamente con la baja fecundidad y tiempo de gestación largo; es decir, la especie presenta características de estrategias K, con lentas tasas de producción de prole. Por tanto, la disponibilidad de hembras reproductivas es el parámetro evolutivamente más importante para las poblaciones de la especie. Esta condición se asocia con el bajo crecimiento poblacional y establece que en zonas de baja idoneidad ambiental, las poblaciones estarán condicionadas por factores que restringen su tamaño

debido a la baja capacidad de reponerse ante situaciones que causen su disminución. De modo que, las poblaciones son más vulnerables a la extinción.

Los análisis de viabilidad poblacional (AVP) se hacen para una población. No obstante, en el análisis usado se evaluó el impacto relativo de variaciones en parámetros poblacionales y de la extracción de individuos sobre una población hipotética de la especie. Esta aproximación es útil para evaluar el impacto relativo de parámetros sobre una especie de la cual existe muy poca información demográfica y para orientar las investigaciones sobre aquellos resultados que causan más incertidumbre.

El estudio resalta la importancia de estudiar el área de distribución de una especie abordando de manera separada los factores ambientales físicos, bióticos y de amenazas que limitan la presencia y abundancia de la especie. Estos aspectos hacen parte de la estructura interna del área de distribución de especies y presentan diferencias entre zonas, condicionando la presencia y abundancia de las poblaciones. En mamíferos neotropicales amenazados esta aproximación presenta gran utilidad, en especial cuando la información existente sobre presencia de la especie y demografía es poca, y se requieren aproximaciones espacialmente explícitas para entender las dinámicas de la distribución y la expectativa de persistencia de las poblaciones a lo largo de la distribución geográfica de la especie.

Hipótesis de trabajo futuras

Hay muchos vacíos de conocimiento en la ecología de *Dinomys*, algunos de los cuales se han puesto de manifiesto a lo largo de este trabajo. A continuación se resumen brevemente algunas posibles líneas de trabajo e investigación para resolverlos

- Estimar parámetros poblacionales. Desde una perspectiva teórica, nuestro modelo de dinámica poblacional señala que la disponibilidad de hembras es la variable de mayor sensibilidad de respuesta en el modelo, pero la escasez de información plantea incertidumbre en las predicciones. Desde una perspectiva aplicada, es importante

conocer tanto la proporción de sexos al nacer como la tasa de mortalidad de diferentes edades y sexos, para mejorar los datos y las proyecciones de los modelos.

- Mejorar el conocimiento sobre interacciones interespecíficas con otros caviomorfos de tamaño mediano (*Dasyprocta*, *Cuniculus*). Es importante evaluar diferencias en uso o competencia por hábitats, especialmente por refugio, elemento esencial para *Dinomys*. En los Andes de Colombia, se debe evaluar la interacción en presencia y ausencia de otros roedores. En la zona de la Amazonia, se debe evaluar el uso de refugios por *Dinomys* y la competencia con otras especies.
- Evaluar la capacidad locomotriz de *Dinomys* para establecer adaptaciones para moverse sobre terrenos inclinados y superficies con diferentes texturas.
- A una escala no abordada en este trabajo, pero que tiene mucha importancia en la distribución geográfica de la especie dado el bajo número de individuos, es conveniente realizar estudios de radio-telemetría en una localidad para determinar el mecanismo, tiempo y distancia de dispersión. Este es sin duda uno de los procesos menos conocidos y con un mayor peso en la dinámica de poblaciones.
- Estimar la cantidad de individuos que son extraídos de poblaciones silvestres de *Dinomys* en los Andes de Colombia. En esta región, la extracción se realiza de manera dirigida sobre la especie y enfocada sobre adultos.
- Analizar la condición fisiológica de los individuos mediante medidas del nivel de metabolitos de glucocorticoides en las heces. Se trataría de obtener un indicador del estrés de los individuos que serviría, por un lado, como variable indicadora de presión humana, y por otro, para validar los modelos de hábitat bajo la hipótesis de una correspondencia entre mayor calidad del hábitat y mejor condición fisiológica de los individuos, y por tanto, de menor crecimiento poblacional.
- Evaluar la estructura de los grupos familiares para determinar tipo de estrategia reproductiva de la especie, ya que las observaciones existentes establecen una posible estructura social ligada a la poliginia, pero que requiere evaluarse.
- Realizar estudios de filogeografía para establecer tendencia de expansión de la especie a lo largo del área de distribución o de núcleos poblacionales.

LITERATURA CITADA

- Allen G. 1942. Extinct and vanishing mammals of the western hemisphere with the marine species of all the oceans. American Committee for International Wildlife protection, special publication 11: 1-620.
- Almeida Jácomo A.T., L. Silveira y J.A.F. Diniz-Filho. 2004. Niche separation between the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*), the crab-eating fox (*Dusicyon thous*) and the hoary fox (*Dusicyon vetulus*) in central Brazil. *Journal of Zoology* 262: 99-106.
- Amarasekare P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecological Letters* 6: 1609–1122.
- Amori G. y S. Gippoliti. 2003. A higher–taxon approach to rodent conservation priorities for the 21st century. *Animal Biodiversity and Conservation* 26: 1–18.
- Anderson R.P., A.T. Peterson y M. Gómez-Laverde 2002. Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos* 98:3–16.
- Anderson B.J., H.R. Akçakaya, M.B Araújo, D.A Fordham, E Martinez-Meyer, W Thuiller y B.W. Brook. 2009. Dynamics of range margins for metapopulations under climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276: 1415–1420
- Antoine P.O., L. Marivaux, D.A. Croft, G. Billet, M. Ganerød, C. Jaramillo, T. Martin, M.J. Orliac, J. Tejada, F. Duranthon, G. Fanjat, S. Rousse y R. Salas-Gismondi. 2011. Middle Eocene rodents from Peruvian Amazonia reveal the pattern and timing of caviomorph origins and biogeography. *Proceedings of the Royal Society B: Biology* 279: 1319-1326.
- Azurduy F.H. y F.A. Langer. 2006. El registro más austral de *Dinomys branickii* (Dinomyidae, Rodentia) en el Neotrópico. *Kempffiana* 2:140-143.
- Beisiegel B. de M. 2006. Shelter availability and use by mammals and birds in an Atlantic forest area. *Biota Neotropical* 6: 0-0 [on line].
- Bell G. 2001. Neutral Macroecology. *Science* 293: 2413-2418.

- Boher S., J. Naveua y L. Escobar 1988. First record of *Dinomys branickii* for Venezuela. *Journal of Mammalogy* 69: 433.
- Brown J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124: 255–279.
- Brown J.H., G.C.Stevens y D.M. Kaufman. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 27: 597-623.
- Cadena C.D. y B.A. Loiselle. 2007. Limits to elevational distributions in two species of emberizine finches: disentangling the role of interspecific competition, autoecology, and geographic variation in the environment. *Ecography* 30: 491–504.
- Cardillo M., G.M. Mace, K.E. Jones, J. Bielby, O.R.P. Bininda-Emonds, W. Sechrest, C.D.L. Orme y A Purvis. 2005. Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. *Science* 309: 1239-1241.
- Chase J.M. y M.A. Leibold. 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.
- Chillo V., D. Rodríguez y R.A. Ojeda. 2010. Niche partitioning and coexistence between two mammalian herbivores in the Dry Chaco of Argentina. *Acta Oecologica* 36: 611-616.
- Collins L.R. y J.F. Eisenberg. 1972. Notes on the behaviour and breeding of pacaranas (*Dinomys branickii*) in captivity. *International Zoo Yearbook* 12: 108-114.
- Connor E.F. y D. Simberloff. 1979. The assembly of species communities: chance or competition?. *Ecology* 60: 1132–1140.
- Conservation International. 1994. *The Tambopata-Candamo Reserved Zone of Southeastern Perú: A Biological Assessment*. Conservation International Department of Conservation Biology. Washington, US. 192 pp.
- Cortés A., J.A. Rau, E. Miranda y J.A. Jiménez. 2002. Hábitos alimenticios de *Lagidium viscacia* y *Abrocoma cienrea*: roedores sintópicos en ambientes altoandinos del norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 583-593.
- Darmon G., C. Calenge, A. Loison, J. M. Jullien, D. Maillard y J.F. Lopez. 2012. Spatial distribution and habitat selection in coexisting species of mountain ungulates. *Ecography* 35: 44–53.

- Davidson A.D., M.J. Hamilton, A.G. Boyer, J.H. Brown y G. Ceballos. 2009. Multiple ecological pathways to extinction in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 10702-10705.
- Decreto Supremo No. 034-2004-AG-17 de Setiembre del 2004. Categorización de especies amenazadas de fauna silvestre y prohibición de su caza, captura, tenencia, transporte o exportación con fines comerciales. República de Perú.
- DiBitetti M.S., Y.E. Di Blanco, J.A. Pereira, A. Paviolo y I. Jiménez Pérez. 2009. Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*). *Journal of Mammalogy* 90: 479-490.
- Dublin H.T., A.R.E. Sinclair y S. Boutin. 1990. Does competition regulate ungulate populations? Further evidence from Serengeti, Tanzania. *Oecologia* 82: 283-288.
- Fa J.E., C.A. Peres y J. Meeuwig. 2002. Bushmeat exploitation in tropical forests: an intercontinental comparison. *Conservation Biology* 16: 232-237.
- Flather C.H. y C.H. Sieg 2007. Species rarity: definition, classification, and causes. Pags. 40-66. En: Raphael M.G. y R. Molina (eds.). *Conservation of rare or little-known species: biological, social, and economic considerations*. Island Press, Washington, DC.
- Forero-Medina G., M. Vinícius, C.E. Viveiros y P.J. Almeida. 2010. Body size and extinction risk in Brazilian carnivores. *Biota Neotropical* 9: 45-49.
- Frankham R., D.M. Gilligan, D.R. Morris y D.A. Briscoe. 2001. Inbreeding and extinction: effects of purging. *Conservation Genetics* 2: 279-284.
- Franklin I.R. y R. Frankham. 1998. How large must populations be to retain evolutionary potential? *Animal Conservation* 1: 69-73.
- Gause G.F. 1934. *The struggle for existence*. Williams & Wilkin. Baltimore.
- Gaston K.J. 1994. *Rarity*. Chapman and Hall, New York, 205p.
- Gaston K.J. 2009. Geographic range limits of species. *Proceeding of the Royal Society B* 276: 1391-1393
- Gaston K.J. 2003. *The structure and dynamics of geographic ranges*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Gaston K.J. y T.M. Blackburn. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.

- Gilpin M.E. y M.E. Soulé. 1986. Minimum viable populations: Processes of species extinctions. In: M.E. Soulé (Ed). Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity. pp. 19-34. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts, USA.
- Goeldi E. 1904. On the rare rodent *Dinomys branickii* Peters. Proceedings of the Zoological Society of London 2: 158-162.
- González J.L. y K. Osbahr. 2013. Composición botánica y nutricional de la dieta de *Dinomys branickii* (Rodentia: Dinomyidae) en los Andes Centrales de Colombia. Revista U.D.C.A. Actualidades y Divulgación Científica 16: 235-244.
- Grand T. y J. Eisenberg. 1982. On the affinities of the Dinomyidae. Saugetierkundliche Mitteilungen 30: 151-157.
- Guisan A. y N.E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecological Modelling 135: 147–186
- Haines A.M. 2006. Is there competition between jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*)? Acta Zoologica Sinica 52: 1142–1147.
- Hanski I. y C.D. Thomas. 1994. Metapopulation dynamics and conservation: a spatially explicit model applied to butterflies. Biological Conservation 68: 167–180.
- Hall L.S., P.R. Krausman y M.L. Morrison. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. Wildlife Society Bulletin 25: 173–182.
- Habel J.C. y A. Thorsten (Eds.). 2010. Relict Species. Phylogeography and Conservation Biology. Edición 15, Alemania, 449 p.
- Heppell S.S., H. Caswell y L.B. Crowder. 2000. Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. Ecology 81: 654-665.
- Hirzel A.H. y G. Le Lay. 2008. Habitat suitability modelling and niche theory. Journal of Applied Ecology 45: 1372–1381.
- Holt R.D. 1987. On the relation between niche overlap and competition: the effect of incommensurable niche dimensions. Oikos 48: 110–114.
- Hopf F.A., T.J. Valone y J.H. Brown. 1993. Competition theory and the structure of ecological communities. Evolutionary Ecology 7: 142–154.
- Hubbell S. 2006. Neutral theory and evolution of ecological equivalence. Ecology 87: 1387-1398.

- Hubbell S. y J. Lake. 2003. The neutral theory of biodiversity and biogeography, and beyond. En: *Macroecology: Patterns and process*. Blackburn T. y K. Gaston (Eds). Blackwell, Oxford.
- Huchon D. y E. Douzery 2001. From the Old World to the New World: a molecular chronicle of the phylogeny and biogeography of Hystricognath rodents. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 20: 238-251.
- Huchon D., F. Catzeflis y E. Douzery. 2000. Variance of molecular dating, evolution of rodents, and the phylogenetic affinities between Ctenodactylidae and Hystricognathi. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 393-402.
- Hutchinson G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology* 22: 415–427. Retrieved 2007-07-24.
- Hutchinson G.E. 1978. *An introduction to population ecology*. New Haven: Yale University.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature). 2008. *Dinomys branickii*. En: IUCN 2013. *IUCN Red List of Threatened Species*. Versión 2013.2
- Johnson D.H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61: 65–71.
- Keith D.A., H.R. Akçakaya, W. Thuiller, G.F. Midgley, R.G. Pearson, S.J. Phillips, H.M. Regan, M.B Araújo y T.G. Rebelo. 2008. Predicting extinction risks under climate change: coupling stochastic population models with dynamic bioclimatic habitat models. *Biological Letters* 4: 560–563.
- Leibold M.A. 1995. The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* 76: 1371-1382.
- Leibold M.A. y P. Geddes. 2005. El concepto de nicho en las metacomunidades. *Ecología Austral* 15: 117-129.
- Liebold A. y J. Bascompte. 2003. The Allee effect, stochastic dynamics and the eradication of alien species. *Ecology Letters* 6: 133–140.
- Lomolino M.V., B.R. Riddle y J.H. Brown. 2006. *Biogeography*, 3rd ed. Sunderland, Mass. Sinauer.

- López L., I. López, J. Mora y K. Osbahr. 2000. Estudio preliminar del comportamiento de *Dinomys branickii* (Peter, 1873) en cautiverio. Revista U.D.C.A. Actualidades y Divulgación Científica 3: 28-35.
- Luck G.W. 2002. The habitat requirements of the rufous treecreeper (*Climacteris rufa*). 1. Preferential habitat use demonstrated at multiple spatial scales. Biological Conservation 105: 383–394
- Mc Louing P.D., R.L. Case, R.J. Gau, H.D. Cluff, R. Mulders y F. Messier. 2002. Hierarchical habitat selection by barren-ground grizzly bears in the central Canadian Artic. Oecologia 132: 102-108.
- Mares M.A. 1997. The geobiological interface: Granitic outcrops as a selective force in mammalian evolution. Journal of the Royal Society of Western Australia 80: 131-139.
- Mares M.A. y T.E. Lacher. 1987. Ecological, morphological and behavioral convergence in rock-dwelling mammals. Capítulo 8:307-348 pp. En: Current Mammalogy. Editor HH Genoways. Plenum Publishing Corporation.
- Mares M. y R. Ojeda. 1982. Patterns of diversity and adaptation in South American Hystricognathi rodents: 393-432. En: Mammalian Biology in South America (M. Mares y H. Genoways Eds.). Special Publication Series Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh 6: 1-539.
- Melbourne B.A. y A. Hastings. 2008. Extinction risk depends strongly on factors contributing to stochasticity. Nature 454: 100–103.
- Meserve P.L. 1981. Resource partitioning in a Chilean semi-arid small mammal community. Journal of Animal Ecology 50: 745-757.
- Messier F. 1991. The significance of limiting and regulating factors on the demography of moose and white-tailed deer. Journal of Animal Ecology 60: 377–393.
- Milner J.M., E.B. Nilsen y H.P. Andreassen. 2007. Demographic side effects of selective hunting in ungulates and carnivores. Conservation Biology 21: 36-47
- MAVDT (Ministerio del Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial). 2010. Resolución No. 383, “Por la cual se declaran las especies silvestres que se encuentran amenazadas en el territorio nacional y se toman otras determinaciones”. 23 de Febrero de 2010. 29 pp.

- Moraes-Santos H., J. Ferigolo y C. Marros 1998. Artrose em um espécime senil de *Dinomys branickii* de cativeiro (Rodentia, Caviomorpha, Dinomyidae). *Biociências* 6: 175-183.
- Nasif N.L. 2009. Los Dinomyidae (Rodentia, Caviomorpha) del Mioceno superior del noroeste argentino. Su anatomía cráneo-dentaria. Tesis doctoral en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina. 362 p.
- Oli M.K. 2004. The fast-slow continuum and mammalian life-history patterns: an empirical evaluation. *Basic and Applied Ecology* 5: 449-463.
- Osbaahr K. 2007. The Pacarana conservation programme; an international effort to save an endangered species. *EAZA News* 58: 26-31.
- Osbaahr K. 1998. Contribución al conocimiento de la Guagua loba (*Dinomys branickii*). En: Chaves ME, Arango N (Eds.). Informe nacional el estado de la biodiversidad 1997. Tomo III. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humbolt, Santafé de Bogotá, Colombia.
- Osbaahr K. 1999. Identificación de plantas consumidas por *Agouti taczanowskii* y *Dinomys branickii* a partir de fragmentos vegetales recuperados de heces. *Revista U.D.C.A. Actualidades y Divulgación Científica* 2: 42-49.
- Osbaahr K. y J.L. Azumendi. 2010. Comparación de la cinemática de los miembros de dos especies de roedores histricognatos (*Cuniculus taczanowskii* y *Dinomys branickii*). *Revista U.D.C.A. Actualidades y Divulgación Científica* 12: 39–51
- Osbaahr K., P. Acevedo, A. Villareal y D. Espinosa 2009. Comparación de la estructura y de la función de los miembros anterior y posterior de *Cuniculus taczanowskii* y *Dinomys branickii*. *Revista U.D.C.A. Actualidades y Divulgación Científica* 10: 37–49.
- Osbaahr K, J.D. Ortiz Montero y J. Pérez-Torres. 2009b. Amplitud de nicho y selectividad alimentaria del borugo de páramo (*Cuniculus taczanowskii*) (Stolzmann 1885) en un bosque andino nublado (Zipacón – Cundinamarca). *Revista U.D.C.A. Actualidades y Divulgación Científica* 10: 105-114.
- Patterson B.D., G. Ceballos, W. Sechrest, M.F. Tognelli, T. Brooks, L. Luna, P. Ortega, I. Salazar y B.E. Young. 2007. Digital distribution maps of the mammals of the Western Hemisphere. Version 3.0. Nature Serve, Arlington, USA.

- Peres C.A. 2001. Synergetic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation in Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology* 15:1490-1503
- Poux C., P. Chevret, D. Huchon, W.W. De Jong y P. Douzery. 2006. Arrival and diversification of caviomorph rodents and platyrrhine primates in South America. *Systematic Biology* 55: 228–244.
- Pulliam H.R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3: 349–361.
- Purves D.W. 2009. The demography of range boundaries versus range cores in eastern US tree species. *Proceeding of the Royal Society B* 276: 1477–1484.
- Purvis A., J.L. Gittleman, G. Cowlishaw y M.G. Mace 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society B: Biology* 267: 1947–1952.
- Rabinowitz D., S. Cairns y T. Dillon. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. En M. Soulé (ed.): *Conservation biology. The science of scarcity and diversity*, pp. 182-204, Sinauer, Mass.
- Raup D.M. 1986. Biological extinction in earth history. *Science* 231:1528-1533.
- Reed D.H., J.J. O’Grady, B.W. Brook, J.D. Ballou y R. Frankham. 2003. Estimates of minimum viable population sizes for vertebrates and factors influencing those estimates. *Biological Conservation* 113: 23–34.
- Ricklefs R. 1990. *Ecology*. W. H. Freeman and Company, New York.
- Rinderknecht A. 2011. Estudios sobre los roedores gigantes del Uruguay, Departamento de San José (Mioceno-Tardio-Plioceno) y su implicancia para la sistemática y taxonomía de la familia Dinomyidea (Mammalia: Rodentia). PEDECIBA – Universidad de la República. Tesis doctoral. 101p.
- Rinderknecht A. y R.E. Blanco. 2008. The largest fossil rodent. *Proceedings of the Royal Society B* 275: 923–928.
- Ritchie E.G., J.K. Martin, C.N. Johnson y B.J. Fox. 2009. Separating the influences of environment and species interactions on patterns of distribution and abundance: competition between large herbivores. *Journal of Animal Ecology* 78: 724–731.
- Robinson J.G. y E.L. Bennett. 2004. Having your wildlife and eating it too: an analysis of hunting sustainability across tropical ecosystems. *Animal Conservation* 7: 397-408.

- Rodríguez-Mahecha J.V., M. Alberico, F. Trujillo y J. Jorgenson (Eds.). 2006. Libro rojo de mamíferos de Colombia. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Conservación Internacional Colombia y Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. Bogotá, Colombia, 453 pp.
- Ruggiero L.F., G.D. Hayward y J.R. Squires. 2004. Viability analysis in biological evaluations: concepts of population viability analysis, biological population, and ecological scale. *Conservation Biology* 8: 364-372.
- Saavedra-Rodríguez C.A. 2007. Plan de manejo para la conservación de la Guagua loba (*Dinomys branickii*) en el departamento del Valle del Cauca. En: Planes de manejo para 18 vertebrados amenazados del departamento del Valle del Cauca. Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca, CVC. Cali, CVC
- Saavedra-Rodríguez C.A., G.H. Kattan, K. Osbahr y J.G. Hoyos. 2012a. Multiscale patterns of habitat and space use by the pacarana *Dinomys branickii*: factors limiting its distribution and abundance. *Endangered Species Research* 16: 273–281.
- Saavedra-Rodríguez C.A., K. Oshbar, V. Rojas-Díaz, N. Roncancio-Duque, C.A. Ríos-Franco, C. Gutiérrez-Chacón, C. Gómez-Posada, P.A. Giraldo, J.A. Velasco y P. Franco. 2012b. Plan de conservación y manejo de la Guagua loba (*Dinomys branickii*), Sistema regional de áreas protegidas del Eje cafetero Colombiano. WCS Colombia. Gráficas Buda S.A.S. Pereira, Colombia. 70p.
- Sagarin R.D., S.D. Gaines y B. Gaylord. 2006. Moving beyond assumptions to understand abundance distributions across the ranges of species. *TRENDS in Ecology and Evolution* 21: 524-30.
- Sanborn C. 1931. Notes on *Dinomys*. *Field Museum of Natural History, Zoological Series* 18: 149-155.
- Sánchez F., P. Sánchez-Palomino y A. Cadena 2004. Inventario de mamíferos en un bosque de los Andes Centrales de Colombia. *Caldasia* 26: 291-309.
- Schöener T.W. 1974. Resource partition in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- Sexton J.P., P.J. McIntyre, A.L. Angert y K.J. Rice. 2009. Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40: 415-436.
- Shaffer M.L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience* 31: 131–134.

- Sinclair A.R.E. 2003. Mammal population regulation, keystone processes and ecosystem dynamics. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 358: 1729 – 1740.
- Soberón J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters* 10: 1115–1123.
- Soberón J. y M. Nakamura. 2009. Niches and distributional areas: Concepts, methods and assumptions *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 106: 19644–19650
- Solari S, Y Muñoz-Saba, V Rodríguez-Mahecha, T Defler, H Ramírez-Chaves y F Trujillo. 2013. Riqueza, endemismo y conservación de los mamíferos de Colombia. *Mastozoología Neotropical* 20: 301-365.
- Soulé M.E. 1987. *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press. 189p.
- Stephens P.A. y W.J. Sutherland. 1999. Consequences of the Allee effect for ecology and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 401–405.
- Stearns S.C. 1976. Life history tactics: A review of the ideas. *Q. Rev. Biol.* 51: 3-47.
- Stearns S.C. 1992. *The evolution of Life Histories*. Oxford University Press, United States.
- Stork N.E. 2010. Re-assessing current extinction rates. *Biodiversity and Conservation* 19: 357–371.
- Tirira D, J Vargas, J Dunnum 2008. *Dinomys branickii*. En: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. <www.iucnredlist.org>. Revisado el 14 Junio 2013.
- Tirira DG. 2011. Pacarana (*Dinomys branickii*). En: Libro Rojo de los mamíferos del Ecuador. 2da. edición. Versión 1 (2011). Fundación Mamíferos y Conservación, Pontificia Universidad Católica del Ecuador y Ministerio del Ambiente del Ecuador. Quito. <www.librorojo.mamiferosdelecuador.com>.
- Tobler M.W., S.E. Carrillo-Percestequi, R.L. Pitman, R. Mares y G. Powell. 2008. An evaluation of camera traps for inventorying large- and medium-sized terrestrial rainforest mammals. *Animal Conservation* 11: 169–178.
- Traill L.W., C.J.A. Bradshaw y B.W. Brook 2007. Minimum viable population size: A meta-analysis of 30 years of published estimates. *Biological Conservation* 139: 159–166.

- Traill L.W, B.W. Brook, R.R. Frankham y C.JA. Bradshaw. 2010. Pragmatic population viability targets in a rapidly changing world. *Biological Conservation* 143: 28–34.
- Verberk W. 2012. Explaining general patterns in species abundance and distributions. *Nature Education Knowledge* 3: 38
- Wang Z.L, D.Y. Zhang y G. Wang 2005. Does spatial structure facilitates coexistence of identical competitors?. *Ecological Modelling* 181: 17-23.
- Wallace R.B., E. Aliaga-Rossel, M.E. Viscarra y T. Siles. 2010. Cuniculidae, Dasyproctidae, Dinomyidae, Myocastoridae. Pp. 729-762. En: Wallace, R.B., H. Gómez, Z.R. Porcel y D.I. Rumiz (Eds.). *Distribución, Ecología y Conservación de los Mamíferos Medianos y Grandes de Bolivia*. Editorial: Centro de Ecología Difusión Simón I. Patiño. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 906 pp.
- Weisbecker V. y S. Schmid. 2007. Autopodial skeletal diversity in hystricognath rodents: Functional and phylogenetic aspects. *Mammalian Biology* 72: 27–44.
- White T.G. y M. Alberico 1992. *Dinomys branickii*. *Mammalian Species* 410: 1–5.