

**ASPECTOS POBLACIONALES DE LA GUAGUA LOBA *Dinomys branickii*  
(RODENTIA: DINOMYIDAE): APROXIMACIÓN DESDE EL CAUTIVERIO**

**JORGE HORACIO VELANDIA PERILLA**



**UNIVERSIDAD DEL VALLE  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS  
PROGRAMA ACADÉMICO DE BIOLOGÍA  
SANTIAGO DE CALI  
2012**

**ASPECTOS POBLACIONALES DE LA GUAGUA LOBA *Dinomys branickii*  
(RODENTIA: DINOMYIDAE): APROXIMACIÓN DESDE EL CAUTIVERIO**

**JORGE HORACIO VELANDIA PERILLA**

Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar al título de Biólogo con  
mención en Zoología

**Director**

**CARLOS ARTURO SAAVEDRA RODRÍGUEZ**

**Biólogo, Phd (C)**

**Codirector**

**ALAN GIRALDO LÓPEZ**

**Biólogo, PhD.**

**Codirectora**

**KARIN OSBAHR HANSEN**

**Bióloga**

**UNIVERSIDAD DEL VALLE  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS  
PROGRAMA ACADÉMICO DE BIOLOGÍA  
SANTIAGO DE CALI**

**2012**

**UNIVERSIDAD DEL VALLE**  
**FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y EXACTAS**  
**PROGRAMA ACADÉMICO DE BIOLOGÍA**  
**SANTIAGO DE CALI**  
**2012**

**JORGE HORACIO VELANDIA PERILLA, 1988**

**ASPECTOS POBLACIONALES DE LA GUAGUA LOBA *Dinomys branickii***  
**(RODENTIA: DINOMYIDAE): APROXIMACIÓN DESDE EL CAUTIVERIO**

**TEMAS:** *Dinomys branickii*, Historia de vida, Tablas de vida, Análisis de viabilidad poblacional.

## NOTA DE APROBACIÓN

El trabajo de grado titulado “Aspectos poblacionales de la Guagua loba *Dinomys branickii* (Rodentia: Dinomyidae): Aproximación desde el cautiverio.”, presentado por el estudiante JORGE HORACIO VELANDIA PERILLA, para optar al título de Biólogo con mención en Zoología, fue revisado por el jurado y calificado como:

### **Aprobado**

---

Carlos Arturo Saavedra Rodríguez  
Director

---

Alan Giraldo López  
Codirector

---

Karin Osbahr Hansen  
Codirectora

---

Edgardo Londoño Cruz  
Jurado

## DEDICATORIA

A mis padres Samuel y Nancy, quienes han sido siempre ejemplo de vida para mí, y a quienes les debo todo lo que soy.

A mi abuelo materno José Vicente.  
A la memoria de mis abuelos paternos Pedro Elías y Bárbara, y de mi abuela materna María Emperatriz.

A mis hermanos Samuel Mauricio, Victoria Eugenia, Raúl Andrés y Rubén Darío.

“La teoría es cuando se sabe todo y nada funciona. La práctica es cuando todo funciona y nadie sabe por qué. En este caso hemos combinado la teoría y la práctica: nada funciona... y nadie sabe por qué.”

Albert Einstein

## AGRADECIMIENTOS

Al PhD.(C) Carlos Arturo Saavedra Rodríguez, director de este trabajo, por todas sus enseñanzas, consejos, por haberme dado la oportunidad de trabajar a su lado y por la amistad que me ha brindado durante los últimos dos años.

A la MVZ Juliana Peña Stadlin y a los Biólogos Germán Corredor Londoño y Carlos Andrés Gálvis Rizo de la Fundación Zoológico de Cali por haber permitido revisar las historias clínicas de las guaguas a su cargo. A la profesora Karin Osbahr Hansen, de la Universidad de Ciencias Aplicadas y Ambientales, codirectora de este trabajo, quien además de haber permitido revisar las historias clínicas de las guaguas, ha hecho aportes y comentarios determinantes para el desarrollo de esta investigación. Al PhD. Alan Giraldo López, profesor del Departamento de Biología, codirector de este trabajo, por el apoyo que he recibido de su parte, y por los aportes que ha hecho a este proyecto.

Al PhD. (C) Vladimir Rojas Díaz, quien ha hecho comentarios y aportes valiosos para el informe final de este trabajo. Al PhD. James Montoya Lerma, quien hizo aportes determinantes para mejorar la redacción del trabajo. Al M.Sc. Oscar Enrique Murillo García, inicialmente el director de esta investigación, por todas las enseñanzas y por su contribución al desarrollo de este trabajo. Al PhD. Edgardo Londoño Cruz, quien evaluó oportunamente el manuscrito y ayudó a mejorar su redacción. A los profesores del Departamento de Biología quienes mediante su acompañamiento y asesoría han contribuido a mi formación como profesional, especialmente Humberto Álvarez López y Lorena Cruz Bernate quienes inculcaron en mí el interés por el conocimiento de las aves, Philip A. Silverstone Sopkin compartió conmigo la “luz” de la botánica que él vio. A la profesora Adriana Ruiz Espinosa por haberme permitido trabajar a su lado y por las oportunidades que siempre me ha brindado, Inge Armbrecht por sus enseñanzas de vida siempre oportunas y por su determinante aporte para mi formación profesional, Manuel Giraldo Gensini por compartir sus conocimientos y su forma de ver la vida conmigo, y Wilmar Bolívar García

por su amistad, por sus consejos, por las oportunidades de trabajo y experiencias que me ha permitido compartir bajo su dirección.

Al profesor Michael S. Alberico (QEPD), a quien lamentablemente no conocí, pero señaló la importancia de estudiar esta especie, y quién además ha sido modelo a seguir durante mi formación profesional.

Deseo expresar mis más sinceros agradecimientos a mi familia: mis padres, Samuel Velandia Rodríguez y Nancy Perilla Aguirre, pese a todas las dificultades que hemos vivido, siempre han inculcado en mí el amor y la unión familiar, a mis hermanos Samuel Mauricio, Victoria Eugenia, Raúl Andrés y Rubén Darío, a mi abuelo materno José Vicente Perilla Celis, a mi madrina Marta Lucía Rueda Velandia, tíos, primos, ahijados, cuñadas, sobrinas y sobrinos.

A mi compañera, confidente y mejor amiga de toda la carrera Ana Paola Yusti Muñoz, quien desde hace más de cuatro años ha sido un apoyo incondicional para mí, tanto a nivel académico como personal, y aún en los momentos más difíciles de este proceso me ha hecho sentir acompañado. A Don Germán Yusti Salazar y a Doña María Isabel Muñoz Perea, por su amistad y sus consejos oportunos.

Finalmente, aunque no menos importante, a mis amigos, gracias por haberme hecho reír, por los momentos agradables, por haberme consolado en momentos angustiosos: Lorena López Quiñones, Lina Marcela Ortiz Cifuentes, Sebastián Orjuela Salazar, Luisa María Usman Rojas, María Ximena García González, Stephany Valdés Rodríguez, Fabio Andrey Sarria Sarria, Paola Andrea Mendoza Adames, Juan David Acevedo Acosta, Alejandra Hurtado Giraldo, Rubén Darío González Román, Manuel Andrés Sánchez Martínez, Adriana Chávez Landazury, Ángela María González Colorado, Mario Fernando Garcés Restrepo, Adriana Lucía Guerrero Chacón, y a todos los demás.

## TABLA DE CONTENIDO

	Página
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	1
<b>2. MARCO TEÓRICO</b> .....	3
2.1 Historia de vida y la rareza: Guagua loba <i>Dinomys branickii</i> (Peters 1873) .	3
2.2 Tendencias a la extinción: una aproximación para la Guagua loba .....	7
<b>3. OBJETIVOS</b> .....	12
3.1 General .....	12
3.2 Específicos .....	12
<b>4. HIPÓTESIS</b> .....	12
<b>5. JUSTIFICACIÓN</b> .....	13
<b>6. MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	14
6.1 Comparación entre roedores caviomorfos .....	14
6.2 Riesgo de extinción en Guagua loba: aproximación hipotética .....	18
6.3 Análisis estadístico .....	22
<b>7. RESULTADOS</b> .....	23
7.1 Comparación de historia de vida .....	23
7.2 Datos de poblaciones cautivas .....	23
7.3 Riesgo de extinción en Guagua loba: aproximación hipotética .....	30
<b>8. DISCUSIÓN</b> .....	31
<b>9. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES</b> .....	36
<b>10. LITERATURA CITADA</b> .....	37



## ANEXOS

<b>Anexo A.</b> Tablas de vida para una población en cautiverio (Fundación Zoológica de Cali) de Guagua loba <i>Dinomys branickii</i> , discriminada por edades .....	<b>45</b>
<b>Anexo B.</b> Tiempo (medio, máximo y mínimo) de extinción establecido mediante las simulaciones del modelo generado para la población hipotética de <i>Dinomys branickii</i> . ( $P_{\text{ext}} = 1$ , Tiempo medio de extinción, 42 años $\pm$ 7.1) .....	<b>46</b>
<b>Anexo C.</b> Prueba de Kruskal-Wallis para la probabilidad de extinción bajo diferentes escenarios simulados .....	<b>47</b>
<b>Anexo D.</b> Prueba de Kruskal-Wallis para el tiempo medio de extinción bajo diferentes escenarios simulados .....	<b>48</b>
<b>Anexo E.</b> Vortex: Modelo de Análisis de Viabilidad Poblacional (PVA) .....	<b>49</b>

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Familias de roedores caviomorfos (Rodentia: Hystricognathi: Caviomorpha) utilizadas para las comparaciones ..... **15**
- Figura 2.** Curvas de supervivencia para machos y hembras de la guagua loba *Dinomys branickii* (ZooCali) ..... **28**
- Figura 3.** Supervivencia por categorías de edad de machos y hembras de individuos cautivos de la guagua loba *Dinomys branickii* (a. ZooCali, b. UDCA) y paca *Cuniculus paca* (c. ZooCali) ..... **29**

**LISTA DE TABLAS**

- Tabla 1.** Atributos poblacionales de la Guagua loba obtenidos de poblaciones en cautiverio para construir las tablas de vida ..... 17
- Tabla 2.** Parámetros poblacionales de la Guagua loba utilizados en el Análisis de Viabilidad Poblacional (PVA) ..... 20
- Tabla 3.** Características de historia de vida de seis especies de roedores caviomorfos ... 25
- Tabla 4.** Tablas de vida para dos poblaciones en cautiverio de la Guagua loba *Dinomys branickii*. Zoo Cali: Fundación Zoológica de Cali; UDCA: Unidad de Investigación en Fauna Silvestre de la Universidad de Ciencias Aplicadas y Ambientales ..... 26
- Tabla 5.** Tablas de vida para una población en cautiverio (Fundación Zoológica de Cali) de la Paca *Cuniculus paca* ..... 26

## RESUMEN

La Guagua loba (*Dinomys branickii*, Peters 1873) es un roedor hystricognato considerado raro y vulnerable a la extinción. Las aproximaciones sobre factores que limitan su distribución se han abordado desde el uso de hábitat y existe poca información sobre aspectos poblacionales. En este trabajo se analiza comparativamente la historia de vida y de atributos poblacionales de la Guagua loba respecto a otros roedores hystricognatos con base a información de literatura y de poblaciones en cautiverio. Mediante análisis de viabilidad poblacional (PVA) y empleando datos de historia de vida se evalúa la probabilidad de que una población hipotética de la especie se extinga en un periodo de 100 años y se realiza un análisis de sensibilidad sobre los datos de mortalidad y reproducción. La Guagua loba presenta historia de vida lenta y el PVA indica que la población hipotética se extingue con un tiempo medio de 42 años ( $\pm 7,1$ ). El análisis de sensibilidad establece que la mortalidad de las hembras adultas muestra mayor efecto en la probabilidad de extinción, indicando que posiblemente sea la variable determinante sobre la supervivencia de las poblaciones. Existen aún vacíos de información acerca de los aspectos demográficos de la especie que no permiten hacer análisis más precisos. Es necesario obtener datos de natalidad y mortalidad de poblaciones silvestres para tener aproximaciones con menos incertidumbre. A pesar de la incertidumbre, este ejercicio se muestra útil cuando se tienen pocos datos de especies raras y amenazadas, como es la Guagua loba, y sus resultados se pueden considerar como tendencias e hipótesis a probar.

## 1. INTRODUCCIÓN

La historia de vida de las especies refiere a atributos ligados a características y dinámicas poblacionales relacionados con factores selectivos determinantes en el funcionamiento de los individuos; esto fundamenta un continuo entre historias de vida lentas a rápidas (Ricklefs 1998, Audesirk et al. 2003). Al respecto, evidencias teóricas y empíricas sugieren que unas especies con ciertas características de historias de vida lentas son más propensas a extinguirse que otras (p.e. Cardillo et al. 2005). Esto establece que la mezcla de atributos de estas historias de vida pueden considerarse predictivos del riesgo de extinción cuando no se conocen aspectos poblacionales (Cole 1954, McKinney 1997, Fagan et al. 2001, Davies et al. 2004).

Una condición asociada al riesgo de extinción y de historias de vida lentas es la rareza (Flather & Sieg 2007); el estudio de esta condición ha sido clave en la ecología, y de gran importancia en conservación. La rareza es una característica que presentan especies con distribución geográfica restringida, con especificidad de hábitat y/o poblaciones con bajas abundancias (Rabinowitz et al. 1986, Gaston 1994, Flather & Sieg 2007). Por lo general, las especies raras tienen mayor tamaño corporal y/o alto nivel de especialización ecológica, y sus poblaciones tienen pequeños tamaños, elevadas variaciones temporales, cambios en la viabilidad y alta fragmentación. Todas, características ligadas al riesgo de extinción (McKinney 1997, Purvis et al. 2000).

Las poblaciones de especies raras tienden a tener altas mortalidades y/o bajas tasas reproductivas (Flather & Sieg 2007). Estas tasas de mortalidad y de reproducción son las

responsables de los cambios, la recuperación poblacional frente a perturbaciones y de la colonización; a la vez, están relacionadas con riesgos de extinción de poblaciones pequeñas (Morrison 2009). En otras palabras, las altas mortalidades y/o bajas tasas reproductivas acentúan la susceptibilidad a que procesos estocásticos, genéticos y ambientales afecten las poblaciones, hasta el punto de desaparecer (Soulé 1987, Young & Clarke 2003).

La guagua loba (*Dinomys branickii*) ha sido recurrentemente considerada una especie rara porque tiene característica de historia de vida lenta, singularidad filogenética, poblaciones restringidas localmente a cierto tipo de hábitats y bajas abundancias relativas (Collins & Eisenberg 1972, White & Alberico 1992, Emmons & Feer 1997). Este conocimiento ha llevado a que se considere Vulnerable (VU) globalmente (Tirira et al. 2010) y que sea incluida en listas rojas de especies (Alberico et al. 2006, Tirira 2010).

La información sobre mortalidad y natalidad de la guagua loba provienen de especímenes en cautiverio (p.e. Collins & Eisenberg 1972) y hay algún conocimiento sobre uso de hábitat (p.e. dieta, abundancia relativa, preferencias de hábitat, tamaño de territorios; Osbahr 1998, Osbahr 1999, Saavedra-Rodríguez et al. 2012). En el presente estudio se identifican singularidades de historia de vida de la guagua loba respecto a otras especies emparentadas y, con base a la historia de vida y de información de poblaciones en cautiverio, se analiza la sensibilidad a la extinción que una población hipotética de la especie pudiera tener ante variaciones en la mortalidad y la reproducción.

## 2. MARCO TEÓRICO

### 2.1 Historia de vida y la rareza: guagua loba, *Dinomys branickii* (Peters 1873)

La teoría de historia de vida establece que las características poblacionales evolucionan y que factores selectivos determinan la forma en que una especie se desarrolla, se reproduce y muere. Asimismo, establece que existe una compensación entre aptitud y reproducción y que fuerzas evolutivas operan en dos direcciones diferentes por lo que se tendría un continuo entre estrategias reproductivas r y k, de acuerdo con la probabilidad de supervivencia de los individuos de una especie (Roff 1992, Audesirk et al. 2003).

Algunas características de la historia de vida se relacionan con condiciones de rareza y de alto riesgo de extinción (Flather & Sieg 2007). Entre estas, el mayor tamaño corporal, alta especialización del hábitat, amplias áreas de distribución, largo periodo de gestación y bajo número de crías por parto; no obstante, los patrones varían entre grupos filogenéticos (Arita et al. 1990, Gaston 1994, Purvis et al. 2000, O'Grady et al. 2004, Cardillo et al. 2005, Flather & Sieg 2007). Mientras para primates las características más relacionadas con el riesgo de extinción son la especificidad de dieta (Harcourt et al. 2002, Doherty & Harcourt 2004) para los carnívoros lo es la disponibilidad de hábitat (Wroe et al. 2004).

Los atributos poblacionales determinan la estrategia de historia de vida de las especies (Kraus et al. 2005). Estas características refieren a atributos emergentes primarios (natalidad, mortalidad, inmigración y emigración) y secundarios (distribución, crecimiento poblacional, estructura de edades, composición genética, proporciones de sexos y estructura

social) (Ricklefs 1998, Kattan & Valenzuela 2008). Los atributos poblacionales primarios permiten visualizar tendencias poblacionales, mostrando relación con la expectativa de supervivencia de individuos (Rabinovich 1978, Ricklefs 1998). Estos atributos se relacionan con el funcionamiento de los individuos y la dinámica de las poblaciones en aspectos como capacidad de colonización y persistencia de poblaciones (Morrison 2009).

La tasa reproductiva condiciona la capacidad de colonización e incluye la duración de periodos de gestación, tasa de crecimiento de individuos, edad de apertura de ojos, edad al destete, edad de la madurez sexual, intervalo entre reproducciones y longevidad (Heppell et al. 2000). La mortalidad, como efecto de cambios en tamaños de poblaciones, muestra varios patrones; por ejemplo, especies con historia de vida lenta (p.e. osos, felinos grandes) tienden a tener bajas tasas relativas de mortalidad, mientras que especies de menor tamaño (p.e. primates y pequeños felinos), que presentan altas mortalidades en edades tempranas, tienen mayores tasas de nacimientos (Webster et al. 2004, Kraus et al. 2005).

Los atributos de poblaciones de una misma especie pueden variar en el espacio y el tiempo (Gómez-Posada & Kattan 2008). En mamíferos tropicales, las densidades y abundancias puede variar entre poblaciones (Emmons & Feer 1997), lo cual es consecuencia de limitaciones en la disponibilidad de recursos, además de presiones ambientales y antrópicas (cacería, fragmentación de hábitat, calidad de hábitat) (p.e. Peres 2001). Por tanto, las especies exhiben adaptaciones que les permiten tener un rango (amplio o angosto) de respuesta frente a cambios ambientales o factores deletéreos en función de las variaciones espaciotemporales (Isaac & Cowlishaw 2004). Pero, si los umbrales de tolerancia son



sobrepasados, las poblaciones pueden llegar a extinguirse, como se menciona para poblaciones de especies raras (Flather & Sieg 2007).

La rareza de las especies es una condición ecológica ligada a la baja probabilidad de encontrar individuos de sus poblaciones (Gaston 1994). Las causas pueden presentarse a varias escalas y sujetadas a aspectos ecológicos particulares dados por la mezcla de tres factores: distribución geográfica, especificidad de hábitat y tamaño de la población (Flather & Sieg 2007). La rareza geográfica, incluye a especies que colonizan un número reducido de áreas. La rareza de hábitat, atañe a especies que utilizan hábitats específicos, aunque pueden mostrar amplia distribución. La rareza demográfica, incluye a especies con bajas densidades a lo largo de toda su distribución, aunque ésta sea amplia y/o no estén asociadas a hábitats específicos (Rabinowitz et al. 1986, Gaston 1994, Flather & Sieg 2007).

No hay una sola característica de historia de vida que permita determinar porque una especie es rara o sus poblaciones son propensas a la extinción, pero la comparación entre especies filogenéticamente emparentadas, raras y comunes ha permitido identificar patrones en grupos y particularidades de las especies (p.e. Cadotte & Lovett-Doust 2002, Cofre et al. 2007). Estas comparaciones se hacen mediante contrastes de historias de vida y características ecológicas entre múltiples especies, o entre dos especies. Las comparaciones entre múltiples especies son ventajosas porque permiten elucidar patrones desde amplios espectros de formas, ciclos de vida y categorías taxonómicas, mientras que las comparaciones entre dos especies permiten análisis detallados.

Los estudios ecológicos comparativos con caviomorfos establecen que especies emparentadas tienden a ocupar nichos similares (p.e. González-M. & Alberico 1993). No obstante, varias especies de caviomorfos coexisten en un mismo hábitat explotando diferencialmente los recursos (Miller 1964, Grant 1972, Poux et al. 2006); este es el caso de la Rata acorazada *Hoplomys gymnurus* Thomas 1897 y el Ratón semiespinoso *Proechimys semispinosus* Tome 1860 (Hystricognathi: Caviomorpha: Echimyidae) (Tomblin & Adler 1998). Este tipo de resultados también se ha obtenido en comparaciones en comunidades de roedores (Vázquez et al. 2000) y en otros grupos biológicos (Bevill & Louda 1993, Cadotte & Lovett-Doust 2002, Münzbergová 2005, Cofre et al. 2007).

Una especie que recurrentemente ha sido considerada rara y en riesgo de extinción es la guagua loba (White & Alberico 1992). Esta especie, a pesar de presentar una amplia distribución, tiene bajas abundancias locales y usa hábitat particulares (Saavedra-Rodríguez et al. 2012). Esta es un roedor hystricognato caviomorfo (Hystricognathi: Caviomorpha) único dinómido viviente (Dinomyidae), que está presente en Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Brasil, hasta Bolivia y tiene distribución básicamente andina con algunas poblaciones amazónicas (White & Alberico 1992, Emmons & Feer 1997). En Colombia se encuentra en bosques andinos y subandinos de las tres cordilleras (Alberico et al. 2006, Muñoz 2002). De las poblaciones silvestres de guagua loba no se conocen datos de natalidad, mortalidad, supervivencia y/o expectativas de vida (Collins & Eisenberg 1972, White & Alberico 1992).

La guagua loba coexiste en algunas localidades con la paca común *Cuniculus paca* Linnaeus 1766, y con otra especie considerada rara, la paca de páramo *Cuniculus*

*taczanowskii* Stolzmann 1865. Algunos estudios comparativos sobre uso de hábitat concluyen que la guagua loba y la paca de páramo comparten componentes de la dieta, pero las evidencias experimentales soportan el uso diferencial de recursos (Grand & Eisenberg 1982, Osbahr 1998, Osbahr 1999, Osbahr et al. 2009). De poblaciones silvestres se conoce que la paca común tiende a ser solitaria (Pérez 1992), mientras que la guagua loba es gregaria (Saavedra-Rodríguez et al. 2012, White & Alberico 1992).

Los roedores caviomorfos de América corresponden a más de 230 especies (Woods & Kilpatrick 2005) de las cuales al menos treinta son consideradas amenazadas bajo diferentes categorías. Por tanto, las características de la historia de vida de la guagua loba como especie amenazada y rara pueden ser vistas como atributos compartidos con otras especies del grupo. En este orden de ideas, análisis comparativos entre múltiples especies, o con la especie que tenga mayor semejanza ecológica (p.e. *Cuniculus* spp.), han de ser útiles para resolver interrogantes sobre los factores condicionantes de rareza y de amenaza.

## **2.2 Tendencias a la extinción: una aproximación para la guagua loba**

Los atributos poblacionales (natalidad, reproducción, supervivencia y mortalidad) son determinantes en los cambios de la dinámica de las poblaciones; estos permiten establecer tendencias de la persistencia en el tiempo y el espacio de las poblaciones (Rabinovich 1978, Audesirk et al. 2003, Morrison 2009). Las altas mortalidades y/o bajas tasas reproductivas incrementan la susceptibilidad de las poblaciones a procesos estocásticos (variación en tasas de natalidad y mortalidad), genéticos (pérdida de variabilidad genética y endogamia) y ambientales (catástrofes naturales) (Gilpin & Soulé 1986, Andrén 1994). Así, cuando los

efectos deletéreos relacionados con degradación, fragmentación o pérdida del hábitat y factores ecológicos inciden, las poblaciones tienden a volverse pequeñas y aisladas, llegando incluso a extinguirse (Soulé 1987, Gilpin & Soulé 1986, Young & Clarke 2003).

Para la guagua loba, la rareza y riesgo de extinción de sus poblaciones se argumenta en cuestionamientos que se han hecho sobre especies raras y propensas a la extinción, y que se relacionan con atributos poblacionales (ver Flather & Sieg 2007). Por ejemplo: 1) considerando la historia de vida lenta, ¿podrían las poblaciones de esta especie recuperarse rápido ante situaciones de amenaza?, 2) con relación a la especificidad de hábitat, ¿sería posible encontrar individuos de esta especie afuera de los hábitats particulares que usa?, 3) teniendo en cuenta su particularidad filogenética, ¿qué tanto aporta este taxón a la diversidad evolutiva del grupo?, y 4) considerando la presión antrópica, ¿podría ser la especie explotada sosteniblemente sin que se afecten sus poblaciones?.

Al respecto, especies con historia de vida lenta usualmente son de tamaño corporal grande, y presentan bajas tasas reproductivas (Peters 1983, Ricklefs 1998). Las poblaciones de estas especies exhiben baja elasticidad reproductiva pero amplia elasticidad en supervivencia de individuos (Heppel et al. 2000). Por tanto, cambios en el tamaño de la población efectiva (hembras reproductivas) afectarían la persistencia y crecimiento de las poblaciones (Morrison 2009). De tal manera que si se afecta de forma negativa la supervivencia de la población efectiva, el crecimiento poblacional sería negativo y la población tendería a desaparecer al existir una baja capacidad de recuperación (Soulé 1987, Gilpin & Soulé 1986).

Las especies que utilizan hábitats particulares son afectadas por la disponibilidad de hábitats y esto limita el crecimiento de la población (Flather & Seieg 2007). De esta manera, cuando los procesos determinísticos de degradación y la fragmentación de hábitat acontecen, la mortalidad incrementa y disminuye el crecimiento poblacional; así, las poblaciones se vuelven más pequeñas y aisladas, y están sujetas a amenazas adicionales de relacionadas con procesos estocásticos (como genética, demografía o fluctuaciones ambientales) que reducen la tasas de supervivencia o reproducción (Soulé 1980, Gilpin & Soulé 1987) siendo propensas a desaparecer.

La singularidad filogenética y la antigüedad del clado de los dinómidos, considerados los roedores de mayor tamaño que existieron (Sánchez et al. 2003, Rinderknecht & Blanco 2008), estaría enmarcada en lentos cambios evolutivos comparados con especies de tamaño menor (Isaac & Cowlshaw 2004). Estos cambios se relacionan con la capacidad de respuesta de las poblaciones ante eventos determinísticos, estando sujetas a que procesos estocásticos ocasionen decrecimiento poblacional, y a tener limitaciones para recuperarse.

Para evaluar el riesgo de extinción de especies con este tipo de historia de vida y características poblacionales se hacen análisis de viabilidad de poblaciones (PVA). Esta aproximación se ha realizado con otros mamíferos como el mono araña muriqui, *Brachyteles arachnoides* (Strier 2000), el venado andino *Hippocamelus antisensis* (Barrio 2007) y el panda gigante de China, *Ailuropoda melanoleuca* (Zhou & Pan 1997). Los PVA son una representación de la realidad del sistema de una población, sobre el cual se tiene información de factores que influyen sobre el tamaño poblacional; información que ha de ser usada para calcular probabilidades de declinación bajo una base temporal acorde con la

historia de vida de la especie (Akçakaya & Sjögren-Gulve 2000, Miller & Lacy 2005). No obstante, los PVA no establecen valores absolutos, sino tendencias al declive poblacional y de riesgos de extinción con base a las condiciones poblacionales establecidas.

Para llevar a cabo un PVA es necesario conocer aspectos de la dinámica de las poblaciones de la especie como 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 o que producen una, dos o tres crías, mortalidad de hembras y machos por edades (Miller & Lacy 2005). Muchos de estos aspectos son difíciles de conocer de poblaciones silvestres, por lo que datos de historia de vida, de poblaciones cautivas o especies emparentadas permiten tener aproximaciones (Chapman 1991, Branch 1993, Zhou & Pan 1997, Green et al. 2002).

Los PVA han recibido numerosas críticas y halagos desde la década de los 80 cuando empezaron a ser empleados para evaluar poblaciones de especies de interés para la conservación. Coulson et al. (2001) y Reed et al. (2002), presentan quizás las críticas más representativas y puntos de discusión similares relacionadas con este tema. Estos autores concluyen que los PVA deben ser usados con precaución, considerando que los resultados dependen de la eficacia de la estructura del modelo y la calidad de los datos, por lo que debe haber una evaluación de la confiabilidad, deben ser sometidos a revisión externa y la estructura del modelo, los datos y los resultados deben ser tratados como hipótesis a probar. Estos autores también sugieren que se desarrollen modelos cuantitativos formales, a realizar evaluaciones de la reacción de denso-dependencia de las especies y no utilizar PVA para calcular tamaños poblacionales mínimos o probabilidades específicas de extinción. Reed et

al. (2002) argumentan que el uso más adecuado del PVA es comparar los efectos relativos de las acciones de manejo sobre el crecimiento de la población o su persistencia; este argumento es compartido por Coulson et al. (2001), quienes adicionan la exploración teórica de las implicaciones de los supuestos de los modelos sobre la probabilidad de extinción y la dinámica poblacional.

Uno de los mayores componentes de los PVA es el exploración del efecto de las tasas vitales (reproducción, supervivencia, y otros) sobre crecimiento poblacional. Pero la falta de datos y/o ausencia de información temporal o espacial que permita conocer la elasticidad que las poblaciones tienen sobre los parámetros incluidos en el modelo (Chirakkal & Erber 2010) adiciona incertidumbre en los resultados. Por tal motivo los PVA pueden conllevar a predicciones no confiables, por lo que se requiere evaluar la sensibilidad de la información (Reed et al. 2002, Coulson et al. 2001, Naujokaitis-Lewis et al. 2009).

Para el caso que concierne a esta investigación, la incertidumbre generada por la ausencia de datos sobre valores y de elasticidad de los parámetros poblaciones de vida silvestre y el sesgo que trae consigo el uso de datos de colonias cautivas, establece la necesidad de realizar prospecciones para evaluar la sensibilidad de tasas de mortalidad y reproducción. Estos resultados han de ser interpretados como hipótesis sobre una población idealizada con los sesgos ya mencionados.

### 3. OBJETIVOS

#### 3.1 General

Identificar características de historia de vida y de atributos poblacionales que contribuyan a explicar la condición de rareza en la guagua loba (*Dinomys branickii*).

#### 3.2 Específicos

- Comparar las historias de vida de la guagua loba y de otros roedores caviomorfos emparentados.
- Establecer diferencias en atributos poblacionales de poblaciones cautivas de la guagua loba y la paca común (*Cuniculus paca*).
- Simular el riesgo de extinción de una población de guagua loba.
- Realizar análisis de sensibilidad (aporte diferencial al riesgo de extinción) de la mortalidad y la reproducción sobre la población simulada de guagua loba.

### 4. HIPÓTESIS

**H<sub>1</sub>:** Las poblaciones de Guagua loba de la Universidad de Ciencias Aplicadas y Ambientales y la Fundación Zoológico de Cali presentan supervivencia similar de individuos en las diferentes edades.

**H<sub>2</sub>:** Las poblaciones de guagua loba y paca tienen supervivencias similares de individuos en las diferentes edades.

**H<sub>3</sub>:** La supervivencia de machos y hembras de guagua loba son similares.

**H<sub>4</sub>:** La población simulada de guagua loba presenta bajo riesgo de extinción en 100 años.

**H<sub>5</sub>:** La mortalidad y reproducción no afectan de forma diferencial el riesgo de extinción poblacional.



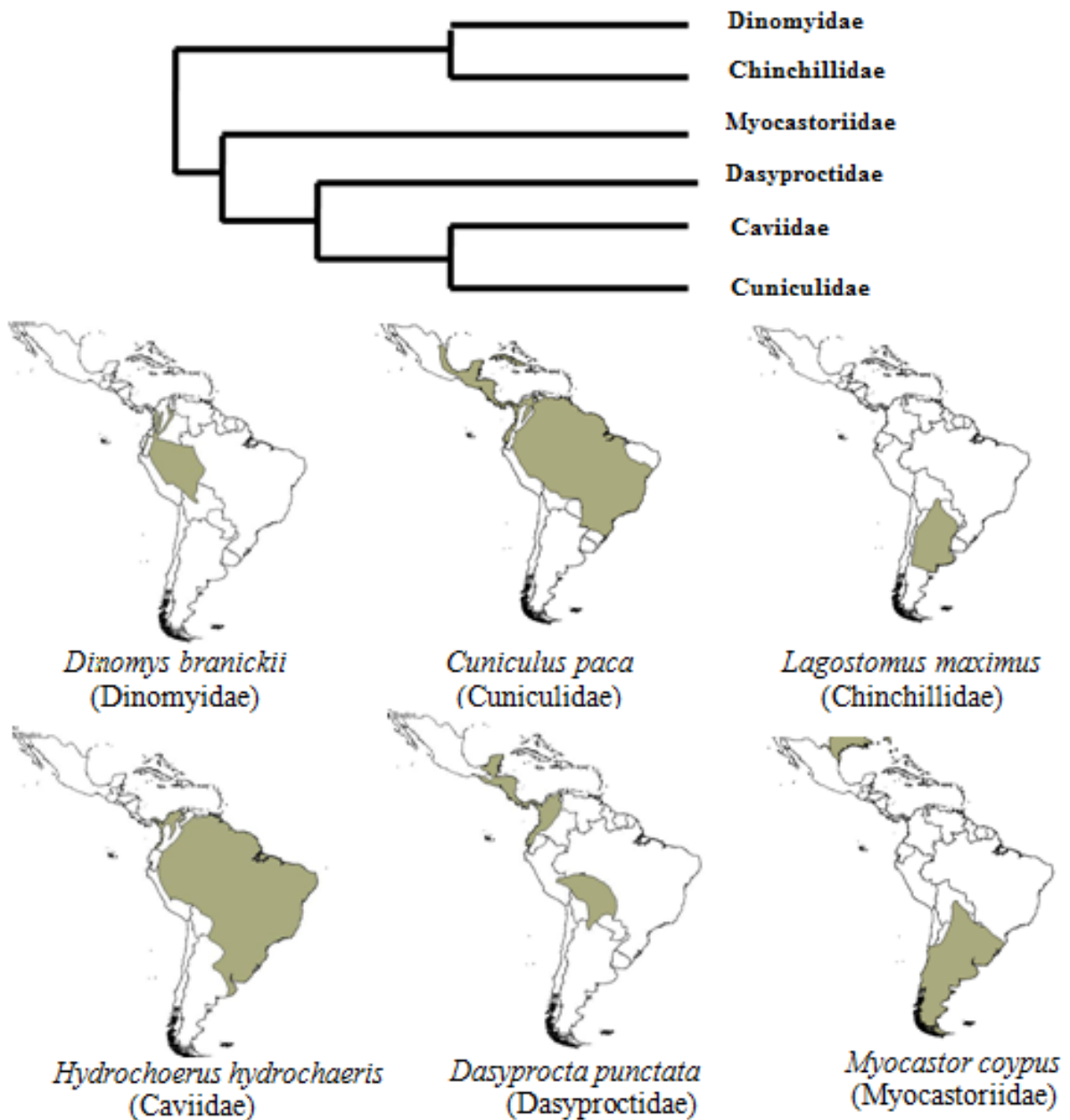
## 5. JUSTIFICACIÓN

- La guagua loba se considera una especie rara y en riesgo de extinción pero poco se ha explorado sobre los factores que determinan su condición. Por tanto, evaluar este interrogante es valioso y estudios comparativos de historia de vida y atributos poblacionales pueden ayudar a identificar los factores relacionados.
- Aspectos poblacionales de la guagua loba han sido escasamente estudiados. Abordar estos aspectos desde la perspectiva del cautiverio puede permitir aproximarse a las tendencias en las poblaciones en vida silvestre.
- Los resultados de esta investigación permitirán llenar vacíos de información acerca de aspectos de la biología, patrones reproductivos, mortalidades y su influencia en el riesgo de extinción. Esta información puede ser útil en el marco de la planificación de la conservación, priorizando aspectos poblacionales que deben ser manejados para asegurar la persistencia de las poblaciones de especies amenazadas.

## 6. MATERIALES Y MÉTODOS

### 6.1 Comparación entre roedores caviomorfos

Se hicieron dos comparaciones entre los datos obtenidos de guagua loba y los de otros roedores emparentados (Figura 1). La primera fue una comparación descriptiva de las características de historia de vida disponibles en la literatura para guagua loba y otras cinco especies de caviomorfos: la paca (*Cuniculus paca*), el chigüiro (*Hydrochoerus hydrochaeris*), el guatín (*Dasyprocta punctata*), el coipo (*Myocastor coypus*) y la vizcacha (*Lagostomus maximus*). La segunda, considerando que existen individuos cautivos de guagua loba y de paca (*Cuniculus paca*), y que las historias clínicas estuvieron disponibles, se contrastó la información de los atributos poblacionales obtenida de cautiverio para estas dos especies, de manera que se tuvo en cuenta información de las tablas de vida (i.e mortalidad, longevidad, tamaño de camada, reproducción y gestación).



**Figura 1.** Familias de roedores caviomorfos (Rodentia: Hystricognathi: Caviomorpha) utilizadas para las comparaciones. La tipología del árbol sigue la propuesta de Opazo (2005) y los mapas fueron tomados de Nature Serve (INFONATURA: ANIMALS AND ECOSYSTEMS OF LATIN AMERICA [web application]. 2007. Version 5.0 . Arlington, Virginia (USA): NatureServe. <<http://www.natureserve.org/infonatura>> consulta: 22 de Julio de 2011).

El presente estudio se llevó a cabo con registros de historias clínicas de individuos cautivos de dos instituciones: la Fundación Zoológico de Cali (ZooCali), Cali, Colombia (3°27' N, 76°31' O, elevación 1000 m, temperatura media 24°C) para guagua loba y paca, y la Unidad de Investigación en Fauna Silvestre de la Universidad de Ciencias Aplicadas y Ambientales (UDCA) Bogotá D.C., Colombia (4°35' N, 74°4' O, elevación 2630 m, temperatura media 13°C) (sólo para guagua loba). Se revisaron las historias clínicas disponibles de los individuos, registrando datos de sexo, fecha de nacimiento y de defunción; a partir de esta información se estableció la edad de fallecimiento. Además se tuvo en cuenta la información asociada a partos (fecha, número de crías nacidas y tiempo entre partos).

Una vez obtenida la información, a cada individuo se le asignó un intervalo de edad. Con el propósito de calcular la expectativa de vida, mortalidad y supervivencia de individuos por clases de edad; se construyó una tabla de vida por sexo y población, siguiendo el método propuesto por Ricklefs (1998). Inicialmente se tomaron datos para 13 intervalos de edades (cada intervalo de un año) considerando los datos de la Fundación Zoológica de Cali, pero fue necesario reconsiderar esta hecho porque para la UDCA los datos se tienen consignados por categorías de desarrollo (neonatos, juveniles y adultos). Las variables para la tabla de vida se calcularon con las ecuaciones referidas en la Tabla 1.

Diferentes aspectos de la reproducción en mamíferos están codificados en su material genético, y en muchos casos son regulados por factores ambientales (temperatura, disponibilidad de alimento, fotoperiodo, entre otros). Por lo anterior, para realizar el análisis con datos de cautiverios se tienen varias consideraciones y supuestos:

1. Las tablas de vida se construyeron como ejercicio para describir supervivencia y mortalidad por edades en las colonias cautivas, más no documentan un ejercicio de dinámica de población propiamente dicho (nacimientos - muertes en el tiempo).
2. Las condiciones del cautiverio en ambas instituciones fueron lo más similares a las naturales. No estuvieron encerrados en jaulas individuales, no fueron sometidos a estrés por escasez de alimento y no hubo cambio en el fotoperiodo.
3. La conformación de grupos puede tener significado en la reproducción; esto no se pudo evaluar, pues no existen datos provenientes de poblaciones en vida silvestre, y la conformación de grupos en cautiverio es artificial.
4. Los individuos que salieron de las instituciones producto de intercambios u otros, no se consideran para el análisis pues se desconocen las fechas de fallecimientos.

Para determinar la incidencia o la intensidad de la mortalidad a edades tempranas en los diferentes sexos de cada población, se realizaron curvas de supervivencia para cada sexo.

Para esto, se graficó el número de sobrevivientes ( $l_x$ ) contra el correspondiente intervalo de edad ( $x$ ) y se identificó el tipo de curva de supervivencia de cada población.

**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 ( $L_x$ ).	$L_x = \frac{(l_x) + (l_{x+1})}{2}$
Número de sobrevivientes al inicio de cada intervalo de tiempo ( $l_x$ ).	$l_x = (2L_x) - (l_{x+1})$
Número de muertos de cada intervalo de edad ( $dx$ ).	$dx = (l_x) - (l_{x+1})$
Probabilidad de mortalidad específica por intervalo de edad ( $q_x$ ).	$q_x = (dx)/(l_x)$
Probabilidad de supervivencia específica por intervalo de edad ( $S_x$ ).	$S_x = 1 - q_x$

Atributo poblacional	Cálculo
Expectativa de vida estimada en unidades de tiempo que queda por vivir ( $T_x$ ).	$T_x = \sum_x^m L_x$
Esperanza real de vida para un individuo de edad $x$ durante cada intervalo de edad ( $e_x$ ).	$e_x = (T_x)/(l_x)$

## 6.2 Riesgo de extinción en Guagua loba: aproximación hipotética

Aunque hay varias herramientas de modelado para realizar PVA, en este estudio se usó el software Vortex® (Lacy et al. 2005) que modela la dinámica poblacional como eventos discretos secuenciales (por ejemplo nacimientos, muertes, proporción de sexos de las crías, catástrofes) que ocurren según probabilidades definidas.

Este programa ha sido diseñado para modelar especies con baja reproducción y larga expectativa de vida (Lacy 1993); esta consideración fue importante para el trabajo con Guagua loba, ya que esta presenta historia de vida lenta. Vortex simula una población yendo a través de la serie de eventos que describen el ciclo de vida típico de organismos diploides de reproducción sexual (explicación detallada del programa se presenta en el Anexo E). Puesto que el crecimiento o decrecimiento de una población simulada está fuertemente influenciado por procesos estocásticos, diferentes corridas del programa producen resultados diferentes, utilizando exactamente los mismos parámetros de entrada. En consecuencia, el modelo se repite muchas veces para revelar la distribución de los destinos que la población podría experimentar en un determinado conjunto de condiciones de entrada (Miller & Lacy 2005).

Se evaluó el riesgo de extinción de una población simulada de Guagua loba mediante simulaciones con datos específicos de mortalidad y reproducción obtenidos de cautiverio de la Fundación Zoológica de Cali. Considerando que estos tienen la incertidumbre que establece el cautiverio, y que los atributos de historia de vida en una especie varían entre poblaciones y a lo largo del tiempo debido a patrones de elasticidad en los factores poblacionales (Heppell et al. 2000), las simulaciones se hicieron sobre una variación hipotética (no documentada) para varios factores (tasas de mortalidad en las diferentes edades, porcentaje de machos reproductivos) y se realizaron análisis de sensibilidad para evaluar el efecto de los valores. Las clases de edades fueron (1) 0 a 5 meses para neonatos (hasta el destete), (2) 5 a 22 meses para juveniles (hasta la madurez reproductiva) y (3) 22 a 144 meses en adultos. Además se incluyó la información de historia de vida para la especie, disponible en literatura (Collins & Eisenberg 1972, White & Alberico 1992, Emmons & Feer 1997).

El modelo asume una población independiente sin dispersión dada la ausencia de información de este parámetro para individuos en vida silvestre. Basado en el concepto de tamaños mínimos para poblaciones viables (MVP) (Soulé 1987) se consideró 500 como el tamaño inicial, la capacidad de carga de la población idealizada es de un individuo más ( $K=501$ ), y se considera que la densidad no muestra efecto. Los valores de cautiverio y literatura referentes a longevidad de la Guagua loba están hasta 12 años y este se usó como máxima edad para la reproducción. Los valores de mortalidad se trabajaron con los obtenidos de cautiverio ya que no hay datos de poblaciones silvestres. En todas las simulaciones se modeló la estocasticidad demográfica y no se consideró el efecto del

ambiente. Por último, se asumió que no hay catástrofes afectando la población. Los valores considerados para este análisis se muestran en la Tabla 2.

Otros datos poblacionales incluidos en las simulaciones son la depresión por endogamia (efecto que tiene el entrecruce de individuos de una misma población y la ausencia de intercambio genético). En este aspecto, el valor de equivalentes letales utilizado fue 3.14, obtenido a partir de 40 poblaciones cautivas de mamíferos (Ralls et al. 1988). El porcentaje de genes recesivos letales utilizado fue 50%, que es estándar para el Vortex en ausencia de información de la especie (Miller & Lacy 2005). Se consideró poligamia a largo plazo como el sistema reproductivo de la guagua loba debido a que la especie es social y forma grupos reproductivos que, al parecer, permanecen estables en el tiempo (White & Alberico 1992); además se consideró que el porcentaje de machos en el grupo genético es 50% y que de este porcentaje producen descendencia un 22.5%. Los valores de mortalidad y reproducción se obtuvieron del cautiverio y se muestran en la tabla de vida.

**Tabla 2.** Parámetros poblacionales de la Guagua loba utilizados en el Análisis de Viabilidad Poblacional (PVA).

<b>Variable</b>	<b>Valor</b>
No. de iteraciones	1000
No. de años	100
Definición de extinción	Sólo un sexo sobrevive
No. de poblaciones	1
Equivalentes letales <sup>2</sup>	3.14
% Recesivos letales	50
Sistema reproductivo <sup>3</sup>	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 No. de camadas por año	1
Máximo No. de crías por camada	3



<b>Variable</b>	<b>Valor</b>
Proporción de los sexos al nacer	54.35
% Hembras adultas reproductivas	28.6
Desviación estándar	0.57
Mortalidad de hembras de 0 a 1 año.	14.29
Mortalidad anual de hembras mayores a un año.	24.77
Mortalidad de machos de 0 a 1 año.	38.64
Mortalidad de machos de 1 a 2 años.	25.93
Mortalidad anual de machos mayores a dos años.	22.64
% Machos reproductivos <sup>4</sup>	50
Tamaño poblacional inicial <sup>1</sup>	500
Capacidad de carga (K)	501

Fuentes: <sup>1</sup> Soulé (1987), <sup>2</sup> Ralls et al. (1988), <sup>3</sup> White & Alberico (1992), <sup>4</sup> Miller & Lacy (2005).

Para evaluar el impacto de parámetros específicos sobre la probabilidad de extinción se realizó un análisis de sensibilidad. En todas las simulaciones se usó el modelo base como partida para cambiar los valores de dos parámetros específicos de interés para cada simulación alternativa: la mortalidad y la reproducción. Estas variables fueron seleccionadas por dos razones: una, por la incertidumbre de los valores procedentes del cautiverio y dos, porque estos parámetros poblacionales son importantes en la persistencia de poblaciones pequeñas y de especies con historia de vida lenta, por lo que se asume que cualquier cambio en estos parámetros incide directamente en el resultado de las simulaciones. Para la mortalidad se realizaron corridas variando los valores en el 10% de mortalidad (+10% y -10%) para hembras, machos y juveniles. Para la reproducción, considerando que la especie muestra sistemas de agrupación en los que aparece un macho, se realizaron análisis cambiando el 15% de los machos disponibles para la reproducción. En total se simularon 162 escenarios. Las simulaciones fueron corridas para 100 años usando 1000 replicas para estimar: probabilidades de declinación y extinción ( $P_{ext}$ : la probabilidad de que la población desaparezca en 100 años), tiempo medio de extinción

( $T_{\text{mext}}$ : los años que se tarda la población en extinguirse) y estimar tasa de crecimiento poblacional ( $r$ : la tasa que mide el crecimiento de la población en el tiempo).

### **6.3 Análisis estadístico**

Para evaluar diferencias significativas entre las tablas de vida de machos y hembras y entre poblaciones de UDCA y la Fundación Zoológica de Cali de Guagua loba, y entre poblaciones de Guagua loba y Paca común de Fundación Zoológica de Cali se efectuaron pruebas de chi-cuadrado. Se realizaron pruebas no paramétricas (Kruskal-Wallis) para evaluar diferencias en las probabilidades de extinción y el tiempo medio de extinción entre los diferentes escenarios. Todos los análisis se hicieron con el software Statistica 7 ®.

## **7. RESULTADOS**

### **7.1 Comparación de historia de vida**

La comparación entre Guagua loba y representantes de otras familias de roedores caviomorfos muestra que hay características de historia de vida diferentes entre especies (Tabla 3). La Guagua loba es el segundo roedor de mayor tamaño, después del Chigüiro, y tiene una longevidad dentro del rango del grupo (12 años: rango 6 - 17 años). No obstante, se muestra más tardía en la reproducción al tener su primera reproducción a los 22 meses (casi a los dos años), valor mucho más alto que el de Chigüiro (18 meses) y que del pariente más cercano, la Vizcacha (7-8 meses). El periodo de gestación de la Guagua loba es casi el doble más largo que para las otras especies (223-283 meses; rango 104-154 para las otras especies) y tiene máximo un parto al año, frente a 2 ó 3 para las otras especies. Esto confirma que la tasa reproductiva de la Guagua loba es más baja en comparación con los otros representantes del grupo de caviomorfos.

### **7.2. Datos de poblaciones cautivas**

Se revisaron un total de 206 historias clínicas de individuos de guagua loba mantenidos en cautiverio en las dos instituciones. En ZooCali se revisaron 109 y en UDCA 97 historias clínicas. No se tuvieron en cuenta 41 de las historias clínicas (30 de ZooCali, 11 de UDCA) debido a que tenían información incompleta, que correspondía a individuos trasladados a otras instituciones. De las 79 historias clínicas restantes de ZooCali, 44 correspondieron a machos y 35 a hembras, mientras que de las 86 historias clínicas de UDCA, 40

correspondieron a machos y 46 a hembras. De paca común se revisaron 75 historias clínicas de individuos mantenidos en cautiverio en ZooCali, de las cuales sólo se tuvieron en cuenta 25 de ellas para los análisis, ya que eran las que tenían la información completa de fechas de nacimiento y defunción, además de la información reproductiva de los individuos. De estas historias 12 correspondieron a machos y 13 a hembras. A partir de la información obtenida se realizaron tablas de vida para machos y hembras de guagua loba de las dos instituciones (Tabla 4) y de paca común de ZooCali (Tabla 5).

**Tabla 3.** Características de historia de vida de seis especies de roedores caviomorfos.

Espece	Masa corporal (Kg)	Longevidad (años)	Sistema Reproductivo	Edad de la primera reproducción	Tiempo de gestación	Máximo número de camadas por año	Tamaño máximo de camada
<i>D. branickii</i> <sup>1,6,12</sup>	10 – 15	12	Poliginia a largo plazo	21 meses	223 - 283 días	1	2 (Raramente hasta 4)
<i>L. maximus</i> <sup>8,9</sup>	3.4 - 5.8	-	-	7 - 8 meses	154 días	2	1 - 2 (En cautiverio hasta 5)
<i>C. pacá</i> <sup>5,11,12</sup>	6 – 12	12 – 13	Monógamo	7.5 - 20 meses	114 - 119 días	3	1 (Raramente 2)
<i>C. taczanowskii</i> <sup>11</sup>	9.0	18.9	Monógamo	-	-	-	1 (Raramente 2)?
<i>D. punctata</i> <sup>2,10,11</sup>	2 – 4	17	-	-	104 - 120 días	2	1 – 3
<i>M. coypus</i> <sup>7,11</sup>	6.36 - 6.7	6,3 +/- 0.4	-	4 meses	127 - 139 días	3	1 – 13
<i>H. hydrochaeris</i> <sup>3,4,11</sup>	30 – 65	10 – 12	Poligamia	18 meses	150 días	1 - 2	4

<sup>1</sup>Collins & Eisenberg (1972), <sup>2</sup>Smythe (1978), <sup>3</sup>Mones & Ojasti (1986), <sup>4</sup>Chapman (1991), <sup>5</sup>Pérez (1992), <sup>6</sup>White & Alberico (1992), <sup>7</sup>Woods et al. (1992), <sup>8</sup>Branch (1993), <sup>9</sup>Jackson et al. (1996), <sup>10</sup>Emmons & Feer (1997), <sup>11</sup>Wallace et al. (2010),

<sup>12</sup>Cautiverio Fundación Zoológico de Cali.

**Tabla 4.** Tablas de vida para dos poblaciones en cautiverio de la Guagua loba *Dinomys branickii*. Zoo Cali: Fundación Zoológica de Cali; UDCA: Unidad de Investigación en Fauna Silvestre de la Universidad de Ciencias Aplicadas y Ambientales (N: Neonatos, J: Juveniles, A: Adultos).

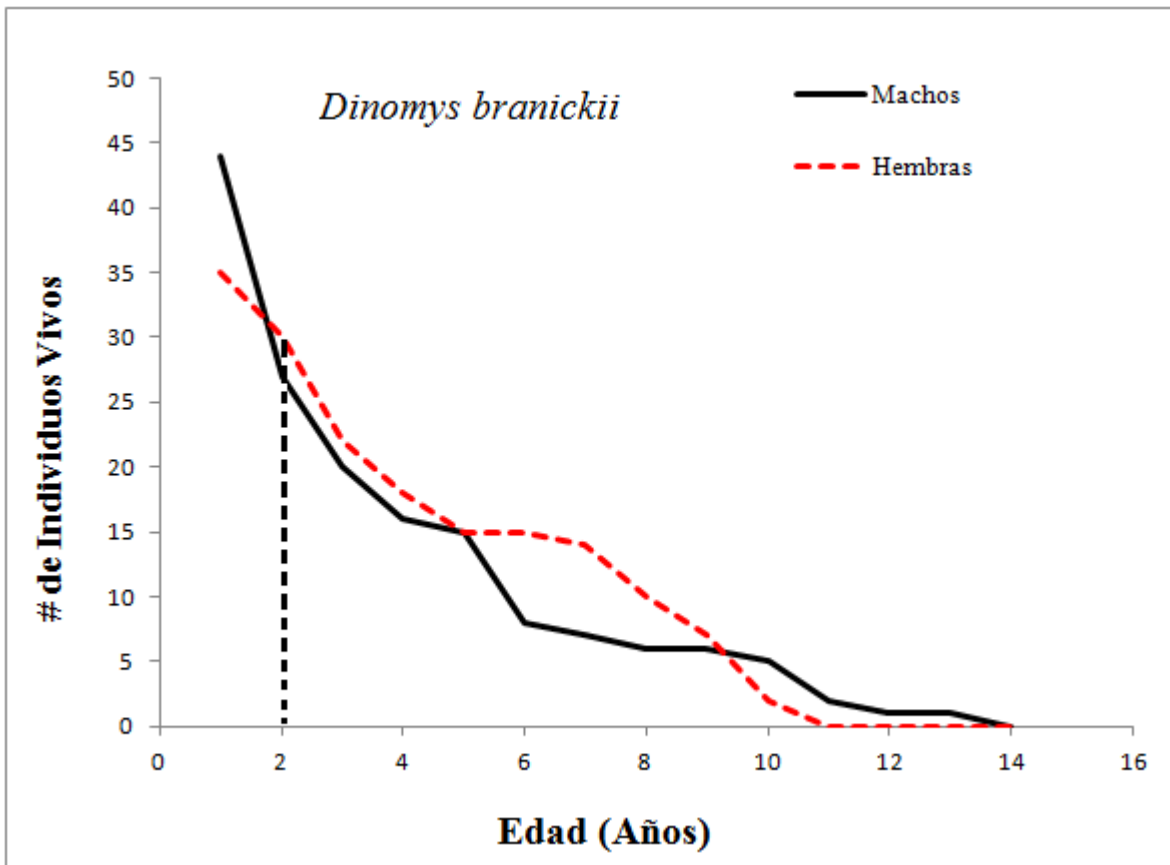
Institución	Sexo	Intervalo	Edad (Meses)	Categoría de Edad	$d_x$	$l_x$	$L_x$	$q_x$	$s_x$	$T_x$	$e_x$
Zoo Cali	Machos	1	0 - 5	N	11	44	38.5	0.2	0.8	76.0	1.7
		2	6 - 21	J	12	33	27.0	0.3	0.6	37.5	1.1
		3	22 - 144	A	21	21	10.5	1.0	0.0	10.5	0.5
	Hembras	1	0 - 5	N	3	35	33.5	0.1	0.9	72.5	2.1
		2	6 - 21	J	9	32	27.5	0.3	0.7	39.0	1.2
		3	22 - 144	A	23	23	11.5	1.0	0.0	11.5	0.5
UDCA	Machos	1	0 - 5	N	25	40	27.5	0.6	0.4	50.0	1.3
		2	6 - 21	J	0	15	15.0	0.0	1.0	22.5	1.5
		3	22 - 144	A	15	15	7.5	1.0	0.0	7.5	0.5
	Hembras	1	0 - 5	N	27	63	49.5	0.4	0.6	102.5	1.6
		2	6 - 21	J	1	36	35.5	0.03	0.9	53.0	1.5
		3	22 - 144	A	35	35	17.5	1.0	0.0	17.5	0.5

**Tabla 5.** Tablas de vida para una población en cautiverio (Fundación Zoológica de Cali) de la Paca *Cuniculus paca* (N: Neonatos, J: Juveniles, A: Adultos).

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	N	1	12	11.5	0.1	0.9	26	2.2
	2	6 - 21	J	2	11	10	0.2	0.8	14.5	1.3
	3	22 - 144	A	9	9	4.5	1.0	0.0	4.5	0.5
Hembras	1	0 - 5	N	6	13	10	0.5	0.5	20.5	1.6
	2	6 - 21	J	0	7	7	0.0	1.0	10.5	1.5
	3	22 - 144	A	7	7	3.5	1.0	0.0	3.5	0.5

Los machos de guagua loba de ZooCali exhibieron tasas de mortalidad altas en edades tempranas. La mortalidad durante los primeros meses de vida fue elevada, la probabilidad de mortalidad específica para el intervalo de edades de neonatos fue 0.2 (Tabla 4). La expectativa de vida para los individuos de la población que se encuentren en ese rango de edades fue relativamente baja respecto a la longevidad máxima (aprox. 12 años). Un número reducido de individuos llegan al estado adulto y alcanzan el máximo de edad. Las hembras de la Fundación ZooCali exhibieron un comportamiento diferente en la supervivencia. Durante los primeros meses de vida (neonatos) la probabilidad de mortalidad específica fue 0.1. La curva de supervivencia de las hembras también fue diferente a la de los machos (Figura 2). En las hembras la supervivencia es relativamente similar durante todos los intervalos de edades. Los machos en esta población exhibieron una mayor longevidad respecto a las hembras.

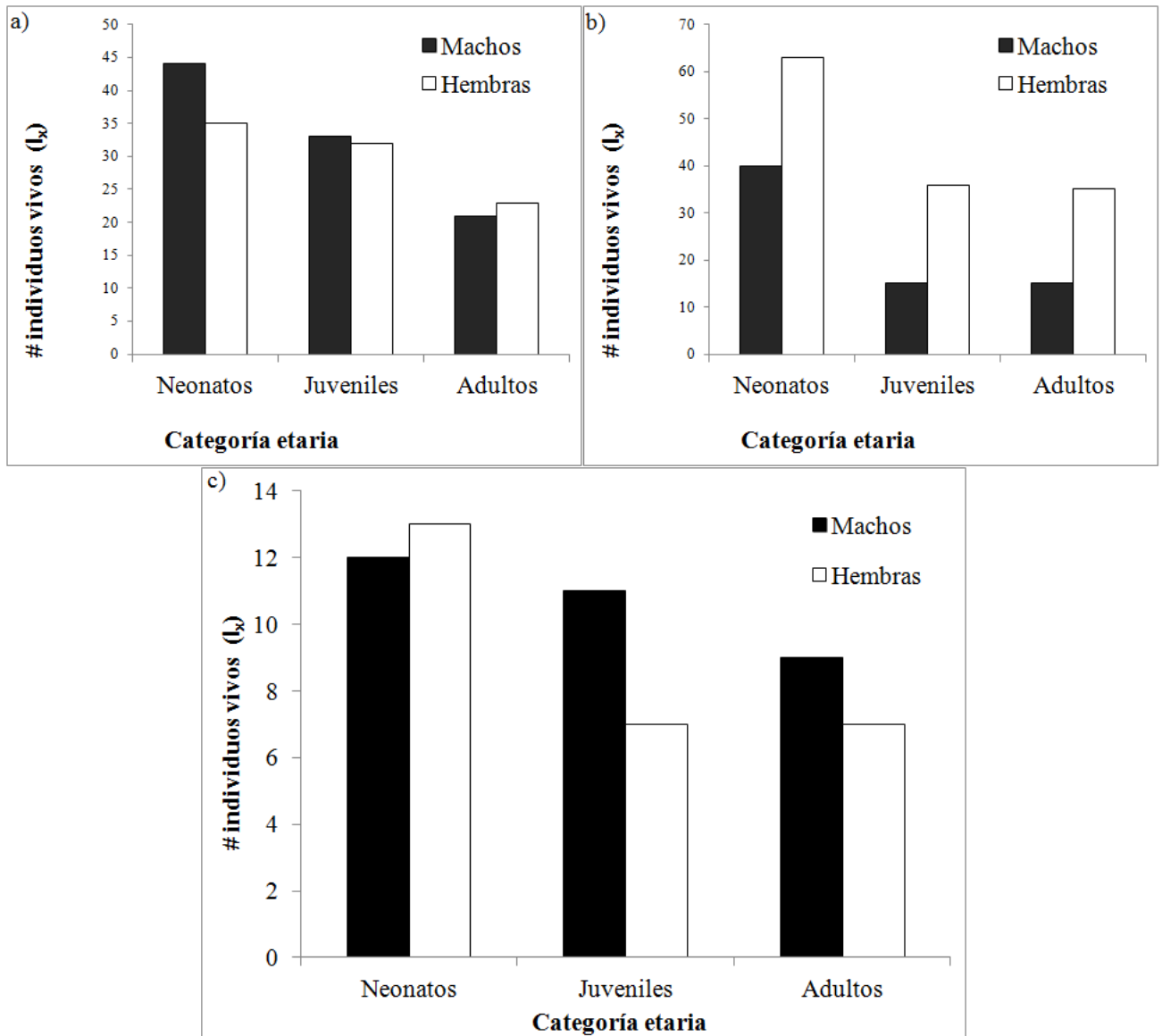
La supervivencia observada de Guagua loba fue diferente entre las poblaciones de las dos instituciones: hembras ( $\chi^2 = 28.1$ ;  $p \leq 0.01$ ) y machos ( $\chi^2 = 74.3$ ;  $p \leq 0.01$ ). Hay diferencias en supervivencias entre machos y hembras de la población de ZooCali ( $\chi^2 = 10.9$ ;  $p \leq 0.05$ ) y UDCA ( $\chi^2 = 8.7$ ;  $p \leq 0.05$ ). Para la población de ZooCali, los machos presentan mayor tasa de mortalidad, mientras que las hembras tienen mayor supervivencia. Por su parte, la población de guagua loba de la UDCA muestra una supervivencia baja durante las primeras edades, tanto para machos como para hembras.



**Figura 2.** Curvas de supervivencia para machos y hembras de la guagua loba *Dinomys branickii* (ZooCali).

La comparación entre guagua loba y paca de ZooCali establece que existen diferencias en la supervivencia de individuos por edades: machos ( $\chi^2 = 16.9$ ;  $p \leq 0.01$ ) y hembras ( $\chi^2 = 52.7$ ;  $p \leq 0.01$ ). Dentro de las pacas, los machos tienden a tener supervivencia menor respecto a las hembras ( $\chi^2 = 46.4$ ;  $p \leq 0.01$ ), estableciendo una pérdida de machos constante y pérdida temprana de hembras (Figura 3).





**Figura 3.** Supervivencia por categorías de edad de machos y hembras de individuos cautivos de la guagua loba *Dinomys branickii* (a. ZooCali, b. UDCA) y paca *Cuniculus paca* (c. ZooCali).

### 7.3 Riesgo de extinción en guagua loba: aproximación hipotética

El modelo base generado con los datos obtenidos indica que bajo el escenario hipotético modelado, en todas las simulaciones a 100 años la población hipotética se extingue ( $P_{\text{ext}} = 1$ ,  $T_{\text{mext}} 42 \text{ años} \pm 7.12$ ), reduciéndose la población en un 50% durante los primeros diez años. Los valores de  $P_{\text{ext}}$  y  $T_{\text{mext}}$  no fueron significativamente diferentes en la mayoría de los escenarios simulados ( $p > 0.05$ ; Anexos B y C) y, en casi todos los casos, la tendencia fue hacia la extinción. No obstante, cuando se disminuyó en un 10% la tasa de mortalidad de hembras de la población (de 24.8 a 14.8 %) la tendencia cambió, estableciéndose diferencias significativas con la mortalidad de hembras juveniles ( $H = 15.67$ ;  $p = \leq 0.01$ ) y adultas ( $H = 29.15$ ;  $p = \leq 0.01$ ), lo que conlleva a una probabilidad de extinción baja ( $P_{\text{ext}} = 0.24 \pm 0.3$ ). Este resultado sugiere que la mortalidad de las hembras fue la variable con más efecto en la probabilidad de extinción en la población hipotética de Guagua loba. Cuando se modificaron los valores de reproducción (machos disponibles, tasas reproductivas de hembras juveniles y machos juveniles y adultos), la  $P_{\text{ext}}$  siempre fue cercana a 1, indicando que al parecer estas variables no inciden significativamente sobre la persistencia de poblaciones ( $p > 0.05$ ; Anexos B y C).

## 8. DISCUSIÓN

La Guagua loba es una especie rara y en riesgo de extinción; estas condiciones podrían ser explicadas con base en características de historia de vida (Gaston 1994, McKinney 1997, Purvis et al. 2000, Cardillo 2003, Cardillo et al. 2005). La historia de vida de una especie es una estrategia ligada a la distribución óptima de la energía de los organismos en que la supervivencia de la progenie varía desde satisfactoria a inadecuada (Roff 1992). La estrategia reproductiva de la Guagua loba permite establecer que las presiones evolutivas favorecen la inversión de energía y recursos en unos pocos descendientes. De manera que se reproduce en tasas bajas, pero se espera que invierta mucha energía asegurando el desarrollo exitoso de la progenie.

La alta mortalidad de juveniles obtenida para colonias cautivas de Guagua loba no es la esperada para roedores caviomorfos, ni se presume que sea la presente en poblaciones silvestres de la especie. Las tasas de mortalidad de juveniles han de ser más bajas debido al cuidado parental (Kraus et al. 2005, Ebensperger & Blumstein 2006), documentado en la Guagua loba (Mones & Ojasti 1986, Pérez 1992, Woods et al. 1992).

La sociabilidad es una estrategia que permite el cuidado de la progenie, disminuyendo el riesgo de depredación como factor de mortalidad y esta estrategia se presenta en diferentes roedores caviomorfos (Ebensperger & Blumstein 2006). Por ejemplo, el Chigüiro (*Hydrochoerus hydrochaeris*) forma grupos de más de 20 individuos, garantizando el cuidado cooperativo de los juveniles (Mones & Ojasti 1986, Maldonado-Chaparro & Sánchez-Palomino 2010) y para un mejor forrajeo (p.e. Blundell et al. 2002, Ebensperger

2001, Ebensperger & Blumstein 2006). En la Guagua loba la conformación de grupos y el uso de los refugios ubicados en sitios de difícil acceso parece ser la estrategia de protección frente a depredadores.

El mayor tamaño corporal, largo periodo de gestación y la baja cantidad de progenie son características de historia de vida lentas (estrategia reproductiva k), que han sido relacionadas con el incremento del riesgo de extinción para varios grupos de vertebrados (McKinney 1997, Purvis et al. 2000, Cardillo 2003, Cardillo et al. 2005). Mayores pesos corporales se relacionan con que factores estocástico y determinísticos afecten directamente la persistencia de las poblaciones (Cardillo et al. 2005).

Las especies especialistas de hábitat (u otros recursos) generalmente presentan bajas abundancias y distribución restringida (Brown 1984, 1995), lo que las hace propensas a que la pérdida de hábitat las afecte directamente (p.e. Colles et al. 2009). La Guagua loba aunque presente amplia distribución (White & Alberico 1992), utiliza hábitats particulares que sustentan bajas densidades de individuos. Por tanto, factores relacionados con la calidad y disponibilidad de hábitats afectarían su persistencia.

Los roedores caviomorfos presentan un patrón de historia de vida diferente a los roedores de menor tamaño. Los miomorfos, por ejemplo, producen numerosas crías, tienen gestaciones cortas y bajas tasas de supervivencia en juveniles (Gaillard et al. 1989). Los caviomorfos producen pocas crías, tienen prolongadas gestaciones y alcanzan la madurez sexual en edades tempranas, tienen bajas mortalidades en juveniles y baja supervivencia en adultos (Kraus et al. 2005). Los datos de historia de vida de la Guagua loba indican que la

madurez sexual se alcanza casi a los dos años (mayor que en las especies emparentadas) (Tabla 3). Por tanto, altas mortalidades a edades tempranas y la madurez sexual tardía probablemente también condicionen la baja abundancia de especie.

El bajo éxito reproductivo que exhibió la Guagua Loba bajo condiciones de cautiverio posiblemente es el resultado del efecto de factores asociados con la condición de encierro (Collins & Eisenberg 1972, Osbahr 1993, Osbahr 1997, Osbahr & Bautista 1998, Osbahr 2003), que no son controlables experimentalmente. No obstante, aumentos en mortalidad de los juveniles en ausencia de elasticidad en este atributo, probablemente es uno de los principales factores de declinación poblacional en especies con historias de vida similares (Cardillo et al. 2005) y sería un factor de riesgo para la Guagua loba.

Mediante la comparación de la biología de especies de roedores raros respecto a comunes que están filogenéticamente emparentados, se ha establecido que las especies raras presentan baja producción de progenie, por lo cual son menos eficientes colonizando nuevos hábitats (Alberico & González-M 1993). Por otra parte, las especies raras pueden estar condicionadas por la necesidad de confinarse a microhábitats con disponibilidad de recursos (Tomblin & Adler 1998), como ocurre con la Guagua loba (Saavedra-Rodríguez et al. 2012). Por lo tanto, es de esperar que las bajas tasas reproductivas y su comportamiento de forrajear cerca de los refugios sea una causa de la rareza; a esto se asocia la necesidad de hallar refugios naturales (Osbahr et al. 2009).

La Guagua loba es una especie más reciente que la Paca común (Spotorno et al. 2004), por lo cual es probable que su especificidad de hábitat se asocie con la partición de recursos

(p.e. Yunger et al. 2002, Ben-Natan et al. 2004). En adición, la Guagua loba y la Paca común tiene diferencias en ecología, historia de vida (individuos por camada, longevidad, madurez sexual, otros) y uso de hábitat (Tabla 3). En términos generales, estas características son importantes en los patrones de distribución y abundancia porque influyen en la capacidad de dispersión y colonización de nuevos hábitats (Gaston 1994).

Los impactos que tienen cambios proporcionales en fertilidad, supervivencia de juveniles, y supervivencia de adultos en el crecimiento de una población están determinados por las características de historia de vida de la especie (Kraus et al. 2005). Los mamíferos de tamaño corporal grande, madurez sexual tardía y pocos descendientes presentan baja elasticidad en su fertilidad, pero alta en supervivencia de adultos (Heppell et al. 2000). Lo anterior significa que para estas especies la supervivencia de los adultos es más importante que la fertilidad. El patrón de elasticidad que se espera para la Guagua loba ha de ser similar al mencionado, cambios en supervivencia de los adultos van a ser determinantes en la persistencia de poblaciones y altas mortalidades en edades tempranas afectaran negativamente las tasas de crecimiento poblacional (Oli & Dobson 2005).

El PVA muestra que la probabilidad de extinción de la población hipotética es sensible ante cambios en la mortalidad de las hembras. De esta manera, el crecimiento poblacional estaría influenciado por la disminución en la fertilidad (población efectiva, hembras reproductivas). La tendencia observada en la población simulada establece que las tasas de mortalidad en hembras adultas tienen un efecto en la persistencia de las poblaciones, si se tiene en cuenta que las hembras son las encargadas directas de aportar nuevos individuos a la población (Cardillo et al. 2005). Lo anterior, establece baja elasticidad en este atributo.

Los resultados del PVA muestran que pequeñas variaciones en la mortalidad de hembras adultas influyen en la tendencia a la extinción en especies de historia de vida lenta con las características incluidas al modelo, que trataron de ser lo más cercanas a las de la Guagua loba. El ejercicio permitió identificar vacíos de información que adicionan incertidumbre al análisis y que deben ser profundizados. Por ejemplo, es crucial establecer valores y variaciones en fertilidad o supervivencia en poblaciones silvestres. La elasticidad de estos atributos condicionaría el riesgo de extinción en poblaciones de la especie a razón de que puedan o no responder ante eventos deletéreos (Heppell et al. 2000, Cardillo et al. 2005).

Aunque para futuros PVA para la Guagua loba es importante tener datos de vida silvestre (p.e. densidades, mortalidad, natalidad, dispersión, diversidad genética, demás), posiblemente toda la información no se recabe antes de que muchas poblaciones silvestres desaparezcan, e incluso se haga más difícil su encuentro. Por tanto, el ejercicio hecho es útil como tendencia y futuros PVA podrían ser empleados para mejorar las predicciones y evaluar la incidencia de otros factores (p.e. predadores, presión antrópica, disponibilidad de recursos) dentro de un manejo adaptativo. Este establece la adición de nueva información para el mejoramiento de las proyecciones.

## 9. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

- La rareza de la Guagua loba puede ser explicada por su historia de vida lenta y singularidad dentro de los caviomorfos. Esta tiene largos periodos de gestación, bajo número de progenie y madurez sexual tardía.
- La historia de vida lenta en la Guagua loba permite establecer que tiene poca capacidad de colonización y es rara; esto se relaciona con un alto riesgo de extinción.
- Métodos comparativos permiten identificar patrones y particularidades de eventos naturales difíciles de detectar, que resultan útiles en el estudio de especies raras.
- El PVA hecho es una aproximación a lo que podría ocurrir en poblaciones de especies con historia de vida lenta, con características muy similares a la Guagua loba. Si la dinámica se cumple para la Guagua loba, las poblaciones presentan alto riesgo.
- La mortalidad de hembras adultas es determinante en el riesgo de extinción de las poblaciones simuladas de Guagua loba.
- El PVA permitió identificar interrogantes que deben ser abordados con investigación y que refieren a condición de las poblaciones silvestres; por ejemplo, no existen datos sobre natalidad y la mortalidad provenientes de vida silvestre.
- Los pocos datos limitan los PVA, pero mucha información no ha de ser recabada antes de que poblaciones silvestres de especies raras y amenazadas desaparezcan. Así que, los PVA pueden ser vistos como tendencias y sus resultados como hipótesis a probar.
- Aunque no se aborda en este ejercicio, una especie que podría estar en similar situación en la Paca de montaña. Tanto para ésta como para la Guagua loba hacer aproximaciones sobre sus poblaciones tiene la limitación de la información disponible.



## 10. LITERATURA CITADA

- AKÇAKAYA, H.R. & P. SJÖGREN-GULVE. 2000. Population viability analysis in conservation planning: an overview. *Ecological Bulletins* 48: 9-21.
- ALBERICO, M.S. & A. GONZÁLEZ-M. 1993. Relaciones competitivas entre *Proechimys semispinosus* y *Hoplomys gymnurus* (Rodentia: Echimyidae) en el occidente Colombiano. *Caldasia* 17: 325-332.
- ALBERICO, M.S., K. OSBAHR & A. GONZÁLEZ-HERNÁNDEZ. 2006. Guagua loba *Dinomys branickii*. Págs. 294-299 en: J.V. Rodríguez-M, M.S. Alberico, F. Trujillo & J. Jorgenson (eds.). Libro rojo de los Mamíferos de Colombia. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Conservación Internacional Colombia, Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial, Bogotá.
- ANDRÉN, H. 1994. effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: A review. *Oikos* 71:355-366.
- ARITA, H.T., J.G. ROBINSON & K.H. REDFORD. 1990. Rarity in Neotropical forest mammals and its ecological correlates. *Conservation Biology* 4(2): 181-192.
- AUDESIRK, T., G. AUDESIRK & B. BYERS. 2003. *Biología, la vida de la Tierra*. Sexta Edición. Prentice Hall Hispanoamericana, México. 980p.
- BARRIO, J. 2007. Population viability analysis of the Taruka, *Hippocamelus antisensis* (D'Orbigny, 1834) (Cervidae) in southern Peru. *Revista Peruana de Biología* 14(2): 193-200.
- BEN-NATAN, G., Z. ABRAMSKY, B.P. KOTLER & J.S. BROWN. 2004. Seeds redistribution in sand dunes: a basis for coexistence of two rodent species. *Oikos* 105: 325-335.
- BEVILL, R.L. & M. LOUDA. 1993. Comparisons of related rare and common species in the study of plant rarity. *Conservation Biology* 13:493-498.
- BLUNDELL, G.M., B.D. MERAV & T.R. BOWYER. 2002. Sociality in river otters: cooperative foraging or reproductive strategies?. *Behavioral Ecology* 13:134-141.
- BRANCH, L.C. 1993. Social organization and mating system of the plains viscacha (*Lagostomus maximus*). *Journal of Zoology* 229:473-491.
- BROWN, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124: 255-279.
- BROWN, J.H. 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, EEUU. 284p.

- CADOTTE, M.W. & J. LOVETT-DOUST. 2002. Ecological and taxonomic differences between rare and common plants of southwestern Ontario. *Écoscience* 9:397-406.
- CARDILLO, M. 2003. Biological determinants of extinction risk: why are smaller species less vulnerable?. *Biological Conservation* 6: 63–69.
- CARDILLO, M., G.M. MACE, K.E. JONES, J. BIELBY, O.R.P. BININDA-EMONDS, W. SECHREST, C.D.L. ORME & A. PURVIS. 2005. Multiple Causes of High Extinction Risk in Large Mammal Species. *Science* 309: 1239-1241.
- CHAPMAN, C. 1991. Reproductive biology of captive capybara. *Journal of Mammology* 72:206-208.
- CHIRAKKAL, H.C. & L.R. GERBER. 2010. Short- and long-term population response to changes in vital rates: implications for population viability analysis. *Ecological Applications* 20 783–788.
- COFRE, H.L., K. BÖHNING-GAESE & P.A. MARQUET. 2007. Rarity in Chilean forest birds: which ecological and life-history traits matter?. *Diversity and Distribution* 13:2003-2012.
- COLE, L.C. 1954. The Population Consequences of Life History Phenomena. *The Quarterly Review of Biology* 29(2): 103-137.
- COLLES, A., L.H. LIOW & A. PRINZING. 2009. Are specialists at risk under environmental change? neoecological, paleoecological and phylogenetic approaches. *Ecology Letters* 12: 849-863.
- COLLINS, L.R. & J.F. EISENBERG. 1972. Notes on the behaviour and breeding of pacaranas (*Dinomys branickii*) in captivity. *International Zoo Yearbook* 12: 108-114.
- COULSON, T., G.N. MACE, E. HUDSON & H. POSSINGHAM. 2001. The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 219-221.
- DAVIES, K.F., C.R. MARGULES & J.F. LAWRENCE. 2004. A synergistic effect puts rare, specialized species at greater risk of extinction. *Ecology* 85:265–271.
- DOHERTY, D.A. & A.H. HARCOURT. 2004. Are rare primate taxa specialists or simply less studied?. *Journal of Biogeography* 31: 57-61.
- EBENSPERGER, L.A. 2001. On the evolution of group-living in the New World cursorial hystricognath rodents. *Behavioral Ecology* 12(2): 227-236.
- EBENSPERGER, L.A. & D.T. BLUMSTEIN. 2006. Sociality in New World Hystricognath Rodents is linked to predators and burrow digging. *Behavioral Ecology* 17(3): 410-418.

EMMONS L.H. & F. FEER. 1997. Neotropical Rain Forest Mammals. 2<sup>d</sup> ed. University of Chicago Press, USA. 281p.

FAGAN, W.F., E. MEIR, J. PRENDERGAST, A. FOLARIN & P. KARIEVA. 2001. Characterizing population vulnerability for 758 species. *Ecology Letters* 4: 132-138.

FLATHER, C.H. & C.H. SIEG. 2007. Species rarity: definition, classification, and causes. Pags. 40-66 en: M.G. Raphael & R. Molina (eds.). *Conservation of rare or little-known species: biological, social, and economic considerations*. Island Press, Washington, DC.

GAILLARD, J.M., D. PONTIER, D. ALLAINE, J.D. LEBRETON, J. TROUVILLIEZ & J. CLOBERT. 1989. An analysis of demographic tactics in birds and mammals. *Oikos* 56(1): 59-76.

GASTON, K.J. 1994. *Rarity*. Chapman and Hall, New York, 205p.

GILPIN, M.E. & M.E. SOULÉ. 1986. Minimum viable populations: processes of species extinction. Págs: 19 – 34 en: M.E. Soulé (ed.). *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.

GÓMEZ-POSADA, C. & G. KATTAN. 2008. Conceptos Básicos. Pág19 - 32 en: Kattan, G. & L.G. Naranjo (eds.). 2006. *Regiones Biodiversas: Herramientas para la planificación de sistemas regionales de áreas protegidas*. WCS Colombia, Fundación EcoAndina & WWF Colombia, Santiago de Cali, Colombia.

GONZÁLEZ-M, A. & M.S. ALBERICO. 1993. Selección de hábitat en una comunidad de mamíferos pequeños en la costa pacífica de Colombia. *Caldasia* 17: 313-324.

GRAND T.I. & J.F. EISENBERG. 1982. On the affinities of the Dinomyidae. *Säugetierkundliche Mitteilungen* 30: 151-157.

GRANT, P.R. 1972. Interspecific Competition Among Rodents. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3: 79-106.

GREEN, F.S., F.F. KNOWLTON & W.C. PITT. 2002. Reproduction in Captive Wild-Caught Coyotes (*Canis latrans*). *Journal of Mammalogy* 83: 501-506.

HARCOURT, A.H., S.A. COPPELO & S.A. PARKS. 2002. Rarity, specialization and extinction in primates. *Journal of Biogeography* 29: 445-456.

HEPPELL, S., H. CASWELL, & L.B. CROWDER. 2000. Life histories and elasticity patterns: perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology* 81: 654-665.

ISAAC, N.J.B & G. COWLISHAW. 2004. How species respond to multiple extinction threats. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*. 271:1135–1141.

- JACKSON, J.E., L.C. BRANCH & D. VILLAREAL. 1996. *Lagostomus maximus*. Mammalian Species 543: 1-6.
- KATTAN, G. & L. VALENZUELA. 2008. Poblaciones: las unidades básicas de la conservación. Pág. 33 en: Kattan, G. & L.G. Naranjo (eds.). 2006. Regiones Biodiversas: Herramientas para la planificación de sistemas regionales de áreas protegidas. WCS Colombia, Fundación EcoAndina & WWF Colombia, Santiago de Cali, Colombia.
- KRAUS, C., D.L. THOMSON, J. KÜNKELE & F. TRILLMICH. 2005. Living slow and dying young? Life-history strategy and age-specific survival rates in a precocial small mammal. *Journal of Animal Ecology* 74: 171-180.
- LACY, R.C. 1993. VORTEX: A computer simulation model for population viability analysis. *Wildlife Research* 20: 45-65.
- LACY, R.C., M. BORBAT & J.P. POLLAK. 2005. VORTEX: A Stochastic Simulation of the extinction Process. Version 9.50. Brookfield, IL: Chicago Zoological Society.
- MALDONADO-CHAPARRO, A. & P. SÁNCHEZ-PALOMINO. 2010. Seasonal spatial distribution patterns of a Capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) population in the flooded savannas of Colombia. *Mastozoología Neotropical* 17(2): 287-294.
- McKINNEY, M.L. 1997. Extinction vulnerability and selectivity: combining ecological and paleontological views. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 495-516.
- MILLER, P.S. & R.C. LACY. 2005. VORTEX: A Stochastic Simulation of the Extinction Process. Version 9.50 User's Manual. Apple Valley, MN: Conservation Breeding Specialist Group (SSC/IUCN).
- MILLER, R.S. 1964. Ecology and Distribution of Pocket Gophers (Geomyidae) in Colorado. *Ecology* 45: 256-272.
- MONES, A. & J. OJASTI. 1986. *Hydrochoerus hydrochaeris*. Mammalian Species 264: 1-7.
- MORRISON, M.L. 2009. Restoring wildlife: ecological concepts and practical applications. Second edition, Island Press. Washington, EEUU. 351p.
- MUÑOZ, C. N. 2002. Caracterización del hábitat y estimación de la densidad poblacional de la pacarana *Dinomys branickii* Peters, 1873 (Mammalia: Rodentia) en el Centro de Estudios Ambientales del Pacífico "Tambito" y el corregimiento de Vista Hermosa, El Tambo, Cauca, Colombia. Tesis de pregrado. Popayán-Colombia, Universidad del Cauca, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y de la Educación. 89p.
- MÜNZBERGOVÁ, Z. 2005. Determinants of species rarity: population growth rates of species sharing the same habitat. *American Journal of Botany* 92: 1987-1994.

- NAUJOKAITIS-LEWIS I.R., J.M.R. CURTIS, P. ARCESE & J. ROSENFELD. 2009. Sensitivity Analyses of Spatial Population Viability Analysis Models for Species at Risk and Habitat Conservation Planning. *Conservation Biology* 23: 225-229.
- O'GRADY, J.J., D.H. REED, B.W. BROOK & R. FRANKHAM. 2004. What are the best correlates of predicted extinction risk?. *Biological Conservation* 118: 513–520.
- OLI, M.K. & F.S. DOBSON. 2005. Generation Time, Elasticity Patterns, and Mammalian Life Histories: A Reply to Gaillard et al. *The American Naturalist* 166(1): 124-128.
- OPAZO, J.C. 2005. A molecular timescale for caviomorph rodents (Mammalia, Hystricognathi). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37:932–937.
- OSBAHR, K. 1993. Evaluación del efecto del estrés por el encierro del Pacarana *Dinomys branickii*, usando como indicador a un nematodo (*Wellcomia branickii*) específico de la especie. Memoria XXVIII Congreso de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas, Armenia, Colombia.
- OSBAHR, K. 1997. El Pacarana (*Dinomys branickii*). Ficha técnica. Programa BIOFAUNA, Secretaría Ejecutiva Convenio Andrés Bello (SECAB), Santafé de Bogotá, Colombia.
- OSBAHR, K. 1998. Contribución al conocimiento de la Guagua loba (*Dinomys branickii*). Págs. 525-530 en: M.E. Chaves & N. Arango (eds.). Informe nacional el estado de la biodiversidad 1997. Tomo III. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humbolt, Bogotá DC.
- OSBAHR, K. 1999. Identificación de plantas consumidas por *Agouti taczanowskii* y *Dinomys branickii* a partir de fragmentos vegetales recuperados de heces. *Revista UDCA Actualidad & Divulgación Científica* 2: 42-49.
- OSBAHR, K. 2003. Evaluación del efecto del stress por el encierro del Pacarana (*Dinomys branickii*) usando como indicador al nematodo *Wellcommnia branickii* específico de la especie. *Revista UDCA Actualidad & Divulgación Científica* 6: 59– 65.
- OSBAHR, K. & J.L. BAUTISTA 1998. Contribución al conocimiento de un parásito nematodo (Oxiuridae) de la Guagua loba (*Dinomys branickii*). *Revista UDCA Actualidad & Divulgación Científica* 1: 34-42.
- OSBAHR, K., P. ACEVEDO, A. VILLAMIZAR & D. ESPINOSA. 2009. Comparación de la estructura y de la función de los miembros anterior y posterior de *Cuniculus taczanowskii* y *Dinomys branickii*. *Revista UDCA Actualidad & Divulgación Científica* 12: 37-51.
- PERES, C.A. 2001. Synergistic effects of subsistence hunting and habitat fragmentation on Amazonian forest vertebrates. *Conservation Biology* 15:1490-1505.
- PÉREZ, E.M. 1992. *Agouti paca*. *Mammalian Species* 404: 1-7.

- PETERS, R.H. 1983. The ecological implications of body size. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- POUX, C., P. CHEVRET, D. HUCHON, W.W. DE JONG & E.J.P. DOUZERY. 2006. Arrival and Diversification of Caviomorph Rodents and Platyrrhine Primates in South America. *Systematic Biology* 55(2): 228-244.
- PURVIS, A., J.L. GITTLEMAN, G. COWLISHAW, G.M. MACE. 2000. Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 267: 1947–1952.
- RABINOVICH, J.E. 1978. *Ecología de Poblaciones Animales*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Washington D.C., 114p.
- RABINOWITZ, D., S. CAIRNS & T. DILLON. 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., J.D. BALLOU & A.R. TEMPLETON. 1988. Estimates of lethal equivalents and the cost of inbreeding in mammals. *Conservation Biology* 2:185-93.
- REED, J.M., L.S. MILLS, J.B. DUNNING JR., E. MENGES, K.S.M.C. KELVEY, R. FRYE, S.R. BEISSINGER, M.C. ANSTETT & P. MILLER. 2002. Emerging Issues in Population Viability Analysis. *Conservation Biology* 16:7-19.
- RICKLEFS, R.E. 1998. *Invitación a la Ecología: La Economía de la Naturaleza*. Cuarta edición. Editorial Médica Panamericana, Buenos Aires, Argentina. 692p.
- ROFF, D.A. 1992. *The evolution of life histories: theory and analysis*. Chapman & Hall, New York. 523p.
- SAAVEDRA-RODRÍGUEZ, C.A., G.H. KATTAN, K. OSBAHR & 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.
- SMYTHE, N. 1978. The natural history of the Central America agouti (*Dasyprocta punctata*). *Smithsonian Contributions of Zoology* 257: 1-52.
- SOULÉ, M.E. 1987. *Viable Populations for Conservation*. Cambridge University Press. 189p.
- SPOTORNO, A.E., J.P. VALLADARES, J.C. MARIN & C. ZEBALLOS. 2004. Molecular diversity among domestic guinea-pigs (*Cavia porcellus*) and their close phylogenetic relationship with the Andean wild species *Cavia tschudii*. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 243-250.

STRIER, K.B. 2000. Population Viabilities and Conservation Implications for Muriquis (*Brachyteles arachnoides*) in Brazil's Atlantic Forest. *Biotropica* 32(4): 903-913.

TIRIRA, D.G. 2001. Libro rojo de los mamíferos del Ecuador. Serie Libros Rojos del Ecuador. SIMBOE, EcoCiencia, Ministerio del Ambiente, UICN, Quito. 361p.

TIRIRA, D., J. VARGAS & J. DUNNUM. 2008. *Dinomys branickii*. IUCN Red List of Threatened Species. Electronic Database accessible at <<http://www.iucnredlist.org>> consulta: 29 de septiembre 2011.

TOMBLIN, D.C. & G.H. ADLER. 1998. Differences in Habitat Use between Two Morphologically Similar Tropical Forest Rodents. *Journal of Mammalogy* 79: 953-961.

VÁZQUEZ, L.B., R.A. MEDELLÍN & G.N. CAMERON. 2000. Population and community ecology of small rodents in montane forest of western Mexico. *Journal of Mammalogy* 81:77-85.

WALLACE, R.B., E. ALIAGA-ROSSEL, M.E. VISCARRA & T. SILES. 2010. Cuniculidae, Dasyproctidae, Dinomyidae, Myocastoridae. Págs. 729-762 en: R.B. Wallace, H. Gómez, Z.R. Porcel & 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.

WEBSTER, A.J., J.L. GITTLEMAN & A. PURVIS. 2004. The life story legacy of evolutionary body size change in carnivores. *Journal of Evolutionary Biology* 17(2): 396-407.

WHITE, T.G. & M.S. ALBERICO. 1992. *Dinomys branickii*. *Mammalian Species* 410: 1-5.

WIELGUS, R.B., F. SARRAZIN, R. FERRIERE & J. CLOBERT. 2001. Estimating effects of adult male mortality on Grizzly bear population growth and persistence using matrix models. *Biological Conservation* 98: 293-303.

WOODS, C.A., L. CONTRERAS, G. WILLNER-CHAPMAN & H.P. WHIDDEN. 1992. *Myocastor coypus*. *Mammalian Species* 398: 1-8.

WOODS, C.A. & C.W. KILPATRICK. 2005. Infraorder Hystricognathi. Págs. 1538-1600 en: D.E. Wilson & D.M. Reeder (eds.). *Mammals Species of the World: A taxonomic and geographic reference*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.

WROE, S., C. ARGOT & C. DICKMAN. 2004. On the rarity of big fierce carnivores and primacy of isolation and area: Tracking large mammalian carnivore diversity on two isolated continents. *Proceedings: Biological Sciences* 271: 1203-1211.

YOUNG, A. & G. CLARKE. 2003. *Genetics, demography and the viability of fragmented populations*, Cambridge University Press. 452p.

YUNGER, J.A., P.L. MESERVE & J.E. GUTIÉRREZ. 2002. Small-Mammal foraging Behavior: Mechanisms for coexistence and implication for population dynamics. *Ecological Monographs* 72(4): 561-577.

ZHOU, Z. & W. PAN. 1997. Analysis of the Viability of a Gigant Panda Population. *Journal of Applied Ecology* 34(2): 363-374.

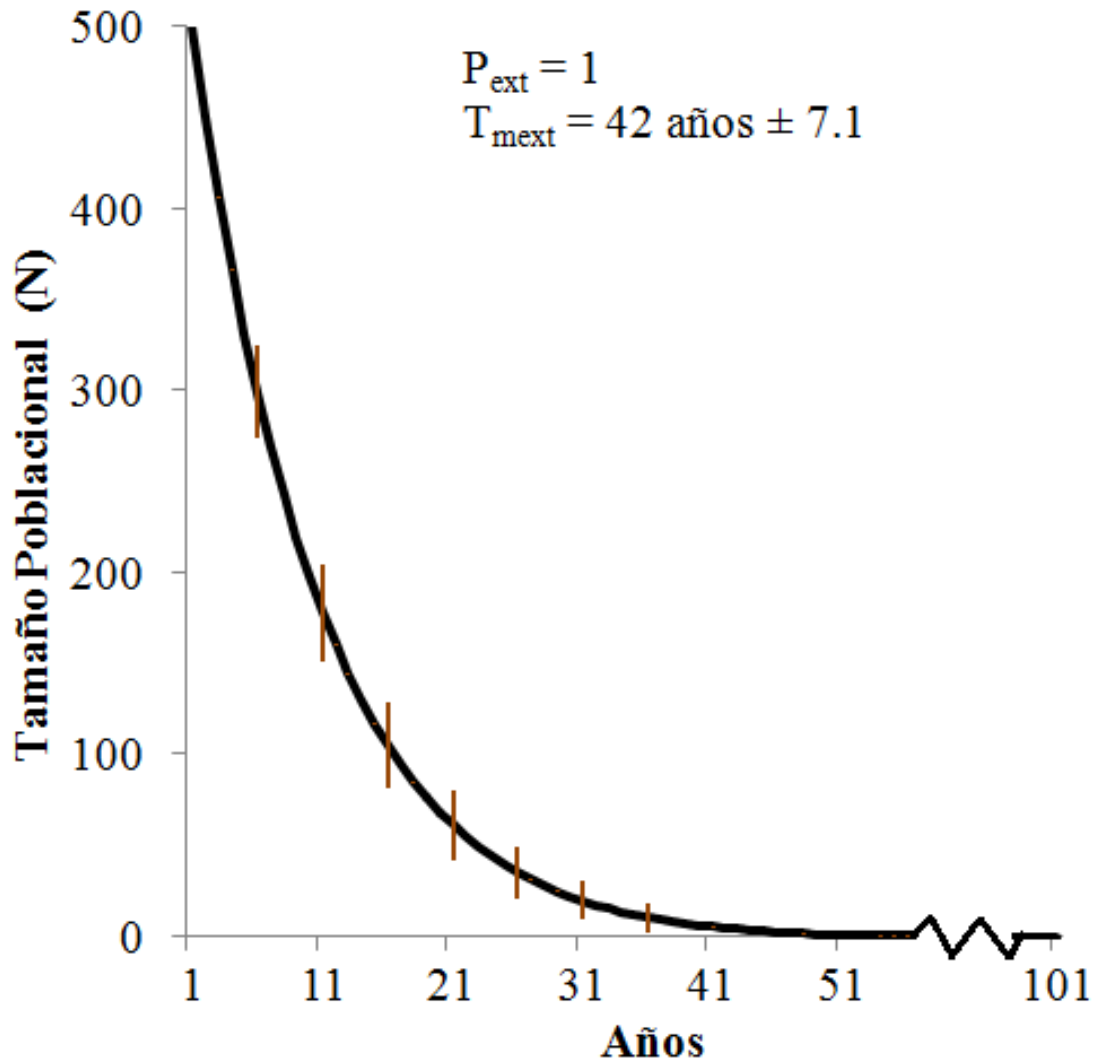


## 11. ANEXOS

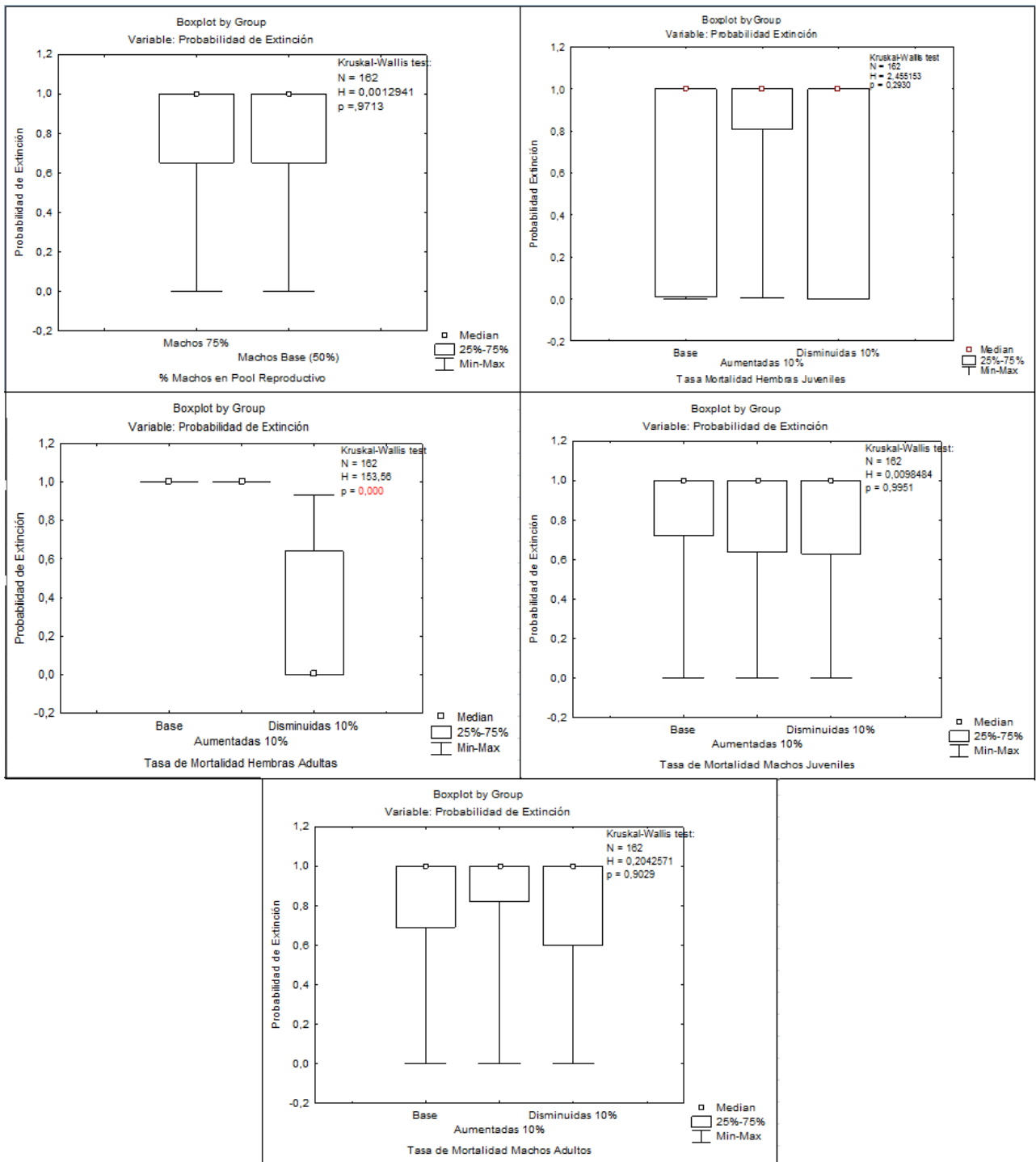
**Anexo A.** Tablas de vida para una población en cautiverio (Fundación Zoológica de Cali) de Guagua loba (*Dinomys branickii*), discriminada por edades.

<b>Sexo</b>	<b>Intervalo</b>	<b>Años</b>	<b><math>d_x</math></b>	<b><math>l_x</math></b>	<b><math>L_x</math></b>	<b><math>q_x</math></b>	<b><math>s_x</math></b>	<b><math>T_x</math></b>	<b><math>e_x</math></b>
<b>Machos</b>	1	0 - 1	17	44	35.5	0.4	0.6	136	3.09
	2	1 - 2	7	27	23.5	0.3	0.7	100.5	3.7
	3	2 - 3	4	20	18	0.2	0.8	77	3.9
	4	3 - 4	1	16	15.5	0.1	0.9	59	3.7
	5	4 - 5	7	15	11.5	0.5	0.5	43.5	2.9
	6	5 - 6	1	8	7.5	0.1	0.9	32	4.0
	7	6 - 7	1	7	6.5	0.1	0.9	24.5	3.5
	8	7 - 8	0	6	6	0.0	1.0	18	3.0
	9	8 - 9	1	6	5.5	0.2	0.8	12	2.0
	10	9 - 10	3	5	3.5	0.6	0.4	6.5	1.3
	11	10 - 11	1	2	1.5	0.5	0.5	3	1.5
	12	11 - 12	0	1	1	0.0	1.0	1.5	1.5
	13	12 - 13	1	1	18	1.0	0.0	0.5	0.5
<b>Hembras</b>	1	0 - 1	5	35	32.5	0.1	0.9	151	4.3
	2	1 - 2	8	30	26	0.3	0.7	118	3.9
	3	2 - 3	4	22	20	0.2	0.8	92	4.2
	4	3 - 4	3	18	16.5	0.2	0.8	72	4.0
	5	4 - 5	0	15	15	0.0	1.0	55.5	3.7
	6	5 - 6	1	15	14.5	0.1	0.9	40.5	2.7
	7	6 - 7	4	14	12	0.3	0.7	26	1.9
	8	7 - 8	3	10	8.5	0.3	0.7	14	1.4
	9	8 - 9	5	7	4.5	0.7	0.3	5.5	0.8
	10	9 - 10	2	2	1	1.0	0.0	1	0.5

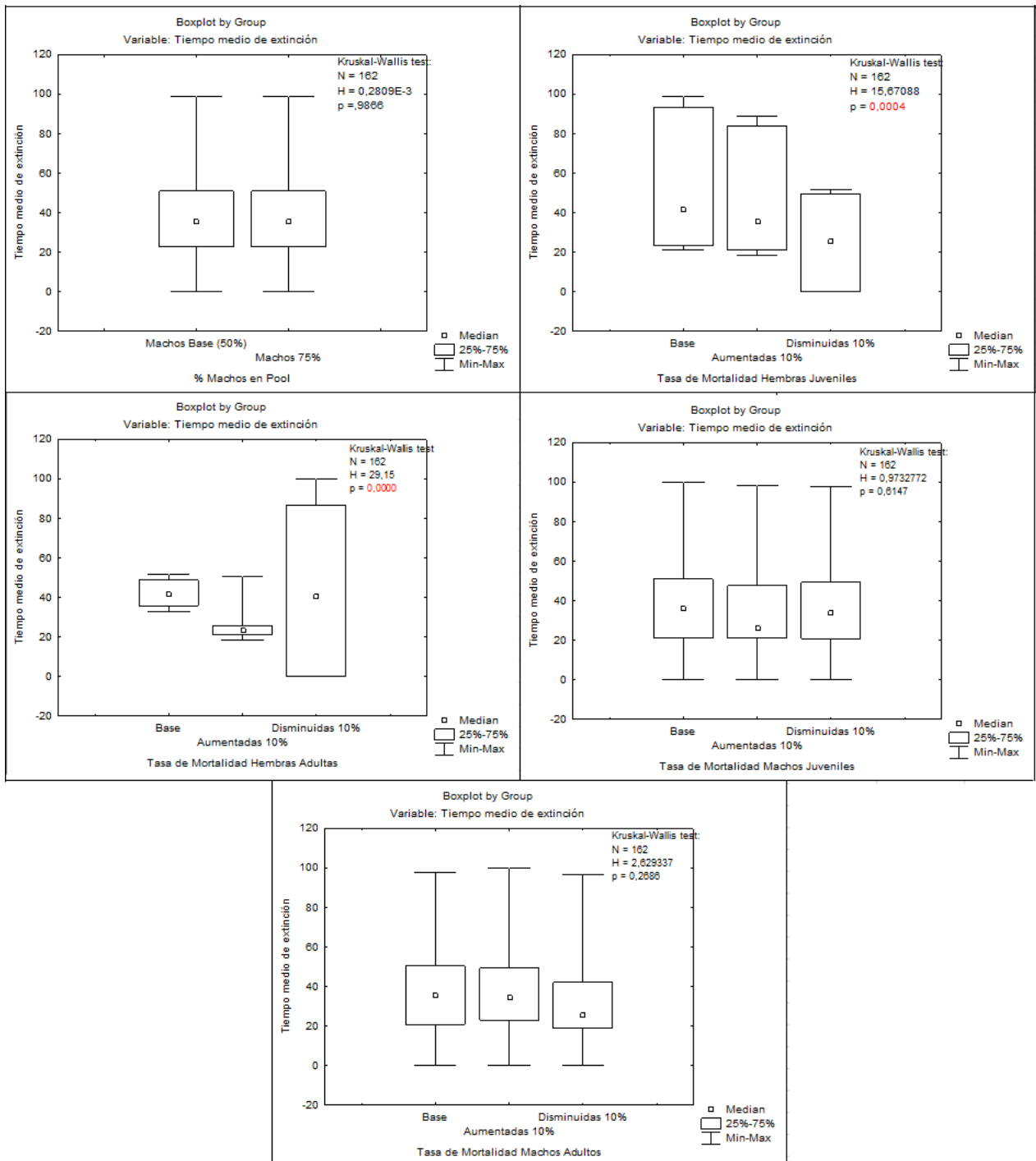
**Anexo B.** Tiempo (medio, máximo y mínimo) de extinción establecido mediante las simulaciones del modelo generado para la población hipotética de *Dinomys branickii*. ( $P_{\text{ext}} = 1$ . Tiempo medio de extinción. 42 años  $\pm$  7.1).



**Anexo C.** Prueba de Kruskal-Wallis para la probabilidad de extinción ( $P_{ext}$ ) bajo diferentes escenarios simulados.



**Anexo D.** Prueba de Kruskal-Wallis para el tiempo medio de extinción ( $T_{mext}$ ) bajo diferentes escenarios simulados.



**Anexo E.** Vortex: Modelo de Análisis de Viabilidad Poblacional (PVA). Tomado y traducido de: BALLOU, J., B. LACY & P. MILLER. 2003. Simulation Modeling and Population Viability Analysis. Págs. 53-58 en: E.P. Medici, A. Lynam, R. Boonratana, K. Kawanishi, S. Hawa Yatim, C. Traeholt, B. Holst & P.S. Miller (eds.). Malay Tapir Conservation Workshop. Final Report. IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group. Apple Valley, MN, USA.

El Vortex simula los procesos demográficos considerando una respuesta individual y no poblacional, en la que se sigue el destino de cada individuo a través de una serie de eventos que describen el ciclo de vida de un organismo típico diploide de reproducción sexual. Este modelo considera datos de historia de vida, tasas de inmigración, área del hábitat y fluctuaciones ambientales. Vortex modela la estocasticidad demográfica (la aleatoriedad en reproducción y muerte de individuos en una población), la variación ambiental en las tasas de nacimientos y muertes, el impacto de catástrofes, y el efecto del entrecruzamiento de las poblaciones, y el movimiento de individuos entre subpoblaciones.

La denso-dependencia es modelada especificando la capacidad de carga del hábitat. De modo que, cuando el tamaño poblacional excede la capacidad de carga, mortalidades adicionales son incluidas para las diferentes clases de edades. La capacidad de carga puede especificarse para establecer cambios lineales en el tiempo, para modelar pérdida o ganancia en la calidad o cantidad de hábitat. La denso-dependencia en la reproducción es modelada especificando la proporción de hembras adultas reproductivas por año como una función del tamaño poblacional.

Vortex modela la pérdida de variación genética en las poblaciones simulando la transmisión de alelos de padres a descendencia en unos locus genéticos hipotéticos. A cada animal al inicio de la modelación se la asignan dos únicos alelos en el locus. Durante la simulación,

el programa monitorea cuantos de los alelos originales permanecen dentro de la población y el promedio de heterocigocidad y diversidad genética relativa. Vortex también monitorea el coeficiente de endogamia de cada animal, y reduce la supervivencia de juveniles en producto de entrecruces para modelar el efecto de la endogamia.

Vortex es un modelo de base individual; es decir, crea una representación de cada individuo en la memoria y sigue la suerte de estos durante cada año de su vida. Vortex hace seguimiento del sexo, edad y relacionamiento de cada animal. Los eventos demográficos (natalidad, la determinación del sexo, el apareamiento, la dispersión y la muerte) se modelan determinando para cada animal en cada año de la simulación, si alguno de los eventos ocurre. Los eventos ocurren de acuerdo a la edad especificada y las probabilidades de cada sexo. La estocasticidad demográfica es una consecuencia de la incertidumbre respecto a si cada suceso demográfico se produce para cualquier individuo.

Vortex requiere una gran cantidad de datos específicos de población. Por ejemplo, se debe especificar la cantidad de variación anual en las tasas demográficas causada por las fluctuaciones en el medio ambiente. Además, se debe especificar la frecuencia de cada tipo de catástrofe (sequía, inundaciones, epidemias) y los efectos de las catástrofes sobre la supervivencia y la reproducción, al igual que las tasas de migración (dispersión) entre cada par de poblaciones locales. Considerando que Vortex requiere la especificación de muchos parámetros biológicos, no es un buen modelo para analizar la dinámica de la población que resultaría de alguna historia de vida generalizada. Es muy útil para el análisis de una población específica en un entorno específico.

Una parte importante del Vortex es que permite realizar análisis de sensibilidad sobre la incertidumbre de algunos parámetros biológicos de la población modelada y sus consecuencias. La incertidumbre puede ocurrir porque los parámetros no se han medido en la población, hay pocos datos de campo que han dado estimaciones con errores de muestreo potencialmente grandes, los estudios han generado estimaciones discordantes, las condiciones ambientales o de estado de la población han ido cambiando con el tiempo, y los estudios de campo se llevaron a cabo durante los períodos que pueden no ser representativos de los promedios a largo plazo. La incertidumbre también puede ocurrir porque el ambiente va a cambiar en el futuro, por lo que las mediciones realizadas en el pasado puede no predecir las condiciones futuras.

La mayoría de los procesos biológicos son inherentemente estocásticos, y tienen un componente aleatorio. La naturaleza estocástica o probabilística de la supervivencia, la determinación del sexo, la transmisión de genes, el hallazgo de pareja, la reproducción y otros procesos impiden determinar con exactitud el estado futuro de una población. La estocasticidad demográfica también debe ser incorporado en un modelo de población, ya que dicha variabilidad aumenta la incertidumbre sobre el futuro y también puede cambiar el resultado esperado o la media de la que resultaría si no hubiera tal variación. Por último, existe la "incertidumbre" que representan las acciones o intervenciones de manejo. La eficacia probable de las opciones de manejo se puede explorar mediante pruebas de escenarios alternativos en el modelo de la dinámica de la población, en gran parte de la misma manera que las pruebas de sensibilidad se utilizan para explorar los efectos de la incertidumbre de parámetros biológicos.

Los valores que Vortex genera son tasas de crecimiento poblacional deterministas y estocásticas, probabilidad de extinción, tamaño poblacional y heterocigocidad.

Determinista  $r$  - La tasa de crecimiento de la población determinista es una proyección de la tasa media de crecimiento de la población que se espera de la media de natalidad y mortalidad. Los impactos de la cosecha, la endogamia y la densidad-dependencia no se consideran en el cálculo. Cuando  $r = 0$ , en la población no se espera un crecimiento,  $r < 0$  indica disminución de la población;  $r > 0$  indica crecimiento de la población. El valor de  $r$  es aproximadamente la tasa de crecimiento o disminución por año.

La tasa de crecimiento determinista es el crecimiento de la población promedio esperado en caso que la población sea tan grande como para ser afectada por procesos estocásticos. La tasa de crecimiento determinista correctamente predice el crecimiento futuro de la población si: la población está actualmente en una distribución estable de edades, la natalidad y la mortalidad se mantienen constantes en el tiempo y el espacio (es decir, las probabilidades se mantienen constantes, pero el número real de nacimientos y muertes cada año coinciden con los valores esperados), no hay depresión endogámica, nunca hay limitaciones en la consecución de pareja, producción de progenie y no hay dependencia de la densidad en el nacimiento o las tasas de mortalidad, como un efecto Allee. Debido a que algunos o todos estos supuestos son violados, por lo general, el crecimiento de la población media de la población real (y estocásticamente simulados), suele ser inferior a la tasa de crecimiento determinista.



Estocástica r - La tasa media estocástica de crecimiento de la población o declinación demostrada por la población simulada, es un promedio de los años y las iteraciones, para todas las poblaciones simuladas que no se han extinguido. Esta tasa de crecimiento se calcula cada año de la simulación. Por lo general, r estocástica será menor que la r determinista predicha a partir de natalidad y mortalidad. El r estocástica de las simulaciones se acercará a la r determinista si el crecimiento de la población es estable y robusto. El estocástico r será notablemente menor que la r determinista si la población está sometida a grandes fluctuaciones debido a la variación ambiental, las catástrofes, o la inestabilidad genética y demográfica inherente a las poblaciones pequeñas.

P(E) - La probabilidad de extinción de la población, determinada por la proporción de N iteraciones dentro de un escenario dado para el cual la población se ha extinguido. "La extinción" se define en Vortex como la falta de uno u otro sexo.

N - Este es el tamaño de la población y es promedio de N de las poblaciones simuladas que no se han extinguido.

SD(N) - Esta corresponde a la variación en el tamaño de la población en cada intervalo de tiempo entre poblaciones simuladas (expresado como la desviación estándar). Desviaciones estándar mayores que la mitad del tamaño de la media de N a menudo indican los tamaños de población muy inestable, con algunas poblaciones simuladas muy cerca de la extinción. Cuando SD (N) es grande en comparación con N, y sobre todo cuando SD (N) aumenta con los años de la simulación, la población es vulnerable a grandes fluctuaciones aleatorias y pueden extinguirse incluso si la tasa media de crecimiento de la población es positiva, SD

(N) será pequeña y, a menudo en relación a la disminución de N cuando la población cada vez tiende más a alcanzar la capacidad de carga o disminuye rápidamente (y determinista) a la extinción, SD (N) también se reducirá considerablemente cuando el tamaño de la población se acerca y está limitada por la capacidad de carga.

H - La diversidad genética o heterocigosidad esperada de las poblaciones existentes, expresada como el porcentaje de la diversidad genética inicial de la población. El desempeño de los individuos por lo general disminuye proporcionalmente con la diversidad genética (Lacy 1993), con un descenso del 10% de la diversidad genética por lo general se causa aproximadamente el 15% de la disminución en la supervivencia de mamíferos en cautiverio (Ralls et al. 1988). Respuesta adaptativa a la selección natural también se espera que sean proporcionales a la diversidad genética. A largo plazo los programas de conservación a menudo se fijan una meta de retener el 90% de la diversidad genética inicial. Reducción de un 75% de la diversidad genética sería equivalente a una generación completa de hermano o de consanguinidad entre padres e hijos.