PATRONES DE OCUPACIÓN Y ACTIVIDAD DE LOS ROEDORES SIMPÁTRICOS *Cuniculus paca* Y *Dasyprocta punctata* EN ÁREAS PROTEGIDAS DEL NORTE DE LA CORDILLERA CENTRAL, COLOMBIA.

MATEO GIRALDO AMAYA

Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar al título de Biólogo

Asesor: CAMILO SÁNCHEZ GIRALDO

Coasesor: JUAN FERNANDO DÍAZ NIETO

MEDELLÍN

UNIVERSIDAD EAFIT

ESCUELA DE CIENCIAS

2019

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo de grado fue posible gracias al apoyo de muchas personas y organizaciones. Primero quiero agradecer al Grupo Herpetológico de Antioquia (GHA) e ISAGEN S.A. por haberme permitido hacer parte de un proyecto más grande y usar información derivada para realizar este proyecto. Quiero agradecer especialmente a Camilo Sánchez Giraldo por su esfuerzo en desempeñar la tarea de asesor de tesis de la mejor manera posible y siempre mostrando la mejor cara ante las dificultades que surgieron en el camino. También quiero agradecer al profesor Juan Fernando Díaz Nieto por su guía y apoyo en el proceso. Agradezco a Daisy Alejandra Gómez por aportar su conocimiento para el desarrollo de algunos elementos del proyecto. De manera especial, también quiero agradecer a esas personas que indirectamente fueron un apoyo para mi durante el desarrollo de mi proyecto de grado, como lo fue mi familia, pareja y amigos cercanos, especialmente los pertenecientes al semillero de Biodiversidad de la Universidad EAFIT.

PATRONES DE OCUPACIÓN Y ACTIVIDAD DE LOS ROEDORES SIMPÁTRICOS *Cuniculus paca* Y *Dasyprocta punctata* EN ÁREAS PROTEGIDAS DEL NORTE DE LA CORDILLERA CENTRAL, COLOMBIA.

RESUMEN

La creciente población humana tiende a generar fuertes amenazas como la deforestación de las áreas naturales, produciendo cambios en la cobertura boscosa y causando gran impacto a la biodiversidad, distribución y patrones de actividad de las especies. Entender cómo responden las especies frente a diversos factores ambientales y antrópicos a través de la evaluación de diferentes medidas, puede ayudar a comprender los patrones espacio temporales de las especies y sus requerimientos ecológicos. Utilizamos cámaras trampa para estimar patrones de actividad y construir modelos multi-estación para evaluar la potencial influencia de variables ambientales y antropogénicas en los patrones de ocupación y detección de los roedores simpátricos *Cuniculus paca* y *Dasyprocta punctata*, en dos áreas protegidas en el norte de la Cordillera Central de Colombia. Encontramos significativas las covariables *fragmentación y pendiente*, las cuales tienen incidencia en los patrones de ocupación y detección de estas especies. Evaluamos los patrones de actividad de ambos roedores y encontramos una clara segregación temporal, evidenciada por los bajos coeficientes de sobrelapamiento en los patrones de actividad, donde *C. paca* presentó actividad principalmente nocturna y *D. punctata* presentó actividad mayormente diurna. Sugerimos que estrategias de conservación consideren la importancia de coberturas

vegetales heterogéneas, dado que es una característica ambiental de relevancia para *C. paca* y *D. punctata* en la zona de estudio.

ABSTRACT. Occupancy and activity patterns of the sympatric rodent's *C. paca* and *D. punctata* in protected areas in the northern Cordillera Central of Colombia.

The growing human population tend to produce strong threats as deforestation to the natural landscapes, producing changes in the forest cover and causing a great impact on biodiversity, distribution and daily activity patterns of species. Understand how the species respond to diverse environmental and anthropogenic factors through evaluating of different measures it is useful to comprehend spatial-temporal patterns of the species and their ecological requirements. We used camera tramps to estimate activity patterns and building multi-season models to evaluate the potential influence of environmental and anthropogenic variables on the occupancy and detection patterns for the two sympatric rodents *Cuniculus paca* and *Dasyprocta punctata*, in two protected areas in the northern Cordillera Central of Colombia. We found that the *fragmentation* and *slope* covariates are significant because they have an incidence on the occupancy and detection patterns of these species. We evaluated the daily activity patterns of both rodents and found a clear temporal segregation, supported by lowers coefficients of overlapping in the daily activity patterns in which *C. paca* showed mainly nocturnal activity and *D. punctata* showed predominantly diurnal activity. We suggest that conservation strategies consider the importance of heterogeneous covers, given that is an environmental characteristic of relevance for *C. paca* and *D. punctata*.

PALABRAS CLAVE: cámaras trampa, variables ambientales, roedores, multi-estación, probabilidad de detección.

KEY WORDS: camera traps, environmental variables, rodents, multi-season, detection probability.

INTRODUCCIÓN

La marcada tendencia de los trópicos hacia la perdida de bosque se incrementa a una tasa de 2101 km^2 anualmente (Hansen et al., 2013), produciendo cambios constantes en la cobertura boscosa y generando un gran impacto sobre servicios ecosistémicos, biodiversidad, regulación del clima y disponibilidad de agua (Pimm & Raven, 2000; Foley et al., 2005). La deforestación es una amenaza que transforma extensos bosques continuos en pequeños parches de bosque, generalmente envueltos en matrices agrícolas y ganaderas que promueven la pérdida de biodiversidad (Fonseca de Souza & Brown, 1994; Kattan et al., 1994; Turner, 1996).

La perturbación de los ecosistemas desencadena que las especies respondan de forma diferente ante la transformación del ambiente y los diversos estímulos que actúan sobre ellas, tales como: perturbación antropogénica (Oberosler et al., 2017), fragmentación de hábitat (Norris et al., 2010), temperatura (Chappell, 1980), luminosidad lunar (Lucherini et al., 2009), competencia interespecífica (Head et al., 2012) y disponibilidad de recursos

(Lambert, 2009). Un ejemplo claro se puede apreciar en *Dasyprocta azarae* donde los patrones de ocupación se modifican siguiendo la disponibilidad de alimento a lo largo del territorio (Cid et al., 2013) o en *Cuniculus paca* cuando los patrones de ocupación se afectan con la intensidad de caza y la cercanía a cuerpos de agua (Ferreguetti et al., 2018a). A través de la estimación de parámetros como ocupación y detección, y su relación con características del paisaje y presiones antrópicas, es posible entender la distribución y preferencias de hábitat de las especies, elementos útiles para entender la respuesta de las especies ante los estímulos que inciden sobre ellas (Tobler et al., 2008; Poley et al., 2013; Schuette et al., 2013).

Cuniculus paca (Linnaeus, 1766) y *Dasyprocta punctata* (Gray, 1842) son roedores simpátricos de amplia distribución en el Neotrópico, encontrándose *D. punctata* desde Mesoamérica hasta el centro de Ecuador y *C. paca* desde Mesoamérica hasta el norte de Argentina (Patton et al., 2015; Emmons, 2016a; b; Jax et al., 2016). Dados los hábitos de consumidores y dispersores de frutos y semillas, ambas especies desempeñan un papel fundamental en los ecosistemas (Muñoz et al., 2002; Emmons, 2016b; Figueroa-De-León et al., 2016), a la vez que son las presas principales de las especies de carnívoros dominantes en ambientes Neotropicales, jaguar (*Panthera onca*), puma (*Puma concolor*) y ocelote (*Leopardus pardalis*) (Aliaga-Rossel et al., 2006; Oliveira et al., 2010; Harmsen et al., 2011). El estado de conservación para ambas especies establecido por la lista roja de la IUCN es de Preocupación Menor (LC), considerando la amplia extensión de sus distribuciones y la relativa alta abundancia a nivel local (Emmons, 2016a,b). Pese a esta situación, ambos roedores suelen estar bajo fuertes presiones antropogénicas a escala local,

como consecuencia de la perdida de hábitat y la cacería para consumo de carne (Silva J, 1996; Valsecchi et al., 2014; Ferreguetti et al., 2018a).

El fototrampeo es una técnica que, dado su bajo costo, alta eficiencia y fácil estandarización, constituye una excelente herramienta para el estudio y monitoreo de mamíferos crípticos (O'Connell et al., 2010; Rovero et al., 2013b). Esta técnica se ha usado ampliamente para estimar patrones de ocupación, detección y actividad en los géneros *Cuniculus* y *Dasyprocta* (Gómez et al., 2005; González-Maya, 2007; Blake et al., 2012; Isasi-Catalá, 2012), generando datos que son usados para establecer y comprender los factores que inciden en la distribución de las especies (Linkie et al., 2007; Rovero et al., 2013a). En este estudio aplicamos el método de fototrampeo para estimar patrones de actividad y la potencial influencia de las características ambientales y antropogénicas sobre patrones de ocupación y detección de *Cuniculus paca* y *Dasyprocta punctata* en dos áreas protegidas asociadas a proyectos de infraestructura hidroeléctrica en el norte de la Cordillera Central de Colombia (NCC).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Realizamos el estudio en las áreas protegidas de las centrales hidroeléctricas Jaguas y San Carlos (ISAGEN SA), ubicadas en la ladera oriental de la Cordillera Central, departamento de Antioquia, Colombia (Fig. 1). Las áreas protegidas de estas centrales hacen parte del

sistema regional de áreas protegidas del oriente del departamento (SIRAP Embalses), y conjuntamente con otras áreas conforman un grupo interconectado de reservas que cubren un gradiente altitudinal de 400 a 1400 msnm (Fig. 1). Las áreas de Jaguas y San Carlos mantiene una considerable extensión de bosque y son consideradas de crucial importancia para la conservación de la biodiversidad a escala regional (Restrepo et al., 2017; Sánchez-Giraldo & Daza, 2017). El área protegida de Jaguas cubre 50 km^2 (06°26′ N, 075°05′ W; 06°21′ N, 074°59′ W) e incluye el embalse San Lorenzo con 10.2 Km^2. El área está clasificada como Bosque Húmedo Premontano (bmh-PM), comprende un gradiente de elevación desde 900 hasta 1300 msnm, con un rango promedio de temperatura entre 18-24 °C (Holdridge, 1964). El área protegida de San Carlos abarca 30 km^2 (06°16′ N, 074°55′ W; 06°12′ N, 074°49′ W), incluido el embalse Punchiná con 3.3 km^2, y cubre un gradiente altitudinal de 400 a 1100 msnm. La zona está clasificada como Bosque Húmedo Tropical (bmh-T), con una zona de transición cálida hacia el Bosque Húmedo Premontano (bmh-PM), y exhibe un promedio de temperatura que excede los 24 °C (Holdridge, 1964). En ambas áreas protegidas los niveles de precipitación anual alcanzan entre 2000 y 4000 mm (Holdridge, 1964) y su cobertura vegetal está dominada por mosaicos de diferentes sucesiones de bosque secundario, matorrales, pastizales y pequeñas zonas dedicadas a la agricultura y actividades ganaderas (Cardona Naranjo et al., 2011).

Colecta de datos

En ambas centrales los registros de las especies de roedores fueron obtenidos mediante el uso de cámaras trampa con flash infrarrojo. Usamos modelos específicos de cámaras

trampa en cada área: *Bushnell Trophy Aggressor* en Jaguas, y *Moultrie 888i* en San Carlos. Para la selección de los sitios de muestreo se dividió el área de influencia en cuadrantes de 750x750 m, generando 80 cuadrantes para Jaguas y 65 para San Carlos, de las cuales 29 y 25 respectivamente fueron seleccionadas de manera aleatoria y definidas como unidades de muestreo (Fig. 1). En cada unidad de muestreo fue instalada una cámara trampa, la cual fue ubicada preferiblemente cerca del punto central del cuadrante con el objetivo de asegurar una distancia mínima de 700-750 m entre unidades. Las cámaras trampa fueron configuradas para operar 24 horas/día, capturando videos de 30 s con intervalos de 15 s entre cada activación. No se usó cebo en las unidades de muestreo.

El fototrampeo en ambas áreas protegidas tuvo lugar en dos muestreos entre 2017 y 2018. En 2017 muestreamos 29 unidades en Jaguas (abril 21 – junio 22) y 25 unidades en San Carlos (mayo 26 – agosto 16), con un promedio de 56 y 68 días consecutivos de muestreo por central respectivamente. Durante el muestreo de 2018 redujimos el número de unidades muestreadas debido a problemas logísticos y mal funcionamiento de las cámaras, por lo que el muestreo incluyó 23 unidades para ambas centrales (Jaguas: febrero 16 – abril 30; San Carlos: abril 21 – junio 24), con cada cámara operando un promedio de 66 y 52 días consecutivos para Jaguas y San Carlos. El esfuerzo total acumulado de ambas temporadas de muestreo fue de 6127 días cámaras, con 3141 días en Jaguas y 2986 días en San Carlos.

Procesamiento de datos

Utilizamos un enfoque de modelo jerárquico para analizar los patrones de ocupación de las especies. Definimos como un evento de detección independiente para una especie los registros con más de 1 h de diferencia en una unidad de muestreo dada (Tobler et al., 2008; Marinho et al., 2017). Con los registros independientes construimos matrices de presencia/ausencia de los sitios muestreados para cada especie, usando como ocasiones de muestreo periodos de 7 días. Esta definición de ocasión de muestreo fue hecha para minimizar la perdida de información y evitar problemas de convergencia durante el análisis (Rovero & Spitale, 2016). Para cada una de las especies estimamos la ocupación observada (naïve) como la proporción entre los sitios donde la especie fue detectada por lo menos una vez y el total de sitios muestreados.

Para generar inferencias ajustadas acerca de la detección y ocupación de las especies de roedores a escala regional y obtener estimaciones para cada una de las temporadas de muestreo, modelamos las dos áreas protegidas de manera conjunta a través de un modelo multi-estación que incluyó las temporadas 2017 y 2018 (MacKenzie, 2006). Con base en las historias de captura estimamos las probabilidades de detección (*p*) y ocupación (*psi*) para para la primera y segunda temporada (2017 y 2018) y la probabilidad de extinción y colonización.

Covariables y modelos

Construimos un grupo común de modelos para las especies evaluadas, incluyendo el modelo constante y modelos ajustados a covariables del sitio de muestreo. Considerando aspectos generales de la biología de las especies, seleccionamos covariables asociadas a las condiciones de la vegetación, el terreno, la disponibilidad de agua y la intervención antrópica como predictores potenciales de cambios en las probabilidades de detección y ocupación. Dado que la ocupación y detección son variables dependientes de la escala, consideramos escalas espaciales diferentes para la estimación de las covariables que potencialmente las afectan. Las covariables de ocupación fueron estimadas dentro de un área delimitada por un radio de 450 m desde el punto de localización de cada cámara trampa, mientras para la detección empleamos el área dentro de un radio de 50 m.

Consideramos seis covariables que podrían tener incidencia en la probabilidad de detección (p): (*ele50*) elevación media (msnm), (*pen50*) pendiente media del terreno (%), (*rug50*) medida de la rugosidad vectorial media (MRV) del terreno (Sappington et al., 2007), (*inf*) distancia lineal (m) a infraestructuras o zonas agrarias, (*npv*) distancia lineal (m) a vías no pavimentadas y (*tmp*) temporada de muestreo evaluada (2017-2018) (Tabla 1). Para la probabilidad de ocupación (ψ) evaluamos el efecto de siete covariables: (*bos*) cobertura de bosque (%), (*frg*) nivel medio de fragmentación (índice 0-100), (*ele*) elevación media (msnm), (*pen*) pendiente media del terreno (%), (*rug*) medida de la rugosidad vectorial media (MRV) del terreno (Sappington et al., 2007), (*dtca*) distancia lineal a cuerpos de agua (m) y (*lcas*) longitud total de cuencas (m) (Tabla 1).

La cobertura de bosque fue estimada como la proporción de bosque secundario al interior del área delimitada por un radio de 450 m (Tabla 1). La delimitación de coberturas del terreno en el área de estudio se basó en el análisis de clasificación de imagen satelital Lansat TM® (http://glovis.usgs.gov/) de 2013 y 2015, a una resolución espacial de 12.5 m, siguiendo la metodología de definición de las clases de coberturas terrestres del CORINE Land Cover para Colombia. Las imágenes del Landsat de 2015 fueron usadas para generar una capa categórica del área de estudio como boscosa y no boscosa, en donde cada pixel fue considerado como boscoso sí incluía menos del 10% de suelo descubierto y más del 80% de vegetación fotosintéticamente activa. La estimación del suelo descubierto y la vegetación fotosintéticamente activa se llevó a cabo en CLASILite (Carnegie Landsat Analysis System Lite) (Asner et al., 2009). A partir de la capa categórica de bosque y no bosque, estimamos el nivel de fragmentación de cada pixel con el índice de entropía de Shannon ($H=\sum Pi*Log(Pi)$ (Shannon, 1948). El nivel de fragmentación se definió como la heterogeneidad espacial de cada pixel categorizado como boscoso en relación con los 8 pixeles adyacentes. La capa final de fragmentación fue normalizada e incluyo rangos de valores entre 1 y 100, donde 1 corresponde a la mínima entropía (fragmentación nula) y 100 corresponde a la máxima entropía posible (fragmentación).

Para la estimación de la elevación, la pendiente y la rugosidad del terreno usamos un modelo digital de elevación (DEM) a una resolución espacial de 12.5 m obtenido de PRISM (Panchromatic Remote-Sensing Instrument for Stereo Mapping). La pendiente fue expresada como un porcentaje y la rugosidad como una medida de la rugosidad vectorial media (MRV) (Sappington et al., 2007). Ambas variables fueron generadas en las

extensiones de ArcGIS 10.1 (ESRI, 2012). Las covariables *inf*, *vnp* y *dtca*, fueron calculadas como la distancia euclidiana más corta (Km) entre el punto de instalación de la cámara trampa en cada unidad de muestreo y la obra de infraestructura, vía no pavimentada y cuerpo de agua más cercano, respectivamente (Tabla 1). La variable *lcas* correspondió a la distancia acumulada (Km) de los drenajes sencillos dentro de la unidad de muestreo y fue estimada a partir de un mapa de distribución de cuencas del área de influencia (1:25000).

Para cada una de las especies focales aplicamos un enfoque basado en dos pasos, el primero direccionado a encontrar el mejor modelo para la probabilidad de detección y el segundo busca seleccionar el mejor modelo para la probabilidad de ocupación. En el primer paso asumimos la probabilidad de ocupación (ψ) constante y modelamos la probabilidad de detección (p) como una función de todas las covariables individualmente, obteniendo un serié de modelos ordenada de acuerdo a los valores de AIC. Con base en este listado se descartaron los modelos cuya covariable evaluada no implicó una mejoría en el AIC respecto al modelo constante. Para los modelos restantes evaluamos los intervalos de confianza del estimador, descartando aquellas covariables cuyos intervalos incluían el cero. Posteriormente, se construyeron modelos aditivos únicamente con las covariables seleccionadas en el paso previo y se descartaron aquellas covariables cuyos intervalos de confianza del estimador incluían el cero. Para el segundo paso, usamos el mejor modelo encontrado para la probabilidad de detección y ajustamos la probabilidad de ocupación evaluando todas las covariables de forma individual y aditiva usando el mismo método de selección ya descrito en el primer paso (Arnold, 2010; Baker et al., 2011). En ambos pasos

las probabilidades de extinción y colonización se mantuvieron constantes y el ajuste de los modelos aditivos incluyó un máximo de dos covariables.

Para la selección final de los mejores modelos usamos como criterios: (1) el Criterio de Información de Akaike (AIC), considerando como modelos similares aquellos dentro de un $\Delta AIC<2$ respecto al mejor modelo; (2) el peso AIC relativo (AICwt) del modelo que determina la importancia relativa de cada modelo ajustado; y (3) los intervalos de confianza del 95% de los estimadores (Burnham & Anderson, 2002; MacKenzie, 2006). El proceso de modelado fue realizado con el paquete ´unmarked` (Fiske & Chandler, 2015). A partir del modelo global (considera todas las covariables) estimamos el valor de *c-hat* como una medida de sobredispersión de los datos (Mazerolle, 2017).Valores cercanos a 1 ($c \sim 1$) sugieren un buen ajuste entre los datos y el modelo seleccionado, mientras que valores más alejados de 1 ($c > 1$ o $c < 1$) sugieren una mayor variación en los datos observados que los esperados (MacKenzie, 2006). Para la estimación del *c-hat* usamos 10000 réplicas de Bootstrap y empleamos el paquete ´AICcmodavg` (Mazerolle, 2017). Para todas las estimaciones se usó el software de R, versión 3.2.3 (R Core Team, 2015).

Patrones de actividad

Estimamos los patrones de actividad de las especies objetivo para cada temporada como una función de densidad de probabilidad (Ridout & Linkie, 2009). Para ello usamos las detecciones independientes de las especies en cada sitio (intervalos de 60 minutos) y las combinamos en un análisis de actividad para ambas áreas protegidas en cada temporada (Zimmermann et al., 2016). Adicionalmente, estimamos el coeficiente de sobrelapamiento

entre ambas especies para cada temporada de muestreo, el cual toma valores entre 0 y 1, con 0 indicando “sin sobrelapamiento” y 1 “sobrelapamiento total” (Ridout & Linkie, 2009). Para estimar el coeficiente de sobrelapamiento se usó el paquete ´overlap` de R, versión 3.2.3 (R Core Team, 2015; Meredith & Ridout, 2018).

RESULTADOS

Posterior a la exclusión de sitios donde se presentó mal funcionamiento de las cámaras, se muestrearon 54 sitios en la temporada 2017 (29 en Jaguas y 25 en San Carlos) y 46 sitios en la temporada 2018 (23 en Jaguas y 23 en San Carlos). El esfuerzo de muestreo total fue de 3194 días cámara para Jaguas (2017:1656, 2018:1538) y 2944 días cámara para San Carlos (2017:1731, 2018:1213), obteniendo 1260 y 565 registros de especies de mamíferos respectivamente. En total obtuvimos 341 registros para *C. paca* (2017:213, 2018:128) y 1484 para *D. punctata* (2017:835, 2018:649) de los cuales 219 (2017:134, 2018:85) y 992 (2017:540, 2018:452) correspondieron a registros de eventos independientes de *C. paca* y *D. punctata* respectivamente.

Para *C. paca* la ocupación observada fue de 0.574 y 0.468 para las temporadas 2017 y 2018 respectivamente. Evaluamos un total de 16 modelos, donde el modelo mejor soportado incluyó la covariable temporada para la probabilidad de detección y una relación positiva entre el índice de fragmentación y la probabilidad de ocupación (Tablas 2,3. Fig. 2A). La probabilidad de detección fue ligeramente menor en la segunda temporada (p_{2017}:0.284 y

p_{2018}:0.156) y la probabilidad de ocupación fue similar en ambas temporadas, con valores de ψ_{2017}:0.654 y ψ_{2018}:0.664 (Tabla 3). Las demás covariables evaluadas tuvieron un desempeño bajo en su AICwt y los intervalos de confianza del estimador incluyeron el cero, sugiriendo que no hay un efecto directo sobre la detectabilidad u ocupación de la especie (Tabla 2). Las probabilidades de colonización y extinción entre temporadas para *C. paca* fueron 0.538 y 0.263 respectivamente (Tabla 3).

En *D. punctata* la ocupación observada alcanzó valores de 0.833 y 0.851 para las temporadas 2017 y 2018 respectivamente. De los 17 modelos evaluados, el modelo mejor soportado incluyó la covariable pendiente del terreno (*pen50*), la cual exhibió una relación positiva con la probabilidad de detección, y una probabilidad de ocupación constante (no hubo efecto de ninguna covariable) (Tablas 2,3. Fig. 2A). La probabilidad de detección combinada para ambas temporadas fue de p:0.501 y la probabilidad de ocupación presentó valores similares entre temporadas, ψ_{2017}:0.850 y ψ_{2018}:0.851 (Tablas 3). Bajos valores de AICwt e intervalos de confianza del estimador que incluyeron el cero, sugirieron que no hubo un efecto por parte de las demás covariables evaluadas sobre las probabilidades de detección y ocupación (Tabla 2). Las probabilidades de colonización y extinción obtenidas para *D. punctata* fueron 0.462 y 0.0808 respectivamente (Tabla 3).

Para ambas temporadas los patrones de actividad señalan una segregación temporal bien definida entre las especies, donde *C. paca* es nocturna y *D. punctata* es diurna (Fig. 3). *C. paca* presentó picos de actividad máxima cerca de la media noche (>0.12 en ambas

temporadas), antes del amanecer alrededor 4:00 h y después del anochecer a las 19:00 h (>0.08 y >0.10 respectivamente). De manera diferente, *D. punctata* presentó mayores picos de actividad (>0.12) en las mañanas (6:00 h – 10:00 h) y una disminución entre las 11:00 h y las 16:00 h (<0.05) seguido por un aumento alrededor de las 17:00 h ($>0.12_{2017}$ y $>0.05_{2018}$) (Fig. 3). Adicionalmente, para ambas especies se obtuvieron algunos registros de actividad fuera del rango de actividad principal en la temporada 2018 (<0.05). Para los coeficientes de sobrelapamiento se obtuvieron valores de 0.081 y 0.161 en las temporadas 2017 y 2018 respectivamente (Tabla 4).

DISCUSIÓN

Las estimaciones de la probabilidad de detección (p_{2017}:0.284 y p_{2018}: 0.156) para *Cuniculus paca* variaron ligeramente entre temporadas. Sin embargo, nuestros resultados no permiten explicar esta variación que posiblemente se deba a variables no evaluadas en este estudio como la fase lunar, temperatura ambiente (Michalski & Norris, 2011), precipitación (Santos-Moreno & Pérez-Irineo, 2013) o disponibilidad de alimento (Ferreguetti et al., 2018a).

Los valores obtenidos para la probabilidad ocupación fueron relativamente altos (ψ_{2017}:0.654 y ψ_{2018}:0.664) en comparación con los valores para otras poblaciones de la especie en las que la ocupación registra valores entre 0.27 y 0.50 (Jax et al., 2016, Ferreguetti et al., 2018a). Únicamente la covariable fragmentación tuvo una relación

positiva con la probabilidad de ocupación, indicando que a mayor índice de fragmentación del paisaje mayor es la probabilidad de que la especie ocupe un sitio en particular. En este caso, se debe entender la fragmentación como un índice que refleja la heterogeneidad del paisaje en términos de sus coberturas, lo que sugiere que *C. paca* usa zonas fragmentadas y de vegetación secundaria, como ya se ha planteado también por otros autores (Pérez, 1992; Gallina et al., 2012).

Consideramos posible que la afinidad de *C. paca* hacia áreas intervenidas y generalmente de vegetación secundaria, más allá de demostrar que la especie posee la capacidad de explotar estos hábitats, es posiblemente como lo sugiere Figueroa-De-León et al. (2016), una estrategia para evadir depredadores que usualmente prefieren coberturas más boscosas como el puma (*Puma concolor*) y ocelote (*Leopardus pardalis*). Además, depredadores como *L. pardalis* pueden generar considerables presiones caza sobre esta especie dado que se ha reportado a *C. paca* como aporte de biomasa principal en su dieta (Oliveira et al., 2010).

En el caso de la ocupación, las covariables de distancia a cuerpos de agua (*dtca*) y la longitud de cuencas (*lcas*) no mostraron significancia alguna, algo atípico dado que *C. paca* suele considerarse como una especie con fuerte relación hacia el recurso hídrico (Pérez, 1992; Emmons & Feer, 1997; Goulart et al., 2009). Consideramos que la ausencia de relación en nuestra investigación se debe a que en la zona de estudio la gran cantidad de pequeños arroyos y la presencia de un gran reservorio de agua, no permiten evidenciar la

verdadera importancia de estas covariables. Jax et al., 2016, obtuvo resultados similares en el Parque Nacional Guatopo (Venezuela) y los atribuyó a que la gran disponibilidad del recurso hídrico en su zona de estudio, logró enmascarar la significancia de estas covariables.

En *Dasyprocta punctata* la estimación de la probabilidad de ocupación (ψ_{2017}:0.850 y ψ_{2018}:0.851) presentó poca variación entre temporadas. Estos valores de ocupación tienen una magnitud similar a los obtenidos por Jax et al. (2016) y Ferreguetti et al. (2018a) para *Dasyprocta leporina* (ψ: 0.61 y 0.97) respectivamente, o el reportado por Cid et al. (2013), con *Dasyprocta azarae* (ψ: 0.83). Ninguna de las covariables evaluadas señaló un efecto sobre la probabilidad de ocupación, sugiriendo que no hay una relación directa con las características del paisaje evaluadas.

En nuestro estudio, la única covariable con incidencia positiva en la probabilidad de detección fue pendiente del terreno con un valor de p:0.501 (Tabla 3), lo cual contrasta con lo reportado por otros autores donde algunas especies del genero *Dasyprocta* se asocian positivamente con características topográficas como valles (Jax et al., 2016) o distancia al recurso hídrico (Bonvicino et al., 2008; Ferreguetti et al., 2018b). Es posible que otros factores no considerados como disponibilidad de recursos (Cid et al., 2013), competencia y densidad de predadores en el área (Ahumada et al., 2013) incidieron en la detección de la especie.

En nuestro estudio *C. paca* presentó un comportamiento netamente nocturno y bien definido en la temporada 2017 (Fig. 3A), con picos de actividad que alcanzan sus mayores valores hacia la media noche, algo ya reportado por diferentes autores (Gómez et al., 2005; González-Maya, 2007; Blake et al., 2012; Isasi-Catalá, 2012), indicando que este comportamiento es característico de la especie. Sin embargo, en la temporada 2018 la actividad aumento antes del amanecer y disminuyo en las primeras horas de la noche, además presentó actividad en horas de la mañana (6:00 a 12:00), un patrón similar reportado por otros autores (González-Maya, 2007; Santos-Moreno & Pérez-Irineo, 2013). Esta variación temporal en los patrones de actividad puede deberse a la influencia de variables como la fase lunar que aumenta el riesgo de depredación (Harmsen et al., 2011; Michalski & Norris, 2011) o temperatura ambiente que altera los horarios e intensidad horaria de forrajeo, interfiriendo con la capacidad de la especie para acceder a los recursos (Muñoz et al., 2002; Cid et al., 2015).

Para *D. punctata*, el patrón de actividad fue diurno en ambas temporadas, con dos picos de actividad muy marcados en la temporada 2017 y el pico de la tarde (17:00 h) menos evidente en la temporada 2018 (Fig. 3B). En la temporada 2017 los picos de actividad obtenidos (temprano en la mañana y al final de la tarde) se asemejan a un patrón bimodal, algo acorde a lo observado para otras poblaciones de la especie (Muñoz et al., 2002; Aliaga-Rossel et al., 2008) y especies el género (Gómez et al., 2005; Blake et al., 2012). En la temporada 2018, *D. punctata* presentó patrones de actividad ligeramente diferentes

respecto a la temporada anterior, con menor actividad en el pico de la tarde (17:00 h), algunos registros crepusculares y nocturnos, similar a lo obtenido por otros autores quienes sugieren que se puede deber a un cambio en la partición temporal en el uso de recursos, es decir que, especies con dietas similares, no usan los mismos horarios para evitar la competencia (González-Maya, 2007; Blake et al., 2012; Isasi-Catalá, 2012).

Los resultados obtenidos revelan una clara segregación temporal entre ambas especies de roedores. Así lo señaló el bajo coeficiente de sobrelapamiento en cada temporada (2017:0.081 y 2018:0.161) (Tabla 4, Fig. 3), donde se muestra que aun cuando este coeficiente se duplicó (posiblemente por variables no consideradas) en la temporada 2018, la segregación temporal continúa siendo evidente. A pesar de que ambas especies explotan el mismo recurso trófico, no hay una competencia directa entre ellas como lo sugieren otros autores, dado que es evitada gracias a la separación temporal en los patrones de activad donde *C. paca* es una especie principalmente nocturna y *D. punctata* una diurna (Muñoz et al., 2002; Gómez et al., 2005; Blake et al., 2012; Santos-Moreno & Pérez-Irineo, 2013; Jax et al., 2016).

La baja probabilidad de extinción y los relativamente altos valores de colonización para ambas especies, sugieren que nuevos sitios fueron ocupados en la segunda temporada. Sin embargo, los valores de ocupación para ambas especies no incrementaron ni variaron sustancialmente entre temporadas, por lo tanto, es posible que los valores obtenidos para la probabilidad de colonización, se deban a que sitios no ocupados en la primera temporada

pasaron a ser ocupados en la segunda temporada por movimientos locales de los individuos presentes en el área de estudio. Dada la estabilidad de los datos encontrada entre las temporadas evaluadas para *Cuniculus paca* y *Dasyprocta punctata*, consideramos que las áreas protegidas de Jaguas y San Carlos, en el norte de la Cordillera Central de Colombia, albergan poblaciones estables de estas especies. Descartando grandes amenazas como lo son la caza furtiva y la perdida de hábitat por ganadería, problemáticas ampliamente conocidas que afectan estas especies (Pérez, 1992; Eisenberg & Redford, 1999; Blake et al., 2012; Jax et al., 2016).

Los modelos de ocupación resaltan los patrones de preferencia ecológica de las especies (Rovero et al., 2014), estas preferencias son de gran importancia para entender los requerimientos de cada especie y usarlos como insumo y piezas clave en el desarrollo de estrategias de conservación. Aunque *Cuniculus paca* y *Dasyprocta punctata*, generalmente son especies tolerantes al cambio en el uso de la tierra, eventualmente pueden ser afectadas por variables ambientales (i.e. fragmentación y pendiente), por lo tanto, planes de conservación para estas especies, deben considerar la importancia de la heterogeneidad del paisaje dado que permiten la conectividad entre poblaciones que frecuentan diferentes tipos de coberturas vegetales.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por el Grupo Herpetológico de Antioquia GHA e ISAGEN S.A. bajo el convenio interinstitucional 47/574, dirigido a la actualización de la diversidad de especies de fauna vertebrada dentro de los planes de manejo ambiental de las centrales hidroeléctricas Jaguas, Calderas y San Carlos (ISAGEN S.A.).

LITERATURA CITADA

AHUMADA JA, J HURTADO & D LIZCANO. 2013. Monitoring the Status and Trends of Tropical Forest Terrestrial Vertebrate Communities from Camera Trap Data: A Tool for Conservation. PLoS ONE 8:6-9.

ALIAGA-ROSSEL E, RW KAYS & JM V FRAGOSO. 2008. Home-range use by the Central American agouti (Dasyprocta punctata) on Barro Colorado Island, Panama. Journal of Tropical Ecology 24:367-374.

ALIAGA-ROSSEL E, RS MORENO, RW KAYS & J GIACALONE. 2006. Ocelot (Leopardus pardalis) predation on agouti (Dasyprocta punctata). Biotropica 38:691-694.

ARNOLD TW [en línea]. 2010. Uninformative Parameters and Model Selection Using Akaike's Information Criterion. Journal of Wildlife Management 74:1175-1178.

ASNER GP, DE KNAPP, A BALAJI & G PAEZ-ACOSTA. 2009. Automated mapping of tropical deforestation and forest degradation: CLASlite. Journal of Applied Remote Sensing 3.

BAKER LR, TW ARNOLD, OS OLUBODE & DL GARSHELIS. 2011. Considerations for using occupancy surveys to monitor forest primates: A case study with Sclater's monkey (Cercopithecus sclateri). Population Ecology 53:549-561.

BLAKE JG, D MOSQUERA, BA LOISELLE, K SWING, J GUERRA & D ROMO. 2012. Temporal activity patterns of terrestrial mammals in lowland rainforest of Eastern Ecuador. Ecotropica 18:137-146.

BONVICINO C, J OLIVEIRA & O D'ANDREA [en línea]. 2008. Guia dos Roedores do Brasil. Rio de Janeiro: Or:120.

BURNHAM KP & DR ANDERSON. 2002. Model Selection and Multi-Model Inference. A Practical Information-Theoretic Approach. P. en.: Springer, New York, USA.

CARDONA NARANJO F, HD HIGUITA, S GÓMEZ HOYOS & F ROLDÁN PALACIO. 2011. Flora

de Embalses, Centrales Hidroeléctricas de ISAGEN en el Oriente Antioqueño San Carlos, Jaguas y Calderas. Guía Ilustrada. Isagen 1:230.

CID B, LGR OLIVEIRA-SANTOS & G MOURÃO. 2013. Seasonal habitat use of agoutis (Dasyprocta Azarae) is driven by the palm attalea phalerata in Brazilian Pantanal. Biotropica 45:380-385.

CID B, OLIVEIRA-SANTOS, LG R. & G MOURAO. 2015. The relationship between external temperature and daily activity in a large rodent (Dasyprocta azarae) in the Brazilian Pantanal. Journal of Tropical Ecology 31:469-472.

EISENBERG J & K REDFORD. 1999. Mammals of the neotropics – the central neotropics: Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil. Chicago (IL): University of Chicago Press.

EMMONS L [en línea]. 2016a. Cuniculus paca (Spotted Paca). The IUCN Red List of Threatened Species 2016 8235.

EMMONS L [en línea]. 2016b. Dasyprocta punctata (Central American Agouti). The IUCN Red List of Threatened Species 8235.

EMMONS LH & F FEER. 1997. Neotropical Rainforest Mammals: A Field Guide, Second edition. P. en.: University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.

ESRI. 2012. Environmental System Research Institute. California, USA.

FERREGUETTI AC, WM TOMAS & HG BERGALLO. 2018a. Patch occupancy and activity pattern of the spotted paca (Cuniculus paca Linnaeus, 1766) in a protected area of the Atlantic Forest, Brazil. Mammalia 0.

FERREGUETTI AC, WM TOMAS & HG BERGALLO [en línea]. 2018b. Density, habitat use, and daily activity patterns of the Red-rumped Agouti (Dasyprocta leporina) in the Atlantic Forest, Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment 53:143-151. Taylor & Francis.

FIGUEROA-DE-LEÓN A, EJ NARANJO, H PERALES, A SANTOS-MORENO & C LORENZO. 2016. Cavity occupation par plaine paca (Cuniculus paca) dans le Lacandon Rainforest, Chiapas, Mexique. Tropical Conservation Science 9:246-263.

FISKE I & R CHANDLER. 2015. Overview of Unmarked : An R Package for the Analysis of Data from Unmarked Animals.

FOLEY JA, R DEFRIES, GP ASNER, C BARFORD, G BONAN, SR CARPENTER, et al. [en línea]. 2005. Global Consequences of Land Use. Science 309:570-574.

FONSECA DE SOUZA OF & VK BROWN. 1994. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. Journal of Tropical Ecology:10, 197-206.

GALLINA S, J PÉREZ-TORRES & CC GUZMÁN-AGUIRRE. 2012. Use of the paca, Cuniculus paca (Rodentia: Agoutidae) in the Sierra de Tabasco State Park, Mexico. Revista de Biologia Tropical 60:1345-1355.

GÓMEZ H, RB WALLACE, G AYALA & R TEJADA. 2005. Dry season activity periods of some Amazonian mammals. Studies on Neotropical Fauna and Environment 40:91-95.

GONZÁLEZ-MAYA JF. 2007. Densidad, uso de hábitat y presas del Jaguar (Panthera onca) y el conflicto con humanos en la región de Talamanca, Costa Rica. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba, Costa Rica.

GOULART FVB, NC CÁCERES, ME GRAIPEL, MA TORTATO, IRG JR & LGR OLIVEIRA-SANTOSA. 2009. Habitat selection by large mammals in a southern Brazilian Atlantic Forest. Mammalian Biology 74:182-190.

HANSEN MC, P V POTAPOV, R MOORE, M HANCHER, S a TURUBANOVA, a TYUKAVINA, et al. 2013. High-Resolution Global Maps of. Science (New York, N.Y.) 850:2011-2014.

HARMSEN BJ, RJ FOSTER, SC SILVER, LET OSTRO & CP DONCASTER [en línea]. 2011. Jaguar and puma activity patterns in relation to their main prey. Mammalian Biology 76:320-324. Elsevier GmbH.

HOLDRIDGE L. 1964. Life zone ecology. San José: Tropical Science Center. P. en.:

ISASI-CATALÁ E. 2012. Estudio del estado de conservación del Jaguar (Panthera onca) en el Parque Nacional Guatopo. Universidad Simón Bolívar, Sartenejas, Venezuela.

JAX E, S MARÍN, A RODRÍGUEZ-FERRARO & E ISASI-CATALÁ. 2016. Habitat use and relative abundance of the Spotted Paca Cuniculus paca (Linnaeus , 1766) (Rodentia : Cuniculidae) and the Red-rumped Agouti Dasyprocta leporina (Linnaeus , 1758).

KATTAN GH, H ALVAREZ-LOPEZ & M GIRALDO. 1994. For- est fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. Conservation Biology:8, 138-146.

LINKIE M, Y DINATA, A NUGROHO & IA HAIDIR. 2007. Estimating occupancy of a data deficient mammalian species living in tropical rainforests: Sun bears in the Kerinci Seblat region, Sumatra. Biological Conservation 137:20-27.

MACKENZIE DI. 2006. Occupancy Estimation and Modeling. P. en: Development.

MARINHO PH, D BEZERRA, M ANTONGIOVANNI, CR FONSECA & EM VENTICINQUE. 2017. Estimating occupancy of the Vulnerable northern tiger cat Leopardus tigrinus in Caatinga drylands. Mammal Research 63:113. Mammal Research.

MAZEROLLE MJ. 2017. Model Selection and Multimodel Inference Based on (Q)AIC(c).

MEREDITH M & M RIDOUT. 2018. Overview of the Overlap Package.

MICHALSKI F & D NORRIS. 2011. Activity pattern of Cuniculus paca (Rodentia: Cuniculidae) in relation to lunar illumination and other abiotic variables in the southern Brazilian Amazon. Zoologia (Curitiba) 28:701-708.

MUÑOZ J, O BETANCUR & M DUQUE [en línea]. 2002. Patrones de hábitat y de actividad nocturna de Agouti paca en el Parque Nacional Natural Utría (Chocó, Colombia). *Actualidades Biológicas*. <http://aprendeenlinea.udea.edu.co/revistas/index.php/actbio/article/view/329586>.

NORRIS D, F MICHALSKI & CA PERES. 2010. Habitat patch size modulates terrestrial mammal activity patterns in Amazonian forest fragments 91:551-560.

O'CONNELL A, J NICHOLS & K KARANTH. 2010. Camera traps in animal ecology: methods and analysis. P. en.: Springer. pp. 191–205., New York, USA.

OLIVEIRA TG de, MA TORTATO, L SILVEIRA, CB KASPER, FD MAZIM, M LUCHERINI, et al. 2010. Ocelot ecology and its effect on the small-felid guild in the lowland neotropics. Pp. 559-580, en: Biology and conservation of wild felids (Macdonald, D. W., y A. J. Loveridge, eds.) (DW Macdonald & AJ Loveridge, eds.). Oxford University Press, New York, EE.UU.

PATTON JL, UFJ PARDIÑAS & G D'ELÍA [en línea]. 2015. Mammals of South America. P. en: The University of Chicago Press Chicago and London.

PÉREZ EM. 1992. Agouti paca. Mammalian Species 404: 1-7. P. en.:

PIMM SL & P RAVEN. 2000. Biodiversity- Extinction by numbers. Nature 403:843-845.

R CORE TEAM D [en línea]. 2015. R: a Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.r-project.org.>.

RESTREPO A, C MOLINA-ZULUAGA, JP HURTADO, CM MARÍN & JM DAZA. 2017. Amphibians and reptiles from two localities in the northern Andes of Colombia. Check List 13:203-237.

RIDOUT MS & M LINKIE. 2009. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statisticsral 14:322-337.

ROVERO F, LEAH COLLETT, S RICCI, E MARTIN & D SPITALE. 2013a. Distribution , occupancy , and habitat associations of the gray-faced sengi (Rhynchocyon udzungwensis) as revealed by camera traps. Journal of Mammalogy 94:792-800.

ROVERO F, E MARTIN, M ROSA, JA AHUMADA & D SPITALE. 2014. Estimating species richness and modelling habitat preferences of tropical forest mammals from camera trap data. PLoS ONE 9.

ROVERO F & D SPITALE. 2016. Species-level occupancy analysis. Pp. 68–94, en: Camera Trapping for Wildlife Research (F Rovero, F., Zimmermann, ed.). Pelagic Publishing, Exeter, UK.

ROVERO F, F ZIMMERMANNC, D BERZID & P MEEK. 2013b. ‘‘Which camera trap type and how many do I need?’’ A review of camera features and study designs for a range of wildlife research applications. Hystrix 24:1-9.

SÁNCHEZ-GIRALDO C & JM DAZA. 2017. Non-volant mammals from the protected areas associated to hydroelectric projects on the eastern slope of the northern Cordillera Central, Colombia. Check List 30:22.

SANTOS-MORENO A & G PÉREZ-IRINEO. 2013. Abundancia de tepezcuintle (Cuniculus paca) y relación de su presencia con la de competidores y depredadores en una selva tropical. Therya 4:89-98.

SAPPINGTON JM, KM LONGSHORE & DB THOMPSON. 2007. Quantifying landscape ruggedness for animal habitat analysis: a case study using Bighorn Sheep in the Mojave Desert. The Journal Wildlife Management 71:1419-1426.

SHANNON CE. 1948. A mathematical theory of communication. Bell system technical journal 27:379.

SILVA J SS. 1996. La caza furtiva en los parques nacionales al norte de Venezuela. Vida Silvestre Neotropical 5:126–139.

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

TURNER IM [en línea]. 1996. Species Loss in Fragments of Tropical Rain Forest: A Review of the Evidence. The Journal of Applied Ecology 33:200.

VALSECCHI J, H EL BIZRI & J FIGUEIRA. 2014. Subsistence hunting of Cuniculus paca in the middle of the Solimões River , Amazonas , Brazil 74:560-568.

ZIMMERMANN F, D FORESTI & F ROVERO. 2016. Behavioural studies. Pp. 142–167, en: Camera Trapping for Wildlife Research (F Rovero & F Zimmermann, eds.). Pelagic Publishing, Exeter, UK.

Fig. 1. Disposición de los sitios de muestreo en las áreas protegidas de las centrales hidroeléctricas Jaguas y San Carlos en el norte de la Cordillera Central de Colombia.

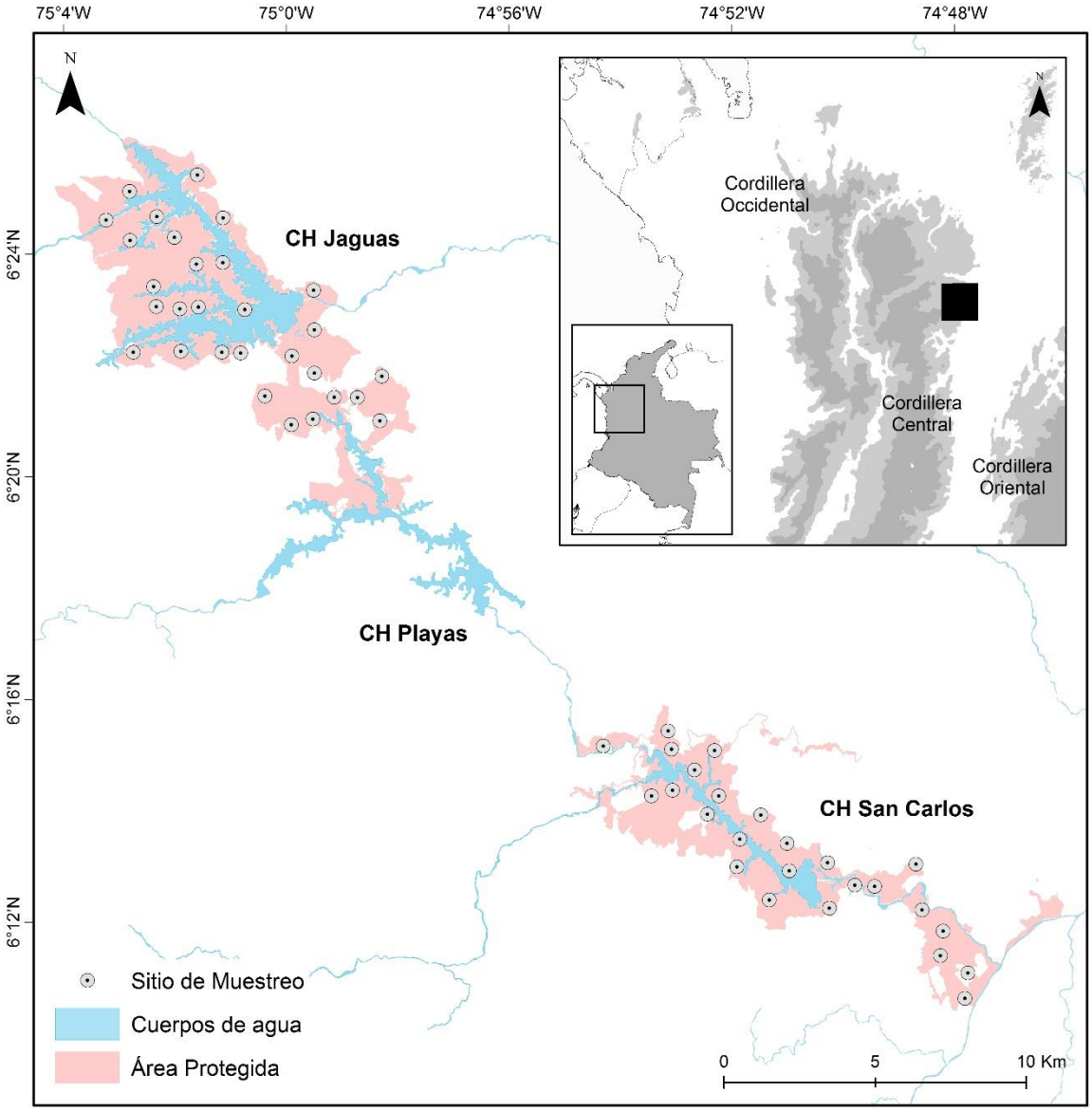


Tabla 1 Descripción de las covariables evaluadas para las probabilidades de detección (*p*) y ocupación (*ψ*) de *Cuniculus paca* y *Dasyprocta punctata*.

Covariables	Código	Descripción	Efecto potencial
Detección (p)		***Área de influencia 50 m***	
Elevación	*ele50*	Elevación media del terreno (m) obtenida del DEM	A mayor elevación la probabilidad de que la especie no frecuente este hábitat podría disminuir (Ahumada et al., 2013)
Pendiente	*pen50*	Pendiente media del terreno (%)	Las especies pueden preferir o evitar estos sitios dependiendo de su ecología, afectando positiva o negativamente la detección
Rugosidad del terreno	*rug50*	Medida de la rugosidad vectorial media (MRV) del terreno	Las especies pueden preferir o evitar estos sitios dependiendo de su ecología, afectando positiva o negativamente la detección
Distancia a infraestructuras o zonas agrarias	*inf*	Distancia lineal (m) de la unidad de muestreo a la infraestructura más cercana	Distancias cortas pueden afectar negativamente la detectabilidad de las especies
Distancia a vías no pavimentadas	*npv*	Distancia lineal (m) de la unidad de muestreo a la vía no pavimentada más cercana	Una corta distancia a un eventual lugar de paso de vehículos puede afectar negativamente la detectabilidad de las especies
Temporada	*tmp*	Temporada de muestreo evaluada (2017 - 2018)	Variaciones altas de *p* entre temporadas pueden señalar que variables importantes no fueron consideradas
Ocupación (ψ)		***Área de influencia 450 m***	
Cobertura boscosa	*bos*	Proporción de cobertura de bosque (%)	Mayor cobertura podría favorecer la ocupación de las especies (Ahumada et al., 2013)
Fragmentación	*frg*	Nivel medio de fragmentación (índice 0-100)	Una paisaje más fragmentado y heterogéneo podría favorecer la presencia de especies generalistas (Gallina et al., 2012)
Elevación	*ele*	Elevación media del terreno (m) obtenida del DEM	A mayor elevación la probabilidad de ocupación podría disminuir (Ahumada et al., 2013)
Pendiente	*pen*	Pendiente media del terreno (m)	Las especies pueden preferir o evitar estos sitios dependiendo de su ecología afectando positiva o negativamente la ocupación
Rugosidad del terreno	*rug*	Medida de la rugosidad vectorial media (MRV) del terreno	Las especies pueden preferir o evitar estos sitios dependiendo de su ecología afectando positiva o negativamente la ocupación
Distancia a cuerpos de agua	*dtca*	Distancia lineal (m) de la unidad de muestreo al cuerpo de agua natural o artificial (embalse) más cercano	Mayor proximidad a cuerpos de agua podría incrementar la probabilidad ocupación (Ferreguetti et al., 2018a)
Longitud de cuencas	*lcas*	Longitud total de cuencas (m)	Gran disponibilidad del recurso hídrico podría relacionarse positivamente con la ocupación

Tabla 2 Selección de modelos para ambas especies de roedores basada en dos pasos, (1) ajuste de detección (*p*) y posteriormente el (2) ajuste de la ocupación (*psi*). Criterio de Información de Akaike (AIC), delta de AIC (ΔAIC), número de parámetros (nPars), peso de apoyo del modelo (AICwt), coeficiente beta para cada modelo (β) e intervalos de confianza del 95% (Intervalo). Para los modelos aditivos y aquellos que incluyeron la covariable *tmp*, se presentan dos valores de β y de intervalos, correspondientes a cada temporada y covariable evaluada. Para todos los modelos evaluados las probabilidades de extinción y colonización permanecieron constantes (ε (.) γ (.)).

Especie	Ajuste	Modelos	AIC	ΔAIC	nPars	AICwt	β	Intervalo	Intervalo
Cuniculus paca		*p(tmp) ,ψ(.)*	592.13	0	5	0.719	(-0.93) (-1.69)	(-1.238755) (-0.6216845)	(-2.224697) (-1.1480807)
		p(.) ,ψ(.)	596.5	4.37	4	0.081			
		p(rug50) ,ψ(.)	596.99	4.86	5	0.063	-1.194	(-0.4367166) (0.1003922)	
	p	*p(npv) ,ψ(.)*	597.93	5.81	5	0.039	-1.1869	(-0.1386487) (0.3123996)	
		p(pen50) ,ψ(.)	598.21	6.09	5	0.034	-1.1771	(-0.1796172) (0.3149286)	
		p(ele50) ,ψ(.)	598.29	6.16	5	0.033	-1.1755	(-0.1787993) (0.2874032)	
		p(inf) ,ψ(.)	598.47	6.34	5	0.03	-1.1725	(-0.3080623) (0.2559554)	
		p(tmp) ,ψ(frg)	**587.67**	**0**	**6**	**0.6687**	**0.639**	**(0.10174264) (1.709784)**	
		p(tmp) ,ψ(.)	592.13	4.46	5	0.072			
		p(tmp) ,ψ(bos)	592.51	4.84	6	0.0593	0.599	(-1.16385413) (0.290939)	
		p(tmp) ,ψ(pen)	592.86	5.19	6	0.0498	0.584	(-0.96342495) (0.2658603)	
	ψ	*p(tmp) ,ψ(dtca)*	593.12	5.45	6	0.0437	0.586	(-0.92893110) (0.3032218)	
		p(tmp) ,ψ(lcas)	593.49	5.82	6	0.0365	0.577	(-0.39077285) (0.916253)	
		p(tmp) ,ψ(rug)	593.69	6.02	6	0.033	0.579	(-0.84667485) (0.4198255)	
		p(tmp) ,ψ(ele)	593.96	6.29	6	0.0288	0.569	(-0.48367172) (0.7406096)	
		p(.) ,ψ(.)	596.5	8.83	4	0.0081			
Dasyprocta punctata		*p(pen50+npv) ,ψ(.)*	940.56	0	6	0.5524	-0.00666	(0.09697241) (0.4427252)	(-0.02786105) (0.2878615)
		p(pen50) ,ψ(.)	**941.19**	**0.63**	**5**	**0.4036**	**0.00441**	**(0.09591086) (0.4396850)**	
		p(npv) ,ψ(.)	948.23	7.67	5	0.0119	0.0354	(-0.02917229) (0.2825201)	
	p	*p(.) ,ψ(.)*	948.78	8.22	4	0.0091			
		p(ele50) ,ψ(.)	949.33	8.76	5	0.0069	0.0375	(-0.06226107) (0.2603214)	
		p(tmp) ,ψ(.)	949.4	8.84	5	0.0066	(0.1287) (-0.0662)	(-0.08564832) (0.3430130)	(-0.31203999) (0.1796683)
		p(rug50) ,ψ(.)	949.95	9.39	5	0.0051	0.0477	(-0.2223127) (0.08145823)	
		p(inf) ,ψ(.)	950.25	9.68	5	0.0044	0.0437	(-0.09871661) (0.2157923)	
		p(pen50) ,ψ(frg)	939.63	0	6	0.2475	1.964	(-1.713901) (0.1021664)	
		p(pen50) ,ψ(dtca)	940.04	0.41	6	0.2019	2.11	(-0.5764959) (2.961058)	
		p(pen50) ,ψ(pen)	940.69	1.06	6	0.1459	1.963	(-0.3872072) (1.988387)	
		p(pen50) ,ψ(bos)	941.08	1.45	6	0.1198	1.87	(-0.2027613) (1.316471)	
	ψ	*p(pen50) ,ψ(.)*	941.19	1.56	5	0.1135			
		p(pen50) ,ψ(lcas)	942.37	2.74	6	0.063	1.828	(-1.2575497) (0.4639927)	
		p(pen50) ,ψ(ele)	942.68	3.05	6	0.0539	1.754	(-0.482973) (1.039672)	
		p(pen50) ,ψ(rug)	942.75	3.12	6	0.0519	1.773	(-0.5768352) (1.129757)	
		p(.) ,ψ(.)	948.78	9.15	4	0.0026			

Fig. 2. Relación entre la probabilidad de ocupación (*psi*) y el índice de fragmentación (*frg*) para *C. paca* en la temporada 2017, modelo *p(tmp), psi(frg)* (A). Relación entre la probabilidad de detección (*p*) y la pendiente del terreno (*pen50*) para *D. punctata*, modelo *p(pen50), psi(.)* (B). Las líneas punteadas representan los intervalos de confianza del 95%.

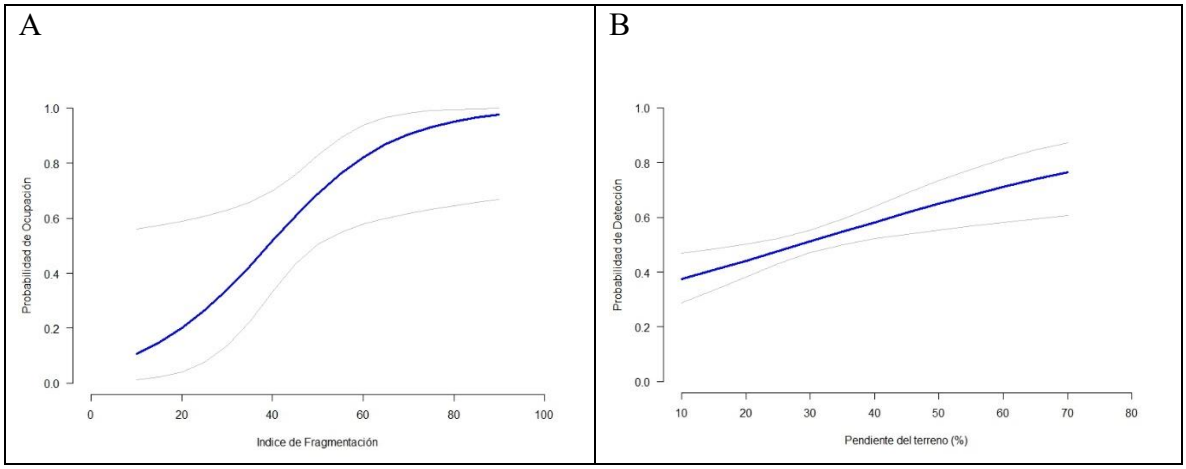


Tabla 3 Modelos seleccionados para la estimación de la probabilidad de ocupación (ψ) y detección (*p*) en las especies evaluadas. Temporada (tmp), probabilidad de ocupación (PSI), error estándar (SE), probabilidad de detección (P), colonización (COL), extinción (EXT), ocupación observada (Näive).

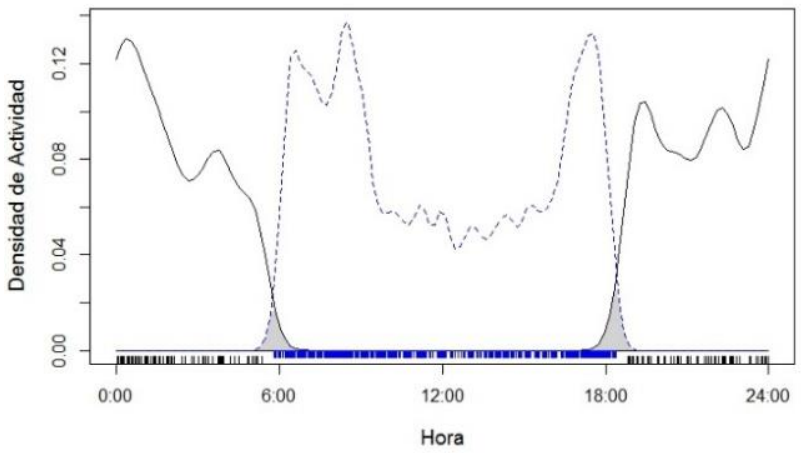
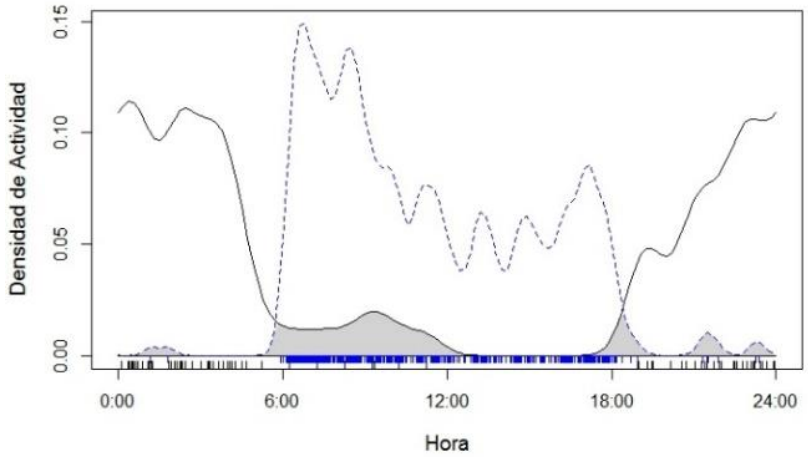
Especie	Modelo	tmp	PSI	SE	P	SE	COL	SE	EXT	SE	Naïve
Cuniculus paca	*p(tmp), ψ(frg)*	2017	0.654	0.0845	0.284	0.0318	0.538	0.192	0.263	0.168	0.574
		2018	0.664	0.1387	0.156	0.0362					0.468
Dasyprocta punctata	*p(pen50), ψ(.)*	2017	0.850	0.0506	0.501	0.0211	0.462	0.197	0.081	0.0558	0.833
		2018	0.851	0.0586							0.851

Tabla 4 Coeficientes de sobrelapamiento (IC: intervalos de confianza 95%) entre los patrones de actividad de *Cuniculus paca* y *Dasyprocta punctata* para las temporadas 2017 y 2018.

Temporada	2017	2018
Coeficiente	0.081	0.161
IC	0.041 - 0.119	0.091 - 0.231

Fig. 3. Densidad de actividad de *Cuniculus paca* (línea gris) y *Dasyprocta punctata* (línea puenteada azul) en las (A) temporadas 2017 y (B) 2018.

A



B