



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

# **GRANDES MAMÍFEROS COMO ESPECIES CLAVE PARA LA PRIORIZACIÓN DE ÁREAS DE CONSERVACIÓN EN LA CORDILLERA ORIENTAL DE COLOMBIA**

**Carlos Herney Cáceres Martínez**

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias

Medellín, Colombia

2021

# GRANDES MAMÍFEROS COMO ESPECIES CLAVE PARA LA PRIORIZACIÓN DE ÁREAS DE CONSERVACIÓN EN LA CORDILLERA ORIENTAL DE COLOMBIA

**Carlos Herney Cáceres Martínez**

Tesis o trabajo de investigación presentada(o) como requisito parcial para optar al título  
de:

**Magister en Bosques y Conservación Ambiental**

Director (a):

Dr. Joan Gastón Zamora Abrego

Codirector (a):

Ms. B&CA. Carlos Eduardo Yusty Ortiz

Línea de Investigación:

Ecología

Grupo de Investigación:

Ecología y Conservación de Fauna Silvestre

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias

Medellín, Colombia

2021

*A mis padres, a mi familia, a mis maestros, y a  
mis amigos.*

## Declaración de obra original

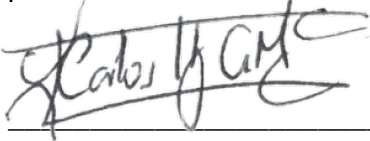
Yo declaro lo siguiente:

He leído el Acuerdo 035 de 2003 del Consejo Académico de la Universidad Nacional. «Reglamento sobre propiedad intelectual» y la Normatividad Nacional relacionada al respeto de los derechos de autor. Esta disertación representa mi trabajo original, excepto donde he reconocido las ideas, las palabras, o materiales de otros autores.

Cuando se han presentado ideas o palabras de otros autores en esta disertación, he realizado su respectivo reconocimiento aplicando correctamente los esquemas de citas y referencias bibliográficas en el estilo requerido.

He obtenido el permiso del autor o editor para incluir cualquier material con derechos de autor (por ejemplo, tablas, figuras, instrumentos de encuesta o grandes porciones de texto).

Por último, he sometido esta disertación a la herramienta de integridad académica, definida por la universidad.

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Carlos Herney Cáceres Martínez', written over a horizontal line.

Carlos Herney Cáceres Martínez

24/07/2021

## **Agradecimientos**

Al programa de Jóvenes Investigadores del Ministerio de Ciencias, Tecnología e Innovación – MINCIENCIAS, la Universidad Nacional de Colombia, The Rufourd Foundation por otorgarme distintas subvenciones para la financiación de este trabajo. A la Dirección Territorial Andes Nororientales de Parques Nacionales Naturales de Colombia, por el apoyo económico, logístico y humano durante los muestreos dentro y fuera de las áreas protegidas de la cordillera oriental. A mis amigos, quienes me alentaron a seguir adelante pesar de las dificultades, los tropiezos y los fracasos. A mi familia, y a mi hija por ser la inspiración y el motor de todo.

## Resumen

### **Grandes mamíferos como especies clave para la priorización de áreas de conservación en la Cordillera Oriental de Colombia**

Para garantizar la conservación de la diversidad biológica a largo plazo, se necesita que áreas naturales estén conectadas entre sí para mantener el intercambio de individuos y el flujo genético entre poblaciones y metapoblaciones, con lo cual se lograría sostener poblaciones viables a largo plazo. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue priorizar áreas para asegurar la conectividad ecológica entre las áreas protegidas de la cordillera oriental, a partir del uso de mamíferos grandes como especies sombrillas (p.e., *Puma concolor* y *Tremarctos ornatus*); el cual pueda ser implementado para el manejo adecuado de los Parques Nacionales Naturales en el extremo norte de la Cordillera Oriental de Colombia.

Los resultados muestran importantes áreas que representan hábitat idóneo y bien conectado fuera de las áreas de distribución de la UICN y fuera de áreas protegidas para ambas especies. Por lo tanto, la reevaluación esta información será un importante insumo para adoptar estrategias adecuadas y precisas que propenden por la pérdida del hábitat y la fragmentación de las redes de conectividad ecológica identificadas.

Adicionalmente, otras áreas protegidas de carácter no estricto (p.e., reservas forestales locales) cumplen con un papel importante para la conservación de las redes de conectividad ecológica identificadas; no obstante, para futuras estrategias de conservación y protección se deberán evaluar los efectos de los distintos tipos de usos del suelo de cada figura de protección y la priorización de nuevas áreas de conservación que eviten la

fragmentación entre áreas protegidas de carácter nacional, y protejan áreas aquí identificadas como importantes por sus valores de idoneidad y conectividad ecológica para ambas especies.

**Palabras clave:** Conservación, Idoneidad de hábitat, Conectividad ecológica, Parques Nacionales Naturales, *Puma concolor*, *Tremarctos ornatus*.

## Abstract

### **Large mammals as key species for the prioritization of conservation areas in the Cordillera Oriental of Colombia**

To ensure long-term conservation of biological diversity, natural areas need to be connected to maintain the exchange of individuals and gene flow between populations and metapopulations, which would sustain viable populations in the long term. Therefore, the objective of this work was to prioritize areas to ensure ecological connectivity between the protected areas of the Eastern Cordillera, based on the use of large mammals as umbrella species (e.g., *Puma concolor* and *Tremarctos ornatus*); which can be implemented for the proper management of the National Natural Parks in the extreme north of the Eastern Cordillera of Colombia.

The results show essential areas representing suitable and well-connected habitat outside the IUCN distribution areas and protected areas for both species. Thus, this information's reassessment will be an essential input to adopt suitable and accurate strategies to prevent habitat loss and fragmentation of the ecological connectivity networks identified.

Additionally, other protected areas of a non-strict nature (e.g., local forest reserves) contribute to conserving the ecological connectivity networks identified. However, future conservation and protection strategies should evaluate the effects of each protection figure's different types of land use and the prioritization of new conservation areas that avoid fragmentation between national protected areas and protect those areas identified as valuable for their suitability and ecological connectivity for both species.



**Keywords:** Conservation, Habitat suitability, Ecological connectivity, National Natural Parks, *Puma concolor*, *Tremarctos ornatus*.

# Contenido

<b>1. Introducción</b> .....	<b>21</b>
<b>2. Conectando el Sistema de Áreas Protegidas en la Cordillera Oriental, Colombia; el uso de especies sombrilla y modelos de conectividad ecológica como herramientas de planificación y manejo</b> .....	<b>24</b>
2.1 Materiales y métodos.....	27
2.1.1 Área de estudio.....	27
2.2 Trabajo de campo.....	28
2.2.1 Fototrampeo.....	28
2.2.2 Información secundaria.....	30
2.3 Análisis de la información.....	31
2.3.1 Modelamiento de idoneidad de hábitat.....	31
2.3.2 Modelamiento de la conectividad ecológica.....	33
2.3.3 Representatividad y aporte de las APs.....	34
2.4 Resultados.....	36
2.4.1 Modelamiento de la Idoneidad de hábitat.....	36
2.4.2 Conectividad ecológica.....	39
2.4.3 Representatividad y evaluación del aporte de las APs.....	41
2.5 Discusión.....	45
2.5.1 Modelos de idoneidad de hábitat.....	45
2.5.2 Conectividad ecológica.....	47
2.5.3 Delimitación y priorización de redes de conectividad.....	49
2.5.4 Implicaciones para el manejo de Áreas Naturales Protegidas.....	52
2.6 Material suplementario.....	53
<b>3. Conclusiones y recomendaciones</b> .....	<b>65</b>
3.1.1 Conclusiones.....	65
3.1.2 Recomendaciones.....	67
<b>4. Bibliografía</b> .....	<b>79</b>

## Lista de Figuras

<b>Figura 1.</b> Ubicación geográfica del área de estudio en el extremo norte de la Cordillera Oriental de Colombia .....	28
<b>Figura 2.</b> Esquema metodológico empleado para la identificación de corredores ecológicos funcionales. a) Buffer y área de estudio, b) Registro de presencia de los organismos, c) Variables usadas para el modelamiento en MaxENT 3.4.1, d) Modelos de idoneidad de hábitat, e) Mapas de resistencia, f) Matriz de resistencia teórica, g) Modelos de conectividad ecológica.....	31
<b>Figura 3.</b> Comparación de los modelos de idoneidad de hábitat para el Puma concolor (A) y para Tremactus ornatus (B) y solapamiento con los polígonos definidos como áreas de distribución de la IUCN. El área de distribución para P. concolor según UICN no se incluyó ya que cubre toda la región de estudio.....	38
<b>Figura 4.</b> Modelo de conectividad ecológica basado en circuitos eléctricos para Tremactos ornatus en la Cordillera Oriental. A) Conectividad entre las 4 áreas naturales protegidas; B) Detalle de los valores de conectividad ecológica para el PNN Tamá; C) Detalle de los valores de conectividad ecológica para el SFF GARF .....	40
<b>Figura 5.</b> Modelo de conectividad ecológica basado en circuitos electricos para P. concolor en la cordillera oriental. A. Conectividad entre las 4 áreas protegidas de carácter estricto (PNN). B Detalle de la conectividad para el PNN Tamá. C. Detalle de la conectividad para el SFF GARF.....	41
<b>Figura 6.</b> Solapamiento de las áreas con mayor probabilidad de conectividad basadas en circuitos eléctricos (D10) para P. concolor y T. ornatus en la cordillera oriental de Colombia. A. Departamentos/regiones de Colombia. ....	43

## Lista de tablas

Pág.

<b>Tabla 1.</b> Contribución relativa de cada variable al modelo.....	37
<b>Tabla 2.</b> Representatividad de las variables evaluadas dentro del corredor. Q10: Corresponde al quinto decil de los pixeles con los valores más altos de cada variable...	42
<b>Tabla 3.</b> Comparación de los cuatro escenarios de modelación y los indicadores de ProtConn para <i>Tremarctos ornatus</i> .....	44
<b>Tabla 4.</b> Comparación de los cuatro escenarios de modelación y los indicadores de ProtConn para <i>Puma concolor</i> .....	45

## Lista de Anexos

<b>Anexo 1.</b> Viviendo en los Andes: registros notables de la distribución altitudinal del oso andino <i>Tremarctos ornatus</i> (Ursidae) en Boyacá, Colombia.....	70
<b>Anexo 2.</b> What a herbivore hides: a worm lizard (Squamata: Amphisbaenidae) predation event by <i>Dasyprocta punctata</i> (Rodentia: Dasyproctidae) at the Santuario Guanenta-Alto Río Fonce, Colombia .....	71
<b>Anexo 3.</b> Diet of Andean bears in Tamá National Natural Park, Colombia .....	72
<b>Anexo 4.</b> The genetic structure of the spectacled bear ( <i>Tremarctos ornatus</i> );.....	74
<b>Anexo 5.</b> Listado de otras contribuciones realizadas y participación en eventos a partir de los datos de este trabajo durante la maestría.....	75

## Material complementario

<b>MC 1.</b> Contribución de las 61 áreas protegidas según el RUNAP (2020) a la conectividad ecológica del zonobioma del bosque húmedo tropical de la cordillera oriental de Colombia. HI: Hábitat Idóneo .....	55
<b>MC 2.</b> Detalle del área prioritaria 1, corredor conformado por el Nodo Santurban, páramos de Mejue y Tamá .....	60
<b>MC 3.</b> Detalle del área prioritaria 2, páramo del almorzadero, corredor entre el PNN Tamá y el PNN El Cocuy. ....	61
<b>MC 4.</b> Detalle del área prioritaria 3, corredor entre el PNN El Cocuy y el PNN Pisba.....	62
<b>MC 5.</b> Detalle del corredor comprendido entre el SFF GARF y el corredor de páramos y bosques de roble Guantiva-La Rusia .....	63

# 1.Introducción

Asegurar la conservación de la biodiversidad a largo plazo, necesita que grandes áreas estén enlazadas para soportar poblaciones viables, para mantener el intercambio de individuos y el flujo genético entre poblaciones y/o metapoblaciones (Jackson & Fahrig, 2016; Thornton et al., 2016). Por esta razón, el establecimiento de corredores biológicos, puede ser una valiosa herramienta para este tipo de estrategias de conservación (Beier & Noss ,1998; Correa-Ayram et al., 2016), especialmente para especies sombrilla y altamente vulnerables, cuyas principales amenazas se deban a la pérdida y fragmentación de sus hábitats (Nielsen et al., 2015; Vélez-Liendo & García-Rangel, 2017). Sin embargo, debido a los procesos de expansión de la frontera agrícola, el paisaje natural ha estado cambiando drásticamente convirtiendo las áreas protegidas (APs) en “islas”, que, de acuerdo a su tamaño, ubicación y/o grado de aislamiento, se ven más afectadas por la fragmentación, deforestación y pérdida de conectividad estructural y funcional; aumentando de esta forma los efectos de borde, el conflicto con las poblaciones humanas, el deterioro de los ecosistemas, la pérdida de diversidad biológica (genes, poblaciones, especies y ecosistemas), así como el mantenimiento y funcionamiento de los servicios ecosistémicos (Beier, 1998; Roscioni et al., 2014), generando efectos adversos, sobre las comunidades y la ecología y demografía de las poblaciones, entre parches o fragmentos de vegetación, cuyos efectos varía según la escala espacio-temporal, y el tipo de organismo (Spear et al., 2010; Leonard et al., 2017; Zimbres et al., 2017), incrementando el riesgo de extinción local, especialmente el de especies que requieren grandes áreas para asegurar su supervivencia (p.ej., jaguares, pumas, osos, y tapires, en el Neotrópico).

Tan solo entre el 2015 y el 2016, el departamento Norte de Santander perdió 14.704 ha de bosque, con una tasa anual de deforestación del 1.58%, la segunda más alta del país después de Sucre. Por su parte, en los departamentos de Santander y Boyacá fue de 0.59% (4.992 ha) y 0.14% (704 ha), respectivamente (Barbosa et al., 2017). Por esta razón, dentro de las prioridades del Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Colombia

---

(SINAP), la generación de estudios de conectividad funcional para especies clave son fundamentalmente prioritarios (Hurtado-Guerra et al., 2013). Sin embargo, todavía son escasos los trabajos que se han llevado en este sentido para las especies al norte de Colombia (Cáceres-Martínez et al., 2014, 2016; Rodríguez-Castro et al., 2015; Díaz-Rueda et al., 2015; Pacheco et al., 2018). Es por ello por lo que este trabajo se concentró en responder la pregunta: ¿El uso de especies sombrilla es adecuado para priorizar áreas para la conservación de la biodiversidad? Por lo tanto, el objetivo principal fue evaluar el uso de especies sombrilla como el Oso andino (*T. ornatus*) y el Puma (*P. concolor*), para la modelar corredores potenciales para enlazar parches de hábitat de las dos especies, con base en la respuesta diferencial en la conectividad ecológica del paisaje. Nuestra hipótesis, es que áreas con mayor idoneidad de hábitat y mayor probabilidad de conectividad para especies sombrilla permitirán el mantenimiento de redes de conectividad entre áreas protegidas. Para ello, mediante la elaboración de matrices de resistencia a partir de modelos de idoneidad de hábitat y modelos híbridos de conectividad funcional, que integran la teoría de circuitos y la teoría de caminantes aleatorios (Martínez-Martí & Sainz-Martínez, 2016), se eligió el modelo que mejor se ajuste a ambas especies focales, asegurando la conectividad funcional entre los núcleos definidos (áreas protegidas), con lo cual se podrá suministrar la información de línea base que servirá para la priorización de áreas de conservación para Parques Nacionales Naturales de Colombia (PNN) y las Corporaciones Autónomas Regionales (CAR) involucradas, al norte de la Cordillera Oriental. Y al mismo tiempo evaluar el cumplimiento de las metas AICHI.

Este trabajo se centró en el estudio de la conectividad ecológica como una herramienta para la planificación y el manejo de las áreas protegidas, y el mantenimiento de corredores ecológicos funcionales para la conservación de especies, ecosistemas y servicios ecosistémicos, con base en el uso de dos especies focales con diferentes requerimientos ecológicos, plasticidad ecológica y estado de conservación. En el desarrollo del **capítulo 2**, específicamente se evaluó la respuesta de una especie Valor Objeto de Conservación (VOC) y emblema de PNN; así como una especie indicadora y tope en la cadena alimenticia de la región de estudio, el Oso andino (*Tremarctos ornatus*) y el Puma o León de montaña (*Puma concolor*) respectivamente, a la conectividad ecológica del paisaje; con el fin de evaluar el uso de grandes mamíferos como especies sombrilla (Thorne et al. 2006; Crespo-Gascón & Guerrero-Casado, 2019) para conectar mejor las áreas protegidas del



---

SINAP de la Cordillera Oriental de Colombia. En el **capítulo 3** se presentan las conclusiones y recomendaciones derivadas de este trabajo y los resultados aquí conseguidos, así como el conocimiento de las dinámicas y conflictos existentes en el territorio, y el accionar de PNN y las CAR. Finalmente, como anexos se presentan algunos de los manuscritos y metadatos que se han publicado a partir de la información usada en este trabajo, relacionados con la historia natural, ecología y conservación (Cáceres-Martínez et al., 2018, 2018b, 2020, 2020; Angarita & Cáceres-Martínez, 2020; Cruz-Rodríguez et al., 2020; Pacheco et al., 2018) y genética (Pulido & Cáceres-Martínez, 2020; Ruiz-García et al., 2020) de ambas especies en nuestra región de estudio, muchos de los cuáles apoyan nuestra hipótesis sobre la ausencia y pérdida de la conectividad ecológica.

## **2. Conectando el Sistema de Áreas Protegidas en la Cordillera Oriental, Colombia; el uso de especies sombrilla y modelos de conectividad ecológica como herramientas de planificación y manejo.**

La conectividad ecológica se ha definido de forma general como el grado en el que los elementos del paisaje permiten o dificultan el movimiento de los organismos entre parches de hábitat (Bagette et al., 2013; Taylor et al., 1993). A través de los estudios de conectividad ecológica se pueden reconocer al menos dos formas de analizarla: conectividad estructural y conectividad funcional. La primera se enfoca en los patrones geométricos de los hábitats, típicamente definidos a partir de coberturas vegetales; mientras que la segunda se enfoca en la percepción y respuesta especie específica que tienen los organismos, a la configuración ambiental de los sitios en el paisaje (Turner, 2005; Weeks, 2017). En Latinoamérica y particularmente en Colombia, aún son escasos los estudios acerca de la conectividad funcional del paisaje, ya que la mayor parte de los estudios se fundamentan principalmente en las características estructurales del paisaje (Valencia et al., 2008; Correa-Ayram et al., 2016; Zuluaga et al., 2017), sin incluir explícitamente los requerimientos de hábitat específicos de las especies (Alonso-F et al., 2017; Salazar et al., 2017). Por lo tanto, es imperativo evaluar la conectividad en función de los requerimientos ecológicos de las especies, con el fin de generar información adecuada y precisa para el diseño y la delimitación de corredores biológicos, priorizando áreas de manejo, protección y/o restauración, que aseguren la conservación efectiva de hábitats idóneos, las especies, sus poblaciones y la biodiversidad asociada, a una escala regional (Beier & Noss, 1998). El hábitat es importante ya que determina la capacidad de una especie para crecer, sobrevivir y reproducirse (Ramírez-Magil et al., 2020), su abundancia (Osorio-Oliveria et al., 2016), dispersión (Hadjikyriakou et al., 2020), y otros aspectos ecológicos, por ende, la pérdida de hábitat genera la extinción y amenaza de muchas especies (Ledig et al., 2010), especialmente aquellas con amplios requerimientos de hábitat, por ello su cálculo ha sido una herramienta ampliamente utilizada y útil para la

gestión (Pertierra et al., 2017), manejo y conservación de muchas especies (Sony et al., 2018), y es necesaria cuando se requiere definir áreas para la conservación de especies sensibles, especialmente de aquellas que se tiene poco conocimiento (Thompson et al., 2017; Ledig et al., 2010).

Aunque las áreas protegidas (APs) a nivel mundial abarcan más del 27 % de la superficie del planeta (UNEP-WCMC and IUCN 2016), actualmente se discute el papel de éstas como estrategia de conservación de hábitats idóneos, ya que varias de ellas fueron conformadas sin considerar la protección de especies amenazadas, su riqueza, su tamaño y forma, la representatividad ecológica, la idoneidad de hábitat, la conectividad con otras áreas, e incluso su ubicación biogeográfica (Chape et al., 2005; Lee & Abdullah, 2019). Así como la legislación ambiental que las protege y su misma aplicación (Primack et al., 2001; Burkat, 2005; Díaz-Cano, 2008). Es innegable que actualmente la conformación de sistemas de áreas protegidas constituyen la principal estrategia para la conservación de la biodiversidad a diferentes escalas espaciales (Dudley, 2008; García-Frapolli & Toledo, 2008); sin embargo, debido a los procesos de expansión de la frontera agrícola, la deforestación, el aumento de infraestructura vial, entre otros efectos de las actividades humanas, los paisajes naturales han sido drásticamente modificados convirtiendo las APs en “islas” (Jones et al., 2018; Rodríguez-Rodríguez & Martínez-Vega, 2019). Por lo que, para salvaguardar la diversidad biológica a largo plazo, es indispensable que los remanentes de estas áreas naturales se mantengan conectadas entre sí para facilitar la dispersión y el intercambio de individuos, mantener el flujo genético entre poblaciones; y en general, mantener las funciones y los procesos ecosistémicos, lo que favorecería el mantenimiento de poblaciones viables y ecosistemas funcionales (Jackson & Fahrig, 2016; Thornton et al., 2016). Por esta razón, el diseño y establecimiento de corredores biológicos puede contribuir significativamente en el alcance de los objetivos de conservación de los sistemas de áreas naturales protegidas (Beier & Noss, 1998; Correa-Ayram et al., 2016; Weeks, 2017), especialmente para especies raras, con densidades poblacionales bajas, de grandes tamaños corporales o en peligro de extinción, cuyas principales amenazas se deben a la pérdida y fragmentación de sus hábitats (Castilho et al., 2015; Nielsen et al., 2015, Vélez-Liendo & García-Rangel, 2017).

En Colombia existen 59 Parques Nacionales Naturales (PNN) que administran cerca de 1.746.669 km<sup>2</sup> que corresponde al 10% del territorio nacional; sin embargo, no son

---

suficientes por sí solas para salvaguardar a la biodiversidad contenida en ellas, ya que la mayoría de estas APs se encuentran bajo una alta presión antrópica que no son compatibles con los objetivos de conservación (Berger, 2017; Jones et al., 2018; Roncancio-Duque & Vanegas, 2019; Negret et al., 2020). De acuerdo con las cifras del Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia (IDEAM), entre el 2010 y 2018, la tasa de deforestación del Norte de Santander fue del 4.46% (51.261 ha), la séptima más alta del país, seguida por Santander (2.98%; 34.192 ha) y Boyacá (0.44%; 5.120 ha), departamentos ubicados en el extremo nororiental de la región Andina de Colombia (IDEAM, 2020). Esto implica un incremento en el proceso de fragmentación y aislamiento regional de los Parques Nacionales Naturales (PNN) Tamá, Catatumbo, Cocuy, Estoraques, Guanenta, Pisba y Yariguies, ubicados sobre los Andes nororientales, y que constituyen los refugios más importantes para la biodiversidad en esta región (Minambiente, 2005, 2005b, 2006, 2008; Minambiente, 2017). Además, de acuerdo con PNN y WCS (2018), en Colombia existen pocas AP con una extensión lo suficientemente grande ( $>3.800 \text{ Km}^2$ ) conservar poblaciones viables de especies de gran tamaño corporal ( $>1.000 \text{ gm}$ , Medellín, 1994), como el Oso andino (*Tremarctos ornatus*), por lo que su conservación en el futuro estaría seriamente amenazada (Hurtado-Guerra et al., 2013) y se requiere la conformación de paisajes protegidos por una red de áreas protegidas. Por esta razón, la generación de estudios de conectividad funcional entre las APs es indispensable y prioritario para los planes de manejo y gestión del Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Colombia (SINAP) (Hurtado-Guerra et al., 2013; Castillo et al., 2020).

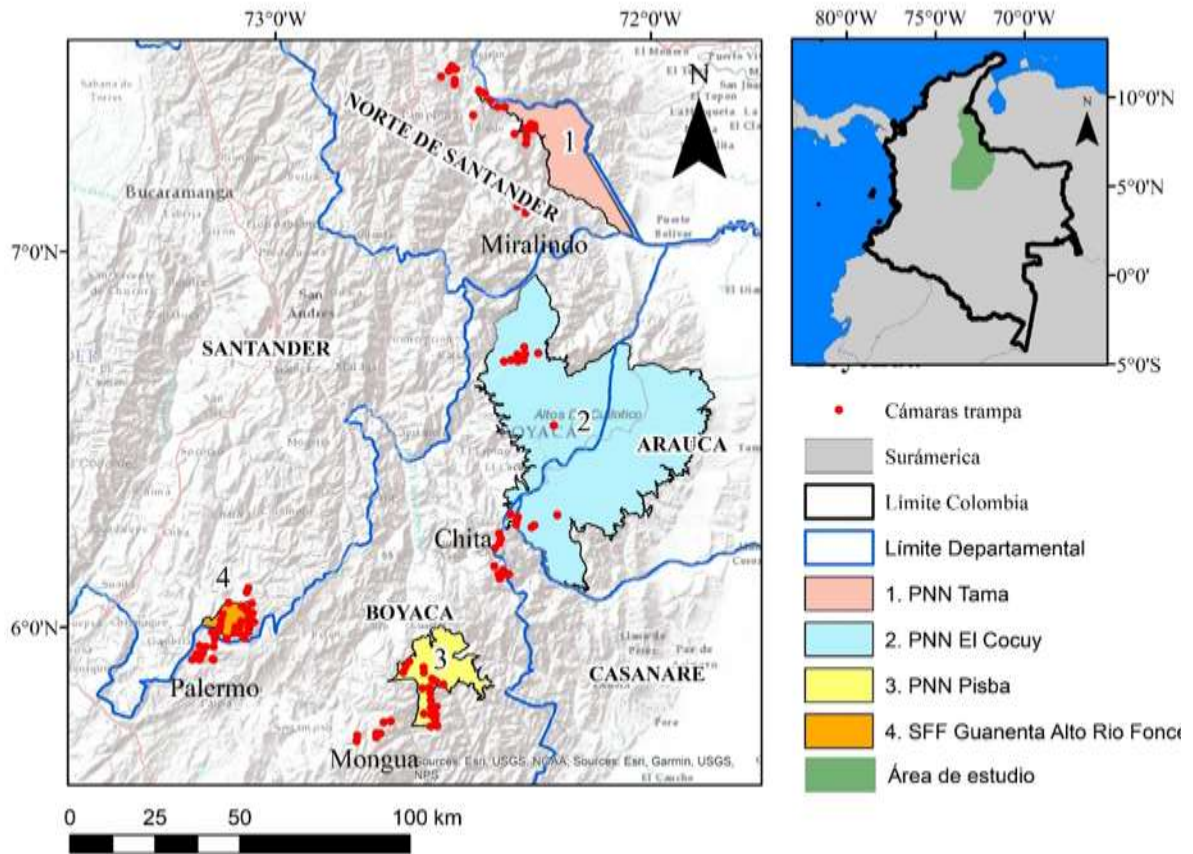
Por lo tanto, el objetivo principal de este estudio fue identificar áreas prioritarias para la conservación, y evaluar el aporte de las áreas protegidas a la conectividad ecológica en la cordillera oriental de Colombia, importantes para el establecimiento de corredores biológicos entre PNN en la Cordillera Oriental de Colombia, con base en el uso de especies sombrilla con características ecológicas contrastantes: el Oso andino (*Tremarctos ornatus*) y el Puma (*Puma concolor*); así como determinar su importancia en la inclusión de las áreas de protección estricta (PNN) y todas las áreas protegidas, incluyendo otras figuras de protección, sobre la conservación de la biodiversidad. La utilización de ambas especies focales puede ser de gran utilidad para complementar las estrategias de protección y manejo de hábitats idóneos que provean una gran variedad de requerimientos ecológicos y que sirvan para la conservación de diversos organismos y ecosistemas (Lambeck, 1997;

Hilty & Merenlender, 2000; Bani et al., 2002; Beier et al., 2008). Nuestra hipótesis es que los hábitats con mejor calidad ecológica y mayor probabilidad de conectividad serán los más idóneos para su priorización con fines de conservación; por lo tanto, servirán como insumo en la toma de decisiones en el SINAP. Y nuestra predicción es que con base a la forma en que han sido establecidas tradicionalmente las áreas protegidas (i.e., sin tener en cuenta aspectos como la conectividad ecológica, la representatividad de ecosistemas, y la diversidad de especies), su tamaño, distancia entre áreas, y la huella humana actual, las áreas protegidas de la cordillera oriental se encuentran aisladas.

## **2.1 Materiales y métodos**

### **2.1.1 Área de estudio**

Este estudio se desarrolló alrededor de los PNN: i) Tamá; ii) Cocuy; iii) Pisba; y, iv) el Santuario de Fauna y Flora Guanenta Alto Río Fonce (SFF-GARF), en el extremo norte de la Cordillera Oriental de Colombia, en los departamentos de Santander, Norte de Santander y Boyacá, entre las coordenadas 7° 32' 51", 72° 58' 16" W y 5° 35' 38", 72° 58' 55" W, WGS84 (Fig. 1). El área total del estudio abarca aproximadamente 4.094 km<sup>2</sup>, entre los 350 y 5.330 msnm, con temperaturas entre los 0 y 25°C. Dentro de esta área predominan principalmente ecosistemas de páramo, rastrojos, bosque húmedo altoandino, bosque húmedo subandino, bosque andino, glaciares y selva húmeda; inmersos en una matriz que incluye centros poblados, coberturas naturales y extensas zonas de cultivo, principalmente de papa, palma, café y caña (Minambiente, 2005, 2005b, 2006, 2008, 2017).



**Figura 1.** Ubicación geográfica del área de estudio en el extremo norte de la Cordillera Oriental de Colombia

## 2.2 Trabajo de campo

### 2.2.1 Fototrampeo

Para determinar la presencia u ocurrencia del Oso andino (*T. ornatus*) y el Puma (*P. concolor*), se definieron 114 unidades de muestreo de 1 km<sup>2</sup>, abarcando 11 municipios, 3 departamentos, 4 PNN (Tamá, El Cocuy, Pisba, y el SFF Guanenta Alto Río Fonce) y 4 zonas intermedias (i.e., fuera de las áreas protegidas; Miralindo, Chita, Mongua y Palermo), con base en la experiencia y el conocimiento de cada una de las áreas protegidas en cuanto a; i) presencia y avistamientos de ambas especie y/o rastros de actividad en cada

área protegida, ii) registro fotográfico de individuos en cada área protegida por medio de cámaras trampa, iii) conocimiento experto sobre la ecología de las especies y muestreos pilotos en algunas de las áreas protegidas incluidas en el presente estudio (Fig. 1). Las unidades fueron seleccionadas buscando cubrir la mayor parte del área protegida, cuando eran pequeñas y/o los extremos y zonas intermedias cuando eran grandes, así como áreas intermedias o anexas a las áreas protegidas, incluyendo áreas protegidas con distintos grados de protección y zonas no protegidas. Se generó un mapa de dificultad de acceso, usando un mapa de pendientes calculado a partir de un modelo de elevación digital de toda el área de estudio de 12.5 metros, junto con el cuál se calculó la red de drenaje, y un mapa de pendientes reclasificado, con los cuáles se creó un mapa llamado mapa de dificultad de acceso, para determinar la dificultad de acceso cuando eran áreas remotas, esto usando el software GRASS GIS. Áreas con presencia de conflicto armado o zonas minadas fueron descartadas. El número de unidades se seleccionó con base a la fórmula de MacKenzie et al. 2018 para detectar la ocupación de una unidad de muestreo con una probabilidad de 0.8, con un intervalo de confianza del 95% y un error estándar del 0.05:

$$0.05 = \sqrt{Var(\Psi)}$$

$$0.05 = \sqrt{\frac{\psi(1-\psi)}{s}}$$

$$= \sqrt{\frac{0.8 \times 0.2}{s}}$$

$$s = \frac{0.16}{0.05^2}$$

$$= 64$$

Gracias a lo cual nuestro esfuerzo es 1.7 veces mayor al necesario para determinar la ocupación con una probabilidad de ocupación de 0.8, un intervalo de confianza del 95% y un error estándar del 0.05.

En cada una de ellas se instaló una estación simple de fototrampeo, conformada por una cámara Bushnell Trophy Cam Agressor HD, de 42 LEDs de bajo resplandor, con un alcance de 30 metros, configurada en modo vídeo Full HD 1920x1080p, con una duración de 15 segundos por video, modo 24 horas, nivel de sensor automático, 15 segundos entre disparo, 3 disparos por evento, con una velocidad de disparo de 0,2 segundos. Las

cámaras utilizaron 8 baterías AA de litio Energizer, tarjetas de memoria compacta de hasta 32 Gb (para evitar errores en la transferencia de la información en memorias micro SD), y fueron revisadas y limpiadas cada 2 meses en promedio, desde abril a diciembre de 2019, gracias al apoyo de los equipos de cada una de las APs, a quienes previamente se les capacitó para la instalación y el mantenimiento de las cámaras-trampa, así como la detección e identificación de señales de ambas especies. Las estaciones de fototrampeo abarcaron un rango entre los 1.233 a los 4.448 msnm, permanecieron fijas y no se rotaron durante todo el periodo de muestreo (abril a diciembre de 2019). La distancia de los sitios evaluados a los centros poblados o zonas con presencia humana varió de algunas horas, hasta incluso recorridos de más de una semana a caballo y a pie, para un total de 120 días de campo continuos para la instalación de todas las estaciones.

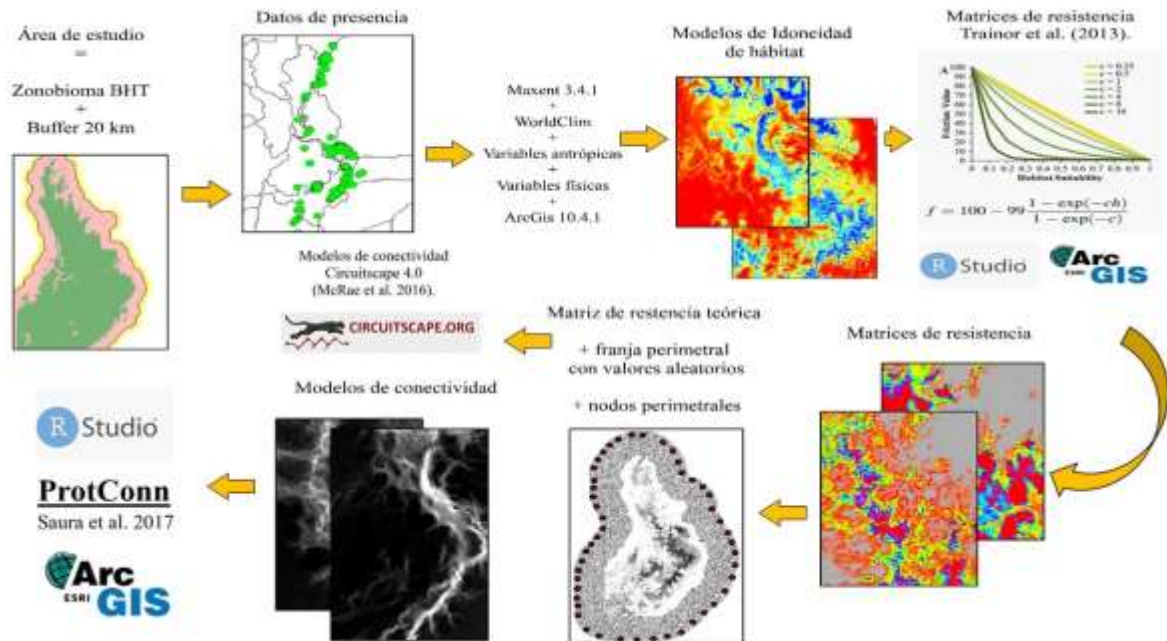
Estas estaciones de muestreo trataron de cubrir la mayor parte de las APs cuando estas eran pequeñas (e.g., SFF GARF, Pisba) y en el caso de las áreas grandes (e.g., Cocuy, Tamá), los extremos y zonas intermedias abarcando el mayor gradiente altitudinal posible, distintos tipos de coberturas, y excluyendo zonas de difícil acceso o con presencia del conflicto armado (e.g. Tamá, Cocuy, Miralindo, Mongua). Con este diseño de muestreo se logró obtener datos en zonas de bosque húmedo tropical, bosque subandino, andino, bosque altoandino, páramo y peri glaciares, además de áreas con distintos grados de protección, intervención antrópica y distancia a centros poblados.

### **2.2.2 Información secundaria**

Adicionalmente, los registros fueron complementados con datos de ocurrencia obtenidos a partir de información secundaria disponible en bases de datos en línea (e.g., Sistema de información de biodiversidad de Colombia – SiBColombia, VerNet, GBIF), registros recopilados por funcionarios de PNN y Corporaciones Autónomas Regionales (e.g., CAS, CORPOBOYACA, CORPONOR) y literatura científica. Como parámetros de búsqueda se usaron las palabras; Oso andino, *Tremarctos ornatus*, *Puma concolor*, registros, ocurrencias, Andes, Colombia, Venezuela. Solo fueron utilizados los registros con evidencia científica, es decir, aquellos rastros asociados con la presencia de las especies (i.e., heces, pelo, comederos, marcas de garras) a partir de registro fotográfico asociado, ejemplares en colecciones biológicas, muestras de bancos genéticos, y demás registros publicados o en bases de datos reconocidas, incluidos en literatura gris como tesis, e



informes técnicos (Fig. 2b). Aquellos registros sin información de soporte (e.g., fotografías, observaciones máquina, observaciones humanas) no fueron tenidos en cuenta para los análisis espaciales.



**Figura 2.** Esquema metodológico empleado para la identificación de corredores ecológicos funcionales.

## 2.3 Análisis de la información

### 2.3.1 Modelamiento de idoneidad de hábitat

Nuestra región de estudio se concentró en el zonobioma “el gran bioma del bosque húmedo tropical” en el extremo nororiental de Colombia (IDEAM et al., 2007), al cual se le añadió un área buffer de 20 km para la delimitación de las áreas de entrenamiento (área accesible) de los modelos (Fig. 1). Un zonobioma se refiere a una unidad conformada por un conjunto de biomas con características edáficas, climáticas y de vegetación similares (Correa et al., 2006; IDEAM et al., 2007). Debido a que el clima es una dimensión del hábitat, y a que nuestra área de estudio, es una región altamente heterogénea, así como la escala y resolución de análisis, y que además está delimitada por las características

climáticas, edáficas y de vegetación, como se mencionó anteriormente, usamos variables climáticas históricas, como una dimensión del hábitat.

Para construir los modelos de idoneidad de hábitat se usaron tres tipos de variables (Fig. 2c). Basados en el conocimiento experto, la ecología de las especies, la información previamente recopilada y las capas disponibles. Variables altamente correlacionadas entre sí fueron eliminadas dentro del análisis. Al final se seleccionaron las variables más importantes según su contribución al modelo mediante la prueba de Jackknife, una evaluación estadística básica, y su influencia en el hábitat y el uso y selección de recursos por parte de las especies.

- I. Variables ambientales; conformadas por 19 capas bioclimáticas extraídas de Worldclim/Bioclim; BIO1 = Temperatura media anual, BIO2 = Rango diurno medio (Media mensual (temperatura máxima - temperatura mínima)), BIO3 = Isothermalidad (BIO2 / BIO7) ( $\times 100$ ), BIO4 = Estacionalidad de temperatura (desviación estándar  $\times 100$ ), BIO5 = Temperatura máxima del mes más cálido, BIO6 = Temperatura mínima del mes más frío, BIO7 = Rango anual de temperatura (BIO5-BIO6), BIO8 = Temperatura media del trimestre más húmedo, BIO9 = Temperatura media del trimestre más seco, BIO10 = Temperatura media del trimestre más cálido, BIO11 = Temperatura media del trimestre más frío, BIO12 = Precipitación anual, BIO13 = Precipitación del mes más húmedo, BIO14 = Precipitación del mes más seco, BIO15 = Temporada de precipitación (Coeficiente de variación), BIO16 = Precipitación del trimestre más húmedo, BIO17 = Precipitación del trimestre más seco, BIO18 = Precipitación del trimestre más cálido, BIO19 = Precipitación del trimestre más frío.
- II. Variables físicas; modelo de elevación digital GTOPO30 elaborado por el Servicio Geológico de los Estados Unidos o USGS (USGS, 2020), con celdas de 1.0 km<sup>2</sup>, pendiente calculada en % y distancia a ríos a una escala de 1:100.000, y la distribución de la cobertura de bosque fue obtenida del IDEAM, quién nos facilitó directamente la información.
- III. Variables antrópicas; vías, centros poblados, distancia a vías, distancia a carreteras. Adicionalmente, calculamos la probabilidad de acceso humano usando

la herramienta WCS toolbox. Para disminuir el sesgo por la autocorrelación espacial de los datos de presencia ambas especies, para reducir el sesgo producido por efectos del muestreo, hicimos un Gaussian Kernel Density of Sampling localities, usando todos los puntos de presencia de las especies, en base a su ámbito hogareño.

Para los análisis de idoneidad de hábitat se utilizó el Maximum Entropy Species Distribution Modelling Maxent 3.3.3k, función acumulativa, generamos curvas de respuesta e hicimos la prueba de Jackknife para medir la importancia de cada variable en el modelo, usando el método de selección aleatoria, 10 réplicas, 500 iteraciones, validación de tipo cruzado y la capa de bias calculada en el paso anterior (Fig. 2d). Al final seleccionamos la mediana de los 10 modelos resultantes por cada especie para transformar los valores de aptitud de hábitat en valores de resistencia del paisaje con diferentes grados de costo.

### 2.3.2 Modelamiento de la conectividad ecológica

Posteriormente, se creó una superficie de valores aleatorios usando las capas generadas en el paso anterior, se reclasificó en valores de 0 a 100 (R Core Team 2018) y a partir de esta poder construir las matrices de resistencia., para lo cual usamos el software estadístico R (R Core Team 2018), para transformar automáticamente las capas con distintos valores de resistencia siguiendo la ecuación 1 (Trainor et al. 2013), con valores de  $c = 0.0001, 0.25, 0.5, 1, 2, 8, \text{ y } 16$ , desde paisajes con poca restricción (i.e.,  $c = 0.0001$ ) hasta muy restrictivos para el desplazamiento de *T. ornatus* y *P. concolor* (i.e.,  $c = 16$ ), donde  $h$  es el valor de idoneidad y  $c$  es el valor de la constante que determina la forma de la curva de transformación entre aptitud y resistencia (Keeley et al. 2016) (Fig. 2e). Dichos valores de escalamiento usados por Trainor et al. (2013), representan el aumento o disminución lineal hasta casi logarítmico negativo, de la resistencia del paisaje al movimiento de las especies, generando así 8 capas con distintos valores de resistencia por cada especie. Nuestro modelo sigue el enfoque de Keeley et al. (2016), estimando los valores de resistencia del paisaje a partir de los valores de idoneidad del hábitat del mismo, en nuestro caso mediante la combinación de dos especies sombrilla.

$$\text{Ecuación 1: } MR = 100 - 99 * ((1 - \exp(-c*h)) / (1 - \exp(-c)))$$

Posterior a esto, se generó un buffer de 80 km usando el contorno del área original y se convirtió esta nueva área a una capa raster de valores aleatorios; luego, se reclasificó el 25% de los datos, como buen hábitat con baja resistencia al movimiento y el 75% restante como hábitat de mala calidad con una máxima resistencia al movimiento (Trainor et al., 2013; Koen et al. 2014). Luego se unió el raster generado con valores aleatorios con el mapa de resistencia reclasificado (Fig. 2f). En lugar de utilizar las APs como nodos o núcleos, se utilizaron nodos perimetrales al azar para que la corriente se distribuyera de manera homogénea en la superficie, y así disminuir el sesgo en la conducción de ésta en la cercanía de los puntos, usando la teoría de circuitos para conectar pares de nodos como se explica en (Koen et al. 2014); para ello se realizó un shapefile de puntos, que se convirtieron en una capa raster y se unió a la capa generada en el paso anterior.

Para realizar estos modelos se emplearon dos programas Linkage Mapper y Circuitscape (BETA TESTING) toolbox en ArcGis. Para Linkage Mapper usamos el método distancia euclidiana ponderada por costo, y calculamos distancias de costo ponderado, las rutas de mínimo costo y los corredores que interceptan las áreas núcleo, y las 8 capas de resistencia elaboradas, con las cuales hallamos la media aritmética. Para convertir los nodos perimetrales a un formato compatible para el análisis en Circuitscape usamos la función, Convert Features to Raster for Circuitscape, los nodos se pasan a formato raster usando como molde de celda la capa de resistencias con valores aleatorios y posteriormente hacemos el análisis de Circuitscape empleando el método pairwise: iterate across all pairs in focal node file, para modelar todas las posibles conexiones (probabilidad de conectividad omnidireccional), y las 8 capas de resistencia, el método de cálculo: Connect EIGHT neighbors. Con lo que obtuvimos 8 mapas por especie los cuáles se les calculo la media aritmética nuevamente, y así obtener nuestro modelo de densidad de flujo de corriente para cada especie, como un proxy de la conectividad ecológica general de *P. concolor* y *T. ornatus* (Fig. 2g).

### 2.3.3 Representatividad y aporte de las APs

Para hallar el aporte de las áreas protegidas, ya sea de carácter nacional y de protección estricta (i.e., PNN) o de carácter regional y con flexibilidad en el uso (i.e., Parques Naturales Regionales; PNR; Reservas Naturales de la Sociedad Civil; RNSC, Distritos de Manejo

Integrado; DMI, Reservas Forestales Protectoras Nacionales; RFPN, Reservas Forestales Protectoras Regionales; RFPR), se usaron los 61 polígonos de todas las áreas protegidas dentro del área de estudio según el RUNAP (Registro Único Nacional de Áreas Protegidas de Colombia, PNN 2020) y con ayuda de ArcMap de ArcGis 10.4.1, se calculó el número de hectáreas y el porcentaje de representatividad de cada variable evaluada (i.e., idoneidad y conectividad) dentro del área de estudio, con el fin de entender la función de cada figura dentro de la conservación de la conectividad ecológica del paisaje. Para seleccionar las áreas con los valores de idoneidad y conectividad más altos, se usó el decil 10 ( $D_{10}$ ) de los datos, y para evaluar que también está representada la conectividad dentro y fuera de áreas protegidas en nuestra región de estudio se usaron los indicadores de ProtCONN, que integran la evaluación de los objetivos globales para el sistema de áreas protegidas (Saura et al. 2017).

Para evaluar el aporte de las áreas protegidas de las categorías I-IV (áreas protegidas de carácter estricto) y V y VI (Áreas protegidas con uso sostenible), según la UICN, y de las redes de conectividad aquí identificadas al cumplimiento de los objetivos globales de conservación definidos en el Plan Estratégico para la Diversidad Biológica 2011-2020 (CDB 2014), específicamente la Meta AICHI 11, del objetivo estratégico C en búsqueda de mejorar el estado de la diversidad biológica protegiendo los ecosistemas, las especies y la diversidad genética; *“Para 2020, al menos el 17% de las aguas terrestres y continentales, y el 10% de las áreas costeras y marinas, especialmente las áreas de particular importancia para la diversidad biológica y los servicios de los ecosistemas, se conservan mediante una gestión eficaz y equitativa, ecológicamente representativa y bien conectada. sistemas de áreas protegidas y otras medidas de conservación efectivas basadas en áreas, e integradas en paisajes terrestres y marinos más amplios”*. Realizamos el análisis de ProtCONN, empleando el paquete Makuhrini, raster y rgdal en el programa estadístico R Core Team, usando las áreas protegidas como nodos, el método de rutas de menor costo, distancias de dispersión de 1, 5, 10, 20, 30, 50 y 70 km, un área transfronteriza de 0 km, ya que el área accesible incluía un buffer de 20 km, y una probabilidad de conexión de 0.5, para calcular los indicadores Unprotected, Prot, ProtConn, ProtUnconn, ProtConn\_Within, y ProtConn\_Contig, descritos en Saura et al. (2017) para nuestra región de estudio. Para el análisis usamos 4 escenarios de modelación distintos; i) todas las áreas protegidas que aparecen en el RUAP, ii) Solo áreas protegidas de carácter estricto (i.e., PNN), iii) Todas las áreas protegidas de uso sostenible excepto PNN y iv) Todas las áreas

incluyendo las redes de conectividad identificadas en el presente estudio con el fin de evaluar el cambio en los indicadores y el aporte a la meta AICHI 11 de las áreas aquí definidas como corredores biológicos potenciales.

## 2.4 Resultados

### 2.4.1 Modelamiento de la Idoneidad de hábitat

A partir del fototrampeo se obtuvieron un total de 23 y 311 capturas de *P. concolor* y *T. ornatus*, respectivamente, definidas como el registro de individuos diferentes en una estación de fototrampeo (Aranda et al., 2012; Dillon & Kelly, 2007) de captura, de un set de datos de 139.418 videos que representan 581 horas de grabación, equivalentes a 24.2 días continuos de filmación aproximadamente y teniendo en cuenta una separación de al menos 30 minutos entre evento (Cáceres-Martínez et al., 2016); adicionalmente, a partir de información secundaria se obtuvieron 165 y 1.380 datos de ocurrencia confirmados de *P. concolor* (entre los 2 y 3.721 m.s.n.m.) y *T. ornatus* (entre los 29 y 4.832 m.s.n.m.), respectivamente.

La mayoría de los registros se obtuvieron en el SFF-GARF y en la zona intermedia entre el PNN Cocuy y PNN Pisba (i.e, Páramo de Siscunsi-Oceta), en el área correspondiente al páramo del municipio de Chita. La cantidad de datos y su distribución permitió que el modelo de idoneidad de hábitat se extrapolara más allá del área de estudio, al norte hacia la Serranía del Perijá (10°00'59"N, 72°57'28"O, WGS84) y al sur hacia el PNN Iguaque (5°41'15"N, 73°26'10"O, WGS84).

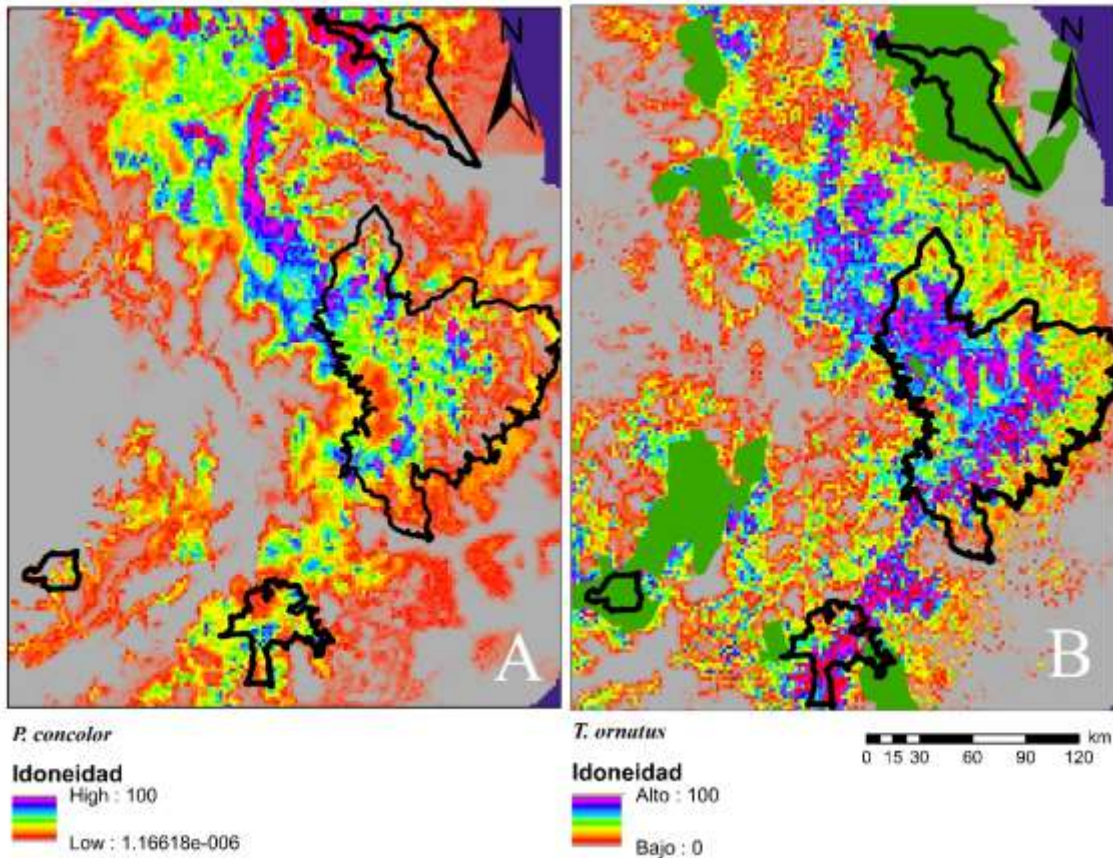
El valor de área bajo la curva (AUC) de prueba promedio para las ejecuciones repetidas fue igual a  $0.885 \pm 0.039$  SD y  $0.875 \pm 0.067$  SD para *T. ornatus* y *P. concolor*, respectivamente. Por lo tanto, el desempeño de los modelos es bueno prediciendo la idoneidad de hábitat para ambas especies.

De acuerdo con la prueba de Jackknife (Tabla No. 1), las variables que más aportaron a la ganancia de los modelos de idoneidad de hábitat estuvieron relacionadas con la precipitación y la temperatura en el caso de *P. concolor* (Fig. 3A), y con la altitud y el acceso humano en el caso de *T. ornatus* (Fig. 3B).

**Tabla 1.** *Contribución relativa de cada variable al modelo*

<b>Variables</b>	<b>P.</b> <b><i>concolor</i></b> <b>(Fig. 3a)</b>	<b>T.</b> <b><i>ornatus</i></b> <b>(Fig. 3b)</b>
Probabilidad Acceso humano	25.3%	29.5%
Precipitación del mes más húmedo	27.6%	-
Precipitación del trimestre más seco	27.6%	-
Rango diurno medio (Media mensual: temperatura máxima - temperatura mínima)	33.0%	4.0%
Estacionalidad de temperatura (desviación estándar × 100)	5.4%	-
Altitud	-	51.7%
Precipitación del trimestre más cálido	-	9.0%
Distancia a los ríos	-	5.8%

Nota: en la Tabla 1 solo se muestran las variables que más aportaron a cada uno de los modelos, aunque en algunos casos no fueron las mismas, evaluamos el efecto de todas las variables en todos los modelos.



**Figura 3.** Comparación de los modelos de idoneidad de hábitat para el Puma concolor (A) y para Tremactus ornatus (B) y superposición con los polígonos definidos como áreas de distribución de la IUCN. El área de distribución para *P. concolor* según IUCN no se incluyó ya que cubre toda la región de estudio.

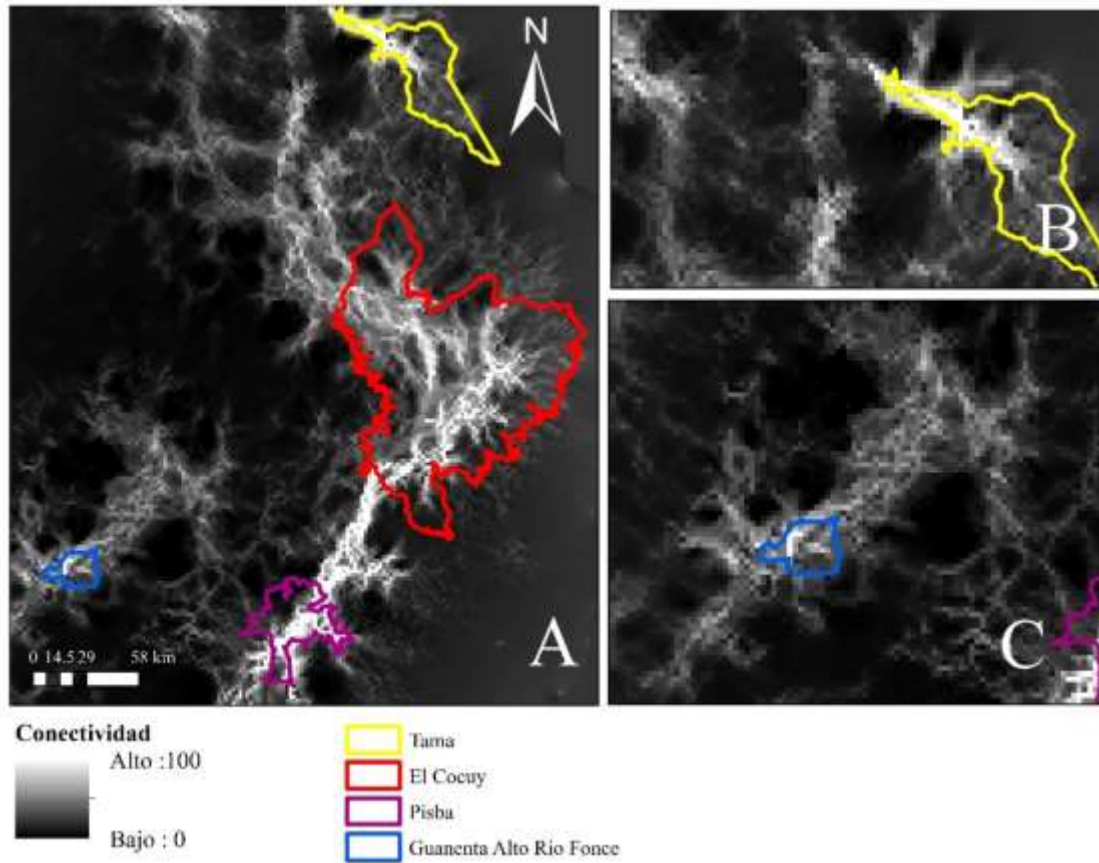
El aumento de los valores en las variables altitud y precipitación del trimestre más cálido, afectaron significativamente de forma positiva la predicción del modelo, y el aumento en variables como distancia a ríos y la probabilidad de acceso humano afectaron de forma negativa el rendimiento del modelo para *T. ornatus*, siendo la altitud y la distancia a los ríos las variables más importantes para predecir el hábitat del Oso andino.



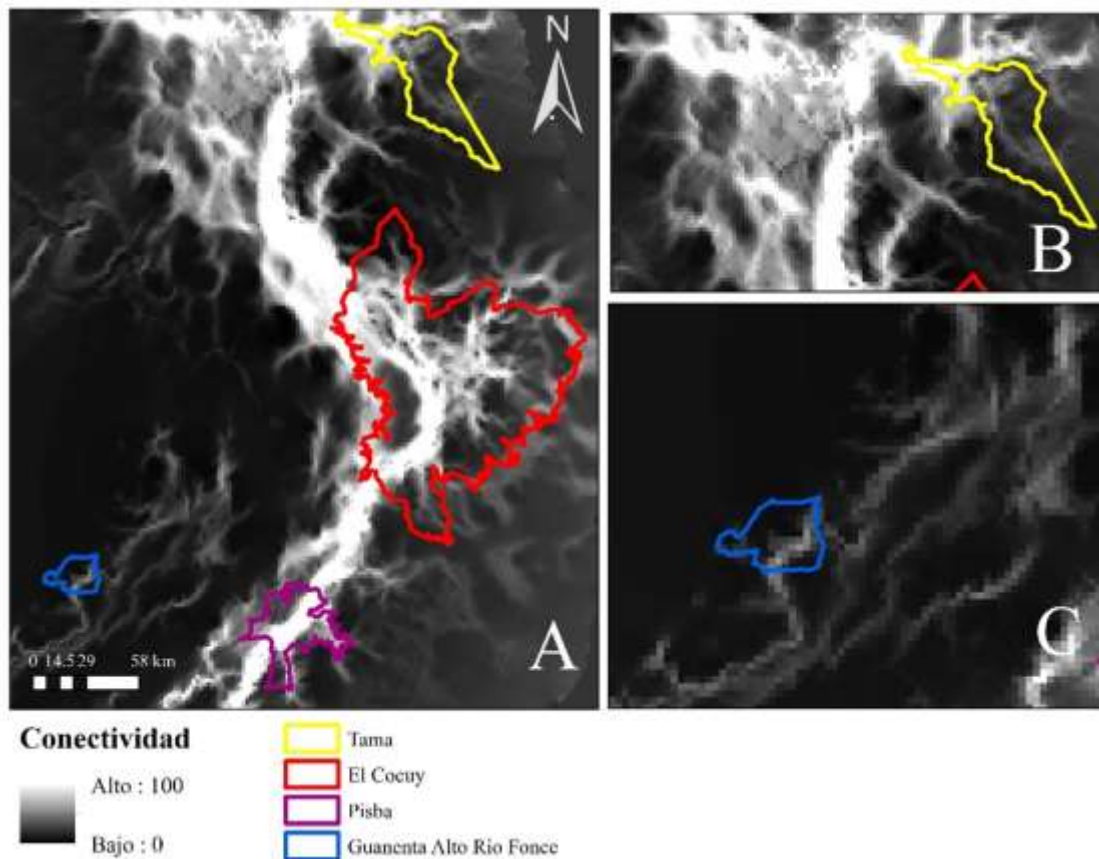
## 2.4.2 Conectividad ecológica

De acuerdo con los resultados obtenidos, las cuatro áreas naturales protegidas dentro de la zona de estudio presentan una conectividad ecológica limitada debido al efecto de las vías, centros poblados y coberturas naturales que puedan ser usadas por las especies como “stepping stones” (Fig. 4 y 5). Se lograron identificar, 3 núcleos importantes para la conservación del Oso andino: 1) Definido por el Macizo del Tamá y su zona de amortiguación; 2) Definido por el PNN El Cocuy, el páramo de Chita, el PNN Pisba y el PNR Siscunsi-Oceta, áreas naturales aledañas (Páramo y bosque altoandino del municipio de Mongua); y, 3) SFF Guantenta Alto Río Fonce, su zona de amortiguación y áreas naturales aledañas (i.e., Páramo de Guantiva-La Rusia). Es probable que las poblaciones presentes en el PNN Serranía de los Yarigüés y PNR Serranía del Perijá estén aisladas del resto de las APs, por lo que resultaría importante incorporarlas a la propuesta del corredor ecológico.

En el caso de *Puma concolor*, hemos encontrado áreas con mayor concentración de corriente, mayor flujo de dispersión, y con valores más altos de conectividad ( $D_{10}$ ) entre las áreas protegidas, principalmente con aquellas que cuentan con mayores extensiones de páramos y que están mejor conectadas con más APs de carácter estricto (i.e., PNN Tamá, PNN El Cocuy, PNN Pisba); mientras que la población existente en el SFF-GARF, inmerso en el corredor de páramos Guantiva-La Rusia, parece tener menos conectividad ecológica que con el resto de las áreas protegidas de la vertiente oriental de la Cordillera Oriental y con otras áreas naturales (Ver MC5).



**Figura 4.** Modelo de conectividad ecológica basado en circuitos eléctricos para *Tremactos ornatus* en la Cordillera Oriental. A) Conectividad entre las 4 áreas naturales protegidas; B) Detalle de los valores de conectividad ecológica para el PNN Tamá; C) Detalle de los valores de conectividad ecológica para el SFF GARF



**Figura 5.** Modelo de conectividad ecológica basado en circuitos electricos para *P. concolor* en la cordillera oriental. A. Conectividad entre las 4 áreas protegidas de carácter estricto (PNN). B Detalle de la conectividad para el PNN Tamá. C. Detalle de la conectividad para el SFF GARF

### 2.4.3 Representatividad y evaluación del aporte de las APs

Se encontró que el 30.9% y el 38.2% del área con altos valores de idoneidad (D10) y el 38.6% y 50.3% conectividad para *P. concolor* y *T. ornatus* respectivamente, apenas estuvo representado dentro de las áreas de protección estricta (i.e., PNN - Tabla No.2, Ver material suplementario), excepto para *T. ornatus*, con los valores más altos en el núcleo 2 (PNN Pisba-Páramo de Chita-PNN El Cocuy-PNR Siscunsi-Oceta) con un 50.3% dentro de PNN y 82.4% considerando las demás áreas de protección (Tabla No.2). El cálculo de la representatividad de cada variable en cada una de las 61 APs comprendidas en el área

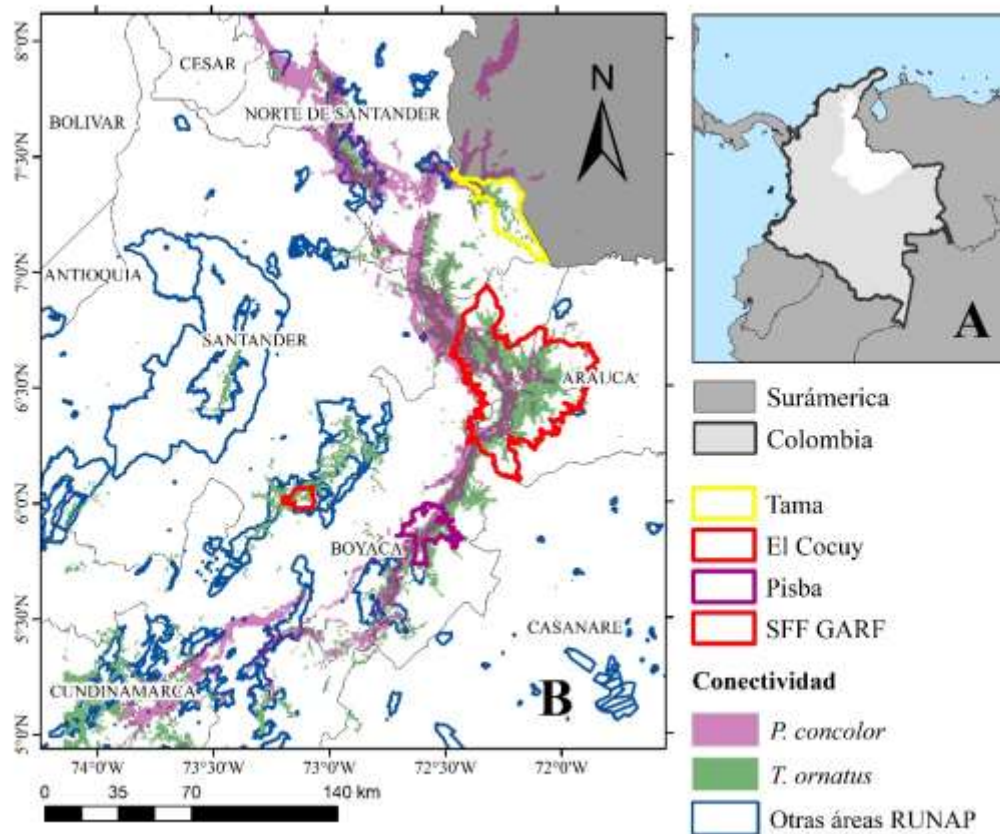
de entrenamiento del modelo, se presenta como anexo a este artículo (Ver MC1), en la Tabla No. 2 se resumen los cálculos de representatividad de las dos variables para todas las áreas protegidas y solo para PNN, lo cuál puede ser útil en términos de manejo y conservación para población de ambas especies por las distintas autoridades ambientales regionales, de los 6 departamentos involucrados en el presente análisis, i.e., CORPONOR, CORPOCESAR, CAS, CMDB, CORPOBOYACA y CORPORINOQUIA, para PNN, y otras instituciones nacionales como el Instituto Alexander von Humboldt (IAvH) y el Ministerio de Medio Ambiente y Desarrollo Sostenible de Colombia (Minambiente).

**Tabla 2.** Representatividad de las variables evaluadas dentro del corredor. Q10: Corresponde al quinto decil de los pixeles con los valores más altos de cada variable.

<i>Variable</i>	<i>Especie</i>	<i>Q10</i>	<i>Área (ha)</i>	<i>Todas las APs</i>	<i>% de representatividad</i>	<i>Solo PNN</i>	<i>% de representatividad</i>
<i>Idoneidad</i>	<i>P. concolor</i>	40.6- 100	794.428	682.410	85.8	210.972	30.9
<i>Idoneidad</i>	<i>T. ornatus</i>	56.6- 100	629.213	523.317	83.1	240.608	38.2
<i>Conectividad</i>	<i>P. concolor</i>	0.2-0- 79	640.193	563.321	87.9	247.365	38.6
<i>Conectividad</i>	<i>T. ornatus</i>	0.01- 0.079	761.180	627.481	82.4	315.771	50.3

Encontramos 761.180 y 640.193 ha con altos valores de conectividad para *T. ornatus* y *P. concolor* ( $D_{10}$ ), respectivamente (Tabla No.2), que se distribuyen hacia el norte hasta el municipio de La Jagua de Ibérico, departamento del César, y al sur hasta el municipio de Subachoque, departamento de Cundinamarca, incluyendo los departamentos de Aracua, Boyacá, Casanare, Cesar, Cundinamarca, Norte de Santander y Santander (Figura 6). Al

comparar las salidas de los modelos de conectividad para ambas especies se encontró un alto nivel de solapamiento (30 y 35.7% para *T. ornatus* y *P. concolor* respectivamente), lo que representa cerca de 222.079 ha de hábitat con altos valores de conectividad (Fig. 6). Sin embargo, existe una mayor conectividad para *P. concolor* entre el complejo Tamá-Cocuy-Páramo de Chita-Pisba-PNR Sinscunsi-Oceta, e incluso se extiende mucho más allá hasta la Cordillera Central (Cundinamarca). Por su parte el área definida como núcleo 3 (SFF-GARF) para el Oso andino, ofrece poca o nula conectividad ecológica entre las áreas protegidas del flanco izquierdo de la Cordillera Oriental para *P. concolor*, así como parches al noroccidente, que representan otros Parques Nacionales Naturales, como PNN Serranía de los Yariguies que mantienen aparentemente poblaciones aisladas aparentemente (Fig. 6).



**Figura 6.** Solapamiento de las áreas con mayor probabilidad de conectividad basadas en circuitos eléctricos (D10) para *P. concolor* y *T. ornatus* en la cordillera oriental de Colombia. A. Departamentos/regiones de Colombia.

Según los análisis la distancia de dispersión de las especies no influyo de manera significativa, el cambio de los indicadores de ProtConn, siendo similar en ambas especies, y cambiando solo cuando los escenarios de modelación fueron diferentes. Para el primer escenario, los porcentajes fueron Prot (17,82), Unprotected (82,17), ProtConn (17,82), ProtUnconn (0,0049), ProtConn\_Within (34,87), y ProtConn\_Contig (65,12). Para el segundo escenario, los porcentajes fueron Prot (6,9), UnProtected (93,0), ProtConn (3,91), ProtUnconn (3,0), Within (100), Contig (0). Para el tercer escenario, los porcentajes fueron Prot (10,92), UnProtected (89,07), ProtConn (10,39), ProtUnconn (0,52), Within (46,49), Contig (53,5). Y para el cuarto y último escenario, los porcentajes fueron Prot (22,59), UnProtected (77,4), ProtConn (22,43), ProtUnconn (0,15), Within (23,5), Contig (76,41). A continuación, se presenta una tabla con el resumen de los principales resultados del análisis de ProtConn para ambas especies, bajo diferentes escenarios y distancias de dispersión.

**Tabla 3.** Comparación de los cuatro escenarios de modelación y los indicadores de ProtConn para *Tremarctos ornatus*

ProtConn indicator	Todas APs (10 km)	Todas APs (30 Km)	Solo PNN (10 km)	Solo PNN (30 km)	Otras APs (10 km)	Otras APs (30 Km)	4to escenario (10 km)	4to escenario (30 km)
	Porcentaje							
Prot	17,82	17,82	6,91	6,91	10,92	10,92	22,59	22,59
Unprotected	82,17	82,17	93,08	93,08	89,07	89,07	77,4	77,4
ProtConn	17,82	17,82	3,91	3,91	10,58	10,77	22,50	22,53
ProtUnconn	0,0035	0,001	3,00	3,00	0,34	0,15	0,09	0,04
Within	34,87	34,86	100	99,9	45,68	44,8	23,5	23,46
Contig	65,12	65,13	0	0	54,31	55,11	76,48	76,53

**Tabla 4.** Comparación de los cuatro escenarios de modelación y los indicadores de ProtConn para *Puma concolor*

ProtConn indicator	Todas APs (10 km)	Todas APs (30 Km)	Solo PNN (10 km)	Solo PNN (30 km)	Otras APs (10 km)	Otras APs (30 Km)	4to escenario (10 km)	4to escenario (30 km)
	Porcentaje							
Prot	17,82	17,82	6,91	6,91	10,92	10,92	22,59	22,59
Unprotected	82,17	82,17	93,08	93,08	89,07	89,07	77,4	77,4
ProtConn	17,76	17,82	3,91	3,92	10,47	10,69	22,50	22,55
ProtUnconn	0,06	0,02	2,99	2,98	0,45	0,23	0,09	0,04
Within	34,98	34,90	99,9	99,6	46,15	45,22	23,51	23,46
Contig	65,01	65,09	0,05	0,30	53,84	54,7	76,48	76,53

## 2.5 Discusión

### 2.5.1 Modelos de idoneidad de hábitat

En cuanto los modelos de idoneidad de hábitat para *P. concolor*, valores altos de las variables Rango diurno medio, Estacionalidad de temperatura, Precipitación del trimestre más seco y la Probabilidad de acceso humano, afectaron negativamente la capacidad de predicción de modelo. Sin embargo, el modelo de distribución que presenta Nielsen et al. (2015) es mucho más extendido al obtenido en este estudio, ya que incluye áreas de distribución probable, grandes asentamientos como pueblos y ciudades medianas, como áreas con alto grado de transformación humana. Por lo que consideramos que nuestro modelo es bueno prediciendo el hábitat idóneo para ambas especies, debido a la inclusión de variables antrópicas, físico- bióticas, climáticas y más de 1.380 de datos de ocurrencia de la especie para el área de estudio; así que la omisión de áreas potenciales de distribución como la publicación de rangos de distribución ficticios, ambiguos o poco probables, puede generar sesgos en programas, planes o estrategias de manejo y conservación de la biodiversidad, especialmente para identificar el grado de amenaza de una especie, la asignación de recursos para proyectos de investigación y/o conservación o definición de áreas de protección (Powney & Isaac, 2015).

Por otra parte, la precipitación del cuarto más húmedo tuvo una alta contribución a la predicción del modelo, igual a lo encontrado por de la Torre and Torres-Knoop (2014). Y diferente a lo encontrado por Angelieri et al. (2016), para quienes las variables que más aportaron al modelo fueron la vegetación, elevación (ambas positivamente) y la distancia a carreteras (negativamente). Esto puede deberse a que la fructificación ocurre principalmente durante la época de las lluvias en estas regiones (Ordóñez-Blanco et al., 2017; Restrepo-Chica & Bonilla-Gómez, 2017), especialmente por constituirse en su mayor parte por ecosistemas altoandinos, como alimento fuente para muchas presas grandes, incluidas en la dieta del *P. concolor*, por ejemplo; *M. rufina*, *O. goudotii*, *N. nasua*, *N. ollivacea*, *D. punctata*, o *Cuniculus* spp., (Pacheco-Jaimes et al., 2018; Castillo et al., 2020) y por ende la disponibilidad de presas para la especie (de la Torre & Torres-Knoop, 2014).

La influencia de variables como la altitud y la distancia a ríos, en el modelo de probabilidad de idoneidad de hábitat para el Oso andino, esta explicada por la oferta de recursos; áreas cercanas a cuerpos de agua, tendrán una mayor humedad, y por ende una oferta alimenticia alta, principalmente de especies de la familia Bromeliaceae, como *Pitacirnia* spp., *Bromelia* spp., *Guzmania*, *Chusquea* spp., y *Tillandsia* spp., en zonas altoandinas, y especies del género *Puya* spp., en zonas de páramo (Cáceres-Martínez et al., 2020). Contrario a lo encontrado en el bosque seco de Perú, donde la estacionalidad de la precipitación (BIO15), fue la variable que más aportó a la ganancia del modelo (61.7%), debido a la baja diversidad y oferta alimenticia, y fuerte efecto de las lluvias estacionales en su disponibilidad (Figueroa et al., 2016). Por otro lado, la presencia de humanos, o de especies ferales como perros, fuertemente relacionados con el efecto antrópico, han demostrado impactar negativamente la ocupación de los Osos andino en Ecuador (Zapata-Rios & Branch, 2018), lo que podría estar relacionado con el efecto de la distancia a centros poblados para predecir el hábitat idóneo para el Oso andino en nuestro modelo. No obstante, existen muy pocos trabajos publicados sobre la distribución del Oso andino o del Puma con los cuáles se puedan comparar algunos de los resultados obtenidos en este trabajo. Cabe resaltar que no hubo una segregación espacial ni temporal de nicho entre *T. ornatus* y *P. concolor* según los datos obtenidos por nuestras cámaras trampa), ya que ambas especies parecieron ocupar los mismos hábitats, siendo el *P. concolor*, mucho más tolerante a la intervención.



Finalmente, aunque según los valores del AUC, nuestros modelos muestran una alta especificidad y por ende son buenos en la predicción de la probabilidad de idoneidad de hábitat para ambas especies, si se agregan datos de presencia/ausencia en el futuro podrían mejorar la predicción y disminuir el error, (Pliscoff & Fuentes-Castillo, 2011; Merow et al., 2013). Así mismo, la elaboración de modelos de distribución de especies por parte de la UICN, en algunos casos, no cuenta con información biológica suficiente, lo que recalca la importancia de documentar los registros biológicos de una especie, en particular el de especies amenazadas, poco conocidas o de bajas densidades poblacionales como estas, para mejorar el entendimiento de la distribución y biogeografía de una especie, así como la conservación y su conocimiento en general (Powney & Isaac, 2015; Cáceres-Martínez et al., 2020b). Futuras estrategias de conservación deberán enfocarse en disminuir el efecto de proyectos de infraestructura actuales y futuros (e.g., vías, expansión de cascos urbanos) que puedan afectar las redes de conectividad identificadas en este estudio, y generar estrategias para mitigar su efecto (e.g., mediante la construcción de pasos para Pumas y osos (Miotto et al., 2007), así como la declaratoria de nuevas áreas de conservación que encierren grandes porciones de hábitat con altos valores de probabilidad de idoneidad de hábitat y/o con alta probabilidad de conectividad para ambas especies (Figuroa et al., 2016).

### **2.5.2 Conectividad ecológica**

Los resultados obtenidos sugieren que el uso de ambos modelos en combinación, de estas dos especies sombrilla; modelo de densidad de corriente eléctrica para Oso andino y Puma, permite definir áreas lo suficientemente grandes e interconectadas que permitan satisfacer los requerimientos ecológicos conocidos y desconocidos de la mayoría de las especies con las que coexisten (habitantes de corredores), y favorecerían los movimientos, de dispersión, prospección y migración tanto de habitantes de corredores, como de especies senderistas, por lo tanto, se podría asumir que dicha selección favorecería a la conservación de esta región. El hábitat óptimo para *T. ornatus* fue de 1.316.909 hectáreas que corresponden al 20.1 % de la red de conectividad (Fig. 3, 6) y está conformado por el nudo de Santurbán (PNR Santurbán Salazar de Las Palmas, Arboledas, Sisavita y Mutiscua), los páramos de Tamá (PNN Tamá), Almorzadero, PNN El Cocuy, PNN Pisba, Chita y Mongua (PNR Sinscunsi-Oceta), el corredor Guantiva-La Rusia (SFF Guanenta Alto Río Fonce) y el PNN Serranía de los Yariguies. Por su parte el hábitat óptimo para *P.*

*concolor* fue de 1.418.940 hectáreas que corresponden al 21.7 %, la cual se traslapa en un 45% con las áreas idóneas para *T. ornatus*, por ser de mayor amplitud al estimado para el Oso andino (Fig. 3, 6). Esto pudo deberse en parte a que la altitud fue la variable que más afecta la distribución del Oso andino (>50%), a diferencia del Puma que puede desplazarse más libremente sobre tierras bajas (<1.000 msnm) y altas (> 5.000 msnm) (Nielsen et al., 2015; Cáceres-Martínez et al., 2018). No obstante, y a pesar de que los cuatro PNN incluidos en este trabajo se concentraron los hábitats más idóneos para ambas especies (35 y 24%, respectivamente), grandes extensiones de áreas potenciales se encuentran por fuera de éstas, lo que genera oportunidades y desafíos para su conservación y manejo. Por un lado, nos podemos enfrentar al continuo problema de fragmentación y deterioro de estos hábitats por fuera del SINAP (Armenteras et al., 2003; Hurtado-Guerra et al., 2013; IDEAM, 2020); ya que al no pertenecer a ellos, no existe un mecanismo o instrumento definido que evite su reducción, deterioro o cambio de uso de suelo, lo que a la larga podría afectar seriamente la capacidad de dispersión o desplazamiento entre parches y entre poblaciones (Cayuela et al., 2018), promoviendo la formación de “islas” y de poblaciones sumidero que conllevarían a una fragmentación más severa de las poblaciones y a un proceso de extinción de vórtice (Fagan & Holmes, 2006). Por el otro lado, se puede observar como una oportunidad y ventaja, ya que todavía existe la posibilidad de que estos organismos puedan desplazarse “libremente” entre parches evitando los problemas que conlleva la consanguinidad como el aislamiento geográfico (Cayuela et al., 2018).

Dado que los requerimientos espaciales del Oso andino son mucho más específicos que para el Puma (Crespo-Gascón & Guerrero-Casado, 2019; Cáceres-Martínez et al., 2020), por si sola esta especie solo nos proveería la conservación de ecosistemas altoandinos, como bosques montanos, páramos, semi (o periglaciares) glaciares, así como la biodiversidad asociada estos sistemas (García-Rangel, 2012). Por su parte el Puma, que es una especie que se encuentra desde los desiertos hasta las zonas de páramo, incluso en paisajes dominados por la presencia humana (Guerisoli et al., 2019); además de ser una especie tope en la cadena alimenticia, es empleado como un indicador de la integridad ecosistema, así como de las presiones antropogénicas sobre un área, ya que suele ser perseguido a causa de la interacción negativa con poblaciones humanas en zonas de conflicto (Nuñez-Perez & Miller, 2019). Por lo tanto, la combinación de los requerimientos

ecológicos de ambas especies aporta una mayor cobertura en el conservación o protección de la biodiversidad (Correa-Ayram et al., 2017; Lechner et al., 2017; Sahraoui et al., 2017). Sin embargo, la selección de múltiples taxones y gremios tróficos podría enriquecer más el análisis, incluyendo más de una especie focal con lo cual se podría considerar en su conjunto la estructura interna de los parches de hábitats, la configuración espacial de los mismo, la escala del paisaje y otras múltiples combinaciones que podrían considerar aquellos requerimientos específicos que se desconocen de un simple taxón (Lechner et al., 2017; Sahraoui et al., 2017).

### **2.5.3 Delimitación y priorización de redes de conectividad**

Durante la modelación se pudo observar que no existen áreas que aseguren conectividad ecológica entre los PNN del flanco derecho del extremo norte de la Cordillera Oriental de Colombia (i.e. Tamá, Cocuy, Pisba, el SFF-GARF, Catatumbo, Yariguies), posiblemente debido a la alta tasa de deforestación (IDEAM, 2020), la degradación y transformación de los ecosistemas, y a la alta concentración de vías municipales y departamentales que conectan los departamentos de Boyacá, Norte de Santander y Santander (INVIAS, 2020). Si bien las APs de carácter estricto (i.e., PNN), son consideradas la estrategia más importante para la conservación de la diversidad biológica (Dudley, 2008; García-Frapolli & Toledo, 2008), por sí solas no aseguran la protección de hábitat suficiente (i.e., en términos de representatividad y aporte a los objetivos globales de conservación, ver Tabla No. 2, 3 y 4). Especialmente teniendo en cuenta que, el mayor impacto de la huella humana entre 1970 y 2015 en el país se concentró en la región Andina y en la región Caribe, lo cual claramente representa una amenaza a la pérdida de conectividad funcional entre bloques de áreas naturales, donde es necesario identificar prioridades de manejo que integren OMEC, en este caso entre los Parques Nacionales Naturales (Correa et al. 2020).

Sin embargo, resalta el hecho de que dentro del núcleo de conservación 2, identificado en el presente estudio existen grandes áreas comprendidas entre el PNN Cocuy y el Parque Natural Regional Síncunsi - Ocetá, con altas probabilidades de idoneidad de hábitat y conectividad ecológica, que no están incluidas en el actual modelo de distribución de la

---

IUCN (Velez-Liendo & García-Rangel, 2017), o dentro de otra figura de protección, y que significan en términos de extensión, idoneidad y calidad, áreas importantes para la conservación del Oso andino, como de todas aquellas especies con las que interactúa, en la Cordillera Oriental de Colombia, con posibles implicaciones en el lado venezolano, por el efecto de la porción del Macizo del Tamá del lado colombiano (Yerena, 1998; Cáceres-Martínez et al., 2016; Cáceres-Martínez et al., 2020). Por lo cual recomendamos la reevaluación de sus límites en la distribución del Oso andino y la elaboración de estudios genéticos, para determinar el grado de conectividad o aislamiento genético de las poblaciones. Ya que de acuerdo con Ruiz-García et al. (2020), las poblaciones de Oso andino en el Norte de Santander (PNN Tamá), al igual que las de Antioquía, son las más diferenciadas del resto de las poblaciones del país, lo que podría explicarse en parte, por el aislamiento geográfico y la ausencia de conectividad ecológica, entre éstas y las otras áreas protegidas incluidas en este estudio.

Con base en los resultados obtenidos en este trabajo, consideramos que es fundamental conformar una red de conectividad que integre áreas de carácter regional actualmente establecidas, como por ejemplo Parque Natural Regional (PNR) Sincusí-Oceta, Distrito Regional de Manejo Integrado (DRMI) Páramos de Guantiva y La Rusia, PNR Santurbán Arboledas-Mutiscua-Pamplona-Salazar de las Palmas, además de áreas privadas que pueden actuar como “stepping stones” (Angelieri et al., 2016), así como nuevas áreas protegidas (p.e., en la zona de páramo del Almorzadero en los Santanderes y el páramo del municipio de Chita, Boyacá). Lo que podría favorecer el establecimiento de corredores biológicos importantes por sus niveles de idoneidad de hábitat y conectividad ecológica como los identificados en este estudio, ya que, dentro de una red de APs, los corredores biológicos pueden actuar como un mecanismo eficaz para la protección de la biodiversidad dentro y fuera de ellas (Castilho et al., 2015; Cristescu et al., 2019; Dorji et al., 2019). De tal manera que estas nuevas figuras y estrategias de conservación que incorporen la información de modelos ecológicos (Cristescu et al., 2019), serán necesarias en un futuro inmediato para asegurar que dichas redes no se fragmenten más y se incremente el aislamiento (Ducci et al., 2019), y con ello asegurar la dispersión, el intercambio de individuos, el flujo genético de las especies y los procesos ecosistémicos de los cuales dependen (Miotto et al., 2007; Bagette et al., 2013; Lechner et al., 2017), de tal forma que estas redes de conectividad apoyen a las APs de carácter estricto (i.e., PNN) para que

sigan cumpliendo su papel en la conservación y protección de la biodiversidad (Hurtado-Guerra et al., 2013; Correa-Ayram et al., 2017).

Debido a que nuestro objetivo no fue la delimitación de corredores biológicos, y sí la identificación y priorización de áreas importantes para asegurar la conectividad funcional entre los bloques de áreas naturales (APs). Usando los valores del D10 de los valores del mapa de densidad de corriente, hemos definido cuatro sitios de especial importancia dentro de nuestra región de estudio, por su aporte en el mantenimiento de los corredores biológicos y a la conformación de redes de áreas protegidas, y mantenimiento de la conectividad funcional para las especies focales seccionadas (Fig. 6, Tabla No.2): **i)** Nudo Santurbán (7°15'23"N 72°52'54"O, WGS84), es un área montañosa entre los 2.800 y 4.290 m.s.n.m., especialmente en relación al área que abarcan el PNR Santurbán-Arboledas, el PNR Santurbán Mutiscua-Pamplona (Ver MC2). Esta es un área que brinda oportunidades importantes para la conservación de la biodiversidad asociada a ambas especies; sin embargo, todavía no existe información biológica de las mismas en dicha zona, y se debe validar su conectividad con otras áreas como el PNN Tamá y el DRMI Mejue, en el departamento de Norte de Santander, especialmente en lo referente a las partes altas del municipio de Pamplona, Toledo y Chinacota. **ii)** el Páramo del Almorzadero (7°01'19"N 72°45'00"O, WGS84) con una altura promedio entre los 3.100 y 4.530 m.s.n.m., donde según el RUNAP no existen áreas protegidas declaradas (PNN, 2020), pero conserva áreas significativamente grandes con buena conectividad, principalmente en las zonas altas del municipio de Labateca, Chitaga, Cerrito, Concepción y Chiscas (aprox. 1.196 Km<sup>2</sup> sin ninguna categoría de protección) (Ver MC3). **iii)** El área comprendida entre el PNN El Cocuy y el PNN Pisba, principalmente en la parte alta de los municipios de La Salina y Chita (6°11'16"N 72°28'21"O, WGS84), con una altura promedio de 2.964 m.s.n.m y un área aproximada de 516 Km<sup>2</sup> por fuera de áreas protegidas (Ver MC4). **iv)** El área comprendida entre el SFF Guanenta Alto Río Fonce y el corredor de páramos y bosques de roble Guantiva – La Rusia, entre los municipios de Gambita, Encino, Coromoro en el departamento de Santander, y parte de Duitama y Paipa en el departamento de Boyacá, con una altura promedio de 2000 a 3800 y un área aproximada de 258 km<sup>2</sup> (Ver MC5). Lamentablemente estas dos últimas zonas se encuentran altamente fragmentadas, degradadas por la acción humana, por el avance de la frontera agrícola y permanecen en constante conflicto por el ataque de pumas y osos a cabras y vacas, lo que puede conducir a la pérdida de individuos no reportada y a la pérdida de conectividad, como se evidenció

---

durante el desarrollo de este estudio, por lo tanto se recomienda acciones conjuntas entre CORPONOR, CAS, y CORPOBOYACA, para la aplicación de Otras Medidas Efectivas de Conservación Basadas en Área – OMEC.

#### **2.5.4 Implicaciones para el manejo de Áreas Naturales Protegidas**

En primer lugar, se debe conformar e implementar una visión socio-ambiental del territorio, basada en los principios de sostenibilidad y una nueva cultura del territorio en la conformación de los Planes de Ordenamiento Territorial (POT), que propendan por el mantenimiento de la conectividad ecológica. Uno de los principios que sustenta esta visión consiste en la ordenación y gestión positiva del paisaje, valorando la geometría del paisaje y garantizando la continuidad de los procesos ecológicos y la contención de la expansión urbana (Wood & Handley, 2001; Boron et al., 2019)

En segundo lugar, la inserción explícita de las diferentes áreas de carácter local, departamental y regional (i.e., PNR, DRMI, reservas forestales protectores, reservas de la sociedad civil - áreas privadas y nuevas áreas protegidas) en los mismos modelos territoriales, que faciliten la adecuada gestión y promuevan la restauración, la protección y el manejo adecuado de los espacios de interés natural (Boron et al., 2019).

En tercer lugar, se podría trabajar sobre la visión tradicional de ordenamiento forestal, de tal forma que contribuya a la conectividad ecológica del paisaje. En la medida en que se implanten y marquen las pautas de los proyectos forestales (plantaciones y proyectos de restauración ecológica) pueden jugar un papel crucial en el aporte a la conectividad ecológica (Pardo et al., 2018; Boron et al., 2019)

En cuarto lugar, el conflicto armado en la región por la disputa territorial entre diferentes grupos armados (FARC, ELN, bandas criminales organizadas), la tala para la siembra de cultivos ilícitos (Landholm et al., 2019), transporte de armas y de drogas en zonas como el Cocuy, la Serranía del Perijá, la y región del Catatumbo (Sánchez-Cuervo & Aide, 2013), dificulta el análisis, y la toma de acciones sobre el territorio, tanto para investigadores como para las autoridades ambientales competentes. Y también se convierte como una seria

amenaza para la conservación y el mantenimiento de los corredores biológicos (Negret et al., 2019).

En quinto lugar, una revisión exhaustiva de las políticas de gestión y manejo de las APs, que como gestores de dichos territorios deberían promover la protección de los límites territoriales como de los mecanismos adecuados para el trabajo participativo de la comunidad. La custodia participativa puede resultar especialmente interesante en las iniciativas orientadas a fomentar la continuidad de los procesos ecológicos, dada la capacidad de las entidades para involucrar a diversos actores (públicos, privados, comunales) y de establecer acuerdos que promuevan la participación comunitaria tanto dentro como fuera de espacios protegidos (Pringle, 2017; Leung, 2018).

## **2.6 Material suplementario**

**MC 1.** Contribución de las 61 áreas protegidas según el RUNAP (2020) a la conectividad ecológica del zonobioma del bosque húmedo tropical de la cordillera oriental de Colombia, con base en los valores  $D_{10}$  de cada variable. HI: Hábitat Idóneo, ha: hectáreas

HI (ha) ( <i>T. ornatus</i> )	Conectividad (ha) ( <i>T. ornatus</i> )	HI (ha) ( <i>P. concolor</i> )	Conectividad (ha) ( <i>P. concolor</i> )	Área protegida	Área total (ha)	Categoría	Organización	Departamento
0	10.959	0	0	Bosque Oriental de Bogotá	13.142	RFPN	MADS	Cundinamarca
3.813	1.177	6.595	0	Bosques Andinos Húmedos el Rasgón	6.595	PNR	CDMB	Santander
1220	18.142	0	0	Catatumbo Bari	158.125	PNN	PNN	Norte de Santander
0	0	0	68	Cerro de Juaica	883	DRMI	CAR	Cundinamarca
1908	15.980	4.178	852	Complejo Lagunar Fuquene, Cucunuba y Palacio	19.194	DRMI	CAR	Cundinamarca
0	0	7	0	Conjunto de Reservas Naturales de Sumicol S.A.S. Predio La Pintada	7.43	RNSC	PNN	Cundinamarca
3264	3.638	2.926	68	Cortadera	16.508	PNR	CORPBOYAC A	Boyacá

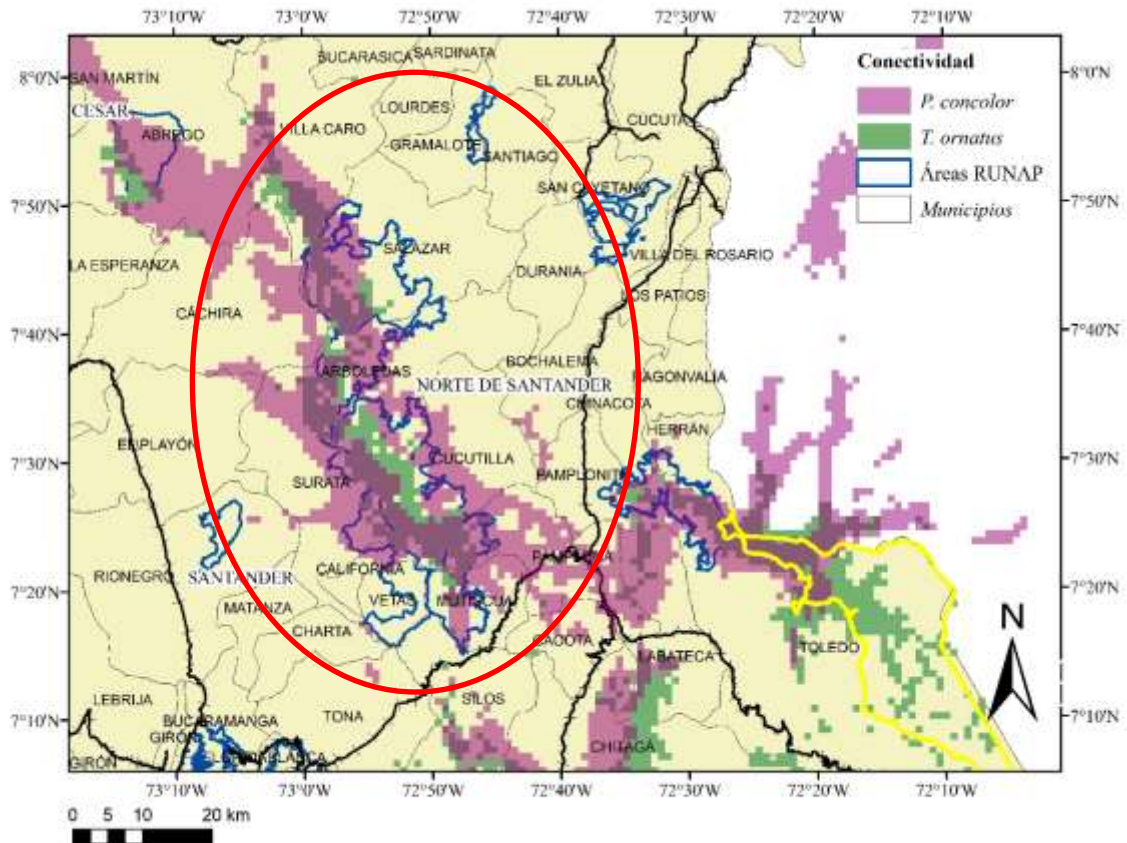


1872	2.925	0	0	Cuchilla de Sucuncuca	1.710	RFPN	MADS	Boyacá
68	444	0	0	Cuchilla del Minero	9.326	RFPN	MADS	Santander
237	418	0	0	Cuchilla el Choque	1.521	RFPR	CAR	Cundinamarca
283	0	275	0	Cuchilla El Varal	3.391	DRMI	CORPOCHIV OR	Boyacá
0	0	305	0	Cuchilla Mesa Alta	686	DRMI	CORPOCHIV OR	Boyacá
5023	8.993	3.426	1.908	Cuchilla San Cayetano	8.993	DRMI	CORPOCHIV OR	Boyacá
0	203	68	0	Cuchillas Negra y Guanaque	19.304	DRMI	CORPOCHIV OR	Boyacá
	0		445	Cuenca Alta del río Cano Alonso	445	RFPN	MADS	Cesar
2.922	0	0	954	Cuenca Alta de Los Ríos Salinero y Moquentiva	2.922	RFPR	CORPOGUA VIO	Cundinamarca
0	68	0	0	Cuenca Alta del Río Satoca	4.200	RFPN	MADS	Arauca
0	68	0	0	Cuenca Alta del Río Zaque	1.869	RFPR	CORPOGUA VIO	Cundinamarca
5000	205	5.000	0	Cuenca del Río Cravo Sur	5.000	RFPN	MADS	Boyacá, Casanare
0	68	0	0	Del Humedal San Silvestre	69.954	DRMI	CAS	Santander
137	2.225	0	137	Del Río Minero y sus Zonas Aledañas	48.394	DRMI	CAS	Santander
0	0	137	0	El Bojoso	1.582	RFPR	CORPONOR	Norte de Santander

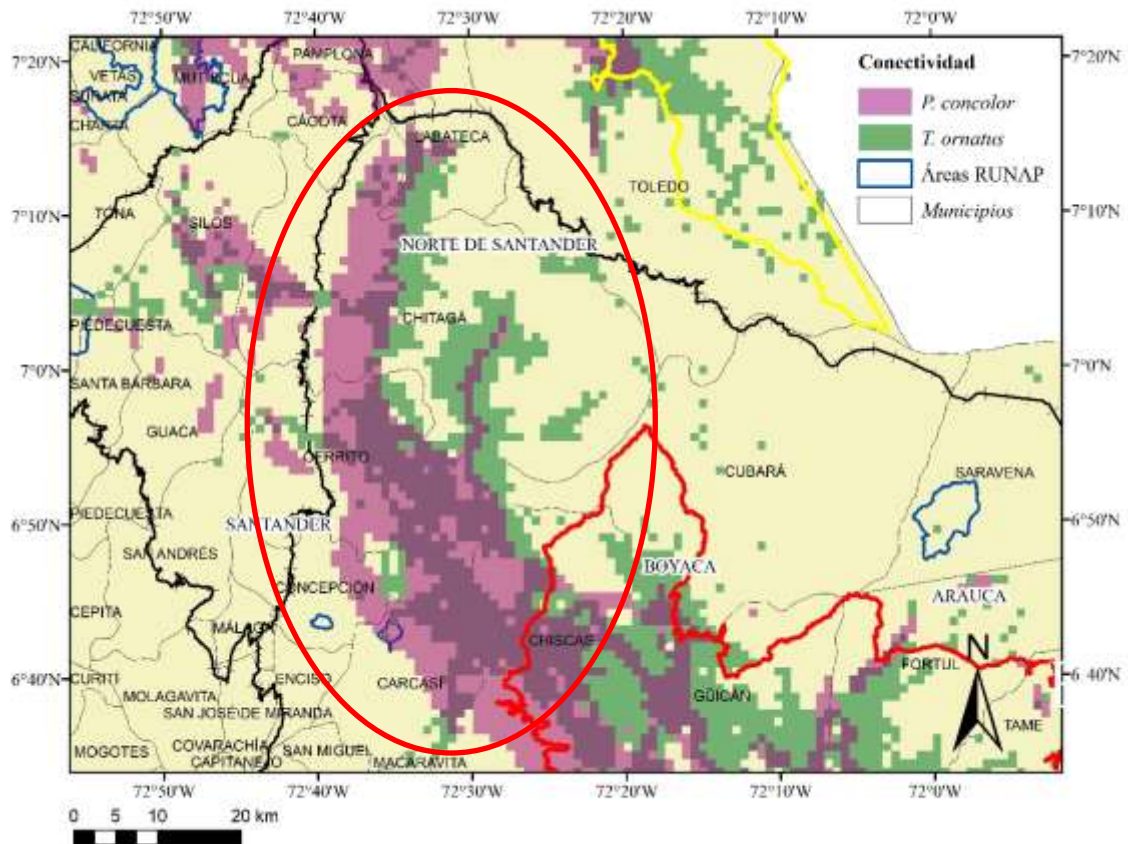
235309	292.945	207.328	246.745	El Cocuy	306.000	PNN	PNN	Boyacá
68	68	0	0	El Diluvio	97	RNSC	PNN	Cundinamarca
0	0	0	100	El Hortigal	230	RFPN	MADS	Cundinamarca
54	0	0	0	El Paramo	54	RNSC	PNN	Cundinamarca
0	0	21	0	El Porvenir	21	RNSC	PNN	Cundinamarca
400	759	0	0	El Robledal	400	RFPR	CAR	Cundinamarca
0	0	0	0	El Valle	2.442	PNR	CORPOBOY ACA	Boyacá
0	68	0	0	Finca La Valerosa	473	RNSC	PNN	Santander
100	64	273	0	Guanenta Alto Rio Fonce	10.429	PNN	PNN	Boyacá, Santander
0	0	117	117	La Sabana de las Delicias	117	RFPR	CORPOGUA VIO	Cundinamarca
0	68	0	0	Laguna de Pantano Redondo y el Nacimiento Rio Susagua	1.361	RFPR	CAR	Cundinamarca
10651	10.651	10.651	233	Mejue	10.651	DRMI	CORPONOR	Norte de Santander
0	0	0	2	Monayano	2	RNSC	PNN	
9.389	9.389	9.389	9.389	Mutiscua - Pamplona	9.389	PNR	CORPONOR	Norte de Santander
49	0	0	0	Nacimiento del Rio Bogotá	49	RFPR	CAR	Cundinamarca
28.909	28.909	203	0	Pan de Azúcar el Consuelo	28.909	PNR	CORPOBOY ACA	Boyacá

1001	1.463	1718	990	Paramo de Cristales, Castillejo o Gauchaneque	11.574	DRMI	CORPOCHIV OR	Boyacá
347	665	873	219	Paramo del Frailejón	1.423	RFPR	CAR	Cundinamarca
4275	8.496	68	0	Paramo de Guargua y Laguna Verde	28.193	DRMI	CAR	Cundinamarca
68	3.760	0	0	Paramo de Guerrero	3.760	DRMI	CAR	Cundinamarca
137	229	0	137	Paramo de Santurban	11.700	PNR	CDMB	Santander
1774	5.844	24.267	2.950	Paramo Mamapacha y Bijagual	25.103	DRMI	CORPOCHIV OR	Boyacá
1415	3.242	2.561	2.561	Paramo Rabanal	6.640	DRMI	CORPOCHIV OR	Boyacá
12309	15.138	3.356	0	Paramos de Guantiva y la Rusia	125.669	DRMI	CAS	Santander
0	0	0	0	Paramos de Telecom y Merchan	2.346	RFPR	CAR	Cundinamarca
0	721	0	368	Pionono	721	RFPR	CAR	Cundinamarca
479	137	3.644	620	Pisba	45.000	PNN	PNN	Boyacá
1505	3.929	0	0	Río Algodonal	8.200	RFPN	MADS	Norte de Santander
8420	12.585	836	68	Santurban Arboledas	21.870	PNR	CORPONOR	Norte de Santander
1257	342	19.100	0	Santurban Salazar de las Palmas	19.088	PNR	CORPONOR	Norte de Santander

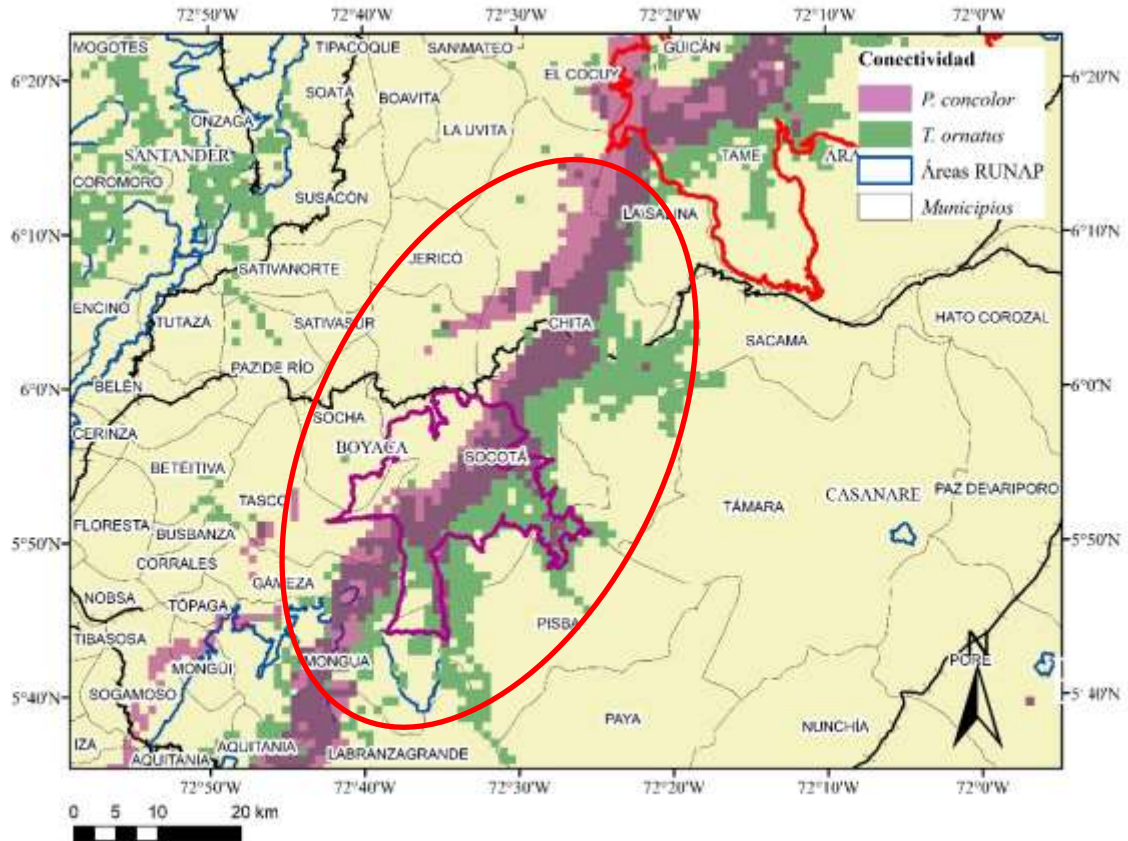
0	457	0	137	Serranía de las Quinchas	14.066	PNR	CAS	Santander
0	68	0	0	Serranía de las Quinchas	21.226	PNR	CORPOBOY ACA	Boyacá
1264	411	0	0	Serranía de los Yariguies	59.063	PNN	PNN	Santander
12833	8.730	504	68	Serranía de los Yariguies	419.225	DRMI	CAS	Santander
272	137	0	0	Serranía El Peligro	2.647	PNR	CORPOBOY ACA	Boyacá
237	0	0	0	Sisavita	12.200	PNR	CORPONOR	Norte de Santander
2336	4.136	0	0	Tama	48.000	PNN	PNN	Norte de Santander
1364	17.483	16.070	21.539	Unidad Biogeográfica de Siscunci Oceta	36.353	PNR	CORPOBOY ACA	Boyacá
934	0	2.547	0	Vista Hermosa de Monquentiva	4.282	PNR	CAR	Cundinamarca



**MC 2.** Detalle del área prioritaria 1, corredor conformado por el Nodo Santurban, páramos de Mejue y Tamá

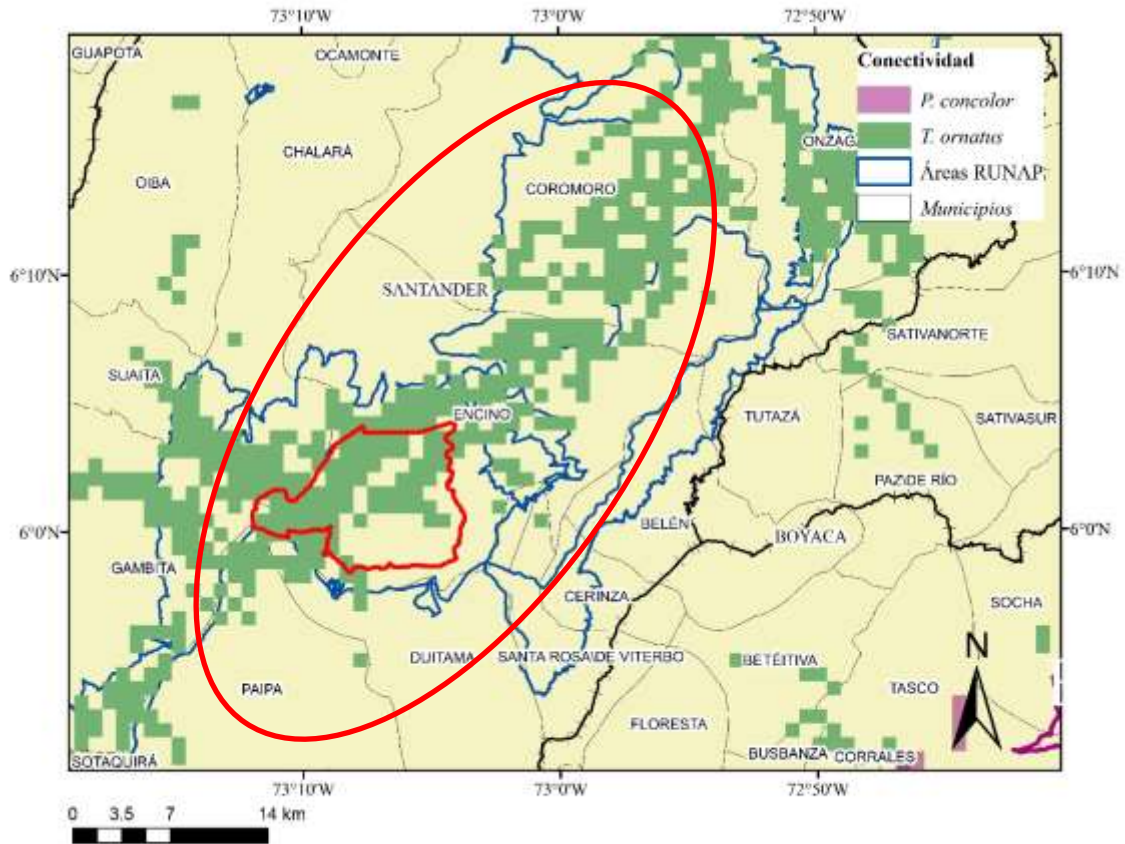


**MC 3.** Detalle del área prioritaria 2 páramo del almorzadero, corredor entre el PNN Tamá y el PNN El Cocuy.



**MC 4.** Detalle del área prioritaria 3, corredor entre el PNN El Cocuy y el PNN Pisba





**MC 5.** Detalle del corredor comprendido entre el SFF GARF y el corredor de páramos y bosques de roble Guantiva-La Rusia



## **3. Conclusiones y recomendaciones**

### **3.1.1 Conclusiones**

El enfoque multi-especie sombrilla que se empleó para identificar áreas prioritarias para la conservación y protección de la biodiversidad de esta región, fue acertado, ya que permitió distinguir áreas prioritarias para establecer y/o restablecer la conectividad ecológica (estructural y funcional) en esta porción del extremo norte de la Cordillera Oriental. Sin embargo, la inclusión de un mayor número de especies focales con diferencias ecológicas significativas permitiría corroborar esta primera aproximación.

El uso de la conectividad ecológica, permite entender como las especies usan el paisaje y como este limita su movimiento, facilitando o no su dispersión, por esta razón no usamos la conectividad estructural, que se basa en el tamaño, forma, y configuración de los parches y las coberturas a conectar. Así mismo el uso del enfoque basado en corredores de mínimo costo usando Linkage Mapper arrojó resultados difícilmente interpretables de forma biológica, ya que las áreas núcleo, y los corredores diseñados fueron conectados por rutas de menor costo unidireccionales, lo cual provoca un sesgo en la conducción de la corriente, y por ende en la delimitación de los corredores, sin tener en cuenta el aporte de rutas aleatorias (análisis omnidireccional), y las características ecológicas de las especies objeto de análisis, así como de la matriz del paisaje presente, lo que hace difícil su gestión, y aplicación en los sistemas biológicos.

Prácticamente es inexistente la conectividad ecológica entre los PNN de la Cordillera Oriental de Colombia (i.e., Tamá, Cocuy, Pisba, Guanenta, Yariguies, iguaque, Catatumbo), por lo que la conservación de especies que requieren grandes áreas para cumplir con sus requerimientos básicos, así como el intercambio de individuos y el flujo genético de las poblaciones entre áreas o núcleos podría verse comprometido y por ende la conservación a grande plazo de poblaciones viables. Áreas protegidas como Guanenta

y Yarigües se encuentran totalmente aisladas según nuestros modelos por lo que suponemos que sus individuos también, provocando un alto nivel de endogamia, la aparición de enfermedades, así como la disminución y pérdida de individuos a futuro. Mientras tanto áreas como Tamá, Cocuy y Pisba, conservan un corredor importante para la conservación del Oso andino y Puma, sin embargo, no existen figuras de conservación entre las áreas intermedias de estas áreas lo que amenaza con convertir a estos sitios en vórtices de extinción para las poblaciones, especialmente teniendo en cuenta el conflicto armado y las rutas utilizadas en estos sitios para el tráfico de personas, armas y drogas. Además, como se ha registrado en este trabajo en áreas como el Páramo de Chita, el Páramo de Mongua, y en áreas de amortiguación de PNN, es común la presencia y denuncia de pérdida de animales por ataques de osos y pumas, la cacería por retaliación y la pérdida de animales silvestres, debido al uso de estas como áreas de paso por parte de estos animales y al desarrollo de actividades agropecuarias al mismo tiempo.

La discusión acerca del papel y la declaratoria de áreas protegidas de carácter de protección estricto (i.e., PNN) así como aquellas que permiten diferentes grados de uso (i.e., PNR, RNSC, DMI, RFPN, RFPR, etc.), debe seguir latente y a futuro tiene que asegurar la conservación de *hábitats idóneos, y bien conectados*, para la creación de una verdadera red de áreas protegidas que permitan la movilidad de grandes especies, y aseguren la conservación de una parte de sus áreas de acción, que muchas veces sobrepasa por mucho el tamaño de las áreas protegidas de carácter nacional o regional, pero que en su conjunto, bien planificadas y manejadas pueden asegurar la conservación de corredores biológicos importantes que aseguren la conservación de especies, poblaciones y procesos ecosistémicos.

Por otra parte, es urgente la declaratoria de nuevas áreas protegidas en las zonas priorizadas aquí identificadas en este trabajo, así como la reevaluación de las figuras de protección actualmente existentes a lo largo del corredor, principalmente en el área 1 y 2, por lo que autoridades locales, regionales y nacionales, así como las distintas instituciones dentro del SINAP deberán contemplar la información aquí presentada e incluirla dentro del plan acción y manejo de cada área protegida.

Finalmente, este trabajo servirá para la actualización del estado de conservación y distribución (Cruz-Rodríguez et al. 2020), y el entendimiento de la estructura genómica del Oso andino en Colombia (Púlido & Cáceres-Martínez 2020), y se convertirá además en

una herramienta de planificación y manejo para el SINAP, las CAR y los departamentos involucrados dentro del área de estudio y el área accesible de los modelos.

### 3.1.2 Recomendaciones

Se recomienda evaluar la ocupación de grandes mamíferos dentro de las áreas identificadas en el presente estudio, usando como covariables los valores de conectividad ecológica, la idoneidad de hábitat, y las historias de detección, a partir de los datos obtenidos con las cámaras trampa, y considerando los supuestos de los modelos de ocupación (i.e, poblaciones cerradas, temporalidad, independencia, etc.) para probar una nueva hipótesis que surgió a partir de este trabajo; hábitats mejor conectados y altamente idóneos conservaran los mejores núcleos de las poblaciones de *T. ornatus* y *P. concolor*, por lo que su priorización con fines de conservación será de vital importancia.

Involucrar dentro del SINAP, una mayor participación de la academia, investigadores, científicos y personas de la sociedad civil, para discutir los resultados obtenidos dentro del presente estudio, así como la toma de acciones de manejo en el territorio que contemplen la conectividad ecológica y la idoneidad del hábitat para especies sombrilla, vulnerables, indicadoras y/o Valor Objeto de Conservación (VOC) como en el presente trabajo.

Incluir otros grupos indicadores dentro del análisis multi-especie, altamente sensibles y con áreas de acción pequeñas (e. g. anfibios) y/o con grandes capacidades de dispersión y distintos grados de tolerancia a la intervención humana o a la modificación de sus hábitats (e.g. aves), en la misma región de estudio. No obstante, otras especies menores con un área de distribución tan grande podrían ser muy generalistas y/o contar con muy poca información existente, haciendo difícil la comparación entre modelos, y, sí serían útiles para una escala más local y no de paisaje. A futuro recomendamos evaluar el papel de *Tremarctos ornatus* y el *Puma concolor* como especies sombrilla a partir de modelos espacialmente explícitos – modelos de ocupación de una sola temporada, usando las matrices de ocupación creadas con las historias de detección para las otras especies registradas en este estudio mediante cámaras trampa.

Reevaluar el estado de conservación y distribución de ambas especies, ya que se ha visto afectado por el impacto de la huella humana, y el aumento de la conectividad vial,

principalmente en departamentos como Boyacá; con 9.349 km de carreteras, es uno de los departamentos con la red más extensa de carreteras, que comunican a departamentos como los Santanderes, Arauca, Cundinamarca y Casanare, esto con el fin de generar estrategias de manejo y conservación más acordes a su situación dentro del territorio, y a los futuros proyectos de infraestructura vial que tenderán a fragmentar más la conectividad ecológica del paisaje.

#### **4. Limitaciones y alcance**

Somos conscientes de que incluir variables climáticas en los modelos de idoneidad puede sesgar un poco los resultados de los modelos y la posterior conversión a matrices de resistencia. Sin embargo, algunas características ambientales (e.g., humedad, precipitación), limitan el crecimiento de muchas plantas especialmente las de los géneros *Puya* spp y *Greigia* spp., algunas de las cuáles hacen parte de la dieta y son preferidas por *T. ornatus*, en los hábitats que este ocupa (Cáceres-Martínez et al. 2020), y fueron incluidas basadas en el conocimiento experto de la ecología de la especie y sus presas en el caso del Puma.

Así mismo hicimos una revisión importante y significativa de los datos de presencia de ambas especies a lo largo de la Cordillera Oriental, a partir de varias fuentes, y siguiendo algunos criterios específicos para su inclusión y depuración, no obstante, obtuvimos pocos registros de *P. concolor* en las cámaras trampa, a pesar del esfuerzo de muestreo empleado. No obstante, los datos derivados de este estudio pueden usarse para construir un modelo de ocupación espacialmente explícito para cada especie que ayudaría mejorar el modelo. También de otras especies menores registradas en estas zonas, para corroborar el efecto sombrilla de nuestros modelos de estudio.

Si bien, solo tomamos el 5 decil de los píxeles con los valores de idoneidad de hábitat para ambas especies, y el 5 decil de los píxeles con los valores más altos de conectividad, tomar áreas con valores más bajos, dificultaría una priorización real, por que tendríamos fragmentos y corredores demasiado grandes, poco viables para la priorización en la realidad y difíciles de manejar tanto administrativa, como económicamente por parte de las autoridades y/o instituciones involucradas. Y aunque existen hábitats sub óptimos que pueden llegar a no incluirse por esta razón en dicha priorización, áreas adyacentes servirán para la realizar movimientos de prospección y dispersión por parte de ambas especies,

aunque su resistencia sea mayor, esto no quiere decir que puedan ser hábitat para las mismas.

Finalmente, el conflicto armado en nuestra región de estudio, limitó el diseño y la inclusión de algunos sectores, así como la instalación de cámaras trampa y el monitoreo de estas áreas, sin embargo, este estudio abarcó un rango altitudinal, y latitudinal importante, y se tuvieron datos de todos los tipos de coberturas, ecosistemas y distintos grados de intervención, presiones y grados de protección, a lo largo de la región de estudio, por lo que consideramos que el muestreo es representativo, y lo más aleatorio y heterogéneo posible. La inclusión y toma de datos en nuevas áreas con presencia de conflicto armado resultará difícil de superar a corto o mediano plazo. Mientras que otras áreas resultan inalcanzables por ser de difícil acceso.

Nuestro modelo, a pesar de su enfoque puede usarse, con otras especies y otras escalas, sin embargo, esto dependerá de los insumos, y la pregunta que se quiera resolver. Recomendamos para este ejercicio, tener claras las limitaciones que existen en cuanto al tamaño del área, la información espacial de buena resolución, y los datos de presencia, y/o el conocimiento que se tenga de las especies focales.

## Anexo 1. Viviendo en los Andes: registros notables de la distribución altitudinal del oso andino *Tremarctos ornatus* (Ursidae) en Boyacá, Colombia

*Arxius de Miscel·lània Zoològica*, 18(2020): 161–171

ISSN: 1698–0476

### **Viviendo en los Andes: registros notables de la distribución altitudinal del oso andino *Tremarctos ornatus* (Ursidae) en Boyacá, Colombia**

C. H. Cáceres–Martínez, C. Y. Rivera–Torres,  
H. A. López–Orjuela, J. G. Zamora–Abrego,  
J. F. González–Maya

Cáceres–Martínez, C. H., Rivera–Torres, C. Y., López–Orjuela, H. A., Zamora–Abrego, J. G., González–Maya, J. F., 2020. Viviendo en los Andes: registros notables de la distribución altitudinal del oso andino *Tremarctos ornatus* (Ursidae) en Boyacá, Colombia. *Arxius de Miscel·lània Zoològica*, 18: 161–171, Doi: <https://doi.org/10.32800/amz.2020.18.0161>

#### **Abstract**

*Living in the Andes: noteworthy records on the altitudinal distribution of the Andean bear Tremarctos ornatus (Ursidae) in Boyacá, Colombia.* Despite the importance of Andean bears, much relevant information regarding their distribution is lacking. Endemic to the Andes, the species is known to occupy the entire elevation gradient, but records to support this assumption are scarce. Here we present recent evidence of their presence in peri–glacial (> 4,000 m) and tropical forests (< 1,000 m) areas in the Eastern Andes of Colombia. Based on existing records and our own field work, we report 23 new records for marginal elevations, including the first records to be published for the Boyacá department. This information is valuable in order to increase our knowledge of Andean bear habitat use and distribution and thereby improve decision–making for the management of the species and its associated ecosystems.

Data published through GBIF (Doi: [10.15470/32uicm](https://doi.org/10.15470/32uicm))

Key words: Elevation, Andean Range, Spectacled Bear, Boyacá

#### **Resumen**

*Viviendo en los Andes: registros notables de la distribución altitudinal del oso andino Tremarctos ornatus (Ursidae) en Boyacá, Colombia.* A pesar de su importancia, el oso andino aún presenta importantes vacíos de información por lo que respecta a su distribución. La especie es endémica en los Andes y ocupa el gradiente de elevación completo, aunque escasos registros lo constatan. Presentamos evidencia reciente de su presencia en áreas periglaciares (> 4.000 m) y bosques tropicales (< 1.000 m) en los Andes Orientales de Colombia. Basados en registros existentes y en nuestro trabajo de campo, reportamos 23 nuevos registros en elevaciones marginales, incluyendo los primeros publicados referentes al departamento de Boyacá. Esta información es importante para aumentar el conocimiento sobre uso de hábitat y distribución del oso andino, lo que permitirá mejorar la toma de decisiones para el manejo de la especie y sus ecosistemas asociados.

## Anexo 2. What a herbivore hides: a worm lizard (Squamata: Amphisbaenidae) predation event by *Dasyprocta punctata* (Rodentia: Dasyproctidae) at the Santuario Guanenta-Alto Río Fonce, Colombia

Versión on-line ISSN 2618-4788  
<http://doi.org/10.31687/saremNMS.20.0.36>

NOTAS SOBRE  
**MAMÍFEROS  
SUDAMERICANOS**



### What a herbivore hides: a worm lizard (Squamata: Amphisbaenidae) predation event by *Dasyprocta punctata* (Rodentia: Dasyproctidae) at the Santuario Guanenta-Alto Río Fonce, Colombia

Carlos H. Cáceres-Martínez (1), Joan G. Zamora-Abrego (1), Juan C. Arredondo (2) y Andrés Arias-Alzate (2)

(1) Grupo de Investigación en Ecología y Conservación de Fauna Silvestre, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia. (2) Facultad de Ciencias y Biotecnología, Universidad CES, Medellín, Colombia. [correspondencia: ccaceresm@unal.edu.co]

#### ABSTRACT

Biodiversity is going through a critical moment worldwide. For many species, useful and relevant ecological aspects for their conservation are still unknown. Non-invasive methods can provide valuable information on behavioral traits that are difficult to observe. Using automatic cameras monitoring Colombia's Cordillera Oriental, we documented a predation event of an *Amphisbaena alba* by *Dasyprocta punctata*. This event represents an important contribution on the species' feeding habits, highlighting how a strict herbivore could present another cryptic trophic trait. This observation is the first of its kind reported for Colombia, and the second known for the species in the wild throughout its distribution.

#### RESUMEN

La biodiversidad está atravesando un momento crítico a nivel mundial. Para muchas especies, aspectos ecológicos relevantes y útiles para su conservación son aún desconocidos. Los métodos no invasivos pueden aportar información valiosa sobre aspectos del comportamiento difíciles de estudiar. Por medio de un monitoreo con cámaras automáticas en la Cordillera Oriental de Colombia, documentamos un evento de depredación de *Amphisbaena alba* por *Dasyprocta punctata*. Este evento representa una contribución importante sobre los hábitos alimenticios de la especie y destaca cómo un herbívoro estricto podría presentar otro rasgo trófico críptico. Esta observación es el primer evento de su tipo reportado para Colombia y el segundo registrado para la especie en toda su distribución conocida.

The Central American agouti (*Dasyprocta punctata* Gray, 1842), popularly known in Colombia as *conejo negro*, is a medium-sized caviomorph rodent, that mainly inhabits mature and secondary evergreen forest from Mexico through Colombia, to western Venezuela and the western coast of Ecuador, between 0 and 3,200 meters above sea level (m a.s.l.) (Solari et al. 2013; Patton & Emmons 2015). Compared to other species in the genus, *D. punctata* is a diurnal species with a herbivorous diet, consisting mainly of seeds and fruits (e.g., *Astrocaryum standleyanum*) (Jansen et al. 2012). Accordingly, its role as seed disperser and seed predator is widely recognized, which has significant implications in the regeneration and succession processes of Neotropical forests (Smythe 1978; Jansen et al. 2012; Patton & Emmons 2015).

Recibido el 12 de mayo de 2020. Aceptado el 24 de agosto de 2020. Editor asociado: Ricardo Ojeda





## Anexo 3. Diet of Andean bears in Tamá National Natural Park, Colombia

URSU-31-01-09\_1XO July 16, 2020 8:27

### Diet of Andean bears in Tamá National Natural Park, Colombia

Carlos H. Cáceres-Martínez<sup>1,6</sup>, Luis R. Sánchez Montano<sup>2</sup>, Aldemar A. Acevedo<sup>3,4</sup>, and José F. González-Maya<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Grupo de Investigación en Ecología y Conservación de Fauna Silvestre, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia, Medellín, Colombia. C.P. 050012

<sup>2</sup>Grupo de Investigación en Recursos Naturales (SIRENA), & Herbario Regional Catatumbo Sarare, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad de Pamplona, Km 1, Vía a Bucaramanga, Barrio El Buque, Pamplona, Colombia. C.P. 543050

<sup>3</sup>Programa de Doctorado en Ciencias Biológicas - Mención Ecología, Laboratorio de Biología Evolutiva, Pontificia Universidad Católica de Chile. Av. Libertador Bernardo O'Higgins 340, Santiago, Región Metropolitana, Chile. C.P. 8331150

<sup>4</sup>Grupo de Investigación en Ecología y Biogeografía (GIEB), Departamento de Biología, Universidad de Pamplona, Km 1, Vía a Bucaramanga, Pamplona, Colombia. C.P. 543050

<sup>5</sup>Proyecto de Conservación de Aguas y Tierras, ProCAT Colombia/Internacional, Carrera 11 # 96-43, Of. 303, Bogotá, Colombia. C.P. 110221

**Abstract:** Diet is among the most important and basic ecological aspects of a species. Information on diet composition, seasonality, and spatial variation is necessary for adequate ecological understanding and therefore conservation. Andean bears (*Tremarctos ornatus*) have been poorly studied across their distribution, and especially in Colombia; therefore, most ecological aspects remain unknown. The objective of this work was to assess Andean bears' diet and seasonality in order to contribute to the knowledge, management, and conservation of the species in northeastern Colombia. Between June 2012 and May 2015, 83 linear transects were surveyed at least once in 35 localities in Tamá National Natural Park in search of fresh bear scats. Transects covered all land-cover types in the park proportionately. We collected 148 scats for diet analyses, and compared all items found with reference material. We assessed diet contents in terms of frequency of occurrence and compared across seasons, elevation, and land-cover types. Overall, plant items showed the greatest frequency of occurrence in the scats (96.8%), followed by mammals (6.7%) and insects (6.7%); we found this pattern for all land-cover types and all elevation ranges. We found seasonal variation and differences in use of some food items. We found the largest niche breadth for the dry season ( $B = 7.10$ ) compared with the wet season ( $B = 4.14$ ). Plant items were more frequently consumed during both dry and rainy seasons ( $0.78 \pm 0.16$  and  $0.82 \pm 0.11$ , respectively) and bromeliads were the most important food item during both seasons (0.32 and 0.46). This variation probably is related to the structure, phenology, and composition of vegetation in the area. More data are needed for estimating foraging preferences and their relationship with food availability and other aspects related to behavior and individual resource use.

1

**Key words:** Andean bear, Bromeliaceae, Colombia, diet, food items, seasonal use, Tamá National Natural Park, *Tremarctos ornatus*

**Resumen:** La dieta se encuentra entre los aspectos ecológicos más importantes y básicos de una especie. La información sobre la composición, la estacionalidad y la variación espacial del forrajeo, es necesaria para una adecuada comprensión ecológica y, por lo tanto, su conservación. El oso andino (*Tremarctos ornatus*) ha sido muy poco estudiado a través de su distribución, y especialmente en Colombia, por lo que la mayoría de los aspectos de su ecología permanecen desconocidos. El objetivo de este trabajo fue evaluar la dieta del oso andino y su estacionalidad, para contribuir al conocimiento, manejo y conservación de la especie en la región nororiental de Colombia. Entre junio del 2012 y mayo del 2015, 83 transectos lineales fueron examinados en 35 localidades al menos una vez al mes en busca excremento del oso andino. Todas las heces fueron recolectadas para análisis de dieta y todos los artículos encontrados fueron comparados con material de referencia. Evaluamos el contenido

<sup>6</sup>email: ccaceresm@unal.edu.co



## Anexo 4. The genetic structure of the spectacled bear (*Tremarctos ornatus*; Ursidae, Carnivora) in Colombia by means of mitochondrial and microsatellite markers

**JM**  
Journal of Mammalogy, XX(X):1–19, 2020  
DOI:10.1093/mammol/gyaa082



### The genetic structure of the spectacled bear (*Tremarctos ornatus*; Ursidae, Carnivora) in Colombia by means of mitochondrial and microsatellite markers

MANUEL RUIZ-GARCÍA,\* JESSICA YANINA ARIAS VÁSQUEZ, HÉCTOR RESTREPO,  
CARLOS HERNEY CÁCERES-MARTÍNEZ,\* AND JOSEPH MARK SHOSTELL

Laboratorio de Genética de Poblaciones Molecular-Biología Evolutiva, Unidad de Genética, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana, Cra 7A No 43-82, Bogotá D.C. 110231, Colombia (MR-G, JYAV)  
Fundación Wli, Bogotá D.C. 110121, Colombia (HR)

Grupo de Investigación en Ecología y Conservación de Fauna Silvestre, Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín 050034, Colombia (CHC-M)

Math, Science and Technology Department, University of Minnesota Crookston, 2900 University Avenue, Crookston, MN 56716, USA (JMS)

\*Correspondent: [mrulzgar@yahoo.es](mailto:mrulzgar@yahoo.es)

The spectacled bear (Ursidae: *Tremarctos ornatus*) is an emblematic umbrella species and one of the top carnivores in the Andean mountains. It is also listed as vulnerable by IUCN and as endangered by CITES. We analyzed the genetic structure of this species in nine geographical regions representing the three Andean Cordilleras in Colombia. We sequenced six mitochondrial genes in 115 spectacled bears; a subset of these specimens ( $n = 61$ ) were genotyped at seven nuclear microsatellites. We addressed three objectives: 1) determine the genetic diversity and historical demographic changes of the spectacled bear in Colombia; 2) determine phylogeographic patterns of genetic divergence among spectacled bear populations in Colombia; and 3) estimate the levels of gene flow among different regions of Colombia. Our analyses show evidence of high mitochondrial genetic diversity in spectacled bears, both in Colombia as well as in each of the nine regions, most particularly Norte de Santander, Nariño, and Antioquia-Córdoba. In addition, we detected population expansion in Colombia that occurred around 24,000 years ago, followed by a population decrease during the last 7,000 years, and a sudden expansion in the last 300 years. Phylogenetic analyses showed few well-supported clades, with some haplotypes detected in all the departments and Colombian Andean Cordilleras, and other haplotypes restricted to certain geographical areas (Antioquia, Norte de Santander, Cundinamarca, and Nariño). We detected significant genetic heterogeneity among some departments and among the three Colombian Andean Cordilleras for both mitochondrial and nuclear genes. Nevertheless, the moderate levels of gene flow estimated from  $F_{ST}$  statistics suggest that geographical barriers have not been definitive obstacles to the dispersion of the spectacled bear throughout Colombia. Despite these gene flow estimates, significant spatial autocorrelation was detected for spectacled bear in Colombia, where two kinds of spatial patterns were discovered: genetic patches of 144 km of diameter, and isolation by distance among bears separated from 578 to 800 km. The two most northern spectacled bear populations of Colombia (Norte de Santander and Antioquia) also were the two most differentiated. Their distinctiveness may qualify them as distinct Management Units (MUs) in the context of conservation policies for the spectacled bear in Colombia.

**Key words:** Colombian Andean Cordilleras, gene flow, genetic heterogeneity, microsatellites, mitochondrial genes, Pleistocene and Holocene demographic changes, spatial autocorrelation, spectacled bear, *Tremarctos ornatus*

El oso andino (*Tremarctos ornatus*, Ursidae) es una especie paraguas, emblemática, y uno de los carnívoros más importantes en las cordilleras andinas. También está clasificado como vulnerable por la IUCN y como en peligro por CITES. Analizamos la estructura genética de esta especie en nueve regiones geográficas representando las tres cordilleras andinas en Colombia. Secuenciamos seis genes mitocondriales en 115 osos andinos; un

**Anexo 5.** Listado de otras contribuciones realizadas y participación en eventos a partir de los datos utilizados en este trabajo durante la maestría

**Artículos publicados, sometidos y/o en prensa:**

Angarita, C. E., & **Cáceres-Martínez, C. H.** (2020). Reportes de felinos silvestres (Carnivora: Felidae) en el área urbana de Cúcuta, Nororiente de Colombia. *Mammalogy notes*, 5(2):2-5. <https://doi.org/10.47603/manovol5n2.2-5>

**Cáceres-Martínez, C. H.**, Acevedo-Rincón, A., Camargo, P., & González-Maya, J. F. (2018). *Mamíferos del Parque Nacional Natural Tamá: una guía ilustrada de los medianos y grandes mamíferos terrestres del área protegida y la importancia del monitoreo del Oso Andino como especie clave*. Universidad de Pamplona. Pamplona, Colombia.

**Cáceres-Martínez, C. H.**, Montano, L. R. S., Acevedo, A. A., & González-Maya, J. F. (2020). Diet of Andean bears in Tamá National Natural Park, Colombia. *Ursus*, 2020(31e10), 1-11. <https://doi.org/10.2192/URSUS-D-18-00006.1>

**Cáceres-Martínez, C.H.**, Zamora-Abrego, J. G., Arredondo J. C., Arias-Alzate, A. (2020). What a herbivore hides: a worm lizard (Squamata: Amphisbaenidae) predation event by *Dasyprocta punctata* (Rodentia: Dasyproctidae) at the Santuario Guanenta–Alto Río Fonce, Colombia. *Notas sobre mamíferos sudamericanos*. <https://doi.org/10.31687/saremNMS.20.0.36>

**Cáceres-Martínez, C. H.**, Rivera-Torres, C. Y., López-Orjuela, H. A., Zamora-Abrego, J. G., & González-Maya, J. F. Viviendo en los Andes: registros notables de la distribución altitudinal del oso andino *Tremarctos ornatus* (Ursidae) en Boyacá, Colombia. *Miscel·lània Zoològica*, 18, 161-171.

[http://amz.museocienciasjournals.cat/files/AMZ\\_vol\\_18\\_2020\\_pp\\_161-171-Caceres-Martinez-et-al.pdf](http://amz.museocienciasjournals.cat/files/AMZ_vol_18_2020_pp_161-171-Caceres-Martinez-et-al.pdf)

Cruz-Rodríguez, C, A., Reyes-Parra, A., **Cáceres-Martínez, C.**, Rodríguez, D. J., Lizcano, D., Zárrate-Charry, D., Restrepo, H., Olaya-Rodríguez, M. H., Gómez I., Aconcha, I., González-Maya, J., Nova, L., Vela-Vargas, M., Pulido-Santacruz, P., Marquez, S., Noguera-Urbano, E. (2020). El Oso Andino en Colombia. En Moreno, L. A, y G. I. Andrade (Eds.). 2021. Biodiversidad 2020. Estado y tendencias de la biodiversidad continental de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C., Colombia. En prensa.

González-Maya, J. F., **Cáceres-Martínez, C. H.**, Acevedo-Rincón, A. A., & Vela-Vargas, I. Living high and away: Andean bear habitat use and landscape selection in the Tamá Massif, Colombia. *Biotropica*. Sometido.

Pacheco, R., **Cáceres-Martínez, C. H.**, Maya-Gonzalez, J. F., & Acevedo-Rincon, A. A. (2018). Food habits of puma (*Puma concolor*) in the Andean areas and the buffer zone of the Tamá National Natural Park, Colombia. *Therya*, 9(3): 201-208. DOI: 10.12933/therya-18-589 ISSN 2007-3364

Pulido P, **Cáceres-Martínez CH** (2020). Genética de la Conservación del Oso Andino en los Parques Nacionales Naturales (PNN) del Subsistema de Áreas Protegidas Andes Orientales de Colombia. Version 1.2. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15472/ikewik> accessed via GBIF.org on 2021-02-04.

Ruiz-García, M., Arias-Vásquez, J., Restrepo, H., **Cáceres-Martínez, C. H.**, J. Shostell. 2020. The genetic structure of the spectacled bear (*Tremarctos ornatus*; Ursidae, Carnivora) in Colombia by means of mitochondrial and microsatellite markers. *Journal of Mammalogy*, gyaa082, <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyaa082>

### Presentaciones en congresos y simposios

Presentación oral. Conectando el sistema de reservas: Grandes mamíferos como especies clave para priorizar la conservación de áreas y corredores ecológicos funcionales. IV Seminario de Biodiversidad y Especies Amenazadas: Nuestras Raíces. Universidad Industrial de Santander. Bucaramanga, Santander. 19 y 20 de septiembre de 2019. **Reconocimiento como mejor ponencia oral.**

Charla magistral. Conectando el sistema de reservas: Grandes mamíferos como especies clave para priorizar la conservación de áreas y corredores ecológicos funcionales. I Congreso Internacional de Biología en el nororiente colombiano. Universidad de Pamplona. Pamplona, Norte de Santander. 30 de octubre al 1 de noviembre de 2019.

Presentación oral. Conectando el sistema de reservas: grandes mamíferos como especies clave para priorizar la conservación de áreas y corredores ecológicos funcionales. II Simposio de Conectividad Colombiano de Conectividad Ecológica. Como Herramienta para la conservación de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos. 29 de julio al 14 de agosto de 2020. **Reconocimiento como mejor ponencia oral.**

## 4. Bibliografía

- Alonso-F, A. M, Finegan, B., Brenes, C., Günter, S., Palomeque, X. (2017). Evaluation of structural and functional connectivity in the Podocarpus-Yacuambi conservation corridor, Ecuador. *Caldasia*, 39: 140-156. <http://dx.doi.org/10.15446/caldasia.v39n1.64324>
- Angelieri, C. C., Adams-Hosking, C., Ferraz, K. M., de Souza, M, P., McAlpine, C.A. (2016). Using species distribution models to predict potential landscape restoration effects on puma conservation. *PLoS One*, 11(1), e0145232. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0145232>
- Aranda M., F. Botello & L. López-de Buen. (2012). Diversidad y datos reproductivos de mamíferos medianos y grandes en el bosque mesófilo de montaña de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco–Colima, México. *Rev. Mex. Biodiv*, 83, 3.
- Armenteras, D., Gast, F., Villareal, H. (2003). Andean forest fragmentation and the representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia. *Biological conservation*, 113: 245-256. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00359-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00359-2)

- Bagette, M., Blanchet, S., Legrand, D., Stevens, V, M., Turlure, C. (2013). Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biological Review*, 88:310-326. <https://doi.org/10.1111/brv.12000>
- Bani, L., Baietto, M., Bottoni, L., Massa, R. (2002). The use of focal species in designing a habitat network for a lowland area of Lombardy, Italy. *Conservation Biology*, 16:826-831. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.01082.x>
- Barbosa, A. P., Galindo, G., Vergara, L. K., Cabrera, E. (2017). Hoja metodológica del indicador Tasa anual de deforestación, Versión 1,2. Sistema de Indicadores Ambientales de Colombia. Colombia: Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales -IDEAM. 11 p
- Beier, P., Noss, R, F. (1998). Do habitat corridors provide connectivity?. *Conservation biology*, 12:1241-1252. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1998.98036.x>
- Beier, P., Majka, D.R., Spencer, W. D. (2008). Forks in the road: choices in procedures for designing wildland linkages. *Conservation Biology*, 22: 836-851. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00942.x>
- Berger, J. (2017). The science and challenges of conserving large wild mammals in 21st-century American protected áreas. En Beissinger, R., Ackerly, D., Doremus, H., Machlis, G. (ed). *Science, Conservation, and National Parks*. University of Chicago Press, pp 189-211.

- Burkart, R. (2005). Las áreas protegidas de la Argentina. En Brown, A., Ortiz, U., Acerbi, M., Corcuera, J. (ed), *La Situación Ambiental Argentina 2005*. Buenos Aires, Argentina: Fundación Vida Silvestre Argentina, pp 399–404.
- Cáceres-Martínez, C. H., & Acevedo, A. (2014). Primer registro fotográfico de *Tremarctos ornatus* (Carnivora: Ursidae) y de *Puma concolor* (Carnivora: Felidae) en el Parque Nacional Natural Tamá, Norte de Santander, Colombia. *Mammalogy Notes*, 1(3): 5-7. <https://doi.org/10.47603/manovol1n2.5-7>
- Cáceres-Martínez, C.H., Rincón, A.A., González-Maya, J.F. (2016) Terrestrial medium and large-sized mammal's diversity and activity patterns from Tamá National Natural Park and buffer zone, Colombia. *Therya*, (7): 285-298. <https://10.12933/therya-16-397>
- Cáceres-Martínez, C.H., Acevedo, A., Camargo, C., González-Maya, J.F. (2018). *El oso andino y otros mamíferos del PNN Tamá: una guía ilustrada de los medianos y grandes mamíferos terrestres y la importancia del monitoreo del oso andino como especie clave*. Universidad de Pamplona, CORPONOR, Pamplona, Colombia.
- Cáceres-Martínez, C. H., Rincón, A. A., Sánchez, L.R., González-Maya, J. F. (2020). Diet of Andean bears in Tamá National Park, Colombia. *Ursus*, 31e10, 1-11. <https://doi.org/10.2192/URSUS-D-18-00006.1>
- Cáceres-Martínez, C. H., Rivera-Torres, C.Y., López-Orjuela, H. A., Zamora-Abrego, J. G., González-Maya, J. F. (2020b). Viviendo en los Andes: registros

- notables de la distribución altitudinal del oso andino *Tremarctos ornatus* (Ursidae) en Boyacá, Colombia. *Miscel·lània Zoològica*, 18: 161-171.  
<https://doi.org/10.32800/amz.2020.18.0161>
- Castilho, C.S., Hackbart, V.C., Pivello, V.R., dos Santos, R. F. (2015). Evaluating landscape connectivity for *Puma concolor* and *Panthera onca* among Atlantic forest protected areas. *Environmental management*, 55: 1377-1389.  
<https://doi.org/10.1007/s00267-015-0463-7>
- Castillo, L. S., Correa-Ayram, C. A., Matallana, C. L., Corzo, G., Areiza, A., González-M., R., Serrano, F., Chalán-Briceño, L., Sánchez-Puertas, F., More, A., Franco, O., Bloomfield, H., Aguilera, V., Rivadeneira, C., Morón-Zambrano, V., Yerena, E., Papadakis, J., Cárdenas, J., Golden, K., & Godínez-Gómez, O. (2020). Connectivity of Protected Areas: Effect of Human Pressure and Subal Contributions in the Ecoregions of Tropical Andean Countries. *Land*, 9: 239. <https://doi.org/10.3390/land9080239>
- Castillo, D.C., Arbeláez, P.P., Arias-Monsalve, H.F., Ramírez-Chaves, E. (2020). Food habits of the Cougar *Puma concolor* (Carnivora: Felidae) in the Central Andes of the Colombian Coffee Region. *Papéis Avulsos De Zoologia*, 60: e20206023-e20206023. <https://doi.org/10.11606/1807-0205/2020.60.23>
- Cayuela, H., Rougemont, Q., Prunier, J.G., Moore, J.S., Clobert, J., Besnard, A., Bernatchez, L. (2018). Demographic and genetic approaches to study



- dispersal in wild animal populations: A methodological review. *Molecular Ecology*, 27: 3976-4010. <https://doi.org/10.1111/mec.14848>
- Boron, V., Deere, N.J., Xofis, P., Link, A., Quiñones-Guerrero, A., Payan, E., Tzanopoulos, J. (2019). Richness, diversity, and factors influencing occupancy of mammal communities across human-modified landscapes in Colombia. *Biological Conservation*, 232:108-116. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.030>
- Chape, S., Harrison, J., Spalding, M., Lysenko, I. (2005). Measuring the extent and effectiveness of protected areas as an indicator for meeting global biodiversity targets. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 360: 443–455. <https://doi.org/10.1098/rstb.2004.1592>
- Crespo-Gascón, S., Guerrero-Casado, J. (2019). The role of the spectacled bear (*Tremarctos ornatus*) as an umbrella species for Andean ecoregions. *Wildlife Research*, 46: 176-183. <https://doi.org/10.1071/WR18056>
- Cristescu, B., Domokos, C., Teichman, K. J., Nielsen, S. E. (2019). Large carnivore habitat suitability modelling for Romania and associated predictions for protected areas. *PeerJ*, 7: e6549. <https://doi.org/10.7717/peerj.6549>
- de la Torre J, A., Torres-Knoop, L. (2014). Distribución potencial del puma (*Puma concolor*) en el estado de Aguascalientes, México. *Revista Mexicana de Mastozoología (Nueva Época)*, 4: 45-56. <http://dx.doi.org/10.22201/ie.20074484e.2014.4.2.196>

- Correa H. D., Ruiz, S. L., & Arévalo, L. M. (eds). (2006). Plan de acción en biodiversidad de la cuenca del Orinoco, Colombia 2005-2015. Propuesta técnica. Corporinoquia, Cormacarena, IAvH, Unitrópico, Fundación Omacha, Fundación Horizonte Verde, Universidad Javeriana, Unillanos, WWF-Colombia y GTZ, Bogotá, D. C., Colombia.
- Correa-Ayram, C.A., Mendoza, M.E., Etter, A., Salicrup, D.R. (2016). Habitat connectivity in biodiversity conservation: a review of recent studies and applications. *Progress in Physical Geography*, 40:7-37. <https://doi.org/10.1177/0309133315598713>
- Correa-Ayram, C. A., Mendoza, M. E., Etter, A., Salicrup, D. R. (2017). Anthropogenic impact on habitat connectivity: A multidimensional human footprint index evaluated in a highly biodiverse landscape of Mexico. *Ecological Indicators*, 72: 895-909. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.09.007>
- Correa-Ayram, C. A, Etter, A., Díaz-Timoté, J., Buriticá, S. R., Ramírez, W., & Corzo, G. (2020). Spatiotemporal evaluation of the human footprint in Colombia: Four decades of anthropic impact in highly biodiverse ecosystems. *Ecological Indicators*, 117, 106630.
- Díaz-Cano, M. (2008). Occupation conflict in protected areas: Conservation vs Community rights. *Revista Opinión Jurídica*, 7: 53–69.

- Dillon, A. & M. J. Kelly. (2007). Ocelot *Leopardus pardalis* in Belize: the impact of trap spacing and distance moved on density estimates. *Oryx*, 41, 469-477.
- Dorji, S., Rajaratnam, R., Vernes, K. (2019). Mammal richness and diversity in a Himalayan hotspot: the role of protected areas in conserving Bhutan's mammals. *Biodiversity and Conservation*, 28: 3277-3297. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01821-9>
- Ducci, L., Roscioni, F., Carranza, M.L., Agnelli, P., Russo, D., Frate, L., Loy, A., Santini, G., Di Febbraro, M. (2019). The role of protected areas in preserving habitat and functional connectivity for mobile flying vertebrates: the common noctule bat (*Nyctalus noctula*) in Tuscany (Italy) as a case study. *Biodiversity and Conservation*, 28:1569-1592. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01744-5>
- Dudley, N. (ed). (2008). *Guidelines for Applying Protected Area Management Categories*. Gland, Switzerland: IUCN.
- Fagan, W.F., Holmes, E.E. (2006). Quantifying the extinction vortex. *Ecology letters*, 9: 51-60. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00845.x>
- Figuroa, J., Stucchi, M., Rojas-Vera, P. (2016). Modelación de la distribución del oso andino *Tremarctos ornatus* en el bosque seco del Marañón (Perú). *Revista mexicana de biodiversidad*, 87: 230-238. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.01.008>

- García-Rangel, S. (2012). Andean bear *Tremarctos ornatus* natural history and conservation. *Mammal Review*, 42: 85-119. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2011.00207.x>
- García-Frapolli, E., Toledo, V. M. (2008). Evaluación de sistemas socioecológicos en áreas protegidas: un instrumento desde la economía ecológica. *Argumentos*, 21:103-116.
- Guerisoli, M. M., Caruso, N., Luengos, E. M., Lucherini, M. (2019). Habitat use and activity patterns of *Puma concolor* in a human-dominated landscape of central Argentina. *Journal of Mammalogy*, 100: 202-211. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyz005>
- Hadjikyriakou, T. G., Nwankwo, E.C., Virani, M.Z., Kirschel, A.N. (2020). La disponibilidad de hábitat influye en la velocidad de la migración, los patrones de reabastecimiento de combustible y las rutas migratorias estacionales de un migrante con mosca y forraje. *Ecología del movimiento*, 8: 10. <https://doi.org/10.1186/s40462-020-0190-4>
- Hilty, J., Merenlender, A.M. (2000). 'Faunal indicator taxa selection for monitoring ecosystem health'. *Biological Conservation*, 92:185–197. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00052-X](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00052-X).
- Hurtado-Guerra, A., Santamaría-Gómez, M., Matallana-Tobón, C. L. (2013). *Plan de investigación y monitoreo del Sistema Nacional de Áreas Protegidas*

(SINAP). Bogotá, Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

IDEAM, IGAC, IAvH, Invemar, Sinchi, IIAP. (2007). *Ecosistemas continentales, costeros y marinos de Colombia*. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales, Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Instituto de Investigaciones Ambientales del Pacífico Jhon von Neumann, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras José Benito Vives De Andrés e Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi. Bogotá, Colombia. 276 p. + 37 hojas cartográficas.

Jackson, N. D., Fahrig, L. (2016). Habitat amount, not habitat configuration, best predicts population genetic structure in fragmented landscapes. *Landscape Ecology*, 31: 951-968.

Jones, K.R., Venter, O., Fuller, R.A., Allan, J.R., Maxwell, S.L., Negret, P.J., Watson, J.M. (2018). One-third of global protected land is under intense human pressure. *Science*, 360:788-791. <https://10.1007/s10980-015-0313-2>

IDEAM. (2020). Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia. Sistema de monitoreo de bosques y carbono. Bogotá, D. C.: Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales – IDEAM. <http://smbyc.ideam.gov.co/MonitoreoBC-WEB/reg/indexLogOn.jsp>. Accessed

- INVIAS (2020). Instituto Nacional de Vías de Colombia. Estado de la red vial. <https://www.invias.gov.co/index.php/component/content/article/2-uncategorised/57-estado-de-la-red-vial>. Accessed
- Keeley, A. T., Beier, P., & Gagnon, J. W. (2016). Estimating landscape resistance from habitat suitability: effects of data source and nonlinearities. *Landscape Ecology*, 31(9), 2151-2162.
- Koen, E. L., Bowman, J., Sadowski, C., & Walpole, A. A. (2014). Landscape connectivity for wildlife: development and validation of multispecies linkage maps. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(7), 626-633.
- Lambeck, R.J. (1997) Focal species: A multispecies umbrella for nature conservation. *Conservation Biology*, 11: 849-856. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.96319.x>
- Landholm, D.M., Pradhan, P., Kropp, J.P. (2019). Diverging forest land use dynamics induced by armed conflict across the tropics. *Global Environmental Change*, 56: 86-94. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2019.03.006>
- Lee, W.H., Abdullah, S.A. (2019). Framework to develop a consolidated index model to evaluate the conservation effectiveness of protected areas. *Ecological Indicators*, 102: 131-144. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.02.034>

- Lechner, A.M., Sprod, D., Carter, O., Lefroy, E.C. (2017). Characterising landscape connectivity for conservation planning using a dispersal guild approach. *Landscape Ecology*, 32:99-113. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0431-5>
- Ledig, F.T., Rehfeldt, G.E., Sáenz-Romero, C., & Flores-López, C. (2010). Projections of suitable habitat for rare species under global warming scenarios. *American journal of botany*, 97: 970-987. <https://doi.org/10.3732/ajb.0900329>
- Leonard, P. B., Sutherland, R. W., Baldwin, R. F., Fedak, D. A., Carnes, R. G., & Montgomery, A. P. (2017). Landscape connectivity losses due to sea level rise and land use change. *Animal Conservation*, 20(1), 80-90. <https://doi.org/10.1111/acv.12289>
- Leung, Y.F., Spenceley, A., Hvenegaard, G., Buckley, R., Groves, C. (ed). (2018). *Tourism and visitor management in protected areas: Guidelines for sustainability*. Gland, Switzerland: IUCN.
- Martínez-Martí, J.L. & Sainz-Martínez, J. (2016). Evaluación de la conectividad ecológica en el área metropolitana de la bahía de Santander. Informe final elaborado para la Fundación Naturaleza y Hombre en el marco del proyecto LIFE14 NAT/ES/000699 Anillo Verde de la Bahía de Santander: conectando la naturaleza y la ciudad.

- Medellín, R.A. (1994). Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, México. *Conservation Biology*, 8:780-799. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1994.08030780.x>
- Merow, C., Smith, M.J., Silander Jr., J.A. (2013). A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter. *Ecography*, 36: 1058-1069. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07872.x>
- Minambiente. (2017). Ministerio de Medio Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales. Dirección Territorial Norandina. Plan De Manejo Parque Nacional Natural Tamá 2017-2022. <https://storage.googleapis.com/pnn-web/uploads/2018/06/PM-PNN-Tama%CC%81-Adoptado-Marzo-23-de-2018.pdf>. Accessed
- Minambiente. (2005). Ministerio de Medio Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales. Dirección Territorial Norandina. Plan De Manejo Parque Nacional Natural El Cocuy 2005-2009. <https://storage.googleapis.com/pnn-web/uploads/2013/12/PlandeManejoPNNEICocuy.pdf>. Accessed
- Minambiente. (2005b). Ministerio de Medio Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales. Dirección Territorial Norandina. Plan De Manejo Parque Nacional



- Natural Santuario de Fauna y Flora Guanenta Alto Río Fonce 2005-2009. [http://190.109.167.188:83/imagenes/SIAD/EC\\_APROT\\_DOC\\_PM\\_SFF\\_PARRUEGUANENTA.PDF](http://190.109.167.188:83/imagenes/SIAD/EC_APROT_DOC_PM_SFF_PARRUEGUANENTA.PDF). Accessed
- Minambiente. (2006). Ministerio de Medio Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales. Dirección Territorial Norandina. Plan De Manejo Parque Nacional Natural Pisba. 2005-2009. <http://www.parquesnacionales.gov.co/portal/wp-content/uploads/2013/12/pnnPISBA.pdf>. Accessed
- Minambiente. (2008). Ministerio de Medio Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. Unidad Administrativa Especial del Sistema de Parques Nacionales Naturales. Dirección Territorial Norandina. Plan De Manejo Parque Nacional Natural Tamá 2005-2009. <http://docplayer.es/62711345-Plan-de-manejo-parque-nacional-natural-tama.html>. Accessed
- Miotto, R.A., Rodrigues, F.P., Ciocheti, G., Galetti Jr., P.M. (2007). Determination of the minimum population size of pumas (*Puma concolor*) through fecal DNA analysis in two protected Cerrado areas in the Brazilian southeast. *Biotropica*, 39: 647-654. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00315.x>
- Negret, P.J., Sonter, L., Watson, J.E., Possingham, H., Kendall R., Suarez, C., Ochoa-Quintero, J. M., & Maron, M. (2019). Emerging evidence that armed conflict and coca cultivation influence deforestation patterns. *Biological Conservation*, 239: 108176. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.07.021>

- Negret, P. J., Marco, M. D., Sonter, L. J., Rhodes, J., Possingham, H. P., & Maron, M. (2020). Effects of spatial autocorrelation and sampling design on estimates of protected area effectiveness. *Conservation Biology*, 34(6), 1452-1462. *Conservation Biology*, 34: 1452-1462. <https://doi.org/10.1111/cobi.13522>
- Nielsen, C., Thompson, D., Kelly, M., & Lopez-Gonzalez, C. A. (2015). *Puma concolor* (errata version published in 2016). The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T18868A97216466. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T18868A50663436.en>
- Nuñez-Perez, R., & Miller, B. (2019). Movements and Home Range of Jaguars (*Panthera onca*) and Mountain Lions (*Puma concolor*) in a Tropical Dry Forest of Western México. En Reyna-Hurtado, R., Chapman, C. (eds). *Movement Ecology of Neotropical Forest Mammals*. Springer, Cham, pp. 243-262. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-03463-4\\_14](https://doi.org/10.1007/978-3-030-03463-4_14).
- Ordóñez-Blanco, J.C., & Parrado-Rosselli, Á. (2017). Relación fenología-clima de cuatro especies de orquídeas en un bosque altoandino de Colombia. *Lankesteriana*, 17: 1-15. <http://dx.doi.org/10.15517/lank.v17i1.27897>
- Osorio-Olvera, L.A., Falconi, M., & Soberón, J. (2016). Sobre la relación entre idoneidad del hábitat y la abundancia poblacional bajo diferentes escenarios de dispersión. *Revista mexicana de biodiversidad*, 87: 1080-1088. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.07.001>

- Pacheco-Jaimes, R., Cáceres-Martínez, C.H., Acevedo, A.A., Arias-Alzate, A., & González-Maya, J.F. (2018). Food habits of puma (*Puma concolor*) in the Andean areas and the buffer zone of the Tamá National Natural Park, Colombia. *Therya*, 9: 201-208. <https://doi.org/10.12933/therya-18-589>
- Pardo, L.E., de Oliveira-Roque, F., Campbell, M.J., Younes, N., Edwards, W., & Laurance, W.F. (2018). Identifying critical limits in oil palm cover for the conservation of terrestrial mammals in Colombia. *Biological Conservation* 227: 65-73. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.08.026>
- Pliscoff, P., & Fuentes-Castillo, T. (2011). Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande*, 48: 61-79. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-34022011000100005>
- PNN, & WCS. (2018). Parques Nacionales Naturales de Colombia & Wildlife Conservation Society. *Estrategia para la Conservación del Oso Andino en los Parques Nacionales Naturales de Colombia (2016-2031)*. Bogotá, D.C.
- PNN. (2020). Parques Nacionales Naturales de Colombia. Registro Único Nacional de Áreas Protegidas de Colombia. <https://runap.parquesnacionales.gov.co/>. Accessed
- Powney, G.D., & Isaac, N.J. (2015). Beyond maps: a review of the applications of biological records. *Biological Journal of the Linnean Society*, 115: 532-542. <https://doi.org/10.1111/bij.12517>

- Primack, R., Rozzi, R., & Feinsinger, P. (2001). XV. Establecimiento de áreas protegidas. In Primack R, Rozzi R, Fainsinger P, Dirzo D, Massardo F (eds.). *Fundamentos de Conservación Biológica: Perspectivas Latinoamericanas*. México DF, Fondo de Cultura Económica, pp 449–476.
- Pringle, R. M. (2017). Upgrading protected areas to conserve wild biodiversity. *Nature*, 546: 91-99. <https://doi.org/10.1038/nature22902>
- Ramírez-Magil, G., Botello, F., & Navarro-Martínez, M.A. (2020). Idoneidad de hábitat para *Swietenia macrophylla* en escenarios de cambio climático en México. *Madera y bosques* 26: e2631954-e2631954. <https://doi.org/10.21829/myb.2020.2631954>
- R Core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Restrepo-Chica, M., & Bonilla-Gómez, M.A. (2017). Dinámica de la fenología y visitantes florales de dos bromelias terrestres de un páramo de Colombia. *Revista mexicana de biodiversidad*, 88: 636-645. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.07.008>
- Rodríguez-Rodríguez, D., & Martínez-Vega, J. (2019). Analysing subtle threats to conservation: A nineteen year assessment of fragmentation and isolation of Spanish protected areas. *Landscape and Urban Planning* 185:107-116. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2019.01.012>

- Roncancio-Duque, N.J., & Vanegas, L.V. (2019). Valores objeto de conservación del subsistema de áreas protegidas de los Andes occidentales, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 43:52-64. <https://doi.org/10.18257/raccefyn.719>
- Roscioni, F., Rebelo, H., Russo, D., Carranza, M. L., Di Febbraro, M., & Loy, A. (2014). A modelling approach to infer the effects of wind farms on landscape connectivity for bats. *Landscape ecology*, 29(5), 891-903. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-0030-2>
- Ruiz-García, M., Arias-Vásquez, J.Y., Restrepo, H., Cáceres-Martínez, C.H., & Shostell, J.M. (2020). The genetic structure of the spectacled bear (*Tremarctos ornatus*; Ursidae, Carnivora) in Colombia by means of mitochondrial and microsatellite markers. *Journal of Mammalogy*, 101: 1072-1090. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyaa082>
- Salazar, E., Mendoza, J., Ochoa-Gaona, S., Ku-Quej, V., & Hidalgo-Mihart, M. (2017). Evaluación de la conectividad del paisaje en la región Puuc-Chenes, México, con base en los requerimientos de hábitat del jaguar (*Panthera onca*). *Investigaciones Geográficas*, 2017: 101-115. <https://doi.org/10.14350/rig.52210>
- Sahraoui, Y., Foltête, J.C., & Clauzel, C. (2017). A multi-species approach for assessing the impact of land-cover changes on landscape connectivity.

*Landscape Ecology*, 32: 1819-1835. <https://doi.org/10.1007/s10980-017-0551-6>

Sánchez-Cuervo, A.M., & Aide, T.M. (2013). Consequences of the armed conflict, forced human displacement, and land abandonment on forest cover change in Colombia: a multi-scaled analysis. *Ecosystems*, 16: 1052-1070. <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9667-y>

Convenio sobre la Diversidad Biológica (2014), Perspectiva Mundial sobre la Diversidad Biológica 4. Montreal, 155 páginas.

Sony, R.K., Sen, S., Kumar, S., Sen, M., & Jayahari, K.M. (2018). Niche models inform the effects of climate change on the endangered Nilgiri Tahr (*Nilgiritragus hylocrius*) populations in the southern Western Ghats, India. *Ecological Engineering*, 120:355-363. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.06.017>

Spear, S. F., Balkenhol, N., Fortin, M., McRae, B. H., & Scribner, K. I. M. (2010). Use of resistance surfaces for landscape genetic studies: considerations for parameterization and analysis. *Molecular Ecology*, 19(17), 3576–3591. doi: 10.1111/j.1365-294X.2010.04657.x.

Pertierra, L.R., Aragón, P., Shaw, J.D., Bergstrom, D.M., Terauds, A., Olalla-Tárraga, M.Á. (2017). Global thermal niche models of two European grasses show high invasion risks in Antarctica. *Global Change Biology*, 23: 2863-2873. <https://doi.org/10.1111/gcb.13596>

- Taylor, P.D., Fahrig, L., Henein, K., & Merriam, G. (1993). Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 68: 571-573.  
<https://doi.org/10.2307/3544927>
- Thompson, P.L., Rayfield, B., Gonzalez, A. (2017). Loss of habitat and connectivity erodes species diversity, ecosystem functioning, and stability in metacommunity networks. *Ecography*, 40: 98-108.  
<https://doi.org/10.1111/ecoq.02558>
- Thorne, J. H., Cameron, D., & Quinn, J. F. (2006). A conservation design for the central coast of California and the evaluation of mountain lion as an umbrella species. *Natural Areas Journal*, 26(2), 137-148.
- Thornton, D., Zeller, K., Rondinini, C., Boitani, L., Crooks, K., Burdett, C., Rabinowitz, A., & Quigley, H. (2016). Assessing the umbrella value of a range-wide conservation network for jaguars (*Panthera onca*). *Ecological Applications*, 26: 1112-1124. <https://doi.org/10.1890/15-0602>
- Trainor, A.M., Walters, J.R., Morris, W.F., Sexton, J., Moody, A. (2013). Empirical estimation of dispersal resistance surfaces: a case study with red-cockaded woodpeckers. *Landscape ecology*, 28: 755-767.  
<https://doi.org/10.1007/s10980-013-9861-5>
- Turner, M.G. (2005). Landscape ecology: what is the state of the science? *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36: 319-344.

- UNEP-WCMC, & IUCN. (2016). Protected Planet Report 2016. UNEP-WCMC and IUCN: Cambridge UK and Gland, Switzerland
- USGS. (2020). United States Geological Survey. Global 30 Arc-Second Elevation (GTOPO30). [https:// doi: /10.5066/F7DF6PQS](https://doi.org/10.5066/F7DF6PQS)
- Valencia, A.M., Restrepo, J.T., Soto, S.U. (2008). Conectividad estructural del paisaje cafetero en la cuenca alta del rio San Juan, suroeste antioqueño, Colombia. *Boletín de Ciencias de la Tierra*, 23: 43-54.
- Velez-Liendo, X., García-Rangel, S. (2017). *Tremarctos ornatus* (errata version published in 2018). The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T22066A123792952. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3.RLTS.T22066A45034047.en>.
- Weeks, R. (2017). Incorporating seascape connectivity into conservation prioritisation. *PloS One*, 12:1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182396>.
- Wood, R., & Handley, J. (2001). Landscape dynamics and the management of change. *Landscape research*, 26: 45-54. <https://doi.org/10.1080/01426390120024475>
- Yerena, E. (1998). Protected areas for the Andean bear in South America. *Ursus*, 10: 101-106. <https://www.jstor.org/stable/3873116>



- Zapata-Rios, G., & Branch, L.C. (2018). Mammalian carnivore occupancy is inversely related to presence of domestic dogs in the high Andes of Ecuador. *PloS one*, 13(2): e0192346. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192346>
- Zimbres, B., Peres, C. A., & Machado, R. B. (2017). Terrestrial mammal responses to habitat structure and quality of remnant riparian forests in an Amazonian cattle-ranching landscape. *Biological conservation*, 206, 283-292. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.11.033>
- Zuluaga, J.C., Muñoz, L.V., Zuluaga, N.M. (2017). Modelo de conectividad ecológica de fragmentos de bosque andino en Santa Elena (Medellín, Colombia). *Acta biológica colombiana*, 22: 379-393. <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v22n3.63013>