

**CONVENIO INTERADMINISTRATIVO No 751 DE 2021
SUSCRITO ENTRE EL MINISTERIO DE AMBIENTE Y
DESARROLLO SOSTENIBLE, EL INSTITUTO DE
INVESTIGACIÓN DE RECURSOS BIOLÓGICOS
“ALEXANDER VON HUMBOLDT” - IAVH Y LA
UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA FACULTAD DE
CIENCIAS – INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES – ICN.**

**“Aunar esfuerzos técnicos administrativos y financieros
para la obtención de información demográfica y ecológica
de *Hippopotamus amphibius* como insumos para el manejo
de la especie en el país”**

INFORME FINAL



**Diciembre 30 de 2021
Bogotá D.C.**



CONVENIO INTERADMINISTRATIVO No 751 DE 2021 SUSCRITO ENTRE EL MINISTERIO DE AMBIENTE Y DESARROLLO SOSTENIBLE, EL INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN DE RECURSOS BIOLÓGICOS “ALEXANDER VON HUMBOLDT” Y LA UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA FACULTAD DE CIENCIAS – INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES – ICN.

“Aunar esfuerzos técnicos administrativos y financieros para la obtención de información demográfica y ecológica de *Hippopotamus amphibius* como insumos para el manejo de la especie en el país”

Elaborado por:

Rafael Ángel Moreno Arias
María Piedad Baptiste Espinosa
Laura Johanna Nova León
Lina Marcela García Loaiza
Programa de Ciencias Básicas, Línea de Especies de Interés
Instituto Humboldt

Elkin A. Noguera Urbano
Programa de Evaluación y Monitoreo, Línea de Análisis y Modelamiento de la Biodiversidad
Instituto Humboldt

Camilo Loaiza Gómez
David Santamaría Castiblanco
Ana Cristina Fernández
Contratistas
Instituto Humboldt

Olga Lucía Montenegro Díaz
Hugo Fernando López Arévalo
Gonzalo Andrade Correa
Instituto de Ciencias Naturales
Pedro Sánchez Palomino
Departamento de Biología
Universidad Nacional de Colombia

Contenido

Capítulo 1. Área de estudio y diseño metodológico general	4
1.1 . Área de estudio	4
Área de estudio - Escala regional	5
Área de estudio - Escala local	7
1.2. Diseño metodológico general	8
Componente 1 – Demografía, distribución y hábitat de <i>Hippopotamus amphibius</i>	8
Demografía	8
Distribución	8
Paisaje	8
Hábitat	9
Componente 2 – Vulnerabilidad ambiental	11
Mapa de vulnerabilidad ambiental	11
1.3. Obtención de la información	11
Componente 1 – Demografía, distribución y hábitat de <i>Hippopotamus amphibius</i>	11
Demografía	11
Distribución	12
Paisaje	12
Hábitat	12
Componente 2 – Vulnerabilidad ambiental	12
Mapa de vulnerabilidad ambiental	13
1.4. Análisis de la información	13
Componente 1 – Demografía, distribución y hábitat de <i>Hippopotamus amphibius</i>	13
Demografía	13
Distribución	13
Paisaje	13
Hábitat	14
Componente 2 – Vulnerabilidad ambiental	14
Mapa de vulnerabilidad ambiental	14
Capítulo 2. Mapa de distribución potencial del hipopótamo	16
2.1. Acrónimos	16
2.2. Introducción	16
2.3. Métodos	16
Obtención y manejo de datos biológicos	17
Modelamiento de distribución de especies	17

2.4. Resultados	19
Conjunto de datos biológicos	19
Modelos de distribución de especies	19
Capítulo 3. Caracterización demográfica y mapa de los grupos de hipopótamos detectados en el trabajo de campo	24
3.1. Métodos	24
3.2. Resultados	29
Tamaño de la población.	29
Estructura de la población	30
3.3. Discusión	34
Capítulo 4. Análisis de hábitat y modelo de idoneidad de hábitat del hipopótamo en Colombia	37
4.1. Métodos	37
4.2. Resultados	44
4.3. Discusión	49
Capítulo 5. Análisis de paisaje y mapas de las rutas potenciales de dispersión del hipopótamo en Colombia	51
5.1.	51
5.2. Resultados	55
5.3.	70
Capítulo 6. Mapa de vulnerabilidad ambiental debido a la presencia de <i>Hippopotamus amphibius</i>	73
6.1. Métodos	73
6.2. Resultados y discusión	74
Capítulo 7. Conclusiones	76
Capítulo 8. Recomendaciones de acciones de investigación futuras para la consolidación de un plan de manejo, control y erradicación de la especie <i>H. amphibius</i> en el territorio nacional	77
Literatura Citada	79

2. Capítulo 1. Área de estudio y diseño metodológico general

1.1. Área de estudio

El área de estudio para el desarrollo de los análisis de paisaje (rutas de dispersión) y vulnerabilidad ambiental se definió un área regional delimitada por la intersección de la siguiente información: 1) capa de los registros históricos de los hipopótamos en Colombia hasta octubre de 2021 agrupados en una envolvente mínima convexa (Anexo 1, para los detalles de la obtención de la información ver la sección 1.3), 2) una capa de elevación del territorio colombiano por debajo de 400 m que corresponde a la elevación máxima en la cual se ha registrado el hipopótamo en el país recortada a partir de un modelo digital de elevación (http://gisweb.ciat.cgiar.org/TRMM/SRTM_Resampled_250m/), y 3) la capa de municipios de Colombia (<https://geoportal.igac.gov.co/contenido/datos-abiertos-cartografia-y-geografia>) (Figuras 1.1 y 1.2). Para los análisis de demografía y hábitat se definieron dos áreas locales (Figura 1.3) basadas en los municipios ubicados en los extremos sur y norte de la envolvente de los registros que contabilizaron más del 80 % acumulado de los de los registros históricos (Anexo 1, Tabla 1.1). Debido que algunos registros ocurrieron en zonas limítrofes a otros municipios estos municipios también fueron incluidos.

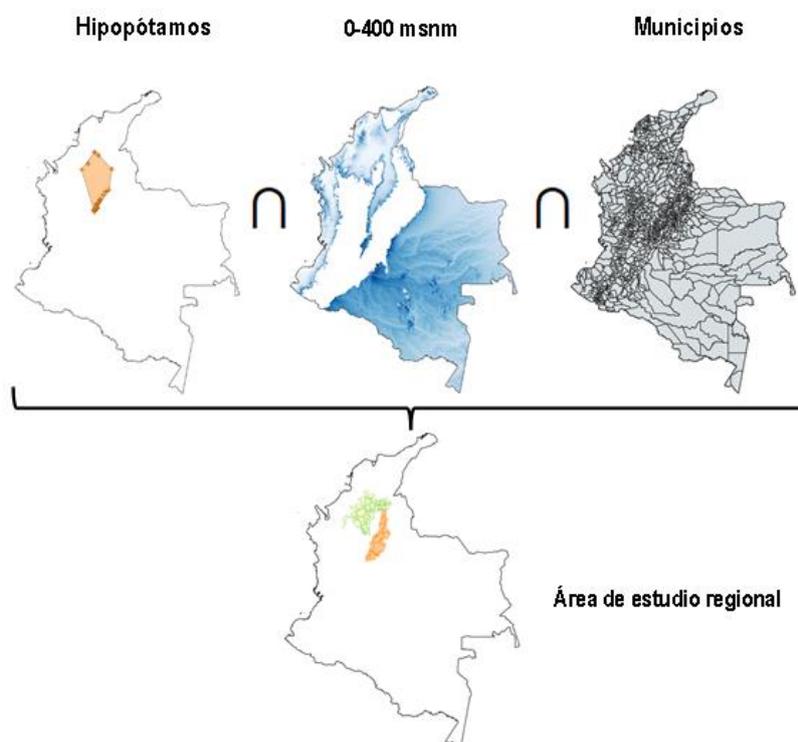


Figura 1.1. Procedimiento para la definición del área de estudio regional como producto de la intersección de la envolvente convexa de los registros históricos de la especie, áreas por debajo de 400 msnm y la división político-administrativa a nivel municipal.

El área de estudio, a escala regional y local, se caracterizó en términos de su extensión total y la extensión de los ecosistemas acuáticos como hábitats potenciales de *Hippopotamus amphibius*. Para ello se utilizaron los recursos abiertos de cartografía básica del IGAC (<https://geoportal.igac.gov.co/contenido/datos-abiertos-cartografia-y-geografia>).

Particularmente se utilizaron las siguientes capas de información espacial: **Superficies de Agua** a escala 1:25.000 (excluyendo los objetos como morichales, manglares, cascadas, bancos de arena, islas y drenajes sencillos – este último objeto no se tuvo en cuenta porque no se encontraba disponible a esa escala), **Cuerpos de agua** (representando solamente cuerpos de agua permanentes) del mapa de humedales de Colombia a escala 1:100,000, y **Drenajes sencillos** de la cartografía básica a escala 1:100.000. Todas las capas fueron recortadas a las áreas de estudio definidas, las capas de **Superficies de Agua** y **Cuerpos de Agua** se disolvieron y la diferencia entre la capa de **Drenajes sencillos** y la capa disuelta correspondió a los drenajes sencillos. Por último, la unión de esas dos capas, disuelta y drenajes sencillos, correspondió a los ecosistemas acuáticos que son el hábitat potencial para los hipopótamos.

Tabla 1.1. Registros y número de individuos* por departamento y municipio de la especie *H. amphibius* reportados en Colombia hasta 2021. En negrita los municipios pertenecientes al área de estudio a escala local. En paréntesis el porcentaje acumulado.

Departamento	Municipio	Registros	Individuos
Antioquia	Puerto Triunfo	27 (52.9)	33 (45.2)
Antioquia	Puerto Nare	5 (62.7)	10 (58.9)
Bolívar	Magangué	4 (70.6)	6 (67.1)
Boyacá	Puerto Boyacá	3 (76.5)	7 (76.7)
Antioquia	Puerto Berrío	3 (82.4)	3 (80.8)
Antioquia	Yondó	2 (86.3)	2 (83.6)
Córdoba	Buenavista	1 (88.2)	3 (87.7)
Santander	Bolívar	1 (90.2)	2 (90.4)
Santander	Cimitarra	1 (92.2)	2 (93.2)
Cesar	Tamalameque	1 (94.1)	2 (95.9)
Antioquia	Sonsón	1 (96.1)	1 (97.3)
Cesar	Aguachica	1 (98)	1 (98.6)
Córdoba	Ayapel	1 (100)	1 (100)

*Esta información provino de los registros recopilados para el desarrollo del modelo de distribución del hipopótamo en Colombia, para la información específica de cada registro revisar el Anexo 1

Área de estudio - Escala regional

Esta área hizo parte de la ecorregión de los bosques húmedos del Urabá y Magdalena (Dinerstein *et al.* 2017) y cubrió una superficie de 4.362.510 ha, distribuida en dos grandes regiones fisiográficas, el valle medio del río Magdalena al sur y la Depresión Momposina al norte (Figura 1.2). Aproximadamente el 10 % (451.627 ha) de su superficie correspondió a ecosistemas acuáticos permanentes (Figura 1.2) que son el

hábitat potencial para la especie *H. amphibius*. Administrativamente el área de estudio regional comprende 56 municipios de los departamentos de Antioquia (17 municipios), Bolívar (20), Boyacá (1), Cesar (3), Córdoba (5), Santander (5) y Sucre (5).

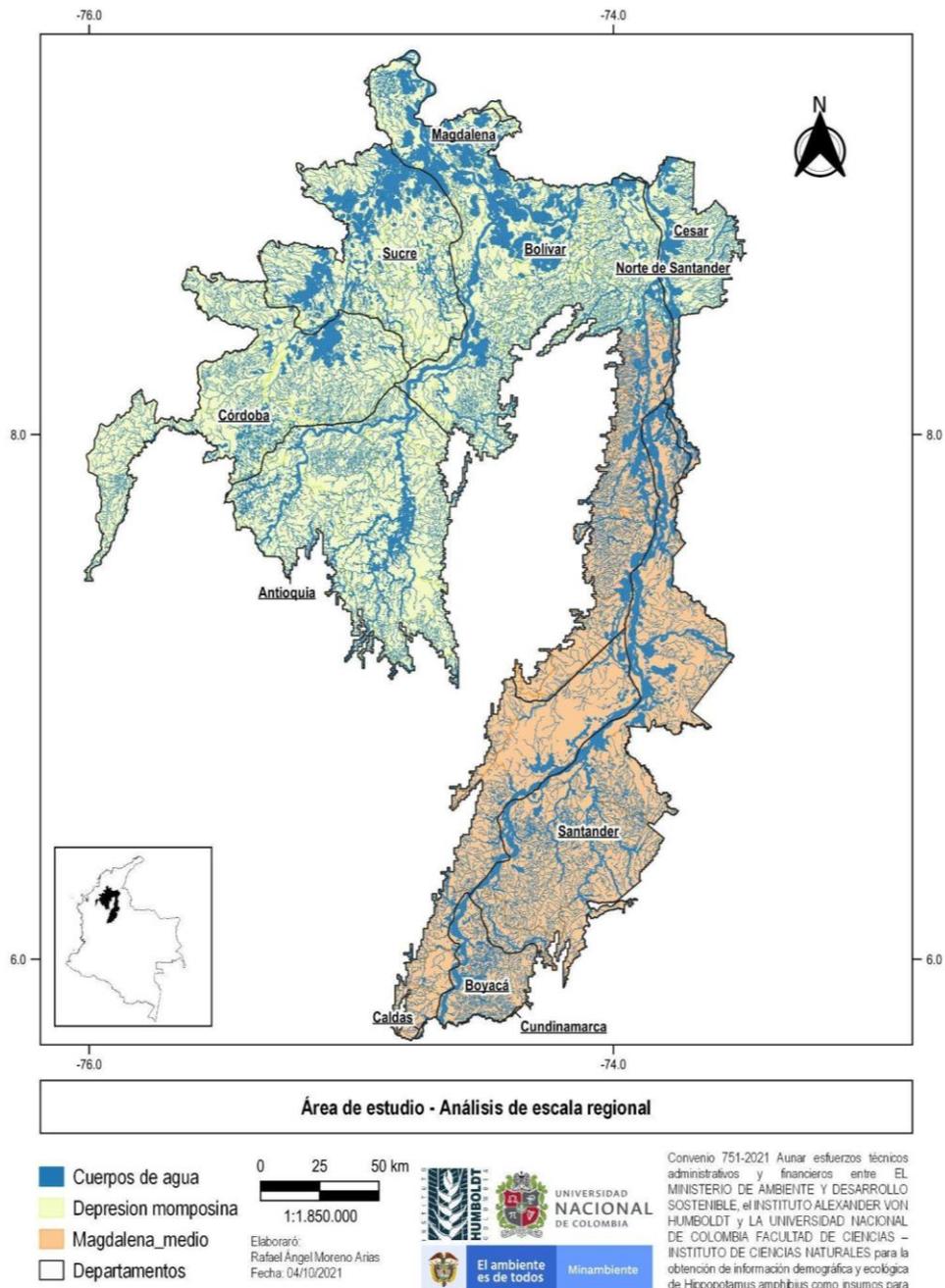


Figura 1.2. Área de estudio a escala regional para la obtención de información demográfica y ecológica de *Hippopotamus amphibius*.

Área de estudio - Escala local

Las áreas locales correspondieron a dos ventanas que representaron, respectivamente, las dos regiones fisiográficas del área regional (Figuras 1.3). La primera área local cubrió una superficie de 255.745 ha y se ubicó al noroeste del área regional en la región de la Depresión Momposina (Figura 1.2). Aproximadamente el 28 % (71.425 ha) de su superficie correspondió a ecosistemas acuáticos permanentes (Figura 1.3) que representaron el hábitat potencial del hipopótamo, y administrativamente comprendió los municipios de Magangué, Mompós y Pinillos en el departamento de Bolívar. El municipio de Magangué es el lugar de la región de la Depresión Momposina en donde se han registrado más hipopótamos y son los registros más lejanos del origen de la invasión (Figura 1.3, Tabla 1.1).

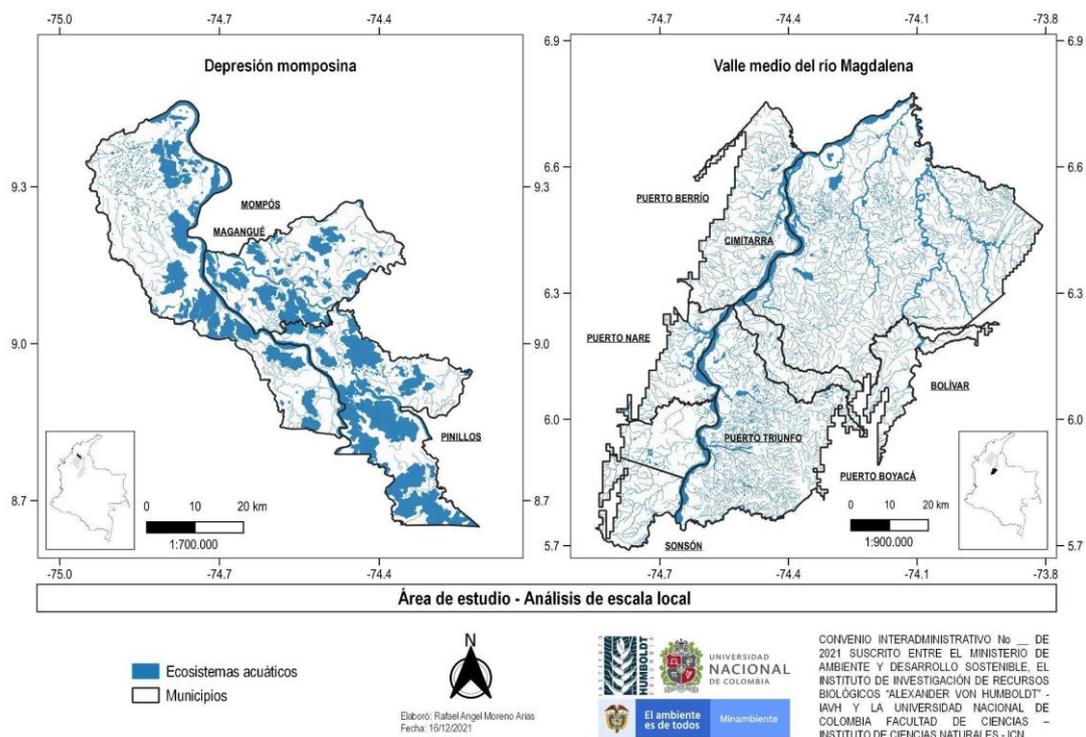


Figura 1.3. Área de estudio a escala local para la obtención de información demográfica y ecológica de *Hippopotamus amphibius*.

La segunda área local cubrió una superficie de 694.141 ha y se ubicó al sur del área regional en la región del valle medio del río Magdalena (Figura 1.3). Aproximadamente el 7 % (45.559 ha) de su superficie correspondió a ecosistemas acuáticos permanentes (Figura 1.3) que representaron el hábitat potencial del hipopótamo, y administrativamente comprendió a los municipios de Puerto Berrío, Puerto Nare, Puerto Triunfo y Sonsón en el departamento de Antioquia, el municipio de Puerto Boyacá en el departamento de Boyacá, y los municipios de Bolívar y Cimitarra en el departamento de Santander. Los municipios de Puerto Triunfo y Puerto Nare han sido los lugares de la región del valle medio del río Magdalena en donde se han registrado más hipopótamos, siendo el primer municipio el origen de la invasión (Figura 1.3, Tabla 1.1).

1.2. Diseño metodológico general

Componente 1 – Demografía, distribución y hábitat de *Hippopotamus amphibius*

Demografía

Para determinar los atributos de tamaño y estructura de la población de hipopótamos de Colombia se planteó una aproximación a escala local determinada por las dos áreas locales, el valle medio del río Magdalena y la Depresión momposina, que corresponden respectivamente al centro de origen de la invasión y a la máxima distancia de dispersión del hipopótamo conocida a través de los registros históricos de la especie (Anexo 1).

Debido a que el hipopótamo es una especie semiacuática que permanece la mayor parte de su ciclo de vida en el agua (Eltringham 1999), en cada una de estas ventanas se establecieron unidades de estudio definidas como polígonos o recorridos lineales de diferente extensión dependiendo las características del paisaje y distribuidas de tal forma que se abarcara la mayor área posible de hábitats acuáticos que usa la especie.

Esa distribución de los polígonos y los recorridos también tuvo en cuenta tanto las zonas donde se cuenta con información histórica de la presencia de hipopótamos como las que no. Asimismo, los polígonos y recorridos se repartieron de una forma que se tuvo una representatividad cercanamente equitativa entre los ecosistemas lóticos y lénticos.

El tiempo de muestreo de los hipopótamos se asoció con el tamaño de cada unidad: más tiempo en los polígonos y recorridos más extensos. Cuando las condiciones climáticas y logísticas durante el trabajo de campo lo permitieron, se procuró repetir el muestreo al menos dos veces en los de mayor extensión y más veces en los de menor extensión, con el objeto de obtener una medida de variación en el conteo de hipopótamos. Para cada unidad de muestreo se registró el número de individuos máximo y una medida de variación si el muestreo fue repetido, el tamaño corporal estimado de cada individuo y la ubicación georreferenciada del individuo o el grupo.

Distribución

Para elaborar el mapa de distribución potencial del hipopótamo en Colombia se utilizaron métodos de modelado de nicho que permiten la generación de hipótesis sobre la distribución geográfica de las especies a partir de la cuantificación de la relación que existe entre su presencia en una localidad y las características del ambiente en las que están presentes (Phillips y Dudík 2008, Guisan y Thuiller 2005).

Paisaje

Para identificar las posibles rutas de dispersión del hipopótamo, desde el origen de su invasión en el Magdalena medio antioqueño hacia otras zonas del área de estudio regional y del país, se hizo un análisis de conectividad funcional basado en la teoría de circuitos. En este enfoque se aplican las reglas de flujo de electricidad en un circuito eléctrico a un flujo de individuos a través de un entorno geográfico (McRae *et al.* 2008). En este sentido, cada píxel en la imagen rasterizada del paisaje aporta una resistencia diferencial en función de los elementos que lo componen, lo que facilita o dificulta el

movimiento de los animales, en este caso los hipopótamos. La acumulación diferencial de las resistencias de los píxeles individuales determina múltiples rutas con diferentes probabilidades de flujo en el paisaje y las de mayor probabilidad son aquellas en las que se facilita la dispersión de la especie y por lo tanto aporta a la invasibilidad del territorio.

Para ejecutar este análisis se usaron dos tipos de datos de entrada: las matrices de resistencia y los nodos a conectar a través de esa matriz. Para construir las matrices de resistencia se tuvieron en cuenta los aspectos biológicos y ecológicos de la especie y su relación con el entorno biofísico para determinar el efecto del paisaje sobre la movilidad de los individuos. Esta información fue recopilada en las matrices de resistencia, donde píxel a píxel se indicó el grado de dificultad que el paisaje opone al desplazamiento de los hipopótamos. Por su parte, los nodos fueron aquellas áreas de hábitat idóneo para la especie que se conectan mediante unas rutas de conectividad funcional (Keller et al. 2012).

Dada la condición de especie invasora de los hipopótamos en Colombia, de acuerdo con evidencias previas (Subalusky et al. 2019, Shurin et al. 2020, Castelblanco-Martínez et al. 2021) la conectividad funcional se modeló bajo dos escenarios: el primero de ellos correspondió al escenario actual como estado de referencia y el segundo es fue un escenario construido al transferir el nicho del hábitat de origen de la especie para modelar la futura ampliación potencial de la invasión.

Para la dispersión de *H. amphibius* mediada por mecanismos que no son propios de la especie, se describieron otras vías distintas a la dispersión natural descritas por la CBD (CDB 2014, Hulme et al. 2008) que explican la potencial dispersión de la especie a zonas que son naturalmente inaccesibles para ella. Para propósitos ilustrativo del impacto diferencial de mecanismos de dispersión naturales y mediados por el ser humano, se comparó el tiempo que la especie hubiera tardado en llegar a zonas donde se sabe o se presume que han llegado allí mediante el transporte por humanos, a través de corredores definidos naturales definidos como rutas de mínimo costo, y el tiempo que tardarían a través de un desplazamiento vía terrestre mediado por el ser humano.

Hábitat

El hábitat en ecología de la vida silvestre se refiere a un espacio natural que ofrece los recursos y las condiciones ambientales que facilitan la ocupación de una especie o población y que juntos promueven la sobrevivencia y la reproducción de sus individuos (Krausman 1999, Morrison et al. 2007). Por otra parte, la calidad de hábitat se refiere a la capacidad del ambiente de promover las condiciones apropiadas para la persistencia de poblaciones e individuos de una especie (Hall et al. 1997). Las evaluaciones de calidad de hábitat han sido una aproximación reconocida en el campo de la ecología de la vida silvestre para direccionar y proponer acciones de manejo (Tirpak et al. 2009, Reza et al. 2013).

Es por lo anterior, que se hizo una evaluación de calidad de hábitat para el hipopótamo en las áreas de estudio locales, la Depresión Momposina y el valle medio del río Magdalena (Figuras 1.2 y 1.3); con el fin de ofrecer información útil en su manejo. La metodología propuesta para desarrollar esta evaluación fue el índice de idoneidad de hábitat (HSI, por sus siglas en inglés), que es un índice numérico que oscila entre cero

(calidad mínima) y uno (calidad óptima) y su elaboración se fundamenta en la información científica disponible de cada especie, específicamente sobre sus principales requerimientos de vida de refugio, reproducción y alimentación (Fish and Wildlife Service US 1981).

El HSI que se planteó para el hipopótamo se desarrolló a partir de las variables que representan los requerimientos de refugio y termorregulación; reproducción; y alimentación de esta especie. Aunque la mayor parte de la información científica disponible actualmente sobre la especie corresponde a estudios en el África (que es donde la especie es nativa), se adaptó la información a las condiciones geográficas y naturales colombianas. El HSI se basa tradicionalmente en umbrales de idoneidad para cada variable (según la información secundaria se determinan los valores medidos en campo a los cuales se asigna un valor entre cero y uno) y generalmente se utilizan cuando no se tienen datos poblacionales en el área de estudio. Sin embargo, en este caso como se tiene información sobre la presencia a través del estudio demográfico, se hizo un modelamiento ecológico más robusto que se basa en la relación entre la abundancia y las variables de hábitat medidas. Aunque el HSI convencionalmente plantea una ecuación final, en la que las distintas variables se combinan con coeficientes de diferente magnitud según su importancia evidente en la información secundaria, en este caso la ecuación salió del modelamiento ecológico mencionado (Fish and Wildlife Service US 1981).

Requerimientos de vida del hipopótamo:

Refugio y Termorregulación: Consiste principalmente en los cuerpos de agua, ya que esta especie descansa, defeca y termorregula en el agua durante el día (Harrison *et al.* 2008, Chansa *et al.* 2011, Timbuka 2012, Chomba *et al.* 2013, Buruso 2017, Stears *et al.* 2019, Utete 2020).

Reproducción: la mayoría de las actividades reproductivas (como la cópula, el parto, la crianza y la lactancia) se dan entre la zona inundable de playas y el agua somera cercana a las orillas (Chansa *et al.* 2011, Timbuka 2012, Chomba 2013, Stears *et al.* 2019, Utete 2020).

Alimentación: El principal recurso alimenticio de los Hipopótamos son los pastizales de menos de 15 cm de altura (Lock 1972, Harrison *et al.* 2008, Lewison y Carter 2004, Timbuka 2012, Michez *et al.* 2013, Dudley *et al.* 2016, Buruso 2017, Stears *et al.* 2018, Stears *et al.* 2019, Utete 2020, Subalusky *et al.* 2021).

El tamaño de las unidades de muestreo para la medición de las variables de hábitat en el área de estudio se definió según los datos reportados en África de “Home Range” o rango de vida, distancias de visitas de forrajeo y densidades (Timbuka 2012, Harrison *et al.* 2008, Stears *et al.* 2019), además teniendo en cuenta las condiciones fisionómicas de los cuerpos de agua y su vegetación circundante, así como la logística necesaria en el área de estudio. Las mediciones de las variables de hábitat, estuvieron asociadas a las unidades donde se hicieron los muestreos demográficos.

Componente 2 – Vulnerabilidad ambiental

Mapa de vulnerabilidad ambiental

Para elaborar el mapa de vulnerabilidad ambiental de especies nativas priorizadas (especies nicho ecológico similar al del hipopótamo y susceptibles de ser afectadas negativamente por los hipopótamos), los ecosistemas estratégicos y áreas protegidas se implementó la metodología utilizada para evaluar el conflicto entre osos y la gente (Márquez y Goldstein 2014). Esta metodología es espacialmente explícita y lo que busca es identificar varios componentes del conflicto para determinar las áreas con mayor probabilidad de conflicto y dependiendo de la importancia de cada componente en el conflicto plantear las acciones de manejo consecuentes. A pesar de que esta metodología originalmente se diseñó para el oso de anteojos, es una metodología que al estar enfocada en las interacciones entre personas y vida silvestre tiene aplicabilidad general para el conflicto con cualquier especie porque busca identificar los componentes (amenaza, vulnerabilidad, daño y tolerancia) que hacen parte de cualquier riesgo a un conflicto.

1.3. Obtención de la información

Componente 1 – Demografía, distribución y hábitat de *Hippopotamus amphibius*

Demografía

Actualmente, la investigación de poblaciones de hipopótamos está incluyendo nuevas técnicas como la fotografía y videos aéreos con aeronaves pilotadas remotamente - RPAS (por sus siglas en inglés Remotely Piloted Aircraft System) y también conocidos como drones - para obtener datos de sus abundancias y estructura poblacional. Estas técnicas han resultado más eficientes y económicas que las técnicas clásicas de observación desde aeronaves tripuladas, desde la orilla de los cuerpos de agua o desde embarcaciones, y mucho más seguras que las técnicas en las cuales se tienen que observar de cerca a los animales. En particular para el hipopótamo, autores como Linchant *et al.* (2018), Inman *et al.* (2019), Fritsch y Downs (2019) han comprobado la eficiencia de esta aproximación con RPAS para el conteo y otras estimaciones poblacionales de la especie. De igual manera, el uso de drones permitió ser más eficientes en los muestreos al cubrir una mayor área de búsqueda en un lapso menor.

De acuerdo con lo anterior, la información sobre el número de hipopótamos, su tamaño corporal y ubicación geográfica se obtendrá a partir de videos y fotografías georreferenciadas de alta resolución generados en el sobrevuelo de los polígonos y recorridos definidos. Así mismo y de manera complementaria, se incluyeron también las metodologías clásicas para el muestreo de hipopótamos, particularmente recorridos a pie o en embarcaciones y búsqueda de los individuos con binoculares, y revisión de riberas para la detección de indicios como huellas, senderos y heces. Estas metodologías se usaron simultáneamente siempre y cuando la logística, la extensión y fisionomía de la unidad de muestreo y las condiciones meteorológicas lo permitieron.

Distribución

Los datos de las variables ambientales para modelar su distribución potencial en Colombia se obtuvieron del portal WorldClim <http://www.worldclim.org> (Fick y Hijmans 2017) y los registros de ocurrencias de hipopótamos provinieron de las siguientes fuentes:

- a) Registros recolectados por el Instituto Humboldt hasta el 2020 en la plataforma de Biomodelos. En estos registros se incluye información de las Corporaciones Autónomas Regionales.
- b) Registros recolectados en campo por el Instituto de Ciencias Naturales en 2021.
- c) Búsqueda de registros en el portal <https://colombia.inaturalist.org>
- d) Búsqueda de registros representados en noticias, crónicas y vídeos a través de motores de búsqueda de internet.

Paisaje

Para construir los dos insumos básicos para el análisis de conectividad (matrices de resistencia y nodos) se usó la cartografía actualizada de variables a nivel del paisaje en todo el territorio continental colombiano. Las variables que se utilizaron para la construcción de las matrices de resistencia estuvieron divididas en cinco categorías: hábitat de la especie en el escenario regional actual y en el de potencial invasión a escala nacional, continuidad hídrica, acumulación de agua, topográficas y antrópicas. La escogencia de las variables con las que finalmente se construyeron las matrices de resistencia estuvo sujeta a la disponibilidad de la cartografía a nivel nacional, actualizada y con la resolución espacial adecuada. Por su parte, los nodos se seleccionaron a partir de la información aportada por el modelo de distribución potencial del hipopótamo, convirtiéndolo de un mapa con valores continuos a un mapa binario (Radosavljevi y Anderson, 2014).

Las rutas de dispersión no naturales se abordaron desde tres casos: un individuo que fue avistado en Magangué y otro que fue avistado en Moñitos, los cuales presumiblemente llegaron a estas áreas para el uso como mascotas (Hugo López com. pers. 2021) y tres individuos que fueron donados por la autoridad ambiental CORNARE al zoológico Los Caimanes en Buenavista (Córdoba), como parte de una colección zoológica.

Hábitat

Las variables de hábitat se midieron de dos formas: mediciones en campo con instrumentos y la otra son mediciones hechas a partir de imágenes de satélite.

Componente 2 – Vulnerabilidad ambiental

Mapa de vulnerabilidad ambiental

Para el mapa de vulnerabilidad, se utilizó como información el modelo continuo de distribución potencial del hipopótamo, los mapas de ecosistemas estratégicos, de áreas protegidas y de distribución de especies nativas susceptibles de ser afectadas negativamente por los hipopótamos.

1.4. Análisis de la información

Componente 1 – Demografía, distribución y hábitat de *Hippopotamus amphibius*

Demografía

Para el análisis de la información se usó como aproximación para el tamaño de la población la sumatoria máxima del número de hipopótamos, entre las metodologías de muestreo implementadas, registrada en cada polígono y recorrido. Cuando el polígono o recorrido tuvo muestreos repetidos se estimó el tamaño de la población y su intervalo de confianza siguiendo el métodos de la fracción visible de Messel et al. (1981). Para la estructura de la población se seguirán dos métodos: estimación de tamaños de individuos o huellas (adulto, subadulto y cría) por parte del investigador y medición de los individuos a partir de las imágenes de alta resolución obtenidas por los drones siguiendo la estructura de tamaños de Chomba (2016).

Distribución

Para la construcción del mapa de distribución potencial del hipopótamo se utilizaron procedimientos de máxima entropía (Phillips et al. 2017), a partir del conjunto de registros georreferenciados de la especie y variables ambientales. Se elaboraron varios modelos con diferentes parámetros de optimización y posteriormente se promediaron para obtener un modelo consenso que representó el modelo final.

Específicamente, la construcción del mapa siguió el flujo de trabajo de Biomodelos que consiste en:

- a). Obtener los registros para cada una de las especies.
- b). Curar los datos tomando en cuenta la taxonomía y posibles sesgos geográficos (Noguera-Urbano y Escalante 2014).
- c). Definición de área de movilidad (M; Soberon y Nakamura 2009).
- d). Optimización y evaluación de los modelos (Muscarella et al. 2014)
- e). Refinamiento de los modelos para disminuir la sobrepredicción (Velásquez-Tibatá et al. 2019, Ramírez-Chaves et al. 2020, Mendes et al. 2020).

Paisaje

Las capas cartográficas se manipularon con el software ArcGIS 10.7.1 para obtener valores de resistencia normalizados. En este mismo software se hizo el proceso final para obtener los nodos a partir de los biomodelos del hipopótamo. Para trazar las rutas

de conectividad en cada escenario se usó la matriz de resistencia (tipo ráster) y el conjunto de nodos (tipo vector) correspondientes a cada escenario. Estos insumos se analizaron con el software CIRCUITSCAPE 4.0 y las salidas de este proceso fueron analizadas mediante la estadística Getis-Ord G_i^* (Ord y Getis, 1995) para identificar los lugares donde se concentra la conectividad en el escenario de potencial invasión futura, los cuales corresponden a los sitios clave para la dispersión del territorio (Liang et al. 2014).

Para estimar el tiempo de dispersión se tomó como referencia el tiempo transcurrido entre el primer reporte de hipopótamos fuera de la Hacienda Nápoles (2006) y la confirmación del establecimiento de un macho adulto en el río San Bartolomé entre Puerto Berrío y Yondó en 2009. La distancia que separa a estos dos puntos es de 113 Km, por lo que se calculó una tasa de desplazamiento de 3.1 km/mes. Se prefirió usar este valor en lugar de los registrados en África (p. ej. Stears et al. 2021) debido a que las condiciones ambientales en Colombia son diferentes a las de África. Posteriormente se calcularon los tiempos de desplazamiento asumiendo que los animales se hubiesen desplazado hasta cada uno de los tres lugares mediante las rutas de mínimo costo obtenidas a partir del análisis basado en teoría de grafos.

Hábitat

Todas las variables fueron promediadas y se consolidó una base de datos con los datos de abundancias de hipopótamos y los valores de las diferentes variables de hábitat. El análisis de hábitat consistió en regresiones múltiples que se ajustaron a modelos lineales simples (LM, por sus siglas en inglés) o modelos lineales generalizados (GLM, por sus siglas en inglés), en donde las abundancias fueron la variable respuesta y las variables de hábitat sus predictores. Para hacer la selección de los mejores modelos se calculó el AIC (Coeficiente de Información de Akaike, por sus siglas en inglés) y se escogieron los mejores modelos con el menor valor de AIC (Burnham y Anderson 2002).

Con los mejores modelos se construyó un modelo promedio de los parámetros con el fin de obtener una sola ecuación para calcular el HSI. Por medio del software QGIS (QGIS 2021) se generaron ventanas en las unidades de muestreo y se les asignó el respectivo valor de HSI obtenido. Posteriormente se hizo una partición de los valores de HSI según la distribución de sus valores para obtener diferentes niveles de calidad de hábitat como: “muy alta calidad”; “alta calidad”; “calidad moderada”; “calidad baja” y “calidad muy baja”. A cada uno de estos niveles también se les asignó un color con el fin de construir una salida espacialmente explícita.

Componente 2 – Vulnerabilidad ambiental

Mapa de vulnerabilidad ambiental

Para el cálculo de la amenaza se hicieron intersección del mapa de distribución geográfica del hipopótamo con los mapas de ecosistemas estratégicos, áreas protegidas y distribución de especies nativas y se calificó el grado de vulnerabilidad



CONVENIO INTERADMINISTRATIVO No 751 DE 2021 SUSCRITO ENTRE EL MINISTERIO DE AMBIENTE Y DESARROLLO SOSTENIBLE, EL INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN DE RECURSOS BIOLÓGICOS "ALEXANDER VON HUMBOLDT" Y LA UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA FACULTAD DE CIENCIAS – INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES – ICN.

"Aunar esfuerzos técnicos administrativos y financieros para la obtención de información demográfica y ecológica de *Hippopotamus amphibius* como insumos para el manejo de la especie en el país"

como la multiplicación de la probabilidad de presencia del hipopótamo por la probabilidad de presencia de cada componente individualmente, como una adaptación del método de calificación usado en Márquez y Goldstein (2014) a las condiciones particulares de la información de los ecosistemas estratégicos, áreas protegidas y especies nativas. Posteriormente se sumaron las vulnerabilidades de cada componente y se multiplicaron por el grado de resistencia del paisaje.

3. Capítulo 2. Mapa de distribución potencial del hipopótamo

3.1. Acrónimos

AIC	Akaike information criterion
AUC	Area under the curve
GBIF	Global Biodiversity Information Facility
IGAC	Instituto Geográfico Agustín Codazzi
IUCN	International Union for Conservation of Nature
MDE	Modelos de distribución de especies
PMC	Polígono mínimo convexo
ROC	Receiver Operating Characteristic
SiB Colombia	Sistema de Información sobre Biodiversidad de Colombia
SIG	Sistemas de información geográfico
VEB	Variables esenciales de la biodiversidad

3.2. Introducción

Los modelos de distribución de especies (MDE) son herramientas útiles para la generación de hipótesis sobre la distribución geográfica de las especies, por lo cual son consideradas una variable esencial de biodiversidad (VEB). Lo que se busca con los modelos de distribución es proyectar en mapas el área geográfica que ocupan plantas y animales a partir de la cuantificación de la relación que existe entre su presencia en una localidad y el ambiente que las rodea (Phillips y Dudík 2008, Guisan y Thuiller 2005). En años recientes los MDE han sido usados para evaluar los impactos de la introducción y translocación de especies (Araújo et al. 2019). Así, los MDE son una herramienta útil en la toma de decisiones y discusiones sobre el manejo de especies no nativas (Castellanos-Mejía et al. 2021).

El mapa de distribución geográfica del hipopótamo fue actualizado a partir de los registros biológicos disponibles para la especie (Jiménez y Echeverri-López 2018, Castelblanco-Martínez et al. 2021) y de registros biológicos descargados verificados en internet. Dichos registros, fueron curados para garantizar la calidad de la información, y posteriormente, junto con variables ambientales (precipitación, temperatura, brillo solar y viento), fueron ingresados a algoritmos que modelan la distribución de las especies. El resultado es un mapa de distribución en formato de Sistemas de Información Geográfica (SIG) tipo ráster y una base de datos compuesta por los registros usados en el modelamiento.

3.3. Métodos

Para el desarrollo del mapa de distribución basado en el modelo de nicho ecológico se desarrollaron los siguientes pasos:

Obtención y manejo de datos biológicos

Los registros que fueron utilizados en el modelamiento de las especies se obtuvieron de las siguientes fuentes: a) Registros recolectados por el Instituto Humboldt hasta el 2020, b) Registros recolectados por el Instituto de Ciencias Naturales en 2021, c) Búsqueda de registros en el portal <https://colombia.inaturalist.org>, y d) Búsqueda de registros representados en noticias, crónicas y vídeos a través de motores de búsqueda de internet (Anexo 1).

Otros registros fueron gestionados previamente por investigadores del Instituto Humboldt, los cuales se encuentran disponibles a través de la plataforma BioModelos (Jiménez y Echeverri-López 2018) y la descripción de la tendencia poblacional de la especie en Colombia (Castelblanco-Martínez et al. 2021). A continuación, se realizó una verificación a nivel taxonómico y por último a nivel geográfico usando herramientas de SIG y Google Earth (<https://www.google.com/intl/es/earth/>). Para la información obtenida a partir de colecciones biológicas, herbarios nacionales, y conocimiento de experto, y disponible en BioModelos, no se realizó una verificación geográfica en mapas, debido a que los proveedores de dicha información ya habían validado cada uno de los registros.

Modelamiento de distribución de especies

Se calcularon los MDE del hipopótamo en Colombia usando Maxent v3.4.1 (Phillips et al. 2017). Este programa permite estimar las distribuciones geográficas de las especies en formato ráster a partir de un conjunto de puntos georreferenciados de ocurrencia de la especie y variables ambientales (Phillips et al. 2017). Por lo tanto, los modelos fueron entrenados tomando como insumos: i) los registros de presencia de las especies, ii) 26 variables ambientales (temperatura [bio2], promedio intervalo diurno; bio3, isothermalidad; bio4, estacionalidad de la temperatura; bio6, temperatura mínima del mes más frío], precipitación [meses enero a diciembre, excepto marzo], radiación solar [meses enero a diciembre, excepto julio] y velocidad del viento [junio]) disponibles en WorldClim v2 (30 arc-seconds, ~1 km) (Fick y Hijmans 2017). Todos los procesos de SIG se realizaron usando paquetes implementados en el lenguaje de R CRAN (R Core Team 2020).

Las variables usadas en el modelamiento fueron las que presentaron la menor correlación dentro de un conjunto compuesto por 64 variables. La selección se realizó aplicando un análisis de Factor de Inflación de la Varianza (VIF>10; Shrestha 2020). Por otra parte, las variables usadas correspondieron con posibles aproximaciones para el cálculo de nichos ecológicos de especies que habitan sitios asociados a cuerpos de agua y con altas temperaturas (precipitación, temperatura, viento) o que dependen directa o indirectamente de los recursos que ofrece el agua. Esta consideración es importante, tomando en cuenta que las variables deben responder a aquellas que representen el ambiente de las especies (Radosavljevic y Anderson 2014, Gisan et al. 2017).

Aunque los MDE representan los lugares más idóneos para la especie, es decir indican los sitios donde una especie puede sobrevivir sujeta a unas condiciones ambientales determinadas (Phillips y Dudík 2008), en algunos casos las tendencias de las probabilidades en la representación geográfica de la distribución pueden estar sesgadas por la concentración de los registros o por la autocorrelación espacial. Por lo tanto, los registros fueron filtrados 10 veces en el espacio geográfico usando como distancia 30 km, que corresponde a la distancia máxima de desplazamiento de los hipopótamos en poblaciones africanas (Stears et al. 2019). Para ello se usó un algoritmo disponible en el paquete SpThin de R Cran (<https://cran.r-project.org/web/packages/spThin/spThin.pdf>; Aiello-Lammens et al. 2015), el cual permitió exportar 10 paquetes de registros. Los 10 paquetes de registros fueron obtenidos con el propósito de incluir todos los registros en la fase de modelamiento, ya que spThin puede generar distintos puntos de arranque con cada repetición del filtrado espacial.

La definición del área de entrenamiento de los modelos es un paso crítico que puede condicionar los resultados. Por lo tanto, el área de entrenamiento (área de movilidad o M; área para extraer puntos de background) fue definida con base a un buffer alrededor de cada registro (Anderson y Raza 2010, de Roux et al. 2019), con un radio igual a dos veces (60km) la máxima distancia de desplazamiento de los hipopótamos (30 km, Stears et al. 2019). El área M obtenida fue usada como máscara para recortar las capas ambientales, permitiendo asegurar que el programa Maxent seleccionara los datos ambientales para “background”, tomando en cuenta que en el área se encontraría muestras representativas de las condiciones idóneas para la especie (Anderson y Raza 2010). Pero además, el área M identificada permitió entrenar el modelo en regiones que pueden ser límites naturales para la distribución de la especie, y así lograr definir la distribución potencial (Barve et al. 2011).

Una vez se recortaron las 26 variables ambientales usando el área M, y junto con cada uno de los 10 paquetes de registros de la especie se aplicó la siguiente metodología:

Se aplicó el método delete-one jackknife de Pearson et al. (2007), llamado “n - 1 jackknife” usando funciones del paquete ENMeval y evaluaciones con AUC train (AUCt >0.8), AICc(AICc>0) y tasa de omisión baja (OR>0) (Muscarella et al. 2014). Se tomó como umbral de corte sobre el mapa de probabilidad Clog-log, el mínimo valor de entrenamiento tomando en cuenta que todos los datos fueron curados previamente. La proyección de cada modelo se realizó sobre una extensión mayor a la de entrenamiento (M). Para ello se recortaron las variables usando un buffer de 88 km.

Los parámetros de los modelos fueron optimizados usando en cada metodología de modelado aplicando valores de regularización seriando cada 0.5 (0.5 a 4, cada 0.5) y usando cinco clases de transformación (linear [L], quadratic [Q], product [P] and hinge [H]: L, Q, H, LQ, LQH) (Muscarella et al. 2014). Los modelos fueron optimizados y calibrados para la especie, considerando la respuesta idiosincrática que tiene cada una al ambiente, y el efecto que puede tener el ambiente sobre cada una de ellas (Elith et al. 2011).

Los 10 mejores modelos obtenidos con el análisis de datos fueron exportados en formato raster y luego promediados para obtener un mapa consensuado. Mientras que la incertidumbre fue calculada a partir de la desviación estándar de los 10 modelos (Buisson et al. 2010), al final se reporta un BioModelo refinado a partir de la intersección de los registros de la especie con el raster de distribución (Occurrences-based threshold restriction OBR, Mendes et al. 2020). El método OBR asume que los parches con alta idoneidad adecuados que se superponen con los registros de la especie tienen una mayor probabilidad de ser parte de la distribución.

Los procesos realizados se consideraron siguiendo el flujo de trabajo de BioModelos: (ver Capítulo 1. Sección 1.4 para detalle)

3.4. Resultados

Conjunto de datos biológicos

En total se procesaron 50 registros del hipopótamo en Colombia que representan una ventana temporal desde el origen de la invasión hasta octubre de 2021 (Anexo 1). De estos registros, cinco fueron obtenidos de portales web especializados en la recopilación de registros biológicos, 27 provinieron de reportes disponibles en BioModelos suministrados directamente por los expertos y seis de entrevistas realizadas por los investigadores del Instituto de Ciencias Naturales en julio de 2021 en zonas de la Depresión momposina. Los registros restantes provinieron de búsquedas de internet.

En general, los registros del hipopótamo corresponden a reportes en siete departamentos del país (Antioquia, Bolívar, Boyacá, Caldas, Cesar, Córdoba y Santander). La mayoría (37 registros) corresponden a observaciones de la especie en Antioquia.

Sin embargo, el filtrado geográfico de datos generó 10 tablas con un promedio de 10 registros. Es decir, hubo una reducción del 80% de los datos debido a que algunos de ellos corresponden con la distancia máxima de desplazamiento del hipopótamo (Anexo 1).

Modelos de distribución de especies

Se calcularon 400 modelos de los cuales se seleccionaron 10 modelos probabilísticos en formato ráster que describieron la idoneidad ambiental (Phillips y Dudík 2008), con valores entre 0 (poca idoneidad para la especie) y 1 (alta idoneidad). Los 10 modelos cumplieron con las condiciones de evaluación determinadas de acuerdo con los estadísticos AUCt (>0.8), AICc (>0) y OR (>0) (Tabla 2.1.). Los modelos se entregaron en formato digital en una GDB (Anexo 2), compuesta por 30 archivos ráster (10 modelos de nicho ecológico en formato probabilidades Clog-log y 10 mapas de distribución potencial binarios con resolución espacial de 1km² en el sistema de proyección WGS84, junto con un modelo promedio de probabilidades y un modelo binario obtenido a partir del promedio, más un ráster de desviación estándar.

Tabla 2.1. Estadísticos de los mejores modelos obtenidos con Maxent.

Modelo	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Promedio
Clase	LQ	L	LQH	LQ	L	L	LQH	L	LQ	LQ	
Regularización	1	0.5	1.5	1	0.5	0.5	1.5	0.5	1	1	
AUC entrenamiento	0.83	0.82	0.88	0.85	0.84	0.83	0.86	0.84	0.87	0.84	0.85
cbi.train	0.80	0.79	0.92	0.92	0.87	0.77	0.64	0.87	0.95	0.91	0.84
or.10p.avg	0.55	0.64	0.55	0.55	0.64	0.64	0.45	0.64	0.36	0.55	0.55
AICc	433.37	431.65	429.89	322.09	430.99	321.50	318.94	430.99	320.23	322.08	
delta.AICc	189.50	187.47	185.86	78.09	186.69	77.33	76.51	186.69	77.66	77.61	
ncoef	9	9	9	8	9	8	8	9	8	8	
Umbrales	0.36	0.5	0.41	0.42	0.26	0.37	0.42	0.29	0.34	0.3	0.36

El BioModelo obtenido indicó que el hipopótamo tiene idoneidad ambiental en zonas del Chocó, Atlántico, Tolima y Guajira en Colombia. Sin embargo, se presentaron los mayores valores de incertidumbre ($DS > 0.4$) en el Chocó y sur de Córdoba, por lo cual se sugiere interpretar con cuidado el mapa en esas regiones (Figura 2.1). A pesar de que el modelo predijo hábitat en el Chocó, para esa zona existe alta incertidumbre y no debe considerarse como área potencial. Por otra parte el BioModelo refinado a partir de las localidades (OBR) indicó que la distribución de la especie podría cubrir aproximadamente 51.183 km² de área con características ambientales óptimas. Esta área corresponde con los 7 departamentos (Antioquia, Bolívar, Boyacá, Caldas, Cesar, Córdoba y Santander) soportados por los registros de la especie, pero se adicionan otros dos departamentos: Norte de Santander y Magdalena (Figura 2.1, 2.2).

“Aunar esfuerzos técnicos administrativos y financieros para la obtención de información demográfica y ecológica de *Hippopotamus amphibius* como insumos para el manejo de la especie en el país”

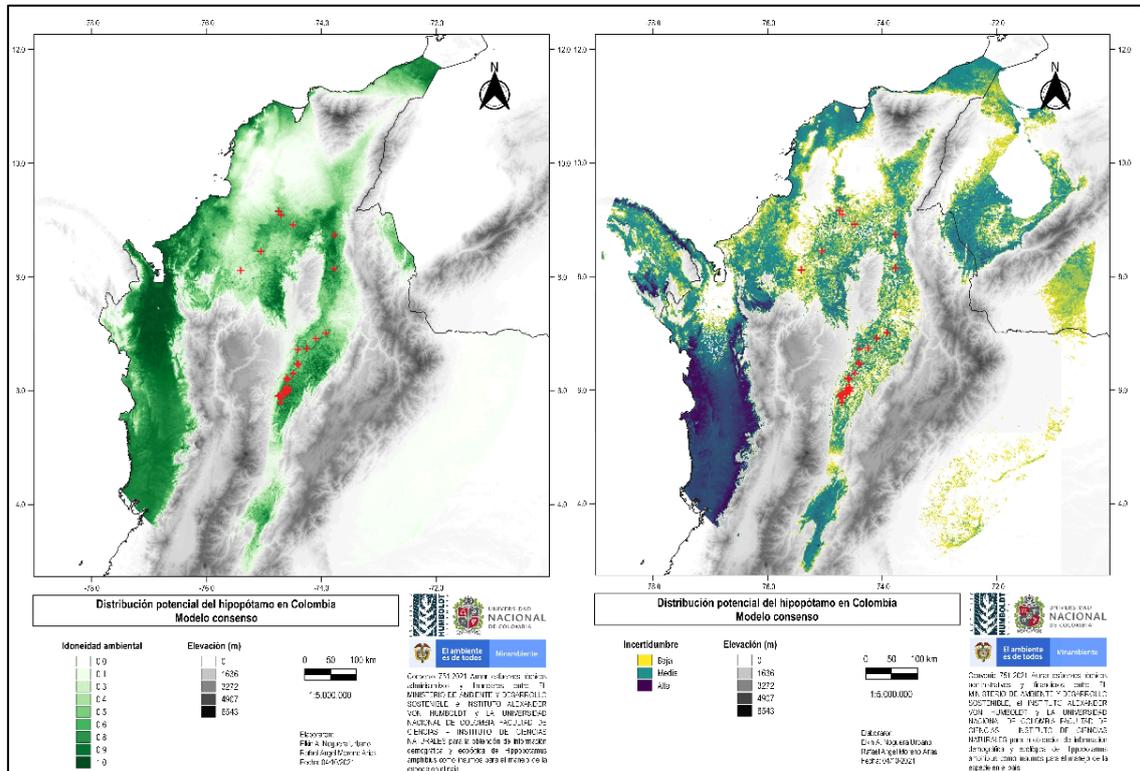


Figura 2.1. BioModelo del hipopótamo en Colombia mostrando en el mapa de la izquierda en color verde más intenso las zonas de predicción del modelo con mayor idoneidad de idoneidad ambiental para la especie y en el mapa de la derecha en azul oscuro las zonas con mayor incertidumbre. Los signos + indican los registros utilizados para el modelado.

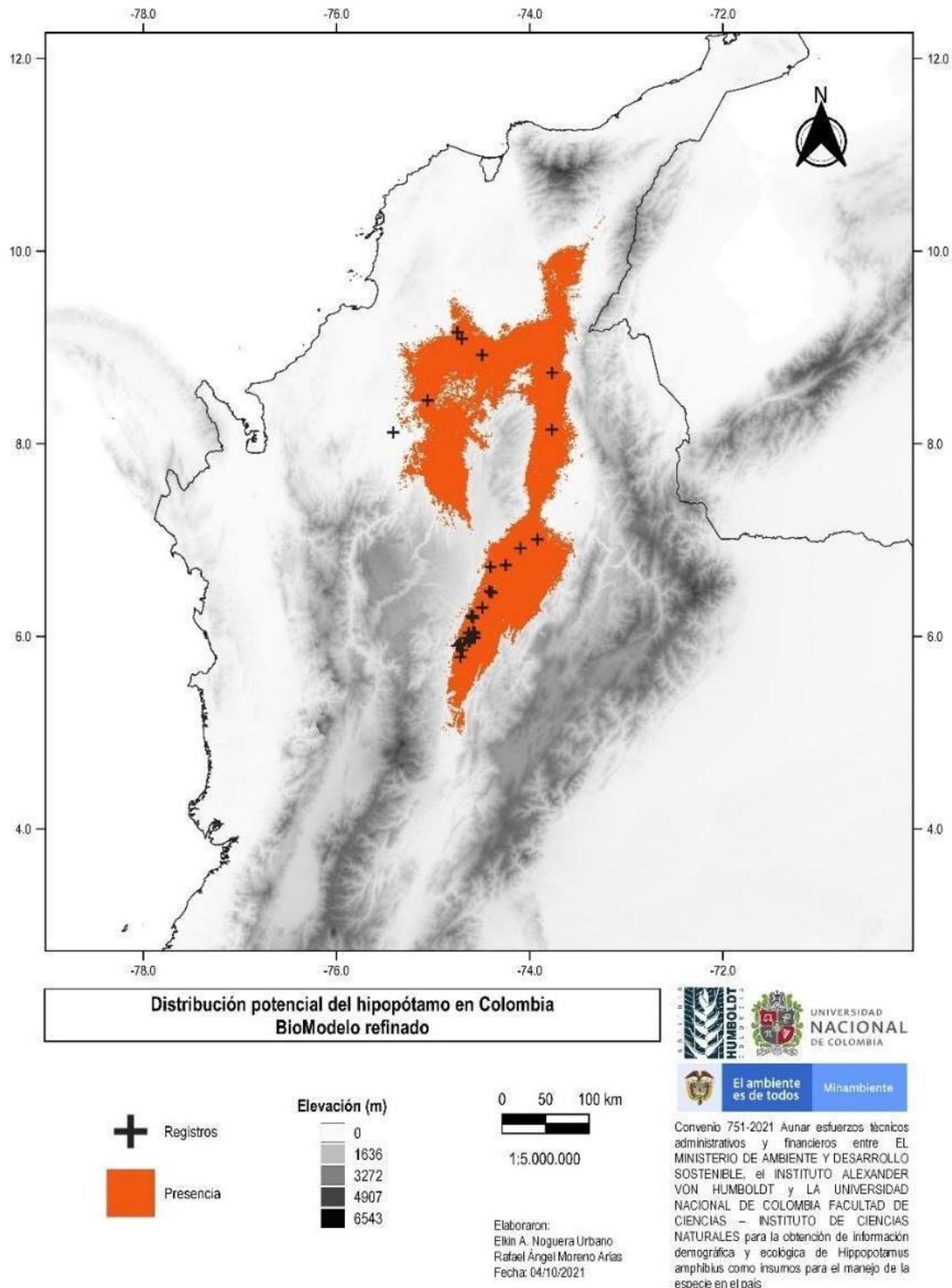


Figura 2.2. BioModelo actualizado del hipopótamo en Colombia mostrando en naranja las zonas con alta probabilidad de presencia de la especie. Los puntos en negro indican los registros verificados del hipopótamo.

Respecto a las variables que condicionaron o explicaron la distribución del hipopótamo en Colombia, los análisis indicaron que la mayor importancia explicativa la tienen 14 variables de las 26 consideradas inicialmente para entrenar los modelos. Estas variables correspondieron a: temperatura [bio4, estacionalidad de la temperatura; bio6, temperatura mínima del mes más frío], precipitación [meses enero, febrero, mayo, julio, septiembre, octubre, noviembre y diciembre] y radiación solar [meses febrero, agosto, noviembre y diciembre] (Figura 2.3).

Es notable que la variable con la mayor explicación de los modelos fue temperatura mínima del mes más frío con el 83%, seguido de precipitación del mes de noviembre con el 5.48%. Esto posiblemente se debe a que los hipopótamos están adaptados a climas cálidos y son altamente dependientes de fuentes de agua (Stears et al. 2019). Además, si se considera que a pesar que en la cuenca del río Magdalena, la precipitación presenta una tendencia monomodal en el bajo Magdalena y bimodal el alto Magdalena puede ser bimodal, en general la frecuencia de las lluvias se incrementa en el mes de noviembre, así que una especie dependiente del agua como es el hipopótamo, este recurso puede estar condicionando su distribución.

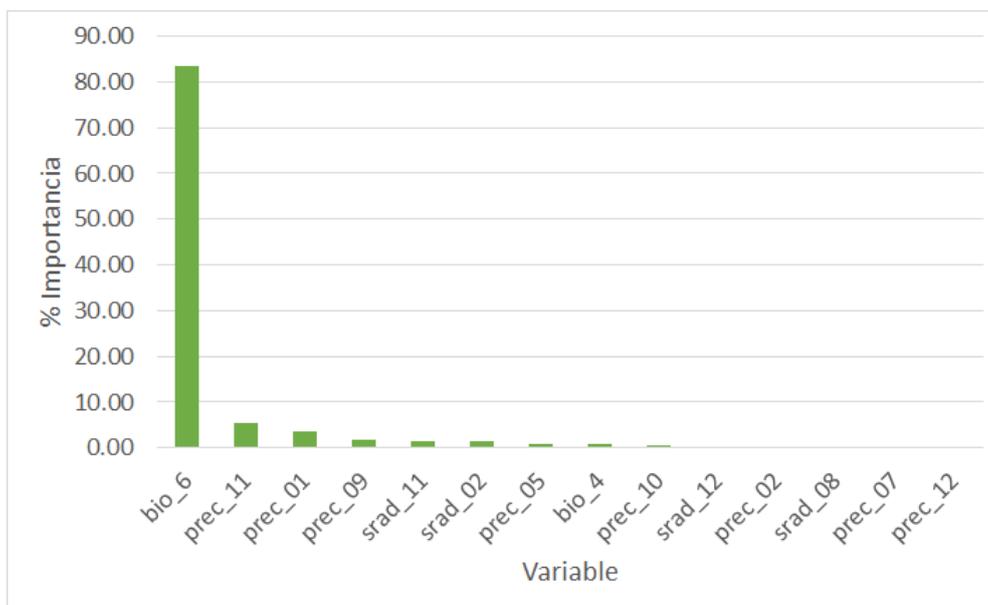


Figura 2.3. Diagrama de barras que representa el porcentaje de importancia de las variables en el cálculo de los modelos de Maxent. Las variables bio 6 y bio 4 representan temperatura mínima del mes más frío y estacionalidad de la temperatura. Mientras que los números que acompañan a “prec” de precipitación y “srad” de radiación solar corresponde al número del mes, por ejemplo prec_01 es precipitación mensual de enero.

4. Capítulo 3. Caracterización demográfica y mapa de los grupos de hipopótamos detectados en el trabajo de campo

4.1. 3.1. Métodos

Para determinar los atributos de tamaño y estructura de la población de los hipopótamos de Colombia se planteó una aproximación a escala local del área de estudio regional previamente definida específicamente en dos ventanas: el valle medio del río Magdalena y la Depresión momposina (que incluyó el municipio de Magangué y sus dos municipios limítrofes basado en los registros históricos más al norte) (Figura 3.1). Estas áreas locales correspondieron respectivamente al centro de origen de la invasión y a la máxima distancia de dispersión de los hipopótamos documentada a través de los registros históricos de la especie.

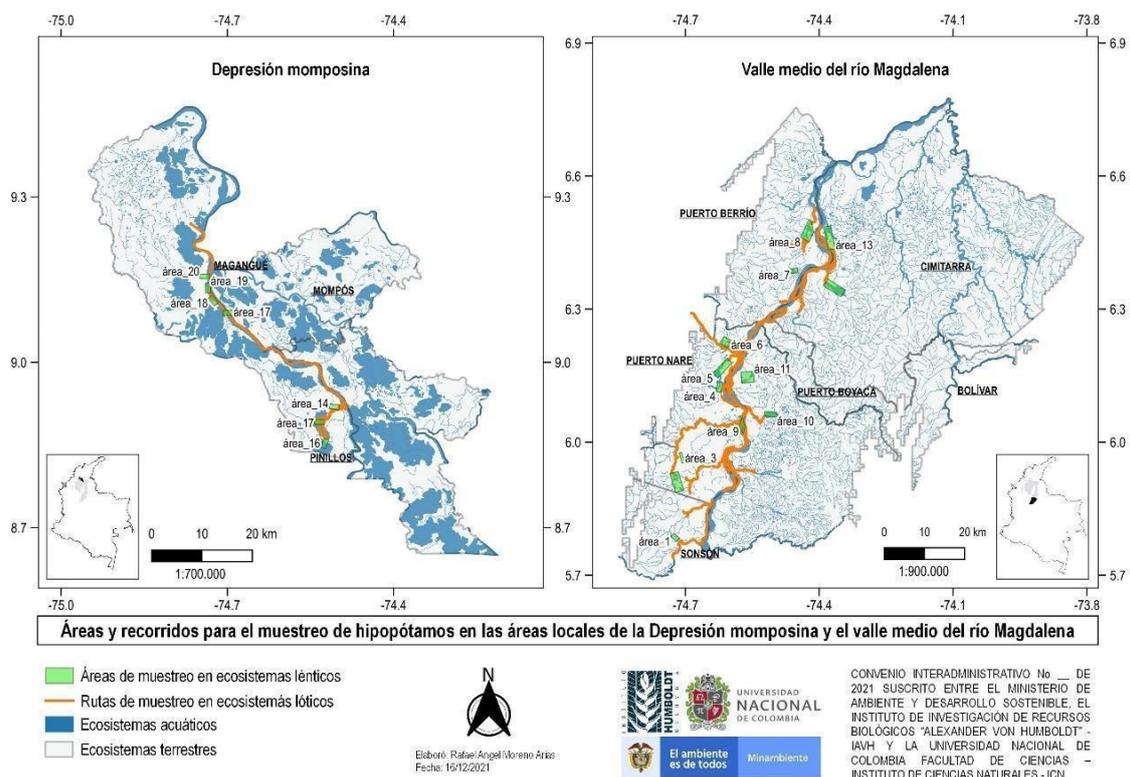


Figura 3.1 Ubicación de las áreas y recorridos de muestreo implementados para la búsqueda de hipopótamos en las áreas locales de la Depresión momposina y el valle medio del río Magdalena durante noviembre de 2021.

Debido a que el hipopótamo es una especie semiacuática que permanece la mayor parte de su ciclo de vida en el agua (Eltringham 1999), en cada una de estas ventanas se establecieron diferentes áreas y recorridos para el muestreo de hipopótamos que respectivamente abarcaron ecosistemas acuáticos lenticos y lóticos (Tabla 3.1). La extensión total del muestreo en los ecosistemas lenticos fue de 9161 hectáreas

distribuidas en 20 áreas en cuatro departamentos y siete municipios (Tabla 3.1) y la extensión total del muestreo en los ecosistemas lóticos fue de 581 kilómetros distribuidos en 26 recorridos en cinco departamentos y nueve municipios (Tabla 3.1).

Tabla 3.1 Áreas y recorridos, extensión, ubicación y tipo de muestreo implementado para la búsqueda de hipopótamos durante noviembre de 2021. T: muestreos terrestres, F: muestreos acuáticos y A: muestreos aéreos con drones. X y Y representan las coordenadas geográficas en grados decimales y proyección WGS84 del centroide las áreas y los puntos de inicio y final de cada recorrido.

ID	Área o recorrido	Extensión (ha o km)	T	F	A	Departamento	Municipio	X	Y
1	Área 1	223.5			x	Antioquia	Sonsón	-74.7230	5.7850
2	Área 2	1037.9	x		x	Antioquia	Puerto Triunfo	-74.7190	5.9100
3	Área 3	174.3			x	Antioquia	Puerto Triunfo	-74.7080	5.9640
4	Área 4	319.8			x	Antioquia	Puerto Nare	-74.6240	6.1240
5	Área 5	859.1			x	Antioquia	Puerto Nare	-74.6170	6.1670
6	Área 6	411.5			x	Antioquia	Puerto Nare	-74.6100	6.2250
7	Área 7	202.1	x		x	Antioquia	Puerto Berrío	-74.4560	6.3860
8	Área 8	976.9	x		x	Antioquia	Puerto Berrío	-74.4250	6.4740
9	Área 9	302.9		x	x	Boyacá	Puerto Boyacá	-74.5640	6.0280
10	Área 10	370.3		x		Boyacá	Puerto Boyacá	-74.5090	6.0630
11	Área 11*	871.2	-	-	-	Boyacá	Puerto Boyacá	-74.5610	6.1460
12	Área 12	1048.2			x	Santander	Cimitarra	-74.3660	6.3480
13	Área 13	1006.2	x			Santander	Cimitarra	-74.3770	6.4610
14	Área 14	193.9			x	Bolívar	Magangué	-74.5070	8.9190
15	Área 15	194.0			x	Bolívar	Magangué	-74.5240	8.8530
16	Área 16	194.0			x	Bolívar	Magangué	-74.5340	8.8920
17	Área 17	193.8			x	Bolívar	Magangué	-74.6990	9.0900
18	Área 18	193.7			x	Bolívar	Magangué	-74.7250	9.1120
19	Área 19	193.7			x	Bolívar	Magangué	-74.7350	9.1350
20	Área 20	193.7			x	Bolívar	Magangué	-74.7400	9.1560
21	Caño Cachimbero	8.1			x	Santander	Cimitarra	-74.3864	6.3595
								-74.3641	6.4061
22	Caño Ermitaño	7.1		x	x	Santander	Cimitarra	-74.4401	6.3340
								-74.4458	6.2937
23	Caño Palagua	8.4		x		Boyacá	Puerto Boyacá	-74.5587	6.0785
								-74.5231	6.0584
24	Caño San Pablo	4.9		x		Antioquia	Puerto Nare	-74.6043	6.1869
								-74.5828	6.2036
25	Magdalena 1	12.7	x	x		Antioquia	Sonsón y Puerto Triunfo	-74.6714	5.7714
								-74.6405	5.8687
26	Magdalena 10	89.7	x	x		Bolívar	Magangué	-74.5216	8.8617
								-74.7654	9.2510

"Aunar esfuerzos técnicos administrativos y financieros para la obtención de información demográfica y ecológica de *Hippopotamus amphibius* como insumos para el manejo de la especie en el país"

27	Magdalena 2	14.8	x	x		Antioquia y Boyacá	Puerto Triunfo y Puerto Boyacá	-74.5873	5.9367	
								-74.5961	5.9798	
28	Magdalena 3	17.1	x	x		Antioquia y Boyacá	Puerto Nare y Puerto Boyacá	-74.5960	5.9793	
								-74.5623	6.0802	
29	Magdalena 4	16.4	x	x		Antioquia	Puerto Nare y Puerto triunfo	-74.5652	6.0698	
								-74.5676	6.0244	
30	Magdalena 5	46.8	x	x		Antioquia y Boyacá	Puerto Nare, Puerto Triunfo y Puerto Boyacá	-74.6128	6.1307	
								-74.5894	5.9820	
31	Magdalena 6	52.2	x	x		Antioquia y Boyacá	Puerto Nare, Puerto Triunfo y Puerto Boyacá	-74.5724	6.0556	
								-74.6162	5.8895	
32	Magdalena 7	31.4	x	x		Boyacá y Santander	Puerto Boyacá, Bolívar y Cimitarra	-74.5647	6.2242	
								-74.4738	6.2994	
33	Magdalena 8	41.9	x	x		Antioquia y Boyacá	Puerto Nare y Puerto Boyacá	-74.5647	6.2242	
								-74.5964	6.1127	
34	Magdalena 9	73.0	x	x		Antioquia y Santander	Puerto Berrío y Cimitarra	-74.3983	6.4898	
								-74.4863	6.3154	
35	Quebrada Balcanes	4.5	x	x		Antioquia	Puerto Berrío	-74.4259	6.4530	
								-74.4340	6.4298	
36	Quebrada Doradal	11.3			x	Antioquia	Puerto Triunfo	-74.7253	5.9286	
								-74.7192	5.9881	
37	Quebrada La Malena 2	8.6	x		x	Antioquia	Puerto Berrío	-74.4165	6.4923	
								-74.4124	6.5290	
38	Quebrada La Malena	9.1	x		x	Antioquia	Puerto Berrío	-74.4898	6.4430	
								-74.4349	6.4581	
39	Quebrada Las Pavas	7.7			x	Boyacá	Puerto Boyacá	-74.5908	5.9313	
								-74.5441	5.9317	
40	Quebrada Tolones	19.7			x	Antioquia	Puerto Triunfo	-74.6163	5.9605	
								-74.6890	5.8845	
41	Quebrada Tolones 2	2.1			x	Antioquia	Puerto Triunfo	-74.6987	5.9197	
								-74.6850	5.9126	
42	Río Claro	1.1			x	x	Antioquia	Sonsón	-74.6948	5.8396
									-74.6968	5.8325
43	Río Claro San Antonio	10.6			x	x	Antioquia	Sonsón	-74.6447	5.8589
									-74.7050	5.8440
44	Río Cocorná	30.6			x	x	Antioquia	Puerto Nare y Puerto Triunfo	-74.5786	6.0450
									-74.7192	5.9882
45	Río La Miel	12.3			x		Antioquia y Caldas	Sonsón y La Dorada	-74.7272	5.7377
									-74.6624	5.7696
46	Río Nare	39.4			x	x	Antioquia	Puerto Nare	-74.5811	6.1863
									-74.6875	6.2905

(*)Área no muestreada porque no se pudieron obtener los permisos para el ingreso y sobrevuelo en el tiempo de ejecución de la fase de campo.

Para la búsqueda y cuantificación de hipopótamos en las áreas de muestreo así como la estimación de su tamaño, se implementaron varias técnicas de muestreo.

1. Puntos de conteo que consistieron en la observación del cuerpo de agua usando binoculares (10X42). Se efectuaron varios puntos de conteo independientes según el cuerpo de agua (cubriendo toda la extensión), donde varios investigadores hicieron observaciones independientes. En cada punto de conteo cada persona hizo tres cuantificaciones espaciadas entre sí por uno a tres minutos.
2. Vuelos de exploración diurnos y nocturnos con drones para la obtención de videos de alta resolución (4K UHD), siguiendo la metodología de Inman *et al.* (2019) y utilizando un drone DJI Mavic Enterprise con una cámara (sensor 1/2.3” CMOS, 12 Megapíxeles, video 4K y longitud focal 48mm) enfocada de manera perpendicular al terreno. Los videos fueron revisados posteriormente por varios investigadores simultáneamente en un monitor FullHD de 120 pulgadas. Durante el ejercicio se tomaron capturas de pantalla que se utilizaron después para la medición de los hipopótamos y finalmente determinar tanto el número de individuos como su tamaño corporal.
3. Recorridos fluviales diurnos, que consistieron en la exploración de ríos, caños y quebradas y la revisión de sus riberas, buscando individuos o rastros de hipopótamos (huellas, senderos, comederos y heces).
4. Entrevistas no estructuradas a pescadores y pobladores locales que hacen uso frecuente de los cuerpos de agua, con quienes se indagó sobre si habían visto personalmente hipopótamos, su tamaño, si el avistamiento ocurrió en aguas altas o bajas, mes y año del avistamiento.

Todos los conteos, recorridos y sobrevuelos se hicieron en la franja horaria de actividad de los hipopótamos 6:00 - 18:00 (Inman *et al.* 2019) pero también se hicieron muestreos aéreos nocturnos entre las 19:00 y 22:00 cuando los hipopótamos salen a alimentarse (Eltringham 1999).

Para estimar el tamaño de la población se siguieron los siguientes procedimientos. Cuando el área o recorrido tuvieron más de tres observaciones con un número diferente de hipopótamos cada vez, se utilizó el método de la fracción visible (Messel *et al.* 1981), que se usa para organismos semiacuáticos, como los cocodrilianos, para estimar cuántos individuos se están dejando de ver porque se han sumergido y así estimar respectivamente la fracción visible (**p**) y el tamaño de la población (**N**) con su respectivo intervalo de confianza según las siguientes fórmulas.

$$p = \frac{m}{(2s + m) * 1.05} \quad y \quad N = \frac{m}{p} \pm \frac{[1.96 (s)]^{\frac{1}{2}}}{p}$$

Donde **p** corresponde a la fracción visible, **s** es la desviación típica y **m** corresponde al promedio de individuos observados en los conteos en la primera fórmula y a al máximo número de individuos observados en los conteos independientes.

A su vez, cuando los conteos independientes tuvieron el mismo número de hipopótamos y el área o recorrido solo tuvo un único conteo, se registró ese número como el tamaño de la población; este último procedimiento también se aplicó a la revisión de los videos.

Para estimar el tamaño de la población a partir de la identificación de rastros, se tuvieron en cuenta los siguientes criterios para determinar si los rastros correspondieron a individuos diferentes: primero, se identificó si los rastros pertenecían a un mismo individuo, estimando el tamaño relativo de las huellas en tres tamaños (grande, mediana y pequeña) o entre heces (grandes o pequeñas), y en segundo lugar se georreferenciaron los rastros y se asumieron como individuos o grupos independientes si estuvieron separados entre sí por una distancia en línea recta > 500 metros. En las entrevistas se cuantificó el número de hipopótamos como una información complementaria como una aproximación al tamaño de la población para la Depresión momposina, donde no se limitó la búsqueda de rastros debido a las condiciones de inundación debidas a las aguas altas durante el periodo de muestreo.

Por último, para estimar el tamaño de la población, en cada una de las áreas y recorridos, se compararon los resultados de todos los métodos, exceptuando las entrevistas y se escogió como tamaño de la población el del método que registró más hipopótamos.

Para conocer la estructura de la población se hicieron dos aproximaciones, una estimada y otra medida. La primera consistió en la valoración del tamaño del hipopótamo que hizo el investigador en su observación de individuos o rastros y la clasificación de estos en tres tamaños: crías-juveniles, subadultos y adultos. La otra aproximación consistió en la medición de píxeles de los individuos desde la punta del hocico hasta la base de la cola, a partir de las capturas de pantalla obtenidas de los videos. Posteriormente estas medidas en píxeles fueron transformadas a un sistema métrico teniendo en cuenta que el área de muestreo del suelo de las imágenes fue de 5.2 centímetros/píxel según la relación:

$$\frac{[\text{Ancho del sensor (10.16 mm)} * \text{Altura de vuelo (100000 mm)}]}{[\text{Longitud focal (48 mm)} * \text{Ancho de la imagen (3840 píxeles)}]}$$

Con la clasificación de los individuos en clases de tamaño, usando las dos aproximaciones, se describió la estructura de la población por medio de una gráfica de pirámide poblacional comparando ambas aproximaciones. Con la aproximación de medidas se hizo un histograma de frecuencias resaltando los límites de tamaño descritos por Chomba (2016) así: crías-juveniles (<1.5 m), subadultos (1.51-2.3 m) y adultos (> 2.3 m).

Para describir la distribución geográfica de los individuos o grupos, se georeferenciaron los tamaños de cada población y se agruparon en tres categorías: uno a cuatro individuos, nueve a 14 individuos y 35 individuos. Las revisiones de los videos y las mediciones de los individuos en las capturas de pantalla se hicieron, respectivamente, con los programas VLC media player (VideoLan 2006) e ImageJ (Schneider *et al.* 2021). Todos los mapas y análisis cartográficos se hicieron con el programa QGIS (QGIS 2021).

3.2. Resultados

Tamaño de la población.

Después de la búsqueda de hipopótamos en 9161 hectáreas y 581 kilómetros en las áreas locales definidas para el convenio, entre el 8 de noviembre y el 3 de diciembre de 2021, se observaron un total de 109 hipopótamos a partir de avistamientos directos (80 %) y rastros como huellas, senderos y heces (20 %) en los polígonos y recorridos muestreados. Los muestreos con drones tuvieron un mejor desempeño para la detección de hipopótamos (especialmente en ecosistemas lénticos con coberturas arbóreas poco densas) mientras que los muestreos terrestres o acuáticos se desempeñaron mejor en sistemas acuáticos con coberturas arbóreas más densas (Tabla 3.2).

Tabla 3.2. Número de hipopótamos observados y estimados, y número de grupos de hipopótamos por tipo de registro en las áreas y recorridos hechos en el valle medio del río Magdalena y la Depresión momposina durante noviembre de 2021. A: muestreos terrestres y acuáticos, B: muestreo aéreo. 1: aproximación utilizada para estimar la población del municipio de Magangué en donde no se tuvieron registros directos.

Área o recorrido	Tipo de registro	Población observada (A)	Población observada (B)	Población estimada (IC 95 %)	# de grupos (máx.- min.)
Área 2 (Origen de la invasión)	Avistamiento	49	62	101 (92-110)	6 (35-2)
	Rastros	1	0		
Área 9	Rastros	13	0	13	4 (4-2)
Área 14	Entrevista ¹	-	-	1	Solitario
Área 18	Entrevista ¹	-	-	3	Solitario
Magdalena 2	Rastros	1	0	1	Solitario
Magdalena 3, 4, 5 y 6	Avistamiento	2	0	7 (6-8)	1 (7-7)
Magdalena 8	Rastros	2	0	2	1 (2-2)
Río Cocorná	Avistamiento	0	3	5	3 (3-2)
	Rastros	5	0		
Total		73	65	133	15 (35-2)

Los individuos observados en cada una de los polígonos y recorridos se documentan en el Anexo 3.

Al utilizar el método de la fracción visible se logró estimar el tamaño de la población en varios sitios del Área 2 y en los recorridos por el río Magdalena que incluyeron el Área 9 (Tabla 3.2). Esto resultó en una población estimada de 131 hipopótamos. En el área local del valle medio del río Magdalena.

Por su parte para el área local de la Depresión momposina, no se registraron individuos de forma directa (avistamientos o rastros); no obstante, se entrevistaron a varios pobladores locales que avistaron hipopótamos en los años 2020 y 2021, y que notificaron a la autoridad ambiental de la región CSB (Corporación Autónoma Regional del Sur de Bolívar).

Esos pobladores fueron indagados sobre aspectos clave de la morfología y el comportamiento del animal (sin mencionar la palabra hipopótamos directamente, sino haciendo referencia a animales que no hubieran sido vistos en la región o que no fueran comunes), con el fin de detectar la confiabilidad del registro. Las entrevistas incluidas (Tabla 3.2) se sustentaron en los testimonios de pobladores que describieron características particulares de los hipopótamos como su tamaño, color, forma del hocico, presencia de vibrisas, tamaño de las orejas, movimientos de las orejas, “colmillos” y despliegues territoriales como apertura bucal y muestra de incisivos o bramidos. Así, teniendo en cuenta esas entrevistas, la población de hipopótamos estimada en las dos áreas locales para el año 2021 es de 133 individuos.

Estructura de la población

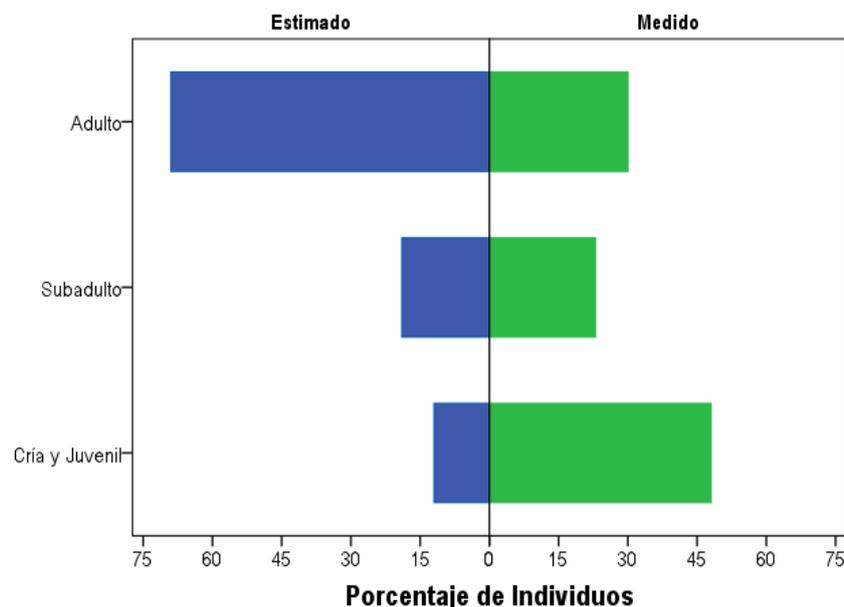


Figura 3.2. Pirámide poblacional en tres clases de tamaño utilizando métodos de estimación visual y medición de imágenes siguiendo la estructura de tamaños de Chomba (2016).

Respecto a la estructura poblacional del hipopótamo en las áreas estudiadas, se encontró que la aproximación basada en una estimación de los tamaños no se consideró como un resultado confiable para describir la estructura de la población (Figura 3.2), debido al nivel de subjetividad que está implícito dentro de las percepciones de tamaño de cada observador, así como al comportamiento anfibio de la especie que al tener la mayor proporción de su cuerpo sumergido dificulta la estimación. En cambio, la aproximación basada en mediciones en las capturas de pantalla permitió describir más precisamente la estructura de la población (Figura 3.2) porque logró superar esos inconvenientes al tener una imagen perpendicular desde arriba que permitió identificar al animal desde su hocico hasta la cola.

Según los 77 individuos y rastros los que se les estimó un tamaño corporal, la estructura de la población de hipopótamos estuvo representada en su mayoría por individuos adultos (53), seguida en su orden por subadultos (15) y crías y juveniles (9); mientras que los 44 individuos medidos describieron a una población estructurada con una mayor abundancia de crías y juveniles (21), seguida por adultos (13) y subadultos (10) (Figura 3.2). Esta última estructura, se ajusta a lo predicho en los modelos recientes (Subalusky et al. 2019, Shurin et al. 2020, Casteblanco-Martínez *et al.* 2021) que indican una población en crecimiento. En ese sentido, la distribución de tamaños de los hipopótamos (Figuras 3.2 y 3.3), refleja un alto reclutamiento que es producto de una alta proporción de adultos reproductivos vs. subadultos, sumado a un estrecho y largo cuidado parental típico de esta especie (Eltringham 1999) y a la disponibilidad ilimitada de hábitats acuáticos y recursos que proveen los ecosistemas del área de estudio (ver capítulos 4 y 5).

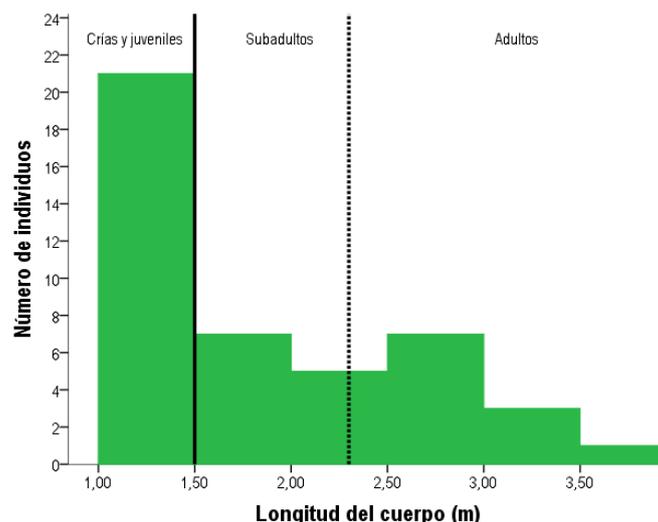


Figura 3.3. Histograma del tamaño corporal de hipopótamos en las capturas de pantalla de los videos de alta resolución provenientes del muestreo aéreo con drones. Las líneas indican el tamaño corporal que diferencia las clases de tamaño definidas por Chomba (2016).

En cuanto a la presencia y distribución de los hipopótamos en las áreas estudiadas, se encontró que, a partir de la evidencia directa (muestreos terrestres, acuáticos y aéreos) e indirecta (entrevistas), y de los recorridos hechos para el muestreo de hipopótamos, se confirmó la presencia reciente de la especie en 17 de los 46 sitios, lo que representa una ocupación del 37 % en las zonas estudio (Figura 3.4).

Adicionalmente se obtuvo evidencia reciente (2019 a 2021) de la especie en zonas no incluidas en el muestreo original, en la ciénaga de Zapatosa (El Banco, Magdalena), en lagos aledaños del corregimiento Estación Cocorná (Puerto Triunfo, Antioquia) y en el río Magdalena en Yondó (Antioquia) en frente de la desembocadura del río Carare (Figura 3.4). Este último registro correspondió a un individuo flotando muerto con evidencia de disparos, detectado por un líder ambiental de Puerto Berrío, a finales de octubre de 2021.

En cuanto a la distribución de grupos de hipopótamos, predominaron dos patrones: el primero de grupos grandes, con nueve a 14 individuos en el sur de la distribución, desde el origen de la invasión en Puerto Triunfo (corregimiento de Doradal) hasta el sur de Puerto Nare, en Antioquia, y la mitad de Puerto Boyacá (Boyacá) (Figura 3.4); y el segundo, de grupos poblacionales pequeños con 2 o 4 hipopótamos (ocasionalmente un hipopótamo solitario), desde el norte de Puerto Nare y Puerto Boyacá hasta Puerto Berrío (Antioquia) y Cimitarra en Santander (Figura 3.4). Estos dos patrones se asemejan a la estructura espacial de una metapoblación de tipo fuente-sumidero o continente-isla en la cual una población fuente (Área 2) grande (>80 individuos) con alto potencial reproductivo, va generando poblaciones compuestas generalmente por dos o tres hipopótamos reproductivos (poblaciones sumidero), que buscan un nuevo territorio para establecerse, crecer y formar una siguiente población fuente que puede establecerse en hábitats de menor o mejor calidad (Área 9 y río Cocorná). Paulatinamente esas poblaciones fuente siguen produciendo poblaciones sumidero a través del tiempo y son las que se observan al norte del valle medio del río Magdalena y en la Depresión momposina y de las cuales se tienen registros desde 2006 hasta el día de hoy (Figura 3.4).

CONVENIO INTERADMINISTRATIVO No 751 DE 2021 SUSCRITO ENTRE EL MINISTERIO DE AMBIENTE Y DESARROLLO SOSTENIBLE, EL INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN DE RECURSOS BIOLÓGICOS “ALEXANDER VON HUMBOLDT” Y LA UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA FACULTAD DE CIENCIAS – INSTITUTO DE CIENCIAS NATURALES – ICN.

“Aunar esfuerzos técnicos administrativos y financieros para la obtención de información demográfica y ecológica de *Hippopotamus amphibius* como insumos para el manejo de la especie en el país”

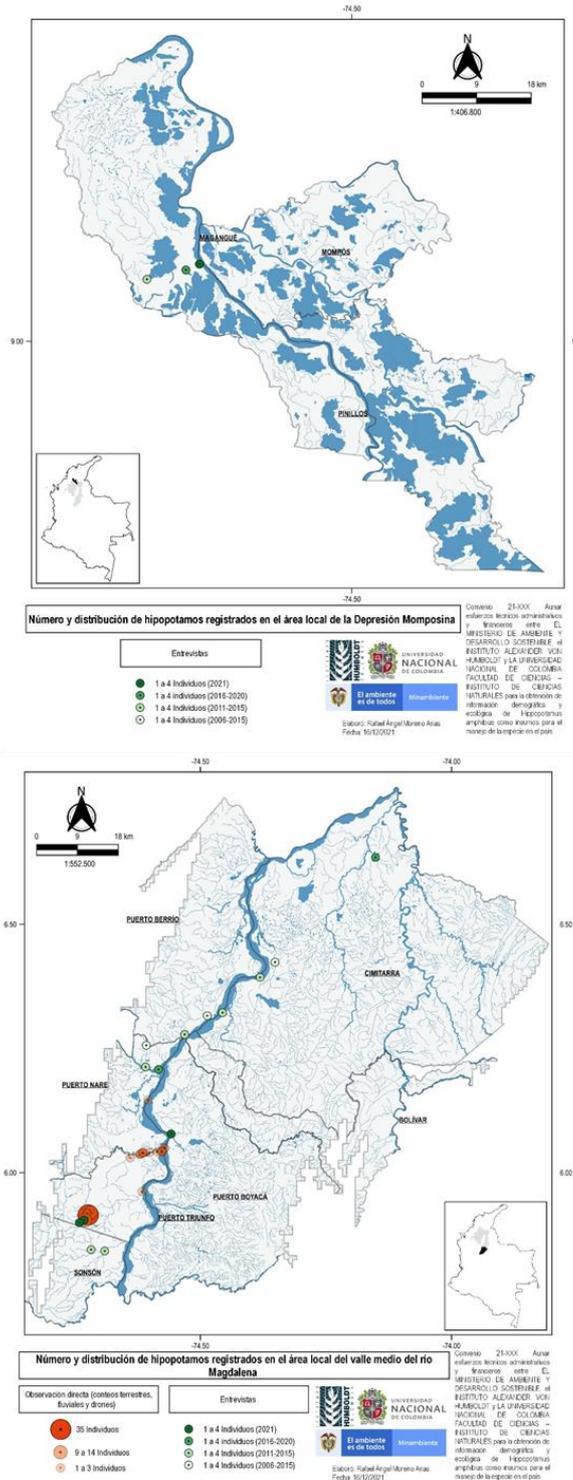


Figura 3.4. Distribución de los registros actuales e históricos de *Hippopotamus amphibius* en las áreas locales estudiadas.

3.3. Discusión

El tamaño de la población de hipopótamos estudiada durante noviembre da cuenta de 109 individuos observados directamente (y dos con entrevistas confiables) que se traducen en 133 individuos estimados de acuerdo con los métodos utilizados. Ese tamaño poblacional es la primera aproximación al estudio demográfico de la especie en Colombia a partir de información primaria y representa el número de hipopótamos en las dos áreas locales estudiadas. Este número debe ser tomado como un tamaño mínimo de la población de hipopótamos establecida en Colombia ya que representa el tamaño de la población en una porción de su área de distribución definida en las dos áreas locales definidas. Es de esperarse que ese valor sea mayor en la medida que se considere una mayor extensión que el área muestreada, se hagan censos en temporadas climáticas de aguas bajas que tienden a una menor subestimación del tamaño de la población de animales acuáticos o se mejoren las condiciones para algunos métodos como el muestreo con drones.

Este tamaño de la población debe entonces considerarse como un número conservador por las siguientes razones: en primer lugar y a pesar de que el área del muestreo fue considerable (cerca de 19850 hectáreas) apenas representó el 17 % del hábitat potencial del hipopótamo en las dos áreas locales estudiadas, así que sí se proyectara la ocupación del 37 % en el hábitat potencial no muestreado, evidentemente se tendría una población más grande que la estimada; en segundo lugar la temporada de aguas altas en la que se hizo el muestreo disminuyó la capacidad de encuentro de hipopótamos (especialmente en el municipio de Magangué) ya que estos, como cualquier animal acuático o semiacuático, están más dispersos cuando el hábitat se extiende, es por tal razón que la búsqueda de estos animales se prefiere hacerla en la temporada de aguas bajas cuando los hipopótamos están más agrupados (Ansell 1965, Scotcher 1978; en tercer lugar y a pesar de que los métodos de búsqueda terrestres, acuáticos y aéreos se complementaron entre sí, la precisión del conteo terrestre se pudo ver afectada y tender a la subestimación del número real de individuos ya fuera por el ángulo de visión del observador o porque los individuos grandes pudieron ocultar de la vista del observador a hipopótamos más pequeños mientras que la precisión en los conteos fluviales se vio afectada por el comportamiento de inmersión frecuente de los animales (Inman 2019) que pudo incrementarse por el ruido generado por los motores fuera de borda, para el caso de los muestreos aéreos ya se ha documentado que en alturas superiores a 60 metros se disminuye la precisión de conteo (Inman et al. 2019), en nuestro caso los vuelos se hicieron en alturas de 100 y 80 metros para mantener la seguridad del vuelo en zonas con topografía variable y presencia de redes eléctricas.

Teniendo en cuenta las consideraciones anteriores, los resultados obtenidos representarían confiablemente el tamaño mínimo de la población de hipopótamos en noviembre de 2021 para las dos áreas locales escogidas. No obstante, ese número de 133 hipopótamos es comparativamente superior a los tamaños poblacionales en varios sitios en la distribución nativa de la especie como la Reserva Quicama en Angola (30 individuos); las Reservas Forestales de Nyanga, Lefini y Tsoulous en el Congo (50 individuos) y el Parque Nacional Monte Alen en Guinea Ecuatorial (50-100 individuos); así como en los parques Nacionales Comoé (Costa de Marfil), Haut Niger (Guinea)

(Brugiere et al. 2006) y Boucle du Baoule (Malí); el complejo Orango e islas Bijagos (Guinea Bissau); la Reserva Luando (Angola) y en el lago Kainji, el Parque Nacional Okumu y las Reservas de Kwiambana, Sambisa y Yankari (Nigeria) donde se han registrado 100 individuos en cada uno de ellos (Lewison y Pluháček. 2017). Pero por otro lado, la población estudiada fue inferior a las registradas en el Santuario de Fauna silvestre de la Isla Tiwai, el parque Nacional Gola y la Reserva Forestal Loma (Sierra Leona) en donde se estiman 150 individuos, en el Parque Nacional W y los ríos Tapoa, Mekrou y Níger (Níger) donde se estiman que habitan entre 150 y 200 hipopótamos o en el área protegida Chinko (República Centroafricana) con 200 individuos (Lewison y Pluháček. 2017). En comparación con el resto de las poblaciones africanas cuantificadas con más de 500 individuos y llegando a los 25000 en el río Luangwa (Zambia) (Lewison y Pluháček. 2017), la población estudiada es muy inferior.

Con relación a las cuantificaciones del tamaño poblacional de los hipopótamos en Colombia, la población estudiada fue mayor a las estimaciones de la población colombiana de 2021 basadas en tasas de crecimiento de poblaciones de hipopótamos africanas (69-74 individuos, Subalusky et al. 2019; 74 individuos Shurin et al. 2020) y en análisis de viabilidad poblacional de rasgos de historias de vida y estocasticidad demográfica (114 +/- 4 individuos, Castebianco-Martínez et al. 2021). Los resultados anteriores que representan entre el 51 % y el 86 % de lo registrado en este estudio, muestran que estos modelos subestimaron el crecimiento de la población de hipopótamos en Colombia especialmente porque estos valores indican el tamaño total en el área de distribución del hipopótamo. En ese sentido es prudente reconocer que a pesar de que el tamaño mínimo (133 individuos) alcanzado por la población de hipopótamos desde el año 1993 responde a una tasa de crecimiento anual del 13 %, es posible que la totalidad de la población que existe actualmente sea resultado de tasas cercanas o superiores a la tasa máxima del 14.5 % calculada por Castebianco-Martínez et al. (2021) para el periodo 1993-2034, lapso en el cual la población llegaría a la mitad de su capacidad de carga.

Estas altas tasas de crecimiento pueden ser resultado de baja estocasticidad demográfica asociada a la ausencia de sequías fuertes y prolongadas y la presencia de cuerpos de agua permanentes todo el año, aspectos opuestos a los que ocurren en el territorio africano y que son responsables del aumento de la mortalidad y la consecuente disminución de la probabilidad de concepción en las poblaciones de África (Laws y Clough 1966, Sayer y Rahka 1974, Marshall y Sayer 1976, Viljoen 1995, Lewison 2007). Sumado a la falta de controladores de la población mencionados, está la respuesta fisiológica que pueden estar teniendo los hipopótamos en un ambiente con abundancia de recursos de hábitat y ausencia de depredadores, y que se asemeja a las respuestas de hipopótamos en cautiverio. En estos casos, las hembras podrían estar llegando a la pubertad antes de los 4 años y concebir entre los 2.7 y 3.9 años (tres años menos de lo conocido en vida silvestre), esta maduración temprana se soportaría por una buena nutrición que permitiría un rápido crecimiento somático y de peso corporal (aproximadamente 1000 kg) que son los factores clave para la maduración del sistema reproductivo (Moreno et al., 2000; Prunier y Quesnel, 2000, Wheaton et al. 2006). Lo anteriormente mencionado estaría explicando la estructura de tamaños observada y esos factores producto de un ambiente sin limitaciones de recursos serían los responsables del alto reclutamiento observado en los hipopótamos en Colombia.

La distribución espacial de los hipopótamos en la áreas estudiadas se caracterizaron por el predominio de grupos altamente dispersos conformados por uno a cinco individuos (diez grupos), seguido por grupos entre 9 y 14 individuos (4 Grupos) cercanos al lago principal de la Hacienda Nápoles donde se encuentra el grupo más grande y que dio origen a la invasión. El patrón predominante de grupos pequeños altamente dispersos contrasta con la distribución espacial documentada en África donde por ejemplo en la región del río Mara en Kenia la mayoría de los grupos (63 %) están conformados por 6 a 50 individuos (Kanga et al. 2011) o en el Parque Nacional Bénoué en Camerún donde también predominan grupos de 10 a 50 individuos (Scholte y Iyah 2016) y en ambos casos estos grupos están poco dispersos espacialmente debido a las limitaciones a la migración lejana que imponen la oferta restringida de recursos (cuerpos de agua y alimento) por las sequías típicas del continente africano y son las que explican en mayor medida el aumento del tamaño de los grupos en la época seca (Laws y Clough 1966).

Las características demográficas (alto reclutamiento) y las condiciones del hábitat (alta y continua oferta recursos hídricos y alimenticios y ausencia de sequías) podrían estar incidiendo en el distribución espacial de los hipopótamos, estructurando dos grandes grupos poblacionales identificados en Lago Principal de la Hacienda Nápoles y el complejo río Cocorná-Magdalena-Isla El Silencio, y que poseen al menos 35 y 25 individuos respectivamente, que estarían funcionando como poblaciones fuente generando poblaciones sumidero de dos a tres individuos cada vez que cíclicamente aumentan sus poblaciones alrededor de los 23 individuos (población estimada del Lago principal de la Hacienda Nápoles en 2009 basado en una tasa de crecimiento de 14.5 %). Esa alta tasa de migración de largas distancias podría favorecerse por la conectividad hídrica natural del río Magdalena, sus tributarios y sus complejos cenagosos, así como el uso del suelo para ganadería donde predominan pastos y fuentes de agua artificiales que pueden ser aprovechados por los hipopótamos. Estas condiciones estarían promoviendo la salida temprana de machos “solteros” con potenciales parejas y sus crías para evitar luchas por el territorio o infanticidios por el macho dominante del grupo principal (Eltringham 1999, Blowers 2008, Lewison 2010) y explicarían los registros de diferentes grupos pequeños en Puerto Berrío, Cimitarra, Barrancabermeja, Tamalameque, El Banco y Magangué desde el año 2008 hasta hoy (Anexos 1 y 3, Subalusky et al. 2019).

Por último, es importante resaltar que la evidencia de un hipopótamo sacrificado por humanos en el municipio de Yondó se suma a las evidencias históricas recopiladas por otros autores (p. ej. <https://letraslibres.com/revista-espana/dos-hipopotamos-tristes/>, Valderrama-Vásquez 2012, Subalusky et al. 2019) en los municipios de Puerto Berrío, Barrancabermeja y Cimitarra y a los más recientes ataques a humanos ocurridos en Puerto Triunfo en 2020 y 2021 (<https://www.elespectador.com/colombia/medellin/campesino-fue-atacado-por-hipopotamo-en-puerto-triunfo-antioquia-article-919094/>, <https://www.elespectador.com/ambiente/reportan-en-antioquia-un-nuevo-ataque-de-un-hipopotamo-a-una-persona/>). Estas evidencias darían cuenta de que el conflicto humano-hipopótamo ha persistido al menos desde 2008 y se ha venido incrementando hasta el día de hoy en la medida que la población de hipopótamos ha aumentado.

5. Capítulo 4. Análisis de hábitat y modelo de idoneidad de hábitat del hipopótamo en Colombia

El hábitat en ecología de la vida silvestre se refiere a un espacio natural que ofrece recursos y condiciones ambientales que facilitan la ocupación de una especie o población y que juntos promueven la sobrevivencia y la reproducción de sus individuos (Krausman 1999, Morrison *et al.* 2007). Por su parte, la calidad de hábitat se refiere a la capacidad del ambiente de promover las condiciones apropiadas para la persistencia de poblaciones e individuos de una especie (Hall *et al.* 1997). Las evaluaciones de calidad de hábitat han sido una aproximación reconocida en el campo de la ecología de la vida silvestre para direccionar y proponer acciones de manejo (Tirpak *et al.* 2009, Reza *et al.* 2013).

Es por lo anterior, que se propuso hacer una evaluación de calidad de hábitat para el hipopótamo en la cuenca baja y media del río Magdalena con el fin de ofrecer información útil para su manejo como especie invasora. La metodología propuesta para desarrollar esta evaluación fue el índice de idoneidad de hábitat (HSI, por sus siglas en inglés, *Habitat Suitability Index*), que es un índice numérico que oscila entre cero (calidad mínima) y uno (calidad óptima) y su elaboración se fundamenta en la información científica disponible de cada especie, específicamente sobre sus principales requerimientos de vida de refugio, reproducción y alimentación (Fish and Wildlife Service US 1981).

El HSI que se planteó para el hipopótamo se desarrolló a partir de las variables que representan los requerimientos de refugio y termorregulación; reproducción; y alimentación de esta especie. Aunque la mayor parte de la información científica disponible actualmente sobre la especie corresponde a estudios en el África (que es donde la especie es nativa), se adaptó la información a las condiciones geográficas y naturales colombianas. El HSI se basa tradicionalmente en umbrales de idoneidad para cada variable (según la información secundaria se determinan los valores medidos en campo a los cuales se asigna un valor entre cero y uno) y generalmente se utilizan cuando no se tienen datos poblacionales en el área de estudio. Sin embargo, en este caso como se tiene información sobre la presencia a través del estudio demográfico, se hizo un modelamiento ecológico más robusto que se basa en la relación entre la abundancia y las variables de hábitat medidas. Aunque el HSI convencionalmente plantea una ecuación final, en la que las distintas variables se combinan con coeficientes de diferente magnitud según su importancia evidente en la información secundaria, en este caso la ecuación salió del modelamiento ecológico mencionado (Fish and Wildlife Service US 1981).

4.1. Métodos

A continuación, se presentan los diferentes requerimientos de vida de la especie, que determinaron la escogencia de las variables de este análisis (HSI por sus siglas en inglés, *Habitat Suitability Index*):

Refugio y termorregulación: Consistió principalmente en los cuerpos de agua, ya que esta especie descansa, defeca y termorregula en el agua durante el día, y debido a las características de su piel evita la exposición prolongada al sol pues podría generarle heridas en forma de grietas (Timbuka 2012, Stears *et al.* 2019). Por lo tanto, entre más grandes sean estos cuerpos de agua, mejor serán las condiciones de refugio para la especie (Chomba *et al.* 2013, Utete 2020). Adicionalmente, la baja velocidad de estos cuerpos de agua, que se da generalmente en meandros o curvas del río y quebradas, permite que los hipopótamos puedan mantener la mitad del cuerpo sumergido mientras descansan y se protegen del sol (Harrison *et al.* 2008, Chansa *et al.* 2011). Teniendo en cuenta que estos individuos son anfibios (tanto el agua como la tierra hacen parte de su ciclo vital), requieren pendientes del terreno no muy pronunciadas para pasar del agua a la tierra antes del anochecer, y empezar su alimentación; y también para que antes del amanecer, vuelvan desde los pastizales hacia el agua para refugiarse del sol y termorregular (Buruso 2017).

Reproducción: la mayoría de las actividades reproductivas de los hipopótamos se dan entre la zona de playas y el agua. La cópula se realiza generalmente dentro del agua y el parto se da en aguas profundas o en tierra. El neonato es conducido por la madre a la tierra al nacer y la lactancia se puede dar tanto en tierra como en el agua, por lo que estas franjas de tierra pueden ser consideradas como guarderías (Chansa *et al.* 2011, Timbuka 2012, Chomba 2013, Stears *et al.* 2019). Se ha registrado que la reproducción inicia cuando hay una alta disponibilidad de pastos para alimentarse (Utete 2020) y también, que la concepción se da más que todo en época seca y los nacimientos en época húmeda (Timbuka 2012).

Alimentación: Los hipopótamos forrajean durante la noche. Aunque se han reportado eventos de alimentación de macrófitas e hidrófitas; arbustos dicotiledóneos, árboles pequeños y herbáceas, (y en casos esporádicos extremos pueden ser carroñeros, carnívoros o caníbales), su principal fuente de alimento son los pastos de menos de 15 cm de altura, debido a su morfología de la boca y su posición de los dientes que los limita para aprovechar pastos más altos. Adicionalmente, tampoco pueden ser muy cortos pues los individuos terminan comiendo arena o el sustrato del suelo (Lock 1972, Harrison *et al.* 2008, Timbuka 2012, Stears *et al.* 2019).

En una noche un individuo adulto puede ingerir entre 40 y 50 kg de masa húmeda de pasto (Lock 1972, Lewison y Carter 2004, Harrison *et al.* 2008, Timbuka 2012, Michez *et al.* 2013, Dudley *et al.* 2016, Buruso 2017, Stears *et al.* 2018, Stears *et al.* 2019, , Subalusky *et al.* 2021, Timbuka 2012, Utete 2020). Lewison y Carter (2004) afirman que la distancia de la visita desde el cuerpo de agua hacia el pastizal está relacionada con la calidad del pasto. Afirman que el número de visitas nocturnas desde el agua hacia los pastizales puede variar; especialmente entre época seca y húmeda; pues la distancia del agua hasta el pastizal cambia y por ende el gasto energético en los viajes también (Stears *et al.* 2018). Además, esta especie presenta un estómago largo, con cámaras o divertículos anteriores como los rumiantes y con una cámara media donde realizan la digestión fermentativa y una cámara posterior que secreta el jugo gástrico. Sin embargo, no rumian el alimento en la boca por lo que se denominan *pseudorumiantes*. Es por esto que tienen ciertas restricciones de digestibilidad, como en época seca cuando la

calidad de los pastos decrece y por ende se les facilita en época húmeda cuando se incrementa (Timbuka 2012).

Basados en esta información se presenta el HSI con sus respectivas variables y los requerimientos de vida con los que se relacionan:

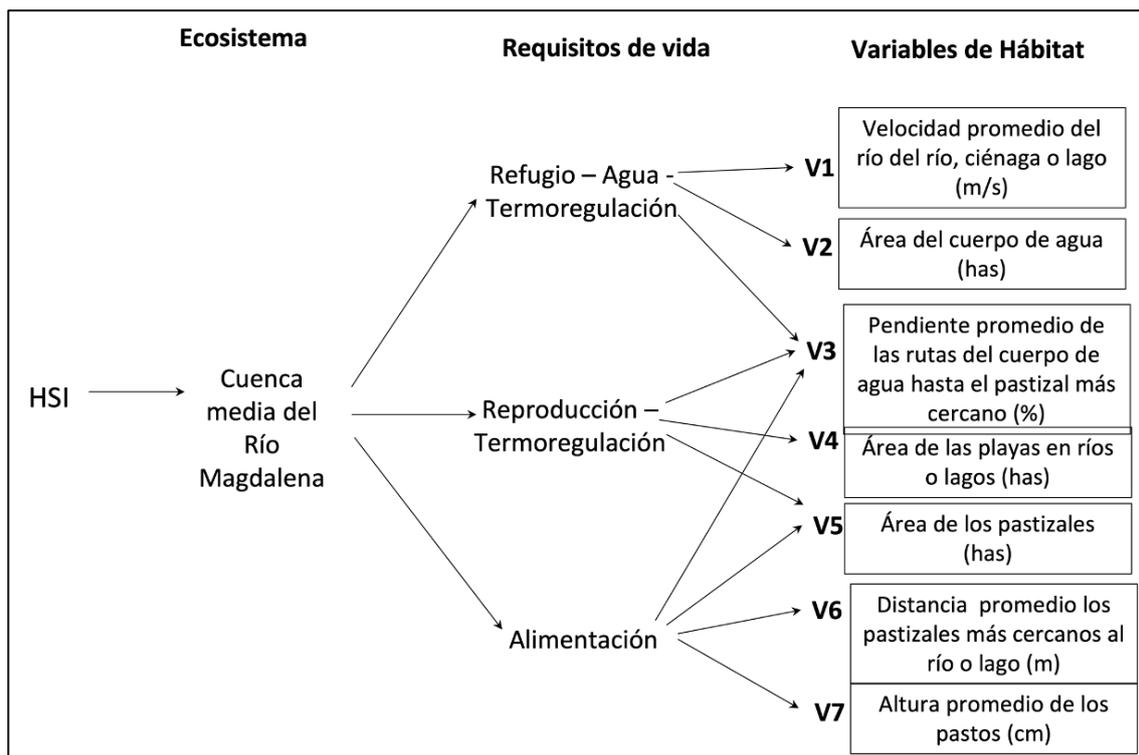


Figura 4.1. Variables de hábitat por requisitos de vida utilizadas para el Índice de idoneidad del hábitat (HSI) del hipopótamo.

"Aunar esfuerzos técnicos administrativos y financieros para la obtención de información demográfica y ecológica de *Hippopotamus amphibius* como insumos para el manejo de la especie en el país"

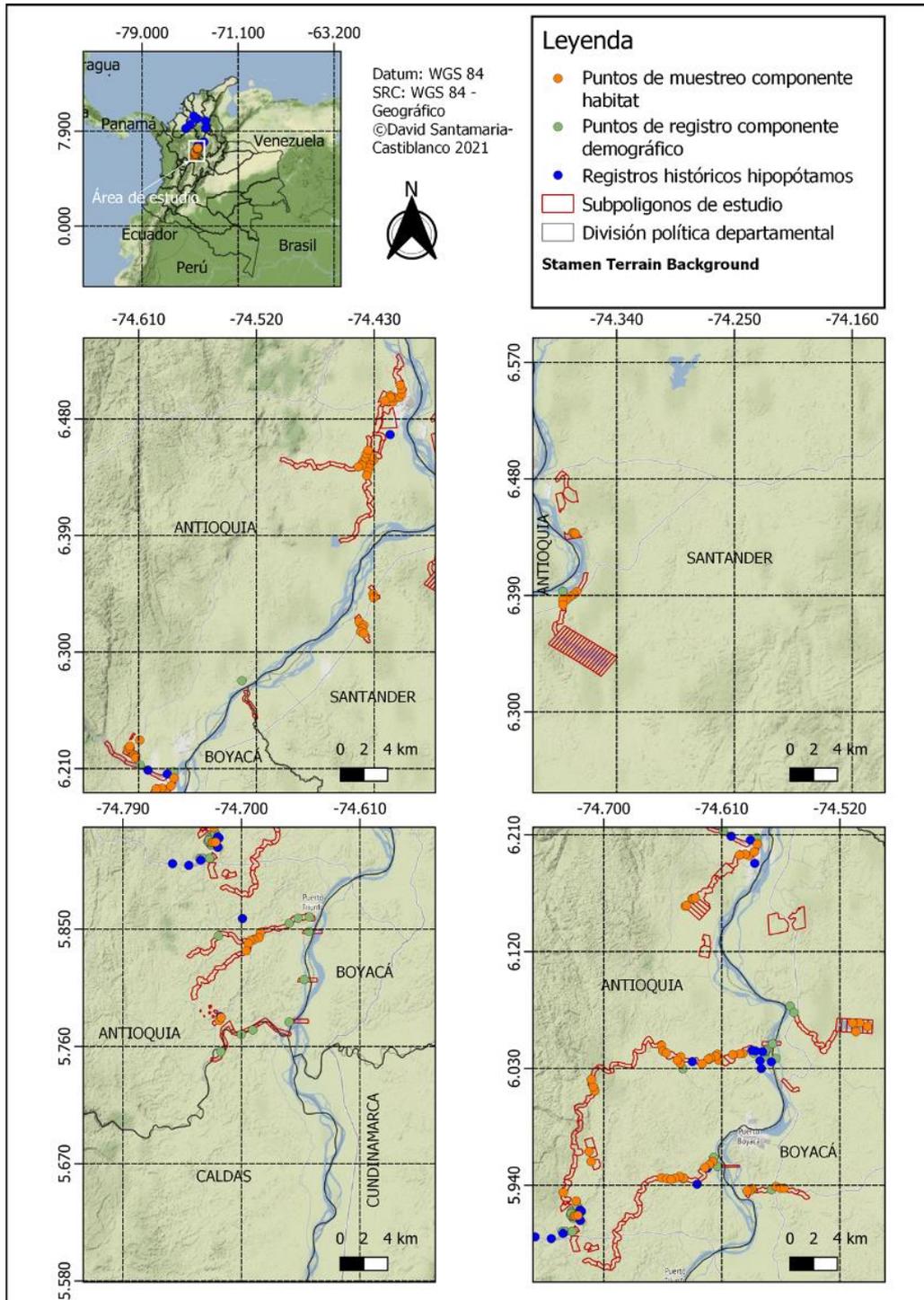


Figura 4.2. Área de estudio, unidades de muestreo y puntos de muestreo asociados con el análisis de hábitat del hipopótamo en cuerpos de agua lóticos y lénticos en el área local del valle medio del río Magdalena.

El tamaño de las unidades de muestreo para la medición de las variables de hábitat en el área de estudio se definió según los datos reportados en África de “Home Range” o rango de vida, distancias de visitas de forrajeo y densidades (Timbuka 2012, Harrison *et al.* 2008, Stears *et al.* 2019). Además, para definir ese tamaño, se tuvieron en cuenta las condiciones fisionómicas de los cuerpos de agua y su vegetación circundante. Para el análisis de hábitat se definieron 206 unidades de muestreo en cuerpos de agua lóticos (ríos y quebradas) y lénticos (lagos) del área de muestreo, asociados a los registros históricos de la especie en Colombia desde su introducción. En el caso de las unidades de muestreo de cuerpos lénticos, los límites naturales de las riberas (como bosques y carreteras) de los cuerpos de agua se utilizaron para delinear los polígonos y en el caso de los lóticos se realizó un buffer de 150 m a cada lado de quebradas y ríos pequeños; y en ríos grandes como el Magdalena se trazaron polígonos con una extensión aproximada de 0.56 Km² (Figura 4.2). Las variables de hábitat se midieron de dos formas; una son mediciones en campo con instrumentos y la otra son mediciones hechas a partir de imágenes satelitales (Tabla 4.1).

Tabla 4.1. Variables, medición y fuente usadas en la construcción del HSI para *Hippopotamus amphibius* en el área local del valle medio del río Magdalena.

Variables	Medición y obtención	Fuente
V1 Velocidad promedio del cuerpo de agua (m/s)	Se contabilizó el tiempo que tardó en recorrer un objeto de madera flotante en 10 m de río o quebrada para aplicar la fórmula $Velocidad = \frac{Distancia}{Tiempo}$. Se hicieron tres mediciones en cada unidad de muestreo. Para obtener un estimado de la velocidad del cuerpo de agua en unidades de muestreo donde no se pudo realizar labor de campo, se ajustó una regresión múltiple en R (Core Team 2018), donde la velocidad promedio fue la variable respuesta y el área del cuerpo de agua y la pendiente promedio las variables explicativas. A partir de este modelo se ajustó una predicción en donde los valores de las variables explicativas de las unidades no visitadas fueron los predictores y la velocidad predicha la variable respuesta.	Harrison <i>et al.</i> 2008, Chansa <i>et al.</i> 2011, Timbuka 2012, Chomba <i>et al.</i> 2013.
V2 Área del cuerpo de agua (has)	Se midió en QGIS (Equipo de desarrollo 2021) usando la imagen satelital Bing Aerial.	Chansa <i>et al.</i> 2011, Chomba <i>et al.</i> 2013, Stears <i>et al.</i> 2019, Utete 2020.
V3 Pendiente promedio de las rutas del cuerpo de agua hasta el pastizal más cercano (%)	Se usó la herramienta “Ruta” de Google Earth para definir 5 posibles rutas desde los cuerpos de agua hacia los pastizales en cada subpolígono, medir su pendiente y finalmente promediarlas en Excel.	Timbuka 2012; Chomba 2013; Buruso 2018.
V4 Área de las playas en los ríos o lagos (has)	Se midió en QGIS (Equipo de desarrollo 2021) usando la imagen satelital Bing Aerial.	Chansa <i>et al.</i> 2011, Timbuka 2012, Chomba 2013, Stears <i>et al.</i> 2019.

“Aunar esfuerzos técnicos administrativos y financieros para la obtención de información demográfica y ecológica de *Hippopotamus amphibius* como insumos para el manejo de la especie en el país”

V5 Área de los pastizales (has)	Se midió en QGIS (Equipo de desarrollo 2021) usando la imagen satelital Bing Aerial.	Stears <i>et al.</i> 2019.
V6: Distancia promedio hasta los pastizales más cercanos al río o lago (m)	Se midió en QGIS (Equipo de desarrollo 2021) usando la imagen satelital Bing Aerial.	Lewison y Carter 2004, Timbuka 2012, Michex <i>et al.</i> 2013, Dudley <i>et al.</i> 2016, Buruso 2018, Steras <i>et al.</i> 2019, Subalusky 2021, Utete 2020.
V7 Altura promedio de los pastizales (cm)	Se utilizó la metodología para coberturas vegetales homogéneas propuesta por Rudas (2019). En campo se hicieron de una a tres estrellas por unidad de muestreo según la extensión, la logística y la variabilidad de los pastos con el fin de obtener un valor promedio para cada una de las unidades de muestreo. Como no se pudieron visitar todas las unidades de muestreo en campo, el valor medio de las alturas medidas en campo fue el valor asignado a las unidades no visitadas (Figura 4.3).	Lock 1972, Harrison <i>et al.</i> 2008, Timbuka 2012, Stears <i>et al.</i> 2019.

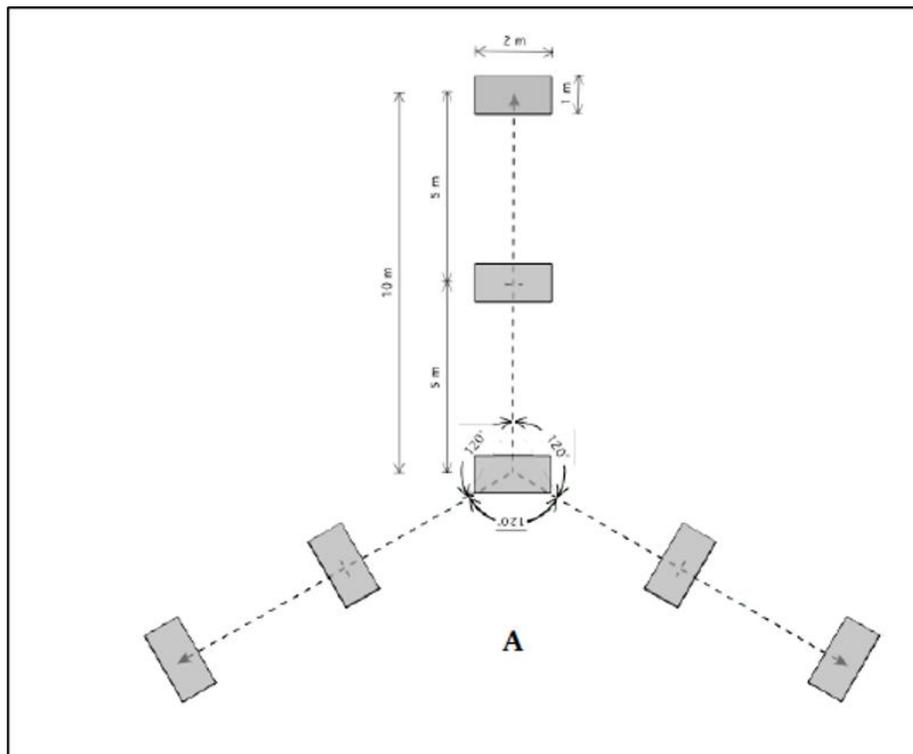


Figura 4.3. Estrella para mediciones en coberturas vegetales homogéneas, Rudas (2019), usada para medición de la altura de los pastizales en el área local del valle medio del río Magdalena

Una vez analizadas las imágenes satelitales y hechos los promedios de todas las variables, se consolidó una base de datos con los datos de filas por unidades de

muestreo y columnas con presencias y ausencias; y los valores de las diferentes variables de hábitat.

Para iniciar el análisis de los datos se revisó si las variables medidas tuvieron un alto nivel de correlación, esto con el objetivo de no redundar la información ingresada en los modelos. Posteriormente, se analizaron cuáles fueron las mejores combinaciones de variables para explicar la ocurrencia de la especie. Esto se hizo ajustando una regresión logística por medio de Modelos Lineales Generalizados (GLM, por sus siglas en inglés), en donde las presencias y las ausencias de los hipopótamos fueron la variable respuesta y las variables de hábitat sus predictores. Se utilizaron registros de todo tipo en el área de estudio: registros históricos, huellas, avistamientos oculares, avistamientos con drones y entrevistas georreferenciadas. Es importante tener en cuenta que para los registros históricos se asumió que las condiciones de hábitat del área de estudio no han cambiado drásticamente en el tiempo.

Se recomienda utilizar GLM cuando la variable respuesta tiene muchos ceros, como en el caso de los conteos de los hipopótamos en Colombia. Después de revisar algunos supuestos según el modelo escogido, se realizó la selección del grupo de los mejores modelos. En ecología hay varias maneras de hacer esta selección, aunque en este caso se hizo una “selección manual de avance” en el cual se empieza por evaluar los modelos más simples (con una sola variable explicativa) hasta llegar a los más complejos (con varias variables explicativas). Para hacer la selección, a cada modelo o combinación de variables se le calculó un AIC (Coeficiente de Información de Akaike, por sus siglas en inglés) y al final los modelos que tuvieron los menores valores de AIC ($\Delta AIC \leq 2$) se seleccionaron como los de mejor ajuste (Burnham y Anderson 2002, Chandler y King 2011). La regresión logística inicial, considerando todos los tipos de cuerpos de agua (lénticos y lóticos) como un solo conjunto de datos, resultó con un mejor modelo con una sola variable explicativa para la presencia de los hipopótamos. Es por esta razón y considerando que la naturaleza de los cuerpos de agua y los atributos del paisaje que los rodean son bien diferentes, se decidió hacer el análisis de hábitat y la selección de los modelos por aparte.

Habiendo definido el grupo de modelos más ajustados para el caso de los cuerpos de agua lóticos, se calculó un modelo promedio, que tiene en cuenta los parámetros de cada uno de los modelos con mejor ajuste, con el fin de tener una sola ecuación con coeficientes o parámetros para cada variable y un intercepto; que finalmente fue la ecuación que se aplicó para calcular la probabilidad de ocurrencia como aproximación del HSI de la especie en las respectivas unidades de muestreo. En el caso del análisis para los cuerpos de agua lénticos, se seleccionó sólo un modelo que hizo las veces de modelo promedio, y su ecuación respectiva se usó para calcular la probabilidad de ocurrencia como aproximación del HSI del hipopótamo en los lagos del área de estudio. Hasta este apartado, se realizaron todos los análisis con el Software R (Core Team 2018) y diferentes paquetes específicos.

Finalmente, por medio del software QGIS (QGIS - Equipo de desarrollo 2021), se asignó el valor de HSI a cada una de las unidades de muestreo y se hizo una partición de estos según la optimización de las particiones naturales de Jenks (Jenks 1977) para obtener diferentes niveles de idoneidad de hábitat: “muy baja idoneidad”; “baja idoneidad”;

“idoneidad moderada” “idoneidad alta”; e “idoneidad muy alta”. A cada uno de estos niveles se les asignó un color con el fin de construir una salida espacialmente explícita. Por depender de ecuaciones de modelos diferentes, se hicieron particiones de los datos por aparte para cuerpos de agua lóticos y lénticos.

4.2. Resultados

En el caso de los cuerpos lóticos (ríos y quebradas), el conjunto de los mejores modelos ($\Delta AICc \leq 2$) incluyó tres variables: área del cuerpo de agua, pendiente promedio de las rutas del cuerpo de agua hasta el pastizal más cercano y distancia promedio los pastizales más cercanos al río como los mejores predictores de la ocurrencia de hipopótamos en el área de estudio. Además, estas variables se relacionan con los tres requerimientos de vida del hipopótamo (refugio, reproducción y alimentación) (Tabla 4.2, Figura 4.1).

Tabla 4.2. Resultados de la selección de los modelos lineales generalizados (distribución binomial) del hipopótamo en los cuerpos de agua lóticos en el área local del valle medio del río Magdalena.

AICc	Delta AIC	K (No. Parámetros)	Peso Akaike	Modelos Logísticos MLG
107.6	0	3	0.215	Ocurrencia = Distprom + Acuerpa
108.2	0.6	2	0.162	Ocurrencia = Distprom
108.3	0.7	4	0.155	Ocurrencia = Distprom + Acuerpa + Pendienteprom
108.4	0.8	2	0.141	Ocurrencia = Acuerpa
109.5	1.9	3	0.083	Ocurrencia = Distprom + Pendienteprom

Variables referenciadas como: Ocurrencia: presencias y ausencias del hipopótamo; Distprom: distancia promedio de los pastizales más cercanos al río o quebrada (m); Acuerpa: área del cuerpo de agua (has); Pendienteprom: pendiente promedio de las rutas del cuerpo de agua hasta el pastizal más cercano (%).

El modelo promedio obtenido y la respectiva gráfica de cada una de las variables, muestra una asociación positiva de la probabilidad de ocurrencia de la especie con el área de los cuerpos de agua, negativa con la distancia promedio de los pastizales más cercanos, y negativa con la pendiente promedio de la rutas del cuerpo de agua hasta el pastizal más cercano (Tabla 4.3, Figura 4.4).

Tabla 4.3. Modelo promedio e intervalos de confianza al 95% para los modelos lineales generalizados (distribución binomial) de *H. amphibius* en los cuerpos lóticos en el área local del valle medio del río Magdalena.

Variable	Coefficiente en el modelo	Bajo	Alto
Intercepto	-1.58803	-2.5521512	-0.6239035
Distprom	-0.02461	-0.0728543	0.01208168
Acuerpa	0.03402	-0.0043795	0.10544473
Pendienteprom	-0.04298	-0.4485582	0.17011414

Variables referenciadas como: Ocurrencia: presencias y ausencias del hipopótamo; Distprom: distancia promedio de los pastizales más cercanos al río o quebrada (m); Acuerpa: área del cuerpo de agua (has); Pendienteprom: pendiente promedio de las rutas del cuerpo de agua hasta el pastizal más cercano (%).

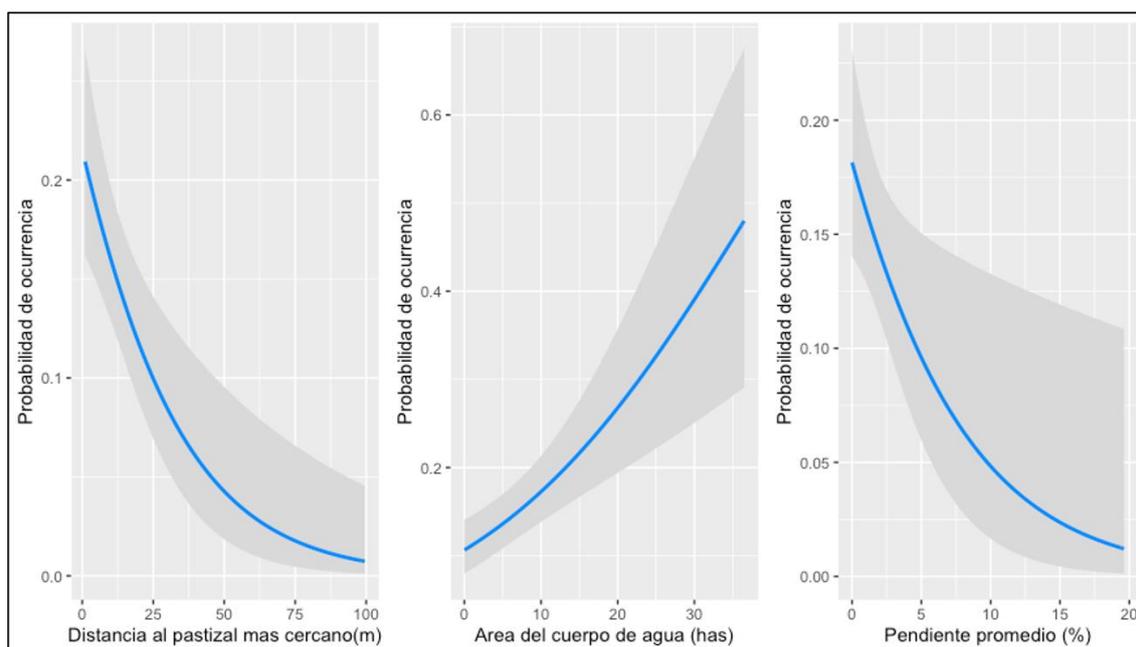


Figura 4.4. Probabilidad de ocurrencia de *H. amphibius* en relación con la distancia promedio los pastizales más cercanos al río o quebrada, el área del cuerpo de agua y la pendiente promedio de las rutas del cuerpo de agua hasta el pastizal más cercano en los cuerpos lóticos del valle medio del río Magdalena. El área sombreada es $1 \pm$ Error Estándar.

Para los cuerpos léticos (lagos) la selección de modelos resultó en una sola combinación de variables. El área del cuerpo de agua presentó una asociación negativa con la ocurrencia de la especie y la distancia promedio de los pastizales más cercanos al lago presentó una asociación positiva con la ocurrencia. Estas dos variables están relacionadas con dos de los tres requerimientos de vida del hipopótamo (refugio y alimentación). (Tabla 4.4, Tabla 4.5, Figura 4.5).

Tabla 4.4. Resultados de la selección de los modelos lineales generalizados (distribución binomial) del hipopótamo los cuerpos léticos del valle medio del río Magdalena.

AICc	Delta AIC	K (No. Parámetros)	Peso Akaike	Modelos Logísticos MLG
------	-----------	--------------------	-------------	------------------------

“Aunar esfuerzos técnicos administrativos y financieros para la obtención de información demográfica y ecológica de *Hippopotamus amphibius* como insumos para el manejo de la especie en el país”

37.7	0	3	0.701	Occurrencia = Distprom + Acuerpa
------	---	---	-------	----------------------------------

Variables referenciadas como: Ocurrencia: presencias y ausencias del hipopótamo; Distprom: distancia promedio de los pastizales más cercanos al lago (m); Acuerpa: área del cuerpo de agua (has).

Tabla 4.5. Coeficientes e intervalos de confianza al 95% para el mejor modelo lineal generalizado (distribución binomial) de *Hippopotamus amphibius* en los cuerpos lénticos del valle medio del río Magdalena.

Variable	Coeficiente en el modelo	Bajo	Alto
Intercepto	-2.19043	-3.532308069	-1.1267323
Distprom	0.01894	0.003570067	0.03700443
Acuerpa	-0.19995	-0.5908025	-0.0253084

Variables referenciadas como: Ocurrencia: presencias y ausencias del hipopótamo; Distprom: distancia promedio de los pastizales más cercanos al río o quebrada (m); Acuerpa: área del cuerpo de agua (has).

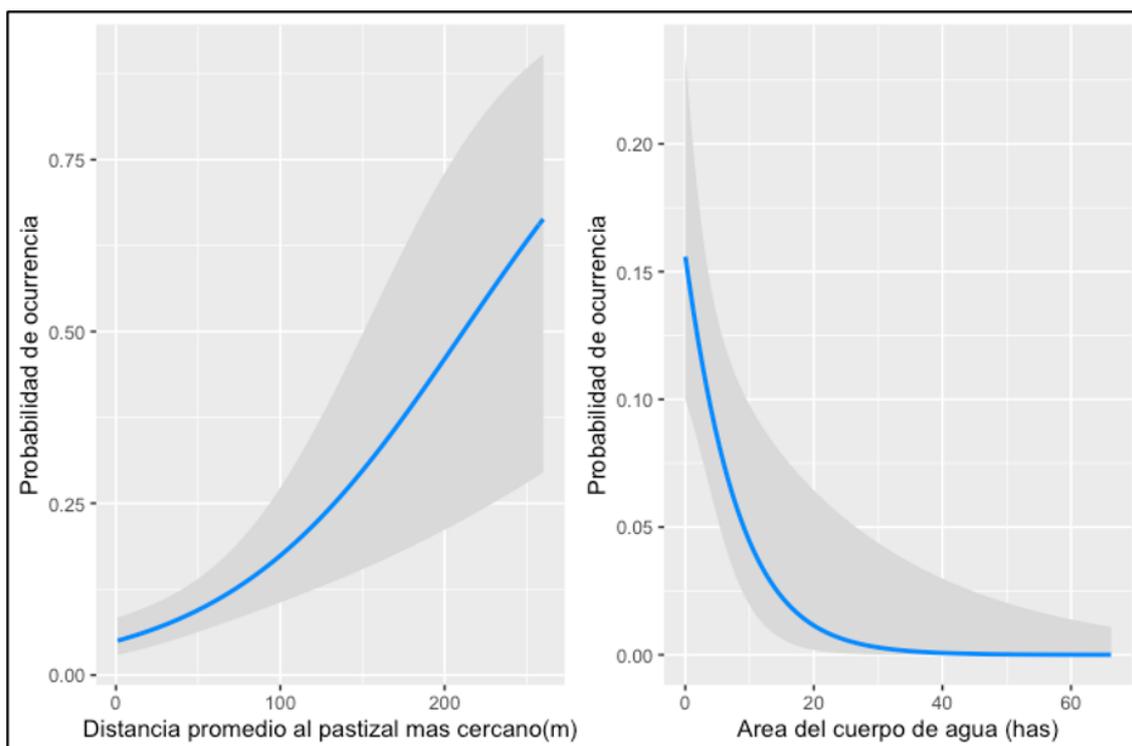


Figura 4.5. Probabilidad de ocurrencia de *H. amphibius* en relación con la distancia promedio de los pastizales más cercanos al lago y el área del cuerpo de agua en los cuerpos lénticos del valle medio del río Magdalena. El área sombreada es $1 \pm$ Error Estándar.

La idoneidad de hábitat de *Hippopotamus amphibius* en cuerpos lénticos fue muy baja en 3.8% (IC 95% 1.2–8.7) del área de estudio; baja en un 27.5% (IC 95% 20– 36); moderada en un 42% (IC 95% 33.4–51); alta en un 22.1% (IC 95% 15.3– 30.2); y muy alta en un 4.6% (IC 95% 1.7 – 9.7). En el caso de los cuerpos lénticos, la idoneidad de

la especie fue muy baja para un 50.6% (IC 95% 38.9–63.4) del valle medio del área evaluada; baja en un 37.3% (IC 95% 26.4– 49.2); moderada en un 6.6% (IC 95% 2.2– 14.9); alta en un 2.6% (IC 95% 0.3– 9.3); y muy alta en un 2.6% (IC 95% 0.3– 9.3) (Figura 4.6).

Se encontró evidencia de que la zona evaluada del valle medio del río Magdalena en Colombia tiene una idoneidad de hábitat diversa, que va desde zonas de muy baja idoneidad hasta zonas de muy alta idoneidad en los cuerpos lóticos y lénticos para la ocurrencia de *H. amphibius*. Considerando que un 26.7% del área evaluada en cuerpos lóticos y el 5.2% del área evaluada en los cuerpos lénticos es altamente idónea para *H. amphibius*, es importante intensificar las acciones de manejo de la especie en estas unidades de muestreo, por tener condiciones apropiadas y, según los resultados, la mayor probabilidad de ser ocupadas por la especie para su reproducción y sobrevivencia.

"Aunar esfuerzos técnicos administrativos y financieros para la obtención de información demográfica y ecológica de *Hippopotamus amphibius* como insumos para el manejo de la especie en el país"

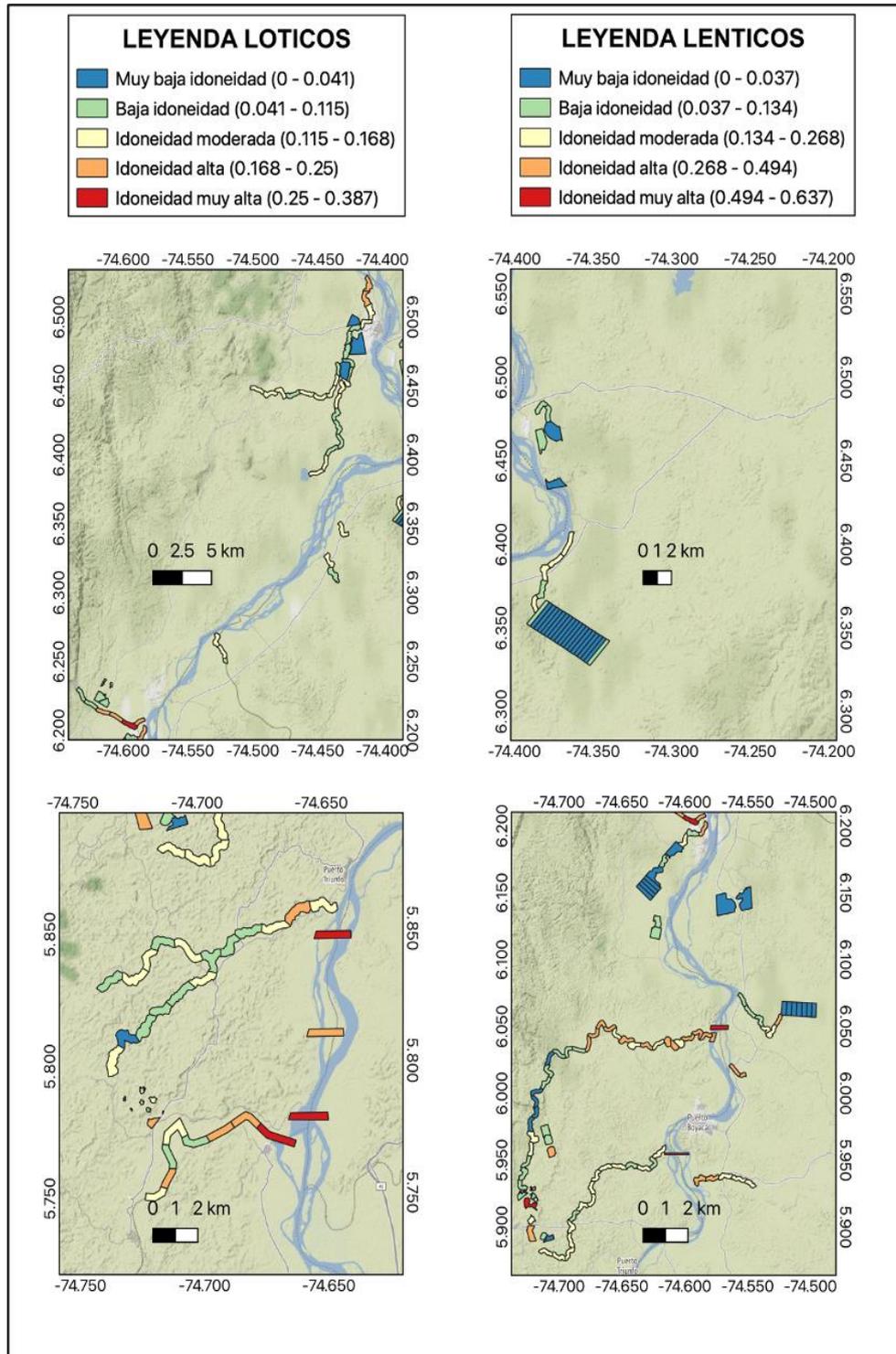


Figura 4.6. HSI espacialmente explícito para *H. amphibius* en ecosistemas lóticos y lénticos del valle medio del río Magdalena.

4.3. Discusión

La evaluación de hábitat realizada en los cuerpos lóticos para la población de hipopótamos en el valle medio del río Magdalena en Colombia presenta tres coincidencias con lo reportado en el África por varios autores; que la presencia de la especie en las diferentes zonas es mayor a medida que los cuerpos de agua incrementan su tamaño, aumentando sus posibilidades de refugio y termorregulación. También, que la distancia desde los cuerpos de agua hasta pastizales como fuente de alimentación influencia fuertemente la ocurrencia de los individuos en el área de estudio, que entre mayor sea esta, es menos probable que la especie ocurra. Además, la pendiente promedio de las rutas por las que el hipopótamo puede acceder desde el agua hacia los pastizales o desde estos hacia los cuerpos de agua es un factor limitante para su ocurrencia (Lewison y Carter 2004, Chansa *et al.* 2011, Timbuka 2012, Chomba 2013; Chomba *et al.* 2013, Michex *et al.* 2013, Dudley *et al.* 2016, Buruso 2018, Stears *et al.* 2019, Subalusky 2021, Utete 2020). Teniendo en cuenta que en Colombia la población de hipopótamos no tiene un predador natural, estas variables, en conjunto con la interacción de la especie con las comunidades humanas rurales de la zona, deben considerarse como las principales limitantes para su sobrevivencia y reproducción (Castelblanco-Martínez *et al.* 2021).

En el caso de los cuerpos lénticos los resultados fueron contrarios a los hallazgos históricos en poblaciones africanas de *Hippopotamus amphibius*. El análisis de hábitat evidenció que entre mayor sean los cuerpos de agua de los lagos, menor es la probabilidad de ocurrencia de la especie, y también que entre mayor sea la distancia desde el cuerpo de agua al pastizal más cercano, mayor es su probabilidad de ocurrencia (Lewison y Carter 2004, Chansa *et al.* 2011, Timbuka 2012, Chomba *et al.* 2013, Michex *et al.* 2013, Dudley *et al.* 2016, Buruso 2018, Stears *et al.* 2019, Subalusky 2021, Utete 2020). En este caso, la pendiente promedio no tuvo una influencia fuerte en la ocurrencia. Estos resultados pueden estar fuertemente influenciados por un desbalance entre el número de unidades muestreadas y las presencias de los hipopótamos en cuerpos lénticos. Una regresión logística se ajusta mucho mejor cuando se tienen dos escenarios: el primero con un número de muestras muy grande y un número de presencias bajo; o en el segundo cuando se tienen muestras pequeñas y un buen balance entre presencias y ausencias (Nelder y Wedderburn 1972).

Otras variables evaluadas como la velocidad del cuerpo de agua, el área de los pastizales, el área de las playas y la altura de los pastos no están siendo factores determinantes para la ocurrencia de las poblaciones de hipopótamos en Colombia. Esto puede estar relacionado con la estructura ecológica de los ecosistemas colombianos del Magdalena medio que difiere mucho de las condiciones africanas (Castelblanco-Martínez *et al.* 2021).

En el caso de la velocidad del cuerpo de agua, es importante mencionar que solo se evaluó en cuerpos lóticos, ya que en lénticos es igual a cero. Dentro de las unidades de muestreo de cuerpos lóticos evaluadas, solo hay trece que pertenecen a lo que se puede denominar ríos (río Magdalena y río La Miel), en los que la velocidad del agua es mucho más alta que en las quebradas, a las que pertenecen las 118 unidades restantes. Este

desbalance en la muestra puede estar ocultando el efecto real que tiene la velocidad del agua en la ocurrencia de la especie en Colombia.

Si se tiene en cuenta que el Magdalena medio tiene un paisaje ganadero con áreas extensas de pastos de buena calidad en cercanía a los cuerpos de agua, y que prácticamente es un factor que no limita la posibilidad de forrajeo de la especie (Boron *et al.* 2019, Castelblanco-Martínez *et al.* 2021); no es extraño que el área de los pastizales no sea un factor determinante en la ocurrencia de la especie en la región.

Finalmente, la altura de los pastos no resultó determinante en la ocurrencia de los hipopótamos en Colombia y por ende no afecta la idoneidad de su hábitat. Si se tiene en cuenta que el promedio de la altura de los pastos medidos en el valle del Magdalena fue de 29 cm aproximadamente y que su variabilidad fue muy alta en las parcelas evaluadas, queda pendiente un estudio de selección de hábitat a nivel de individuo para determinar si realmente acá en Colombia se cumplen los 15 cm como límite superior del forrajeo reportado para la especie en África (Timbuka 2012).

6. Capítulo 5. Análisis de paisaje y mapas de las rutas potenciales de dispersión del hipopótamo en Colombia

Para construir las rutas de conectividad de un animal se utiliza el enfoque de conectividad funcional, el cual toma en cuenta la interacción de la especie con los elementos del paisaje y no solamente los elementos que componen a este último o la ubicación topológica en el mismo. En este sentido, se aprovechan los fundamentos de la teoría de circuitos y de la teoría de grafos, que permite la conectividad que el paisaje proporciona y facilita o limita el desplazamiento de los individuos por los diferentes elementos del paisaje. Bajo el enfoque de circuitos, se considera al paisaje como un circuito eléctrico, constituido por píxeles con una resistencia dada para la especie y en lugar de electricidad se considera el flujo de individuos a través de cada píxel. Como resultado se pueden obtener las rutas que representan menor resistencia para el desplazamiento y por tanto mayor probabilidad de flujo o posibles rutas óptimas para dispersión de esta especie exótica (McRae *et al.* 2008). Con el enfoque de la teoría de grafos se busca conectar nodos a través de aristas, en este caso las aristas pueden ser rutas (no necesariamente líneas rectas) que se van a dar en función del costo-distancia en la que incurre cada una para conectar un par de nodos.

Para elaborar este tipo de análisis se requiere de dos insumos fundamentales: matrices de resistencia y nodos a conectar. Las matrices de resistencia se construyen basadas en la biología de la especie y particularmente sobre aspectos físicos y ecológicos que puedan influir en el desplazamiento de los individuos por el paisaje (por ejemplo, coberturas de la tierra, pendientes, cercanía a espacios urbanizados, o a cuerpos de agua, etc.). Por su parte, los nodos son aquellas porciones del espacio geográfico con alta relevancia para los propósitos del análisis (p. ej. áreas protegidas que se desean conectar, zonas con alta idoneidad de hábitat, rangos geográficos de poblaciones viables, etc.) Los resultados de los análisis de conectividad se obtienen al comparar el costo en el que incurren los individuos al desplazarse por cada una de las posibles rutas que conectan a los nodos entre sí (Keller *et al.* 2012).

5.1. Métodos

Se construyeron matrices de resistencia para *H. amphibius* basados en las variables a nivel de paisaje de las que se disponía cartografía a nivel nacional. Se procuró incluir variables hídricas como el Índice topográfico de humedad – TWI (Dossou *et al.*, 2018) e Índice integrado del estado de conectividad – CSI (Grill *et al.* 2019); variables de paisaje como pendiente, coberturas de la tierra (Buruso 2017), elementos de huella humana (poblaciones humanas y distancia a carreteras) (Scholte y Iyah, 2016), y variables climáticas (biomodelos (Lewison, 2007). Las variables de altitud, pendiente, tipo de coberturas, distancia a poblaciones humanas y distancia a carreteras fueron calificadas (independientemente por cada investigador involucrado en el estudio en función de la resistencia (ninguna = 0, resistencia absoluta = 100) que cada categoría o valor de la variable opondría al desplazamiento del hipopótamo (Anexo 4). Posteriormente todas las variables (altitud, pendiente, tipo de cobertura, distancia a poblaciones humanas, distancia a carreteras, TWI, CSI, clima - asociado al Biomodelo) fueron ponderadas por pares por los mismos investigadores para determinar la

importancia relativa de cada variable en la construcción del modelo de resistencias (Anexo 4, Tabla 5.1). Con estos datos se hizo el tratamiento de la información cartográfica mediante álgebra de mapas en ArcGIS 10.5., obteniendo una matriz de resistencia para el escenario actual y otra para el escenario de una potencial dispersión por el país (Figuras 5.1 y 5.2).

Tabla 5.1. Variables usadas en la construcción del modelo de resistencia para *Hippopotamus amphibius* y sus aportes relativos.

Variable	Peso de la variable	% peso de la variable
Pendiente	0.31131	31.13130
Coberturas	0.21483	21.48230
Población humana	0.09895	9.89468
Distancia a carreteras	0.08931	8.93064
Índice topográfico de humedad (TWI)	0.10423	10.42327
Índice integrado del estado de conectividad (CSI)	0.13532	13.53168
Biomodelo (variables climáticas)	0.04605	4.60551

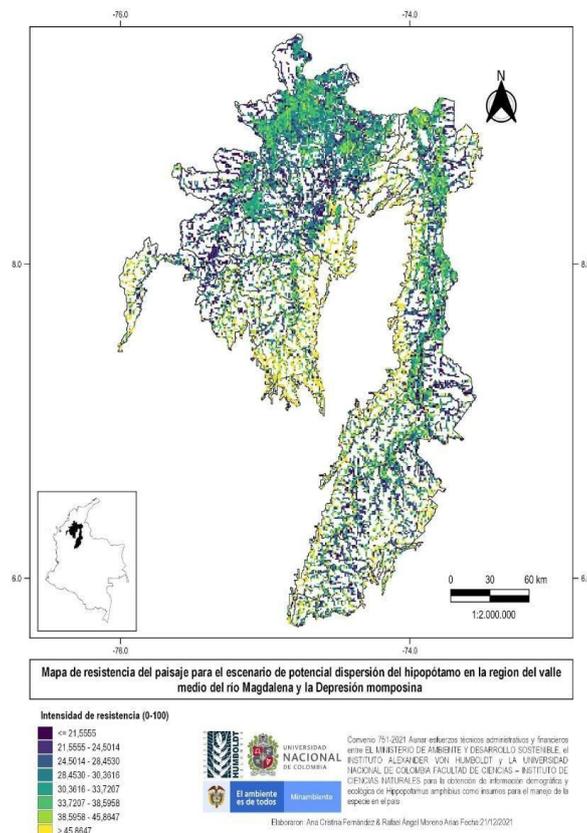
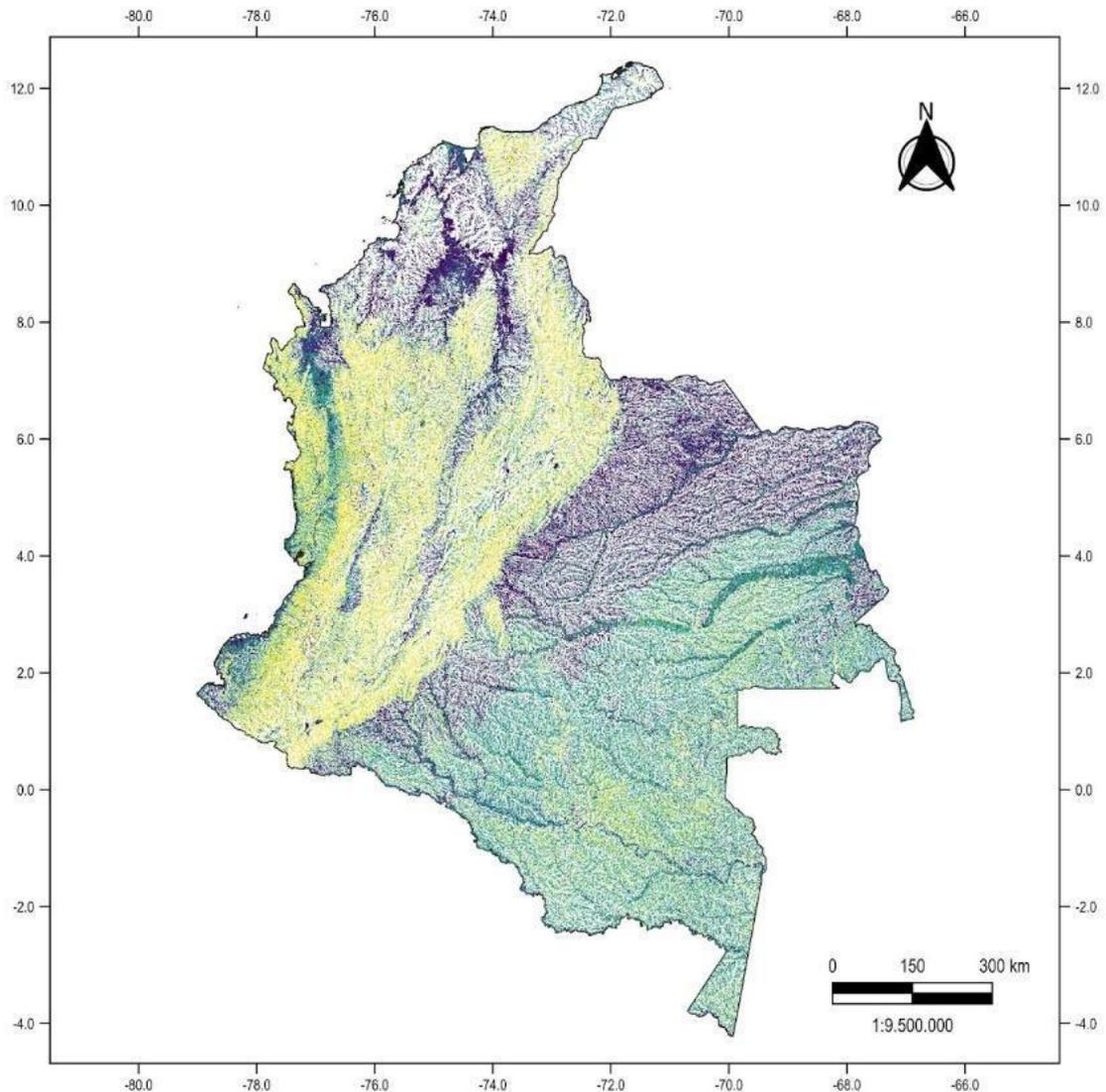


Figura 5.1. Mapa de resistencia para el escenario de dispersión actual del hipopótamo en el área de estudio regional



Mapa de resistencia del paisaje para el escenario de potencial dispersión del hipopótamo en Colombia

Intensidad de resistencia (0-100)



Figura 5.2. Mapa de resistencia para el escenario de dispersión potencial del hipopótamo en Colombia.

Los nodos se seleccionaron desde dos perspectivas. La primera se basó en los mapas binarios de ocurrencia del hipopótamo (sección 2), con el umbral de presencia del percentil 10, el cual elimina el 10% de las áreas con los valores más bajos (Radosavljevi y Anderson 2014). Se utilizó el modelo binario del Biomodelo I, para seleccionar los nodos del modelo de conectividad actual, y el mapa binario del Biomodelo II para la selección de nodos del escenario de potencial expansión por el territorio colombiano. No obstante, se usó una segunda perspectiva para la selección de nodos ya que, según el criterio experto, el Biomodelo es la variable con el menor aporte a la resistencia general. Por ello, se decidió usar los deciles de la matriz de resistencia, de forma tal que se eliminará el 80% de los píxeles con mayor resistencia general y así se obtuvieron nodos que estuvieran ubicados en zonas constituidas por los píxeles con baja resistencia para la especie y por tanto donde aumenta la probabilidad de establecer núcleos poblacionales.

Los insumos descritos previamente (matriz de resistencia del escenario actual, matriz de resistencia en el escenario de potencial dispersión por el territorio nacional y nodos obtenidos a partir de los Biomodelos y de la matriz de resistencia para cada escenario) se procesaron en los programas Linkage Mapper (McRae y Kavanagh, 2011) y Circuitscape (McRae y Shah, 2009) para obtener los modelos de conectividad correspondientes a cada escenario. Para determinar cuáles nodos tenían el potencial de hacer aportes importantes a la dispersión de los hipopótamos por el país, se calcularon las tres fracciones que componen la probabilidad de dispersión entre parches: dPCintra (conectividad intraparche), dPCflux (conjunción del área de hábitat adecuado y su posición topológica en el paisaje) y dPCconnector (posición topológica de un parche en el paisaje y su potencial de funcionar como stepping Stone) (Elliot et al., 2014 y Saura y Torné, 2009), para ello se usó la aplicación Conefor Sensoide (Saura y Torné, 2009).

Para la dispersión de *H. amphibius* mediada por mecanismos que no son propios de la especie, se describieron otras vías distintas a la dispersión natural descritas por la CBD (CDB 2014, Hulme et al. 2008) que explican la potencial dispersión de la especie a zonas que son naturalmente inaccesibles para ella. Para propósitos ilustrativo del impacto diferencial de mecanismos de dispersión naturales y mediados por el ser humano, se comparó el tiempo que la especie hubiera tardado en llegar a zonas donde se sabe o se presume que han llegado allí mediante el transporte por humanos, a través de corredores definidos naturales definidos como rutas de mínimo costo, y el tiempo que tardarían a través de un desplazamiento vía terrestre mediado por el ser humano.

Este ejercicio se hizo para tres casos: un individuo que fue avistado en Magangué y otro que fue avistado en Moñitos, los cuales presumiblemente llegaron a estas áreas para el uso como mascotas (Hugo López com. pers. 2021) y tres individuos que fueron donados por la autoridad ambiental CORNARE al zoológico Los Caimanes en Buenavista (Córdoba), como parte de una colección zoológica.

Para estimar el tiempo de dispersión se tomó como referencia el tiempo transcurrido entre el primer reporte de hipopótamos fuera de la Hacienda Nápoles (2006) y la confirmación del establecimiento de un macho adulto en el río San Bartolomé entre Puerto Berrío y Yondó en 2009. La distancia que separa a estos dos puntos es

de 113 Km, por lo que se calculó una tasa de desplazamiento de 3.1 km/mes. Se prefirió usar este valor en lugar de los registrados en África (p. ej. Stears et al. 2021) debido a que las condiciones ambientales en Colombia son diferentes a las de África. Posteriormente se calcularon los tiempos de desplazamiento asumiendo que los animales se hubiesen desplazado hasta cada uno de los tres lugares mediante las rutas de mínimo costo obtenidas a partir del análisis basado en teoría de grafos.

5.2. Resultados

Los cuatro modelos de conectividad que se presentan a continuación representan las potenciales rutas de dispersión de *H. amphibius*, en el escenario actual y el escenario de potencial dispersión por el territorio colombiano. Cada escenario fue analizado con nodos obtenidos a partir de los Biomodelos o a partir de las matrices de resistencia.

En el primer modelo correspondió a las rutas de dispersión en el escenario actual con nodos basados en variables climáticas (Biomodelo) y de acuerdo con los análisis basados en la teoría de circuitos, los patrones generales de dispersión estuvieron definidos por conductancias con valores que oscilaron entre 0 y 3 (Figura 5.3). Estos resultados mostraron que el río Magdalena y el río San Juan en Santander representaron las mayores conductancias acumuladas para la especie, seguidas por las conductancias acumuladas del río Cauca en la región de La Mojana y entre Caucasia y Nechí. Otros afluentes del río Magdalena como el Carare, Cimitarra o Nechí representaron una conductancia intermedia y los afluentes de menor orden la menor conductancia acumulada al hipopótamo.

El río Cocorná en su último tramo tuvo valores de conductancia de 2.1, mientras que el río Magdalena en la desembocadura del Cocorná alcanzó valores de 2.36. Esta área es importante porque allí se ha establecido uno de los núcleos poblacionales identificados en este estudio. Otro punto importante fue el río Magdalena, alrededor de 5 Km al norte del casco urbano de Puerto Triunfo, donde se dió la conductancia acumulada más alta, con un valor de 3.0. Es de destacar que todos los sitios con presencia de hipopótamos esentaron conductancia mayor o igual a 2.0 (Figura 5.3).

Por otro lado, al analizar la misma región geográfica bajo la teoría de grafos se obtuvieron corredores de conectividad basados en el costo-distancia acumulado (Figura 5.4). En este escenario, buena parte del área de estudio correspondió a un gran nodo constituido por las regiones del Magdalena medio y La Mojana con una rutas de mínimo costo que parten de la zona occidental de La Mojana con dirección al occidente y que conectaron al nodo Magdalena Medio - La Mojana con otro gran nodo en el río Sinú que no es visible por el corte del mapa en el área de estudio regional (Figura 5.4).

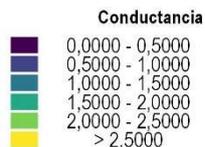
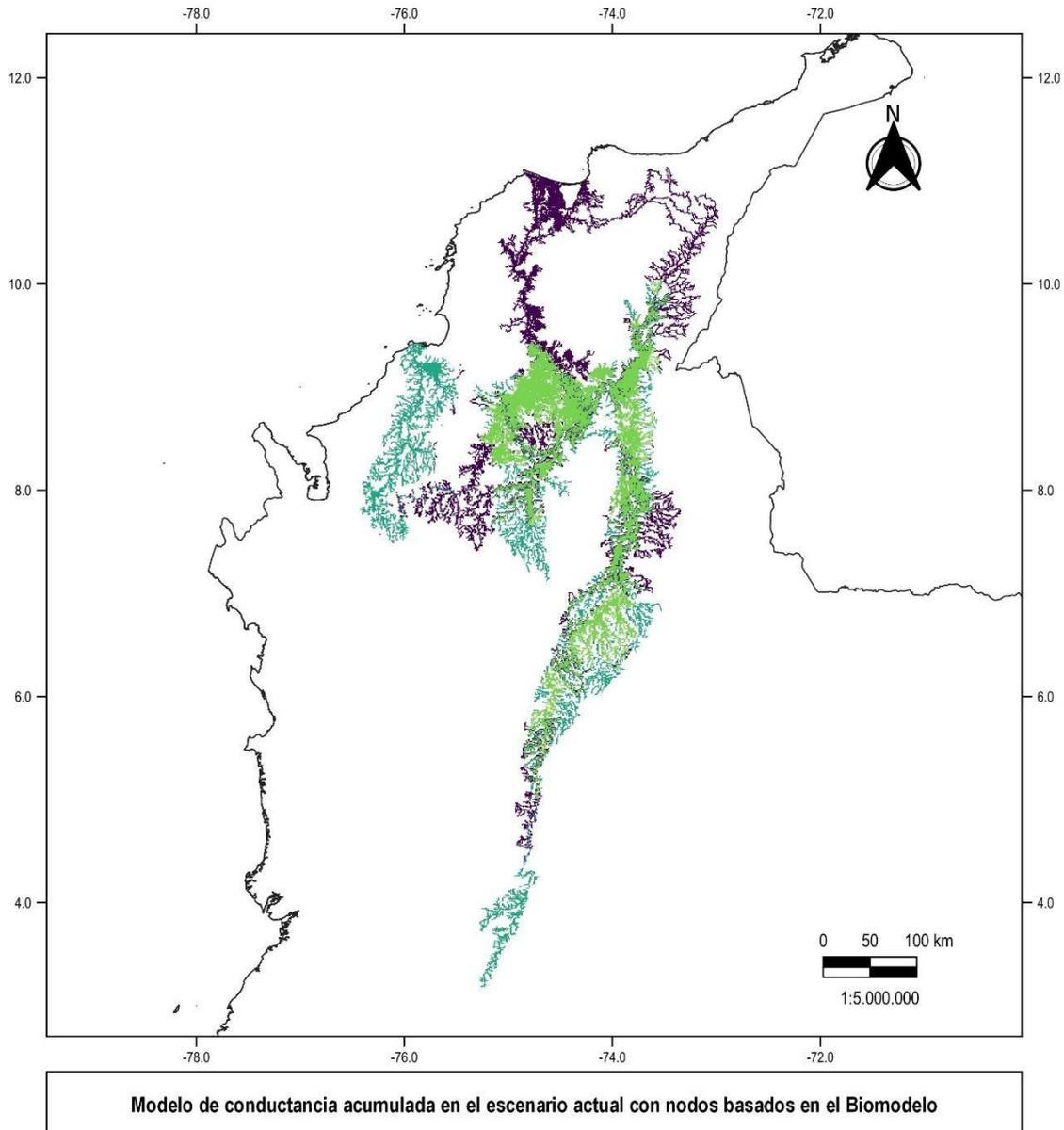
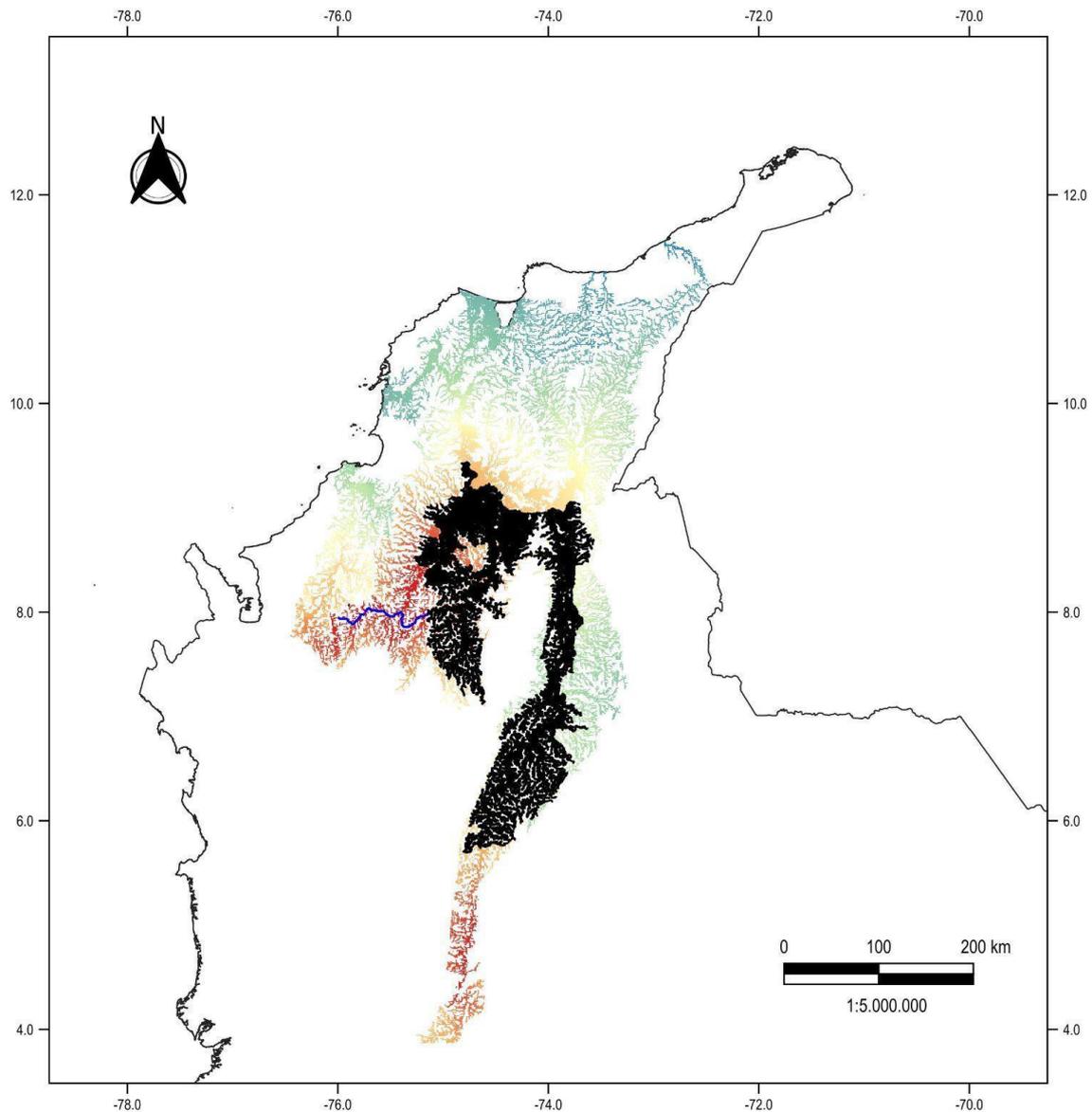


Figura 5.3. Modelo de conductancia acumulada para el hipopótamo en el escenario actual con nodos basados en el Biomodelo.



Modelo de conectividad en el actual de potencial dispersión con nodos basados en el Biomodelo

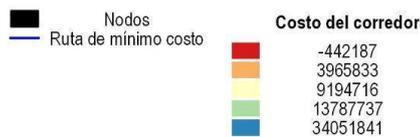


Figura 5.4. Red de conectividad para el hipopótamo en el escenario actual con nodos basados en el Biomodelo.

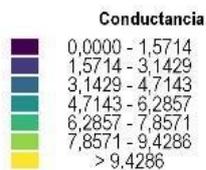
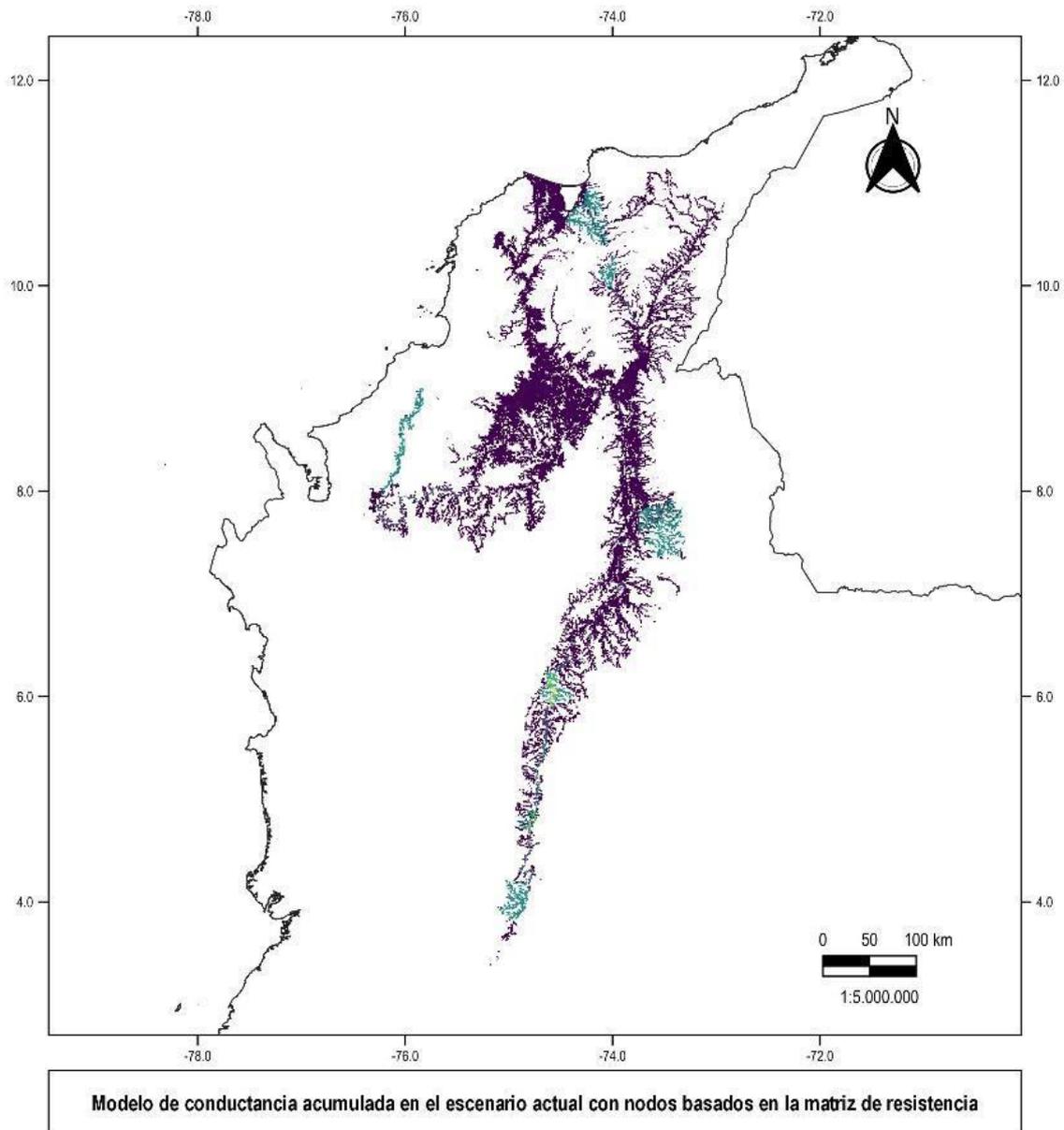


Figura 5.5 Modelo de conductancia acumulada para el hipopótamo en el escenario actual con nodos basados en la matriz de resistencia.

El segundo modelo (Figura 5.5) describió el escenario actual cuando los nodos correspondieron a las zonas con menor resistencia. Se identificaron seis nodos: un gran nodo ubicado entre Puerto Triunfo, Puerto Nare y Puerto Boyacá, en el Magdalena medio, dos de ellos ubicados en el Magdalena aguas arriba de la desembocadura del Cocorná, otro en el río Lebrija, dos nodos asociados a la desembocadura del río Magdalena cerca a Bocas de Ceniza y un nodo en el bajo Sinú.

Este escenario dió relevancia a variables de paisaje, hídricas y de huella humana que no habían sido consideradas en la selección de nodos en el escenario anterior. En el mapa de corrientes (Figura 5.5) se evidenció que las mayores conductancias se acumulan en los ríos Magdalena, San Jorge, Cimitarra y San Juan (Santander). En este escenario se alcanzaron valores de conductancia desde 0 hasta 10.6, siendo los valores más altos los del río Magdalena, donde se ubicó el nodo Puerto Triunfo, Puerto Nare y Puerto Boyacá.

En el resto del Magdalena medio la conductancia fue cercana a 4. No obstante, en el río San Jorge se alcanzaron conductancias entre 4 y 6 en regiones que no se solapan con ningún nodo. Esto indicó que este río que corre entre las serranías de San Jerónimo y Ayapel podría ser un buen hábitat para el hipopótamo y una vía de dispersión hacia el extremo noroccidental del país. Además de la marcada diferencia en la conductancia del San Jorge, este escenario se diferenció del primero (Figura 5.4) en que los tributarios menores del Magdalena medio, el Bajo Cauca y el Nechí tuvieron conductancias bajas, cercanas a cero (Figura 5.5).

En la Figura 5.6 se describieron los corredores de conectividad que los hipopótamos podrían usar para desplazarse entre los diferentes nodos así como las rutas de mínimo costo que permitirían que los animales que se encuentran el nodo Puerto Triunfo, Puerto Nare y Puerto Boyacá se desplazaran hasta los dos nodos aguas abajo en el Magdalena medio, el río Lebrija, el Sinú y el bajo Magdalena. En estos casos el propio río Magdalena, La Mojana, el río Cauca y el río San Jorge serían elementos clave para la conectividad facilitando la dispersión del hipopótamo a esas regiones.

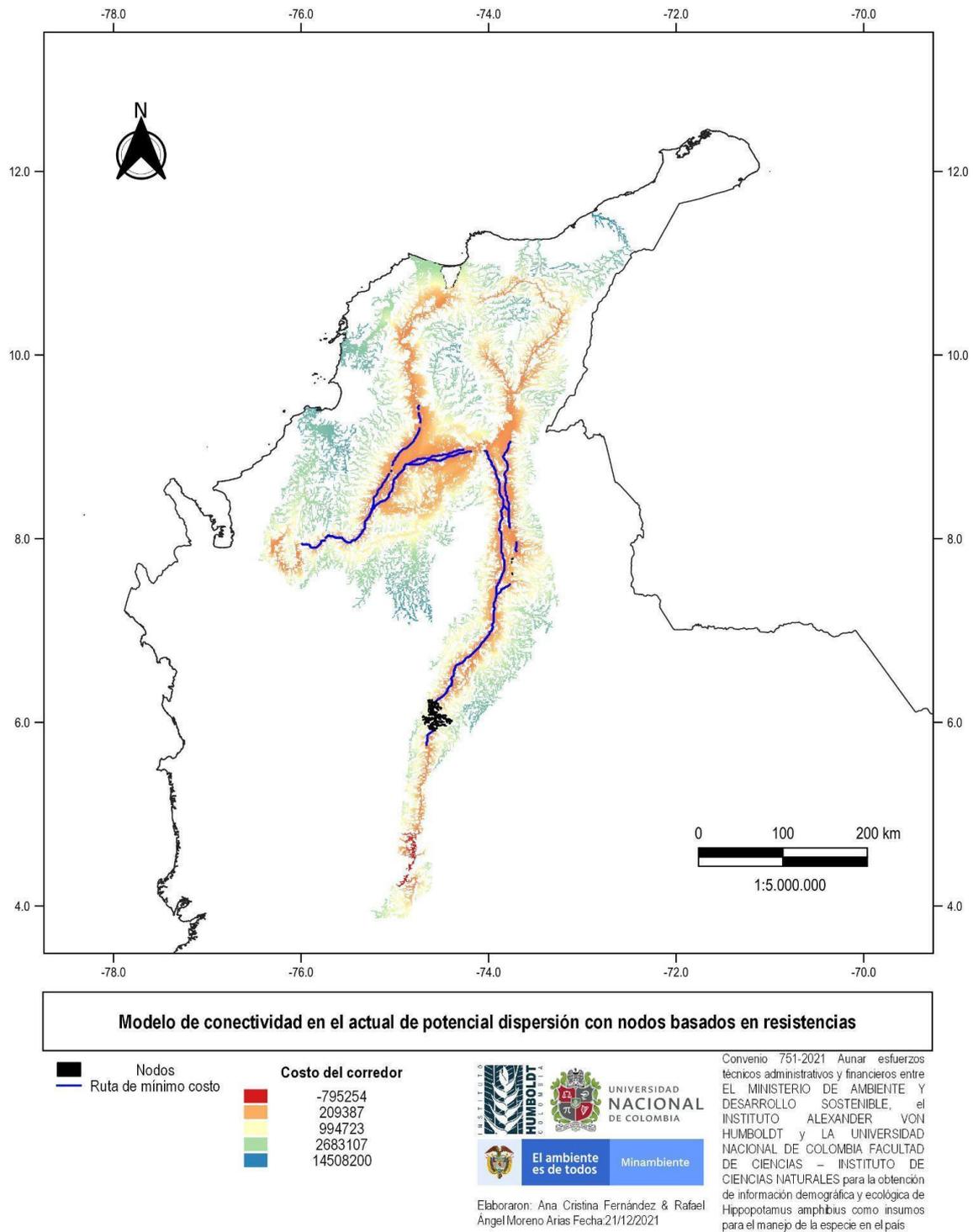


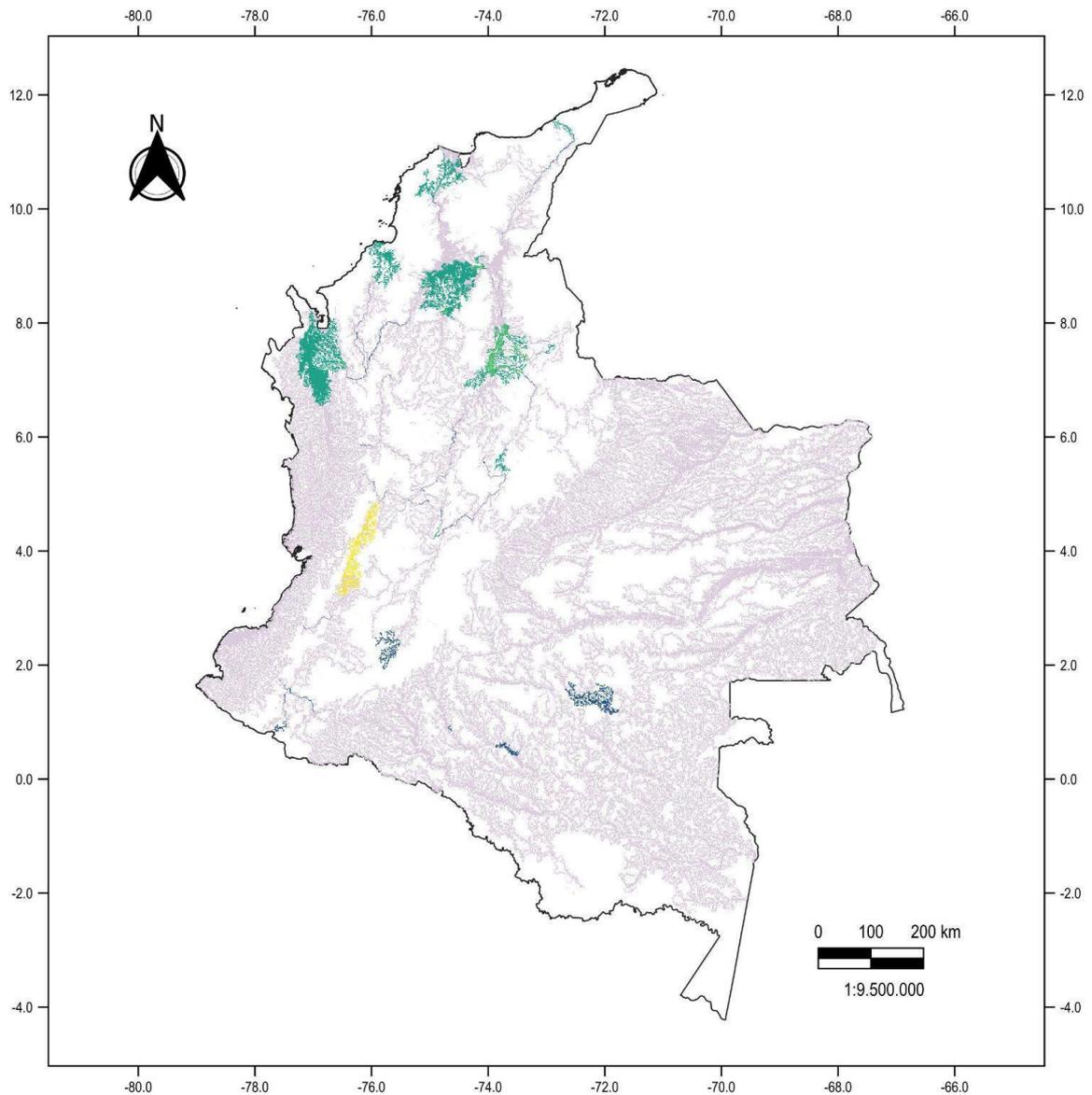
Figura 5.6. Red de conectividad del hipopótamo en el escenario actual con nodos basados en resistencia.

El siguiente escenario (Figura 5.7) correspondió a la dispersión potencial a través del territorio nacional con nodos seleccionados a partir del Biomodelo. Aquí se pudieron detectar quince nodos con alta conductancia: tres en la región amazónica, tres nodos en la región Andina, cuatro en los valles interandinos, uno en el norte de la región pacífica y cuatro en la región Caribe (Figura 5.7) que se interconectan a través de circuitos de baja conductancia pero con valores más altos en el Bajo Magdalena, La Mojana y el norte del departamento del Chocó.

Adicionalmente, se pudieron identificar tres zonas de paso entre la región Andina y las planicies de los Llanos Orientales y la Amazonia: i) los ríos Chicamocha y Fonce en Santander (conductancias cercanas a 0.5), ii) los ríos Teusacá, Blanco, Tunjuelito y Une en Cundinamarca (con conductancias de alrededor de 0.7) y iii) los ríos Juanambú y San Pedro entre Nariño y Putumayo (con conductancias alrededor de 1.5). Aquí es interesante resaltar que estos tres pasos por la cordillera se dan en puntos muy específicos, donde se condensa todo el flujo de individuos a áreas delimitadas por un solo afluente y con conductancias relativamente bajas (de 0.5 a 1.5), a diferencia de lo que sucede en otras áreas como el Atrato donde el flujo se dispersa por varios afluentes. Este patrón puede explicarse porque las tierras altas de la Cordillera Oriental representan entornos poco amigables para la especie (lo que explica las bajas conductancias), pero en estos tres puntos específicamente se dan las condiciones para que los individuos pudieran transitar desde el valle del Magdalena hacia otras zonas del país.

El análisis basado en teoría de grafos (Figura 5.8) indicó que cerca a la confluencia de las tres cordilleras existe un corredor y una ruta de mínimo costo que permitiría el paso del hipopótamo de la zona cordillerana hacia las planicies del sur y oriente del país, aunque allí no exista un hábitat climático óptimo para la especie, lo cual coincide con los resultados obtenidos mediante teoría de circuitos. Además, se evidencia que todos los nodos pueden conectarse entre sí al menos por una ruta de mínimo costo. Por tanto, este escenario podría ser considerado como conservador ya que el hábitat que constituye los nodos es definido por variables de un solo tipo climático.

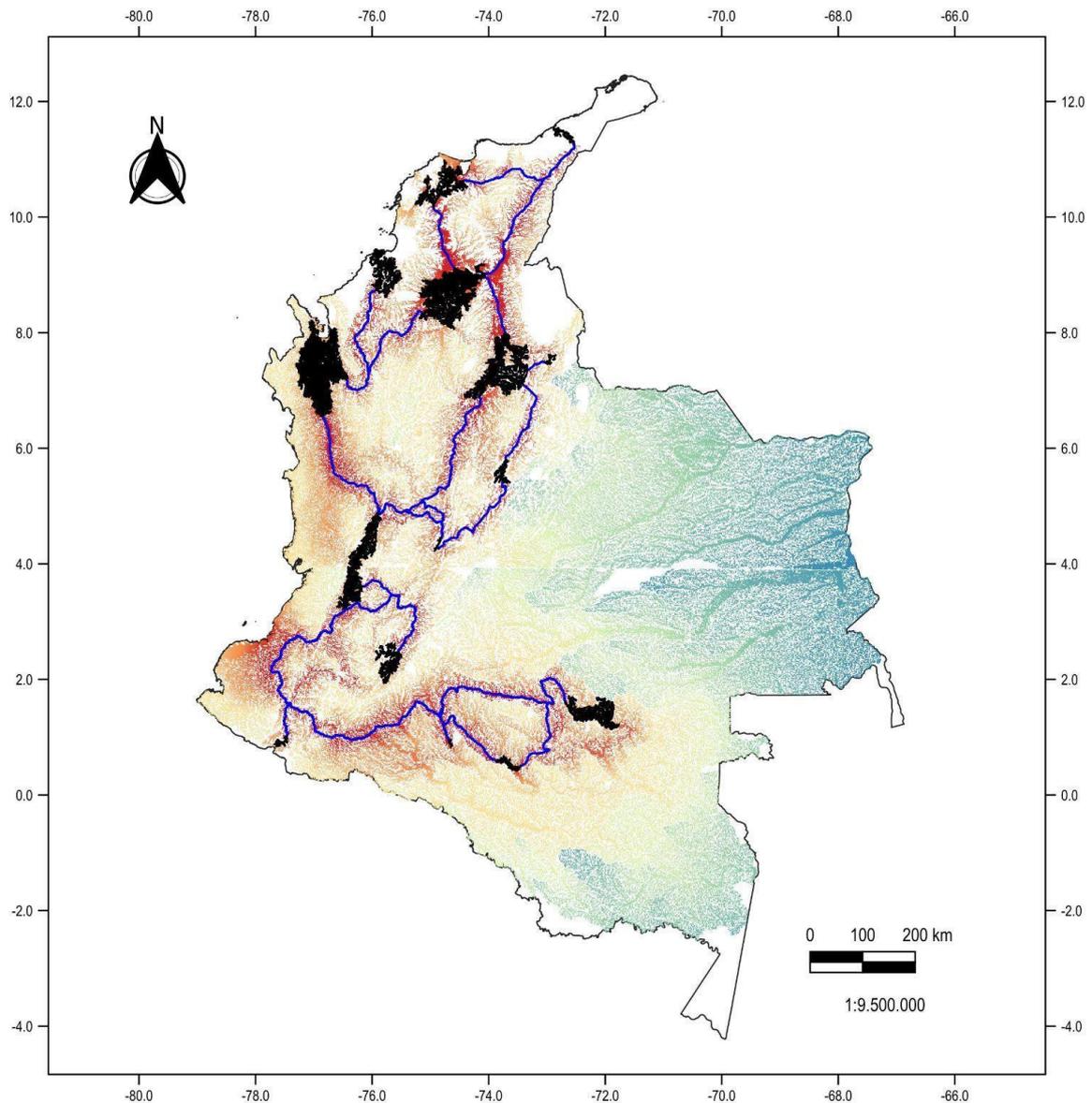
El análisis basado en teoría de grafos (Figura 5.8) indicó que cerca a la confluencia de las tres cordilleras existe un corredor y una ruta de mínimo costo que permitiría el paso del hipopótamo de la zona cordillerana hacia las planicies del sur y oriente del país, aunque allí no exista un hábitat climático óptimo para la especie, lo cual coincide con los resultados obtenidos mediante teoría de circuitos. Además, se evidencia que todos los nodos pueden conectarse entre sí al menos por una ruta de mínimo costo. Por tanto, este escenario podría ser considerado como conservador ya que el hábitat que constituye los nodos es definido por variables de un solo tipo climático.



Modelo de conductancia acumulada en el escenario de dispersión potencial con nodos basados en el Biomodelo

Conductancia	
	0,0000 - 1,9003
	1,9003 - 3,7987
	3,7987 - 5,6970
	5,6970 - 7,5953
	7,5953 - 9,4937
	9,4937 - 11,3920
	11,3920 - 13,2903
	13,2903 - 15,1887

Figura 5.7 Modelo de conductancia acumulada para el hipopótamo en el escenario de potencial dispersión con nodos basados en el Biomodelo



Modelo de conectividad en el escenario de potencial dispersión con nodos basados en el Biomodelo

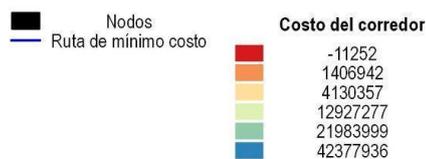


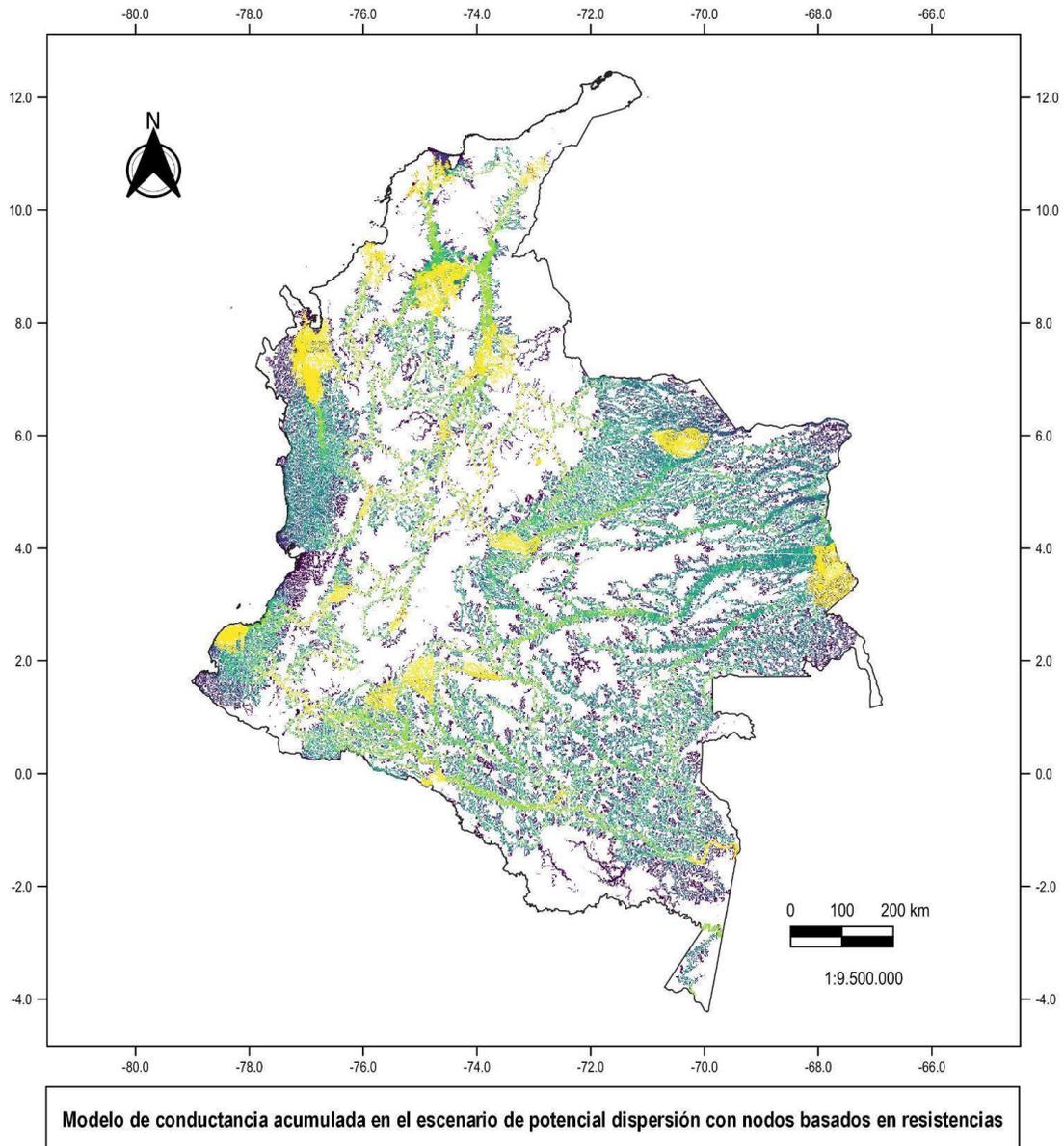
Figura 5.8. Red de conectividad en el escenario de potencial dispersión con nodos basados en el biomodelo.

En cuanto a la importancia de los nodos, los resultados (Tabla 3.2) indican que el mayor aporte por posición topológica lo tiene un nodo ubicado en el entre Coello y Girardot. En cuanto a la fracción de flujo dada por el área adecuada para la especie y la posición topológica, el mayor aporte está dado por el nodo ubicado entre Garzón y El Agrado. Son justamente estos nodos que se ubican en las posiciones centrales los que permitirían que la especie llegara al otro valle interandino (Figura 5.8). Si bien el nodo de Coello tiene una posición más central el nodo de Agrado tiene más área y por tanto su valor de dPCflux es más alto.

Tabla 3.2. Fracciones de la probabilidad de dispersión entre parches en el escenario de potencial dispersión con nodos basados en el biomodelo.

Nodo	dPC	dPCintra	dPCflux	dPCconnector
1	8.942007	1.078784	7.845911	0.0173113
2	16.42668	0.970844	13.28857	2.167271
3	46.95772	12.98144	32.17845	1.797825
4	0.433963	0.020596	0.413368	0
5	47.68572	20.23905	27.22902	0.217645
6	24.0981	4.732646	18.90047	0.4649785
7	1.411785	0.044365	1.305056	0.0623635
8	10.0236	2.317123	6.983249	0.7232267
9	1.939418	1.083034	0.856383	0
10	0.121586	0.006583	0.115004	0
11	2.503731	0.290671	2.133661	0.0793992
12	0.163673	0.001221	0.162451	0
13	0.620505	0.003538	0.616967	0
14	0.049107	0.000375	0.042609	0.0061225
15	0.353369	0.035393	0.317491	0.0004852

Por otra parte, el cuarto escenario (Figura 5.9) se acercó más a la dispersión que pudiera tener la especie ya que incluyó variables paisajísticas, hídricas y de huella humana en la selección de los nodos. En este caso se tienen nodos en todas las regiones del país, incluyendo siete nodos en la Amazonia y tres en los llanos orientales. En este escenario se evidenció una redistribución de los valores de alta conductancia, respecto al escenario en el que los nodos se basan solo en variables climáticas y se observó que se mantiene la acumulación de altas conductancias en las mismas zonas de la Figura 5.7 y se adicionaron nuevas áreas en la Orinoquia (los grandes ríos que nacen en la Cordillera Oriental y desembocan en las cuencas de los ríos Orinoco y Amazonas).



Conductancia	
0,0000 - 0,0035	0,0035 - 0,0402
0,0402 - 0,1122	0,1122 - 0,2136
0,2136 - 0,3638	0,3638 - 0,6851
0,6851 - 2,7762	2,7762 - 23,3112

Figura 5.9 Modelo de conductancia acumulada en el escenario de potencial dispersión con nodos basados en las resistencias.

En este escenario los píxeles de máxima conductancia se agrupan en dos nodos: i) entre los ríos Guatiquía y Guayuriba en los municipios de Puerto López y Villavicencio y ii) en la confluencia entre los ríos Inírida, Guaviare y Orinoco en los municipios de Cacahual e Inírida. Este resultado indica que sería la Orinoquia el área del país donde más fácilmente se podría dispersar la especie y donde se podría establecer con mayor éxito, ya que los valores de conductancia son más altos en los nodos de esta zona (alrededor de 27) que en los del Magdalena medio (alrededor de 17).

La mayoría de los nodos se conectan entre sí mediante corredores de conectividad y rutas de mínimo costo, aunque los dos del extremo sur (Bajo Putumayo y Amazonas) solo se conectan entre ellos (Figura 5.9). No obstante, hay que considerar que además del nodo del bajo Putumayo también existe otro nodo en el mismo río, en el alto Putumayo, pero debido a que justamente el río Putumayo marca el límite nacional, en esta ventana de análisis se pierde la continuidad de este cuerpo de agua por el corte que se hace para procesar los insumos cartográfico. Es posible que, por esta razón no se evidencie una ruta de conectividad a través del río Putumayo, aunque probablemente sí se dé porque la resistencia a lo largo de este río es media a baja (Figura 5.2).

Es importante evaluar si realmente el río Putumayo funciona como un corredor que conecte los nodos del alto y bajo Putumayo, porque este río desemboca en el Amazonas a unos 365 Km aguas abajo de Leticia, y podría funcionar como un corredor de dispersión del hipopótamo hacia la cuenca más grande de Suramérica. Para corroborar esta suposición es necesario ampliar la ventana de análisis de forma tal que incluya las zonas limítrofes de Perú y Brasil con Colombia para que se puedan trazar rutas de conectividad, en caso de que existan, a lo largo de todo el río Putumayo y ambas orillas del río Amazonas hasta la confluencia Amazonas - Putumayo.

Es muy importante aclarar que aunque en el mapa se observaron rutas de conectividad que atraviesan las partes altas de las cordilleras para acceder a la Orinoquia y la Amazonía (señalados con flechas en la Figura 5.10), estas rutas sólo serían viables si existe un traslado o movimiento mediado por el ser humano, de algunos individuos de hipopótamo (al menos una hembra y un macho) a las zonas altas de estos corredores donde deben estar bajo cuidado humano, ya que es muy poco probable que estos mamíferos se establezcan por sí mismos en las zonas más altas de las cordilleras. Por lo tanto, los Andes y particularmente la Cordillera Oriental actuarían como barreras a la dispersión natural del hipopótamo en Colombia.

La presencia de *H. amphibius* en estos territorios podría darse mediante algunas vías de introducción de especies exóticas (pathways por sus siglas en inglés), de acuerdo a las categorías definidas por Hulme y colaboradores 2008 y posteriormente adoptadas por el Convenio sobre la Diversidad Biológica -CDB-. Este esquema establece que la introducción y dispersión de una especie en una región podría darse a través de tres amplios mecanismos intencionales o accidentales: i) importación de productos básicos, ii) llegada o transporte de un vector y iii) dispersión procedente de una región limítrofe. En este caso, en las zonas altas de las cordilleras podría darse la introducción de hipopótamos por alguno de los cinco mecanismos descritos en la en la Tabla 5.3.

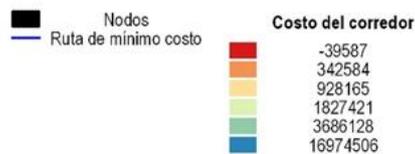
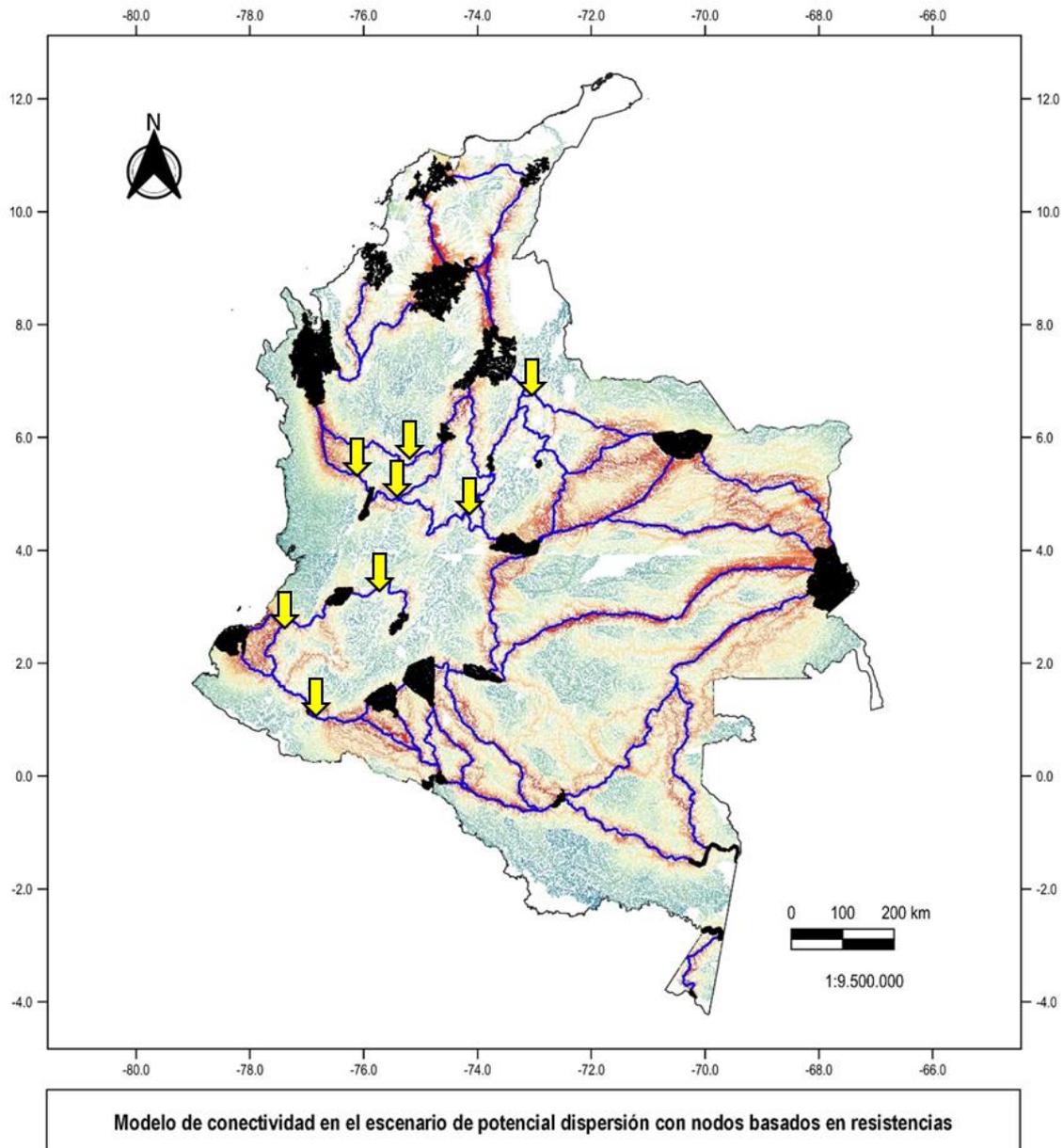


Figura 5.10. Red de conectividad en el escenario de potencial dispersión con nodos basados en resistencias. Se señalan con flechas las rutas de conectividad que implican el paso por las zonas altas de las cordilleras.

Tabla 5.3. Posibles mecanismos de introducción de hipopótamos en las zonas altas de los corredores de conectividad trans cordilleranos o en las regiones de la Orinoquia y la Amazonia colombianas. Tomado y adaptado de CDB, 2014 y Hulme et al. 2008.

Mecanismo	Vías de introducción	Descripción
Importación de productos básicos	Introducción de organismos para fines de conservación o gestión de la vida silvestre	Introducción intencional de organismos exóticos vivos en entornos naturales con fines antrópicos
	Otras liberaciones intencionales	
	Escape de cautividad (Zoológicos)	Transvase de especies exóticas (potencialmente) invasoras criadas en cautiverio (por ejemplo, en zoológicos, acuarios, jardines botánicos, agricultura y horticultura, instalaciones de acuicultura y maricultura, programas de investigación científica o de cría y mejora de mascotas) a un entorno natural. Siguiendo esta vía los organismos fueron importados inicialmente de forma intencionada o de la forma que fueran transportados hasta las condiciones de cautiverio, pero llegaron a escaparse de tales condiciones accidentalmente. Esto puede significar la liberación accidental o irresponsable de organismos vivos de sus lugares de reclusión.
	Escape de especies para uso como mascota	
Otras fugas de cautividad		

Estas mismas vías de introducción aplicarían para la zona cisandina del país, mientras que la introducción del hipopótamo en la cuenca del Cauca y en el Pacífico colombiano corresponderían al mecanismo iii a través de una dispersión procedente de una región limítrofe, que en este caso sería la cuenca del río Magdalena. Una vez los humanos medien la introducción de hipopótamos en la Orinoquia o en la Amazonia colombianas, la especie puede dispersarse por estas regiones a través de las rutas de baja resistencia y estableciéndose en los nodos de alta conductancia.

En la región de los Llanos Orientales la conductancia es particularmente alta, especialmente en ríos Inírida, Guaviare, Vichada y Tomo, desde donde el hipopótamo podría llegar a las aguas del río Orinoco, permitiendo su dispersión por la Orinoquia y Venezuela (Figura 5.9). Este escenario es especialmente preocupante, porque supondría la invasión hacia una de las cuencas más importantes del norte de Suramérica, generando efectos negativos a los ecosistemas y a la fauna nativa.

Teniendo en cuenta que el nodo del alto Putumayo se conecta con otros nodos de la región Andina y que probablemente se mantenga algún tipo de flujo hipotético de hipopótamos por este río, se podría deducir que es posible que las rutas de dispersión potenciales lleven a esta especie hasta el río Amazonas y desde allí a otros ríos importantes de la cuenca.

En este escenario, los nodos de La Mojana y el Atrato son los nodos con mayor aporte al flujo determinado por el área de hábitat adecuado y posición topológica (Tabla 5.4). y serían nodos clave para que los hipopótamos pasaran de la cuenca del Magdalena a la

cuenca del Cauca y del Atrato. En cuanto al nodo con mayor importancia para la conectividad por su posición topológica, este es La Mojana. Aquí se ve una diferencia sustancial con el escenario nacional basado en nodos tomados del Biomodelo. En este nuevo contexto, el nodo de La Mojana es fundamental para garantizar el desplazamiento de los hipopótamos desde el Magdalena medio hacia el Bajo Magdalena, la cuenca del Cauca, la cuenca del Atrato.

Tabla 5.4. Fracciones de la probabilidad de dispersión entre parches en el escenario de potencial dispersión con nodos basados en resistencias.

Node	dPC	dPCintra	dPCflux	dPCconnector
1	0.327247	0.003129	0.320152	0.003966
2	0.184286	0.01472	0.166915	0.002651
3	1.897718	0.050707	1.361516	0.485495
4	2.467358	0.236469	2.195104	0.035785
5	0.904836	0.008858	0.632295	0.263683
6	1.95877	0.138286	1.820483	0
7	12.16878	0.694178	9.91312	1.561483
8	0.198203	0.002517	0.195686	0
9	0.022031	0.001717	0.020315	0
10	34.60676	14.47143	20.05695	0.078371
11	0.443052	0.171986	0.26472	0.006346
12	20.31673	3.383962	15.37866	1.554109
13	4.830369	0.876818	3.811249	0.142301
14	6.875366	1.328892	5.152467	0.394007
15	3.418067	1.251069	2.166998	0
16	1.570907	0.0528	1.258673	0.259435
17	6.784203	0.771358	6.012845	0
18	4.554149	0.604683	3.782567	0.166898
19	2.028345	0.152059	1.810944	0.065342
20	0.194054	0.054335	0.13903	0.000689
21	2.051559	0.044498	1.79579	0.211271
22	0.889084	0.08091	0.80817	3.7E-06
23	8.032411	3.239302	4.556277	0.236832
24	36.2299	9.282061	25.24412	1.703722
25	9.752817	7.548646	2.20417	0

Finalmente, en la Tabla 5.5 se muestran los resultados de la estimación del tiempo que tardarían los hipopótamos para llegar a tres localidades alejadas de la ubicación del principal núcleo poblacional bajo dos mecanismos de dispersión uno natural y otro mediado por humanos y que ocurrieron bajo diferentes vías de introducción (Tabla 5.3). En los tres casos se evidenció como los mecanismos mediados por humanos reducen en varios órdenes de magnitud el tiempo de dispersión de los hipopótamos y facilitarían esa dispersión no solo en zonas alejadas dentro de la misma red de conectividad natural sino potencialmente a zonas que son inaccesibles de forma natural para la especie.

Tabla 5.5. Comparación del tiempo y la distancia de dispersión, natural y mediada por humanos, desde Doradal hacia tres localidades donde se tuvo certeza o alta certeza de que los hipopótamos fueron trasladados por humanos

Localidad	Dispersión natural		Dispersión mediada por humanos	
	Distancia a través de la ruta natural de mínimo costo	Tiempo mínimo estimado por la ruta natural de mínimo costo	Distancia a través de rutas terrestres	Tiempo mínimo estimado dispersión mediada por humanos
Magangué	344 Km	111 meses	623 - 700	10 a 14 horas
Buenavista	519 Km	167 meses	453 -514 Km	9 a 10 horas
Moñitos	958 Km	309 meses	618 Km	13 horas

5.3. Discusión

En conclusión, los resultados de los análisis de conectividad basados en conocimiento experto sugieren que la especie *H. amphibius* tiene el potencial de dispersarse más allá del Magdalena medio y de la cuenca del Magdalena. Incluso los modelos más conservadores indicaron que puede dispersarse por La Mojana y desde allí desplazarse a las cuencas del Cauca y el Sinú. Los modelos que también consideraron variables de paisaje y elementos de huella humana, sugirieron que la especie tiene el potencial de dispersarse por el norte del departamento del Chocó.

Considerando las zonas colonizadas actualmente por los hipopótamos y los resultados obtenidos de los modelos regionales (Magdalena medio y La Mojana), se hace prioritario evitar el establecimiento de núcleos poblacionales cercanos a La Mojana, ya que desde allí podrían dispersarse y acceder a la arteria fluvial del norte del departamento del Chocó que es el río Atrato. Esta región se caracteriza por una alta diversidad y gran cantidad de endemismos, por lo que la presencia de este mamífero invasor podría poner en peligro la biodiversidad de esta zona. Adicionalmente, las poblaciones humanas que habitan en la zona son totalmente dependientes del río, por lo que el establecimiento de hipopótamos en esta área podría traer consecuencias de índole económica y podría poner en riesgo la vida de pescadores y de quienes usan el río como una vía de desplazamiento entre los centros poblados.

Los resultados del escenario planteado por los investigadores de este convenio también sugieren que la región de los Llanos Orientales tiene las características para que los hipopótamos se dispersen por el territorio, suponiendo la introducción de individuos por mecanismos asociados a los seres humanos como las liberaciones intencionadas o los escapes de cautividad, en algún cuerpo de agua de la Orinoquia o la Amazonia. Es altamente probable que se establezcan en grandes ríos como el Vichada, Inírida y Meta, además de sus tributarios. Desde allí pueden desplazarse al río Orinoco donde el modelo predice alta conductancia y baja resistencia. Por tanto, es necesario tomar medidas urgentes para evitar el tráfico de crías de hipopótamo, ya que algunos artículos periodísticos (Pachón, 2021) y comentarios de los habitantes de la zona del Magdalena medio han denunciado la venta de neonatos que aparentemente son llevados a fincas alejadas para ser tenidos como mascotas. Algunos informantes indican que varias de estas crías han sido trasladadas a la región de “Los Llanos” sin poder precisar una ubicación más específica. De ser cierta esta información, es posible que en el futuro se establezca un núcleo poblacional en la Orinoquia. Este núcleo podría actuar como una población fuente que dispersa constantemente a individuos que migran para establecerse en otros lugares, dado que la baja resistencia del entorno supone buenas condiciones para la especie y por tanto altas tasas de natalidad y supervivencia.

La dispersión de hipopótamos mediada por humanos ya está sucediendo en el país (<https://voragine.co/la-comunidad-que-vive-con-los-hipopotamos-historia-de-trafico-de-crias-un-gran-asado-de-carne-exotica-y-juegos-mortales/>). Aunque la información sobre la velocidad de desplazamientos y ecología espacial del hipopótamo en África (Stears et al. 2019, Stears et al. 2021) puede diferir entre la calculada aquí, es claro que el impacto de vías de introducción por humanos incrementa en varios órdenes de magnitud la velocidad de su desplazamiento y podría aumentar su invasividad en el caso de que se trasladen parejas reproductivas y no un solo individuo. Por otra parte, también permitiría al hipopótamo llegar a zonas que actualmente le son restringidas por barreras naturales como las cordilleras a zonas como la Amazonía y la Orinoquia en el oriente del país o zonas del suroccidente colombiano como la región pacífica nariñense.

Se podría considerar que inicialmente el proceso de dispersión fue lento mientras las densidades poblacionales se mantuvieron bajas pero en la medida que estas aumentaron (como en los núcleos poblacionales detectados) se incrementaron las tasas de expulsión de individuos y que actualmente están en proceso de establecimiento de grupos de poblacionales en zonas alejadas del origen de la invasión. En la medida en la que las poblaciones crezcan, las densidades poblacionales se incrementen y los hábitats disponibles disminuyan, los individuos se desplazarán distancias más largas y en menos tiempo para encontrar un territorio donde satisfacer todas sus necesidades vitales, lo que incrementa la velocidad de dispersión y disminuirá el tiempo requerido para llegar a sitios alejados del núcleo poblacional de origen.

Por otro lado, debido al corte de la ventana de análisis nacional usada en este modelo, no se pudo verificar si a través del río Putumayo se podía establecer una ruta de conectividad desde los Andes hasta el río Amazonas, sin embargo, es probable que esta ruta exista. Se recomienda realizar un análisis de conectividad que incluya información cartográfica de las zonas limítrofes de Perú y Brasil con Colombia, de forma tal que

incluyan la confluencia del Putumayo y el Amazonas y toda la porción peruana del río Putumayo.

Finalmente, todos los modelos evaluados mostraron que la región en la que actualmente se encuentran la mayoría de hipopótamos libres en el Magdalena medio (entre Puerto Triunfo y Puerto Nare) es un área donde la conductividad está más o menos limitada al cauce del propio río Magdalena y a la porción final del río Cocorná. Este panorama no se repite en otras zonas como La Mojana, el Pacífico, los Llanos Orientales o la Amazonia, ya que en estas áreas buena parte de los tributarios de los grandes ríos también tienen altas conductancias y bajas resistencias, lo que supone mayor capacidad de dispersión. Este fenómeno debe ser aprovechado, ya que la contención de la especie debe ser más fácil en términos de esfuerzo, dinero y cantidad de individuos en el cauce de una porción pequeña del río Magdalena, que en toda la depresión Momposina, cuenca del Atrato (con sus tributarios), en las cuencas de los grandes ríos de la Orinoquia o la Amazonia.

En conclusión, los resultados de los análisis de conectividad basados en conocimiento experto y las variables de paisaje y elementos de huella humana, sugieren que la especie *H. amphibius* tiene el potencial de dispersarse más allá del Magdalena medio y de la cuenca del Magdalena. Incluso los modelos más conservadores indican que puede dispersarse por La Mojana y desde allí colonizar la cuenca del Cauca y el Sinú. En este mismo escenario, Los modelos que también consideran variables de paisaje y elementos de huella humana, sugieren que la especie tiene el potencial de colonizar todo el país (incluyendo el norte del departamento del Chocó) y las cuencas de los ríos Orinoco y Amazonas. Si bien los resultados presentados en este informe dan una idea del panorama de la especie a futuro y permite generar estrategias de manejo focalizadas en territorios críticos, es imperativo refinar el conocimiento de la invasión incluyendo la dimensión humana.

7. Capítulo 6. Mapa de vulnerabilidad ambiental debido a la presencia de *Hippopotamus amphibius*

6.1. Métodos

Para elaborar el mapa de vulnerabilidad ambiental se escogieron como elementos ambientales los ecosistemas en la lista roja (Etter *et al.* 2017), las áreas protegidas y especies nativas susceptibles a ser afectadas negativamente por los hipopótamos (mamíferos herbívoros acuáticos o semiacuáticos: el manatí antillano *Trichechus manatus* y el chigüiro *Hydrochoerus isthmius*) y se implementó la metodología utilizada para evaluar el conflicto entre osos y gente (Márquez y Goldstein 2014). Esta metodología es espacialmente explícita y lo que busca es identificar varios componentes del conflicto para determinar las áreas con mayor probabilidad de conflicto y, dependiendo de la importancia de cada componente en el conflicto, plantear las acciones de manejo consecuentes.

Primero se definió el componente del riesgo del conflicto denominado “Amenaza” y posteriormente se definió el componente definido “Vulnerabilidad” para cada especie nativa escogida, para las áreas protegidas, para los ecosistemas incluidos en la lista roja de ecosistemas (Etter *et al.* 2017) y para las áreas protegidas. La amenaza representó la probabilidad de que ocurriera un encuentro entre el hipopótamo y las especies nativas y un ecosistema; para ello se multiplicaron los modelos probabilísticos de presencia de cada especie (manatí y chigüiro), la presencia de ecosistemas amenazados y las áreas protegidas con el biomodelo de distribución probabilístico del hipopótamo de tal forma que para cada par de modelos se obtuvo un modelo que representó la probabilidad de amenaza para cada componente ambiental. A cada área protegida se le asignó un valor que correspondió a la proporción del área total que se trasladó con la distribución potencial del hipopótamo.

Posteriormente se sumaron los modelos resultantes para obtener un modelo de amenaza ambiental y por último se calculó la vulnerabilidad a partir de la multiplicación del modelo de amenaza ambiental por el inverso del modelo de resistencia obtenido en los análisis de paisaje sumado al modelo de presencia binario del hipopótamo. El resultado final fue el modelo de vulnerabilidad ambiental definido como las condiciones (atributos del hábitat y paisaje que favorecen el establecimiento y dispersión de los hipopótamos) que determinan la probabilidad de sufrir un daño ambiental dada la amenaza por el hipopótamo de la siguiente forma:

$$MVU = ([1 - MRA] + MDE) * (MAM + MAC + MAE + MAA)$$

Donde MAM es el modelo de amenaza hacia el manatí (Biomodelo probabilístico del Manatí * Biomodelo probabilístico del Hipopótamo), MAC es el modelo de amenaza hacia el chigüiro (Biomodelo probabilístico del Chigüiro * Biomodelo probabilístico del Hipopótamo), MAE es el modelo de amenaza hacia los Ecosistemas (Mapa de Ecosistemas * Biomodelo probabilístico del hipopótamo), MAA es la porcentaje del área de áreas protegidas que se traslapa con la distribución potencial del hipopótamo, MRA es el modelo de condiciones de hábitat y paisaje (Modelo de resistencia ambiental),

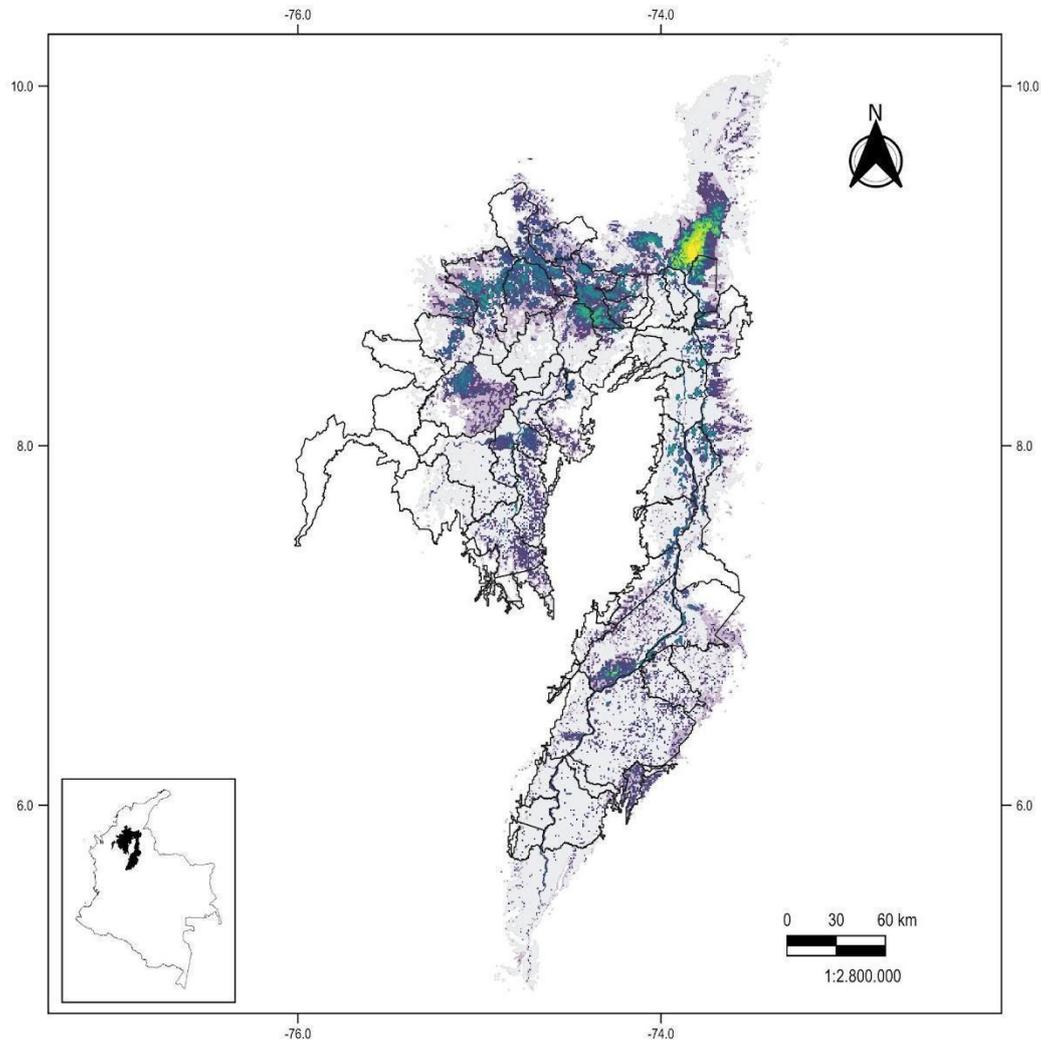
MDE es el Biomodelo binario del hipopótamo y MVU es el modelo de vulnerabilidad ambiental. Todos los mapas y análisis cartográficos se hicieron con el programa QGIS (QGIS 2021).

Cada uno de los modelos de amenaza tiene una escala continua de 0 (sin amenaza) a 1 (amenaza cierta) y esa misma escala aplica para el modelo inverso de resistencia desde 0 cuando existe una resistencia máxima para el establecimiento y dispersión del hipopótamo hasta 1 cuando no existe resistencia para el establecimiento y dispersión del hipopótamo. El MDE del hipopótamo tiene una escala de dos valores cero indicando ausencia y 1 presencia del hipopótamo. El modelo de vulnerabilidad indica vulnerabilidad máxima en valores de 5 y valores bajos de vulnerabilidad en valores que tiendan a 0 (Figura 6.1).

6.2. Resultados y discusión

El análisis de vulnerabilidad ambiental permitió identificar sitios altamente vulnerables ambientalmente donde se conjuga una alta amenaza por el hipopótamo, debido a su alta probabilidad de presencia y a condiciones del paisaje propicias para su dispersión y establecimiento, con la distribución de las especies nativas y la presencia de ecosistemas amenazados de extinción. Esta vulnerabilidad que en general responde a la distribución de la biota se vio fuertemente incrementada cuando el manejo del territorio basado en áreas protegidas se traslapó en gran proporción con el área de distribución del hipopótamo. En ese sentido se destacan las zonas con valores de vulnerabilidad mayores a 2 y en las que se incluyen 1) los Distritos regionales de Manejo Integrado de los complejos cenagosos de Ayapel (Córdoba), Zapatosa (Cesar) y Barbacoas (Antioquía), 2) Áreas extensas de la Depresión momposina en los departamentos de Sucre y Bolívar y 3) Áreas ribereñas del valle medio del río Magdalena en los departamentos de Antioquía, Bolívar, Boyacá, Cesar y Santander.

Estas zonas tienen presencia además de la predominancia de ecosistemas acuáticos (Preocupación menor LC), ecosistemas terrestres amenazados como los Bosques húmedos altos densos (Críticamente Amenazado CR); Bosques húmedos altos densos y Pantanos (En Peligro EN); Bosques bajos, herbazales y vegetación flotante (EN); y Sabanas herbáceas con arbustales (Vulnerable VU) que hacen parte respectivamente de los paisajes de Terrazas antiguas de grandes ríos y superficies erosionales ligeramente onduladas, Llanuras aluviales de desborde de ríos andinos, Superficies erosionales ligeramente onduladas, Llanuras aluviales de desborde y Terrazas antiguas y planicies onduladas (Etter et al. 2017).



Mapa de vulnerabilidad ambiental por hipopótamos

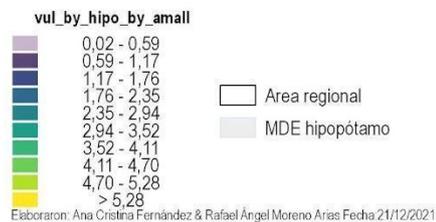


Figura 6.1. Mapa de vulnerabilidad ambiental a especies de mamíferos acuáticos o semiacuáticos (*Trichechus manatus* y *Hydrochoerus isthmius*), áreas protegidas y ecosistemas en lista roja (Etter *et al.* 2017) debida a la probabilidad de amenaza por *H. amphibius* y las condiciones de hábitat y paisaje favorables para su dispersión y establecimiento en el área regional estudiada.

8. Capítulo 7. Conclusiones

La población mínima actual de los hipopótamos en las áreas estudiadas fue de 133 +/- 10 individuos. Los individuos de hipopótamos en las áreas locales estudiadas estuvieron presentes en 17 de las 46 unidades muestreadas indicando una ocupación del 37 %.

La estructura de la población actual de hipopótamos en las áreas locales estudiadas indicó que la mayor abundancia de individuos son crías y juveniles (48 %) seguida por adultos (29 %) y subadultos (23 %). Este tipo de estructura refleja una población en crecimiento con alto reclutamiento, una dinámica se ve favorecida por la ausencia de controladores poblacionales y el estrecho cuidado parental típico de esta especie.

Se registraron cerca de 15 grupos constituidos desde 2 a 35 individuos. Este tipo de distribución asemeja a una metapoblación tipo fuente sumidero donde grandes grupos poblacionales generan paulatinamente grupos pequeños con alta capacidad de dispersión y establecimiento.

La evaluación de hábitat indicó que los ecosistemas acuáticos colombianos ofrecen hábitats idóneos para la presencia y establecimiento de la especie. Específicamente en los ecosistemas lóticos el 64 % de las unidades analizadas proveen una idoneidad moderada o alta mientras que en los ecosistemas lénticos esa idoneidad fue del 10 %.

Análisis de conectividad mostraron vías de dispersión asociadas a una baja resistencia de elementos del paisaje, especialmente en las cuencas de los ríos Magdalena y Cauca, el norte del Chocó, el piedemonte amazónico y las sabanas inundables de la Orinoquia. actualmente al río Magdalena y los complejos cenagosos de la Depresión momposina y potencialmente el bajo Sinú y el bajo Magdalena. Si ocurre dispersión a través de mecanismos mediados por el hombre (comercio ilegal de crías) se podrían tener núcleos poblacionales en el pacífico nariñense, el Valle del Cauca, en los piedemontes amazónico y orinocense, las sabanas inundables de la Orinoquia y en la estrella fluvial del Guainía.

El análisis de vulnerabilidad indicó que las zonas actualmente más vulnerables corresponden a las confluencia de la presencia de especies como el manatí y el chigüiro, ecosistemas estratégicos y áreas protegidas en las que se destacan los complejos cenagosos de la Depresión momposina (Bolívar, Córdoba y Sucre), de Barbacoas (Antioquia) y de Zapatosa (Cesar y Magdalena).

9. Capítulo 8. Recomendaciones de acciones de investigación futuras para la consolidación de un plan de manejo, control y erradicación de la especie *H. amphibius* en el territorio nacional

De manera general es importante resaltar que tomando en consideración las dinámicas de aguas altas y bajas y su influencia dramática en el paisaje; será fundamental que los componentes desarrollados en esta fase (demográfico, hábitat, vulnerabilidad y paisaje) en la temporada de aguas altas en la zona de la cuenca Media del Magdalena y la depresión Momposina sean complementados en la temporada de aguas bajas en los meses entre enero y abril de manera que se tenga un panorama integral de la problemática y que permita proponer y adelantar las acciones para el manejo de la especie en Colombia.

En este sentido se recomienda que igualmente para un análisis comprensivo, se debe incluir:

El inicio de muestreo en zonas como el norte del valle medio del río Magdalena (Norte de Antioquia y Santander y sur de Bolívar y Cesar) y empezar con zonas puntuales de la Depresión Momposina. Estas últimas zonas se deben abarcar paulatinamente debido a las grandes extensiones de sus ecosistemas acuáticos, implementando las diferentes técnicas de muestreo (terrestre, acuático y aéreo) aquí aplicadas, así como entrevistas con el fin de complementar entre sí las técnicas entre sí y que se pueda complementar la información del tamaño y estructura de las poblaciones de hipopótamos en esas zonas.

Debido a la estrecha relación entre la dinámica poblacional con las dinámicas de las aguas es crucial tener por lo menos dos estimaciones, una en cada pulso de aguas bajas y aguas altas en el futuro a manera de monitoreo. Este es un paso fundamental para obtener información demográfica en cuanto a la dinámica temporal, que respalde los futuros planes para el manejo de la especie de acuerdo con la gestión de las invasiones biológicas.

Asimismo y en referencia a los análisis de idoneidad de hábitat local, considerando que un 26.7% del área evaluada en cuerpos lóticos y el 5.2% del área evaluada en los cuerpos lénticos es altamente idónea para *H. amphibius*, se considera muy importante intensificar las acciones de investigación y manejo de la especie en estas unidades de muestreo, por tener condiciones apropiadas y, según los resultados, la mayor probabilidad de ser ocupadas por la especie para su reproducción y sobrevivencia. Algunas acciones de investigación complementarias podrían incluir: replicar este análisis en época seca y analizar cómo la variable área del cuerpo de agua afecta y condiciona la ocurrencia de la especie y por ende la idoneidad de su hábitat en las diferentes unidades de muestreo evaluadas, así como incluir otras áreas con potencial de ocurrencia e idoneidad de hábitat para la especie como la depresión Momposina.

De igual manera, si se tiene en cuenta que el promedio de la altura de los pastos medidos en las áreas locales del valle medio del Magdalena fue de 29 cm

aproximadamente y que su variabilidad fue muy alta en las parcelas evaluadas, resulta importante considerar un estudio de selección de hábitat a nivel de individuo para determinar comparativamente si en Colombia se cumplen los 15 cm como límite superior del forrajeo reportado para la especie en África (Timbuka 2012) y revisar las mediciones hechas con la imagen satelital (así como las mediciones en campo) y ver cómo varían entre temporada de aguas altas y aguas bajas para tener una visión más completa de la idoneidad de hábitat de esta especie en las áreas con presencia de la especie.

Por su parte, los resultados de los análisis de conectividad sugieren rutas y nodos que facilitarían la dispersión y potencial establecimiento de individuos bien sea por movimientos mediados por el ser humano o directos de los individuos o Las actividades de manejo de la especie deberán incluir consideraciones que restrinjan su dispersión e impidan el establecimiento hacia el norte, donde se encuentran áreas ambientalmente vulnerables como la ciénaga de Barbacoas y la ciénaga de Zapatosa y lo que convertiría a zonas como La Mojana en un núcleo de dispersión hacia la cuenca del Cauca y la el Pacifico. Complementario a lo anterior, estos mecanismos mediados por el ser humano como el tráfico de crías de hipopótamo deber ser analizado para comprender su dimensión y potencial mecanismo o ruta de dispersión que favorecerá la persistencia y potencial establecimiento de individuos como nuevos núcleos de invasión en zonas de baja resistencia pero que podrían constituir áreas idóneas para la especie como la Orinoquia.

A este respecto y considerando que los mecanismos de dispersión se relacionan estrechamente con la sensibilidad y probabilidad de establecimiento, es importante resaltar que los análisis de vulnerabilidad ambiental sugieren que la vulnerabilidad asociada a la presencia del hipopótamo se concentra en las áreas cenagosas, explicada por una idoneidad del hábitat mayor en estas áreas. Es necesario que acciones de investigación incorporen al análisis de vulnerabilidad, la dimensión social de la biodiversidad a través de las variables socioambientales desde la percepción de las comunidades locales que den integralidad a un análisis de conflicto ambiental así como consideraciones sobre la percepción social. En ese sentido es importante determinar las condiciones socioambientales y de medios de vida que estarían promoviendo estas acciones y aumentando el riesgo al conflicto humano-hipopótamo, así como de gestión para entregar un análisis sobre el conflicto ambiental su nivel de amenaza y tolerancia de las comunidades locales. Esta información será fundamental para implementar acciones de manejo de manera asertiva

Finalmente y en concordancia con lo anterior es recomendable que desde la autoridad ambiental nacional se inicie la gestión con la autoridad ambiental local y los institutos de investigación que permitan evaluar los mejores mecanismos para el aislamiento total de la población más grande ubicada en el lago principal de la Hacienda Nápoles. Estas acciones son prioritarias y urgentes para desarticular la dinámica espacial que se ha descrito y que es responsable de tanto de las altas tasas de crecimiento como de la alta y lejana dispersión de los hipopótamos en el país.

10. Literatura Citada

- Aiello-Lammens ME, Boria RA, Radosavljevic A, Vilela B, Anderson, RP. 2015. spThin: an R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography* 38(5): 541-545.
- Anderson RP, Raza A. 2010. The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *Journal of Biogeography* 37(7): 1378-1393.
- Ansell, WHF. 1965. Hippo census on the Luangwa River, 1963-1964. *Puku* 3: 15-27.
- Araújo MB, Anderson RP, Barbosa AM, Beale CM, Dormann CF, Early R, Garcia RA, Guisan A, Maiorano L, Naimi B, O'Hara RB, Zimmermann NE, Rahbek C. 2019. Standards for distribution models in biodiversity assessments. *Science Advances* 5: eaat4858. DOI: 10.1126/sciadv.aat4858.
- Arroyave Bermúdez FJ, Romero Goyeneche OY, Bonilla Gómez MA, Hurtado Heredia RG. 2014. Tráfico ilegal de tortugas continentales (Testudinata) en Colombia: una aproximación desde el análisis de redes. *Acta Biológica Colombiana* 19(3):381-392.
- Barve N, Barve V, Jiménez-Valverde A, Lira-Noriega A, Maher SP, Peterson AT, Villalobos F. 2011. The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling* 222(11): 1810-1819.
- Blowers, T. 2008. Social grouping behaviors of captive female *Hippopotamus amphibius*. MSc Thesis. University of Central Florida. 45 pp.
- Boron V, Deere NJ, 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. *Biol Conserv.* 232:108–116. doi: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.030>.
- Brugière D, Magassouba B, Sylla A, Mamadou S. 2006. Population abundance of the common hippopotamus *Hippopotamus amphibius* in the Haut Niger National Park, Republic of Guinea. *Mammalia* 70(1-2): 14-16.
- Buisson L, Thuiller W, Casajus N, Lek S, Grenouillet G. 2010. Uncertainty in ensemble forecasting of species distribution. *Global Change Biology*, 16(4), 1145-1157.
- Burnham KP, Anderson DR. 2002. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. 2nd. New York: Springer.
- Buruso FH. 2017. Habitat suitability analysis for hippopotamus (*H. amphibius*) using GIS and remote sensing in Lake Tana and its environs, Ethiopia. *Environ Syst Res.* 6(1). doi: <https://doi.org/10.1186/s40068-017-0083-8>.
- Castelblanco-Martínez DN, Moreno-Arias RA, Velasco JA, Moreno-Bernal JW, Restrepo S, Noguera-Urbano EA, Baptiste MP, García-Loaiza LM, Jiménez G. 2021. A hippo in the room: Predicting the persistence and dispersion of an invasive mega-vertebrate in Colombia, South America. *Biol Conserv.* 253. doi: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108923>.
- Castellanos-Mejía MC, Herrera J, Noguera-Urbano EA, Parra E, Jiménez-Segura LF. 2021. Potential distribution in Colombia of the introduced fish *Pangasianodon hypophthalmus* (Siluriformes: Pangasiidae) and implications for endangered local fish. *Revista de Biología Tropical*, 69(2), 573-588.

- Chandler RB, King DI. 2011. Habitat quality and habitat selection of golden-winged warblers in Costa Rica: An application of hierarchical models for open populations. *J Appl Ecol.* 48(4):1038–1047. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02001.x>.
- Chansa W, Milanzi J, Sichone P. 2011. Influence of river geomorphologic features on hippopotamus density distribution along the Luangwa River, Zambia. *Afr J Ecol.* 49(2):221–226. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2010.01252.x>.
- Chomba C, Senzota R, Chabwela H, Nyirenda V. 2013. Does shore length influence population size and density distribution of hippopotamus? *J Ecol Nat Environ.* 5(4):56–63. doi: <https://doi.org/10.5897/jene12.032>.
- Chomba C. 2013. Factors affecting the Luangwa (Zambia) hippo population dynamics within its carrying capacity band – insights for better management. *Int J Biodivers Conserv.* 5(3):109–121. doi: <https://doi.org/10.5897/IJBC12.023>.
- Chomba, C. 2016. Population Structure of the Common Hippopotamus (*Hippopotamus amphibius*) in the Luangwa River, Zambia. *Global Journal of Biology, Agriculture and Health sciences* 5(4):29-39
- de Roux JM, Noguera-Urbano EA, Ramírez-Chaves HE. 2019. The vulnerable Colombian weasel *Mustela felipei* (Carnivora): new record from Colombia and a review of its distribution in protected areas. *Therya*, 10(2), 207-210.
- Dinerstein E, Olson D, Joshi A, Vynne C, Burgess ND, Wikramanayake E, Hahn N, Palminteri S, Hedao P, Noss R, Hansen M, Locke H, Ellis EC, Jones B, Barber CV, Hayes R, Kormos C, Martin V, Crist E, Sechrest W, Price L, Baillie JM, Weeden D, Suckling K, Davis C, Sizer N, Moore R, Thau D, Birch T, Potapov P, Turubanova S, Tyukavina A, de Souza N, Pinteá L, Brito JC, Llewellyn OA, Miller AG, Patzelt A, Ghazanfar SA, Timberlake J, Klöser H, Shennan-Farpón Y, Kindt R, Barnekow Lillesø JP, van Breugel P, Graudal L, Vogé M, Al-Shammari KF, Saleem M. 2017. An ecoregion-based approach to protecting half the terrestrial realm. *Bioscience* 67:534–545.
- Dudley JP, Hang’Ombe BM, Leendertz FH, Dorward LJ, de Castro J, Subalusky AL, Clauss M. 2016. Carnivory in the common hippopotamus *Hippopotamus amphibius*: Implications for the ecology and epidemiology of anthrax in African landscapes. *Mamm Rev.* 46(3):191–203. doi: <https://doi.org/10.1111/mam.12056>.
- Elith J, Phillips SJ, Hastie T, Dudík M, Chee YE, Yates CJ. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and distributions*, 17(1), 43-57.
- Eltringham SK. 1999. *The Hippos: Natural History and Conservation*: Princeton University Press.
- ESRI 2011. *ArcGIS Desktop: Release 10*. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Etter A., Andrade A., Saavedra K., Amaya P. y P. Arévalo 2017. Risk assessment of Colombian continental ecosystems: An application of the Red List of Ecosystems methodology (v. 2.0). Final Report. Pontificia Universidad Javeriana and Conservación Internacional-Colombia. Bogotá. 138 pp.
- Fick, SE, Hijmans RJ. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37: 4302–4315. doi: 10.1002/joc.5086
- Fish and Wildlife Service US. 1981. Standards for the Development of Habitat Suitability Index Models. :171. <http://www.fws.gov/policy/library/2014/2014-01262.pdf>.
- Fritsch CJ, Downs CT. 2020. Evaluation of low-cost consumer-grade UAVs for conducting comprehensive high-frequency population censuses of hippopotamus populations. *Conservation Science and Practice* 2020: e281.

- Guisan A, Thuiller W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters* 8(9): 993–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>.
- Guzmán D, Ruiz JF, Cadena M. 2014. Regionalización de Colombia según la estacionalidad de la precipitación media mensual, a través análisis de componentes principales (ACP). Informe Técnico. IDEAM, Bogotá DC, COL. <http://www.ideam.gov.co/documents/21021/21789/Regionalizaci%25C3%25B3n%2Bde%2Bla%2Blluvia%2Ben%2BColombia.pdf/92287f96-840f-4408-8e76-98b668b83664>
- Hall LS, Krausman PR, Morrison ML. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildl Soc Bull.* 25(1):173–182. doi: <https://doi.org/10.2307/3783301>.
- Harrison ME, Kalindekafe MP, Banda B. 2008. The ecology of the hippopotamus in Liwonde National Park, Malawi: Implications for management. *Afr J Ecol.* 46(4):507–514. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2007.00887.x>.
- Harrison ME, Kalindekafe MP, Banda B. 2008. The ecology of the hippopotamus in Liwonde National Park, Malawi: Implications for management. *Afr J Ecol.* 46(4):507–514. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2007.00887.x>.
- Humboldt. http://biomodelos.humboldt.org.co/species/visor?species_id=7233
- Inman V, Kingsford RT, Chase MJ, Legget KEA. 2019. Drone-based effective counting and ageing of hippopotamus (*Hippopotamus amphibius*) in the Okavango Delta in Botswana. *PLoS ONE* 14(12): e0219652.
- Jenks, G. 1977. Optimal Data Classification for Choropleth Maps. Occasional Paper 2, Department of Geography, University of Kansas, Posted from, Slocum, T., 1999. Thematic Cartography and Visualization. Prentice Hall, Upper Saddle River.
- Jiménez G, Echevri-López D. 2018. Modelo de distribución de *Hippopotamus amphibius* ID FIN-346. Laboratorio de Biogeografía Aplicada. Instituto Alexander von Humboldt.
- Kanga EM, Oguto JO, Olf H, Santema P. 2011. Population trend and distribution of the vulnerable common hippopotamus *Hippopotamus amphibius* in the Mara region of Kenya. *Oryx* 45(1): 20–27. doi:10.1017/S0030605310000931
- Keller D, Van Strien MJ, Holderegger R. (2012). Do landscape barriers affect functional connectivity of populations of an endangered damselfly?. *Freshwater Biology*, 57(7), 1373-1384.
- Krausman PR. 1999. Some Basic Principles of Habitat Use. *Grazing Behav Livest Wildl.*:85–90.
- Laws RM, Clough G. 1966. Observation on reproduction in the hippopotamus *Hippopotamus amphibius*. Symposium of the Zoological Society of London 15: 117-140.
- Lewison RL, Pluháček J. 2017. *Hippopotamus amphibius*. The IUCN Red List of Threatened Species. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-2.RLTS.T10103A18567364.en>
- Lewison RL, Carter J. 2004. Exploring behavior of an unusual megaherbivore: A spatially explicit foraging model of the hippopotamus. *Ecol Modell.* 171(1–2):127–138. doi: [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(03\)00305-3](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00305-3).
- Lewison, R. 2007. Population responses to natural and human –mediated disturbances: assessing the vulnerability of the common hippopotamus (*Hippopotamus amphibius*). *African Journal of Ecology* 45: 407 – 415.
- Liang L, Clark JT, Kong N, Rieske LK, Fei S. 2014. Spatial analysis facilitates invasive species risk assessment. *Forest Ecology and Management*, 315: 22–29.

- Linchant J, Lhoest S, Quevauvillers S, Lejeune P, Vermeulen C, Semeki Ngabinzeke J, Belanganayi BL, Delvingt W, Bouché P. 2018. UAS imagery reveals new survey opportunities for counting hippos. *PloS ONE* 13 (11): e0206413.
- Lock JM. 1972. The Effects of Hippopotamus Grazing on Grasslands. *J Ecol.* 60(2):445–467.
- Márquez R, Goldstein I. 2014. Guía para el diagnóstico del paisaje de conflicto oso-gente. Versión 1.0. Wildlife Conservation Society Colombia. Santiago de Cali. pp. 35.
- Marshall PJ, Sayer JA. 1976. Population ecology and response of a hippopotamus population in eastern Zambia. *The Journal of Applied Ecology* 13: 391- 403.
- McRae BH, Dickson BG, Keitt TH, Shah VB. (2008). Using circuit theory to model connectivity in ecology, evolution, and conservation. *Ecology*, 89(10), 2712-2724.
- Mendes P, Velazco SJE, de Andrade AFA, Júnior PDM. 2020. Dealing with overprediction in species distribution models: How adding distance constraints can improve model accuracy. *Ecological Modelling*, 431, 109180.
- Messel H, Vorlicek GC, Wells AG, Green WJ. 1981. Surveys of tidal river systems in Northern Territory of Australia and their crocodile populations. Monograph 1. Pergamon Press. Sydney
- Michez A, Doucet JL, Dendoncker N, Bouché P, Vermeulen C. 2013. Preliminary description of the diet of *Hippopotamus amphibius* in Loango National Park (Gabon). *Biotechnol Agron Soc Environ.* 17(4):580–583.
- Moreno JS, Brunet AG, de Bulnes AG, Villar D, Sebastian AL. 2000. Attainment of puberty in the European mouflon (*Ovis gmelini musimon*), and the domestic Manchega ewe (*Ovis aries*). *Reprod Domest Anim* 35:49–52.
- Morrison ML, Marcot BG, Manna RW. 2007. Wildlife-habitat relationships: concepts and applications. *J. Range Manag.* 47(4):316. doi: <https://doi.org/10.2307/4002558>
- Muscarella R, Galante PJ, Soley-Guardia M, Boria RA, Kass JM, Uriarte M, Anderson RP. 2014. ENMeval: An R package for conducting spatially independent evaluations and estimating optimal model complexity for Maxent ecological niche models. *Methods in Ecology and Evolution* 5: 1198–1205.
- Nelder JA, Wedderburn RWM. 1972. Generalized Linear Models. *J R Stat Soc Ser A-G.* 135(3):370. doi: <https://doi.org/10.2307/2344614>.
- Noguera-Urbano EA, Escalante T. 2014. Geographic data for Neotropical bats (Chiroptera). *Revista de biología tropical*, 62(1), 211-225.
- Ord JK, Getis A. 1995. Local spatial autocorrelation statistics: distributional issues and an application. *Geographical analysis*, 27(4): 286-306.
- Pearson RG, Raxworthy CJ, Nakamura M, Townsend AP . 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar, *Journal of Biogeography*, 34: 102-117, 2007.
- Phillips SJ, Anderson RP, Dudík M, Schapire RE, Blair ME. 2017. Opening the black box: an open-source release of Maxent. *Ecography* 40: 887-893. doi: 10.1111/ecog.03049
- Phillips SJ, Dudík M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161–175.
- Prunier A, Quesnel H. 2000. Influence of the nutritional status on ovarian development in female pigs. *Anim Reprod Sci* 60–61:185–97.

- QGIS - Equipo de Desarrollo. 2021. Sistema de Información Geográfica QGIS. Proyecto de Fundación Geoespacial de código abierto.
- R Core Team. 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.r-project.org/>
- R Core Team. R. 2018. A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>.
- Radosavljevic A, Anderson RP. 2014. Making better Maxent models of species distributions: Complexity, overfitting and evaluation. *Journal of Biogeography*, 41(4), 629–643. <https://doi.org/10.1111/jbi.12227>.
- Ramírez-Chaves HE, Noguera-Urbano EA, Morales-Martínez DM, Zurc D, Vargas-Arboleda AF, Mantilla-Meluk H. 2020. Endemic bats (Mammalia: Chiroptera) of Colombia: State of knowledge, distribution, and conservation. *Universitas Scientiarum*, 25(1), 55-94.
- Reza MIH, Abdullah SA, Nor SBM, Ismail MH. 2013. Integrating GIS and expert judgment in a multi-criteria analysis to map and develop a habitat suitability index: A case study of large mammals on the Malayan Peninsula. *Ecol Indic.* 34:149–158. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.04.023>.
- Rudas A. 2019. Muestreo de formaciones no arbóreas.
- Sayer JA, Rhaka AM. 1974. The age of puberty in the hippopotamus (*Hippopotamus amphibius*) in the Luangwa River in eastern Zambia. *East African Wildlife Journal* 12: 227-232.
- Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7), 671–675. doi:10.1038/nmeth.2089
- Scholte P, Iyah I. 2016. Declining population of the Vulnerable common hippopotamus *Hippopotamus amphibius* in Bénoué National Park, Cameroon (1976–2013): the importance of conservation presence. *Oryx* 50 (3): 506-513.
- Scotcher JSB. 1978. Hippopotamus numbers and movements in Ndumu Game Reserve. *Lammergeyer* 24: 5-12.
- Shan VB, McRae B. 2008. Circuitscape: A tool for landscape ecology. *Proc. SciPy* 2008: 62-66
- Shrestha N. 2020. Detecting multicollinearity in regression analysis. *American Journal of Applied Mathematics and Statistics*, 8(2), 39-42.
- Shurin JB, Aranguren-Riaño N, Duque-Negro D, Lopez DE, Jones NT, Laverde-R O, Neu A, Pedroza-Ramos A. 2020. Ecosystem effects of the world’s largest invasive animal. *Ecology* 101 (5): 1–9.
- Soberón J, Nakamura M. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(Supplement 2), 19644-19650.
- Stears K, McCauley DJ, Finlay JC, Mpemba J, Warrington IT, Mutayoba BM, Power ME, Dawson TE, Brashares JS. 2018. Effects of the hippopotamus on the chemistry and ecology of a changing watershed. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 115(22):E5028–E5037. doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1800407115>.
- Stears K, Nuñez TA, Muse EA, Mutayoba BM, McCauley DJ. 2019. Spatial ecology of male hippopotamus in a changing watershed. *Sci Rep.* 9(1):1–13. doi: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51845-y>.

- Stears, K, Schmitt MH, Turner WC, McCauley DJ, Muse EA, Kiwango H, Mathayo D, Mutayoba BM. 2021. Hippopotamus movements structure the spatiotemporal dynamics of an active anthrax outbreak. *Ecosphere* 12 (6): e03540. [10.1002/ecs2.3540](https://doi.org/10.1002/ecs2.3540).
- Subalusky AL, Anderson EP, Jiménez G, Post DM, Lopez DE, García-R. S, Nova León LJ, Reátiga Parrish JF, Rojas A, Solari S, et al. 2021. Potential ecological and socio-economic effects of a novel megaherbivore introduction: The hippopotamus in Colombia. *Oryx*. 55(1):105–113. doi: <https://doi.org/10.1017/S0030605318001588>.
- Timbuka CD. 2012. The Ecology and Behaviour of the Common hippopotamus , *Hippopotamus amphibius* L . in Katavi National Park , Tanzania: Responses to Varying Water Resources.[Thesis]: University of East Anglia.
- Tirpak JM, Jones-Farrand DT, Thompson FR, Twedt DJ, Baxter CK, Fitzgerald JA, Uihlein WB. 2009. Assessing Ecoregional-Scale Habitat Suitability Index Models for Priority Landbirds. *J Wildl Manage*. 73(8):1307–1315. doi: <https://doi.org/10.2193/2008-125>.
- Trabucco A, Zomer RJ. 2019. Global High-Resolution Soil-Water Balance. Figshare. Fileset. [://doi.org/10.6084/m9.figshare.7707605.v3](https://doi.org/10.6084/m9.figshare.7707605.v3).
- Uihlein WB. 2009. Assessing Ecoregional-Scale Habitat Suitability Index Models for Priority Landbirds. *J Wildl Manage*. 73(8):1307–1315. doi: <https://doi.org/10.2193/2008-125>.
- Utete B. 2020. A Review of Some Aspects of the Ecology, Population Trends, Threats and Conservation Strategies for the Common Hippopotamus, *Hippopotamus amphibius* L, in Zimbabwe. *African Zool*. 55(3):187–200. doi:<https://doi.org/10.1080/15627020.2020.1779613>.
- Valderrama-Vásquez, C. 2012. Wild Hippos in Colombia. *Aliens: The Invasive Species Bulletin* 32: 8-12.
- Velásquez-Tibatá J, Olaya-Rodríguez MH, López-Lozano D, Gutiérrez C, González I, Londoño-Murcia MC. 2019. BioModelos: A collaborative online system to map species distributions. *PloS one*, 14(3), e0214522.
- VideoLan. 2006. VLC media player. <https://www.videolan.org/vlc/index.html>
- Viljoen, PC. 1995. Changes in number and distribution of hippopotamus (*Hippopotamus amphibius*) in the Sabie River, Kruger National Park, during 1992 drought. *Koede* 38(2): 115-121.
- Wheaton CJ, Joseph S, Reid K, Webster T, Richards M, Savage, A. 2006. Body weight as an effective tool for determination of onset of puberty in captive female Nile hippopotami (*Hippopotamus amphibius*). *Zoo Biology* 25: 59-71.