

UCH-FC
MAG. B
M524
C. 2

AREAS SILVESTRES PROTEGIDAS Y LA CONSERVACION DE LOS
MAMIFEROS TERRESTRES CHILENOS

Tesis
entregada a la
Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de
Magister en Ciencias Biológicas mención Ecología

Facultad de Ciencias



por
JORGE ERIC MELLA AVILA

1994

Director de tesis: Dr. Javier A. Simonetti

Facultad de Ciencias
Universidad de Chile

INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por el candidato

Jorge Eric Mella Avila

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito de tesis para el grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología.

Tutor de Tesis

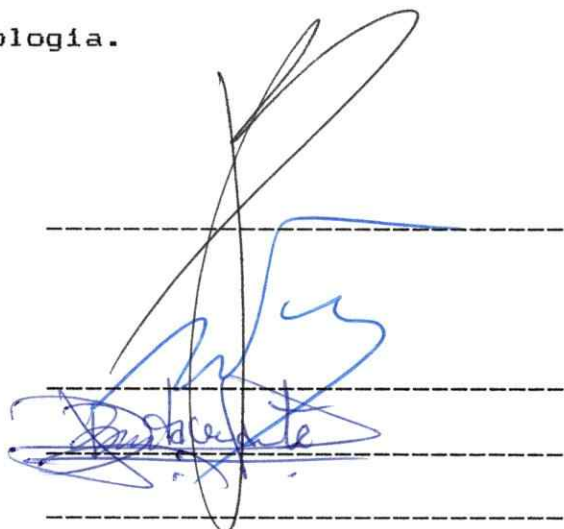
Dr. Javier A. Simonetti

Comisión Informante de Tesis

Dr. Alberto Veloso

Dr. Ramiro Bustamante

Dr. Pablo Marquet



Handwritten signatures in blue ink over dashed lines. The signatures are: a large signature for Dr. Javier A. Simonetti, a signature for Dr. Alberto Veloso, a signature for Dr. Ramiro Bustamante, and a signature for Dr. Pablo Marquet.

INDICE

AGRADECIMIENTOS.....	ii
LISTA DE TABLAS.....	iv
LISTA DE FIGURAS.....	v
RESUMEN.....	vii
INTRODUCCION.....	1
MATERIALES Y METODO.....	10
RESULTADOS.....	22
Caracterización de la fauna.....	22
Representación de la fauna en las ASP.....	28
Relación área-especies.....	49
Modelos de Colapso.....	54
Area Mínima Viable.....	58
Anidamiento.....	72
DISCUSION.....	80
REFERENCIAS.....	99
APENDICES.....	109

DEDICATORIA

A mis padres: Julio y Glasfira

A mis hermanos

A Wilma

A mis hijos: Jorge Esteban y Mariana Paz

AGRADECIMIENTOS

Innumerables son las personas que en distintos ámbitos han colaborado en la realización de esta tesis. En el ámbito profesional, mis primeras palabras de gratitud corresponden mercedamente a mi tutor, Dr. Javier Simonetti, quien tuvo la virtud de extraer, resumir, objetivizar y contextualizar cada bruta y desorganizada idea mía. Sus continuos consejos me ayudaron a darle a esta tesis un enfoque coherente y preciso. Agradezco también a los profesores que formaron parte de mi comisión, cuyos comentarios sirvieron para precisar, clarificar y complementar mi tesis. Especial agradecimiento merecen también mis amigos Ramiro Bustamante, Bárbara Saavedra, Rodrigo Vásquez, Luis Ebersperguer, Audrey Grez, Alan Walkowiak, Ricardo Serrano Rodrigo Medel e Italo Serey, quienes en distintas etapas de mi tesis, me alentaron y ayudaron con sus preguntas, comentarios y sugerencias. Muy especialmente reitero mi agradecimiento a Ramiro, quién me ayudó a clarificar muchas de las ideas expresadas en esta tesis.

En el ámbito humano, además de repetir mis agradecimientos a las personas ya mencionadas, agradezco

infinitamente a mi familia. Muchas de las horas dedicadas a este trabajo fueron horas no compartidas con mi esposa Wilma y mis hijos Jorge y Mariana. Por su aliento, comprensión y sacrificio, mi gratitud y amor están con ellos.

Mis padres y hermanos siempre me han alentado y ayudado en todas las etapas de mi vida, y les estoy eternamente agradecido. Muy sinceramente le doy gracias a mi padre, Julio, quien ya no está físicamente conmigo, pero a quien siento siempre a mi lado, con su humilde y comprensivo silencio. Mi otra raíz, mi amada madre, Glasfira, sigue siendo la base espiritual de mi vida y le doy gracias a Dios por tenerla.

Agradezco también a decenas de amigos y familiares que en muchas oportunidades me han respaldado para terminar con éxito mi carrera profesional.

Finalmente, doy gracias a CONAF, Región Metropolitana, por las facilidades brindadas en la recopilación de los datos requeridos para la realización de esta tesis. Igualmente, agradezco a la Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, su apoyo a través de la Beca de Colaboración Académica y Beca de Arancel, durante mi permanencia en el programa de postgrado.

LISTA DE TABLAS

TABLA	1. Mamíferos terrestres endémicos de Chile.....	26
TABLA	2. Megamamíferos terrestres de Chile.....	27
TABLA	3. Areas Silvestres Protegidas analizadas.....	29
TABLA	4. Distribución de los megamamíferos terrestres en las Regiones Administrativas de Chile.....	31
TABLA	5. Distribución de las ASP en las Regiones Administrativas de Chile.....	32
TABLA	6. Similitud de mamíferos y megamamíferos terrestres en las Regiones Administrativas....	39
TABLA	7. Megamamíferos no registrados en ASP de cada Región Administrativa.....	41
TABLA	8. Representación de las ASP y de los megamamíferos en las regiones zoológicas de Osgood	47
TABLA	9. Colapso de mamíferos observado y esperado en Parques de Norteamérica.....	55
TABLA	10. Densidad, número y varianza de la progenie, y proporción de sexos para 9 especies de megamamíferos terrestres chilenos.....	60
TABLA	11. Areas requeridas para mantener poblaciones viables de 9 megamamíferos chilenos	62
TABLA	12. Areas requeridas para mantener poblaciones viables de 9 megamamíferos chilenos, (Ne 500).71	71
TABLA	13. Matriz de anidamiento de los megamamíferos terrestres en el total de ASP analizadas.....	73
TABLA	14. Análisis de anidamiento.....	74
TABLA	15. Índice de desviación absoluto y relativo del anidamiento global.....	76
TABLA	16. Índice de riesgo de los megamamíferos.....	78
TABLA	17. Índice de eficiencia de las ASP.....	79

LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1. Distribución de frecuencia de los mamíferos terrestres chilenos.....23
- FIGURA 2. Representación de los mamíferos terrestres presentes en las ASP agrupadas por Región Administrativa.....33
- FIGURA 3. Representación de los megamamíferos en las ASP agrupadas por Región Administrativa.....34
- FIGURA 4. Representación de los mamíferos y megamamíferos terrestres con problemas de conservación en relación a la superficie protegida de cada Región Administrativa.....36
- FIGURA 5. Representación de los mamíferos y megamamíferos terrestres extintos, en peligro y vulnerables en relación a la superficie protegida de cada Región Administrativa.....37
- FIGURA 6. Fenogramas de similitud de mamíferos y megamamíferos en las 13 Regiones Administrativas.....40
- FIGURA 7. Representación de los mamíferos terrestres endémicos en relación a la superficie protegida de cada Región Administrativa.....43
- FIGURA 8. Representación de los mamíferos terrestres restringidos en relación a la superficie protegida de cada Región Administrativa.....44
- FIGURA 9. Regiones mastozoológicas de Chile.....46
- FIGURA 10. Representación de los megamamíferos en las ASP agrupadas por región mastozoológica.....48
- FIGURA 11. a) Distribución de frecuencia de las Areas Silvestres Protegidas en relación a su superficie. b) Superficie de las Areas Silvestres Protegidas utilizadas.....51

FIGURA 12. Relación área-especies para los megamamíferos presentes en las 26 ASP analizadas.....	53
FIGURA 13. Simulaciones de colapso de megamamíferos.....	56
FIGURA 14. Comparación de las simulaciones de colapso de megamamíferos para 5 ASP.....	57
FIGURA 15. a) Distribución de frecuencia del número de extinciones posibles de megamamíferos en 49 ASP analizadas basándose en el cálculo de área mínima viable. b) Distribución de frecuencia de las extinciones potenciales de megamamíferos divididos en carnívoros y herbívoros.....	64
FIGURA 16. Ubicación geográfica de las ASP en el presente (derecha) y después de ocurridas las posibles extinciones locales por insuficiencia de área (izquierda).....	66
FIGURA 17. Comparación de la regresión área-especies para 4 estudios de megamamíferos.....	86

RESUMEN

Las Areas Silvestres Protegidas son áreas de tamaño finito inmersas en una matriz de terrenos perturbados por el hombre. La actividad antrópica vía fragmentación de hábitats naturales produce un aislamiento de la biota incluida en tales "islas", lo que tiene como consecuencia la desaparición de especies y, por consiguiente, una disminución de la diversidad biológica. Para realizar una conservación efectiva, las áreas protegidas deben minimizar este proceso de pérdida de especies.

En esta tesis realizo un análisis crítico del valor de nuestras áreas silvestres protegidas para la mantención de la diversidad de mamíferos. Específicamente, se analiza la representación de la mastofauna presente en nuestras ASP, la relación área-especies, las área mínimas necesarias para mantener poblaciones viables, los modelos de colapso de fauna (Soulé et al. 1979) y el potencial patrón de anidamiento de especies (Patterson & Atmar 1986). Las implicancias en conservación biológica de los resultados (relacionados con tamaños óptimos, riqueza, ubicación y composición faunística) permiten hacer recomendaciones que apoyarán a la preservación de nuestra biota.

INTRODUCCION

La conservación de la diversidad biológica se realiza, en gran medida, en áreas silvestres protegidas (Soulé 1991). En estas áreas se protege a las especies silvestres de acciones humanas que afectan negativamente su sobrevivencia. Una conservación efectiva de la biota resguardada en tales áreas debe considerar, por una parte, representar todas las especies de interés, y por otra, mantener poblaciones viables de cada especie para asegurar la mantención de la biodiversidad.

Las áreas silvestres protegidas (ASP en adelante), pronto serán islas de hábitat natural inmersas en una matriz de terrenos modificados por actividades humanas como agricultura, ganadería, construcción de ciudades y en general, cualquier forma de intervención antrópica (Wilcox 1980). Este aislamiento impide el movimiento de animales fuera o entre ASP, así como la llegada de individuos que pudieran recolonizar áreas donde se hayan producido extinciones locales (se impide el efecto rescate, Brown & Kodric-Brown 1977). Se produce entonces un aislamiento de la fauna, lo que podría determinar una disminución de la diversidad biológica (e.g., Brown 1971, Diamond 1972 y Wilcox 1978 para mamíferos, aves y reptiles, respectivamente), ya que la biota colapsa (es decir, disminuye la riqueza de especies una vez que su hábitat ha sido aislado, Soulé et al. 1979) a un número

menor de especies que las originales, debido a que el área provista puede ser insuficiente para la mantención de los niveles poblacionales mínimos de cada especie.

Basándose en las relaciones área-especies, es esperable suponer que la intensidad del colapso dependa principalmente del tamaño de la isla. El número de especies presentes en un área determinada aumenta al aumentar dicha área, relación que se describe típicamente por la ecuación:

$$\log S = \log C + z \log A$$

donde S es el número de especies, A es el área y C y z son parámetros adimensionales, específicos para cada conjunto de datos (Preston 1962; Mac Arthur & Wilson 1967).

El análisis de la pendiente (z) de la regresión área-especies permite determinar cuántas especies deberían encontrarse en un área dada, ó inversamente, el área necesaria para mantener a un determinado número de especies. Las estimaciones de estas regresiones han motivado recomendaciones específicas relacionadas al tamaño óptimo de las reservas (Diamond 1975; Diamond & May 1976, Soulé & Simberloff 1986). Si bien la aplicación de estos modelos ha sido criticada por su bajo poder predictivo (Boecklen & Gotelli 1984), fueron validados con la prueba de bondad de ajuste utilizando datos observados de extinciones en parques norteamericanos.

La intensidad del colapso debiera relacionarse directamente con el tamaño de las ASP ya que islas muy pequeñas no podrían soportar niveles poblacionales viables (MVP, Simberloff 1988) de algunas especies. En base a lo anterior, se han generado modelos de colapso de fauna, los que predicen el número de especies presentes en un área dada, una vez que éstas han permanecido aisladas por algún tiempo (e.g. Diamond 1972; Terborgh 1974; Soulé et al. 1979; Wilcox 1980). La evidencia, comparando extinciones esperadas por los modelos versus datos observados (Belovsky 1987), sugiere que la pérdida de especies toma la forma de una función exponencial negativa. Los modelos han sido utilizados para evaluar la eficiencia de las reservas en la mantención del número de especies original, y para recomendar políticas de manejo, como por ejemplo, transferencias de especies amenazadas entre áreas protegidas (Soulé et al. 1979; Temple 1981).

* (El colapso de fauna debiera ser diferencial, ya que las especies especialistas, las de mayor tamaño corporal, las de alto nivel trófico, ó las de bajas densidades son más propensas a la extinción (Diamond 1972; Terborgh 1974; Soulé et al. 1979; Newmark 1987; Pimm et al. 1988; Laurance 1991). Una forma de identificar las especies más propensas a la extinción local es determinar el área necesaria para sustentar una población mínima viable de cada especie y compararla con el área de las ASP donde se

encuentra (Newmark 1985; Redford & Robinson 1991). Una población mínima viable es un tamaño poblacional con un nivel de variabilidad genética similar a la población total, y que por lo tanto, mantiene su potencial para adaptación y evolución (Franklin 1980; Soulé 1987). Este análisis comparativo permitiría, por una parte, determinar la eficiencia de las ASP en relación a su tamaño, y por otra, distinguir las especies más propensas a la extinción, y que debieran por lo tanto ser blanco más directo de planes de manejo.

El colapso de fauna puede tener consecuencias directas sobre la composición de especies de las biotas aisladas. Si se produce colapso de fauna por extinción diferencial de especies, debería producirse un anidamiento de la biota aislada, es decir, un patrón no aleatorio de composición de especies, en el cual la fauna de islas con bajo número de especies corresponde a subconjuntos incluidos en islas con mayor riqueza de especies (Patterson 1984). Este patrón ha sido encontrado en islas continentales, análogas a las ASP, cuya biota se presume está en proceso de colapsar (Patterson & Atmar 1986; Patterson 1987).

Si la fauna protegida efectivamente se estructura en subgrupos anidados tiene implicancias directas en conservación. Si la composición de especies presentes en las ASP es anidada, las ASP de menor riqueza específica

serían redundantes, siendo las áreas con mayor riqueza, las más efectivas en conservar especies amenazadas, como las especialistas y las de mayor tamaño corporal, que demandan más área (Patterson 1991). Si no hay anidamiento, no habría redundancia de ASP y las áreas con baja riqueza serían igualmente prioritarias ya que tendrían especies no presentes en áreas de mayor riqueza.

En resumen, las ASP son áreas actual o potencialmente aisladas, lo que determinaría un aislamiento de su fauna y una subsecuente disminución de la diversidad biológica vía el colapso diferencial de especies, provocando un anidamiento de la biota remanente. Una conservación efectiva debe minimizar esta cadena de efectos deletéreos a través de un diseño apropiado de las ASP, por ejemplo, proporcionando tamaños suficientes para la mantención de las especies, así como a través de un manejo focalizado hacia aquellas especies más propensas a la extinción.

En Chile, la conservación de la biodiversidad está a cargo de la Corporación Nacional Forestal (CONAF). A través del Sistema Nacional de Areas Silvestres Protegidas (SNASPE), CONAF tiene a su cargo la creación, mantenimiento y administración de los Parques Nacionales, Reservas Nacionales y Forestales, entre otras categorías de ASP. Estas categorías se diferencian en general por su superficie, grado de representatividad de su biota y

manejo permitido (Ormazábal 1988). Aproximadamente 14 millones de hectáreas están protegidas en el SNASPE, lo que representa un 18% de la superficie continental de Chile (ver Valencia et al. 1987 para una revisión hasta 1986). Este porcentaje es superior al promedio para Sudamérica y Centroamérica (10,4% y 7,0%, respectivamente; Oltremari 1992). Este hecho podría sugerir, al menos en términos relativos a superficie, un buen nivel de cobertura. Sin embargo, la superficie protegida está heterogéneamente distribuida en las diferentes regiones biogeográficas y ecológicas de Chile (Weber 1983; Ormazábal 1986; Valencia et al. 1987). De hecho, la zona templada, ubicada entre los 37 y 55 LS (Vuilleumier 1985), está representada en aproximadamente 8 de las 14 millones de hectáreas del SNASPE (57%, Simonetti & Armesto 1992); en contraste, existen zonas escasamente representadas, tales como las regiones mediterránea y desértica (1% y 0% del total protegido; ver Valencia et al. 1987).

La conservación de la biodiversidad en Chile ha tenido dos aproximaciones (Simonetti & Armesto 1992). Por una parte, en una aproximación de filtro fino (sensu Noss 1987), se pretende conservar especies particulares (e.g., Alerce, Fitzroya cupressoides en el Parque Nacional Alerce Andino). En una segunda aproximación, denominada de filtro grueso (sensu Noss 1987), se protege a "comunidades", las que en Chile son asociadas preferentemente a tipos

forestales (Oltremari & Jackson 1985), como por ejemplo, la protección del bosque de Nothofagus spp. en el Parque Nacional Puyehue.

La representación heterogénea de las regiones biogeográficas y el sesgo forestal en las aproximaciones de filtro fino y grueso utilizadas en las ASP chilenas pueden tener consecuencias indeseadas para la conservación de la fauna. La representación heterogénea de las regiones biogeográficas podría implicar también una representación incompleta de la fauna asociada.

La perturbación humana alrededor y dentro de las ASP, vía pérdida y fragmentación del hábitat, sobreexplotación e introducción de especies exóticas, tiene efectos deletéreos sobre la biota (e.g., Miller et al. 1983).

De hecho, considerando sólo mamíferos terrestres, en los últimos años se ha producido una extinción a nivel nacional y 13 extinciones a nivel regional (Glade 1988). Incluso al interior de algunas ASP se han documentado extinciones locales, como el caso del guanaco (Lama guanicoe) en los Parques Nacionales Fray Jorge y Villarrica; el huemul (Hippocamelus bisulcus) en el Parque Nacional Villarrica y en la Reserva Nacional Magallanes, y la chinchilla (Chinchilla lanigera) en el Parque Nacional Fray Jorge (CONAF 1987, 1992).

En base a los objetivos que debe cumplir la conservación biológica (UICN et al. 1980), particularmente

el de mantener la biodiversidad, en esta tesis evalué la eficiencia de las ASP en la conservación de la diversidad biológica en Chile, especialmente en relación a ubicación, tamaño, riqueza y composición faunística de las ASP.

Para Chile, se desconoce cuál es el grado de representatividad de nuestra fauna en las ASP. Es decir, si las especies que encontramos en las ASP son todas las que debieramos esperar de acuerdo a su distribución geográfica. Además, tampoco se sabe cuál es el nivel de representación de las especies de mayor interés, como son las especies con problemas de conservación, las endémicas y las restringidas a una región particular.

Además de determinar el nivel de representación de la fauna presente en las ASP, analicé la relación área-especies, la que sirvió de base para evaluar el potencial colapso de la fauna. Para evaluar dicho colapso y predecir la intensidad del fenómeno a corto y mediano plazo (50 a 500 años), apliqué los modelos de colapso de Soulé et al. (1979) a la mastofauna presente en los parques y reservas.

Debido a que el colapso potencial no debiera ser azaroso sino que debieran producirse extinciones diferenciales, determiné si las ASP son lo suficientemente extensas para mantener poblaciones viables de las especies de ámbito de hogar grande, como por ejemplo, los mamíferos de gran tamaño.

Un efecto posible de la extinción diferencial de especies es determinar un anidamiento en la composición de especies. En esta tesis determiné si nuestra fauna presente en las ASP está anidada o no, tanto a nivel general (el país) como a nivel regional (utilizando las regiones mastozoológicas definidas por Osgood 1943).

Estas predicciones serán contrastadas empíricamente utilizando específicamente los mamíferos terrestres presentes en las Areas Silvestres Protegidas.

MATERIALES Y METODOS

Las Areas Silvestres Protegidas analizadas corresponden a los Parques Nacionales, Reservas Nacionales, Monumentos Naturales, Reservas Forestales y Areas de Protección existentes en Chile. Se utilizó su superficie, ubicación, edad, número y composición de especies de mamíferos terrestres presentes.

Los datos sobre presencia de mamíferos en las ASP (Parque, Reserva Nacional o Forestal) los obtuve de Planes de Manejo e informes (ver referencias CONAF e ICESA-CONAF), así como publicaciones relacionadas (e.g., Johnson et al. 1990; Zunino 1990).

Para los mamíferos terrestres se determinó su representación a nivel de órdenes, categorías tróficas, tamaño corporal, grado de endemismo, estado de conservación y distribución geográfica. Utilicé sólo mamíferos ya que es el grupo que tiene los catastros más completos en las ASP; se pueden comparar con otros análisis similares (ej. Newmark 1986a,b); han sido usados como herramientas de manejo en las reservas naturales (Thalen 1984); tienen grandes requerimientos de área (en comparación a la mayoría de las otras clases de vertebrados), por lo que pueden servir como especies blanco de conservación: si se protege a éstas, se estará,

por extensión, protegiendo una gran variedad de otras especies. Además, una gran parte de ellos (56% de los mamíferos terrestres, Glade 1988) presenta problemas de conservación (1 especie extinta, 15 especies en peligro, 15 especies vulnerables, 12 especies en la categoría rara, 2 con amenaza indeterminada y 7 insuficientemente conocidas; Glade 1988).

Obtuve listados de mamíferos presentes en 27 ASP. De éstos, excluí las especies cuya presencia es dudosa, ya que la mayor parte de los análisis se basan en comparaciones de presencia de las especies en las ASP. Como no son parte de nuestra fauna nativa, también se excluyeron las especies introducidas (e.g., Rattus rattus, Mus musculus, Dama dama, Nasua nasua, Mustela vison, Sus scrofa). Tampoco se consideraron las especies domesticadas (e.g., Lama glama y Lama pacos) y los mamíferos asociados a ambientes oceánicos como pinnípedos y cetáceos.

Si las ASP son apropiadas para la conservación efectiva de los mamíferos, debieran contener todas las especies de interés. Por ello, determiné el número de especies que debieran estar presentes en cada ASP, utilizando los datos de distribución regional (obtenidos de Tamayo & Frassinetti 1980 y Redford & Eisenberg 1992), el que comparé con el número observado de dichas especies en las ASP. Lo anterior lo realicé utilizando tanto la distribución de mamíferos presentes en las ASP de cada

Región Administrativa como de cada Región mastozoológica (según Osgood 1943). Se utilizaron las Regiones Administrativas ya que desde el punto de vista de la conservación, CONAF tiene una estructura administrativa basada justamente en sedes regionales, de modo que las acciones de manejo son focalizadas a nivel de cada Región Administrativa. Por otra parte, se utilizó la clasificación de zonas mastozoológicas de Osgood (1943) porque es la única en que se dividen regiones en base a especies tipo de mamíferos. La representación se expresa como el cociente (estimado como porcentaje) entre el número observado y el esperado de mamíferos en las ASP agrupadas por región administrativa ó mastozoológica.

Un análisis complementario al de representación es determinar la similitud de mamíferos entre regiones, lo que permitiría agrupar regiones similares, de modo que en lugar de dedicar esfuerzos de conservación a cada región particular, puedan ser considerados estos grupos como unidades de manejo. Así, estimé la similitud entre cada par de regiones administrativas usando el Índice de Sorensen:

$$IS = 100 * 2 * C / (A + B)$$

donde A es el número de especies en la región A, B es el número de especies en una segunda región B, y C es el número de especies compartidas. El índice varía de 0%

(ninguna especie es compartida) a 100% (todas las especies son compartidas). Con base en la matriz de similitud realizé un análisis de agrupamiento por el método de ligamiento promedio no ponderado (UPGMA, Crisci & López 1983).

Una vez determinado el nivel de representación de la fauna de mamíferos presentes en las ASP, y para determinar el potencial colapso de fauna, obtuve las relaciones área-especies usando modelos lineales (especies-área) y de potencia (log especies-log área; Connor & McCoy 1979).

En relación al uso de los modelos de colapso de fauna (los que requieren una relación área-especie significativa), se utilizó el área de cada ASP, el número actual de especies en cada área protegida y la forma de la función que mejor describe el proceso potencial de colapso. Soulé et al. (1979) han propuesto cuatro modelos de colapso, que suponen ausencia de intervención humana en las ASP (diseño benigno). De estos modelos, utilicé los dos más realistas, que suponen, por una parte, dependencia interespecífica de las extinciones (determinadas por competencia, predación y otras interacciones) y por otra, probabilidad diferencial de extinciones entre especies. Los modelos son :

$$\text{Modelo A: } dS/dt = -k_2 S^2$$

$$\text{Modelo B: } dS/dt = -k_3 S^3$$

donde S es el número de especies inicial, es decir, al crearse el ASP, y k_2 y k_3 son constantes de proporcionalidad, denominadas coeficientes de colapso, cuyo valor se relaciona directamente con la intensidad de las extinciones. Se utilizaron las regresiones log k -log área obtenidas por Soulé et al. (1979) para el colapso ocurrido en islas continentales (Archipiélago Malayo) suponiendo que la dinámica de extinción es esencialmente la misma que para nuestra biota. Para validar dicho supuesto y el uso de los modelos de colapso, realicé una prueba de bondad de ajuste entre valores de extinciones esperados por dichos modelos, y valores observados utilizando datos de Newmark (1986a) sobre mamíferos presentes en Parques de Norteamérica, en los que se conoce el número actual de especies, el número original de las mismas al momento de creación de cada parque, el número de extinciones post-establecimiento, el área y la edad de cada parque.

Una vez validado el modelo, se utilizaron las ecuaciones de regresión dadas por Soulé et al. (1979):

$$\text{Modelo A: } \log k_2 = - 0,31 \log A - 4,1$$

$$\text{Modelo B: } \log k_3 = - 0,49 \log A - 4,5$$

Con los valores de área (A), obtuve el valor de k_2 y k_3 para cada una de las 27 ASP. Dichos valores permiten predecir el número de especies para un tiempo determinado

(St) a partir del número de especies en el tiempo actual (So), usando las relaciones siguientes:

$$\text{Modelo A : } St = So / ((Sok_2t) + 1)$$

$$\text{Modelo B : } St = (So^2 / ((2So^2k_3t) + 1))^{1/2}$$

Las simulaciones de éstos modelos se realizaron desde $t = 0$ hasta $t = 500$ años. Además, se calculó el intervalo de predicción de 95% (Boecklen & Gotelli 1984) mediante la ecuación siguiente:

$$Y \pm t_{(0,05, n-2)} \text{ EER } (1 + 1/n + (X - \bar{x})^2/SXX)^{1/2}$$

donde Y es la estimación puntual para log k; $t_{(0,05, n-2)}$ es el valor correspondiente de la distribución t de Student; EER es el error estándar de la regresión; n es el número de pares de datos; X es el valor dado de log A; \bar{x} es el promedio de los valores de log A y SXX es la suma corregida de los cuadrados para log A. De este modo, se obtuvo un k mínimo y máximo para cada ASP, y se simuló el colapso para cada valor de k.

Los modelos permiten estimar cuantitativamente extinciones locales en las ASP en función del tamaño de cada ASP y en función del tiempo, pero no identifica a las especies más vulnerables.

Una aproximación complementaria para determinar

cuáles serían las especies más propensas a la extinción es determinar el área necesaria para mantener una población mínima viable (MVP) de una especie dada. Un método utilizado consiste en determinar el ámbito de hogar de las especies y multiplicar dicha área por un MVP teórico (e.g., 500 individuos para conservación a mediano plazo; Franklin 1980), y comparar el área resultante con las área de las ASP donde se encuentra la especie respectiva (Sullivan & Shaffer 1975; Newmark 1985; Redford & Robinson 1991). Realizé un análisis similar utilizando los datos disponibles en la literatura de densidad de los mamíferos terrestres. Otro método, parte de estos 500 ejemplares, y determina el número mínimo poblacional ajustado al considerar algunas características propias de cada especie (varianza en la progenie, proporción de sexos, generaciones sobrepuestas y fluctuaciones poblacionales, Lehmkuhl 1984).

La corrección de N considerando la varianza en la progenie está dada por:

$$N = (2NeV + 1)/k^2,$$

donde N es el tamaño poblacional, Ne es el tamaño efectivo poblacional (esto es, el tamaño de una población ideal con la misma tasa de deriva genética que la población censal, Lande 1988), k es el número promedio de crías por hembra y V es la varianza de k. En los casos donde existe variación

en el número de crías pero se desconoce V , Lehmkühl (1984) propone ajustar el tamaño poblacional multiplicando dicho valor por 1,4, que corresponde al valor promedio calculado por Crow & Morton (1955) para la distribución observada en el tamaño censal en relación al tamaño efectivo para una variedad de especies.

La corrección del tamaño efectivo poblacional considerando la proporción de sexos está dada por:

$$N_m = (N_e + N_e(m/h))/4$$

donde N_m es el número de machos y m/h es la proporción macho/hembra. El número de hembras se calcula una vez determinado el número de machos (mediante la ecuación anterior) y se suman ambos para obtener el número total poblacional.

Para ajustar el tamaño poblacional en el caso de generaciones sobrepuestas, Soulé (1980) propone duplicar el número poblacional. Un último ajuste corresponde a las fluctuaciones poblacionales, en las que Lehmkühl (1984) propone aumentar de dos a cinco veces el tamaño poblacional. En nuestro caso, y para realizar un análisis conservador, se aumentó la población al doble.

Una vez determinado el tamaño poblacional mínimo viable de las especies, se calculó la superficie necesaria para sustentar dichas poblaciones. Esta área mínima viable

(A_m) se obtuvo del modo siguiente: si se sabe cuántos individuos existen por unidad de área, y cuántos individuos se necesita mantener, calculé cuánta área necesito (A_m) a través del cociente entre el tamaño mínimo poblacional y la densidad. Si hay más de un valor de densidad, utilicé la mínima y la máxima para obtener el área máxima y mínima respectivamente.

Para evaluar la eficiencia de las ASP en relación a su tamaño en la conservación de estas poblaciones viables, calculé el cociente entre el área mínima viable (A_m) y el área de la ASP donde la especie respectiva se encuentra (A_p). Si A_m/A_p es menor que 1, el área de la ASP está sobre el mínimo requerido. Si A_m/A_p es mayor que 1, el área necesaria es mayor que la provista por el ASP, revelando insuficiencia del tamaño de la ASP e identificando con ello las especies más propensas a la extinción.

Otra forma de evaluar el riesgo relativo de extinción es determinar el grado de incidencia (la frecuencia) de cada especie en las ASP (Newmark 1986a). Bajo este análisis, las especies menos frecuentes debieran ser más propensas que las más frecuentes.

El potencial colapso por extinción diferencial de especies (por muerte ó migración diferencial, Patterson 1984) puede determinar un anidamiento de la fauna presente en las ASP. Para poner a prueba la hipótesis de

anidamiento, realizé el siguiente procedimiento: las ASP fueron clasificadas en orden de riqueza de especies, y la matriz de presencia-ausencia resultante fue sometida a los siguientes pasos: a) el ASP con el menor número de especies que contiene a la especie i fué identificada; b) todas las ASP con mayor número de especies fueron examinadas para determinar la presencia de la especie i ; c) cada ausencia de la especie i en las ASP de mayor riqueza de especies fue marcada con un asterisco (*) en la matriz y d) el proceso fue repetido para cada especie. La suma total de las ausencias (N), mide la desviación del anidamiento perfecto. Este consiste en que todas las especies presentes en las ASP de menor riqueza están siempre presentes en las ASP de riqueza mayor.

El nivel de significancia de N en relación a un patrón aleatorio de composición de especies fue evaluado por medio de simulaciones de Monte Carlo. El programa de simulación RANDOM1 fue usado para estimar 1.000 valores de índice N esperado. RANDOM1 utiliza tanto la riqueza de especies como sus frecuencias en las ASP. Así, una especie encontrada en 10 reservas tiene el doble de posibilidad de ser seleccionada para una biota en parques según el programa RANDOM1 en relación a una especie encontrada en 5 de ellos. Los valores observados de N fueron comparados a los simulados para evaluar la aleatoriedad de los patrones observados, utilizando la

prueba de Z.

El análisis de anidamiento lo realicé tanto a nivel global (el país) como particular, en cuyo último caso dividí a los mamíferos por región mastozoológica (Osgood, 1943) y categoría trófica (datos tomados de Redford & Eisenberg 1992).

Independiente de demostrar o no anidamiento global, algunas especies pueden desviarse del patrón anidado, por lo que la redundancia de ASP sería menor, y no bastaría conservar sólo las ASP de mayor riqueza de especies. Un método usado para identificar tales especies es el cálculo del índice de desviación absoluto (N_i) y relativo (N_i/F ; F = frecuencia de cada especie en las ASP). Los valores altos de estos índices me permitieron detectar a las especies que individualmente se desvían más del patrón anidado, y que pudieran ser de mayor interés desde el punto de vista de su conservación.

Con los resultados obtenidos en los análisis de representación, área mínima viable y anidamiento, calculé un índice de riesgo de extinción (IRE) para cada especie, de modo de identificar a las especies más vulnerables. El IRE corresponde a la suma de los valores codificados de frecuencia, distribución geográfica, categoría trófica, área mínima viable, desviación del anidamiento y endemismo. Cada categoría fué codificada con valores enteros iguales ó mayores que 0, dependiendo del grado

de riesgo de cada especie. El valor 0 se asignó a cada estado de la categoría que se relacione con un menor riesgo (ej. alta frecuencia en las ASP, distribución geográfica amplia). A valores mayores que 0, el estado de la categoría se relaciona con mayor riesgo (ej. baja frecuencia, distribución restringida). El IRE varía desde 0 (mínimo riesgo) a 21 (máximo riesgo), y podría ser utilizado para complementar los criterios utilizados en la clasificación de los estados de conservación.

De forma similar, se calculó un índice de eficiencia para cada ASP (IE), de forma de identificar aquellas áreas que pudieran ser poco eficientes para la conservación de su biota y que debieran, por lo tanto, ser más prioritarias para su manejo. El IE corresponde a la suma de los valores codificados de representación, área mínima viable y redundancia. Cada categoría fué codificada con valores enteros mayores o iguales a 0, dependiendo del grado de eficiencia de cada ASP. El IE varía desde 0 (mínima eficiencia) a 8 (máxima eficiencia).

RESULTADOS

CARACTERIZACION DE LA FAUNA

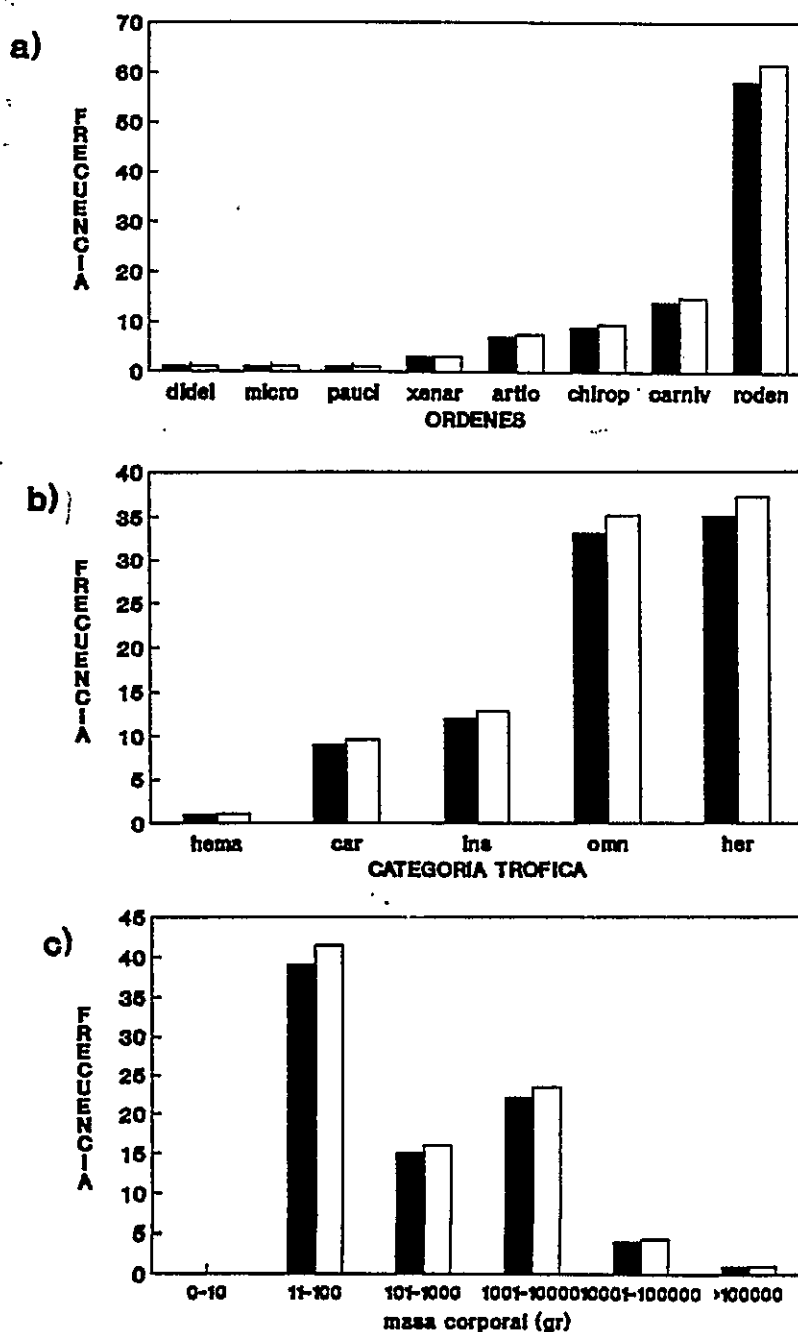
Riqueza y composición de especies

Las 94 especies de mamíferos terrestres chilenos se agrupan en ocho órdenes (Fig. 1a). El orden con mayor número de especies es Rodentia (58 especies; 61,7%), el que cuadruplica a Carnívora (15; 16,0%). Luego siguen Chiróptera (9; 9,6%), Artiodáctila (7; 7,4%) y Xenartra (3; 3,2%). El grupo menos representado corresponde a los marsupiales, los que recientemente (Wilson & Reeder 1993) han sido divididos en tres órdenes (Didelphimorpha, Microbiotherida y Paucituberculata) con sólo una especie cada uno (Fig. 1a).

Categorías tróficas

Los mamíferos chilenos pueden agruparse en cinco grandes categorías tróficas: omnívoros, carnívoros, herbívoros, insectívoros y hematófagos (Fig. 1b). Debido a que la dieta de algunas especies es muy poco conocida, no fué posible utilizar categorías más precisas (como granívoros y folívoros). Los herbívoros y omnívoros constituyen los grupos más representados, con 35 (37,2%) y 33 (35,1%) especies, respectivamente (Fig. 1b); luego se ubican los insectívoros (12; 12,8%), carnívoros (9; 9,6%)

Figura 1: Distribución de frecuencia de los mamíferos terrestres chilenos. Se representan tanto el número absoluto (negro) como el porcentaje de especies (blanco) en a) ordenes, b) categorías tróficas y c) masa corporal.



y finalmente los hematófagos, con una especie de quiróptero, y que representa el 1,1% del total.

Masa corporal

De 79 especies para las cuales se dispone de datos de masa corporal, la mayoría (39 especies; 41,5%) son micromamíferos cuya masa fluctúa entre 10 y 100 gramos, y comprenden roedores, quirópteros y marsupiales (Fig. 1c). Otras 15 especies (16,0%) son mesomamíferos, que pesan entre 100 y 1.000 gramos y comprenden sólo roedores. Veintisiete especies (28,7%) son megamamíferos con peso corporal mayor a 1 kilo y corresponden a carnívoros, edentados, artiodáctilos y cuatro especies de roedores, el coipo (Myocastor coypus) y tres especies de vizcachas (Lagidium viscacia; L. peruanum y L. wolffsohni). La mayor parte de los análisis realizados en esta tesis se restringe a estas 27 especies.

Endemismo

El grado de endemismo de la fauna de mamíferos chilenos es bajo, con 11 especies (11,7%) restringidas al territorio nacional. Los anfibios y reptiles poseen porcentajes mayores, con 60% para cada clase (24 y 49 especies, respectivamente, Veloso y Navarro 1988). Las aves tienen un porcentaje bastante mas bajo, con sólo un

2,5% (12 especies, Goodall & Johnson 1965; Araya y Millie 1986).

Las 11 especies de mamíferos endémicas representan a cuatro órdenes, de los cuales hay ocho especies de roedores, un microbiotérico, un paucituberculado y un carnívoro (Tabla 1). En cuanto al tamaño corporal, las especies endémicas corresponden a 6 micromamíferos, 4 mesomamíferos y sólo 1 especie de megamamífero, el zorro de Chiloé (Pseudalopex fulvipes, Tabla 1). En relación a las categorías tróficas, 7 especies son herbívoras, 2 son omnívoras y 2 son insectívoras (Tabla 1).

Distribución geográfica

Los 27 megamamíferos varían en su distribución (Tabla 2). Algunas especies (e.g., Pseudalopex culpaeus, P. griseus, Lama guanicoe, Lontra felina y Puma concolor) tienen una distribución amplia y ocupan la mayor parte de Chile continental. Otras se encuentran restringidas sólo al extremo norte (e.g., Conepatus rex, Vicuña vicuña, Hippocamelus antisensis, Chaetophractus nationi, Lagidium peruanum) ó sur (e.g., Pseudalopex fulvipes, Conepatus humboldtii, Lyncodon patagonicus, Felis geoffroyi, Lagidium wolffsohni). Las 12 especies restantes muestran una distribución intermedia, estando presentes en aproximadamente la mitad del territorio nacional. En la zona norte (I a III Regiones Administrativas) se

 Tabla 1: Mamíferos terrestres endémicos de Chile. Se indica la categoría trófica (CT) y peso corporal (PC; según Redford & Eisenberg 1992).

	CT	PC

Orden Microbiotherida		
<u>Dromiciops gliroides</u> (Monito del monte)	I	mi
Orden Paucituberculata		
<u>Rhyncholestes raphanurus</u> (Comadreja trompuda)	I	mi
Orden Rodentia		
<u>Abrocoma bennetti</u> (Ratón chinchilla)	H	mes
<u>Akodon markhami</u> (Laucha de Markham)	O	mi
<u>Chinchilla lanigera</u> (Chinchilla)	H	mes
<u>Euneomys noei</u> (Ratón sedoso)	H	mi
<u>Octodon bridgesi</u> (Degú de Bridges)	H	mi
<u>Octodon degus</u> (Degú)	H	mes
<u>Octodon lunatus</u> (Degú costino)	H	mes
<u>Spalacopus cyanus</u> (Cururo)	H	mi
Orden Carnivora		
<u>Pseudalopex fulvipes</u> (Zorro de Chiloé)	O	meg

 Abreviaturas: I = Insectívoro; O = omnívoro; H = Herbívoro; mi = micromamífero; mes = mesomamífero; meg = megamamífero.

Tabla 2: Megamamíferos terrestres de Chile. Se indica el código, el nombre científico y común, su frecuencia (Fr) en las 26 ASP analizadas, su distribución geográfica (DG, según Tamayo & Frassinetti 1980) y su estado de conservación (EC, según Glade 1988).

código/especie	Fr	DG	EC
A <u>Pseudalopex culpaeus</u> (zorro culpeo)	23	I-X, XII	I
B <u>Puma concolor</u> (puma)	22	I, IV-XII	V
C <u>Galictis cuja</u> (quique)	21	I, IV-XII	I
D <u>Myocastor coypus</u> (coipo)	18	IV-XII	F
E <u>Pseudalopex griseus</u> (zorro chilla)	17	I-XII	I
F <u>Oncifelis quigna</u> (guiña)	16	IV-XI	P
G <u>Conepatus chinga</u> (chingue)	14	I, IV-X	F
H <u>Lontra provocax</u> (huillín)	13	VII-XII	P
I <u>Pudu puda</u> (pudú)	12	VII-XII	V
J <u>Oncifelis colocolo</u> (gato colocolo)	9	I, IV-VIII, XI, XII	P
K <u>Lacidium viscacia</u> (vizcacha)	8	I-VII, IX, X, XII	V
L <u>Lama guanicoe</u> (guanaco)	9	I-VII, XI, XII	V
M <u>Hippocamelus bisulcus</u> (huemul)	7	VII-XII	P
N <u>Lontra felina</u> (chungungo)	7	I-XII	V
O <u>Conepatus humboldtii</u> (chingue patagónico)	7	IX-XII	F
P <u>Felis geoffroyi</u> (gato de Geoffroy)	3	XI-XII	P
Q <u>Lyncodon patagonicus</u> (huroncito patagónico)	2	IX-XII	R
R <u>Zaedyus pichiy</u> (piche)	2	V-VIII, XI, XII	V
S <u>Chaetophractus villosus</u> (quirquincho)	2	XI-XII	R
T <u>Conepatus rex</u> (Chingue real)	2	I	A
U <u>Oreailurus jacobita</u> (gato andino)	2	I, R.M.	R
V <u>Vicuona vicuona</u> (vicuña)	2	I-IV	V
W <u>Hippocamelus antisensis</u> (taruca)	2	I-III	V
X <u>Pseudalopex fulvipes</u> (zorro de Chiloé)	2	IX, X	V
Y <u>Chaetophractus nationi</u> (quirquincho de puna)	1	I, II	P
Z <u>Lacidium peruanum</u> (viscacha)	0	I	nd
a <u>Lacidium wolffsohni</u> (truwi)	0	XII	nd

Abreviaturas: P = En peligro; V = Vulnerable; R = Rara; A = Amenaza indeterminada; I = Inadecuadamente conocida; F = Fuera de peligro; nd = no definido.

encuentran 15 especies, mientras que en la zona central (IV a VII Regiones) hay 17 especies. En la zona sur (VIII a XII Regiones) se encuentra la mayor parte de los megamamíferos de Chile, con 21 especies.

Estado de conservación

De los 27 megamamíferos terrestres, 22 (81,5%) presentan problemas de conservación (Glade 1988; Tabla 2). De éstos, 15 especies (68%) están clasificadas en las dos categorías de mayor riesgo: en peligro y vulnerable, y corresponden a carnívoros (7 especies), herbívoros (6 especies) y omnívoros (2 especies). La mayor parte de estas especies se ubica en las zonas central y sur del país. Sólo 3 especies no presentarían problemas de conservación, ubicándose en la categoría fuera de peligro (Tabla 2).

REPRESENTACION DE LA FAUNA DE MAMIFEROS EN LAS ASP

Solamente 27 ASP tienen un listado relativamente completo de especies de mamíferos. Estas incluyen 17 Parques Nacionales, 7 Reservas Nacionales y 3 Reservas Forestales (Tabla 3). Dos ASP colindan entre sí (P.N. Vicente Pérez Rosales y P.N. Puyehue), y fueron consideradas como una unidad (Tabla 3).

El número promedio de megamamíferos por ASP fue 8,6

Tabla 3: Areas Silvestres Protegidas (ASP) analizadas. Se indica su ubicación por Región Administrativa (RA), superficie (total y habitable, en km²), región(es) mastozoológica(s) donde se encuentra (según Osgood 1943), número de especies de megamamíferos presentes (S), y edad (en años) desde su creación hasta 1993.

ASP	RA	Superficie		Región mastozoológica	S	Edad
		total habitable *				
PN Lauca	I	1378,83	1347,33	Pu	10	28
PN Volcán Isluga	I	1747,44	1747,44	Pu	9	26
PN Fray Jorge	IV	99,59	99,59	San	5	52
RN Las Chinchillas	IV	42,29	42,29	San	5	10
PN La Campana	V	80,00	80,00	San	9	26
RN Lago Peñuelas	V	90,94	73,89	San	6	41
RN Río Clarillo	RM	101,85	101,85	San	5	12
PN Conguillío	IX	608,32	598,87	Val	9	43
PN Huerquehue	IX	125,00	125,00	Val-Pu	8	26
PN Villarrica	IX	610,00	606,08	Val-Pu	9	53
PN Nahuelbuta	IX	68,32	68,32	Val	9	54
PN Chiloé	X	430,57	429,07	Val	8	11
PN VPR-Puyehue	X	3333,05	3203,00	Val-Pu	10	67
PN Alerce Andino	X	392,55	383,50	Val	11	11
PN Hornopirén	X	482,32	482,32	Val	7	4
PN Laguna San Rafael	XI	17420,00	8924,00	Val-Pu-Fue	12	34
PN Queulat	XI	1540,93	1534,00	Val-Pu	8	24
RN Lago Cochrane	XI	83,61	81,22	Pu	11	26
RF El Guayaneco	XI	304,90	292,56	Fue	4	26
RF Río Pascua	XI	11965,10	8930,68	Val	8	15
RF Península Taitao	XI	9150,00	8625,10	Val-Fue	11	24
RN Lago Jeinimeni	XI	387,00	377,94	Pu	10	26
RN Lago las Torres	XI	165,16	165,16	Pu	9	11
PN Pali Aike	XII	30,00	30,00	Pa	8	22
RN Magallanes	XII	135,00	134,50	Fue	8	61
PN Torres del Paine	XII	1814,14	1240,28	Pu-Fue	15	34

Abreviat. : PN = Parque Nacional; RN = Reserva Nacional; RF = Reserva Forestal; Pu = Puna; Val = Valdiviana; San = Santiaguina; Fue = Fueguina; Pa = Patagónica. * excluidos lagos y glaciares.

Fuente: CONAF 1980, 1983a y b, 1985, 1986a y b, 1987, 1988, 1989, 1992, 1993a; ICSA-CONAF 1982 a, b, c, y d. Johnson et al. 1990; Zunino 1990.

con un rango de 4 (R.N. El Guayaneco) a 15 (P.N. Torres del Paine, Tabla 3). En todas las regiones administrativas, tanto el número de mamíferos como de megamamíferos observados en las ASP es menor al esperado por su distribución geográfica (Tabla 4). Ello determina una subrepresentación de los mamíferos en las ASP. La ASP con menor representación regional corresponde a la R.N. El Guayaneco (XI región), con sólo 4 de las 16 especies esperadas (25%) para la región. Por su parte, el P. N. Torres del Paine (XII región) es la ASP más completa (83%), con sólo tres especies ausentes (Galictis cuja, Pudu puda y Lagidium wolfsohni) de las 18 posibles.

El nivel de representación de los mamíferos está relacionado positivamente con la superficie regional protegida (Tabla 5). Las regiones menos representadas son las que poseen una menor superficie protegida, tanto en superficie absoluta ($r_s = 0,74$; g.l. = 6; $P = 0,025$; Fig. 2a) como en porcentaje de superficie regional protegida ($r_s = 0,69$; g.l. = 6; $P = 0,03$; Fig. 2b).

* El caso de los megamamíferos es similar. También hay subrepresentación, correlacionada con la cantidad de superficie protegida, tanto en superficie absoluta ($r_s = 0,74$; g.l. = 6; $P = 0,03$; Fig. 3a), como relativa ($r_s = 0,60$; g.l. = 6; $P = 0,055$; Fig. 3b)). De las regiones en que hay datos de especies presentes en ASP, los mamíferos de las regiones Metropolitana y IV son los de menor

Tabla 4: Distribución de los mamíferos terrestres en las Regiones Administrativas de Chile, y su estado de conservación.

	Region Administrativa												
	RM	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
MAMIFEROS													
esperados (*)	35	45	25	20	32	32	29	35	35	37	33	34	41
observados (#)	10	20	nd	nd	12	22	nd	nd	nd	29	30	28	33
con problemas	15	19	16	13	16	16	15	17	16	15	17	19	19
(% regional)	43	42	64	65	50	50	52	49	46	40	51	56	46
extintos	1	1	1	1	0	0	2	3	2	1	1	0	1
en peligro	3	4	6	5	6	5	3	4	4	5	5	5	5
vulnerables	4	5	0	3	4	5	4	4	4	3	5	8	6
endémicos	6	1	1	4	6	6	6	5	5	4	4	1	2
restringidos	2	17	1	0	0	0	0	0	0	1	2	1	6
MEGAMAMIFEROS													
esperados (*)	13	15	9	9	12	12	12	15	13	15	16	18	18
observados (#)	5	11	nd	nd	6	9	nd	nd	nd	11	14	15	15
con problemas	12	12	9	9	10	11	10	12	12	13	12	16	14
(% regional)	92	80	100	100	83	92	83	80	92	87	75	89	77
extintos	1	0	0	0	0	0	2	3	2	1	1	0	0
en peligro	3	3	5	4	4	4	3	3	4	5	4	4	4
vulnerables	4	4	0	3	4	4	3	3	3	3	5	8	6

Notas:

nd = No determinado, por no existir listas completas de ASP presentes en la Región correspondiente.

(*) número esperado de acuerdo a la distribución geográfica (según Tamayo & Frassinetti 1980 y Redford & Eisenberg 1992).

(#) número observado en las ASP de la Región Administrativa.

Tabla 5: Distribución de las ASP en las Regiones Administrativas de Chile. Se indica la superficie protegida (en km², en % del total protegido y en % de la superficie regional) y el número de ASP (total y analizadas).

Región Admin.	Superficie protegida			ASP	
	(km ²)	(%tot)	(%reg)	# total	# analiz.
RM	131,85	3,97	0,86	2	1
I	6.337,06	0,48	10,80	5	2
II	766,01	0,27	0,61	4	0
III	437,54	0,09	0,58	2	0
IV	143,19	0,17	0,35	4	2
V	272,78	0,26	1,66	6	2
VI	422,91	0,08	2,58	2	0
VII	7,94	<0,01	0,03	3	0
VIII	823,37	0,52	2,23	4	0
IX	4.088,17	2,56	12,83	14	4
X	5.512,12	3,45	8,23	9	5
XI (*)	71.887,24	45,05	65,94	21	8
XII	68.745,38	43,08	52,07	10	3

(*) incluye las 3 Reservas Forestales utilizadas en esta tesis.

Figura 2: Representación de los mamíferos terrestres presentes en las ASP agrupadas por Región Administrativa. Se representa el porcentaje de representación de mamíferos por a) superficie absoluta protegida, y por b) porcentaje de la superficie protegida por cada Región Administrativa.

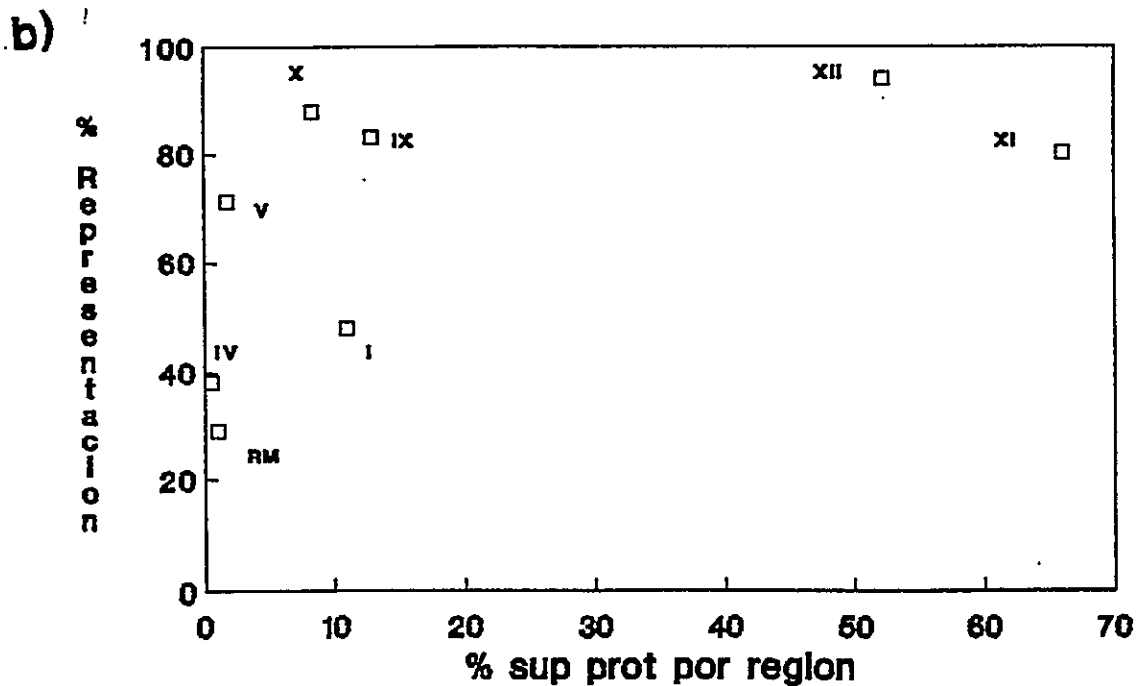
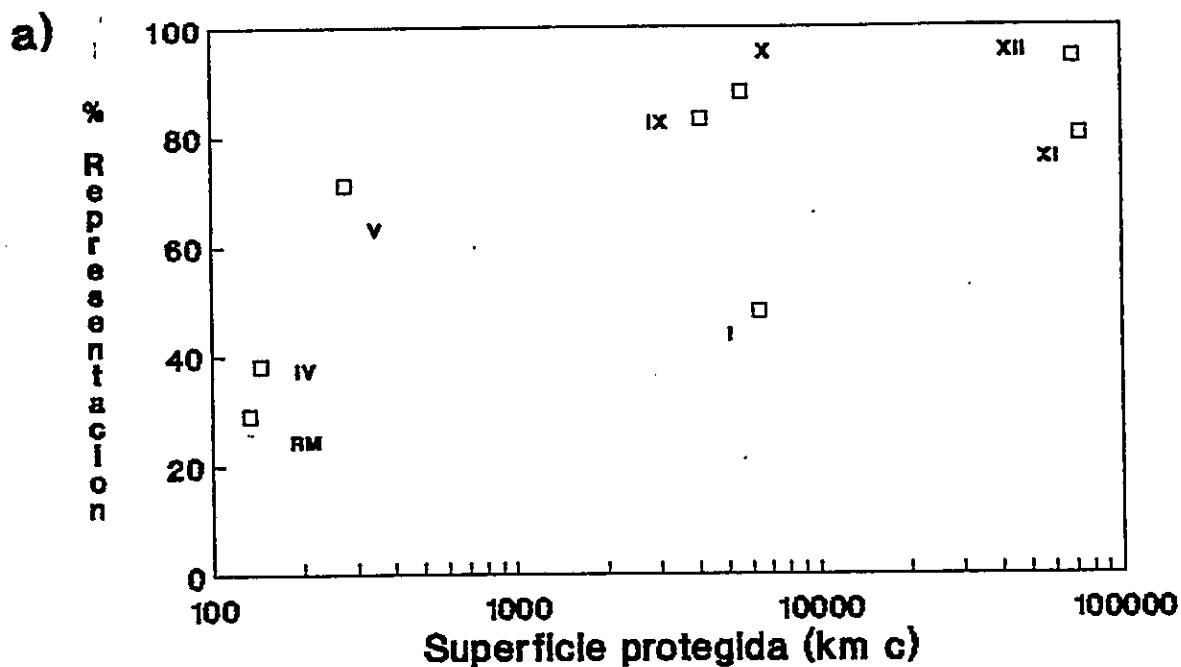
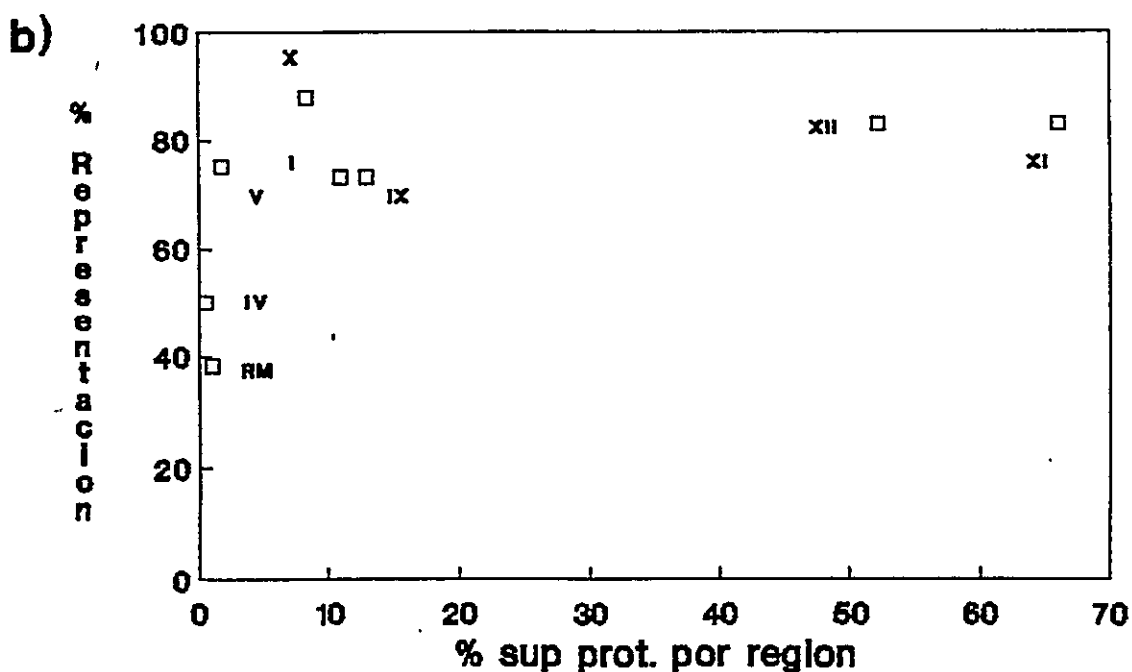
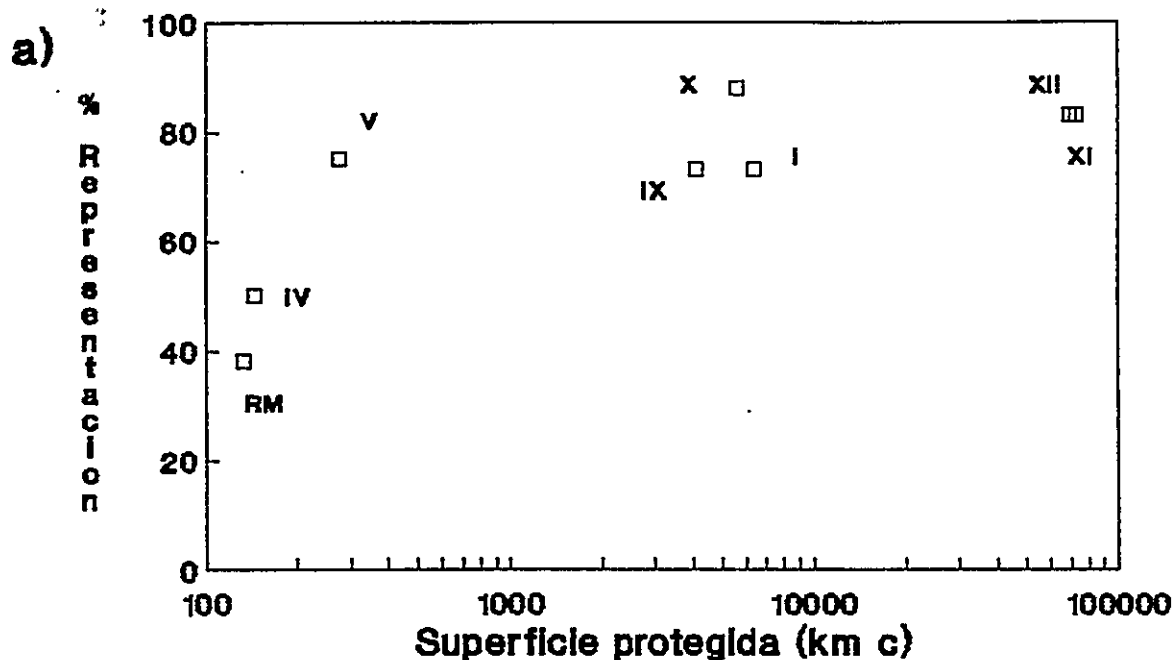


Figura 3: Representación de los megamamíferos terrestres presentes en las ASP agrupadas por Región Administrativa. Se representa el porcentaje de representación de megamamíferos por a) superficie absoluta protegida, y por b) porcentaje de la superficie protegida por cada Región Administrativa.



representación; los mamíferos con mejor representación corresponden a los presentes en las regiones X, XI y XII.

El número de mamíferos esperados no se correlaciona con la superficie absoluta protegida ($r_s = 0,36$; g.l. = 11; $P = 0,10$), pero si con la superficie regional protegida ($r_s = 0,50$; g.l. = 11; $P = 0,04$).

Existe una correlación positiva entre el número de especies con problemas de conservación y la superficie regional protegida, tanto para mamíferos ($r_s = 0,54$; g.l. = 11; $P = 0,03$; Fig. 4a) como para megamamíferos ($r_s = 0,56$; g.l. = 11; $P = 0,03$; Fig. 4b). Esta correlación está dada fundamentalmente por las especies consideradas vulnerables, tanto de mamíferos ($r_s = 0,48$; g.l. = 11; $P = 0,05$; Fig. 5a) como de megamamíferos ($r_s = 0,45$; g.l. = 11; $P = 0,06$; Fig. 5b). En cuanto al número de especies en peligro, la tendencia es a una correlación positiva pero no significativa ($r_s = 0,22$; g.l. = 11; $P = 0,22$; Fig. 5a y $r_s = 0,36$; g.l. = 11; $P = 0,11$; Fig. 5b; para mamíferos y megamamíferos, respectivamente). Para las especies extintas, sin embargo, la situación es la inversa. Existe tendencia a una correlación negativa pero no significativa entre el número de especies extintas y la superficie protegida, tanto para mamíferos ($r_s = -0,21$; g.l. = 11; $P = 0,23$; Fig. 5a) como para megamamíferos ($r_s = -0,37$; g.l. = 11; $P = 0,10$; Fig. 5b). Es decir, en aquellas regiones con menor superficie protegida (V a VII)

Figura 4. Representación de los mamíferos (a) y megamamíferos (b) terrestres con problemas de conservación (según Glade 1988) en relación a la superficie protegida de cada Región Administrativa.

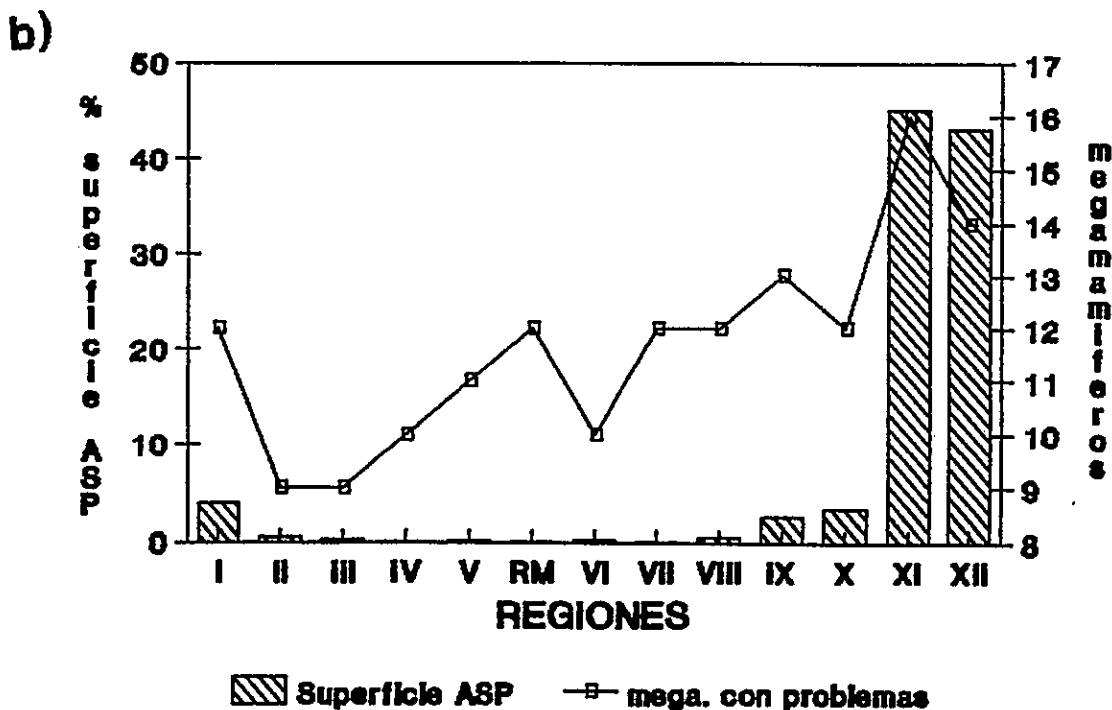
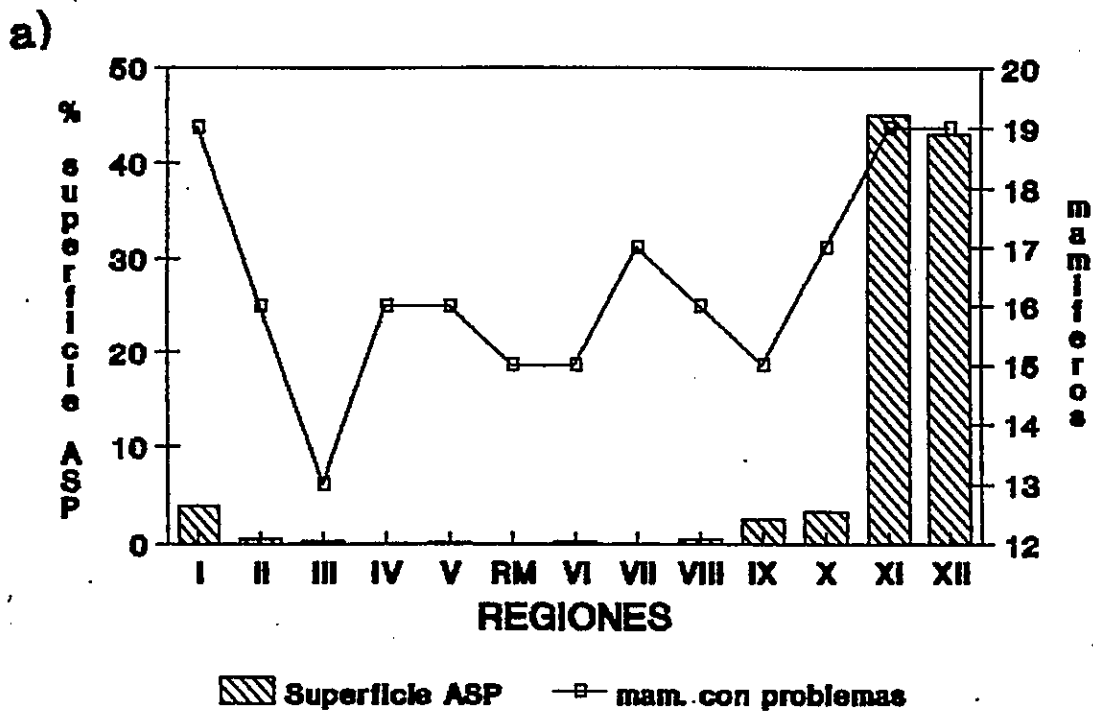
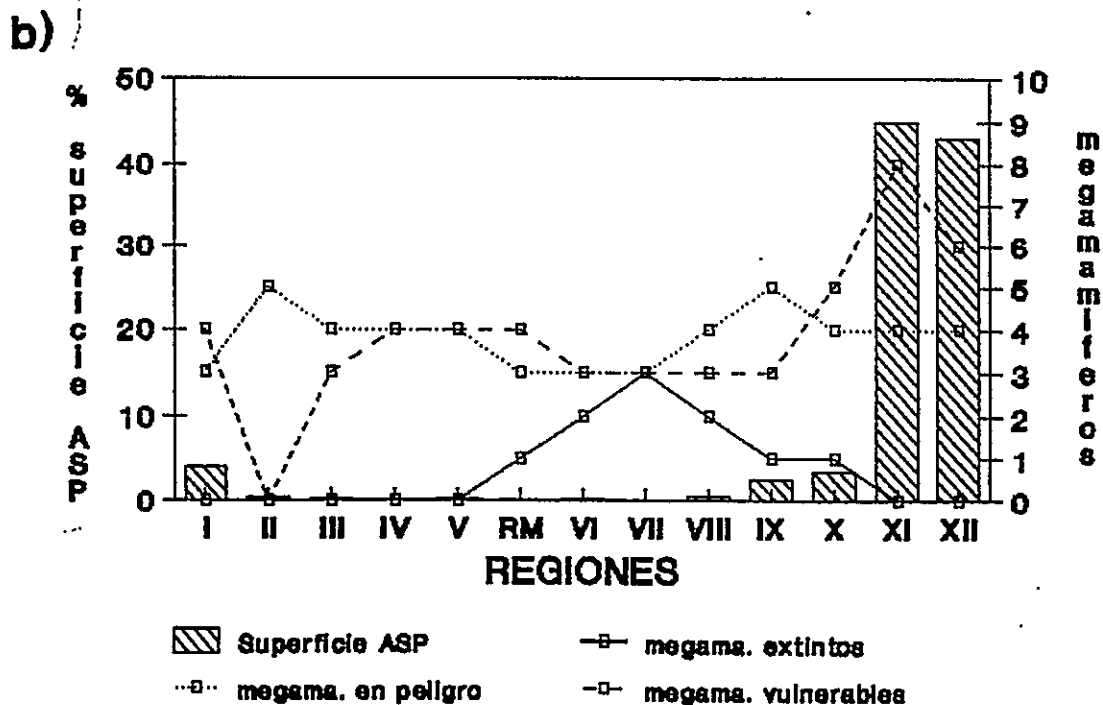
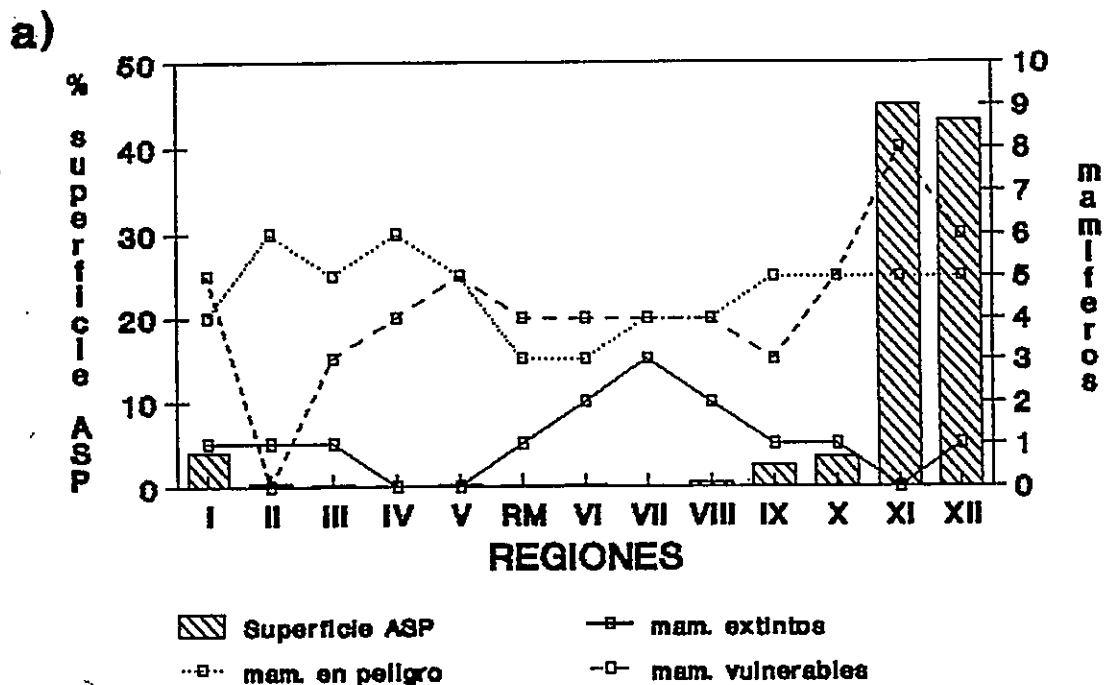


Figura 5. Representación de los mamíferos (a) y megamamíferos (b) terrestres extintos, en peligro y vulnerables (según Glade 1988) en relación a la superficie protegida de cada Región Administrativa.



se han producido más extinciones.

La fauna de megamamíferos es más similar entre regiones que la de mamíferos en general (23% a 100% y 16% a 92%, respectivamente, Tabla 6). La I Región es la menos similar a todas las otras regiones, con similitudes desde 23% a 68% para mamíferos y 36% a 74% para megamamíferos (Tabla 6). Se pueden reconocer al menos cuatro grupos de regiones. El grupo de mayor similitud es el conformado por las regiones IV a VIII, con valores de 79% para mamíferos (Fig. 6a) y 82% para megamamíferos (Fig. 6b). Los otros grupos son el de las Regiones IX y X (91% para mamíferos, Fig. 6a; 100% para megamamíferos, Fig. 6b), XI y XII (84% para mamíferos, Fig. 6a; 88% para megamamíferos, Fig. 6b) y II y III (74% para mamíferos, Fig. 6a; 95% para megamamíferos, Fig. 6b). Como es esperable, el índice de similitud decrece al comparar regiones más distantes entre sí (Tabla 6).

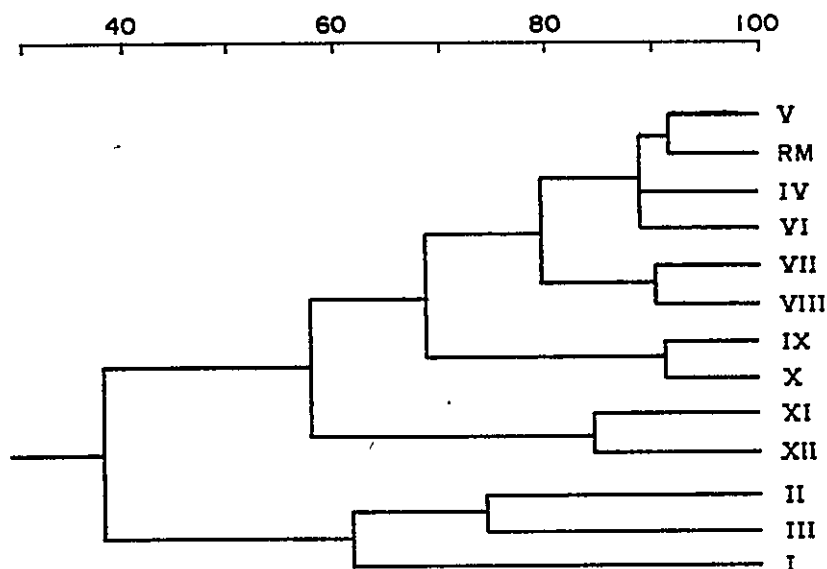
Si hay subrepresentación, sería deseable que las especies no representadas fueran las menos propensas a la extinción. Sin embargo, ocurre justamente lo opuesto. Del total de megamamíferos, 17 (63%) no están registrados en ASP de a lo menos una región administrativa en que debieran estar (Tabla 7). El 64% de las ausencias corresponde a especies vulnerables o en peligro a nivel nacional (Tabla 7). A nivel regional, dichas especies corresponden a un 55% de las ausencias (Tabla 7). De las

Tabla 6: Similitud de mamíferos (sobre la diagonal) y megamamíferos (bajo la diagonal) terrestres en las Regiones Administrativas. Similitud estimada por el índice de Sorensen.

	I	II	III	IV	V	VI	RM	VII	VIII	IX	X	XI	XII
I	-	68	56	51	44	44	46	38	30	30	28	23	27
II	74	-	74	49	43	39	42	32	23	25	23	16	21
III	69	95	-	71	61	55	60	52	39	34	36	21	27
IV	69	54	57	-	91	82	87	79	69	59	58	45	46
V	64	48	50	96	-	88	92	85	75	65	61	51	51
VI	62	45	48	92	96	-	90	89	77	67	62	52	52
RM	67	43	45	88	92	96	-	87	76	67	63	53	54
VII	56	40	42	81	85	89	86	-	90	80	73	61	61
VIII	47	26	27	72	83	80	77	93	-	84	81	65	65
IX	44	32	33	67	69	67	64	80	79	-	91	70	67
X	44	32	33	67	69	67	64	80	79	100	-	66	63
XI	36	23	24	50	59	64	62	71	76	71	71	-	84
XII	46	36	37	60	69	67	64	79	71	73	67	88	-

Figura 6. Fenogramas de similitud de a) mamíferos y b) megamamíferos terrestres en las 13 Regiones Administrativas de Chile (método de ligamiento promedio no ponderado, UPGMA). La escala indica el porcentaje de similitud.

a)



b)

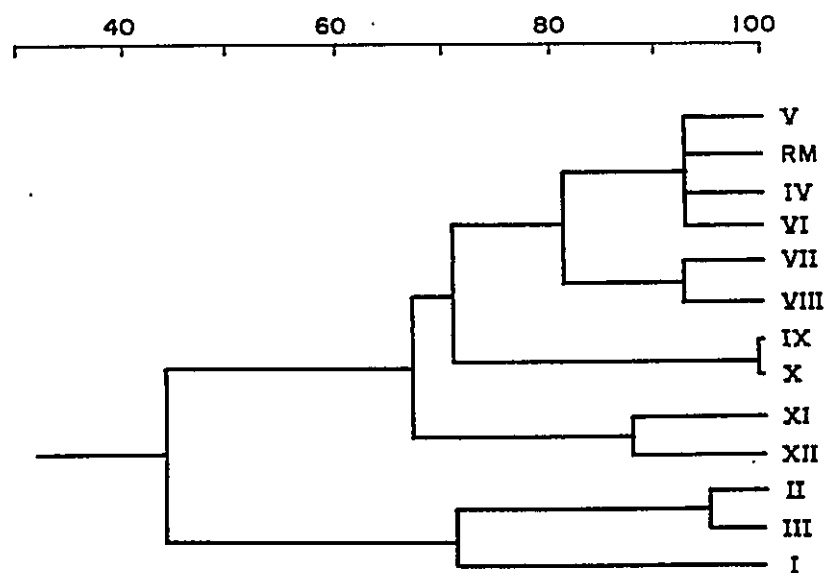


Tabla 7: Megamamíferos no registrados en ASP de cada Región Administrativa. Se indica el estado de conservación a nivel nacional/regional.

Especie	Región Administrativa							
	I	IV	V	RM	IX	X	XI	XII
<u>G. cuja</u>								V/V
<u>M. coypus</u>		F/V		F/V				
<u>P. griseus</u>	I/I							
<u>O. quigna</u>		P/P						
<u>C. chinga</u>	F/ni			F/R				
<u>P. puda</u>								V/ni
<u>O. colocolo</u>				P/P				
<u>L. viscasia</u>		V/V		V/V				
<u>L. guanicoe</u>		V/P	V/P	V/P				
<u>H. bisulcus</u>					P/E	P/P		
<u>L. felina</u>	V/V	V/P	V/V	V/ni	V/P			
<u>C. humboldtii</u>					F/ni			
<u>L. patagonicus</u>					R/R	R/ni	R/ni	
<u>Z. pichyi</u>			V/ni	V/ni				
<u>C. villosus</u>							R/R	
<u>O. jacobita</u>				R/R				
<u>V. vicugna</u>		V/ni						

Nota: ni indica que el estado de conservación no está registrado en la Región Administrativa correspondiente.

30 ausencias registradas, sólo 5 corresponden a especies en la categoría Fuera de Peligro a nivel nacional, mientras que ninguna se ubica en dicha categoría a nivel regional (Tabla 7). Las especies con más ausencias son Lontra felina con 5 ausencias, y Lama guanicoe y Lyncodon patagonicus, con 3 ausencias. Las regiones con más ausencias son la Metropolitana y la IV, con 8 y 6 especies, respectivamente. Es esperable que la mayor proporción de ausencias se produzca en las ASP más recientes y/o con menor superficie. Sin embargo, a pesar que la tendencia es precisamente a una relación negativa, el número de ausencias por ASP no se correlaciona significativamente ni con la edad de las ASP ($r_s = -0,23$; g.l. = 25; $P = 0,26$) ni con la superficie protegida por cada ASP ($r_s = -0,27$; g.l. = 25; $P = 0,19$).

Los mamíferos endémicos de Chile muestran una representación heterogénea en las ASP de las diferentes regiones administrativas (Tabla 4). El mayor número de especies endémicas (principalmente octodóntidos) se concentra en las regiones IV a VIII, las que tienen escasa superficie protegida. Las regiones con mayor superficie protegida (I, XI y XII) tienen menor número de especies endémicas, determinando una correlación negativa tanto con la superficie absoluta ($r_s = -0,79$; g.l. = 11; $P < 0,003$) como con la proporción relativa de superficie regional ($r_s = -0,49$; g.l. = 11; $P < 0,04$; Fig. 7).

Figura 7. Representación de los mamíferos terrestres endémicos en relación a la superficie protegida de cada Región Administrativa.

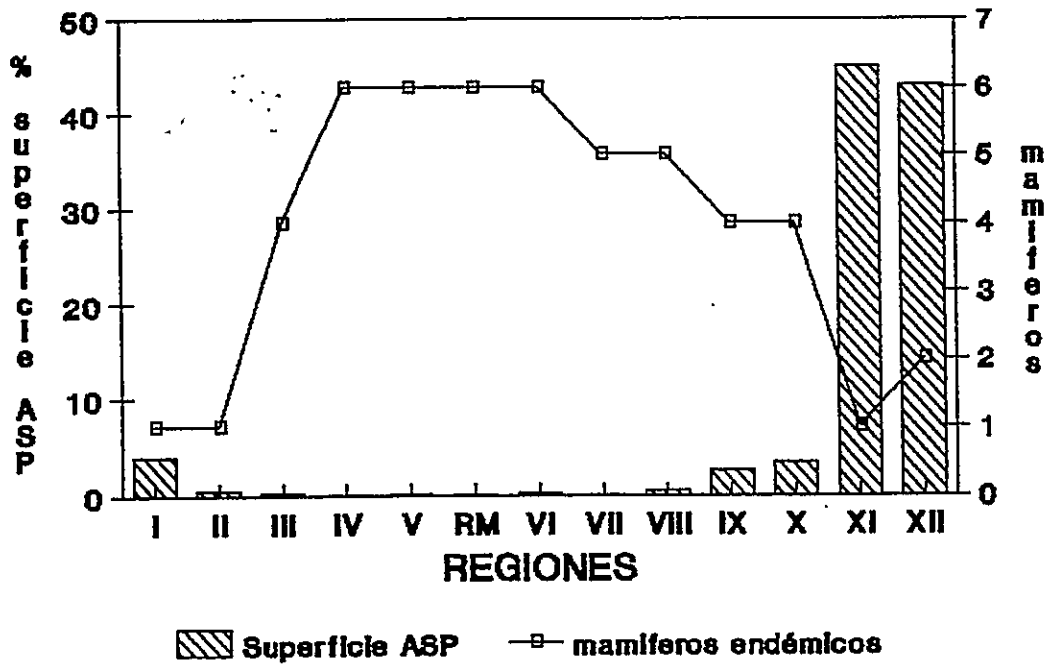
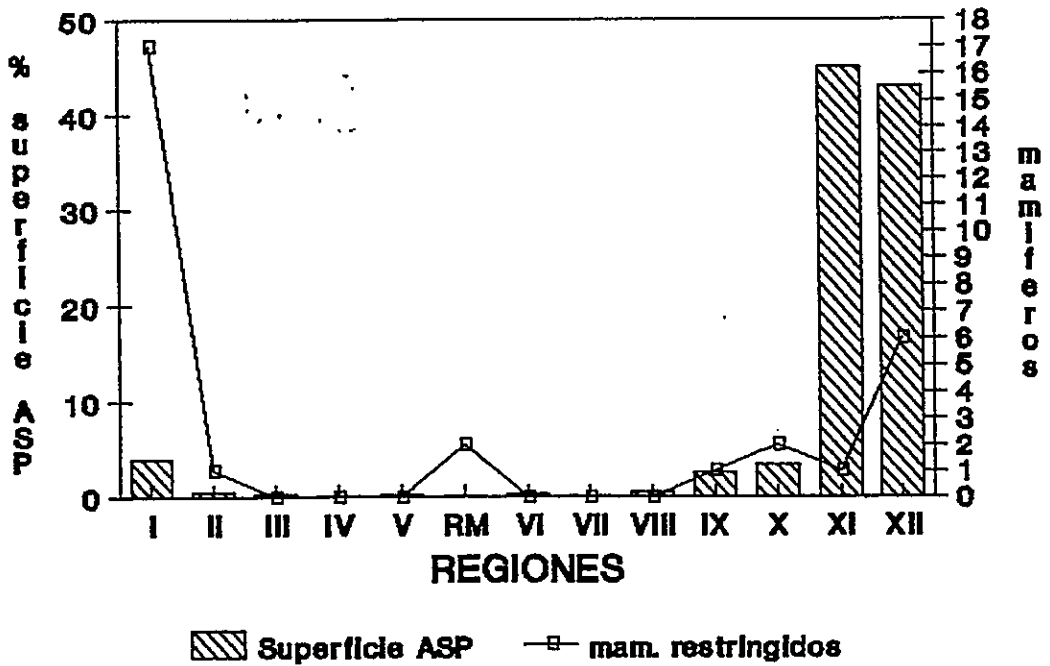


Figura 8. Representación de los mamíferos terrestres restringidos en relación a la superficie protegida de cada Región Administrativa.



La representación de aquellas especies restringidas a una región particular también es heterogénea (Tabla 4). Existe una correlación positiva entre el número de especies restringidas y la superficie regional protegida ($r_s = 0,60$; g.l. = 11; $P = 0,02$; Fig. 8). No obstante, no todas estas especies se encuentren efectivamente al interior de las ASP. En la I Región, con 17 especies de mamíferos restringidos, sólo 4 están presentes en ASP de la región (CONAF 1986a, 1988).

Para el análisis de representación en las regiones mastozoológicas (Fig. 9 y Apéndice A), cada ASP fue ubicada en una o más de las seis regiones de fauna descritas por Osgood (1943, Tabla 3). Existe una representación heterogénea tanto en el número de ASP como en el porcentaje de la superficie de cada región mastozoológica protegida (Tabla 8). Las regiones con mejor representación en cuanto a superficie protegida son la Fueguina (71,1%), Valdiviana (28,4%) y de Puna (18,1%; Tabla 8). Las regiones Atacameña, Santiaguina y Patagónica están pobremente representadas, con un máximo de sólo 1% en la región Atacameña, la segunda en importancia en cuanto a superficie continental del país (18,7%), después de la Región de Puna, con 33,8% (Tabla 8). La representación de los megamamíferos presentes en las ASP de dichas regiones también es heterogénea (Fig. 10): prácticamente el 100% de los megamamíferos presentes en

Figura 9. Regiones mastozoológicas de Chile, según Osgood (1943). Los círculos de mayor tamaño indican la ubicación aproximada de las ASP analizadas.

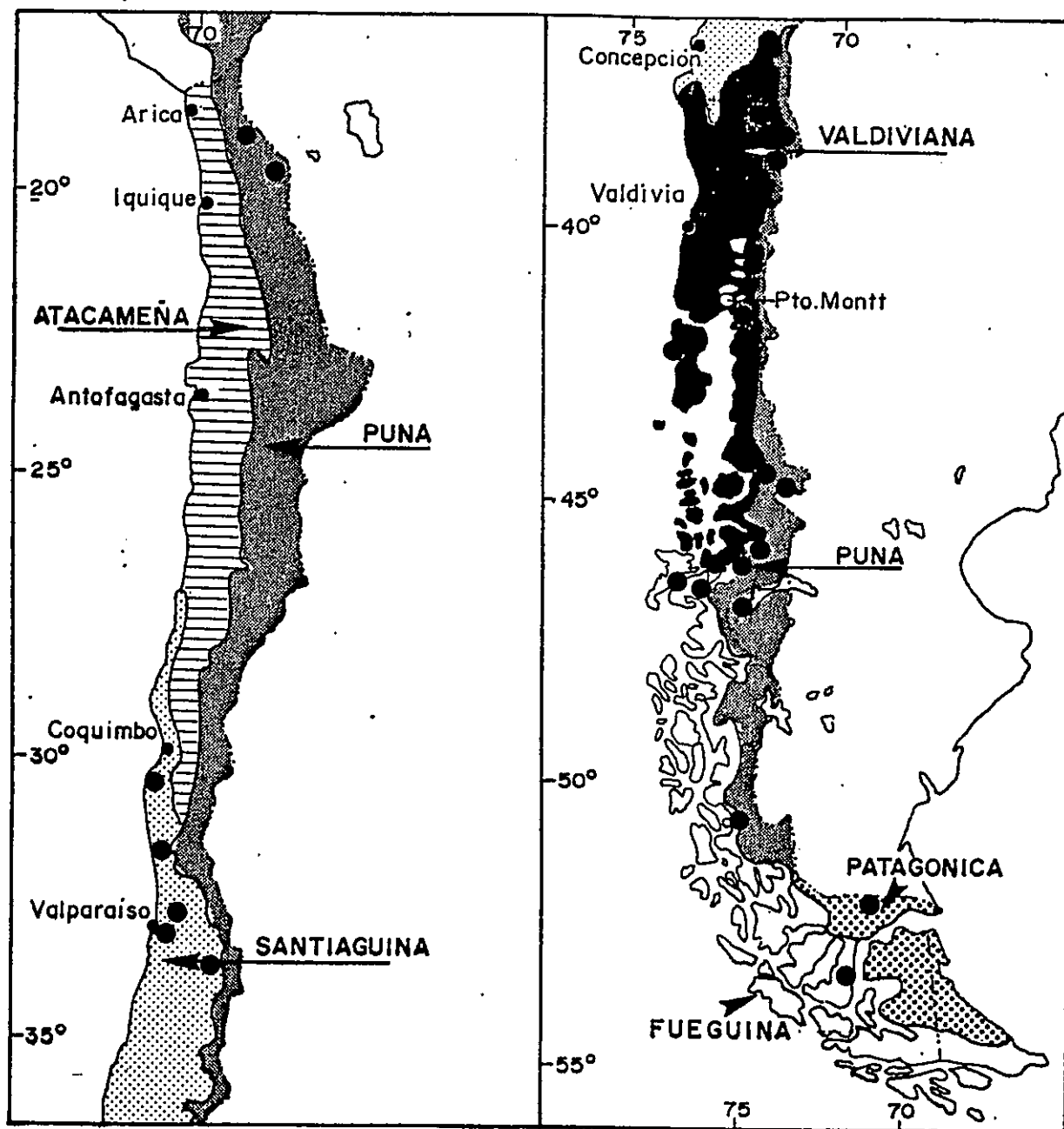


Tabla 8: Representación de las ASP (Parques o Reservas Nacionales) y de los megamamíferos en las regiones mastozoológicas de Osgood (1943).

Región Faunal	% superficie continental (+)	Nº ASP	% sup region protegida	megamamíferos observados	esperados
ATACAMEÑA	18,7	3	1,0	*	13
PUNA	33,8	35	18,1	24 (10)	25
SANTIAGUINA	14,6	12	0,6	9 (4)	16
VALDIVIANA	14,4	29	28,4	16 (10)	20
FUEGUINA	12,6	10	71,1	19 (4)	19
PATAGONICA	5,9	1	0,1	8 (1)	19

Notas:

(+) la superficie continental se obtuvo a partir de la subdivisión de las Regiones mastozoológicas en cuadrículas (ver Artigas 1975).

* la región Atacameña no tiene listas completas de megamamíferos en ninguna de sus tres ASP.

a) 28 Parques contabilizados (excluidos Archipiélago Juan Fernández y Rapa Nui).

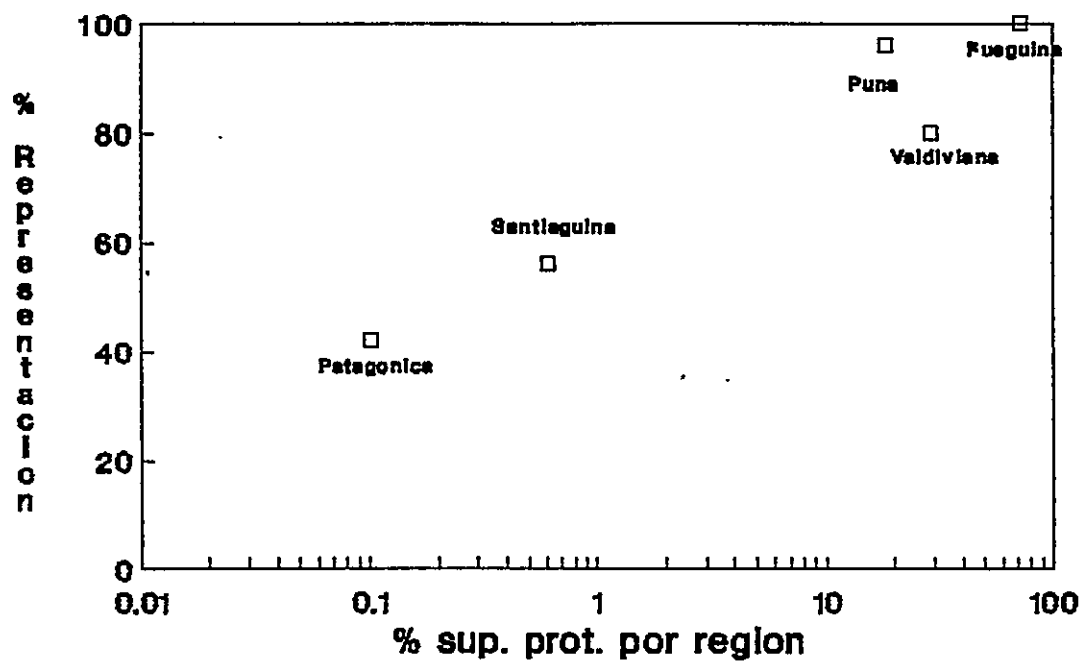
b) 40 Reservas contabilizadas (excluidos Pinguino de Humboldt y Río Pascua).

c) en paréntesis, se indica el número de ASP analizadas en el cálculo del número de megamamíferos observados.

d) ASP ubicadas en zonas intermedias entre 2 regiones mastozoológicas, son incluidas en ambas.

e) Para el cálculo del porcentaje del total regional protegido en las ASP del punto d), se consideró la mitad de la superficie de cada región colindante.

Figura 10: Representación de los megamamíferos terrestres presentes en las ASP agrupadas por región mastozoológica (definidas por Osgood 1943).



las regiones de Puna y Fueguina se encuentran protegidos en las ASP de dichas regiones. En el otro extremo, los valores menores de representación de megamamíferos se corresponden con las regiones Santiaguina y Patagónica, las que poseen menos superficie protegida (0,6% y 0,1%, respectivamente). De hecho, existe una correlación positiva entre el nivel de representación de los megamamíferos y la superficie protegida de las regiones mastozoológicas ($r_s = 0,90$; g.l. = 3; $P = 0,04$; Fig. 10).

Debido a la división del país en sólo seis regiones mastozoológicas de gran superficie, las similitudes de fauna de megamamíferos entre dichas regiones son altas, con un mínimo de 63% (entre las regiones Patagónica y Atacameña) a un máximo de 97% (entre las regiones Valdiviana y Fueguina). La región de Puna, con 25 de las 27 especies de megamamíferos presentes, posee tres especies restringidas: V. vicugna, C. nationi y L. peruanum. Las regiones Valdiviana y Patagónica presentan sólo una especie restringida (P. fulvipes y L. wolffsohni respectivamente). Las regiones Fueguina, Santiaguina y Atacameña no presentan especies restringidas.

RELACION AREA-ESPECIES

En el SNASPE existen 72 unidades entre Parques y Reservas Nacionales y Forestales, las que tienen una superficie promedio de 2.216,5 km², con un rango entre

0,45 (R.N. Los Ruiles) y 35.259,01 km² (P.N. Bernardo O'Higgins). La mayor parte de ellas (52 ASP, 72%) poseen superficies menores a 1.000 km² (Fig. 11a). Las 26 ASP analizadas (Fig. 11b y Tabla 3) tienen una superficie promedio de 2.022,6 km², con un rango desde 30 km² (P.N. Pali Aike) hasta 17.420 km² (P.N. Laguna San Rafael). Al menos en términos de superficie, las ASP analizadas son una muestra representativa del total de ASP en Chile, con un porcentaje muy similar (69%) de áreas menores a 1.000 km², y con una distribución de frecuencias de tamaño similar (Fig. 11a).

La relación log área-log especies para el total de mamíferos fue:

$$\log S = 0,057 \log \text{área} + 1,065$$

cuya pendiente no es estadísticamente distinta de cero ($r_s = 0,33$; g.l. = 19; $P = 0,14$).

Al considerar sólo los megamamíferos (Tabla 3), la ecuación obtenida es:

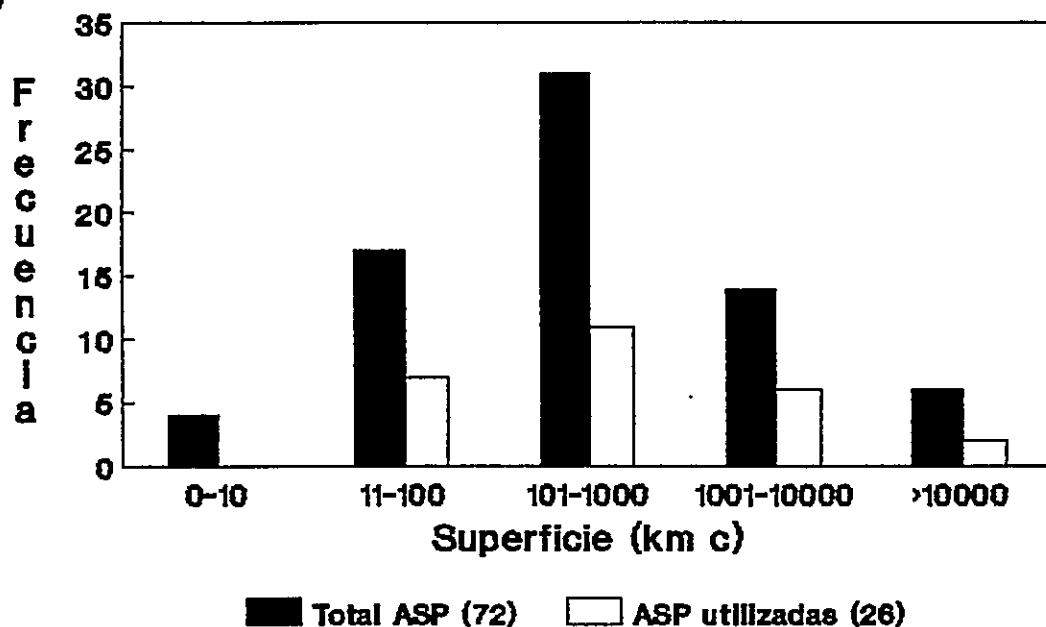
$$\log S = 0,082 \log \text{área} + 0,700$$

cuya pendiente es significativamente distinta de cero ($r = 0,49$; g.l. = 24; $P = 0,01$, Fig 12a).

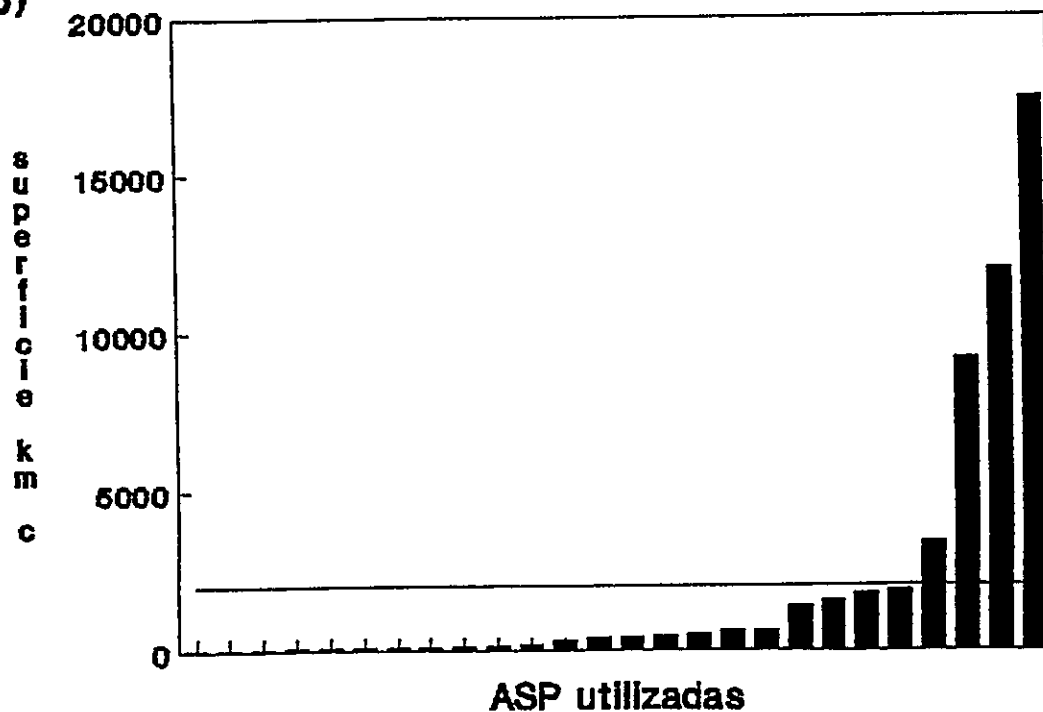
La regresión simple entre número de especies y log area también muestra una pendiente (1,57) significativamente distinta de cero ($r = 0,49$; $P = 0,01$).

Figura 11: a) Distribución de frecuencia de las Areas Silvestres Protegidas en relación a su superficie (en km^2). b) Superficie (en km^2) de las Areas Silvestres Protegidas utilizadas en esta tesis. La línea indica la superficie promedio.

a)



b)



Sin embargo, la comparación entre los coeficientes de correlación para ambas regresiones (Zar 1974:241) no determinó diferencias ($P > 0,5$).

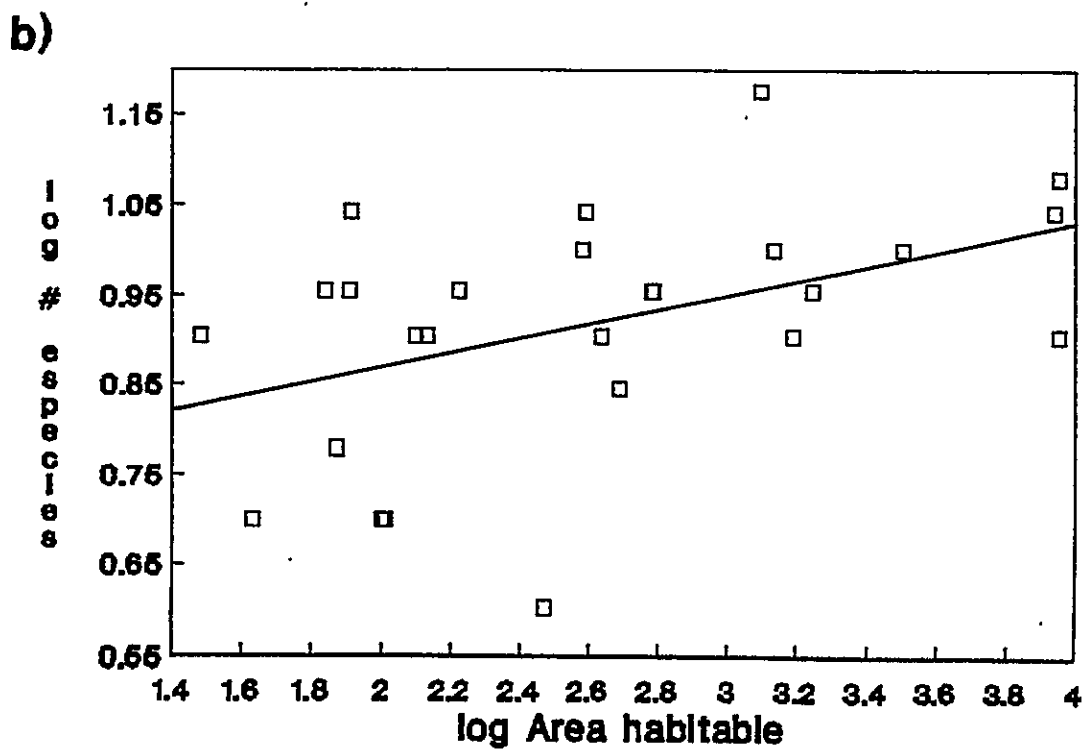
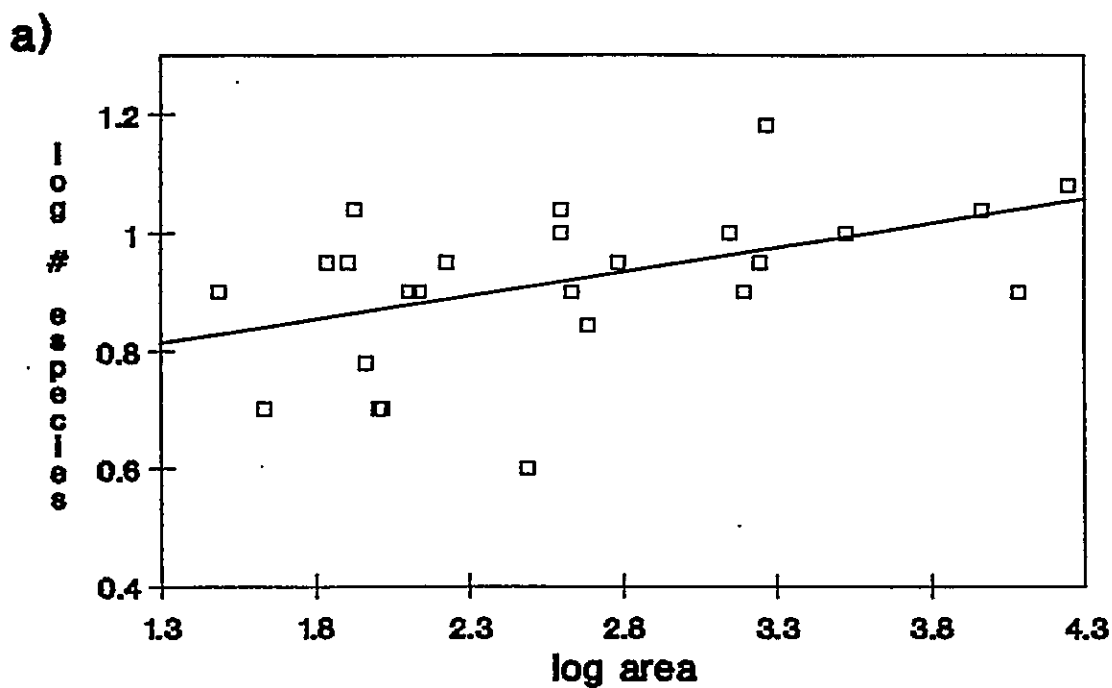
El análisis de residuos (Sokal & Rohlf 1981) no detectó excepciones en la regresión log área-log especies, por lo que ningún punto fué eliminado. El análisis de sensibilidad, consistente en recomputar el intercepto y la pendiente al eliminar y reintroducir sucesivamente un par de valores area-especies (siguiendo a Boecklen y Gotelli 1984), determinó valores extremos para el intercepto de 0,66 a 0,73 y de pendiente entre 0,07 y 0,1. En todos los casos, la regresión es significativa ($0,006 < P < 0,036$).

No toda la superficie protegida por las ASP es totalmente habitable por los mamíferos. En algunas ASP, grandes extensiones corresponden a glaciares, campos de hielo y lagos. Entonces, se debe corregir la superficie de cada ASP eliminando las zonas no habitables (Tabla 3). El P. N. Laguna San Rafael, el ASP de mayor tamaño analizada (con 17.420 km²) es el que muestra la mayor disminución de superficie, llegando a 8.924 km² (Tabla 3). A pesar de las correcciones, se obtiene la regresión área-especie por área habitable (Fig. 12b), cuya ecuación:

$$\log S = 0,085 \log \text{área} + 0,697$$

tiene una pendiente similar a la anterior ($z = 0,085$) y significativa ($r_s = 0,47$; g.l = 24; $P < 0,02$).

Figura 12: Relación área-especies para los megamamíferos presentes en las 26 ASP analizadas. a) por área absoluta y b) por área habitable de cada parque ó reserva.



MODELOS DE COLAPSO

El colapso predicho por el modelo de Soulé et al. (1979) no difiere del colapso observado en parques norteamericanos ($\chi^2 = 8,59$; g.l.= 13; $P > 0,2$, Tabla 9), validando el uso de los modelos de colapso.

Se seleccionaron cinco ASP de modo de abarcar todo el rango de superficies, desde el P.N. Pali Aike, con 30 km², hasta el P. N. Laguna San Rafael, con 17.420 km², y otras tres ASP con áreas intermedias (P.N. Huerquehue, P.N. Torres del Paine y P.N. Vicente Pérez Rosales-Puyehue, con 125, 1.814 y 3.333 km², respectivamente). En el corto plazo, hasta 50 años, el colapso es mínimo y los modelos A y B no difieren entre sí (Fig. 13). Las diferencias se evidencian a tiempos mayores, donde se dan dos tendencias. Por una parte, en Pali Aike, Huerquehue y Torres del Paine (Fig. 13a, b y c, respectivamente), el modelo B (con k_3) es más drástico, mostrando un mayor porcentaje de pérdida de especies. Sin embargo, los P.N. VPR-Puyehue y Laguna San Rafael (Fig. 13d y 13e, respectivamente) muestran un patrón inverso, siendo el modelo menos drástico (modelo A con k_2) el que muestra un colapso mayor.

A medida que disminuye la superficie de la ASP, hay un mayor colapso (Fig. 14a y b). Las respuestas a mediano plazo (500 años) son más evidentes, perdiéndose entre un 2% de las especies en la ASP de mayor tamaño (Laguna San

Tabla 9: Colapso de mamíferos observado en Parques de Norteamérica (Newmark 1986a) y colapso predicho por modelo A.

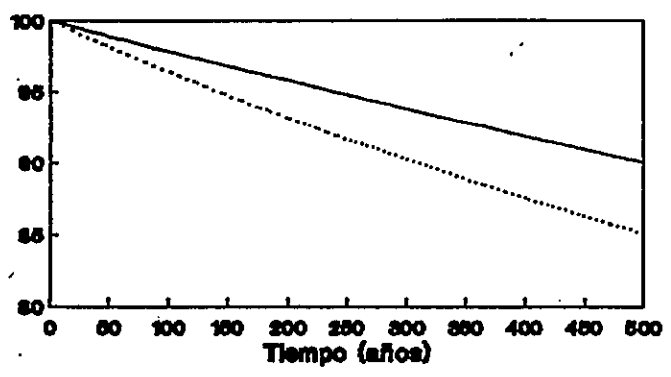
Area Parque (km ²)	Edad (*) (años)	número de especies			χ^2
		inicial	observado	esperado	
20.736	84,5	27	27	26,8	0,00
10.328	83,5	28	27	27,7	0,02
4.931	76	20	19	19,8	0,03
4.627	81,5	29	27	28,6	0,09
3.628	75	17	17	16,9	0,00
3.389	94	26	22	25,6	0,51
2.083	94	24	20	23,6	0,55
1.049	69	19	17	18,8	0,17
976	85	21	14	20,7	2,17
712	43	21	18	20,8	0,38
641	82	21	16	20,6	1,03
588	75	17	12	16,8	1,37
426	77	22	16	21,6	1,45
144	61	18	14	17,8	0,81
Total					8,59

Notas:

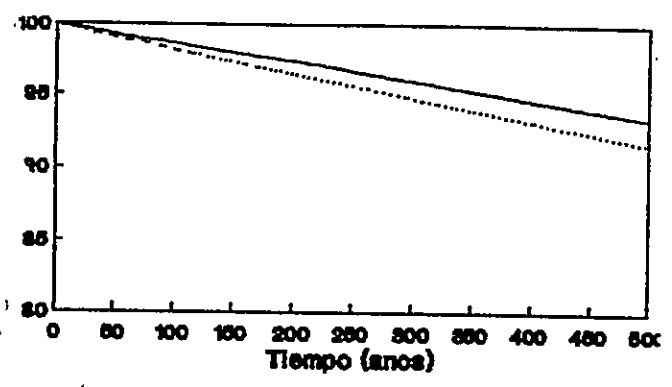
- (*) indica la edad del Parque (ó ensamble de parques) hasta 1986.
- Se excluyeron los Parques para los que se desconoce el número inicial de especies.
- El cálculo de número de especies observadas no considera ni las colonizaciones ni las extinciones previas al establecimiento del parque.

Figura 13: Simulaciones de colapso de megamamíferos para los dos modelos utilizados en 5 Areas Silvestres Protegidas.

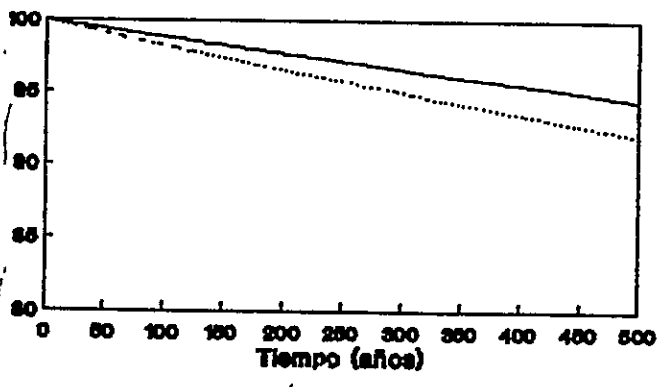
P.N. Pali Aike (30)



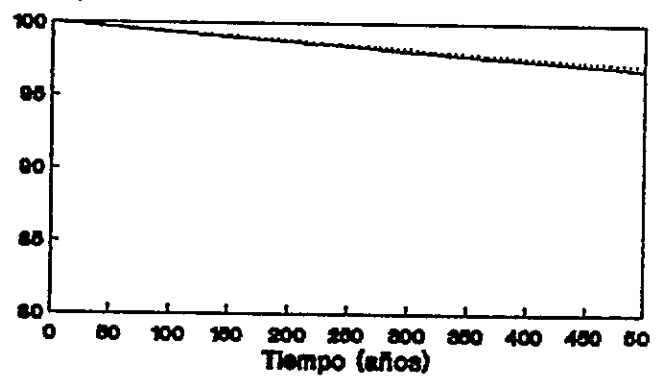
P.N. Huerquehue (125)



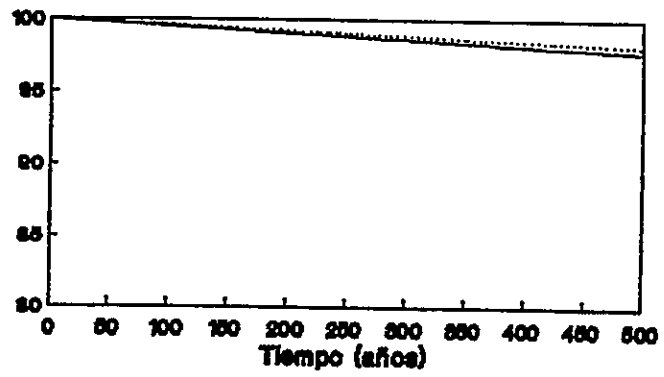
P.N. Torres del Paine (1814)



P.N. VPR-Puyehue (3333)



P.N. Laguna San Rafael (17420)



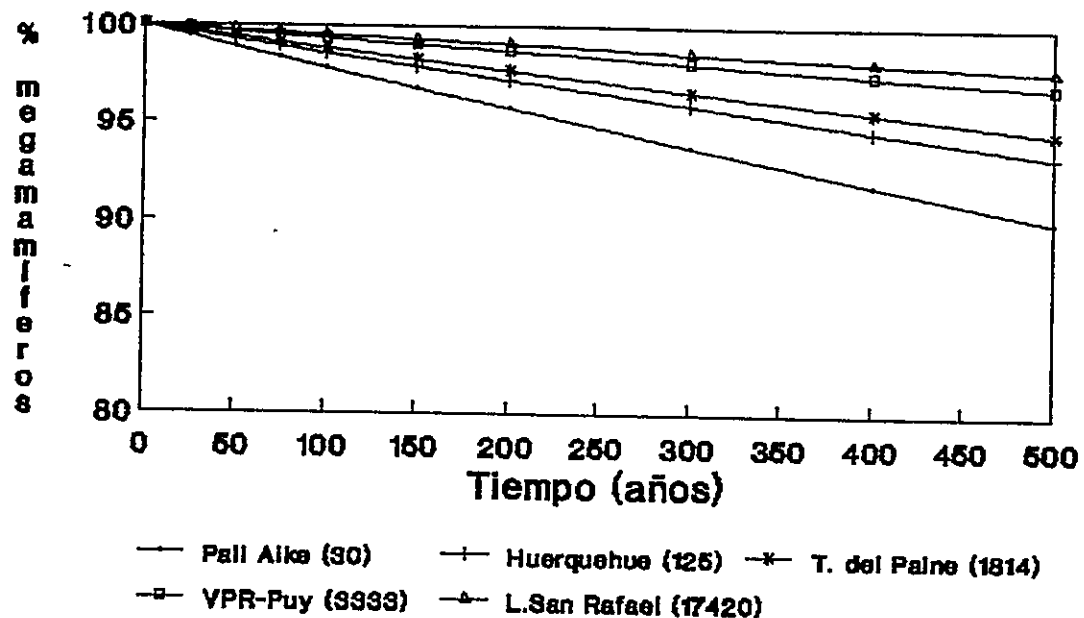
% Megamamíferos

----- Modelo A

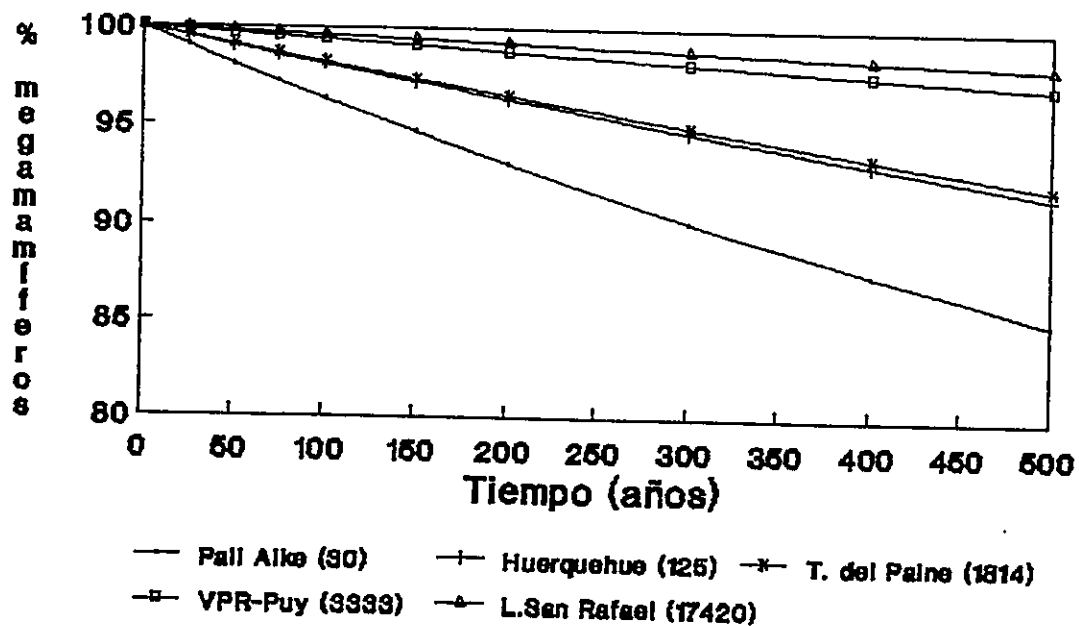
..... Modelo B

Figura 14: Comparación de las simulaciones de colapso de megamamíferos para 5 ASP según a) el modelo A (menos drástico) y b) el modelo B (más drástico).

a)



b)



Rafael) a un 10% de especies en la ASP más pequeña (Pali Aike), para el modelo A (Fig 14a). Para el modelo B (más drástico), las pérdidas oscilan entre un 2% para Laguna San Rafael hasta un 15% para Pali Aike (Fig. 14b).

Los intervalos de predicción de 95% para los coeficientes de extinción varían entre 3 a 7 órdenes de magnitud, dependiendo del modelo y del tamaño de la ASP (modelo A y áreas más grandes con menor variación). En prácticamente todos los casos, tal variación implica rangos de extinciones en las simulaciones desde casi 0% a 99%, salvo para la ASP de mayor tamaño (P.N. Laguna San Rafael), en que el límite máximo de extinciones varía entre 57% y 40%, para los modelos A y B respectivamente.

AREA MINIMA VIABLE

La frecuencia de cada especie (Tabla 2) fue utilizada como un primer indicador del riesgo relativo de extinción, identificando aquellas especies con mayor riesgo potencial. Solamente 8 especies (30%) se encuentran en más del 50% de las 26 ASP analizadas, y que pudieran considerarse con bajo riesgo relativo de extinción. Estas son Pseudalopex culpaeus, P. griseus, Puma concolor, Oncifelis quigna, Galictis cuja, Myocastor coypus, Conepatus chinga y Lontra provocax. En contraste, doce especies (44%) se encuentran en menos de 3 ASP, esto es, en menos del 11% de las ASP analizadas y que pueden

considerarse con alto riesgo de extinción. En este grupo se encuentran Felis geoffroyi, Oreailurus jacobita, Lyncodon patagonicus, Zaedyus pichyi, Chaetophractus villosus, Chaetophractus nationi, Conepatus rex, Vicuqna vicuqna, Hippocamelus antisensis, y Pseudalopex fulvipes. El caso extremo lo constituyen dos especies de viscachas, Laquidium peruanum y L. wolffsohni, las que no aparecen registradas en ninguna ASP, por lo que debieran ser las de mayor riesgo potencial de extinción.

Sin embargo, la presencia en un gran número de ASP no implica necesariamente bajo riesgo, así como la presencia de un especie en pocas ASP no se relaciona necesariamente con un mayor riesgo. El tamaño poblacional debe estar por sobre un cierto límite para asegurar la sobrevivencia de las especies, y por lo tanto, las ASP deben poseer una superficie suficiente para mantener los niveles poblacionales mínimos.

De los 27 megamamíferos chilenos, se dispone de datos de densidad ó ámbito de hogar de nueve especies (Tabla 10). Para ellas se estimó el área necesaria para sustentar una población mínima viable. Esta área mínima se comparó con el área provista por cada una de las 49 ASP en las que se ubican dichas especies.

Para las especies analizadas, y a partir de las correcciones sucesivas propuestas por Lehmkühl (1984), una población de 500 individuos implica poblaciones efectivas

Tabla 10: Densidad (ind/km²), número (N) y varianza (V) de la progenie y proporción de sexos (Machos:Hembra) para 9 megamamíferos terrestres chilenos.

Especie	Densidad		progenie		M:H	Referencias
	min	max	N	V		
HERBIVOROS						
<u>V. vicuona</u>	0,6	4,2	1	0	1:3,2	Glade & Cattan (1985)
<u>L. guanicoe</u>	0,45	15	1	0	1,3:1	Raedeke (1979) Torres (1992) en Marchetti et al. (1992)
<u>H. bisulcus</u>	0,02	1,8	1	0	0,8:1	Colomé (1978) Povilitis (1986)
<u>P. puda</u>	3,85	6,25	1	0	1:3	Redford & Eisenberg (1992)
CARNIVOROS						
<u>P. culpaeus</u>	0,13	1,37	5,2	3,8	1,4:1	Crespo y De Carlo (1963) Abello (1979)
<u>P. griseus</u>	0,31	4,35	2-5	-	-	Redford & Eisenberg (1992) Duran et al. (1985)
<u>C. humboldtii</u>	6,25	10,3	-	-	-	Fuller et al. (1987)
<u>P. concolor</u>	0,02	0,04	1-6	-	-	Currier (1983) Young & Goldman (1946)
<u>E. geoffroyi</u>	0,08	0,74	1-3	-	-	Johnson & Franklin (1991)

(Ne) que varían entre 83 (para Pseudalopex culpaeus) a 125 reproductores (para Conepatus humboldtii, Tabla 11). El área mínima necesaria para sustentar tales poblaciones varía entre un mínimo de 48 km² para C. humboldtii hasta 12.500 km² para (Puma concolor, Tabla 11). En promedio, los carnívoros y omnívoros requieren 21 veces más área que los herbívoros. Los primeros necesitan 2.741 Km² mientras que los herbívoros requieren 128 km².

Las especies necesitan entre 0,3 y 97 veces el área disponible en las ASP (Tabla 11). En el caso de los herbívoros, Vicugna vicugna está protegida en 5 ASP, 4 de las cuales proveen área suficiente para mantener niveles poblacionales viables, ofreciendo 10,5 veces el área necesaria. Dos de las 14 ASP donde Lama guanicoe está presente tienen área insuficiente, mientras que las restantes 12 ofrecen, en promedio, 11 veces el área mínima. Para Pudu puda, 3 de 16 ASP son más pequeñas que el área requerida para mantener poblaciones viables, mientras que las otras 13 ofrecen 5,6 veces más área. Para Hippocamelus bisulcus, 9 de 13 ASP están sobre el mínimo requerido. En estas áreas, los huemules podrían mantener poblaciones viables en el 24% del área (Tabla 11).

Para los carnívoros, la situación es aún más drástica. Para Conepatus humboldtii, seis de las 8 ASP donde se encuentra tienen área suficiente, proveyendo en promedio 6,3 veces el área mínima. Doce de las 30 ASP

Tabla 11: Areas requeridas para mantener poblaciones viables de 9 megamamíferos chilenos. Ne es el tamaño poblacional efectivo contenido en un población de 500 individuos. Am es el área necesaria para sustentar la población. ASPp es el número de ASP donde se presenta la especie. %s es el porcentaje de ASP con área suficiente, según el área mínima.

Especie	Ne	Am(km ²) mín-máx	ASPp (*)	%s	Am/Ap	rango	Am/Ap
HERBIVOROS							
<u>V. vicugna</u>	90	120-974	5	80	0,3	0,06-1,06	
<u>L. guanicoe</u>	123	33-1111	14	86	1,5	<0,01-18,23	
<u>H. bisulcus</u>	124	278-25000	13	69	2,4	0,01-23,05	
<u>P. puda</u>	94	80-130	16	81	11,4	<0,01-177,78	

promedio = 79							
CARNIVOROS							
<u>P. culpaeus</u>	83	365-3846	38	52	14,2	0,02-231,01	
<u>P. griseus</u>	89	115-1613	30	60	13,8	<0,01-255,56	
<u>C. humboldtii</u>	125	48-80	8	75	4,1	0,03-30,38	
<u>P. concolor</u>	89	12500-25000	30	3	97,2	0,72-581,39	
<u>F. geoffroyi</u>	89	676-6250	3	33	3,1	0,37-7,22	

promedio = 45							

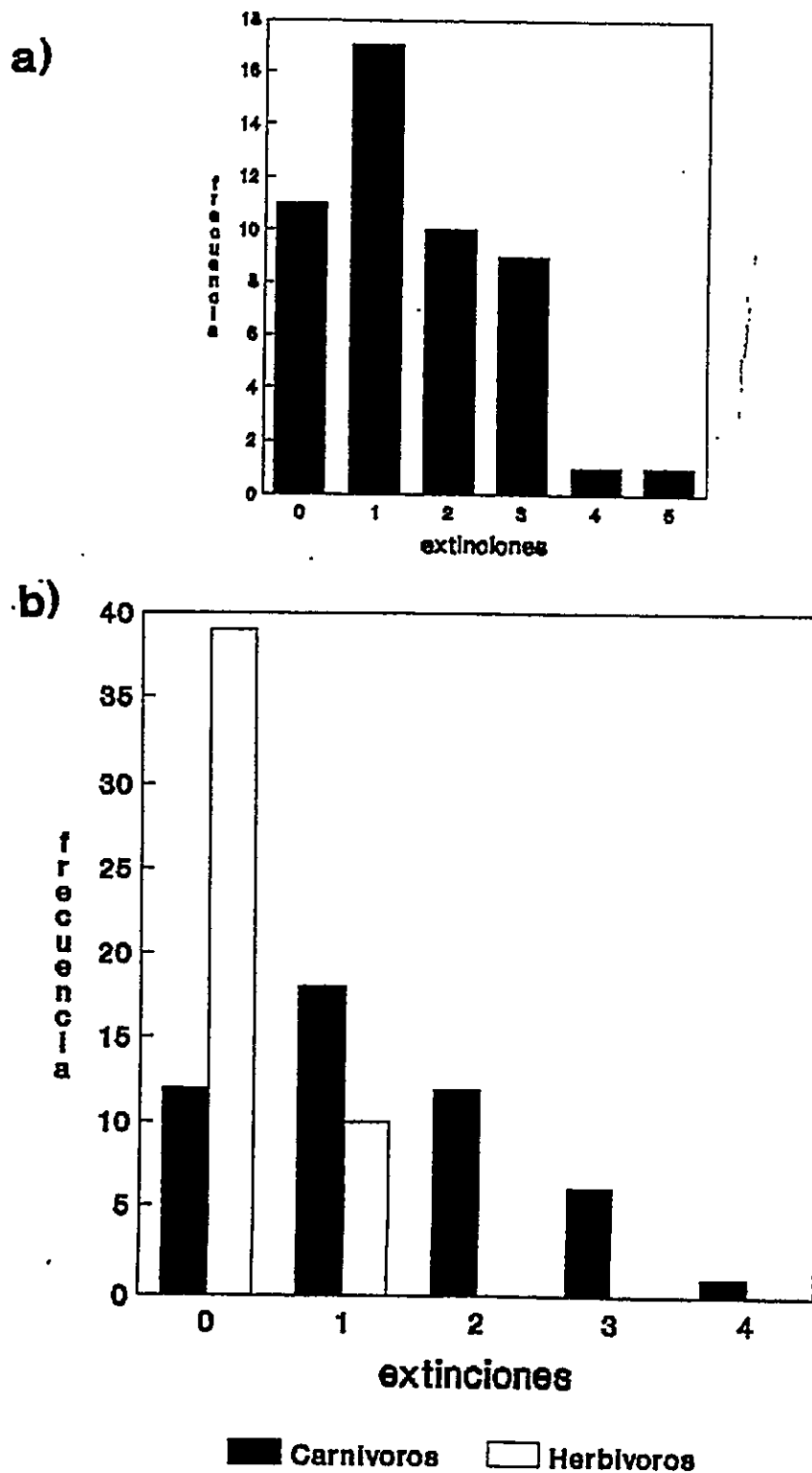
(*) Además de las 27 ASP analizadas, se incluyen todas las ASP en las que la especie este presente.

donde Pseudalopex griseus está presente tienen menos de 115 km², el área requerida para mantener poblaciones viables. Las restantes 18 ASP ofrecen 2,7 veces dicha área. Para Pseudalopex culpaeus, 20 de las 38 ASP son suficientemente grandes para mantener una población viable, siendo 2,3 veces más grandes que el área mínima necesaria. Para Puma concolor y Felis geoffroyi, la situación es más extrema, ya que sólo una ASP posee el área mínima. En promedio, las ASP son 97 y 3 veces más pequeñas que las superficies requeridas para sustentar poblaciones viables.

La proporción de ASP que proveen área suficiente para mantener poblaciones viables de megamamíferos varían entre 3% hasta un 86%, dependiendo de la especie (Tabla 11). Sólo 45% de las ASP son adecuadas para los carnívoros, mientras que los herbívoros tienen un 79% de ASP suficientes.

Once de las 49 ASP analizadas no perderían ninguna de las nueve especies, mientras que las restantes 38 (77%) perderían de una a cinco de sus megamamíferos (Fig. 15a). Diez y siete ASP perderían una especie (en 15 de ellas Puma concolor). Diez ASP perderían dos especies (Puma concolor y Pseudalopex culpaeus en cuatro casos; P. culpaeus y P. griseus en dos). Otras nueve ASP perderían tres especies (P. concolor, P. culpaeus y P. griseus en cuatro casos). Una ASP perderá cuatro y otra cinco

Figura 15: a) Distribución de frecuencia del número de extinciones posibles de megamamíferos en 49 ASP analizadas basándose en el cálculo de área mínima viable. b) Distribución de frecuencia de las extinciones potenciales de megamamíferos divididos en carnívoros y herbívoros.



especies (Fig 15a). La mayoría de las extinciones serán de carnívoros (hasta 4 especies en una ASP), mientras que en sólo 10 de las 49 ASP se perderá una especie de herbívoro (Fig. 15b).

De ocurrir dichas extinciones, se modificaría la distribución geográfica de cada especie, restringiéndose su ubicación actual (Fig. 16). La zona más afectada por extinciones locales se ubica aproximadamente entre la III y la VII Regiones (ver específicamente los casos de Pseudalopex culpaeus, Pseudalopex griseus y Puma concolor; Fig. 16e, f y h, respectivamente).

En la segunda aproximación de este análisis de área mínima viable, en la que se parte de un tamaño efectivo de 500 individuos, el que se corrige sucesivamente de acuerdo a las características particulares de cada especie (Tabla 10), se obtienen resultados más extremos. Un N_e de 500 individuos requiere una población real entre 4 a 6 veces más grande, dependiendo de la especie (Tabla 12).

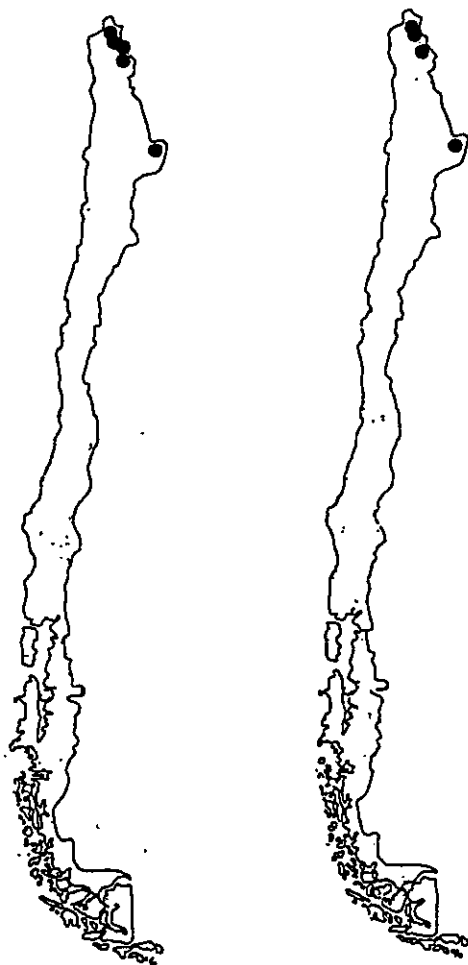
La especie que requiere menor área mínima es Conepatus humboldtii (194 km²) y Puma concolor requiere la mayor superficie, con 70.000 km² (Tabla 12). En promedio, los carnívoros requieren 26 veces más área que los herbívoros (15.363 y 587 km² respectivamente).

La proporción de ASP que proveen área suficiente varía entre 0% a 80% (Tabla 12). Sólo 16% de las ASP donde las especies se encuentran ofrecen áreas suficientes para

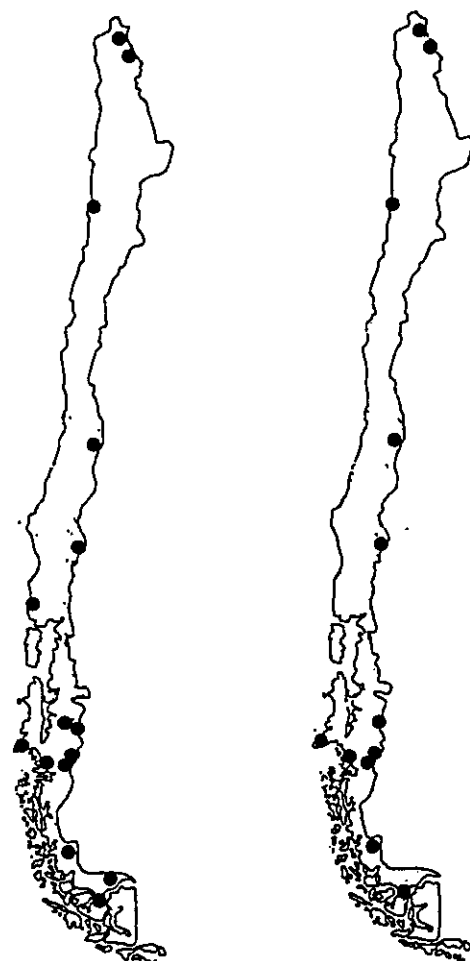
Figura 16: Ubicación geográfica de las ASP en el presente (derecha) y después de ocurridas las posibles extinciones locales por insuficiencia de área (izquierda) para a) vicuña (Vicugna vicugna); b) guanaco (Lama guanicoe); c) huemul (Hippocamelus bisulcus); d) pudú (Pudu puda); e) zorro culpeo (Pseudalopex culpaeus); f) zorro chilla (Pseudalopex griseus); g) chingue patagónico (Conepatus humboldtii); h) puma (Puma concolor); i) gato de Geofroy (Felis geoffroyi).

a)

b)



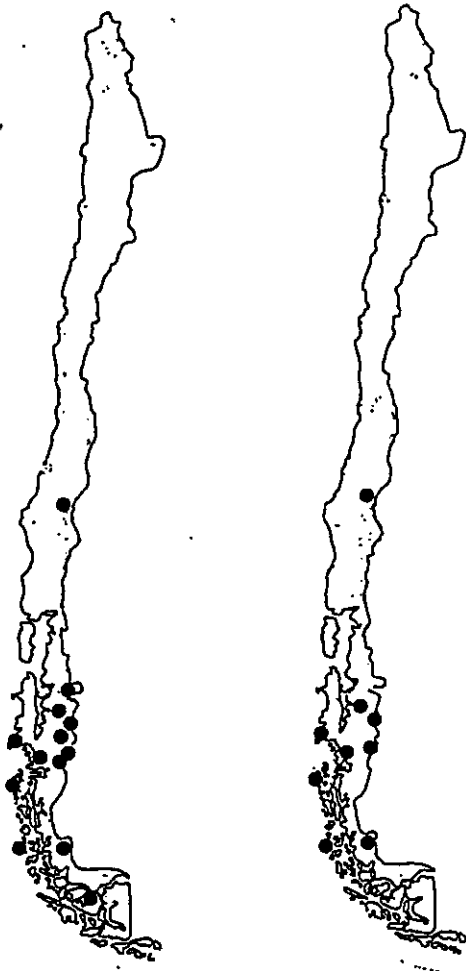
Vicugna vicugna



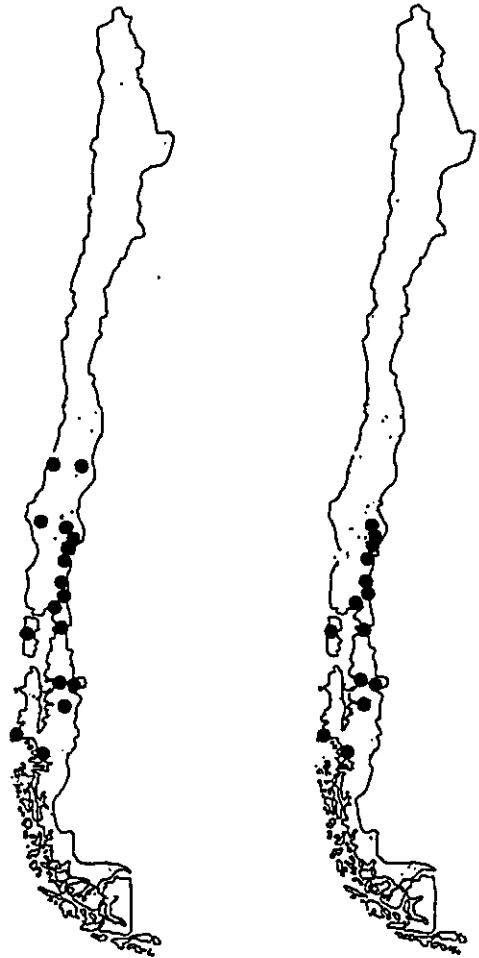
Lama guanicoe

c)

d)



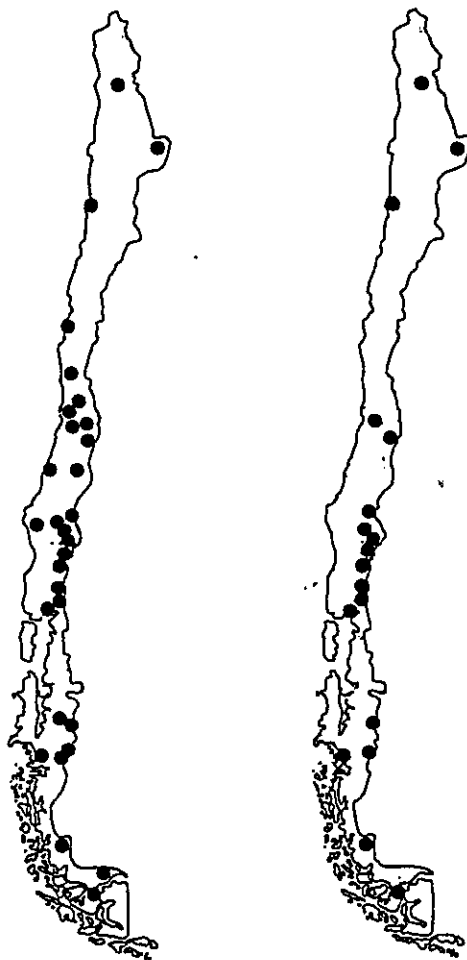
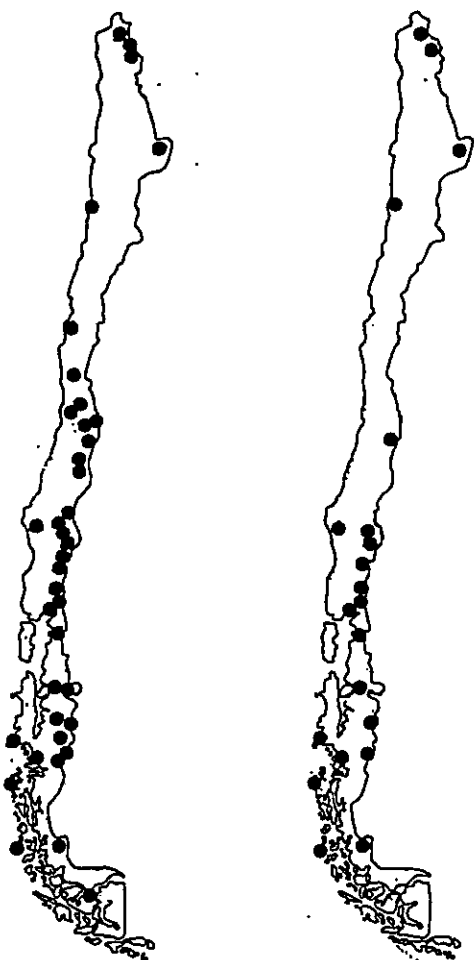
Hippocamelus bisulcus



Pudu puda

e)

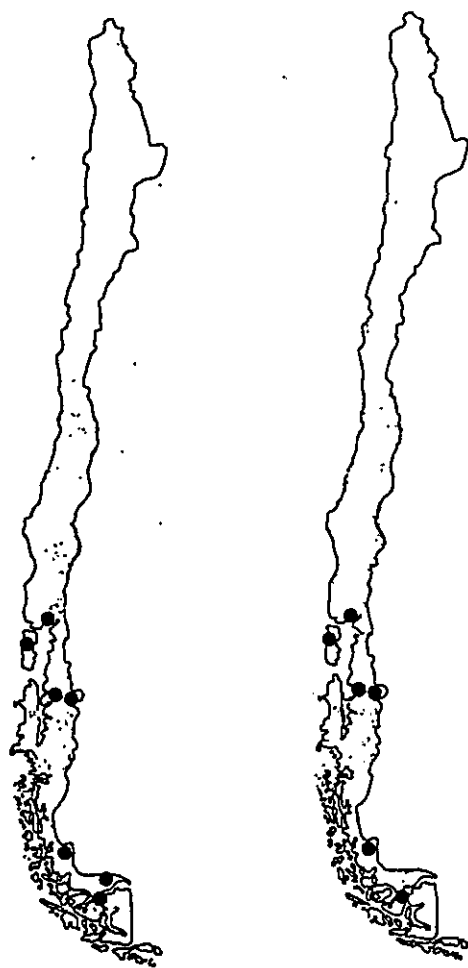
f)



Pseudalopex culpaeus

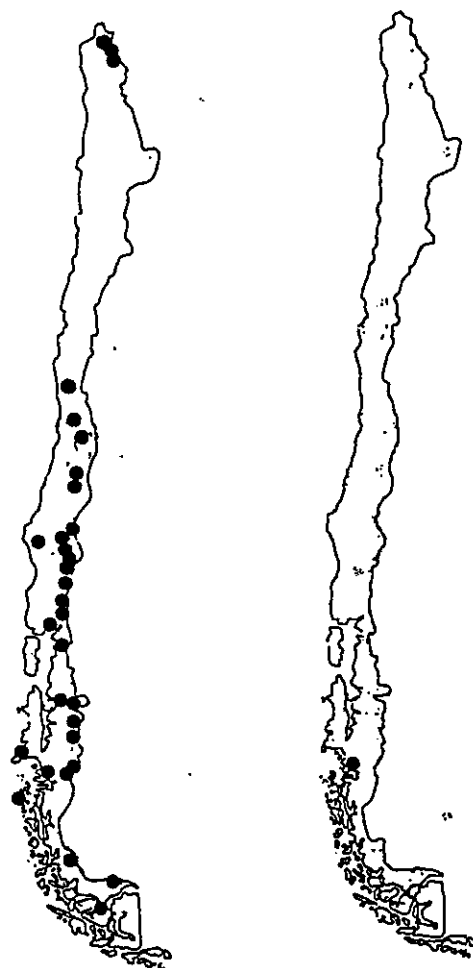
Pseudalopex griseus

g)



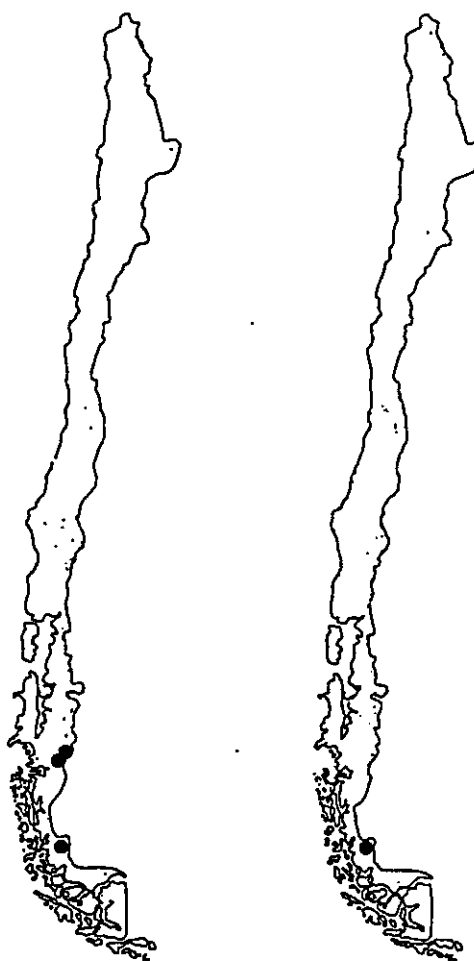
Conepatus humboldtii

h)



Puma concolor

d)



Felis geoffroyi

Tabla 12: Areas requeridas para mantener poblaciones viables de 9 megamamíferos chilenos, partiendo de un tamaño efectivo (N_e) de 500 individuos. N es el tamaño poblacional real. Am es el área mínima requerida. %s es el porcentaje de las ASP que tienen área suficiente.

Especie	N	Am (km ²)	%s	Am/Ap	rango Am/Ap
HERBIVOROS					
<u>V. vicugna</u>	2764	667	80	1,60	0,32-5,90
<u>L. guanicoe</u>	2032	135	79	5,96	0,03-74,59
<u>H. bisulcus</u>	2020	1120	42	10,63	0,06-92,87
<u>P. puda</u>	2672	427	53	60,85	0,02-948,89
CARNIVOROS					
<u>P. culpaeus</u>	3004	2193	11	88,37	0,13-1387,98
<u>P. griseus</u>	2800	644	20	77,45	0,04-1431,11
<u>C. humboldtii</u>	2000	194	50	16,53	0,11-122,79
<u>P. concolor</u>	2800	70000	0	544,68	4,02-3255,81
<u>F. geoffroyi</u>	2800	3784	0	19,04	2,09-45,26

los carnívoros, mientras que 63% de las ASP ofrecen área suficiente para los herbívoros.

Las especies requieren de 1,6 a 545 veces el área ofrecida por las ASP para sustentar poblaciones viables (Tabla 12). Los casos extremos nuevamente corresponden a Puma concolor y Felis geoffroyi. No existe ninguna ASP que posea la superficie suficiente para mantener poblaciones viables en el largo plazo, por lo que sería esperable su extinción a nivel nacional.

ANIDAMIENTO

Los megamamíferos presentes en las 26 ASP analizadas (Tabla 13) presentan un patrón anidado de composición de especies ($Z = 1,86$; $P < 0,05$; Tabla 14). Este anidamiento global concuerda con un anidamiento natural de los megamamíferos tanto a nivel de regiones mastozoológicas como a nivel de regiones políticas ($P < 0,05$ y $P < 0,0001$ respectivamente, Tabla 14).

Los megamamíferos presentes en las ASP divididas en regiones mastozoológicas (ver Apéndice B) muestran un patrón anidado de composición de especies en las regiones de Puna ($P < 0,05$) y Valdiviana ($P < 0,02$), en tanto que las especies presentes en las regiones Santiaguina y Fueguina tienen una composición de especies aleatoria ($P > 0,40$ y $P > 0,05$ respectivamente, Tabla 14). En la región Patagónica hay sólo una ASP analizada, por lo que no se

Tabla 13: Matriz de anidamiento de los megamamíferos terrestres en el total de ASP analizadas (n=26). Las especies señaladas según el código de la tabla 2. R = Riqueza de especies; * indica ausencia de la especie; N indica sumatoria de ausencias y desviación total del anidamiento perfecto; N = 214.

ASP	Código por especie	R
ToPai	A B * D E * * H * J K L M N O P Q R S * * * * *	15
LaSanRa	A B C D E F G H I * * L M N * * * * * * * * *	12
LaCo	A B C * E F G H * J * L M * * P * * * * * * * *	11
AAAn	A B C D E F * H I J K * * * O * * * * * * * * *	11
PenTai	A B C D * F G H I * * L M N * * * * * * * * *	11
Lau	A B C * * * * * * K L * * * * * * T U V W * Y	10
LaJei	A B C * E F G * * J * L M * * P * * * * * * * *	10
VPR-Puy	A B C D E F G H I * K * * * * * * * * * * *	10
VolIs	A B * * * * * * * J K L * * * * * * T U V W * *	9
Con	A B C D E F G * I * K * * * * * * * * *	9
Vi	A B C D E F G * I * K * * * * * * * * *	9
LaLasTo	A B C D * F * H I * * * M * O * * * * * *	9
LaCam	A B C D E F G * * J K * * * * * * * * *	9
Na	A B C D E F G * I * * * * * * * * * * X	9
Chi	* * C D * F * H I * * * * * * * * * * X	8
PaAi	* B * * E * * * * J L * O Q R S	8
RiPas	A B C D * * G H * * * * * M N	8
Mag	A B * D E * * H * * * * L N O	8
Queu	A B C D * F * H I * * * * * * * * * O	8
Huer	A B * D E F G H I * * * * * * * * *	8
Hor	A B C D * F G * I * * * * * * * * *	7
LaPe	A * C D E * G * * J * * * * * * * *	6
FrayJor	A C * E G * * J * * * * * * * *	5
Chin	A B C * E * * J * * * * * * * *	5
RioCla	A B C * E F * * * * * * * * *	5
EIGua	C D H N	4

Tabla 14: Análisis de anidamiento. Nobs es el índice observado de desviación de anidamiento. A partir de 1000 simulaciones del programa RANDOM1 se obtiene el índice de desviación esperado (Nesp), la desviación estándar (DS), y los valores máximos y mínimos. Se indica el estadístico Z y la probabilidad (P) asociada (una cola).

	Nobs	Nesp	DS	Min	Max	Z	P
Total							
ASP y Mega (26) (25)	214	253,6	21,2	186	321	1,86	0,03
Reg. Mast. y Mega (6) (25)	13	18,1	3,0	8	26	1,68	0,05
Reg. Pol. y Mega (13) (25)	61	99,4	9,7	70	124	3,96	0,00001
Regiones Mastozoológicas							
ASPpuna y Mega (10) (24)	56	69,6	7,2	44	89	1,87	0,03
ASPsant y Mega (4) (9)	2	2,2	0,7	0	3	0,25	0,40
ASPfueg y Mega (4) (19)	7	10,2	2,3	3	17	1,39	0,08
ASPvald y Mega (10) (16)	26	36,6	4,7	21	49	2,26	0,01
Categorías tróficas							
ASP y Herbívoros (21) (6)	21	31,7	6,4	11	45	1,36	0,09
ASP y Carnívoros (26) (9)	55	67,2	9,2	36	92	1,32	0,09
ASP y Omnívoros (26) (10)	69	74,1	14,7	33	115	0,35	0,36

puede realizar el análisis estadístico.

EL anidamiento debiera estar determinado en parte por la extinción diferencial de especies, de las cuales las más propensas debieran ser las especialistas (carnívoras y herbívoras) y/o las de alto nivel trófico (carnívoras). Si bien los megamamíferos divididos por categoría trófica (6 herbívoros, 9 carnívoros y 10 omnívoros, Apéndice B), muestran una composición de especies aleatoria (Tabla 14), la tendencia es la esperada en el sentido que los grupos de mayor especialización trófica muestran un patrón de composición de especies más cercana a la anidada (Tabla 14).

Todas las especies muestran algún grado de desviación del patrón anidado (Tabla 15). En general, los megamamíferos de distribución más amplia (ej., Pseudalopex culpaeus, Puma concolor, Galictis cuja) se desvían menos del anidamiento, mientras que aquellas especies que muestran los valores mayores de desviación ($N_i/F > 3,0$), son las que poseen una distribución más restringida (ej., Lyncodon patagonicus, Chaetopractus villosus, Pseudalopex fulvipes).

En base a los resultados generales obtenidos, el índice de riesgo de extinción (IRE) de los megamamíferos varía de 1 a 13, con un promedio de 6,3 (Tabla 16). Trece especies (48%) tienen un IRE sobre el promedio, lo

 Tabla 15. Índice de desviación absoluto (Ni) y relativo (Ni/F) del anidamiento global (Tabla 2) para cada megamamífero en las ASP analizadas.

Código/Especie	Ni	Ni/F
A <u>Pseudalopex culpaeus</u>	2	0,09
B <u>Puma concolor</u>	2	0,09
C <u>Galictis cuja</u>	5	0,24
D <u>Myocastor coypus</u>	8	0,44
E <u>Pseudalopex griseus</u>	8	0,47
F <u>Oncifelis quigna</u>	7	0,44
G <u>Conepatus chinga</u>	9	0,64
H <u>Lontra provocax</u>	13	1,00
I <u>Pudu puda</u>	9	0,75
J <u>Oncifelis colocolo</u>	14	1,56
K <u>Lagidium viscasia</u>	4	0,50
L <u>Lama guanicoe</u>	7	0,78
M <u>Hippocamelus bisulcus</u>	8	1,14
N <u>Lontra felina</u>	19	2,71
O <u>Conepatus humboldtii</u>	11	1,57
P <u>Felis geoffroyi</u>	3	1,00
Q <u>Lyncodon patagonicus</u>	13	6,50
R <u>Zaedyus pichyi</u>	13	6,50
S <u>Chaetopractus villosus</u>	13	6,50
T <u>Conepatus rex</u>	7	3,50
U <u>Oreailurus jacobita</u>	7	3,50
V <u>Vicugna vicugna</u>	7	3,50
W <u>Hippocamelus antisensis</u>	7	3,50
X <u>Pseudalopex fulvipes</u>	13	6,50
Y <u>Chaetopractus nationi</u>	5	5,00

que está determinado por poseer una baja frecuencia en las ASP, una distribución geográfica restringida, una categoría trófica alta, un bajo porcentaje de ASP con tamaño suficiente para mantener poblaciones viables, una alta desviación del anidamiento y ser especies endémicas. Sólo tres especies poseen un IRE bajo (igual o menor a 2, Tabla 16). Las especies identificadas con el mayor riesgo son Felis geoffroyi y Pseudalopex fulvipes. La especie con menor riesgo es Myocastor coypus.

El IRE no presenta correlación positiva significativa con el estado de conservación de las especies ($r_s = 0,07$; g.l. = 23; $P = 0,36$).

El índice de eficiencia (IE) de las ASP varía entre 1 a 7, con un promedio de 4,8 (Tabla 17). Las ASP con los mayores valores de IE (7) son el P.N. Chiloé y el P.N. Laguna San Rafael (esta última es la ASP de mayor tamaño analizada, Tabla 17). En el otro extremo, las ASP que presentan los valores menores de IE son el P.N. Pali Aike (la ASP de menor superficie analizada, $IE = 1$) y la R.N. Las Chinchillas ($IE = 2$), los que tienen una baja representación de su fauna de megamamíferos, un alto número de especies potencialmente extintos por insuficiencia de área mínima viable, y/o una o más especies restringidas sólo a esa ASP de la región mastozoológica.

Tabla 16.- Índice de riesgo de extinción (IRE) de los megamamíferos terrestres chilenos.

Especie	Fr	DG	CT	AMV	DA	End	IRE
<u>Felis geoffroyi</u>	2	3	3	4	1	0	13
<u>Pseudalopex fulvipes</u>	2	3	2	?	3	3	13 *
<u>Chaetophractus villosus</u>	2	3	2	?	3	0	10 *
<u>Conepatus rex</u>	2	4	2	?	2	0	10 *
<u>Oreailurus jacobita</u>	2	3	3	?	2	0	10 *
<u>Chaetophractus nationi</u>	3	3	2	?	2	0	10 *
<u>Lyncodon patagonicus</u>	2	1	3	?	3	0	9 *
<u>Laquidum peruanum</u>	4	4	1	?	?	0	9 *
<u>Laquidum wolffsohni</u>	4	4	1	?	?	0	9 *
<u>Zaedyus pichiy</u>	2	0	2	?	3	0	7 *
<u>Vicuña vicuña</u>	2	1	1	1	2	0	7
<u>Hippocamelus antisensis</u>	2	2	1	?	2	0	7 *
<u>Puma concolor</u>	0	0	3	4	0	0	7
<u>Oncifelis colocolo</u>	1	0	3	?	1	0	5 *
<u>Lontra felina</u>	1	0	3	?	1	0	5 *
<u>Conepatus humboldtii</u>	1	0	2	1	1	0	5
<u>Pseudalopex culpaeus</u>	0	0	2	2	0	0	4
<u>Pseudalopex griseus</u>	0	0	2	2	0	0	4
<u>Hippocamelus bisulcus</u>	1	0	1	1	1	0	4
<u>Lontra provocax</u>	0	0	3	?	1	0	4 *
<u>Galictis cuja</u>	0	0	3	?	0	0	3 *
<u>Lama guanicoe</u>	1	0	1	1	0	0	3
<u>Oncifelis quiona</u>	0	0	3	?	0	0	3 *
<u>Pudu puda</u>	1	0	1	1	0	0	3
<u>Conepatus chinga</u>	0	0	2	?	0	0	2 *
<u>Laquidum viscaria</u>	1	0	1	?	0	0	2 *
<u>Myocastor coypus</u>	0	0	1	?	0	0	1 *

Abreviaturas/código:

Fr (Frecuencia en las ASP analizadas): >13 = 0; 12-4 = 1; 3-2 = 2; 1 = 3; 0 = 4.

DG (Distribución Geográfica): # de Regiones Adm. en que la especie está presente: >6 = 0; 4-5 = 1; 3 = 2; 2 = 3; 1 = 4.

CT (Categoría Trófica): Herb = 1; Omn = 2; Car = 3.

AMV (Área Mínima Viable): % de ASP con área suficiente: >2/3 = 1; 1/2 - 2/3 = 2; 1/3 - 1/2 = 3; < 1/3 = 4.

DA (Desviación del anidamiento): Índice Ni/Fr: < 1,0 = 0; 1,1 - 3,4 = 1; 3,5 - 5,0 = 2; >5,1 = 3.

End (Endemismo): No endémica = 0; endémica = 3.

* indica que la especie pudiera tener un IRE mayor ya que se desconoce su estado en alguna categoría analizada (? en la matriz)

Tabla 17.- Índice de eficiencia de las Areas Silvestres Protegidas (IE) analizadas en esta tesis.

ASP	Representación	AMV	Redundancia	IE
PN Pali Aike	1	0	0	1
RN Las Chinchillas	1	1	0	2
RN Río Clarillo	1	1	1	3
PN Lago Cochrane	2	0	1	3
RN Magallanes	1	2	1	4
PN Fray Jorge	1	2	1	4
PN La Campana	3	1	0	4
PN Nahuelbuta	2	1	1	4
RN Lago Las Torres	2	1	1	4
RN Lago Jeinimeni	2	2	1	5
PN Lauca	2	3	0	5
RN Lago Peñuelas	2	2	1	5
PN Huerquehue	2	2	1	5
PN Alerce Andino	2	3	0	5
PN Hornopirén	1	3	1	5
PN Queulat	1	3	1	5
RF El Guayaneco	0	4	1	5
RF Río Pascua	1	3	1	5
PN Volcán Isluga	2	3	1	6
PN Conguillío	2	3	1	6
PN Villarrica	2	3	1	6
PN VPR-Puyehue	2	3	1	6
RF Península Taitao	2	3	1	6
PN Torres del Paine	3	3	0	6
PN Chiloé	2	4	1	7
PN Laguna San Rafael	2	4	1	7

Código:

Representación: % (Mega obs/Mega esp) por Región Administrativa:

0-24 = 0; 25-49 = 1; 50-74 = 2; 75-100 = 3.

AMV: # Megamamíferos potencialmente extintos por área insuficiente:

>3 = 0; 3 = 1; 2 = 2; 1 = 3; 0 = 4.

Redundancia: Todas las especies presentes en más de 1 ASP = 1;

1 especie restringida a esa ASP de la Región Mastozoológica = 0.

DISCUSION

La mantención de las especies en Areas Silvestres Protegidas es uno de los mecanismos utilizados para conservar la biodiversidad (Soulé 1991). La perturbación humana alrededor de las ASP determina un aislamiento de la biota presente en ellas. Si la fauna se encuentra aislada es esperable que ocurran extinciones locales, ya que algunas especies no podrán alcanzar los tamaños poblacionales mínimos requeridos para su mantención. Este potencial colapso sería diferencial, siendo las especies de mayor tamaño, las especialistas ó las de grandes requerimientos areales las más propensas a la extinción (Terborgh 1974). Tales extinciones diferenciales determinarían una composición anidada de especies en las ASP. Ello implicaría una redundancia de dichas áreas. Esta cadena de efectos deletéreos llevaría a una reducción de la biodiversidad, la que debe minimizarse con un diseño apropiado de las ASP. Estas deben contener tanto una muestra representativa de las especies presentes en el país como tamaños poblacionales mínimos de cada especie, de modo de asegurar la sobrevivencia de su biota.

El registro de megamamíferos al interior de las ASP adolece de limitaciones como carecer de metodologías estandarizadas, de falta de evaluaciones cuantitativas de abundancia y de registros de año de avistamiento. No obstante estas limitaciones, estos registros son valiosos

y utilizables. Es preferible hacer recomendaciones basadas en datos incompletos que esperar por mejorarlos sin hacer nada en la práctica (Soulé 1986).

La representación heterogénea de la fauna de mamíferos y megamamíferos presentes en las ASP de las regiones administrativas y mastozoológicas chilenas se relaciona directamente con la superficie protegida, tanto absoluta como relativa a la superficie regional. Las regiones con mayor superficie protegida (XI y XII regiones), presentan los valores mayores de representación, mientras que aquellas zonas menos representadas (e.g., regiones Santiaguina y Atacameña) son aquellas que tienen menor superficie destinada a ASP. Estudios realizados sobre representatividad de regiones biogeográficas y ecológicas también muestran una baja representación en las zonas central y norte del país (Weber 1983; Valencia et al. 1987), las que debieran aumentar la superficie protegida. La prioridad de establecer áreas protegidas en esta zona concuerda con estudios recientes de factibilidad en los que se propone el establecimiento de 41 sitios seleccionados como potenciales áreas protegidas (abarcando 7.960 km^2) a lo largo del país, de los cuales aproximadamente 33 (cubriendo 7.507 km^2) se encuentran entre la I y la VII regiones (CONAF 1993b).

La posibilidad de unir las ASP por corredores

puede ser una alternativa efectiva para la mantención de especies (Simberloff & Cox 1987). En el extremo norte por ejemplo, donde se encuentra la mayor proporción de mamíferos restringidos, el ensamble formado por las ASP Lauca, Las Vicuñas y Salar de Surire, podría conectarse con el P.N. Volcán Isluga, formando una ASP de más de 5.400 km². De igual forma, la unión del P.N. El Morado (año de creación 1974; superficie 30 km²) y la R.N. Río Clarillo aumentaría la superficie protegida en la zona central, donde se encuentran la mayoría de las especies endémicas. Este aumento de área haría más factible la mantención de poblaciones viables de especies como Pseudalopex culpaeus y Pseudalopex griseus. En la zona sur, con menor presión antrópica por el uso de la tierra, la alternativa de conectar ASP parece más factible: por ejemplo, el conjunto P.N. Puyehue-P.N. Vicente Pérez Rosales podría unirse a la R.N. Llanquihue y a los P.N. Alerce Andino y Hornopirén, formando un conjunto de más de 4.500 km²., permitiendo mejorar la viabilidad de Pudu puda e Hippocamelus bisulcus, entre otros.

La baja similitud faunística de la I región en relación al resto de las regiones está determinada seguramente por el elevado número de especies restringidas a dicha región. La gran similitud observada entre algunas regiones, principalmente IV a VIII, sugiere (al menos considerando los mamíferos) concentrar esfuerzos en estos

conjuntos más que en cada región particular. Ubicando grandes ASP en los extremos y en el centro de estos conjuntos sería una alternativa más eficiente que tener varias ASP pequeñas en cada Región Administrativa.

La mayor parte de los megamamíferos no registrados en las ASP corresponden a especies vulnerables o en peligro. Entonces, además de estar subrepresentados, los megamamíferos que no están en las ASP son las especies más propensas a la extinción.

La representación heterogénea se repite en el caso de las especies endémicas, de las cuales la mayoría se ubican en la zona central del país, la que presenta menos superficie protegida. Estos resultados complementan estudios similares sobre vegetación, en los que se ha demostrado una subrepresentación a nivel de géneros endémicos de especies arbóreas del bosque templado en la región centro-sur del país (VI a X regiones; Armesto et al., en prensa). Una conservación efectiva de aquellas especies que representan líneas filéticas únicas (e.g., Octodon spp) requiere asegurar no sólo su presencia en las ASP sino que, además, niveles poblacionales suficientes, y por ende, áreas suficientes.

Aquellas especies presentes en países limítrofes pero que se encuentran restringidas a una región particular (ej. I Región), también deben considerarse dentro de los planes específicos de conservación, de modo

de resguardar especies que de otra forma se extinguirían a nivel nacional.

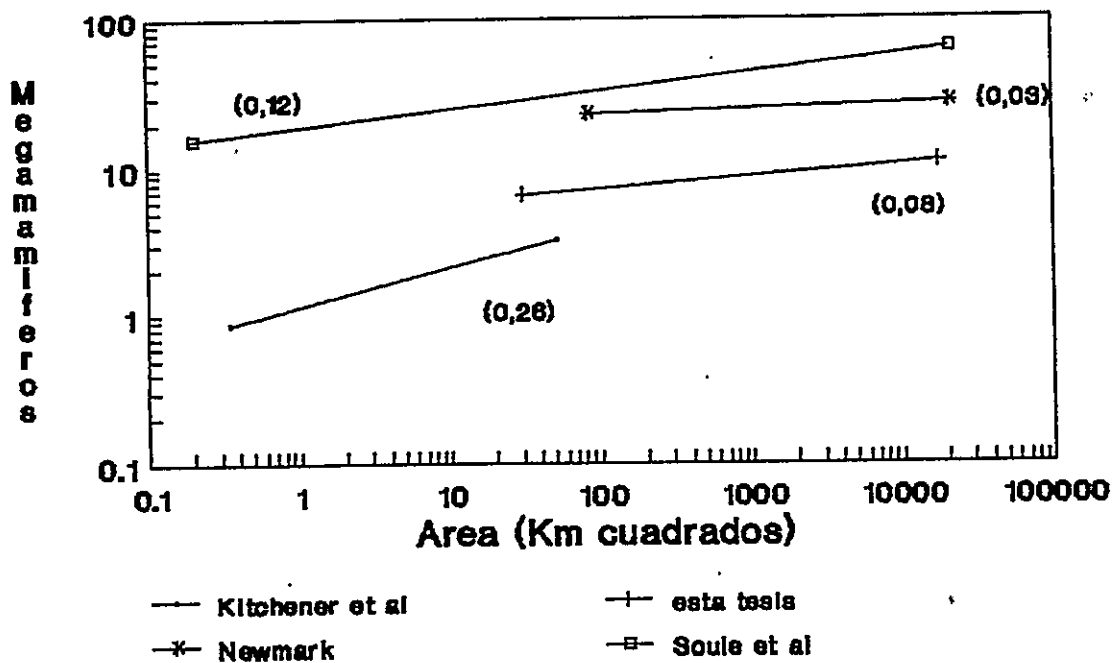
Una subrepresentación de las regiones mastozoológicas puede implicar extinciones locales de las especies y subespecies asociadas a ellas (Apéndice A), por lo que se estaría perdiendo parte importante de la variabilidad genética de las especies.

A pesar de ubicarse en la XII Región (una de las regiones con mayor superficie protegida), una nueva zona de interés que surge del análisis es la región Patagónica, que, aunque es la de menor importancia en cuanto a su superficie (5,9%), sólo tiene un 0,1% protegido en el P.N. Pali Aike (30 km²), en el que se encuentran sólo 8 de las 19 especies de megamamíferos posibles. La escasa superficie protegida es insuficiente por dos razones. Por una parte, una baja proporción de su fauna está protegida y por otra, las especies protegidas se extinguirían localmente debido a la insuficiencia para mantener poblaciones viables. De particular interés son Lagidium wolffsohni, especie no registrada en ninguna ASP, y Lyncodon patagonicus, Zaedyus pichyi y Chaetophractus villosus, las que se encuentran en sólo 2 de las 27 ASP analizadas. La sugerencia obvia es entonces, aumentar el número y/o la superficie protegida en dicha Región.

La pendiente de la regresión área-especies encontrada ($z = 0,082$) es baja en comparación tanto a lo

que debiera esperarse para áreas continentales ($z = 0,14$; MacArthur & Wilson 1967), como en relación a estudios específicos utilizando megamamíferos ($z = 0,12$; Soulé et al. 1979). Esto es explicable por varias razones. Primero, el grado de aislamiento de las ASP: reservas más aisladas debieran tener una mayor pendiente de su regresión área-especies que reservas menos aisladas (Connor & McCoy 1979; Newmark 1986a,b). Efectivamente, los valores más altos de z (entre $0,2$ y $0,35$) se han encontrado en islas verdaderas. El bajo valor de z en nuestro caso puede indicar que las ASP aún no se encuentran efectivamente aisladas, pudiendo existir poblaciones de megamamíferos entre áreas protegidas. La segunda razón puede ser el tamaño de las ASP. La naturaleza asintótica de la regresión área-especies puede explicar porque archipiélagos de islas más pequeñas tengan valores de z mayores que archipiélagos de islas más grandes (Martin 1981). Al comparar las relaciones área-especies entre estudios similares utilizando megamamíferos (Fig. 17), existe una tendencia a una relación negativa entre z y el área promedio de las ASP ($r_s = -0,4$; g.l. = 2; $P < 0,5$): el mayor valor de z ($0,264$) corresponde a parques australianos (Kitchener et al. 1980), los que tienen la menor superficie promedio ($9,9 \text{ km}^2$). En nuestro caso, tanto la superficie promedio de las ASP (2.023 km^2) como

Figura 17: Comparación de las regresiones área-especies para 4 estudios realizados con megamamíferos. En paréntesis se indica el valor de la pendiente de la regresión para cada caso.



la pendiente corresponden a valores intermedios. La riqueza de especies también debe considerarse: para Chile, un bajo valor de z en comparación al promedio de áreas continentales (0,14) puede relacionarse con poseer baja riqueza de especies en prácticamente toda su fauna de vertebrados, en comparación a la mayor parte de los países sudamericanos. Esta baja riqueza de especies se debe a una combinación de factores históricos, geológicos climáticos y ecológicos (Fuentes & Jaksic 1979; Contreras 1993; Contreras, en prensa). Considerando los mamíferos, nuestro país posee sólo más especies que Uruguay, pero tiene la menor riqueza de especies (94) en comparación al resto de los países sudamericanos, los que en promedio ($n = 8$) tienen 294 especies (WCMC 1992). Considerando el número de especies por unidad de superficie, Chile también muestra una baja proporción. En promedio, los países sudamericanos poseen 5,5 veces más especies y los tres países africanos (Tanzania, Uganda y Kenia) usados por Soulé et al. (1979) poseen 6 veces más especies por km^2 que Chile (WCMC 1992).

Valores altos para el coeficiente de determinación en las regresiones ($r^2 > 0,70$) han permitido usarlas para estimar el número de especies en una área dada, o inversamente, el área necesaria para mantener una riqueza determinada de especies (Boecklen & Gotelli 1984, Kangas 1987). El bajo poder explicativo del área para el número

de especies en nuestro caso ($r^2 = 0,24$) limita su aplicación en conservación al tener gran imprecisión en sus predicciones de área necesaria dado un número de especies o viceversa (Boecklen & Gotelli 1984).

Una de las críticas del uso de las regresiones área-especies es su imprecisión (Boecklen 1991). El análisis de sensibilidad permite detectar casos particulares que puedan influir en el cálculo de la pendiente y el intercepto, y que puedan invalidar o limitar las interpretaciones y predicciones, como lo demuestran Boecklen & Gotelli (1984) al reanalizar datos de regresiones log área-log especies. En nuestro caso, sin embargo, al recalcular la pendiente eliminando pares de datos área-especies, ésta no se altera sustancialmente, validando el uso de los modelos.

El uso de los modelos de colapso y su aplicación en conservación han sufrido fuertes críticas (Burgman et al. 1988, Boecklen 1991). Sin embargo, a pesar de sus limitaciones, su nivel de predictibilidad es aceptable, como lo demuestra la prueba de bondad de ajuste realizada con los datos de Newmark (1986a) al comparar extinciones observadas con las esperadas por los modelos.

La aparente contradicción entre los modelos A y B, en que el modelo supuestamente más drástico no lo es en algunos casos, se debe a que el número de especies (S_t) depende del coeficiente de colapso y del número de

especies actual (So), no necesariamente correlacionados, de modo que es posible que ciertas combinaciones de So y k hagan que el modelo más drástico no lo sea.

La pérdida de especies en nuestro caso es menor que la obtenida por Soulé et al (1979): a los 500 años, las ASP africanas perderían entre un 34% a un 65% de sus especies, mientras que nuestras ASP perderían entre un 2% a un 15%. Estas diferencias se deberían a la gran riqueza de especies en reservas africanas (11 a 70 especies) presentes en áreas comparables.

Los modelos predicen que el número de extinciones debiera relacionarse positivamente con la edad y negativamente con el área de los parques. Las extinciones documentadas de mamíferos en parques de Estados Unidos validan ambas predicciones (Newmark 1986a, 1987). En nuestro caso, los datos de extinciones locales en las ASP son escasos, y por lo tanto, insuficientes para contrastarlos con las predicciones.

Las extinciones esperadas para las ASP son subestimadas: los modelos son conservadores ya que suponen ausencia de intervención humana. Sin embargo, las ASP sufren de actividades antrópicas que producen amenazas para la biota que presentan, y que seguramente aumentan la tasa de extinción natural. A partir de una encuesta realizada en 122 parques de 19 países neotropicales, Neumann & Machlis (1989) han mostrado que

la mayoría de las actividades humanas (caza ilegal, captura y colecta ilegal, agricultura, pastoreo) determinan, efectivamente, una reducción en la biodiversidad al interior de las ASP (ver Araya y Cunazza 1992 para casos en Chile).

Las comparaciones entre los límites legales de las ASP y los límites biológicos requeridos (ej. Newmark 1985; Redford & Robinson 1991; esta tesis) indican lo inadecuado de las ASP para conservar mamíferos, en particular los de gran tamaño y/o de alto nivel trófico.

Las especies con las densidades más bajas corresponden a carnívoros, como P. concolor y F. geoffroyi, las que estarían más propensas a la extinción, ya que la mayor parte de las ASP en que se encuentran tienen una superficie menor a la requerida para mantener poblaciones viables. Para F. geoffroyi, la baja frecuencia en las ASP (sólo en 3 ASP) es otro indicador de su alto riesgo. Las insuficiencias de tamaño para las poblaciones de P. concolor se repiten consistentemente: poblaciones locales de 500 individuos requieren áreas mínimas entre 75.000 y 81.000 km² en Norteamérica (Newmark 1985) y entre 5.000 y 17.000 en la Amazonía (Redford & Robinson 1991). Sólo 15 parques (32%) en la Amazonía y ninguno de los 8 parques analizados por Newmark (1985) en Norteamérica poseen área suficiente. Beier (1993) también determina insuficiencias de tamaño para una población de

sólo 20 pumas adultos presentes en un área de 2.070 km² en Estados Unidos. Para estas especies que tienen grandes requerimientos areales, las alternativas de unir las ASP por corredores y de traslado activo de ejemplares permitiría mantener poblaciones viables.

En la mayoría de las 9 especies analizadas, las extinciones potenciales serán locales. El análisis realizado con tamaños de 500 individuos determina que todas las especies habitan en por lo menos una ASP que ofrece el tamaño suficiente. Sin embargo, el perder poblaciones locales disminuye la variabilidad genética de la especie particular, y aumenta la probabilidad de extinción global (Quinn & Hastings 1987).

Al menos dos especies sufrirían extinciones globales: el análisis de área mínima para un N_e de 500 reproductores revela que para P. concolor y F. geoffroyi no existirían ASP con área suficiente.

Además de causar la extinción local y global, la insuficiencia de tamaño puede provocar "extinciones ecológicas" (Conner 1988, Estes et al. 1989). A pesar que la especie está presente, sus bajos tamaños poblacionales determinan una menor interacción interespecífica, gatillando cambios a nivel de patrones y procesos comunitarios (Redford 1992). Las disminuciones poblacionales de P. concolor y F. geoffroyi, carnívoros tope en las cadenas tróficas, podrían producir

alteraciones importantes (efectos indirectos) en los niveles tróficos inferiores.

El análisis de la ubicación geográfica de las ASP con extinciones potenciales revela que, concordante con los resultados de subrepresentación, la zona central del país (aproximadamente de la III a la VII región), es la más afectada por extinciones y por lo tanto sería la más ineficiente para conservar especies, ya que en ella la gran mayoría de las ASP son de área pequeña (de las 18 ASP ubicadas en dicha zona, todas tienen área inferior a 500 km²; sólo 2 son mayores que 300 km² y el resto son iguales o menores a 100 km²). La restricción de la distribución geográfica de las especies, luego de ocurridas las extinciones potenciales por insuficiencia de área, supone que no hay individuos fuera de las ASP, ó que si los hay, por no estar protegidos, tendrían una mayor probabilidad de extinción.

Al determinar el área mínima para un tamaño efectivo poblacional de 500 reproductores se asegura una conservación efectiva a largo plazo, no perdiendo variabilidad genética. Sin embargo, los tamaños reales necesarios superan los 2000 individuos, determinando un área que, en la práctica, seguramente será menos probable obtener.

Una sugerencia complementaria a la de aumentar el tamaño de las ASP, es el de permitir la migración natural

entre reservas, o bien efectuar recolonizaciones artificiales de individuos en ASP donde ya desaparecieron o donde tienen bajos tamaños poblacionales. La migración permitiría reducir la probabilidad de extinción al reducir la depresión endogámica por retrocruza (Franklin 1980, Burkey 1989).

Las estimaciones de las potenciales extinciones son conservadoras, al menos en tres aspectos. Primero, una población viable de 500 individuos representa tamaños efectivos bastante más bajos. Es esperable que poblaciones con N_e bajos pierdan una fracción importante de su variabilidad genética en menos de 50 generaciones (al aumentar la probabilidad de fijación de alelos por deriva genética), disminuyendo por lo tanto su viabilidad a largo plazo (Schonewald-Cox et al. 1983). Segundo, las estimaciones están basadas en las densidades más altas registradas, determinando los menores requerimientos de área. Es posible, sin embargo, que las densidades máximas no sean las máximas que la especie haya alcanzado en tiempos anteriores a la intervención humana, por lo que en este caso, podría estar sobreestimando el área requerida. Tercero, el análisis supone que cada ASP tiene un 100% de área habitable, lo que no es efectivo sobre todo en las ASP de la zona sur (por la presencia de glaciares y lagos, Tabla 3). Además, se supone que para cada especie, basta que el tamaño de la ASP sea suficiente para asegurar su

sobrevivencia, lo que no necesariamente es cierto: el área puede ser suficiente en tamaño, pero insuficiente en las condiciones óptimas del habitat requeridas (las que muchas veces ni siquiera se conocen) por cada especie. Si los supuestos no se cumplen en cada caso particular, habrá una mayor ineficiencia de nuestras ASP para conservar tamaños poblacionales viables.

La fauna de megamamíferos terrestres presentes en las ASP está anidada, esto es, las ASP con menor riqueza de especies son subconjuntos de ASP de mayor riqueza. Esto implica una redundancia de las ASP, y con ello, una mayor eficiencia en la conservación de las ASP de mayor riqueza en relación a las de menor riqueza, las que en casos particulares podrían eventualmente ser eliminadas. Sin embargo, la redundancia de fragmentos (ASP) ha sido propuesta como una eficiente alternativa de manejo al aumentar la probabilidad de sobrevivencia de las especies amenazadas (Quinn & Hastings 1987, 1988, pero ver Gilpin 1988).

Las especies que muestran una mayor desviación del patrón anidado, encontrándose en sólo algunas ASP de riqueza de especies intermedia, y no presentándose en las ASP de mayor riqueza, en algunos casos son las especies menos frecuentes ó las que tienen una distribución restringida. Otra explicación posible para la desviación del anidamiento es el endemismo regional, que corresponde

al extremo de distribución restringida. El único megamamífero endémico de Chile, el zorro de Chiloé (P. fulvipes), efectivamente muestra la máxima desviación del anidamiento, y se encuentra en algunas zonas aisladas de la IX y X Región. Otro factor importante de considerar es la caza indiscriminada de especies, lo que puede provocar la extinción local con la consecuente reducción distribucional de algunos mamíferos que hace pocos años atrás ocupaban gran parte del país. Es el caso de las dos especies de nutrias (L. felina y L. provocax), el gato colocolo (O. colocolo) y el piche (Z. pichyi), las que junto con otras especies de mamíferos (ej. Lagidium viscasia, Chinchilla lanigera, Myocastor coypus, Felis spp., Pseudalopex spp.) han sufrido una fuerte presión de caza para la comercialización y exportación de sus pieles (Miller et al. 1983, Iriarte & Jaksic 1986).

La aplicación del análisis de anidamiento ha sido validada para identificar especies más propensas (a través del cálculo del índice de desviación del anidamiento por especie), pero no necesariamente para predecir una secuencia de extinciones resultante de pérdida de hábitat, ya que el patrón anidado podría no tener relación con el tamaño de las ASP (Doak & Mills 1994). En nuestro caso, existe una relación área-especies significativa y un anidamiento global, pero la ASP de mayor riqueza no es la de mayor tamaño (P.N. Torres del Paine; 15 especies, 1814

Km²) ni la ASP de menor tamaño es la de menor riqueza (P.N. Pali Aike; 8 especies, 30 Km²).

En general, el análisis de anidamiento regional concuerda con el estudio de la representación heterogénea de las ASP en las regiones mastozoológicas, ya que las regiones de Puna y Valdiviana, que tienen un patrón anidado de composición de especies, están bastante mejor representadas que las regiones Santiaguina, Atacameña y Patagónica, en las que no se pudo determinar anidamiento.

Esta doble aproximación permite evaluar la utilidad de las ASP en aspectos como su número, tamaño y ubicación. El análisis permite sugerir por ejemplo, un aumento en el tamaño y/o número de ASP que se encuentran en las regiones Santiaguina, Atacameña y Patagónica. En las regiones Valdiviana y de Puna se sugiere un aumento en la superficie protegida de las ASP vía un aumento en el tamaño de las ASP existentes (por ejemplo, uniendo las más cercanas por corredores). La región Fueguina aparentemente no necesitaría de modificaciones, estando bien representada su fauna teriológica.

El resumir la información obtenida de los análisis de representación, área mínima viable y anidamiento en el índice de riesgo de extinción (IRE), permite identificar aquellas especies que debieran recibir atención preferencial de acciones de conservación. Este índice puede ser usado para complementar los criterios de

asignación de cada especie a su estado de conservación. De hecho, las dos especies para las que no está definido su estado de conservación (Laquidium peruanum y L. wolffsohni), tienen un alto riesgo (IRE = 9), ya que tienen una distribución geográfica muy restringida y no están registradas en ninguna ASP. Ambas especies debieran ubicarse al menos en la categoría inadecudamente conocida.

Al contar con datos más completos de historia natural de cada especie, así como de otros factores de riesgo (e.g., caza, alteración de hábitat, cambio global), se podrían incluir en este análisis de modo de tener un nivel más detallado y preciso del riesgo de cada especie.

El índice de eficiencia de las ASP permite identificar aquellas áreas protegidas que debieran ser prioritarias en el mejoramiento de su manejo, de modo de optimizar su eficiencia. Además de mejorar la eficiencia de nuestras ASP con un diseño apropiado de tamaño y ubicación, otras soluciones a largo plazo deben complementarse. Para asegurar la sobrevivencia de la biota protegida en las ASP, deberíamos impedir cualquier acción antrópica sobre tales áreas. Sin embargo, lo anterior estaría negando el legítimo derecho de los aborígenes y lugareños a mantener su cultura y a sobrevivir sobre economías basadas en el uso de "sus" recursos bióticos (e.g., los aymaraes del extremo norte, Bernhardson 1986; Torres 1985). Este conflicto entre conservación biológica

y mantención de las poblaciones humanas locales (e.g., Redford 1989) debiera resolverse con la idea de compatibilizar ambas alternativas (Dasmann 1984; Neumann & Machlis 1989, Halffter 1991). La incorporación de los lugareños a los beneficios económicos de las actividades turísticas en las ASP (ver ejemplos específicos en ASP de Zambia, Lewis et al. 1990 y en México, Halffter 1991), refuerza un cambio de actitud en la percepción local de la conservación.

Además, una estrategia global de conservación debe extenderse más allá de los límites de las áreas protegidas (Dasmann 1984; Simonetti en prensa), lo que requiere un cambio en la percepción social de la naturaleza, que se traduciría finalmente en un cambio de actitud del hombre hacia sus recursos naturales.

REFERENCIAS

- ABELLO O. (1979). Densidad de una población de zorros colorados, Dusicyon culpaeus, Osgood 1943 (Carnivora, Canidae), en el Parque Nacional Torres del Paine (Magallanes, Chile). CONAF, Publicación Técnica 7, Santiago.
- ARAYA B. & G. MILLIE (1986). Guía de campo de las aves de Chile. Editorial Universitaria, Santiago. 389 pp.
- ARAYA P. & C. CUNAZZA (1992). Habitantes de los Parques Nacionales: características y problemas. En: S. Amend & T. Amend (eds.). ¿Espacios sin ocupantes? Parques Nacionales de América Latina. UICN, Suiza: 139-158.
- ARMESTO J.J.; M.T.K. ARROYO; P. LEON & C. SMITH-RAMIREZ (en prensa). Insuficiencias del sistema de Parques Nacionales para la conservación de la biodiversidad del bosque templado de Chile. En: D. Piñero & R. Dirzo (eds.). Conservación y manejo de los recursos naturales en América Latina.
- ARTIGAS J.N. (1975). Introducción al estudio por computación de las áreas zoogeográficas de Chile continental basado en la distribución de 903 especies de animales terrestres. Gayana, Miscelánea 4:1-25.
- BEIER P. (1993). Determining minimum habitat areas and habitat corridors for cougars. Conservation Biology 7: 94-108.
- BELOVSKY G.E. (1987). Extinction models and mammalian persistence, en M.E. Soulé, ed. Viable populations for conservation. Cambridge University Press, Cambridge: 35-57.
- BERNHARDSON W. (1986). Campesinos and conservation in the central Andes: indigenous herding and conservation of the vicuña. Environmental Conservation 13: 311-318.
- BOECKLEN W.J. (1991). Theoretical and empirical biogeographic models in conservation, en M.A. Mares & D.J. Schmidley, eds. Latin American mammalogy: history, biodiversity, and conservation. University of Oklahoma Press, Norman: 150-166.
- BOECKLEN W.J. & N.J. GOTELLI (1984). Island biogeographic theory and conservation practice: species-area or species-area relationships? Biological Conservation 29: 63-80.

- BROWN J.H. (1971). Mammals on mountaintops: nonequilibrium insular biogeography. *American Naturalist* 105: 467-478.
- BROWN J.H. & A. KODRICK-BROWN (1977). Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology* 58: 445-449.
- BURGMAN M.A., H.R. AKCAKAYA & S.S. LOEW (1988). The use of extinction models for species conservation. *Biological Conservation* 43: 9-25.
- BURKEY T.V. (1989). Extinction in nature reserves: the effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragments. *Oikos* 55: 75-81.
- COLOMES A. (1978). Biología y ecología del huemul chileno (Hippocamelus bisulcus). Estudio de sus hábitos alimentarios. Tesis Universidad de Chile, Santiago.
- CONAF (1980). Recursos del Parque Nacional Pali Aike y áreas aledañas. Instituto de la Patagonia, Punta Arenas, 93 pp.
- CONAF (1983a). Plan de manejo y desarrollo Parque Nacional Chiloé. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia, 160 pp.
- CONAF (1983b). Plan de manejo y desarrollo Parque Nacional Alerce Andino. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia, 170 pp.
- CONAF (1985). Guía de manejo de la Reserva Nacional Las Chinchillas. 30 pp.
- CONAF (1986a). Plan de manejo del Parque Nacional Lauca. 274 pp.
- CONAF (1986b). Plan de Manejo del Parque Nacional Torres del Paine. Documento de Trabajo 78: 1-272.
- CONAF (1987). Plan de manejo Parque Nacional Villarrica. Documento de Trabajo 80: 1-150.
- CONAF (1988). Plan de manejo Parque Nacional Volcán Isluga.
- CONAF (1989). Guía de manejo Reserva Nacional Lago Las Torres. Documento de Trabajo 17: 1-38.

- CONAF (1992). Plan de manejo del Parque Nacional Bosque Fray Jorge. Documento de trabajo 161. 161 pp.
- CONAF (1993a). Guía práctica para el visitante de ASP: unidades de ASP con uso público. 231 pp.
- CONAF (1993b). Sitios prioritarios para la conservación de la diversidad biológica en Chile. Facultad de Ciencias Naturales y oceanográficas, Universidad de Concepción. Parte I: 1-36.
- CONNER R.N. (1988). Wildlife populations: minimally viable or ecologically functional? Wildlife Society Bulletin 13:80-84.
- CONNOR E.F. & E.D. McCOY (1979). The statistics and biology of the species-area relationship. American Naturalist 113: 791-833.
- CONTRERAS L.C. (1993). Effect of global climatic change on terrestrial mammals in Chile. En: Earth system responses to global change: contrast between North and South America. Academic Press.
- CONTRERAS L.C. (en prensa). Biogeografía de mamíferos terrestres de Chile. Capítulo III en: Rau, J.A. & J.L. Yañez (eds.). Manual de Mamíferos de Chile.
- CRESPO J.A. & J.M. DE CARLO (1963). Estudio ecológico de una población de zorros colorados (Dusicyon culpaeus culpaeus (Molina)) en el oeste de la provincia de Neuquén. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" 1: 1-55.
- CRISCI JV & MF LOPEZ (1983). Introducción a la teoría y práctica de la Taxonomía Numérica. Secretaría Gral de la DEA. Programa regional de desarrollo científico y tecnológico, Serie de Biología, monografía # 26.132pp.
- CROW J.F. & N.E. MORTON (1955). Measurement of gene frequency drift in small populations. Evolution 9: 202-214.
- CURRIER M.J. (1983). Felis concolor. Mammalian Species 200: 1-7.
- DASMANN R.F. (1984). The relationship between protected areas and indigenous peoples, en McNeely J.A. & K.R. Miller, eds. National parks, conservation, and development: the role of protected areas in sustainig society. Smithsonian Institution Press, Washington, DC: 667-671.

- DIAMOND J.M. (1972). Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of southwest Pacific islands. Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A. 69: 3199-3203.
- DIAMOND J.M. (1975). The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. Biological Conservation 7: 129-146.
- DIAMOND J.M. & R. M. MAY (1976). Island biogeography and the design of nature reserves, en May R.M., ed. Theoretical Ecology. Saunders, Philadelphia: 163-186.
- DOAK D.F. & L.S. MILLS (1994). A useful role for theory in conservation. Ecology 75: 615-626.
- DURAN J.C., P.E. CATTAN & J.L. YANEZ (1985). The grey fox Canis griseus (Gray) in Chilean Patagonia (southern Chile). Biological Conservation 34:141-148.
- ESTES J.A., D.O. DUGGINS & G.B. RATHBUN (1989). The ecology of extinctions in kelp forest communities. Conservation Biology 3: 252-264.
- FRANKLIN I.R. (1980). Evolutionary change in small populations, en M.E. Soulé & B.A. Wilcox, eds. Conservation Biology: an evolutionary-ecological approach. Sinauer, Sunderland : 135-149.
- FUENTES E.R. & F.M. JAKSIC (1979). Lizards and rodents: an explanation for their relative species diversity in Chile. Archivos de Biología y Medicina Experimentales 12: 179-190.
- FULLER T.K., W.E. JOHNSON, W.L. FRANKLIN & K.A. JOHNSON (1987). Notes on the Patagonian hog-nosed skunk (Conepatus humboldtii) in southern Chile. Journal of Mammalogy 68: 864-867.
- GILPIN M.E. (1988). A comment on Quinn and Hastings: extinction in subdivided habitats. Conservation Biology 2: 290-292.
- GLADE A.A., ed. (1988). Libro rojo de los vertebrados terrestres de Chile. CONAF, Santiago, 65 pp.
- GLADE A.A. & P. CATTAN (1985). Aspectos etológicos y reproductivos de la vicuña en Chile. CONAF, Boletín Técnico 21: 1-29.

- GOODALL J.D. & A. W. JOHNSON (1965). The birds of Chile and adjacent regions of Argentina and Peru. Vol. 1 y 2. Platt, Buenos Aires, Argentina. 397 + 447 pp.
- HALFFTER G. (1991). El concepto de Reserva de la biosfera. Memorias del seminario sobre Conservación de la Diversidad Biológica de México 1: 1-25.
- ICSA-CONAF (1982a). Evaluación y catastro de recursos del Parque Nacional El Guayaneco y Reserva Forestal Río Pascua. XI Región. 111 pp.
- ICSA-CONAF (1982b). Evaluación y catastro de recursos del Parque Nacional Laguna San Rafael y Reserva Forestal Península de Taitao. 190 pp.
- ICSA-CONAF (1982c). Evaluación y catastro de recursos de la Reserva Forestal Lago Cochrane. 64 pp.
- ICSA-CONAF (1982d). Evaluación y catastro de recursos de la Reserva Forestal Lago Jeinimeni. 62 pp.
- IRIARTE J.A. & F.M. JACKSIC (1986). The fur trade in Chile: an overview of seventy-five years of export data (1910-1984). Biological Conservation 38: 243-253.
- JOHNSON W.E. & W.L. FRANKLIN (1991). Feeding and spatial ecology of Felis geoffroyi in southern Patagonia. Journal of Mammalogy 72: 815-820.
- JOHNSON W.E., W.L. FRANKLIN & J.A. IRIARTE (1990). The mammalian fauna of the northern Chilean Patagonia: a biogeographical dilemma. Mammalia 54: 457-469.
- KANGAS P. (1987). On the use of species area curves to predict extinctions. Bulletin of the Ecological Society of America 68: 158-162.
- KITCHENER D.J., A. CHAPMAN, B.G. MUIR & M. PALMER (1980). The conservation value for mammals of reserves in the Western Australian wheatbelt. Biological Conservation 18: 179-207.
- LANDE R. (1988). Genetics and Demography in biological conservation. Science 241: 1455-1460.
- LAURANCE W.F. (1991). Ecological correlates of extinction proneness in Australian tropical rain forest mammals. Conservation Biology 5: 89-89.

- LEHMKUHL J.F. (1984). Determining size and dispersion of minimum viable populations for land management planning and species conservation. *Environmental Management* 8: 167-176.
- LEWIS D., G.B. KAWECHE & A. MWENYA (1990). Wildlife conservation outside protected areas: lessons from an experiment in Zambia. *Conservation Biology* 4: 171-180.
- MacARTHUR R.H. & E.O. WILSON (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- MARCHETTI B., J. OLTREMARI & H. PETERS (1992). Estrategias para el manejo y aprovechamiento racional del guanaco (*Lama guanicoe*). Proyecto FAO/PNUMA. Documento Técnico 9: 1-162.
- MARTIN T.E. (1981). Species-area slopes and coefficients: a caution on their interpretation. *American Naturalist* 118: 823-837.
- MILLER S.D., J. ROTTMANN, K.J. RAEDEKE & R.D. TABER (1983). Endangered mammals of Chile: status and conservation. *Biological Conservation* 25: 335-352.
- NEUMANN R.P. & G.E. MACHLIS (1989). Land-use and threats to Parks in the Neotropics. *Environmental Conservation* 16: 13-18.
- NEWMARK W.D. (1985). Legal and biotic boundaries of western North American national parks: a problem of congruence. *Biological Conservation* 33: 197-208.
- NEWMARK W.D. (1986a). Mammalian richness, colonization, and extinction in western North American national parks. Tesis de Doctorado. Universidad de Michigan, Ann Arbor. 172 pp.
- NEWMARK W.D. (1986b). Species-area relationship and its determinants for mammals in western North American national parks. *Biological Journal of the Linnean Society* 28: 83-98.
- NEWMARK W.D. (1987). A land-bridge island perspective on mammalian extinctions in western North American parks. *Nature* 325: 430-432.
- NOSS R.F. (1987). From plant communities to landscapes in conservation inventories: a look at The Nature Conservancy. (USA). *Biological Conservation* 41: 11-37.

- OLTREMARI J.V. (1992). Situación actual de las áreas protegidas de América latina y el Caribe. Boletín proyecto FAO/PNUMA. Flora, fauna y áreas silvestres. Año 6(14): 17-24.
- OLTREMARI J.V. & R.G. JACKSON (1985). Chile'National parks: present and future. Parks 10: 1-4.
- ORMAZABAL C. (1986). El Sistema Nacional de Areas Silvestres de Chile. Flora, fauna y áreas silvestres. 1(1): 10-15.
- ORMAZABAL C. (1988). Sistemas Nacionales de Areas Silvestres Protegidas en América Latina. Proyecto FAO/PNUMA FP 6105-85-01. Documento Técnico 3. 205 pp.
- OSGOOD W.H. (1943). The mammals of Chile. Field Museum of Natural History, zoological series 30: 1-268.
- PATTERSON B.D. (1984). Mammalian extinction and biogeography in the southern Rocky Mountains, en M.H. Nitecki, ed. Extinctions. University of Chicago Press, Chicago, Illinois: 247-293.
- PATTERSON B.D. (1987). The principle of nested subsets and its implications for biological conservation. Conservation Biology 1: 323-334.
- PATTERSON, B.D. (1991). The integral role of biogeographic theory in the conservation of tropical forest diversity, en M.A. Mares & D. J. Schmidley, eds. Latin American mammalogy: history, biodiversity, and conservation. University of Oklahoma Press, Norman: 124-149.
- PATTERSON B.D. & W. ATMAR (1986). Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. Biological Journal of the Linnean Society 28: 65-82.
- PIMM S.L., H.L. JONES & J. DIAMOND (1988). On the risk of extinction. American Naturalist 132: 757-785.
- POVILITIS A.J. (1986). Huemuls in areas adjacent to glaciers in southern Chile. Mountain Reserch and Development 6: 273-275.
- PRESTON F.W. (1962). The canonical distribution of commonness and rarity. Ecology 43: 185-215.
- QUINN J.F. & A. HASTINGS (1987). Extinction in subdivided habitats. Conservation Biology 1: 198-207.

- QUINN J.F. & A. HASTINGS (1988). Extinction in subdivided habitats: reply to Gilpin. *Conservation Biology* 2: 293-296.
- RAEDEKE K.J. (1979). Population dynamics and socioecology of the guanaco (*Lama guanicoe*) of Magallanes, Chile. Disertación de tesis de doctorado, Seattle, University of Washington.
- REDFORD K. (1989). Monte Pascoal-indigenous rights and conservation in conflict. *Oryx* 23: 33-36.
- REDFORD K.H. (1992). The empty forest. *BioScience* 42: 412-422.
- REDFORD K.H. & J.F. EISENBERG (1992). Mammals of the Neotropics. Volume 2: The Southern Cone. Chile, Argentina, Uruguay and Paraguay. University of Chicago Press, Chicago. 430 pp.
- REDFORD K.H. & J.G. ROBINSON (1991). Park size and the conservation of forest mammals in Latin America, en M.A. Mares & D.J. Schmidley, eds. *Latin American mammalogy: history, diversity, and conservation*. University of Oklahoma Press, Norman: 227-237.
- SCHONEWALD-COX C.M., S.M. CHAMBERS, B. MACBRYDE & L. THOMAS (1983). *Genetics and conservation: a reference for managing wild animal and plant populations*. Cummings, Menlo Park. 722 pp.
- SIMBERLOFF D. (1988). The contribution of population and community biology to conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 473-511.
- SIMBERLOFF D. & J. COX (1987). Consequences and costs of conservation corridors. *Conservation Biology* 1: 63-71.
- SIMONETTI J.A. (en prensa). Conservación de la biodiversidad: soluciones de largo plazo, en Dirzo R.D. & D. Piñero, eds. *Conservación y manejo de los recursos naturales en América Latina*, en prensa.
- SIMONETTI J.A. & J.J. ARMESTO (1992). Conservation of temperate ecosystems in Chile: coarse versus fine-filter approaches. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 615-626.
- SOKAL R.R. & F.J. ROHLF (1981). *Biometry*. Freeman, San Francisco. 859 pp.

- SOULE M.E. (1980). Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential, en M.E. Soulé & B.A. Wilcox, eds. Conservation Biology: an evolutionary-ecological perspective. Sinauer, Sunderland: 151-169.
- SOULE M.E. (1986). Conservation biology and the "real world", en M.E. Soule, ed. Conservation Biology: the science of scarcity and diversity. Sinauer, Sunderland: 1-12.
- SOULE M.E. (1987). Introduction. En: M.E. Soulé (ed.). Viable populations for conservation. Cambridge University Press, Cambridge: 1-10.
- SOULE M.E. (1991). Conservation: tactics for a constant crisis. Science 253: 744-749.
- SOULE M.E. & D. SIMBERLOFF (1986). What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? Biological Conservation 35: 19-40.
- SOULE M.E., B.A. WILCOX & C. HOLTBY (1979). Benign neglect: a model of faunal collapse in the game reserves of east Africa. Biological Conservation 15: 259-272.
- SULLIVAN A.L. & M.L. SHAFFER (1975). Biogeography of the megazoo. Science 189: 13-17.
- TAMAYO M. & D. FRASSINETTI (1980). Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile) 37: 323-399.
- TEMPLE S.A. (1981). Applied island biogeography and the conservation of endangered island birds in the Pacific Ocean. Biological Conservation 20: 147-161.
- TERBORGH J. (1974). Preservation of natural diversity: the problem of extinction prone species. BioScience 24: 715-722.
- THALEN D.C.P. (1984). Large mammals as tools in the conservation of diverse habitats. Acta Zoologica Fennica 172: 159-163.
- TORRES H. (1985). The andean native peoples in the conservation planning process, en McNelly J.A. & D. Pitt, eds. Culture and conservation: the human dimension in environmental planning. Groom Helm, Dover: 103-107.

- UICN, PNUMA & WWF (1980). Estrategia mundial para la conservación: la conservación de los recursos vivos para el logro de un desarrollo sostenido. UICN, Suiza.
- VALENCIA J., M.V. LOPEZ & M. SALLABERRY (1987). Sistemas de áreas de conservación en Chile: proposiciones para un esquema ecológico integral. *Ambiente y Desarrollo* 3: 139-154.
- VELOSO A. & J. NAVARRO (1988). Lista sistemática y distribución geográfica de anfibios y reptiles de Chile. *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali* 6: 481-539.
- VUILLEUMIER F. (1985). Forest birds of Patagonia: ecological geography, speciation, endemism, and faunal history. *Ornithological Monographs* 36: 255-302.
- WEBER C.A. (1983). Representación de las provincias biogeográficas por las Reservas de la Biosfera en Chile: acción presente y futura de la Corporación Nacional Forestal. *CONAF, Boletín Técnico* 10.
- WILCOX B.A. (1978). Supersaturated island faunas: a species-age relation for post-Pleistocene land-bridge islands. *Science* 199: 996-998.
- WILCOX B.A. (1980). Insular ecology and conservation, en Soulé M.E. & B.A. Wilcox, eds. *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer, Sunderland: 95-118.
- WILSON D.E. & D.M. REEDER eds. (1993). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC. 1206 pp.
- WORLD CONSERVATION MONITORING CENTRE (1992). *Global biodiversity: status of the earth's living resources*. Chapman & Hall, Londres. 594 pp.
- YOUNG S.P. & E.A. GOLDMAN (1946). *The puma, mysterious american cat*. Dover publications, New York. 358 pp.
- ZAR J.H. (1974). *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. 620 pp.
- ZUNINO S. (1990). El Parque Nacional La Campana y su fauna teriológica. *Comunicaciones del Museo Regional de Concepcion* 4: 23-29.

APENDICE A

Ubicación aproximada, características generales y megamamíferos representativos de las Regiones Mastozoológicas de Chile. (según Osgood, 1943).

Zona de Puna. Zona continua en el norte y centro ;bajo 36 Latitud Sur, discontinua. Alta altitud y aridez. Megamamíferos tipo: Viscacha (Lagidium), Zorro grande (Pseudalopex culpaeus), Huemul (Hippocamelus), Guanaco (Lama guanicoe) y Vicuña (Vicuña vicuña).

Zona Atacameña. Entre Tacna y Coquimbo (18-30 Latitud Sur). Zona árida menor a 10000 pies de altitud. Megamamífero tipo: Guanaco (Lama guanicoe).

Zona Santiaguina. Entre Coquimbo y Valdivia (30-40 Latitud Sur). Zona muy poblada. Megamamíferos representativos: Gato Colo-colo (Oncifelis colocolo), subespecies típicas de Zorro gris (Pseudalopex griseus), Puma (Puma concolor), Guíña (Oncifelis quigna) y Coipo (Myocastor coipus).

Zona Valdiviana. Entre Valdivia y el Golfo de Penas (40-47 Latitud Sur). Zona de gran humedad y bosques densos. Megamamíferos tipo: Subespecies diferenciadas de Zona Santiaguina, pudú (Pudu puda).

Zona Fueguina. Entre el Golfo de Penas y el Estrecho de Magallanes (47-54 Latitud Sur). Megamamífero tipo: culpeo (Pseudalopex culpaeus).

Zona patagónica. Tierra del Fuego. Mamíferos tipo: Zorro gris (Pseudalopex griseus), Chingue patagónico (Conepatus humboldtii), Huroncito patagónico (Lyncodon patagonicus).

APENDICE B

MATRICES DE ANIDAMIENTO

REGIONES MASTOZOLOGICAS

Tabla A: Matriz de anidamiento: Región de Puna.

10 ASP con 24 especies de megamamíferos. Las especies señaladas según el código de la Tabla 2. R = Riqueza de especies; N = 56.

ASP	Megamamíferos	R
ToPai	A B * D E * * H * J K L M N O P Q R S * * * * *	15
LaCo	A B C * E F G H * J * L M * P * * * * *	11
Lau	A B C * * * * * * K L * * T U V W Y	10
LaJei	A B C * E F G * * J * L M * P * * * *	10
VPR-Puy	A B C D E F G H I * K * * * * * * * * *	10
VolIs	A B * * * * * * * J K L * T U V W	9
Vi	A B C D E F G * I K * *	9
LaLasTo	A B C D * F * H I M O	9
Queu	A B C D F H I O	8
Huer	A B D E F G H I	8

Tabla B: Matriz de anidamiento: Región Santiaguina.

4 ASP con 9 especies de megamamíferos. Las especies señaladas según la Tabla 2. R = Riqueza de especies; N = 2.

ASP	Megamamíferos	R
LaCam	A B C D E F G J K	9
LaPe	A * C D E * G J	6
FrayJor	A C E G J	5
RiCla	A B C E F	5

Tabla C: Matriz de anidamiento: Región Fueguina.

4 ASP con 19 especies de megamamíferos. Las especies señaladas según la Tabla 2. R = Riqueza de especies; N = 7.

ASP	Megamamíferos	R
ToPai	A B * D E * * H * J K L M N O P Q R S	15
LaSanRa	A B C D E F G H I L M N *	12
PenTai	A B C D * F G H I L M N *	11
Mag	A B D E H L N O	8

Tabla D: Matriz de anidamiento: Región Valdiviana.
11 ASP versus 16 especies de megamamíferos. Las especies señaladas según la Tabla 2. R = Riqueza de especies; N = 26.

ASP	Megamamíferos	R
LaSanRa	A B C D E F G H I * * L M N * *	12
AAn	A B C D E F * H I J K * O *	11
PenTai	A B C D * F G H I * L M N * *	11
VPR-Puy	A B C D E F G H I K * * *	10
Con	A B C D E F G * I K * * *	9
Na	A B C D E F G * I * * X	9
Chi	* * C D F * H I N D X	8
Queu	A B C D F * H I O	8
Huer	A B * D E F G H I	8
Hor	A B C D F G I	7

Tabla E: Matriz de anidamiento natural.
6 regiones mastozoológicas con 25 megamamíferos. Las especies señaladas según la Tabla 2. R = Riqueza de especies; N = 13.

Región Mastozoológica	Megamamíferos	R
Puna	A B C D E F G H I J K L M N O P Q R S T U V W * Y	24
Valdiviana	A B C D E F G H I J K L M N O P Q R S * * * X	20
Fueguina	A B C D E F G H I J K L M N O P Q R S * * *	19
Patagónica	A B C D E F G H I J * L M N O P Q R S * * *	18
Santiagoña	A B C D E F G H I J K L M N R * U *	16
Atacameña	A B C D E F G J K L N T W	13

Tabla F; Matriz de anidamiento natural.
 13 regiones administrativas con 25 especies de megamamíferos.
 Las especies señaladas según la Tabla 2. R = Riqueza de especies;
 N = 61. Datos de Tamayo y Frassinetti (1980).

R.Ad.	Megamamíferos	R
XII	ABCDE**HIJKLMNOPQRS*****	17
XI	*BCDEF*HIJ*LMNOPQRS*****	16
X	ABCDEFGHI*K*MNO Q* ****X*	15
VII	ABCDEFGHIJKLMN* *R **** *	15
I	ABC*E*G**JKL*N * TUVW Y	14
IX	ABCDEFGHI*K*MNO Q* *** *	14
VIII	ABCDEFGHIJ**MN R ** *	13
RM	ABCDEFG JKL N R U** *	13
VI	ABCDEFG JKL N R ** *	12
V	ABCDEFG JKL N R ** *	12
IV	ABCDEFG JKL N V* *	12
II	A E KL N VW Y	8
III	A E KL N VW	7

CATEGORIAS TROFICAS

Tabla G: Matriz de anidamiento: Herbívoros.

21 ASP con 6 especies de herbívoros. Las especies señaladas según la Tabla 2. R = riqueza de especies; N = 21.

ASP	Megamamíferos	R
Lau	* K L * V W	4
Vollis	* K L * V W	4
ToPai	* K L M	3
LaSAnRa	I * L M	3
PenTai	I * L M	3
LaCo	* * L M	2
AlAn	I K * *	2
LaJei	* * L M	2
VPR-Puy	I K * *	2
Con	I K * *	2
Vill	I K * *	2
LaLasTo	I * * M	2
LaCam	K	1
Chi	I	1
PaAi	L	1
RiPas	M	1
Mag	L	1
Queu	I	1
Na	I	1
Huer	I	1
Hor	I	1

Tabla H: Matriz de anidamiento: Carnívoros.
 26 ASP con 9 especies de carnívoros. Las especies señaladas según
 la Tabla 2. R = Riqueza de especies; N = 55.

ASP	Megamamíferos	R
ToPai	B * * H J N P Q *	6
LaCo	B C F H J * P * *	6
LaSanRa	B C F H * N * *	5
AlAn	B C F H J * * *	5
PenTai	B C F H * N * *	5
LaJei	B C F * J * P * *	5
VPR-Puy	B C F H * * * *	4
LaLasTo	B C F H * * * *	4
LaCam	B C F * J * * *	4
Chi	* C F H * N * *	4
RiPas	B C * H * N * *	4
Queu	B C F H * * *	4
Lau	B C * * U	3
Vollis	B * * J * U	3
Con	B C F *	3
Vill	B C F *	3
PaAi	B * * J * Q	3
Mag	B * * H * N	3
Na	B C F *	3
Huer	B * F H *	3
Hor	B C F *	3
Chin	B C J	3
RiCla	B C F *	3
ElGua	C H * N	3
LaPe	C J	2
FrayJor	C J	2

Tabla I: Matriz de anidamiento: Omnívoros.
 26 ASP con 10 especies de omnívoros. Las especies señaladas según
 la Tabla 2. R = Riqueza de especies; N = 69.

ASP	Megamamíferos	R
ToPai	A D E * O R S * * *	6
LaSanRa	A D E G * * * *	4
AlAn	A D E * O * * *	4
VPR-Puy	A D E G * * * *	4
Con	A D E G * * * *	4
Vill	A D E G * * * *	4
LaCam	A D E G * * * *	4
PaAi	* * E * O R S * * *	4
Mag	A D E * O * * *	4
Na	A D E G * * * *	4
LaPe	A D E G * * * *	4
LaCo	A * E G *	3
PenTai	A D * G *	3
Lau	A * * T Y	3
LaJei	A * E G *	3
LaLasTo	A D * O *	3
Chi	* D * O * X	3
Queu	A D * O *	3
Huer	A D E *	3
Hor	A D * G *	3
FrayJor	A * E G *	3
VolIs	A * T	2
RiPas	A D	2
Chin	A * E	2
RiCla	A * E	2
ElGua	D	1