

BIOGEOGRAFIA DE AVES RAPACES DE CHILE

Christine N. Meynard, Horacio Samaniego & Pablo A. Marquet

La distribución de los organismos vivos en nuestro planeta no es aleatoria. La evidencia acumulada desde los siglos XVIII y XIX, y gracias al trabajo pionero de exploradores y naturalistas europeos, ha permitido documentar la existencia de grandes diferencias en cuanto al número y tipo de especies que habitan en distintos lugares del planeta (Brown 1995, Brown & Lomolino 1998). La importancia y vigencia de esta aproximación geográfica al estudio de la biodiversidad queda patente en que aún hoy, después de más de un siglo, las observaciones realizadas por estos naturalistas siguen siendo objeto de activa investigación. Un caso paradigmático que permite ilustrar este punto y a la vez ejemplifica la importancia de la aproximación biogeográfica, es el análisis de patrones geográficos en la distribución de la riqueza de especies en gradientes latitudinales.

Darwin, Humboldt y Wallace, entre otros, notaron que las áreas tropicales contienen mayor diversidad que las latitudes templadas. Este patrón, hoy referido como el gradiente latitudinal de riqueza de especies, ha sido ávidamente documentado para diversos taxa y ambientes (Brown 1995, Brown & Lomolino 1998, Roy et al. 1998, Kerr 1999, Gaston 2000, Koleff & Gaston 2001). Sin embargo, y a pesar de la generalidad de éste, no existe consenso respecto de la existencia de una explicación única (Colwell & Lees 2000). Las primeras explicaciones, que datan del siglo XIX, se enfocaron en fenómenos históricos asociados con la antigüedad de los hábitats y su asociación con el origen y distribución de las especies (e.g., Willis 1922). No fue sino hasta que Hutchinson publicó, su bien conocido "Homage to Santa Rosalia" (Hutchinson 1959), que el tema tomó un enfoque ecológico. La perspectiva señalada por Hutchinson no trata de ignorar los factores históricos, que por cierto son importantes con relación a los procesos que generan diversidad. Más bien intenta incorporar una explicación mecanicista relacionada con el papel de los factores abióticos tales como topografía, variaciones climáticas, heterogeneidad ambiental, área y disponibilidad de energía, y bióticos, tales como competencia e interacciones depredador-presa, que permitan explicar no sólo su generación sino, además, su mantención y variación en tiempo y espacio.

Biogeografía

En el contexto descrito, la biogeografía es la ciencia que se ocupa del estudio de los patrones de biodiversidad (Brown & Lomolino 1998) e intenta dar cuenta de su variabilidad a grandes escalas tanto espaciales como temporales. Esta disciplina ha alcanzado especial importancia en las últi-

mas décadas como consecuencia del gran impacto de las actividades humanas, que a través de modificaciones en el uso de la tierra y funcionamiento de los ecosistemas, han afectado la distribución y abundancia de la flora y fauna a escala global (Mooney & Chapin 1994, Chapin et al. 2000), efecto cuya intensidad es probable que se

incremento en el futuro cercano. En este contexto, el conocimiento de las áreas que concentran mayor biodiversidad (Cincotta et al. 2000, Myers et al. 2000) y el entendimiento de los mecanismos que operan para mantener esta biodiversidad son fundamentales para cualquier tipo de estrategia de conservación. De aquí que sea de suma importancia generar una base sólida de conocimiento básico que nos permita entender e identificar cuáles son los factores ambientales que se correlacionan con altos niveles de biodiversidad, cómo responde la riqueza de distintos grupos taxonómicos ante estos factores, cuáles son los factores que limitan la riqueza de distintos taxa, y cuál es la importancia de las barreras biológicas o geográficas para la dispersión de organismos en relación a impedir la colonización y posterior diversificación de especies en ciertas áreas. No cabe duda que estos son problemas complejos, que pueden ser entendidos a distintas escalas y desde distintas aproximaciones, y que han generado muchas hipótesis y poco consenso (Brown 1981, Whittaker 2000, Hubbell 2001, Lomolino 2001, Whittaker et al. 2001).

En un contexto biogeográfico, las aves rapaces han contribuido en forma modesta a la documentación de patrones, y menos aún a la puesta a prueba de hipótesis respecto de éstos (pero véase García & Arroyo 2001), probablemente debido a su baja diversidad local y regional. Si bien es cierto existen estudios de índole biogeográfica relacionados con la variación en la riqueza de especies de rapaces a lo largo de gradientes altitudinales (Thiollay 1996, Rahbek 1997), condiciones de insularidad (Thibault et al. 1992, Thiollay 1997, 1998) y estudios sobre la variación geográfica en rasgos de la historia de vida (Olsen & Marples 1993) y características tróficas de las especies (Korpimäki & Marti 1995), sólo recientemente (Diniz-Filho et al. 2002) se ha señalado la existencia de patrones latitudinales

en la riqueza de especies de rapaces y se han postulado hipótesis respecto de su generación. Esta falta de conocimiento biogeográfico es aún más patente en Chile, donde este tipo de estudios destacan por su ausencia (véase Jaksic 1997). En este trabajo, intentamos remediar esta falta de conocimiento básico respecto de la distribución geográfica de las aves rapaces chilenas. Para esto utilizamos información acerca de la distribución de las especies de aves de presa en Chile con el fin de identificar los factores que afectan la diversidad de especies a gran escala. Nuestra intención es por un lado descriptiva, documentar patrones, y también explicativa, generar hipótesis respecto de los procesos subyacentes. Con esto, esperamos motivar a los ecólogos y biogeógrafos nacionales a la realización de posteriores investigaciones sobre este tema, el que, sin duda, es de gran relevancia para entender la historia biogeográfica de la fauna chilena y de gran urgencia para la implementación de políticas y prácticas de conservación.

Metodología

Existen dos órdenes de rapaces: el orden Falconiformes, que incluye aves de presa diurnas, mientras que el orden Strigiformes incluye a las aves de presa nocturnas. En Chile se han documentado un total de 34 especies de aves rapaces, de las cuales siete son Strigiformes, y 27 son Falconiformes. De éstas, sin embargo, seis fueron excluidas de nuestro análisis (ver Tabla 3-3), ya que sólo han sido ocasionalmente vistas en Chile (Araya & Millie 1998) o son de taxonomía en discusión.

Seguimos la nomenclatura y clasificación dados en la Lista Patrón de las Aves Chilenas (Araya et al. 1995) con las consideraciones de Torres-Mura en el Capítulo 1 de este libro. Los rangos de distribución de las aves rapaces fueron compilados a partir de información entregada en Araya & Millie (1998), Fjeldsa & Krabbe (1990), y Stotz et

AVES RAPACES DE CHILE

al. (1996) e ingresados a un sistema de información geográfico (SIG) con el programa ArcView 3.0.

Existen varias clasificaciones de estas especies según su estado migratorio, todas con discrepancias importantes dependiendo del área de estudio. Para realizar el análisis, adoptamos el siguiente criterio: para las aves que aparecen en la lista de Jaksic

& Feinsinger (1991) y Jaksic et al. (2002) seguimos su clasificación; para el resto, si la especie no está listada como migratoria en Stotz et al. (1996) o en Johnson & Goodall (1965), fue asumida como residente (ver Tabla 3-3). En los análisis realizados las especies parcialmente migratorias o migratorias fueron agrupadas, llamadas de aquí en adelante rapaces migratorias.

Orden	Familia	Especie	Migración este estudio	Rango	Estatus*
Falconiformes	Cathartidae	<i>Coragyps atratus</i>	R	12	R
		<i>Cathartes aura</i>	P	22	R
		<i>Cathartes burrovianus**</i>	P	1	VA
		<i>Vultur gryphus</i>	R	28	R
	Pandionidae	<i>Pandion haliaetus</i>	M	9	V
	Accipitridae	<i>Elanus leucurus</i>	R	10	R
		<i>Circus cinereus</i>	P	21	R
		<i>Circus buffoni**</i>	R	3	V
		<i>Accipiter chilensis</i>	M	14	R
		<i>Geranoaetus melanoleucus</i>	R	28	R
		<i>Parabuteo unicinctus</i>	R	13	R
		<i>Buteo polyosoma</i>	P	24	R
		<i>Buteo exsul**</i>	R		R
		<i>Buteo poecilochrous</i>	P	2	R
		<i>Buteo ventralis</i>	R	16	R
		<i>Buteo albigula</i>	P	7	R
		<i>Buteo magnirostris**</i>	P	1	VA
		<i>Buteo swainsoni**</i>			VA
		Falconidae	<i>Phalcoboenus megalopterus</i>	R	6
	<i>Phalcoboenus albogularis</i>		R	11	R
	<i>Phalcoboenus australis</i>		R	5	R
<i>Caracara plancus</i>	R		19	R	
<i>Milvago chimango</i>	P		18	R	
<i>Herpetotheres cachinnans**</i>	P		2	VA	
<i>Falco sparverius</i>	P		25	R	
<i>Falco femoralis</i>	P		12	R	
<i>Falco peregrinus</i>	M		22	R	
Strigiformes	Tytonidae	<i>Tyto alba</i>	R	26	R
	Strigidae	<i>Bubo magellanicus</i>	R	23	R
		<i>Glaucidium peruanum</i>	P	4	R
		<i>Glaucidium nanum</i>	P	20	R
		<i>Athene cunicularia</i>	R	8	R
		<i>Strix rufipes</i>	R	15	R
	<i>Asio flammeus</i>	M	17	R	

TABLA 3-3. ORDEN, FAMILIA Y ESPECIE DE LAS AVES RAPACES QUE HAN SIDO DESCRITAS EN CHILE, ESTATUS MIGRATORIO Y RANGO SEGUN EL AREA QUE OCUPAN EN EL PAIS. El número 1 indica la especie que menor área ocupa. *= Sensu Araya et al. (1995), **= excluidas del análisis por ser visitantes accidentales o de taxonomía en discusión. R= residentes, M= migratorias, P= parcialmente migratorias, VA= visitante accidental, V= visitante.

Chile fue inicialmente dividido en 484 cuadrículas de medio grado de latitud (Fig. 3-8), y la presencia o ausencia de cada especie fue registrada para cada cuadrícula (Wilson 1974, McCoy & Connor 1980, Arita et al. 1990, Ceballos & Navarro 1991, Willig & Sandlin 1991, Kerr & Packer 1999).

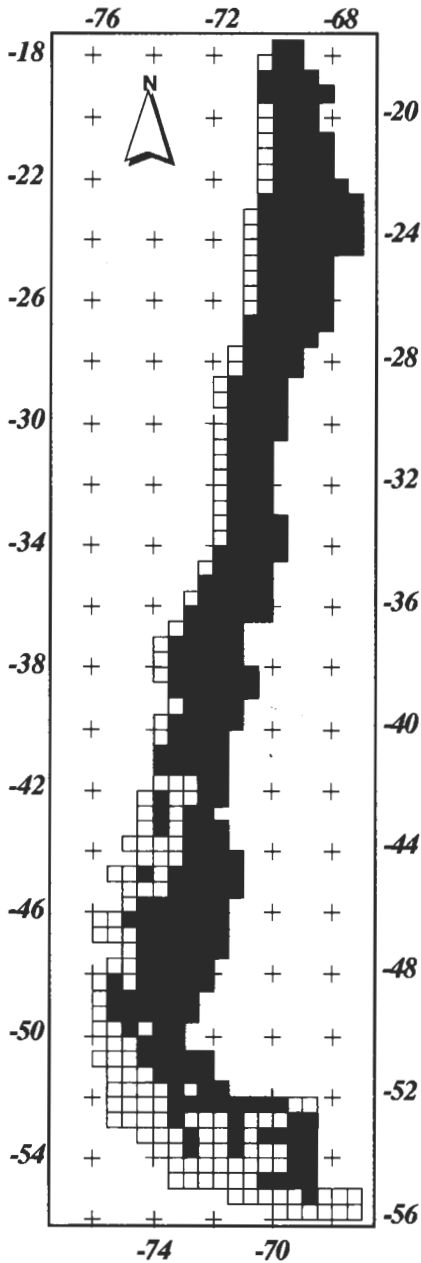


FIGURA 3-8. CUADRICULAS UTILIZADAS EN ANALISIS ESTADISTICO.

Para eliminar la influencia marina en el análisis estadístico, sólo se consideraron las cuadrículas que tuvieran más del 75% de su área como tierras emergidas. Obtuvimos datos de elevación (msm), precipitación (mm/día), temperatura (°C), Índice Vegetacional de Diferencia Normalizado (NDVI), evapotranspiración actual (AET) y potencial (PET) para cada cuadrícula como se explica en el siguiente párrafo.

Los datos de NDVI corresponden al valor promedio entre el período de abril 1992 a marzo 1993. Estos datos corresponden a imágenes compuestas del sensor Advanced Very High Resolution Radiometer (AVHRR) de 1 km de resolución producidas por NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration) y disponibles en Internet: <http://edcdaac.usgs.gov/1KM/1kmhomepage.html>. Escogimos este índice como un indicador de la productividad primaria o energía disponible, ya que da cuenta de la densidad del pigmento fotosintéticamente activo (Box et al. 1989, Paruelo et al. 1998). Se utilizó el mismo procedimiento para obtener el valor promedio de elevación para cada cuadrícula, para lo cual se usó el mapa de elevación digital (DEM) distribuido por el Servicio Geológico de Estados Unidos (USGS) de 30 arc/segundos de resolución disponible en: <http://edcaac.usgs.gov>. Se obtuvieron promedios de precipitación y temperatura diaria para el intervalo 1961-1990 de la base de datos del Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) desde: http://ipcc-ddc.cru.uea.ac.uk/cru_Data/download. El número de tipos vegetacionales en cada cuadrante se obtuvo interceptando el atlas de Gajardo (1994) con nuestras cuadrículas. Finalmente, los datos de evapotranspiración actual (AET) y potencial (PET) fueron obtenidos desde la base de datos GRID del Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (UNEP) en la siguiente URL: <http://www-cger.nies.go.jp/grid-e/gridtxt/tateishi.html>.

Para evaluar el mejor modelo que da cuenta de la variación espacial en la riqueza de aves rapaces en función de las variables antes referidas, utilizamos un análisis de regresión paso a paso ("stepwise regression") con el programa S-Plus 2000, utilizando la opción "forward" y previa normalización de las variables para facilitar la comparación de los coeficientes de regresión. Este es un procedimiento en el que el programa busca la regresión lineal múltiple con el valor del coeficiente de regresión (R^2) más importante. Al hacer esto, se incorporan primero las variables que más contribuyen a cambiar el valor del coeficiente de regresión, y una a una las variables que le siguen. Esto permite no sólo tener la mejor regresión lineal posible, sino además obtener una idea de cuáles son los factores más importantes en generar la respuesta. Aunque este procedimiento estadístico asume una relación lineal entre la variable respuesta y las predictoras, e independencia entre éstas últimas (ausencia de colinearidad), optamos por este procedimiento por cuanto no existe información suficiente como para poner a prueba hipótesis específicas; lo que nos interesa en este análisis es identificar aquellas variables que son importantes en afectar la distribución de la riqueza de especies. De esta manera, analizamos la importancia de los diversos factores ambientales y topográficos sobre la riqueza de especies en Falconiformes y Strigiformes, en cada familia dentro de estos órdenes.

También se realizaron análisis de árboles de regresión (O'Connor et al. 1996; De'ath & Fabricius 2000), para estudiar la existencia de umbrales en las respuestas a las variables que influyeron sobre la riqueza de especies. Por último, en el caso de la altitud, también realizamos una categorización de las cuadrículas en tres grupos: aquellas con una elevación de entre 0 y 2.000 msm, entre 2.000 msm y 4.000 msm, y más de 4.000 msm. Para evaluar la existencia de diferencias en la riqueza de

especies asociadas a la altitud, utilizamos una prueba no-paramétrica de Kruskal-Wallis. Si esta prueba detectó diferencias, entonces fue seguida por una prueba de comparación múltiple de tipo Tukey con una corrección de Bonferroni para determinar cuáles son los grupos que difieren entre sí.

Por último, se ordenaron las especies de acuerdo a la extensión de su rango de distribución (número de cuadrículas en las que están potencialmente presentes) dentro de Chile. No analizamos la influencia de este factor debido a que casi ninguna de las especies rapaces que se encuentra en Chile es endémica de nuestro país y, por ende, la extensión de su rango de distribución en el país puede no tener relación con la extensión del rango de la especie (véase Torres-Mura en el Capítulo 1). Sin embargo, debido a que este ordenamiento nos proporciona información básica respecto de que tan ampliamente distribuida o restringida es una especie en nuestro país para efectos comparativos, fue incluido en la Tabla 3-1. Se le asignó un valor de 1 a la especie de menor rango de distribución, y el valor de 28, correspondiente al máximo, a la especie de mayor rango dentro de nuestro país.

Distribución de la riqueza de especies de aves rapaces en Chile

Tanto para Falconiformes como para Strigiformes, el máximo de diversidad se encuentra alrededor de la latitud 32°S a 42°S. Al norte y sur de estas latitudes, la diversidad disminuye, con una leve pendiente hacia el sur y con mucha variabilidad hacia el norte (Fig. 3-9a). Un patrón similar se observa cuando miramos la distribución de la riqueza de especies por familia (Fig. 3-9b). La excepción está dada por Tytonidae, familia compuesta por una sola especie ampliamente distribuida en todo el país, y por Falconidae, cuyo máximo de riqueza se encuentra en el extremo sur del país (Fig. 3-9b).

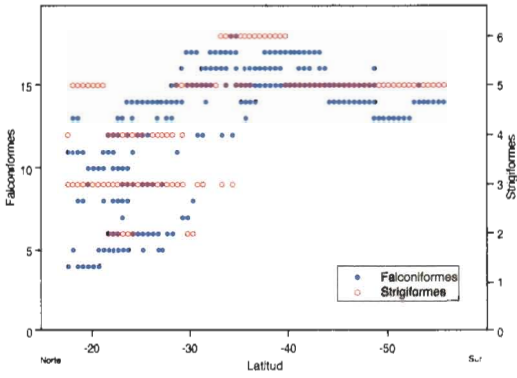


FIGURA 3-9a. RIQUEZA DE ESPECIES DE AVES RAPACES POR ORDEN.

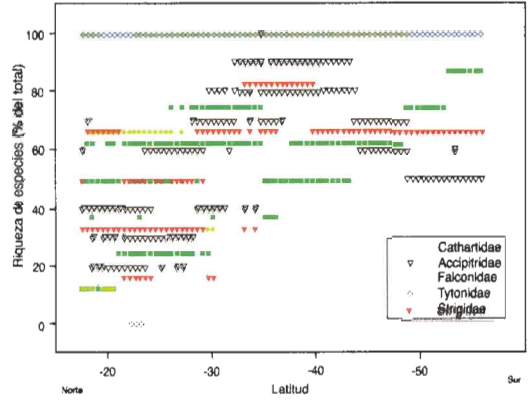


FIGURA 3-9b. RIQUEZA DE ESPECIES DE AVES RAPACES POR FAMILIA.

En la Fig. 3-10a y 3-10b se muestra un mapa de riqueza de Falconiformes y Strigiformes, respectivamente.

En el caso de Strigiformes, esta riqueza parece estar restringida a un área más pequeña en la zona templada, lo que podría ser simplemente un efecto del menor número de especies que constituyen este orden.

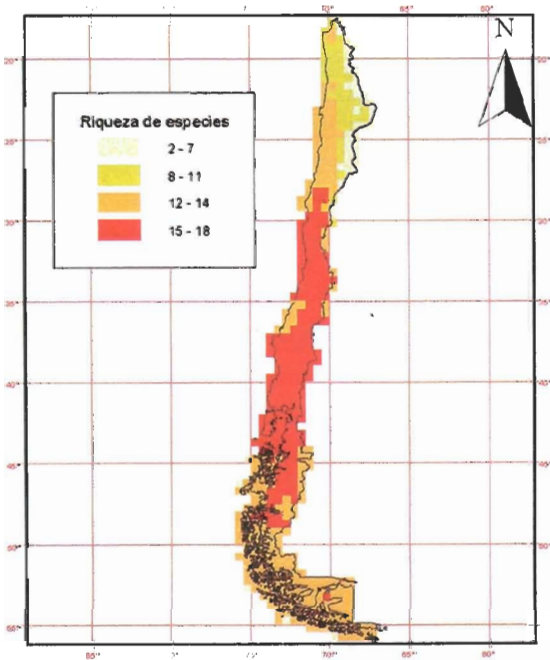


FIGURA 3-10a. MAPA DE RIQUEZA DE ESPECIES DEL ORDEN FALCONIFORMES.

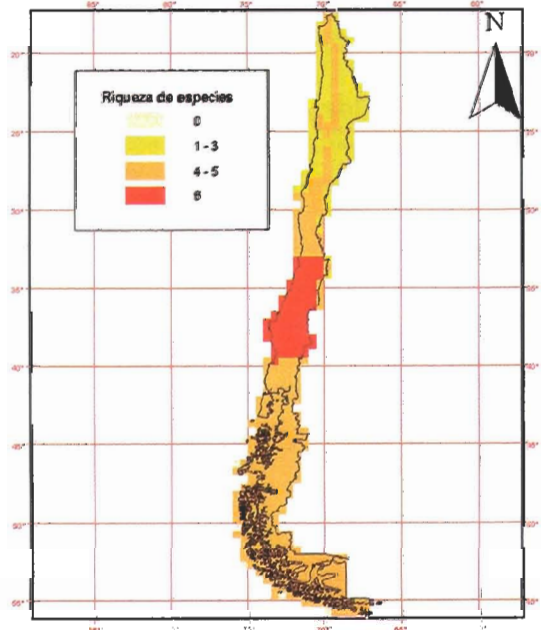


FIGURA 3-10b. MAPA DE RIQUEZA DE ESPECIES DEL ORDEN STRIGIFORMES.

Aquí podemos observar que la mayor riqueza de falconiformes se encuentra principalmente en la zona Mediterránea y la región templada continental de Chile. En el

Al comparar los mapas de distribución de riqueza de especies residentes (Fig. 3-11a) y migratorias (Fig. 3-11b) observamos

que éstas últimas se distribuyen más homogéneamente, especialmente al sur de la latitud 28,5°S.

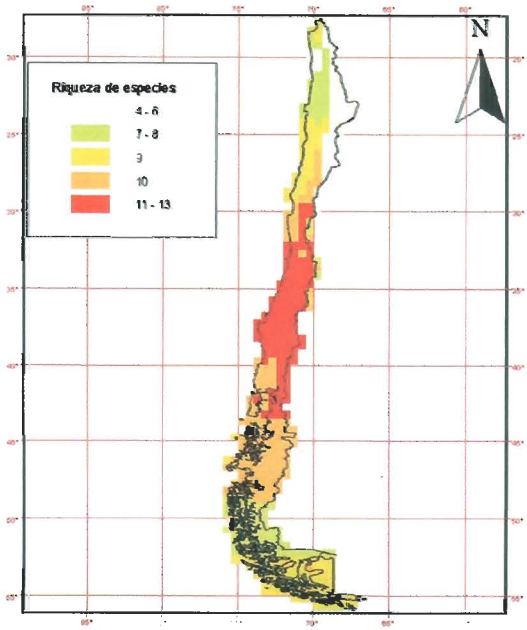


FIGURA 3-11a. MAPA DE RIQUEZA DE ESPECIE CON ESTATUS DE RESIDENTES.

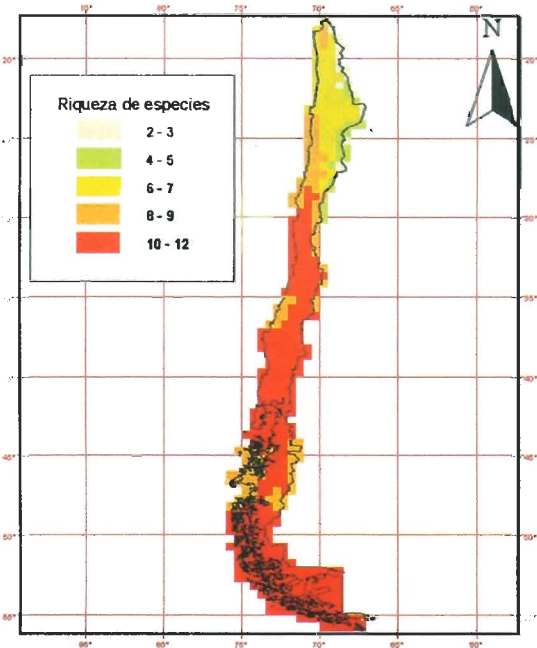


FIGURA 3-11b. MAPA DE RIQUEZA DE ESPECIES MIGRATORIAS.

Al analizar el árbol de regresión para la riqueza de aves rapaces (Figura 3-12a), podemos observar que la latitud es el primer factor que separa la riqueza de este taxon en dos grandes grupos al norte y sur de la latitud 28,5 °S, seguido por la elevación promedio. Esto corrobora la existencia de ciertos factores que operan a ambos lados de ese límite latitudinal y que no han sido explícitamente incluidos en este análisis. En relación con este resultado, más adelante analizamos ambas zonas por separado. Sin embargo, antes quisiéramos analizar la diversidad de aves rapaces cuando no se considera el efecto de la latitud.

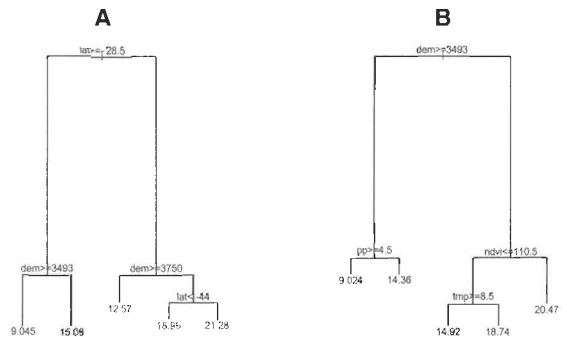


FIGURA 3-12. A= ARBOL DE REGRESION PARA RIQUEZA DE AVES RAPACES (INCLUYENDO LATITUD) MODELO: RIQUEZA DE ESPECIES = NDVI + DEM + VEG + PP + TMP + AET + PET + LATITUD. B= ARBOL DE REGRESION PARA RIQUEZA DE AVES RAPACES (EXCLUYENDO LATITUD) MODELO: RIQUEZA DE ESPECIES = NDVI + DEM + VEG + PP + TMP + AET + PET + LATITUD.

En la Fig. 3-12b, podemos observar que el factor que mejor separa la diversidad de aves rapaces, a nivel de todo Chile, es la elevación promedio. El árbol de regresión distingue entre las cuadrículas que están por sobre y por debajo de los 3.493 msn. Los sitios ubicados a baja altura (< 3.500 m), se verán afectados por precipitaciones, específicamente esperamos un promedio de nueve aves rapaces para aquellos sitios

con precipitaciones menores a 4,5 mm/día. Por otro lado, esperamos un promedio de 14 especies de rapaces en sitios ubicados a baja altura y que reciben precipitaciones mayores a los 4,5 mm/día. De la misma forma, resulta interesante notar que para los sitios ubicados sobre los 3500 msm esperamos una mayor riqueza de especies donde el NDVI alcance valores mayores a 110,5 (sitios más productivos), finalmente, observamos que la temperatura es la siguiente variable que restringe la riqueza de especies para sitios de poca productividad ($NDVI < 110,5$).

Al realizar la regresión paso a paso, encontramos que la elevación es un factor importante para ambos órdenes, al igual que para las familias. Para las Strigiformes, por ejemplo, una simple regresión lineal con la altitud promedio de la cuadrícula entrega un coeficiente de regresión R^2 igual a 0,32. Una regresión que incorpora solamente precipitación, AET y elevación alcanza un R^2 de 0,49 ($P < 0,05$). El mejor modelo que entrega el análisis explica un 63,3% ($P < 0,05$) de la variación cuando no incluimos la latitud como un parámetro, y un 66,4% ($P < 0,05$) cuando incluimos la latitud. Los factores son incluidos en el siguiente orden de importancia: DEM, NDVI, temperatura, precipitación, AET, vegetación y PET.

Algo similar ocurre cuando analizamos la riqueza de especies de Falconiformes, solamente la altitud explica el 48,6% de la variación; cuando agregamos precipitación y AET al modelo, obtenemos un R^2 de 0,59 ($P < 0,05$), y el mejor modelo que entrega el análisis explica un 64% ($P < 0,05$) de la variación. Los factores son incluidos en el modelo en el siguiente orden de importancia: DEM, AET, vegetación, precipitación, PET, temperatura, y NDVI. Pareciera entonces que los Falconiformes son relativamente más afectados por índices de vegetación y productividad en comparación con las aves Strigiformes, aunque la elevación sigue siendo el factor predominante en este

sentido. Al clasificar ahora las cuadrículas en las tres categorías de elevación mencionadas anteriormente, podemos ver que la diversidad dentro de las distintas familias y órdenes disminuye significativamente a mayores altitudes (Fig. 3-13).

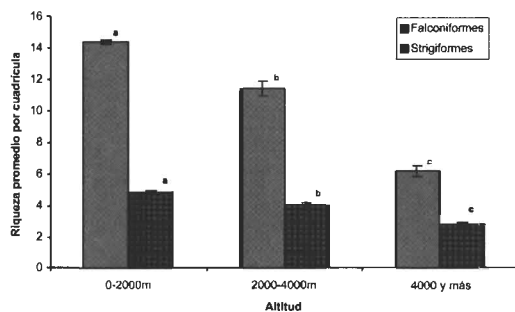


FIGURA 3-13. RIQUEZA DE ESPECIES POR BANDAS ALTITUDINALES. LAS LETRAS DISTINTAS SOBRE LAS BARRAS INDICAN DIFERENCIAS SIGNIFICATIVAS ENTRE GRUPOS DE DISTINTAS ALTITUDES (PRUEBA NO PARAMETRICA DE TUKEY, SEGUIDA POR UNA COMPARACION MULTIPLE DE BONFERRONI, $P < 0,05$).

Esto es confirmado por una prueba no-paramétrica de Kruskal-Wallis ($df = 2$, $P < 0,05$), corroborando los resultados entregados por los análisis de regresión realizados anteriormente con la altitud como una variable continua.

Los modelos seleccionados por la regresión paso a paso a ambos lados de los 28,5°S presentan diferencias importantes (Tabla 3-4a y 3-4b). El modelo ajustado para la zona norte del país dio cuenta del 70,1% de la variabilidad en la riqueza de especies observada. De la misma forma, el modelo ajustado para el sur del país sólo explicó el 36,1% de la variabilidad de la riqueza de especies. Al norte de los 28,5° S la elevación es la variable que más influyó en la riqueza de aves de presa, seguida por la temperatura. Al sur de los 28,5° S, y en contraste con la parte norte, el modelo selec-

cionado incluyó una variable más: el número de tipos vegetacionales; y consideró la temperatura como la variable que más influyó en la diversidad, seguida por el número de tipos vegetacionales y la elevación en tercer lugar.

$R^2_{aj} = 0.361$	Coefficiente de regresión	EE	t	Pr(> t)
(Intercepto)	19,865	0,126	157,383	< 2e-16
DEM	-0,368	0,150	-2,446	0,015
VEG	0,475	0,143	3,328	0,001
TEMP	0,926	0,170	5,449	<0,0001
PET	-0,307	0,134	-2,287	0,023
AET	0,442	0,131	3,389	0,001

TABLA 3-4a. MODELO DE REGRESION MULTIPLE PASO A PASO PARA LAS AVES RAPACES AL SUR DE 28,5°S. F 5,223 = 26.76; P < 2.2E-16.

$R^2_{aj} = 0.7012$	Coefficiente de regresión	EE	t	Pr(> t)
(Intercepto)	12,2889	0,2068	59,375	< 2e-16
DEM	-4,7778	0,7146	-6,686	2,19e-09
TEMP	-2,3290	0,7370	-3,160	0,002177
PET	-0,9647	0,2652	-3,638	0,000468
AET	0,4008	0,2361	1,698	0,093160

TABLA 3-4b. MODELO DE REGRESION MULTIPLE PASO A PASO PARA LAS AVES RAPACES AL NORTE DE 28,5°S. F 4,86 = 53.8; P < 2.2E-16.

Si analizamos el efecto de las variables ambientales sobre la diversidad de falconiformes (Tabla 3-4a y Tabla 3-4b), podemos notar que los modelos de regresión incluyeron, aproximadamente, las mismas variables con la notable excepción de la elevación, que no fue incluida en el modelo cuando se analizó la zona sur.

Para el orden Falconiformes y al sur de los 28,5° S (Tabla 3-5a), la temperatura fue la variable que más influyó sobre la diversi-

dad de este orden y no la elevación, como ocurrió al norte de los 28,5° S (Tabla 3-5b). Nuevamente, el número de tipos vegetacionales parece tener un papel más importante en el sur del país, mientras que en el norte parece irrelevante y es reemplazada por variables físicas como elevación y temperatura.

$R^2_{aj} = 0.3211$	Coefficiente de regresión	EE	t	Pr(> t)
(intercepto)	14,750	0,102	145,245	< 2e-16
VEG	0,405	0,113	3,574	0,0001
PP	0,225	0,113	1,991	0,048
TMP	0,817	0,114	7,192	5,40E-011
PET	-0,281	0,109	-2,494	0,013
AET	0,366	0,105	3,501	0,001

TABLA 3-5a. MODELO DE REGRESION MULTIPLE PASO A PASO PARA FALCONIFORMES AL SUR DE 28,5° S. F 5,223 = 22.59; P < 2.2E-16.

$R^2_{aj} = 0.767$	Coefficiente de regresión	EE	t	Pr(> t)
(intercepto)	9,087	0,169	53,693	< 2e-16
DEM	-5,116	0,585	-8,748	1,60E-013
TMP	-2,659	0,603	-4,408	2,99E-005
PET	-0,718	0,217	-3,308	0,001
AET	0,363	0,193	1,877	1,877

TABLA 3-5b. MODELO DE REGRESION MULTIPLE PASO A PASO PARA FALCONIFORMES AL NORTE DE 28,5° S. F 4,86 = 74.99; P < 2.2E-16.

Discusión

La distribución actual de riqueza de especies puede ser el reflejo de tres factores y sus interacciones: limitaciones fisiológicas impuestas por el ambiente, interacciones biológicas e historia de diversificación, extinción y colonización de los taxa bajo estudio. Es interesante notar que aunque algunos dan mayor importancia a factores históricos (Fjeldsa 1985, Vuilleumier 1985), los

factores ambientales pueden explicar gran porción de la variabilidad en riqueza de especies. Wright et al. (1993) destacan que esto podría deberse a dos razones: ya sea que los factores históricos sólo pueden explicar una pequeña porción de esta variabilidad, o bien éstos están correlacionados con factores ambientales presentes. Nos inclinamos a pensar en este caso que la segunda razón es más probable. Fjeldsa (1985) y Vuilleumier (1985) destacan que la puna, el valle central de Chile y la patagonia argentina fueron importantes refugios durante los períodos de glaciación en el Pleistoceno, y grandes centros de diversificación durante la formación de la Cordillera de los Andes. El hecho de que en el sur de Chile la cordillera no parece ser una barrera biogeográfica importante contribuiría, entonces, a explicar la diversidad de aves rapaces en este sector. La zona central de Chile podría ser a la vez una zona de encuentro entre dos faunas aisladas durante períodos de glaciación, y una zona climáticamente favorable para la existencia de numerosas especies.

En este trabajo, hemos analizado principalmente el efecto de los factores abióticos. A este respecto, la elevación parece tener un efecto particularmente importante en la distribución de especies dentro de las familias analizadas, especialmente al norte de la latitud 28,5°S. Por lo general, la riqueza de especies disminuye a medida que aumenta la altura. Este patrón puede ser el reflejo del deterioro progresivo de las condiciones ambientales con la altura: dos factores importantes en este sentido son la disminución de la diversidad de especies de presa, principalmente roedores (Marquet 1994), y la severidad climática de las condiciones de alta montaña. Por otro lado, el hecho de que la latitud suele aumentar considerablemente el valor del coeficiente de regresión, indica que hay otros factores importantes que covarían con la latitud que no han sido considerados explícitamente en

nuestro modelo. Tal como lo demuestran los análisis univariados, la riqueza de especies de aves rapaces incrementa en un sentido norte-sur, alcanzando una mayor riqueza en la zona de Chile central. Este patrón de variación latitudinal concuerda con los registrados para otros taxa en Chile, tales como plantas leñosas y plantas vasculares en general (Arroyo et al. 1996) mamíferos y mariposas (Samaniego & Marquet ms). Desafortunadamente, esta es el área dentro de Chile que posee menor representatividad y cobertura total en el Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas del Estado (Armesto et al. 1998), y a la vez, concentra un alto porcentaje de la población del país y, por lo mismo, una intensa actividad antrópica. En este sentido se hace urgente la implementación de programas de monitoreo destinados a identificar aquellas especies cuyas poblaciones se encuentran en declinación y los hábitats que son clave para su persistencia a nivel regional.

Por otra parte, muy poco se sabe de la influencia de procesos bióticos como la competencia en estructurar ensambles de rapaces en Chile. Sin embargo, la evidencia disponible sugiere que, en general, las rapaces son altamente oportunistas (Jaksic et al. 2001, Jaksic et al. 2002), por lo que se espera que su distribución esté altamente influenciada por la disponibilidad de presas en el ambiente. Esto podría dar cuenta de la escasa presencia de rapaces migratorias en el extremo norte de Chile (Figura 3-10b). Es probable que la riqueza de especies de roedores y herpetozoos, recursos alimenticios para las aves rapaces, aumente al sur de los 28,5°S, y la incorporación de esta variable biótica podría incrementar el poder predictivo de estos modelos.

En nuestro análisis, nos limitamos a discutir la información disponible a gran escala, con especial atención a la relación entre variables ambientales y distribución geográfica. Aunque varios estudios en comunida-

des locales sugieren que procesos bióticos, como la competencia por alimento, podrían tener un papel importante en áreas con una oferta fluctuante de recursos (Schlatter et al. 1980, Jaksic et al. 1981, Jaksic & Feinsinger 1991), se requieren más estudios acerca del papel que tienen las interacciones biológicas en los ensambles de rapaces de Chile.

En 1983, Wright propuso la teoría energética para intentar explicar los patrones de diversidad de especies. Argumentando que la energía disponible en el ambiente sería una buena estimación de los recursos disponibles para la subsistencia de organismos, buscó una relación entre productividad y diversidad de especies de angiospermas y aves en diversas islas. Utilizando AET, encontró una relación significativa en la que este estimador de la energía solar, que toma en cuenta factores como precipitación, transpiración y retención de agua por el suelo que afectan su disponibilidad, podía explicar hasta un 70% de la variación observada en la diversidad de aves. Esta hipótesis es ciertamente atractiva, ya que entrega una explicación mecanicista razonable que da cuenta de la diferencia en diversidad biológica en distintas zonas geográficas. Sin embargo, la evidencia en este sentido ha sido ampliamente debatida y contradictoria (Wylie & Currie 1993, O'Brien 1998, Whittaker et al. 2001). Aunque evidencia reciente pareciera indicar que los procesos de diversificación y distribución espacial de especies en el ambiente están íntimamente ligados a la energía disponible, aún existe un debate importante en esta área de la ecología (Damuth 1987, Wylie & Currie 1993, O'Brien 1998, Whittaker et al. 2001). En el caso de las rapaces en Chile, no encontramos evidencia de que AET o PET tengan una influencia importante sobre la diversidad de especies. Sin embargo, es necesario considerar que existe una gran variedad de índices para evaluar disponibilidad de energía (ver

Wright et al. 1993 para una revisión), entre los cuales se encuentran elevación, precipitación, temperatura, o combinaciones de éstas. O'Brien (1993, 1998), por ejemplo, propuso un modelo distinto para poner a prueba la misma hipótesis, esta vez utilizando solamente elevación, precipitación y AET promedio mensual para predecir el número de especies de plantas leñosas en Africa, Sudamérica, China y Estados Unidos. Sus resultados también muestran una relación importante entre la energía disponible y la diversidad de especies, pero la relación para Sudamérica es la más débil. Esta relación entre energía disponible y diversidad puede parecer obvia en plantas, ya que éstas utilizan directamente la energía solar. Creemos que las diferencias que nosotros encontramos con respecto a estos resultados pueden deberse a dos factores importantes: la gran predominancia de la Cordillera de los Andes a lo largo de todo Chile y de Sudamérica, que ha podido actuar como una barrera biogeográfica importante para la dispersión de organismos atenuando el efecto de los factores que actúan con posterioridad; y, por otra parte, a la relación más compleja que las aves rapaces, estando en lo más alto de la cadena trófica, tienen con respecto a la energía disponible. Este punto no es menor, ya que señala que cualquier explicación de patrones de diversidad necesariamente pasa por considerar cuáles son las variables relevantes en determinar la distribución y abundancia de una especie en la naturaleza. Por ser consumidores en el tope de las cadenas tróficas, las aves rapaces debieran ser más sensibles a cambios en la productividad de sus presas, por lo que las correlaciones con medidas como AET y PET debieran ser necesariamente más débiles, ya que son de naturaleza indirecta.

El aislamiento de Chile también se ve reflejado cuando analizamos los modelos nulos propuestos para predecir riqueza de especies: Diniz-Filho et al. (2002) pusieron

a prueba uno de estos modelos en aves rapaces en Sudamérica, y encontraron que el modelo se adaptaba bastante bien a los patrones de biodiversidad en el continente, excepto que tiende a sobreestimar la riqueza en Chile, y subestimar la biodiversidad en otras zonas. Esto es otra indicación de que la cordillera puede ser una barrera biogeográfica importante. Tanto los trabajos de O'Brien (1993, 1998), como el de Diniz-Filho et al. (2002), muestran que Chile se encuentra en una zona de baja diversidad en comparación con el resto de Sudamérica. Por otra parte, no hay especies de rapaces endémicas en Chile (salvo *B. exsul* en discusión) lo que podría ser indicativo que aquellas especies presentes en nuestro país son, en general, aquellas de amplia distribución y capaces de dispersarse a través de barreras geográficas. Lo anterior señala que el entendimiento de los factores que afectan la distribución de las especies de aves rapaces sea sólo parcial, al limitar su análisis a una unidad geopolítica. Si realizáramos este mismo análisis a nivel continental, y con un mayor número de especies, esperaríamos que otros factores, tales como la disponibilidad de energía, pudieran tener un papel más importante que el que observamos dentro de nuestro país.

Por último, es necesario recordar que nuestro análisis de biodiversidad de rapaces en Chile está basado en la información disponible en la literatura. Este tipo de aproximaciones son sensibles a sesgos relacionados con esfuerzos de muestreo no comparables y a la falta de información (Lobo & Martín-Piera 2002). Sin embargo, representan un primer paso tendiente a la identificación de patrones a gran escala y de áreas de interés para la conservación. Esto es especialmente relevante para generar lineamientos para la conservación de especies ya que, aún cuando las necesidades de conservación pueden estar dadas a nivel regional o incluso global, las estrate-

gias de conservación se aplican usualmente a nivel local (van de Koppel 2002). Históricamente, las aves rapaces han sido amenazadas por una gran presión de caza. En Chile, las especies que han sido mayormente afectadas por nuestra legislación de caza son probablemente el peuco (*Parabuteo unicinctus*) y el traro (*Caracara plancus*) (Jaksic & Jiménez 1986). En nuestros días, sin embargo, la gran amenaza que enfrentan las aves rapaces es la reducción de hábitat y cambios en el uso de la tierra (Sorley & Andersen 1994; Bosakowski & Smith 1997; Zalles & Bildstein 2000). En Chile, son pocas las aves que han sido favorecidas por la urbanización y las actividades agrícolas. Jaksic et al. (2001) citan entre ellas al tiuque (*Milvago chimango*), el ave rapaz más común en nuestras ciudades. Sin embargo, poco se sabe de la adaptación de las rapaces y otras aves a ambientes urbanos o agrícolas. Se necesitan estudios que identifiquen cuáles son los factores que afectan a las especies en peligro. Dada la situación actual en Chile, es improbable que el desarrollo y la expansión de actividades humanas se detenga. Por lo tanto, para el diseño y propuesta de medidas efectivas de conservación, es esencial que conozcamos la ecología de las especies en hábitats semi-naturales o urbanos, especialmente considerando que la mayor diversidad de especies se encuentra en áreas geográficas densamente pobladas (Cincotta et al. 2000).

Las especies de consumidores ubicados en el tope de las cadenas tróficas comunitarias son, por lo general, altamente susceptibles a la extinción como resultado de sus reducidos tamaños poblacionales y su dependencia de otras especies como fuentes de recursos. En este sentido, las rapaces no son una excepción y son altamente sensibles a procesos como pérdida de hábitat y fragmentación (Renjifo 1999, Zalles & Bildstein 2000). En este contexto, sorprende la escasa atención que en Chile se le ha

dado a este grupo. En la medida en que conozcamos con mayor detalle los elementos en el paisaje que favorecen a ciertas especies, seremos capaces de predecir de mejor manera las consecuencias de los cambios a gran escala producidos por las actividades humanas, a la vez que podremos proponer medidas de mitigación al respecto. Es de esperar que el presente libro contribuya a sentar las bases que permitan asegurar la persistencia de nuestras especies a la vez que la sustentabilidad de los ecosistemas de los cuales forman parte.

Bibliografía

- ARAYA B & G MILLIE (1998) Guía de campo de las aves de Chile. Editorial Universitaria, Chile. 405 pp.
- ARAYA B, M BERNAL, R SCHLATTER & M SALLABERRY (1995) Lista patrón de las aves chilenas. Tercera edición. Editorial Universitaria, Santiago. 35 pp.
- ARITA HT, JG ROBINSON & KH REDFORD (1990) Rarity in neotropical forest mammals and its ecological correlates. *Conservation Biology* 4: 181-192.
- ARMESTO JJ, R ROZZI, C SMITH-RAMIREZ, MTK ARROYO (1998) Conservation targets in South American temperate forests. *Science* 282: 1281-1282.
- ARROYO M & L CAVIERES (1997) The mediterranean type-climate flora of central Chile - What do we know and how can we assure its protection? *Noticiero de Biología* 5: 48-56.
- ARROYO MK, L CAVIEDES, A PEÑALOSA, M RIVEROS & AM FAGGI (1996) Relaciones fitogeográficas y patrones regionales de riqueza de especies en la flora del bosque lluvioso templado de Sudamérica. En: Armesto JJ, C Villagrán & MK Arroyo (eds) *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 71-99. Editorial Universitaria, Chile. 422 pp.
- BOX EO, BN HOLBEN & V KALB (1989) Accuracy of the AVHRR vegetation index as a predictor of biomass, primary productivity and net CO₂. *Vegetatio* 80: 71-89.
- BROWN JH (1981) Two decades of Homage to Santa Rosalia: toward a general theory of diversity. *American Zoologist* 21: 877-888.
- BROWN JH (1995) *Macroecology*. Chicago University Press, Chicago, EE.UU. 269 pp.
- BROWN JH & MV LOMOLINO (1998) *Biogeography*, 2nd edition Sinauer, Sunderland MA., EE.UU. xii + 691 pp.
- BOSAKOWSKI T & DG SMITH (1997) Distribution and species richness of a forest raptor community in relation to urbanization. *Journal of Raptor Research* 31 (1): 26-33.
- CEBALLOS G & D NAVARRO (1991) Diversity and conservation of Mexican mammals. En: Mares M, D Schmidly (eds) *Latin American mammalogy: history, biodiversity, and conservation*: 167-198. The University of Oklahoma Press, EE.UU. 468 pp.
- CINCOTTA RP, J WISNEWSKI & R ENGELMAN (2000) Human population in the biodiversity hotspots. *Nature* 404: 990-992.
- CLAPPERTON C (1994) The quaternary glaciation of Chile: a review. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 369-383.
- COLWELL RK & DC LEES (2000) The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution* 15(2): 70-76.
- CURRIE D & JV PAQUIN (1987). Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature* 329: 326-328.
- CHAPIN FS, ES ZAVALA, VT EVINER, RL NAYLOR, PM VITOUSEK, HL REYNOLDS, DU HOOPER, S LAVOREL, OE SALA, SE HOBBIIE, MC MACK, S DIAZ (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- DAMUTH J (1987) Interspecific allometry of population density in mammals and other animals: the effect of body mass and population energy use. *Biol. J. Linn. Soc.* 31:193-246.
- DE'ATH G & KE FABRICIUS (2000) Classification and regression trees: A powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology* 81: 3178-3192.
- DINIZ-FILHO JAF, R DE SANT'ANA, C EDUARDO, MC DE SOUZA, T RANGEL (2002) Null models and spatial patterns of species richness in South American birds of prey. *Ecology Letters* 5: 47-55.
- FJELDSA J (1985) Origin, evolution, and status of the avifauna of Andean wetlands.

- Ornithological Monographs 36: 85-112.
- FJELDSA J & N KRABBE (1990) Birds of the high Andes. Zoological Museum, University of Copenhagen and Apollo Books, Svendborg, Denmark. 876 pp.
- GAJARDO R (1994). La vegetación natural de Chile. Clasificación y distribución geográfica. Editorial Universitaria. Santiago, Chile. 165 pp.
- GARCIA JT & BE ARROYO (2001) Effect of abiotic factors on reproduction in the centre and periphery of breeding ranges: a comparative analysis in sympatric harriers. *Ecography* 24 (4): 393-402.
- GASTON KJ (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220-228.
- HUBBELL SP (2001) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. *Monographs in Population Biology* 32. Princeton University Press, Princeton and Oxford. 375 pp.
- HUTCHINSON GE (1959) Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of species. *American Naturalist* 93: 145-159.
- JAKSIC F (1997) *Ecología de los vertebrados de Chile*. Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. 262 pp.
- JAKSIC FM & JE JIMENEZ (1986) The conservation status of raptors in Chile. *Birds of Prey Bulletin* 3: 95-104.
- JAKSIC FM & P FEINSINGER (1991) Bird assemblages in temperate forests of North and South America: a comparison of diversity, dynamics, guild structure and resource use. *Revista Chilena de Historia Natural* 64: 491-510.
- JAKSIC FM, HW GREENE & JL YAÑEZ (1981) The guild structure of a community of predatory vertebrates in Central Chile. *Oecologia* 49: 21-28.
- JAKSIC FM, EF PAVEZ, JE JIMENEZ & JC TORRES-MURA (2001) The conservation status of raptors in the Metropolitan Region, Chile. *Journal of Raptor Research* 35(2): 151-158.
- JAKSIC FM, JA IRIARTE & JE JIMENEZ (2002) The raptors of Torres del Paine National Park, Chile: biodiversity and conservation. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 449-461.
- JOHNSON AW & JD GOODALL (1965) The birds of Chile and adjacent regions of Argentina, Bolivia, and Peru. Vol. I Platt Establecimientos S.A., Buenos Aires, Argentina. 293 pp.
- KERR JT (1999) Weak links: 'Rapoport's rule' and large-scale species richness patterns. *Global Ecology and Biogeography* 8: 47-54.
- KERR J & L PACKER (1999) The environmental basis of North American species richness patterns among *Epicauta* (Coleoptera: Meloidae). *Biodiversity and Conservation* 8: 617-628.
- KOLEFF P & KJ GASTON (2001) Latitudinal gradients in diversity: real patterns and random models. *Ecography* 24: 341-351.
- KORPIMAKI E & CD MARTI (1995) Geographical trends in trophic characteristics of mammal-eating and bird-eating raptors in Europe and North America. *Auk* 112(4): 1004-1023.
- LOBO JM & F MARTIN-PIERA (2002) Searching for a predictive model for species richness of Iberian dung beetle based on spatial and environmental variables. *Conservation Biology* 16: 158-173.
- LOMOLINO MV (2001) Elevational gradients of species-density: historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* 10: 3-13.
- MARQUET PA (1994) Diversity of small mammals in the Pacific coastal desert of Peru and Chile and in the adjacent Andean area: biogeography and community structure. *Australian Journal of Zoology* 42: 528-542.
- McCOY E & E CONNOR (1980) Latitudinal gradients in the species diversity of North American mammals. *Evolution* 34: 193-203.
- MOONEY HA & FS CHAPIN (1994) Future directions of global change research in terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 371-372.
- MYERS N, RA MITTERMEIER, CG MITTERMEIER, GAB DA FONSECA & J KENT (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- O'BRIEN EM (1993) Climatic gradients in woody plant species richness: toward an explanation based on an analysis of Southern Africa's woody flora. *Journal of Biogeography* 20: 181-198.
- O'BRIEN EM (1998) Water-energy dynamics, climate, and prediction of woody plant species richness: an interim general model. *Journal of Biogeography* 25: 379-398.

- O'CONNOR RJ, MT JONES, D WHITE, C HUNSAKER, T LOVELAND, B JONES & E PRESTON (1996) Spatial partitioning of environmental correlates of avian biodiversity in the conterminous United States. *Biodiversity Letters* 3: 97-110.
- OLSEN P & TG MARPLES (1993) Geographic-variation in egg size, clutch size and date of laying of australian raptors (Falconiformes and Strigiformes) *Emu* 93: 167-179.
- PARUELO JM, EG JOBBAGY, OE SALA, WK LAUEROOTH & IC BURKE (1998) Functional and structural convergence of temperate grassland and shrubland ecosystems. *Ecological Applications* 8: 194-206.
- RAHBK C (1997) The relationship among area, elevation, and regional species richness in neotropical birds. *American Naturalist* 149: 875-902.
- RENJIFO LM (1999) Composition changes in a subandean avifauna after long-term forest fragmentation. *Conservation Biology* 13: 1124-1139.
- ROY K, D JABLONSKI, JW VALENTINE, G ROSENBERG (1998) Marine latitudinal diversity gradients: tests of causal hypotheses. *Proc. Natl. Acad. Sci. EE.UU.* 95: 3699-3702.
- SCHLATTER RP, JL YAÑEZ & FM JAKSIC (1980) Food-niche relationships between Chilean Eagles and Red-backed Buzzards in Central Chile. *Auk* 97: 897-898.
- SORLEY CS & DE ANDERSEN (1994) Raptor abundance in south-central Kenya in relation to land-use patterns. *African Journal of Ecology* 32(1): 30-38.
- STOTZ DF, JW FITZPATRICK, TA PARKER III & DK MOSKOVITS (1996) Neotropical birds, ecology and conservation. The University of Chicago Press, Chicago and London. 468 pp.
- THIBAUT JC, O PATRIMONIO & J TORRE (1992) Does the diurnal raptor community of Corsica (western mediterranean) show insular characteristics?. *Journal of Biogeography* 19: 363-373.
- THIOLLAY JM (1996) Distributional patterns of raptors along altitudinal gradients in the northern Andes and effects of forest fragmentation. *Journal of Tropical Ecology* 12: 535-560.
- THIOLLAY JM (1997) Distribution and abundance patterns of bird community and raptor populations in the Andaman archipelago. *Ecography* 20: 67-82.
- THIOLLAY JM (1998) Distribution patterns and insular biogeography of South Asian raptor communities. *Journal of Biogeography* 25(1): 57-72
- VAN DE KOPPEL (2002) The ecology of scale. *Ecological Modelling* 149: 1-4.
- VUILLEMIER F (1985) Forest birds of Patagonia. *Ornithological Monographs* 36: 255-304.
- WHITTAKER RJ (2000) Scale, succession and complexity in island biogeography: are we asking the right questions? *Global Ecology and Biogeography* 9: 75-85.
- WHITTAKER RJ, KJ WILLIS & R FIELD (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28: 453-470.
- WILLIG M & E SANDLIN (1991) Gradients of species density and species turnover in new world bats: A comparison of quadrat and band methodologies. En: Mares M & D Schmidly (eds) *Latin American mammalogy: history, biodiversity, and conservation*: 81-96. The University of Oklahoma Press, Oklahoma, EE.UU. 468 pp.
- WILLIS JC (1922) Age and area: a study in geographical distribution and origin of species. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 259 pp.
- WILSON J (1974) Analytical zoogeography of North American mammals. *Evolution* 28: 124-140.
- WRIGHT DH (1983) Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* 41: 496-506.
- WRIGHT DH, DJ CURRIE & BA MAURER (1993) Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. En: RE Ricklefs & D Schluter (eds) *Species diversity in ecological communities*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- WYLIE JL & DJ CURRIE (1993) Species-energy theory and patterns of species richness: I. Patterns of birds, angiosperms and mammal species richness on islands. *Biological Conservation* 63: 137-144.
- ZALLES JI & KL BILDSTEIN (2000) Raptor watch: a global directory of raptor migration sites. *Birdlife Conservation Series No. 9*. Cambridge UK: Birdlife International; and Kempton PA, EE.UU. 438 pp.