

Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas del Programa de Desarrollo en  
Ciencias Básicas (PEDECIBA), Subárea Ecología y Evolución

# **Evaluación de la contribución del Sistema Nacional de Áreas Protegidas a la Conservación de las poblaciones de mamíferos de Uruguay.**

**Lic. Ramiro Pereira-Garbero**

**Orientadores: Dr. Matías Arim y Dr. Alvaro Soutullo**

Facultad de Ciencias - CURE, Universidad de la República

Montevideo - Maldonado

Uruguay

**2017**



## CONTENIDO

Introducción.....	6
Metapoblaciones y Metacomunidades.....	7
Áreas Protegidas.....	10
Sistema Nacional de Áreas Protegidas.....	12
Objetivo General .....	15
Objetivos específicos.....	15
Métodos.....	16
Redes de Flujo .....	17
Mamíferos Medianos del Uruguay.....	18
Estimación y Análisis de Grafos.....	19
Conectividad y Flujo en el SNAP.....	20
RESULTADOS .....	23
DISCUSIÓN .....	37
Recomendaciones De Manejo.....	43
Bibliografía .....	44
ANEXOS.....	54
Anexo 1- Red de Sitios de Interés para el SNAP.....	54
Anexo 2.- Tablas de distancias euclidianas entre áreas.....	55
Anexo 3.- Gráficos para la obtención de los umbrales de percolación .....	59
Anexo 4.- Mapa con la ubicación de los centroides de las áreas.....	60

## RESUMEN

Para este trabajo se realizó una evaluación del SNAP de Uruguay, desde la perspectiva de la conectividad para el flujo de los mamíferos terrestres medianos. Se determinó, en base a las capacidades de dispersión, cómo perciben estos mamíferos el sistema; se identificó: áreas que realizan un mayor aporte a la conectividad y el flujo de organismos en el sistema; grupos de áreas que puedan aumentar su contribución a la conservación, siendo gestionadas de forma integrada, y grupos de especies que por su percepción del sistema puedan ser objeto de medidas de conservación conjuntas.

La reducción y aislamiento de espacios aptos para que las comunidades puedan desarrollar dinámicas poblacionales y ciclos naturales, se considera un proceso a escala de paisaje pero que está ocurriendo a escala global. La importancia del flujo de individuos por el paisaje en la viabilidad poblacional y comunitaria, hace imprescindible integrar a los planes de conservación, el mantenimiento y la protección de la conectividad entre hábitats, que permita el intercambio y los procesos demográficos asociados. Ya sea acortando las distancias entre parches o disminuyendo la adversidad de la matriz.

Las especies que tengan capacidades de dispersión inferiores a la distancia mínima entre dos áreas, percibirán un sistema fragmentado. Por otro lado, las que puedan dispersar a distancias mayores que la distancia máxima entre parches, serán capaces de transitar por todo el sistema. En el diseño de reservas solo se requiere considerar un conjunto de rangos de dispersión, para dar cuenta de las potenciales percepciones del paisaje por todas las especies del pool.

A partir de la planificación del SNAP al 2020, donde existen 14 áreas y se espera ingresar otras 16 en los próximos años, se establecieron cuatro escenarios de avance del Sistema. En base a los atributos de las redes (Distancia de Percolación, Largo Característico y Centralidad) y la teoría de grafos y metacomunidades, y considerando la

matriz fuera de las áreas como totalmente adversa, se representaron los flujos potenciales de las 33 especies de mamíferos terrestres medianos, y quirópteros, en los cuatro escenarios.

Encontramos que en el escenario actual, la mayoría de las especies perciben el sistema desconectado, aunque en algunas regiones se identificaron grupos de áreas que podrían manejarse en forma conjunta ya que se perciben como conectadas. La distancia de percolación del sistema, incluyendo todas las áreas con posibilidad de ingreso es de 123 km, y en esa situación, sólo 10 especies perciben el sistema como conectado. Entre estos se ubican las especies con mayor amenaza y las probablemente extinguidas en el país. Esto confirma la importancia de aumentar el número de reservas, para facilitar el flujo de individuos, incluso de especies de menor capacidad de dispersión en todo el sistema, así como de tomar acciones que disminuyan la adversidad de la matriz, de forma tal que aseguren la permanencia de poblaciones fuera de las áreas.

Este trabajo permitió identificar: 1) áreas locales que podrían funcionar como conectoras entre distintas áreas protegidas; 2) áreas conectadas a una importante fracción del SNAP; y 3) áreas periféricas que permiten mantener especies subordinadas a nivel del paisaje o con diferentes requerimientos ambientales, para las cuales sus roles serían más afectados por la inclusión de nuevas áreas. De esta forma, se tendrá un panorama de qué rol juega cada área actual o potencial en la conectividad del SNAP y a partir de esto, se podrá generar recomendaciones para su gestión en el contexto más amplio del sistema en el que se integran.

Los resultados indican que, al menos para mamíferos, el flujo de individuos sería sensible a la estrategia de ubicación espacial de las áreas, tanto a nivel de cada área como del SNAP completo. Se identificaron grupos de especies, que podrían percibir de forma similar al SNAP. Desde la perspectiva del flujo de individuos entre áreas, estas especies deberían ser sujetas a estrategias de manejo comunes.

Debido a que el enfoque de prioridades de ingreso al Sistema está basado en representatividad de objetos de conservación y no en la conectividad, en todos los escenarios se desprende que no existe una mejoría sustancial en la capacidad de movimiento de los individuos por el Sistema. Se destaca la importancia de estrategias para la inclusión de varias áreas, que pueden ser pequeñas, pero que reduzcan las distancias de dispersión necesarias para moverse por todo el SNAP. Asimismo, deben generarse programas de protección y conservación de aquellas especies con baja capacidad de movimiento, en las distintas áreas donde éstas se encuentran presentes.

Existen grandes zonas sin ningún tipo de manejo para la conservación, por lo que la conectividad se ve disminuida en esas regiones. Estos gaps de áreas pueden estar dados porque dichos espacios no presentan valores altos para la representatividad de los objetos de conservación del SNAP, o porque la información sobre la biodiversidad en esos sitios es escasa. Se recomienda potenciar la conectividad mediante herramientas externas al SNAP como los planes de uso de suelo del Ministerio de Ganadería o los planes de Ordenamiento Territorial, a través de los cuales se pueden condicionar los tipos de uso de suelo, favoreciendo aquellos usos que se identifiquen como menos hostiles para que la matriz sea menos adversa para las especies nativas.

## INTRODUCCIÓN

A fines del siglo XX, y principalmente en los primeros años del XXI, hemos tomado conciencia de que las actividades humanas han provocado la pérdida de gran cantidad de especies (Ceballos et al., 2015; Dirzo et al., 2014), generando el concepto de lo que ha dado en llamarse la sexta gran extinción. La presente extinción se diferencia, de las cinco anteriores, en que el ser humano sería el principal causante y en que las tasas de pérdida de diversidad superarían a los eventos precedentes (Ceballos, et al., 2010; Lewin, 1997). También se ha comparado el impacto de la acción humana con el de las fuerzas geológicas, por lo que se considera que la revolución industrial es el comienzo de una nueva época geológica denominada Antropoceno (Crutzen, 2002). Las principales causas de pérdida de biodiversidad a nivel global son: pérdida, modificación y fragmentación de hábitats, sobreexplotación de especies silvestres, contaminación, cambio climático, especies exóticas invasoras y factores intrínsecos de las especies (Dirzo & Raven, 2003; Hambler, 2004; Tellería, 2013).

Entre las amenazas mencionadas, la fragmentación y pérdida de hábitat son consideradas las principales fuerzas detrás de la pérdida de especies (Hanski & Ovaskainen, 2003; Ovaskainen et al., 2002; Trakhtenbrot et al., 2005a; Wiens, 2006). La reducción y división (o aislamiento) de espacios aptos para que las comunidades puedan desarrollar dinámicas poblacionales y ciclos naturales, se considera un proceso a escala de paisaje pero que está ocurriendo a escala global (Fahrig, 2003). Esta disminución de parches aptos, y el aumento de distancia entre ellos, aumenta su aislamiento, reduciendo la posibilidad de movimiento entre poblaciones locales (Ewers & Didham, 2006; Ferrari, et al., 2007). El menor flujo entre poblaciones evita el efecto rescate, en donde dinámicas fuente-sumidero favorecen la persistencia de especies en parches menos propicios (Hanski, 1999) y dificultan la recolonización luego de extinciones locales (Haddad et al., 2015; MacArthur & Wilson, 1967). El aumento en las extinciones locales y la menor recolonización disminuyen

la probabilidad de persistencia de las especies a escala regional (Hanski, 1999). En este sentido, algunos de los factores que aceleran los procesos de extinción relacionados a la pérdida, modificación y fragmentación de hábitats son: 1) presencia de una matriz adversa, lo cual produce una disminución en la conectividad, aumento de la fragmentación y el efecto borde (Hanski, 2010; Parks & Harcourt, 2002), 2) tamaños de parches insuficientes para la supervivencia de poblaciones viables (Moilanen & Hanski, 2006; Primack et al., 2001), y 3) poblaciones aisladas y sin mecanismo que aseguren la conectividad (p.ej corredores biológicos) (Newmark, 2008). El reconocimiento del papel central de la movilidad de individuos por el paisaje en la viabilidad poblacional y comunitaria hace imprescindible integrar a los planes de conservación, la protección no sólo de sitios aptos o más prístinos, sino además, mantener y proteger la conectividad entre hábitats, que permita el flujo de las especies y los procesos demográficos asociados (Bartesaghi, 2015; Crooks & Sanjayan, 2006).

## **Metapoblaciones y Metacomunidades**

La distribución de las especies se da naturalmente en parches o poblaciones locales. Dependiendo de la especificidad de requerimientos de cada especie, estos parches podrán ser más o menos aptos, permitiendo que las poblaciones locales se mantengan por procesos endógenos (la natalidad puede superar a la mortalidad), o depender de la dispersión de individuos hacia el parche (la inmigración compensa mayores mortalidades que natalidades en la población local), determinando dinámicas fuente-sumidero (Hanski, 1999). Dependiendo también del tamaño del parche, los individuos podrán permanecer en él o deberán dispersar a otros parches que les permitan cubrir sus necesidades (Arim et al., 2010; Arim et al., 2016). Esta población de poblaciones, o conjunto de poblaciones locales conectadas por dispersión y colonización, se conoce como metapoblación (Hanski & Gilpin, 1991). De la misma manera, cuando las interacciones entre especies ocurren en una red de comunidades locales, nos referimos a varias especies que cohabitan en un mismo set de parches, estas forman una metacomunidad (Leibold et al., 2004). Las teorías de

metapoblaciones y metacomunidad, conectan teorías de ecología de poblaciones y comunidades con las de biogeografía de islas, ecología del paisaje, biodiversidad local y regional, considerando la inmigración como un determinante de la estructura de las comunidades (Borthagaray et al., 2015).

Los procesos de extinción y colonización locales son eventos naturales, asociados a la capacidad de dispersión de los organismos y sus requerimientos (Crooks & Sanjayan, 2006) que han dado forma a los patrones de biodiversidad en el planeta (Brown & Sax, 2004). Si los procesos de colonización se ven interrumpidos y las escalas temporales no permiten la generación endógena de especies, sólo existe la posibilidad de perder biodiversidad (Burkey & Reed, 2006). Por lo tanto, asegurar la posibilidad de recolonización en extinciones locales, es fundamental para que las metapoblaciones puedan sobrevivir (Leibold et al., 2004). En este sentido, la estructura espacial de flujo de individuos entre poblaciones locales afecta tanto o más que las condiciones bióticas y abióticas locales (Borthagaray et al., 2015; Hanski, 1998). Este flujo depende de la interacción entre conectividad entre parches, las capacidades de dispersión de la especie y de cambios temporales en la estructura del paisaje y disturbios (Borthagaray et al., 2014; Borthagaray et al., 2015; Keitt et al., 1997; Urban & Keitt, 2001). El flujo está así determinado por las relaciones espaciales entre parches y la matriz entre ellos, influyendo en la dispersión o permanencia de las especies (Fahrig & Merriam, 1994).

Algunas especies, por sus características intrínsecas, se encuentran naturalmente en poblaciones pequeñas, generalmente separadas de otras, pero con cierto flujo de individuos que les permiten mantener su viabilidad. Específicamente, los organismos endotermos de gran tamaño corporal (Damuth, 1981, 1991; Nee et al., 1991; Van Valkenburgh et al., 2004) son particularmente vulnerables a este flujo de individuos, siendo las especies que más dependerían de la conexión entre poblaciones locales para ser viables en el paisaje (Arim et al., 2016; Segura et al., 2016). Para estas especies, garantizar la conectividad entre

parches será fundamental para mantener las dinámicas metapoblacionales (Ferrer & Negro, 2004).

La conservación de especies y comunidades a largo plazo depende de mantener el flujo de individuos entre sistemas locales, ya sea acortando las distancias entre parches (si estas son mayores a las capacidades de dispersión de las especies) o disminuyendo la adversidad de la matriz, de forma que esta no sea inhabitable (Trakhtenbrot et al., 2005b; Wiens, 2006). El reconocimiento de esta necesidad demanda la integración del flujo de individuos al momento de diseñar sistemas de áreas protegidas, y al gestionar el territorio en base a usos, a nivel local y regional, teniendo en cuenta la capacidad del paisaje para soportar poblaciones a largo plazo (Carroll et al., 2004). Una de las complejidades para la incorporación del flujo de individuos entre áreas protegidas es el creciente reconocimiento de la existencia de amplias diferencias en la percepción de un mismo paisaje por las especies de un mismo sistema. Las especies perciben y reaccionan de distinta forma a los distintos paisajes, esto está determinado por sus atributos, como su escala espacial de forrajeo (Ritchie, 2010), distancia de dispersión (Borthagaray et al., 2014) y posición trófica (Arim et al., 2011, 2010; McCann et al., 2005). En términos generales estos atributos varían sistemáticamente con el tamaño corporal (Woodward et al., 2005). Esto implica que la conectividad en un paisaje es especie-dependiente (Borthagaray, Barreneche, et al., 2014; Borthagaray, Berazategui, et al., 2015; Urban & Keitt, 2001). Lo que generaría que el mismo paisaje sea percibido como conectado por unas especies, y para otras como parches aislados (Urban & Keitt, 2001). De esta forma cuando se planifican corredores u otras estrategias de conexión entre parches, éstos pueden ser funcionales a unas especies, pero no para otras, por lo que deben ser pensadas en el mismo contexto de conservación, al momento de crear sistemas de Áreas Protegidas (Borthagaray et al., 2014; Urban & Keitt, 2001).

Ésta imagen, aparentemente compleja, se simplifica notablemente debido a la existencia de transiciones abruptas en la percepción del paisaje (Borthagaray et al., 2014;

Urban & Keitt, 2001). Consideremos un conjunto de potenciales áreas protegidas y un pool de especies (e.g. mamíferos) con un amplio gradiente en las capacidades de movimiento entre áreas. Existirá una distancia mínima entre un par de áreas. Todas las especies que tengan capacidades de dispersión inferiores a esta distancia percibirán un sistema fragmentado, no importa si se pueden mover más o menos. Por otro lado, las especies que puedan dispersar a distancias mayores que la distancia máxima entre parches serán capaces de transitar por todo el sistema. Nuevamente, no importa si se mueven justo esta distancia máxima o mucho más, siempre son capaces de moverse por todo el sistema. Lo fascinante es que el rango de dispersión que abarca la distancia mínima y máxima entre parches, y las percepciones extremas mencionadas, es típicamente chico en relación al rango de dispersión de las especies. Esto implica que dado un pool de especies la gama de percepciones del paisaje no es tan amplia como podría pre suponerse (Urban & Keitt, 2001). No obstante, subyacente a esta transición abrupta, existe una transición comparativamente más gradual en el grado de fragmentación de los movimientos de individuos entre parches (ver Borthagaray, Barreneche, et al., 2014). Específicamente, el grado de modularidad de la red de áreas protegidas, es decir la tendencia a que las dispersiones se concentren en subconjuntos de reservas, cambia más gradualmente que la capacidad de llegar a todo el sistema, la cual presenta la transición abrupta que mencionáramos (Borthagaray, Berazategui, et al., 2015). Lo importante, es que en el diseño de reservas solo se requiere considerar un conjunto reducido de capacidades de dispersión para dar cuenta de las potenciales percepciones del paisaje por todas las especies del pool. Éstos son escenarios con percepción más fragmentada, algunos escenarios en la región de cambio en la percepción, desde un sistema fragmentado a conectado y condiciones de alta movilidad con percepciones continuas del paisaje.

## Áreas Protegidas

Aunque sabemos que no es la única, ni suficiente, las áreas protegidas son consideradas como la principal estrategia in situ para combatir la pérdida de biodiversidad

(Chape et al., 2005; Gaston et al., 2008; Lopukhine et al., 2012; PNUMA, 2012). De forma que las Naciones Unidas, a través de la Convención en Diversidad Biológica (CBD) plantea la necesidad, a nivel mundial, de generar y manejar de forma efectiva sistemas de áreas protegidas (Naughton-Treves et al., 2005; SCDB, 2004), ya que colaboran a preservar la continuidad de los servicios y funciones ecosistémicas que producen y sostienen (Balmford, 2002; Balvanera & Cotler, 2007; Bezaury Creel, 2009; Corbera et al., 2007; Hein, 2011). Según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN), las áreas protegidas son “un espacio geográfico claramente definido, reconocido, dedicado y manejado, a través de medios legales u otros medios efectivos, para lograr la conservación en el largo plazo de la naturaleza con sus servicios ambientales y valores culturales asociados” (Dudley, 2008).

Las áreas protegidas son muy semejantes a archipiélagos de islas (Carroll et al., 2004), por lo que podemos relacionarlas con la teoría de Biogeografía de islas (MacArthur & Wilson, 1967) y metacomunidades (Leibold et al., 2004). Éstas áreas funcionan como parches aislados en una matriz humanizada, donde los procesos poblacionales dependen principalmente de la capacidad de dispersión, implicando variaciones en la posibilidad de extinción y recolonización, así como de la estocasticidad demográfica de las especies (Burkey & Reed, 2006). Uno de los mayores problemas relacionados a las áreas protegidas, es que fuera de ellas, las presiones de explotación aumentan significativamente, lo que produce un aumento en el aislamiento entre áreas (Naughton-Treves et al., 2005). En este contexto, la COP7 (SCDB, 2004), en Kuala Lumpur acuerda establecer y mantener "sistemas integrados, efectivamente gestionados y ecológicamente representativos de áreas protegidas" considerando esta estrategia como la mejor forma de reducir la tasa de pérdida de biodiversidad global. Desde estas perspectivas, para que las áreas protegidas sean realmente efectivas, debe tenerse en cuenta la interacción entre ellas, su conectividad, aislamiento, capacidad de atravesar la matriz y la representación de ambientes y especies (Granado-Sánchez et al., 1999). Éste es uno de los principales desafíos que deben

enfrentar los sistemas de áreas protegidas para lograr su objetivo de conservar la biodiversidad que albergan.

## Sistema Nacional de Áreas Protegidas

En el año 2000, a través de la Ley 17.234, se crea en Uruguay el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP), que declara *“de interés general la creación y gestión de un Sistema Nacional de Áreas Naturales Protegidas, como instrumento de aplicación de las políticas y planes nacionales de protección ambiental”*. El cual se reglamentó en 2005 (Decreto 52/005), donde se remarca que el primer objetivo de dicho sistema es *“Proteger la diversidad biológica y los ecosistemas, que comprenden la conservación y preservación del material genético y las especies, priorizando la conservación de las poblaciones de flora y fauna autóctonas en peligro o amenazadas de extinción”* (Ley 17.234). Asimismo se identifican las categorías de manejo incluidas en el sistema, los objetivos de cada una, se especifican la figura de los administradores así como del Guardaparque y las Comisiones Asesoras, y se detalla el significado de zonas adyacentes entre otros.

Aunque el Ministerio del Ambiente (MVOTMA) es quien tiene las potestades de regular el sistema, la tenencia y gestión de las áreas incluidas en él, puede ser pública o privada. Esto implica ciertas limitaciones a la hora de gestionar, ya que en los planes de gestión se debe restringir las capacidades de uso y actividades. En el año 2014 se aprobó por parte del Fondo Mundial para el Ambiente (GEF, por sus siglas en inglés), el proyecto SNAP y Paisaje (Proyecto URU/13/G35 Fortalecimiento de la efectividad del SNAP incluyendo enfoque de paisaje en la Gestión), dicho proyecto se está llevando a cabo en la actualidad y tiene por objetivo adaptar la gestión del SNAP aplicando el enfoque paisaje a las zonas circundantes a las áreas protegidas meta. Esto brinda una buena oportunidad al país como experiencias demostrativas de aplicación del enfoque, priorizando la conectividad entre áreas y facilitando el uso de medidas que ayuden a mantener una matriz menos adversa a las especies prioritarias. A pesar de que el espíritu de creación y diseño del

Sistema y documentos subsiguientes (Soutullo, 2008; Soutullo et al., 2010; Soutullo & Bartesaghi, 2009; Suarez-Pirez & Soutullo, 2015) se enfoca en la representatividad de objetos de conservación de la biodiversidad, se incluyen conceptos de conectividad e inclusión de zonas adyacentes, y manejo integrado fuera de las áreas. En la práctica estos últimos se han visto poco aplicados debido a las dificultades legales o logísticas para limitar acciones no compatibles con los mismos objetivos.

Los mamíferos son un grupo muy heterogéneo, que abarca diferentes grupos funcionales y con una gran influencia en los ecosistemas (Sinclair, 2003). Han logrado adaptarse a todos los ambientes desde los polos al ecuador y desde las profundidades marinas hasta los cielos. Si bien es un grupo bastante bien relevado a nivel global, con 5487 especies conocidas al 2008 (Schipper et al., 2008), se espera que para el año 2050 se describan unas 2000 especies más (Reeder et al., 2007). En Uruguay existen aproximadamente 126 especies de mamíferos nativos y cinco exóticas con poblaciones silvestres (Gonzalez & Martinez, 2010). De ellas, 60 tienen algún grado de amenaza a nivel internacional, y 48 son de importancia para el SNAP, de las cuales 36 son prioritarias para la conservación y 12 especies que son consideradas de interés para uso sustentable (Soutullo et al., 2013).

Esta tesis se enfoca en el análisis del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) del Uruguay desde la perspectiva del flujo de individuos a nivel del sistema, intentando complementar abordajes previos en base a condiciones locales. Específicamente, se considera la conectividad potencial entre poblaciones de mamíferos medianos. Este es un grupo biológico bien conocido y particularmente demandante de un sistema de reservas, más que un conjunto de áreas locales desconectadas. Este grupo fue seleccionado considerando su importancia en el funcionamiento de los ecosistemas y su capacidad de representar los requerimientos de otros grupos biológicos. Es bien sabido que la probabilidad de extinción está directamente relacionada con el tamaño corporal (Arim et al., 2016; Davidson et al., 2009; Forero-Medina et al., 2009; Pereira-Garbero et al., 2013;

Segura et al., 2016), la estrategia energética (endo o ectotermo) y demanda total (Burness et al., 2001), así como por la capacidad de movimiento por el paisaje (Hanski, 1999). Los mamíferos son un grupo con gran demanda energética, baja capacidad de movimiento y gran área de acción (Burness et al., 2001) en comparación con otros grupos animales. La biota de mamíferos del Uruguay, por su parte, es de los grupos más estudiados a nivel local pero sobre todo a nivel continental, al menos en sus características biológicas básicas, como grupo trófico, tamaño y distribución. De esta forma, un sistema que provea condiciones para la viabilidad de los mamíferos también podría estar favoreciendo la viabilidad de otros grupos biológicos con menores demandas energéticas (ectotermos) o mayores capacidades de dispersión (aves). Asimismo, más allá del foco en mamíferos, los análisis que se presentan tienen validez general y son factibles de ser interpretados a la luz de todos los grupos biológicos para los cuales el SNAP podría afectar su viabilidad a largo plazo.

## **OBJETIVO GENERAL**

Evaluar el Sistema Nacional de Áreas Protegidas del Uruguay desde la perspectiva de la conectividad para el flujo de mamíferos.

### **Objetivos específicos**

1- Evaluar el grado de conectividad con el que perciben la red de áreas del SNAP las especies de mamíferos presentes en Uruguay con diferentes capacidades de dispersión.

2- Identificar la importancia relativa de las áreas protegidas, existentes o potenciales del SNAP, para la conectividad y flujo de organismos en el Sistema.

3- Identificar grupos de áreas que deberían gestionarse de forma coordinada para aumentar su contribución a la conservación del grupo.

4- Identificar grupos de especies que perciben la red de APs con similares niveles de fragmentación, y podrían ser objeto de acciones de conservación conjuntas.

## MÉTODOS

Al 2017 el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) del Uruguay consta de 14 áreas protegidas y 16 sitios con potencial de ser ingresados en los próximos años. Las 14 áreas protegidas del SNAP tienen seis posibles categorías de manejo y abarcan diversas extensiones espaciales (Figura 1). Existe además, como parte de la planificación del crecimiento del SNAP, una priorización de sitios de importancia para la conservación a integrar al Sistema en el futuro próximo con zonas aún no definidas geográficamente presentadas en el Anexo 1. Esta priorización se realizó identificando vacíos en la representación de elementos de conservación prioritarios para el SNAP, analizando índices de naturalidad, factibilidad y vulnerabilidad (Soutullo & Bartesaghi, 2009; Soutullo, et al., 2014; Suarez-Pirez & Soutullo, 2015). En este sentido, la presente tesis analizó los cambios en la conectividad del sistema frente al ingreso de las potenciales nuevas áreas a la red de sitios protegidos. Para esto se consideraron cuatro escenarios de trabajo en función de las etapas de expansión del sistema, según la categoría de priorización de ingreso de áreas, establecida en el Plan Estratégico 2015-2020 del SNAP (MVOTMA, 2015, Tabla 1): Escenario 1) áreas ya ingresadas (14 áreas); Escenario 2) agregando las áreas que se proponen ingresar en el período 2015-2020 (4 áreas); Escenario 3) agregando al 2, las áreas que se consideran de prioridad por sus valores pero debe evaluarse la factibilidad de ingreso al SNAP (4 áreas); Escenario 4) agregando al 3, las áreas que tienen potencial de ingreso pero no existe suficiente información técnica (8 áreas). El plan incluye además una quinta categoría de área, que son sitios que no son prioritarios de ingreso al sistema pero que se considera pueden ser un aporte al mismo si se desarrollan actividades de conservación alternativas. El área propuesta Isla de Flores, evaluada como de prioridad de ingreso al 2020, no fue tomada en cuenta por ser insular y estar trabajando con mamíferos terrestres. Luego de presentado el Plan, las propuestas de áreas Humedales de Santa Lucía y Esteros y Algarrobales del Río Uruguay ingresaron al Sistema, por lo que se incluyeron en la categoría 1.



coordenadas UTM (Tabla 1). En el caso de sitios propuestos (categorías 2 a 4), ubicados en cartas del SGM contiguas, se calculó el centroide de dichas cartas como una sola área.

Para identificar la forma en que los mamíferos perciben el sistema dependiendo de su capacidad de dispersión, se consideró el caso extremo en el que la matriz productiva del territorio es totalmente adversa para mantener poblaciones de mamíferos, los que solamente podrían transitar por ella para dispersar entre las áreas protegidas. Para esto se definieron cuatro grupos de especies en función de su capacidad de dispersión. Para cada grupo, representado por su capacidad de dispersión, se estimó la potencial red de flujo entre áreas protegidas. Esto se repitió para cada uno de los escenarios de expansión del SNAP hacia el 2020. Para cada una de estas redes se evaluó el grado de conectividad del sistema y la importancia de cada área protegida (AP) para la conectividad y flujo de todo el Sistema.

Se generaron matrices de distancias entre estas áreas, considerando los potenciales sitios protegidos en los cuatro escenarios de expansión del SNAP (Anexo 2). Se registró la distancia mínima y máxima entre parches, las cuales reflejan los extremos de capacidad de dispersión necesarios para conectar al menos dos áreas o todas las áreas respectivamente. Las especies que se mueven menos que la distancia mínima solo experimentan áreas protegidas locales y para las que se pueden mover más que la distancia máxima entre áreas todo el SNAP es accesible desde cualquier área. Lo interesante es qué ocurre en el medio, cuando la especie puede moverse entre algunos parches determinando una red de flujo potencial con determinada estructura.

## **Mamíferos Medianos del Uruguay**

Se trabajó con los mamíferos terrestres nativos con un peso mayor a 1kg, y con los quirópteros. Estos grupos tendrían áreas de acción y capacidades de desplazamiento dentro del rango de las distancias mínimas y máximas entre áreas protegidas siendo vulnerables a los patrones de flujo potencial dentro del SNAP. Se elaboró una tabla de atributos de los mamíferos con las siguientes características: estado de conservación mundial y local,

tamaño, peso corporal, tipo de ambiente preferido, grupo trófico, historia de vida, distribución, hábitos, home range (HR) y patrones de desplazamiento o dispersión cuando estuvieran disponibles. En la mayoría de los casos, la bibliografía al respecto con información para Uruguay es escasa o nula, por lo que se utilizaron datos correspondientes a otros países. Bowman et al. (2002) encontraron que el HR está más relacionado con la capacidad de dispersión, que el tamaño corporal. Por esta razón, se tomó como proxy de la capacidad de dispersión de cada especie, la relación de la raíz cuadrada del área del HR multiplicado por un factor de 40 (Bowman, Jaeger, & Fahrig, 2002). De las 57 especies potenciales que cumplen con la condición de terrestres y con un peso mayor a 1kg, o quirópteros, se encontraron datos disponibles de HR, o desplazamiento, para 33 de ellas, lográndose una estimación de las tendencias en el conjunto de las especies (Tabla 2). De estas especies, el 47% de las que se cuenta con información (n=15), son consideradas como prioritarias para el SNAP, y seis están consideradas extintas (o posiblemente extintas) en nuestro país.

## **Estimación y Análisis de Grafos**

Los grafos proveen una poderosa herramienta para la visualización y análisis de sistemas naturales (Barabási, 2002). En el contexto del SNAP cada área protegida es representada por un nodo y el potencial flujo de individuos entre áreas como una conexión entre nodos (Urban & Keitt, 2001). Estos grafos han sido ampliamente utilizados para el análisis de metapoblaciones (Bunn et al., 2000) y metacomunidades (Borthagaray et al., 2012; Borthagaray, Barreneche, et al., 2014; Borthagaray, Berazategui, et al., 2015; Borthagaray, Pinelli, et al., 2015). La teoría de grafos se enfoca en representar principalmente el flujo o la conectividad, presentando la ventaja de no precisar datos poblacionales de largo plazo (Bunn et al., 2000). La biología de las especies es la que determinará las regiones del paisaje que son nodos y cuales están conectados por flujo de individuos. Para las áreas del SNAP, enfocados en los mamíferos de tamaño intermedio, consideraremos que todas las áreas protegidas son potencialmente utilizadas como sitio, al

menos de parada. Esto no implica asumir que todos los sitios son igualmente adecuados para sustentar una población viable o que incluso puedan hacerlo (Keitt et al., 1997). Las conexiones entre áreas protegidas estarán determinadas por la distancia de dispersión de las especies.

En base a la ubicación espacial de los centroides (Anexo 4) de cada área protegida se elaboró una matriz de distancias euclidianas entre APs. Se consideraron cuatro matrices de distancia incluyendo 14, 18, 22 y 30 áreas considerando los cuatro escenarios previamente mencionados (Anexo 2). Se tomaron los percentiles 25, 50, 75, 100 de las distancias máximas de dispersión, previamente estimadas para los mamíferos, correspondientes a 42, 64, 109 y 461 kilómetros respectivamente (ver Tabla 2). Cada una de estas distancias se utilizó como una distancia de unión entre parches para la construcción de las redes de flujo para el SNAP asociadas a las distintas capacidades de dispersión de los mamíferos. Estos grafos se construyen conectando todas las áreas más próximas que la distancia de unión considerada. Todos los análisis se realizaron con los paquetes: “Vegan” para estudios de Ecología de comunidades (Oksanen et al., 2016), “SNA” para análisis de redes sociales (Butts, 2016) y “Maps” para el mapeo gráfico de los análisis (Brownrigg, 2016), en el lenguaje de programación R (R Development Core Team, 2011).

## **Conectividad y Flujo en el SNAP**

### **Percolación**

La distancia de percolación se define como la distancia mínima que debe poder superar un organismo para moverse a través de toda la red de áreas protegidas (Keitt et al., 1997; Urban et al., 2009). Las especies que pueden desplazarse más que este valor perciben el sistema como conectado y lo opuesto ocurre para las especies con menores capacidades de dispersión (Taylor et al., 2006). Consecuentemente, al estimar el punto de percolación de distintos sistemas de reservas es posible visualizar cuánto están afectando las estrategias de diseño al potencial acceso a todo el sistema de las distintas especies.

Asimismo, al relacionar el valor de distancia de percolación observado con las capacidades de dispersión de las especies, es posible identificar los grupos de organismos que serían más vulnerables a los cambios en la red del SNAP.

### **Largo Característico**

El Largo Característico (LC, Characteristic Path Length), es un atributo de la red que mide el número promedio de pasajes entre áreas protegidas que una especie debe transitar para moverse entre un par de áreas por el camino más corto (Urban et al., 2009). Si el LC es corto, todos los parches tienden a ser fácilmente accesibles. Esto puede promover la persistencia de especies por el alto flujo entre parches, pero también reducirla si tiende a homogeneizar la diversidad de las distintas áreas o aumentar la incidencia de competidores dominantes o depredadores (Borthagaray, Pinelli, et al., 2015). Si al perder un parche (o ganarlo) el LC aumenta, esto indica que el sistema se volvió más largo de transitar (Minor & Urban, 2008).

### **Centralidad**

Una de las propiedades más importantes de los nodos de un grafo es qué tan conectados están en relación a toda la red, o que tan fácil es llegar a ellos desde cualquier otro nodo (Barabási, 2002; Watts & Strogatz, 1998). Esta propiedad hace referencia al concepto de “centralidad” de los nodos (Urban et al., 2009). Se han propuesto varias métricas de centralidad, las cuales son complementarias en relación a las propiedades de centralidad que representan. En términos generales, a mayores valores de centralidad, menor aislamiento tendrá la comunidad (Economo & Keitt, 2010). En esta tesis se trabajó con tres índices complementarios, grado, cercanía e intermediación. El grado (“Degree Centrality”) es una medida de la centralidad local, la cual representa el número de conexiones directas de un AP con otras áreas. La Cercanía (“Closeness Centrality”) como contraparte, es una medida de la centralidad global, y se estima como el valor inverso del promedio de las distancias por la vía más cortas entre el parche de referencia y todos los otros parches. Finalmente, la Intermediación (“Betweenness Centrality”), refleja la

importancia de cada área para la conexión entre todos los otros pares de áreas del sistema. La intermediación se estima como el número de pares de áreas que precisan atravesar el área de referencia para poder llegar de una a otra por la vía más corta. Esta métrica refleja la importancia de cada área en la conectividad del SNAP de forma indirecta (Borthagaray, Pinelli, et al., 2015).

## RESULTADOS

Las Tablas 1 y 2 presentan las características de las áreas protegidas y las especies analizadas. Las especies de mamíferos fueron agrupadas en cuatro categorías, en función de la distancia máxima de dispersión (Tabla 2). De las 33 especies con información de atributos, el 75,5% (n=25) presentan algún tipo de interés, ya sea por tener algún grado de amenaza o por ser potenciales para el desarrollo turístico o el uso sustentable. Además, el 48,5% (n=15) son de prioridad para la conservación en el SNAP, una se encontró hace poco tiempo en el país (Yaguarundí) (Grattarola et al., 2016), por lo que no ha sido evaluada, y 6 se consideran extintas (Jaguar, Oso hormiguero gigante, Lobo grande de río, Ciervo de los Pantanos y Pecarí de collar) o posiblemente extintas (Ocelote). A los efectos de este trabajo, se tomará al Yaguarundí en la misma condición que la mayoría de los felinos pequeños del país (Prioritaria para el SNAP).

El primer resultado a destacar es que para el escenario actual, con 14 áreas, las especies con capacidad de dispersión ubicadas en el cuartil 1, perciben el Sistema como desconectado, donde en el mejor de los casos, sólo algunos pares de áreas muy próximas alcanzan a estar conectadas. Las del cuartil 2, pueden percibir las áreas del Departamento de Rocha ya como un sólo parche. Mientras que para el litoral, recién para las especies en el cuartil 3 aparecen varias áreas conectadas que incluyen desde Humedales del Santa Lucía hasta Queguay. Por el Este, a las áreas de Rocha se conecta también Quebrada de los Cuervos. Las especies del 4<sup>o</sup> cuartil, superan el umbral de percolación, por lo que perciben todo el sistema conectado. A nivel de especies prioritarias, en los primeros tres cuartiles, las áreas que pueden ser percibidas como conectadas, no cuentan entre ellas con la presencia de las especies prioritarias. Las del cuarto grupo, que incluye 9 especies prioritarias, una de ellas no habita las áreas incluidas en este escenario.

Tabla 1.- Áreas Protegidas ingresadas y propuestas, adaptado de MVOTMA 2015, se incluye un nombre abreviado (ID), las cartas SGM que las incluyen, el nombre del área, la categoría en la propuesta 2020 (CAT), las coordenadas UTM del centroide (X, Y) y la superficie en hectáreas para aquellas con las que se cuenta con información.

Nº	ID	CARTA	AREA	CAT	X	Y	SUP (has)
1	PNCP	C26, C27	Cabo Polonio		1798549	6188570	24367
2	PPCV	B24	Cerro Verde		1825875	6237950	8729
3	PNEF	P17, P18	Esteros de Farrapos e Islas del Río Uruguay		1395612	6374950	5881
4	AMEA	P18	Esteros y Algarrobales del Río Uruguay		1402757	6359730	1550
5	MNGP	M20	Grutas del Palacio		1486596	6317540	15
6	HSLU	L27, K27, K28, K29	Humedales del Santa Lucía		1550958	6159340	86517
7	PPLR	D27, D28	Laguna de Rocha		1749215	6163280	35691
8	AMLG	E28, E29	Laguna Garzón		1731437	6148000	36928
9	PPCH	L22	Localidad Rupestre Chamangá		1538823	6287100	12198
10	RMMQN	N14, O14	Montes del Queguay		1455155	6440990	19968
11	PPQC	E18, E19	Quebrada de los Cuervos		1737834	6352930	4458
12	AMRF	N3	Rincón de Franquía		1441029	6657800	1172
13	PNSM	B23	San Miguel		1818657	6264820	1537
14	PPVL	J8, J9	Valle del Lunarejo		1601782	6552540	28943
15	IF		Isla de Flores		2597708	6133380	5749
16	RFLC	C26, C27, D27	Laguna de Castillos		2785165	6197760	
17	LN	B24, B25, C24, C25	Laguna Negra		2808444	6231600	
18	LC	J9, J10	Laureles-Cañas		2596316	6533700	64420
19	PC	C14, C15	Paso Centurión		2802670	6429290	
20	AR	G26	Arequita		3660144	6205030	
21	CN	H8	Cuchilla negra		3631102	6564618	
22	SA	G29	Sierra de Animas/Cerro burro		3659302	6143485	
23	VS	P20, P21, R21	Villa Soriano		3387264	6313276	
24	AC	D13	Aceguá		4761998	6463180	
25	CHI	H19	Chileno		4628648	6343825	
26	CLA	H15	Clara		4629562	6424654	
27	329	G16	Paraje 329		4662326	6403863	
28	MAL	M25	Mal abrigo		4496169	6225398	
29	NQ	O5	Ñaquiñá		4434700	6626698	
30	RC	M10	Rincón las cañas		4499577	6526059	
31	RY	J21	Río Yí		4595199	6304216	

Tabla 2.- Listado de los mamíferos con los que se trabajó, incluyendo nombre científico, nombre común, indicación si son prioritarias para el SNAP (o no evaluada NE), si son actuales o extintas en el país y su capacidad de desplazamiento. Se indican los agrupamientos en función de los cuartiles de desplazamiento (Cuartil 1,0 a 25% en verde de 0 a 42, en amarillo el cuartil 2, de 26 a 50% de 42 a 64, en naranja el cuartil 3, de 51 a 75% de 64 a 109 y en rojo el cuartil 4 de 76 a 100% de 109 a 461 km).

Nombre científico	Nombre común	Interés SNAP	Actual	Desplaz
<i>Myotis nigricans</i>	murciélago oscuro	SI	SI	460,84
<i>Panthera onca</i>	jaguar	SI	EX	438,77
<i>Ozotoceros bezoarticus</i>	venado de campo	SI	SI	303,30
<i>Puma concolor</i>	Puma	SI	SI	272,03
<i>Puma yagouaroundi</i>	jaguarundi	NE	SI	256,57
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	aguaraguazú	SI	SI	249,66
<i>Leopardus braccatus</i>	gato pajero	SI	SI	183,77
<i>Desmodus rotundus</i>	vampiro		SI	177,25
<i>Platyrrhinus lineatus</i>	murciélago línea blanca	SI	SI	177,25
<i>Leopardus pardalis</i>	ocelote	SI	EX	150,37
<i>Leopardus wiedii</i>	margay	SI	SI	109,44
<i>Myrmecophaga trydactyla</i>	oso hormiguero gigante	SI	EX	108,99
<i>Cerdocyon thous</i>	zorro perro	SI	SI	103,18
<i>Leopardus geoffroyi</i>	gato montés	SI	SI	102,05
<i>Pteronura brasiliensis</i>	lobo grande de río	SI	EX	101,85
<i>Nasua nasua</i>	Coatí	SI	SI	92,39
<i>Lontra longicaudis</i>	lobito de río	SI	SI	88,28
<i>Euphractus sexcinctus</i>	peludo		SI	64,04
<i>Sturnira lilium</i>	falso vampiro flor de lis	SI	SI	62,63
<i>Pecari tajacu</i>	pecarí de collar	SI	EX	62,60
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	zorro gris	SI	SI	61,15
<i>Blastocerus dichotomus</i>	ciervo de los pantanos	SI	EX	54,77
<i>Conepatus chinga</i>	zorrillo		SI	43,57
<i>Galictis cuja</i>	hurón		SI	43,53
<i>Tamandua tetradactyla</i>	tamandua	SI	SI	43,20
<i>Mazama gouazoubira</i>	guazubirá		SI	40,61
<i>Didelphis albiventris</i>	comadreja mora		SI	40,25
<i>Procyon cancrivorus</i>	mano pelada		SI	38,65
<i>Myocastor coypus</i>	nutria	SI	SI	20,78
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	carpincho	SI	SI	17,23
<i>Dasyus novemcinctus</i>	tatú	SI	SI	11,77
<i>Coendou spinosus</i>	coendú	SI	SI	7,58
<i>Cuniculus paca</i>	paca	SI	SI	6,16

En las Figuras 2 a 5 se presentan los grafos obtenidos para los cuatro escenarios propuestos del SNAP, para las cuatro capacidades de movimiento consideradas.

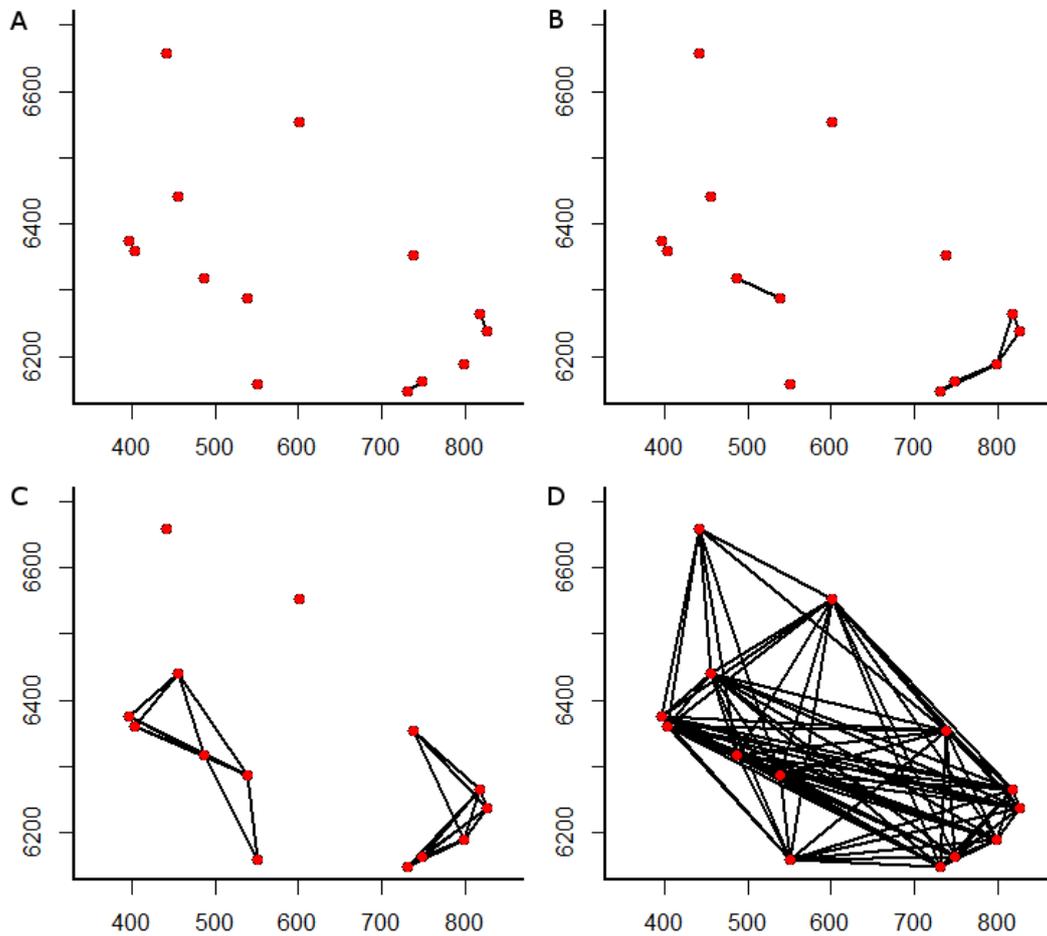


Figura 2.- Grafo de conectividad de las áreas categoría 1 para los cuartiles de dispersión de mamíferos. A, 1º cuartil; B, 2º cuartil; C, 3º cuartil; D, 4º cuartil.

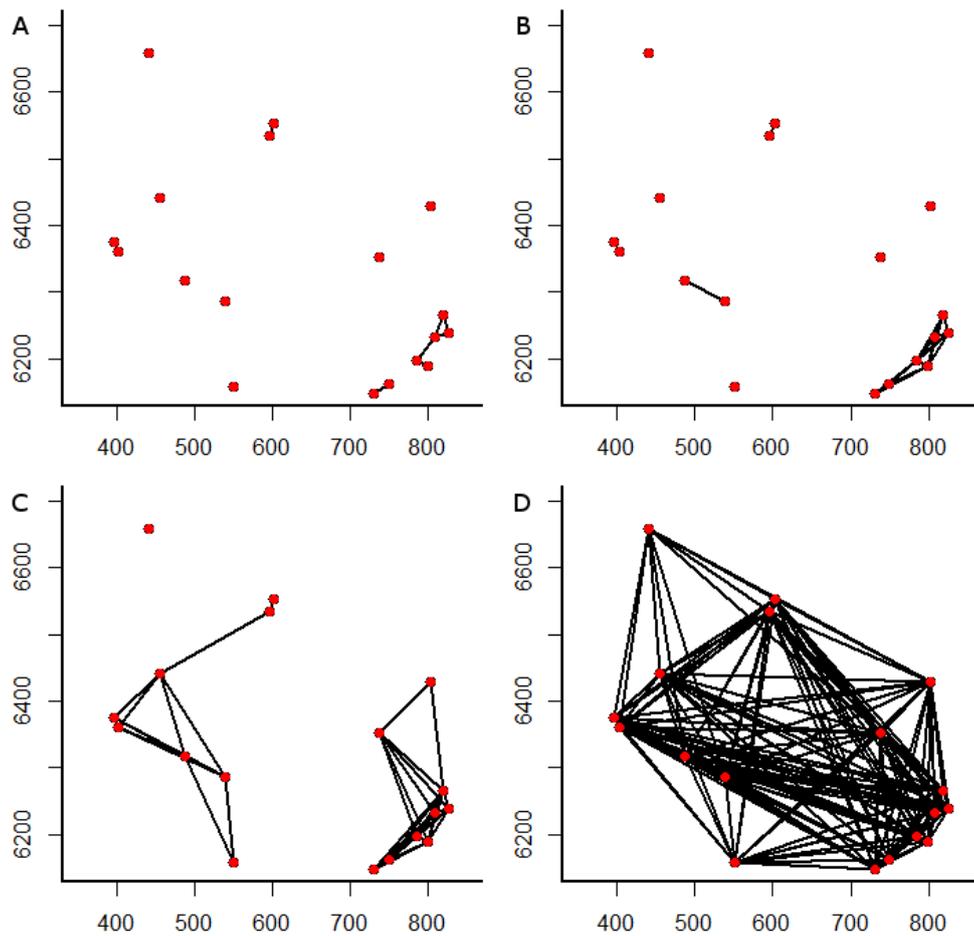


Figura 3.- Grafo de conectividad de las áreas del escenario 2 (áreas de las categorías 1 y 2), para los cuartiles de dispersión de mamíferos. A, 1º cuartil; B, 2º cuartil; C, 3º cuartil; D, 4º cuartil.

En el escenario 2 se incluyen las cuatro áreas identificadas como prioritarias para el ingreso al SNAP. Como se muestra en la Figura 3, las especies con capacidad de dispersión ubicadas en el cuartil 1 y 2, perciben el Sistema como desconectado, donde sólo las áreas de Rocha alcanzan a estar conectadas. Para la especie del cuartil 3 aparecen dos zonas bien diferenciadas que incluyen las áreas del Este, desde Centurión a Garzón por un lado y el Litoral unido a quebradas del Norte y Humedales de Santa Lucía. Las especies del 4º cuartil superan el umbral de percolación, por lo que perciben todo el sistema conectado. A nivel de especies prioritarias, en los primeros dos cuartiles, las áreas que pueden ser percibidas como conectadas no cuentan con la presencia de las especies prioritarias

incluidas en dichos cuartiles. Las del cuarto grupo incluye 9 especies prioritarias, todas ellas presentes en al menos una de las áreas de este escenario.

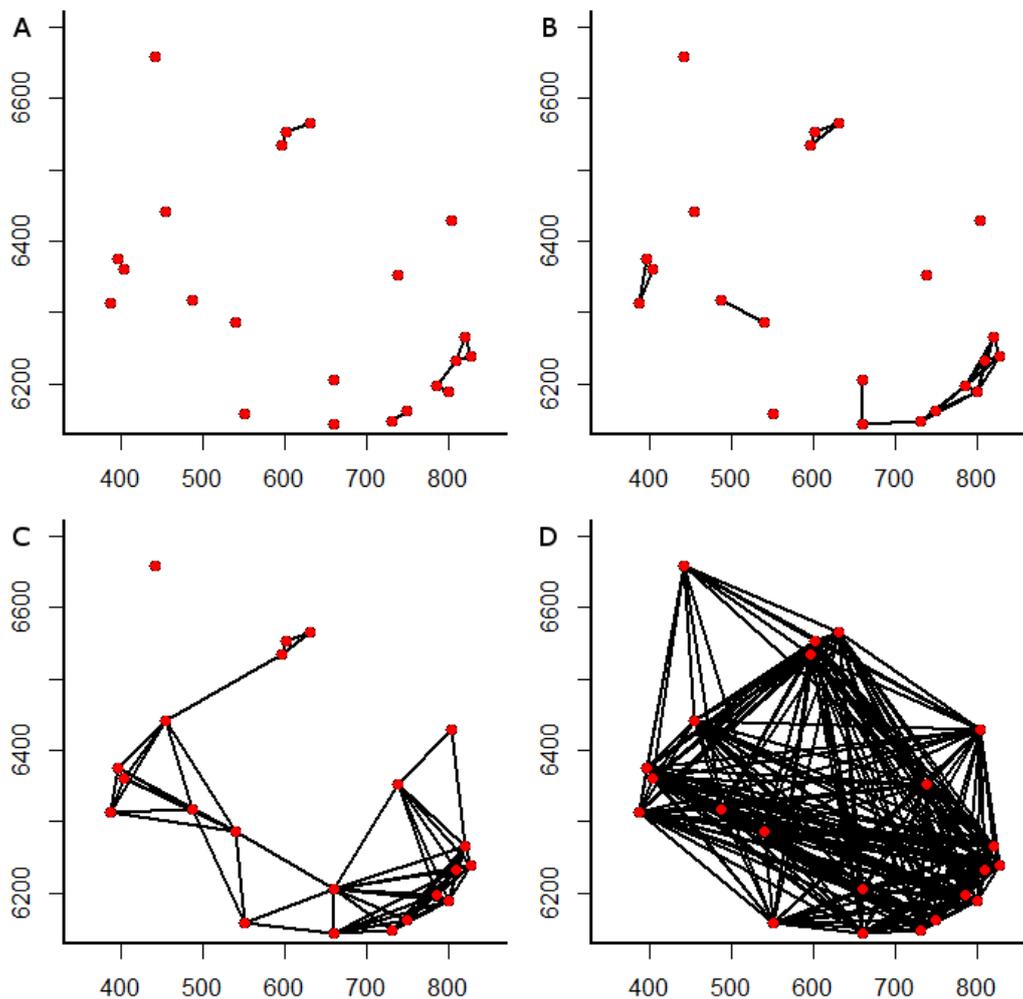


Figura 4.- Grafo de conectividad de las áreas del escenario 3 (áreas de las categorías 1 a 3), para los cuartiles de dispersión de mamíferos. A, 1º cuartil; B, 2º cuartil; C, 3º cuartil; D, 4º cuartil.

En el escenario 3, la percepción comienza a ser más integrada, ya que en el umbral del primer cuartil ya se encuentran zonas con áreas conectadas (áreas de Rocha y Quebradas del Norte), en el segundo cuartil la conectividad en la zona sureste es marcadamente mayor que en los escenarios anteriores, percibiéndose como conectadas todas las áreas de Rocha y las zonas de Sierra de Ánimas y Arequita, por parte de las especies que alcanzan este umbral. Asimismo la zona de Farrapos, Islas de Río Negro

también son percibidas como un área única. Las especies del cuartil 3, tendrían la perspectiva de un Sistema casi todo conectado, excepto por Rincón de Franquía. Y como en los casos anteriores, las especies del cuartil 4 superan el umbral de percolación, pudiendo alcanzar toda la red. Entre las especies prioritarias, en los primeros tres cuartiles, sólo una por cuartil podría estar presente en alguna de las áreas que pueden ser percibidas como conectadas. Las del cuarto grupo incluye 9 especies prioritarias, todas ellas presentes en al menos una de las áreas de este escenario.

En el escenario 4 la percepción de parches conectados es mayor. Hay dos grupos de áreas que pueden ser percibidas por las especies del primer cuartil como conectadas (las del Este de Rocha y Quebradas del Norte), así como varios pares de áreas conectados. En este escenario al agregarse áreas en la zona centro, en el segundo cuartil se identifican dos grupos grandes de áreas conectadas. Las de Rocha, Animas y Arequita por un lado, y las del Centro (Humedales de Santa Lucía, Chamangá, Clara, El Palacio, Río Yí, el Chileno y 329), esto es una novedad en las posibilidades planteadas hasta este escenario. En el cuartil 3, ya se encuentra todo el sistema conectado en un umbral cercano al de percolación.

En los primeros tres cuartiles, de las especies prioritarias en cada uno de ellos, sólo una por cuartil podría estar presente en alguna de las áreas que pueden ser percibidas como conectadas. Las del cuarto grupo incluye 9 especies prioritarias, todas ellas presentes en al menos una de las áreas de este escenario.

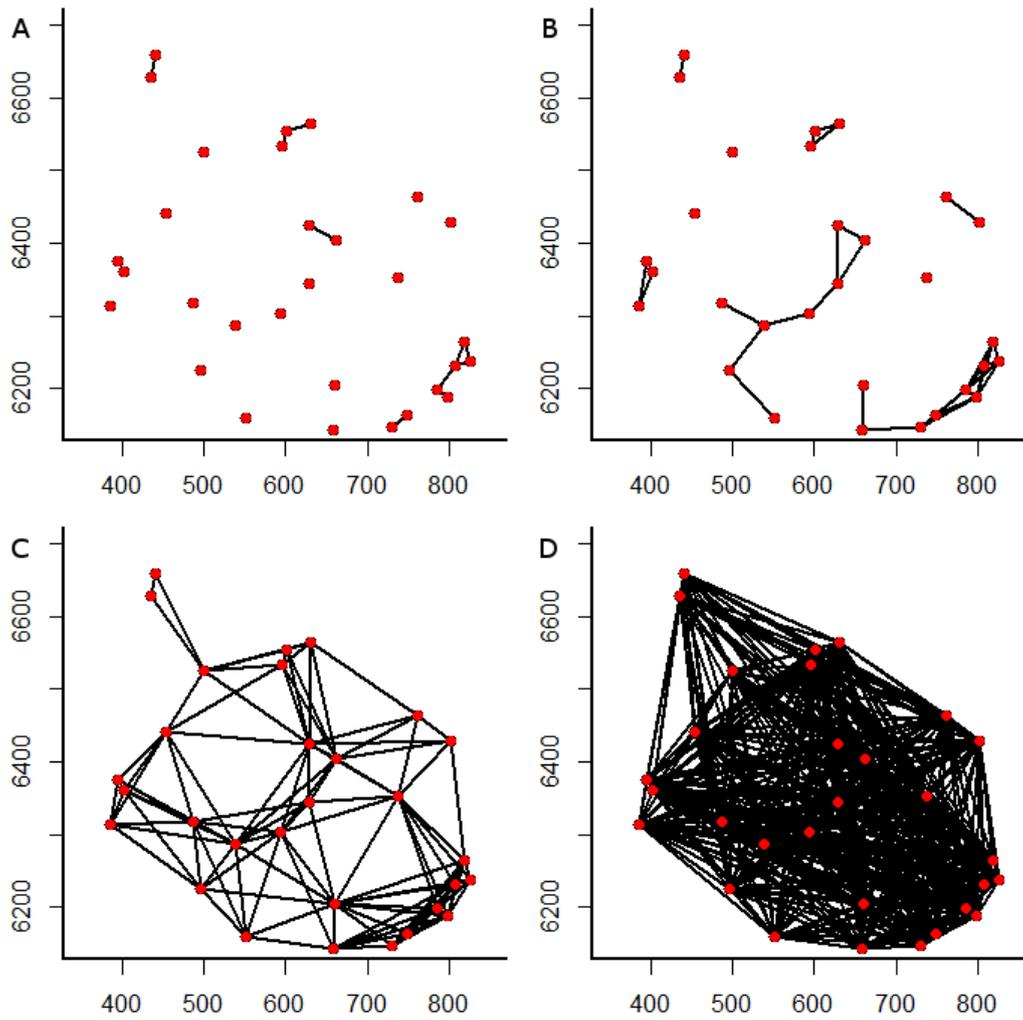


Figura 5.- Grafo de conectividad de las áreas del escenario 4 (áreas de las categorías 1 a 4), para los cuartiles de dispersión de mamíferos. A, 1º cuartil; B, 2º cuartil; C, 3º cuartil; D, 4º cuartil.

Las distancias de percolación para los escenarios uno a cuatro, corresponden a 198.04, 192,38, 192.36, 123.71 km respectivamente (Anexo 3). En la Tabla 3 se listan las especies que podrían percibir al sistema como una unidad totalmente conectada en cada uno de los escenarios con dichos umbrales.

Tabla 3.- Listado de los mamíferos que superan los Umbrales de percolación, incluyendo a qué escenario pertenecen, en cuál umbral de percolación queda incluida, nombre científico, nombre común, indicación si son prioritarias para el SNAP, si son actuales o extintas en el país y su capacidad de desplazamiento. Se indican los agrupamientos en función de los escenarios (para los escenarios 1 a 3, las especies son las mismas).

Escenario	Umbral	Nombre científico	Nombre común	Prior	SNAP	Actual	Desplaz max
1 a 3	198 a 192	<i>Myotis nigricans</i>	murciélago oscuro	si	si	Si	460.84
		<i>Panthera onca</i>	jaguar	si		Ex	438.77
		<i>Ozotoceros bezoarticus</i>	venado de campo	si	si	Si	303.30
		<i>Puma concolor</i>	puma	si	si	Si	272.03
		<i>Puma yagouaroundi</i>	jaguarundi	NE	NE	Si	256.57
		<i>Chrysocyon brachyurus</i>	aguaraguazú	si	si	Si	249.66
4	192 a 123	<i>Leopardus braccatus</i>	gato pajero	si	si	Si	183.77
		<i>Desmodus rotundus</i>	vampiro			Si	177.25
		<i>Platyrrhinus lineatus</i>	murciélago línea blanca	si	si	Si	177.25
		<i>Leopardus pardalis</i>	ocelote	si	si	Ex	150.37

Si consideramos la distancia de percolación en el escenario 4, de 123 Km y reconstruimos la percepción del paisaje en los otros tres escenarios para las especies que se dispersan menos de 123 km, la importancia de aumentar el número de reservas se hace particularmente evidente. Las redes de los escenarios 1 a 3 están fuertemente desconectadas no constituyendo un sistema desde la perspectiva funcional (Fig. 6). La Figura 7 (a - d) y la Tabla 4 dan cuenta de la conectividad del sistema y la importancia relativa de cada área en términos de su contribución a las distintas métricas, calculadas para una distancia de dispersión igual al umbral de percolación de cada escenario, que es el mínimo para que todas las áreas estén conectadas.

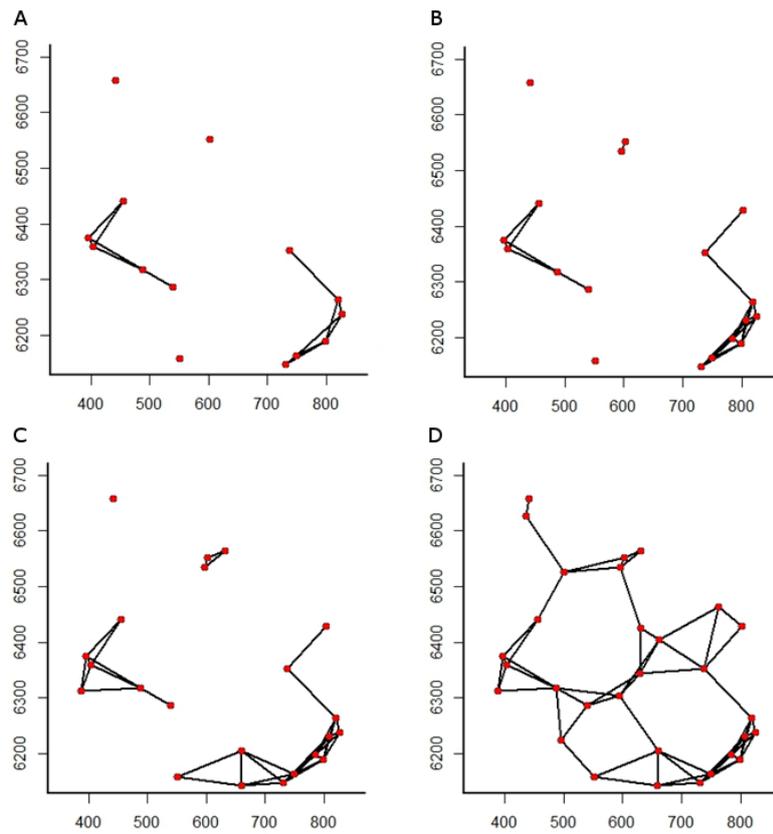


Figura 6.- Grafos de conectividad de las áreas en los 4 escenarios, tomando un umbral de dispersión de 123 km, ilustrando cómo el aumento del número de áreas favorece la conectividad para el mismo umbral de desplazamiento. A, escenario 1; B, escenario 2; C, escenario 3 y D, escenario 4.

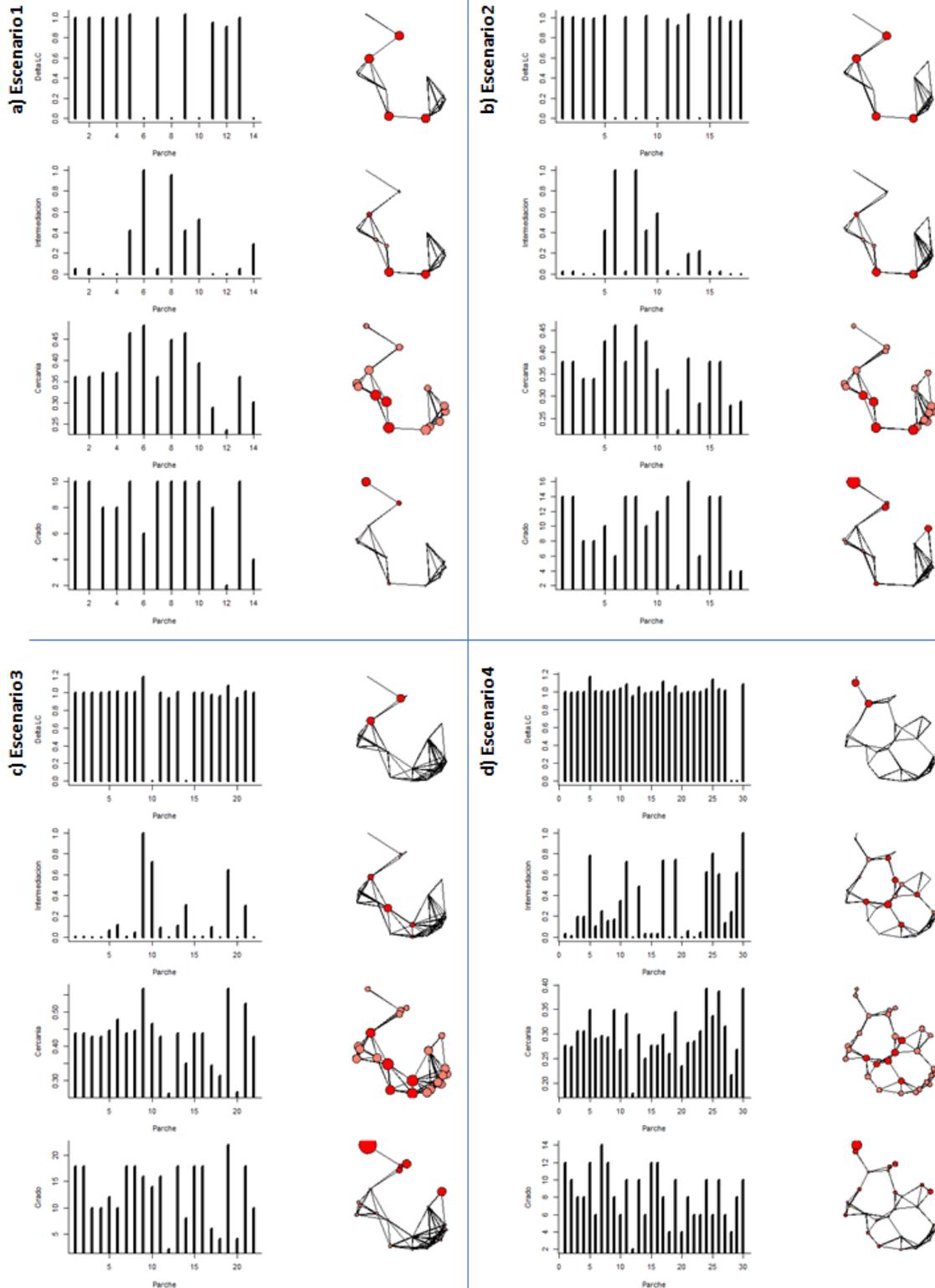


Figura 7.- Gráficas de los valores obtenidos para las métricas de centralidad y grafos de percolación representando dichos valores, para los cuatro escenarios: a) escenario 1, b) escenario 2, c) escenario 3, y d) escenario 4. Se destacan en tamaño y color más intenso los puntos que presentan valores más importantes para el análisis. (e.g. Un valor de cero en el LC indica que el SNAP quedaría desconectado al perder ese parche).

Tabla 4 - Cambio proporcional en la red del SNAP. Valores obtenidos para las cuatro métricas representadas en los gráficos anteriores, en los cuatro escenarios propuestos. Se destacan en rojo los valores más relevantes para cada índice (comentados en el texto).

		Largo Característico				Intermediación				Cercanía				Grado						
Escenario 4	Escenario 3	Escenario 2	Escenario 1	PNCP	0.99	1.01	1.00	1.00	0.05	0.02	0.01	0.03	0.36	0.38	0.44	0.28	10.00	14.00	18.00	12.00
				PPCV	0.99	1.01	1.00	0.99	0.05	0.02	0.01	0.01	0.36	0.38	0.44	0.27	10.00	14.00	18.00	10.00
				PNEF	1.00	0.99	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.37	0.34	0.43	0.31	8.00	8.00	10.00	8.00
				AMEA	1.00	0.99	1.00	1.00	0.00	0.00	0.00	0.20	0.37	0.34	0.43	0.31	8.00	8.00	10.00	8.00
				MNGP	1.03	1.02	1.01	1.17	0.42	0.42	0.06	0.78	0.46	0.43	0.45	0.35	10.00	10.00	12.00	12.00
				HSLU	0.00	0.00	1.01	1.01	1.00	1.00	0.12	0.10	0.48	0.46	0.48	0.29	6.00	6.00	10.00	6.00
				PPLR	0.99	1.01	1.00	1.01	0.05	0.02	0.01	0.25	0.36	0.38	0.44	0.30	10.00	14.00	18.00	14.00
				AMLG	0.00	0.00	1.01	1.00	0.95	1.00	0.05	0.15	0.45	0.46	0.45	0.29	10.00	14.00	18.00	12.00
				PPCH	1.03	1.02	1.18	1.02	0.42	0.42	1.00	0.17	0.46	0.43	0.57	0.35	10.00	10.00	16.00	8.00
				RMMQ	0.00	0.00	0.00	1.04	0.52	0.58	0.72	0.35	0.39	0.36	0.47	0.27	10.00	12.00	14.00	6.00
	PPQC	0.95	0.98	1.00	1.09	0.00	0.03	0.09	0.72	0.29	0.31	0.43	0.34	8.00	14.00	16.00	10.00			
	AMRF	0.91	0.93	0.94	0.95	0.00	0.00	0.00	0.00	0.24	0.22	0.26	0.18	2.00	2.00	2.00	2.00			
	PNSM	0.99	1.03	1.01	1.05	0.05	0.20	0.11	0.49	0.36	0.39	0.44	0.30	10.00	16.00	18.00	10.00			
	PPVL	0.00	0.00	0.00	0.99	0.29	0.22	0.31	0.03	0.30	0.28	0.35	0.25	4.00	6.00	8.00	6.00			
	RFLC		1.01	1.00	1.00		0.02	0.01	0.03		0.38	0.44	0.28		14.00	18.00	12.00			
	LN		1.01	1.00	1.00		0.02	0.01	0.03		0.38	0.44	0.28		14.00	18.00	12.00			
	LC		0.97	0.98	1.11		0.00	0.10	0.73		0.28	0.34	0.30		4.00	6.00	8.00			
	PC		0.97	0.97	0.99		0.00	0.00	0.00		0.29	0.31	0.26		4.00	4.00	4.00			
	AR			1.08	1.06			0.64	0.74			0.57	0.35			22.00	10.00			
	CN			0.94	0.98			0.00	0.00			0.27	0.23			4.00	4.00			
SA			1.02	1.00			0.30	0.06			0.53	0.28			18.00	8.00				
VS			1.00	1.00			0.00	0.00			0.43	0.28			10.00	6.00				
AC				1.00				0.04				0.31				6.00				
CHI				1.03				0.62				0.39				10.00				
CLA				1.14				0.80				0.34				6.00				
329				1.03				0.60				0.39				10.00				
MAL				1.01				0.13				0.32				6.00				
NQ				0.00				0.24				0.22				4.00				
RC				0.00				0.62				0.27				8.00				
RY				1.08				1.00				0.39				10.00				

En dichas figuras se puede apreciar que el LC es en general alto, lo que indica que para los individuos, el movimiento entre parches involucra en la mayoría de los casos el pasaje por parches intermediarios. Podemos ver que al cambiar de escenario, algunas áreas pasan de tener valores bajos de importancia para el LC (Santa Lucía y Garzón) en el escenario uno a valores altos en el dos. Por otro lado, Montes del Queguay y Valle del Lunarejo en los escenarios tres a cuatro y en el escenario cuatro, los sitios Ñaquiñá y Rincón de las Cañas, tienen muy bajo valor de LC, lo que indica que de perderse dichas áreas se perdería conectividad en el sistema.

Por otra parte, la importancia de intermediación de las distintas áreas también varía entre escenarios. Esto es qué tan frecuentemente se requiere pasar por ese parche para conectar otros dos pares cualquiera de parches en el SNAP. En el escenario 1 se identifican dos áreas con gran importancia para la intermediación, conectando además dos agregaciones del SNAP. Esos son los Humedales del Santa Lucía y la Laguna Garzón, las cuales permiten que las áreas protegidas del litoral se conecten con la del Este. También aparecen como importantes, aunque en menor medida, las Grutas del Palacio, Chamangá y Queguay, ya que favorecen el pasaje del Sur al Litoral y de este al Norte. Esto se mantiene en el escenario 2 y comienza a cambiar en el escenario 3, donde Chamangá, Montes del Queguay por el litoral y Arequita y Sierra de Ánimas por el sur, pasan a tener más importancia en este sentido. No obstante, en el escenario 4 la intermediación toma mayor importancia en centro del país, en la potencial AP ubicada en la carta "Río Yí" del SGM, ya que favorece la conectividad entre el sur y el norte principalmente, acompañada por Grutas del Palacio, Quebrada de los Cuervos, Laureles Cañas, Arequita y Clara.

Los patrones de aislamiento de los parches en relación a todo el SNAP, como se reflejan en la variable Cercanía, indican para todos los escenarios que el área Rincón de Franquía, presentaría congruentemente valores muy bajos, señalando que dicha área es la menos accesible. En el escenario uno, Quebrada de los Cuervos y Valle del Lunarejo son las que le siguen, con valores intermedios. En el escenario dos, las áreas con menor cercanía luego de Franquía son Centurión al Este y Valle del Lunarejo y Laureles al Norte. En el escenario 3, Cuchilla Negra tiene valores casi tan bajos como Franquía y es seguida por Paso Centurión y con valores no tan bajos, por Lunarejo y Laureles. Por último en el 4, las áreas con menor valor, después de Franquía, son Ñaquiñá y luego Cuchilla Negra.

Finalmente, el Grado, reflejando el nivel de aislamiento local del área, permitió identificar a Rincón de Franquía en todos los escenarios como un área relativamente aislada. Esta área es seguida por Valle del Lunarejo en el escenario uno. En el escenario 2, por Laureles Cañas y Paso Centurión. En los escenarios 3 y 4, por Paso Centurión y

Cuchilla Negra, y en el 4 también por Ñaquiñá. Esto no es extraño ya que son las áreas que se encuentran en las zonas más externas de la red y en regiones en las que hay relativamente pocas áreas protegidas.

## DISCUSIÓN

La presente tesis ha logrado avanzar en evaluar la importancia potencial de la red espacial de flujo de individuos para el diseño y funcionamiento de un Sistema Nacional de Áreas Protegidas en Uruguay. Los resultados reportados indican que, al menos para mamíferos, este flujo sería sensible, tanto a nivel de cada área como del SNAP completo, a la estrategia de ubicación espacial de las áreas. Esto es así para el conjunto de Áreas protegidas ya implementadas como para cualquiera de los tres escenarios de desarrollo propuestos. Los análisis realizados aportan cuantificaciones concretas sobre la importancia de cada una de las Áreas actuales y potenciales para el flujo de individuos, la preservación de poblaciones, diversidad y por tanto a las metas del SNAP. La amplia gama de sustentos para el desarrollo de opciones de manejo que provee el abordaje de redes y metacomunidades, consolidan estos marcos teóricos como piedras angulares en el desarrollo de los sistemas de áreas protegidas (Borthagaray, Arim, et al., 2014; Bunn et al., 2000; Urban & Keitt, 2001; Urban et al., 2009).

Los análisis de centralidad relativa de las áreas protegidas permitieron identificar áreas que sirven como conectores entre grandes zonas de áreas protegidas. En esencia existen tres agregaciones de reservas ubicadas en las regiones Este (San Miguel, Cerro Verde, Cabo Polonio, Laguna de Rocha y Laguna Garzón), Oeste (Humedales de Santa Lucía, Chamangá, Grutas del Palacio, Esteros y algarrobales, Esteros de Farrapos y Montes del Queguay) y Norte del país (Quebradas del Norte). Las áreas Humedales de Santa Lucía, Laguna Garzón, Chamangá, y las posibles ubicadas en las cartas Río Yí, Clara y 329, se identificaron como importantes intermediadoras en la conexión entre zonas.

También se identificaron grupos de especies, que debido a sus similares capacidades de dispersión, perciben de forma similar al SNAP. Desde la perspectiva del flujo de individuos entre áreas, estas especies deberían ser sujetas a estrategias de manejo

comunes. Las especies del cuartil 1 perciben las áreas como aisladas, por lo que se deben buscar medidas de conservación a nivel de poblaciones locales.

En relación a los patrones de aislamiento-centralidad de las áreas es fundamental destacar que un buen sistema de reservas debería incluir amplios gradientes en este sentido. Los sistemas más centrales son típicamente más diversos (Economu & Keitt, 2008, 2010; M Holyoak et al., 2005; Hubbell, 2001) o lo opuesto puede ocurrir cuando las especies dominantes o importantes depredadores se concentran en zonas más centrales (Arim et al., 2016; Borthagaray, Pinelli, et al., 2015). En este sentido se ha identificado a la existencia de gradientes aislamiento-centralidad entre las comunidades locales como un importante determinante de la diversidad beta (heterogeneidad biológica entre comunidades) y por tanto de biodiversidad a nivel de todo el sistema, o diversidad gamma (Altermatt, 2013; Carrara et al., 2012; Carrara et al., 2014; Seymour et al., 2015).

El efecto observado en la distancia de percolación de las distintas estrategias de diseño del SNAP es una contribución a destacar. Esta distancia refiere a la distancia mínima que debe moverse una especie para poder utilizar, al menos potencialmente, todas las áreas del SNAP (Urban et al., 2009). De esto surge que para los primeros tres escenarios y alcanzando 22 áreas ingresadas al SNAP, las especies de mamíferos que perciben el Sistema como totalmente conectado son las mismas (n=6) ya que tienen capacidad de desplazarse más de 192 km. En relación a esta propiedad del SNAP, sólo en el escenario 4 se estaría logrando un primer cambio en el potencial de uso integrado del sistema por más especies. Ya que, con 30 áreas, se sumarían cuatro especies más, aquellas que pueden dispersar a más de 123 km. Esto indica que, incluso en el escenario más favorable de inclusión de futuras áreas protegidas, el movimiento de individuos por todo el sistema estaría cambiando poco. Esto se debe a que el enfoque de prioridades para ingreso al sistema está basado en representatividad de objetos de conservación y no en la conectividad del Sistema. En este contexto, la importancia de estrategias para la inclusión

de varias áreas, que pueden ser pequeñas, pero que reduzcan la distancia de dispersión necesarias para moverse por todo el SNAP es especialmente magnificado.

Para ninguna de las 36 especies que están consideradas como prioritarias para el SNAP, existen planes de conservación directa enfocados a especies. Considerar la conectividad entre áreas que incluyan la presencia de dichas especies es un primer paso de importancia para generar mayores superficies de conservación para ellas.

En este contexto, una de las principales observaciones que se desprenden de nuestros análisis sobre los escenarios a futuro del SNAP, es que éste no puede solucionar el problema de mantener poblaciones de especies con poca capacidad de dispersión. Por lo tanto, deben generarse programas de protección y conservación de aquellas especies con baja capacidad de movimiento, en las distintas áreas donde éstas se encuentran presentes.

Como ha quedado en evidencia a nivel global, las áreas protegidas por sí solas no son suficientes para conservar la biodiversidad. A pesar de seguir aumentando la superficie de éstas (Deguignet et al., 2014; Palomo et al., 2014), y a pesar de que lleguen a cubrir un 17% de la superficie terrestre para 2020 (según las metas del CDB), el número de especies que se pierden año a año continúa en aumento (Butchart et al., 2010; Ceballos et al., 2015; Pimm et al., 2014). Además, no está cuantificado cómo y bajo qué condiciones, las APs mejoran su efectividad (Saura et al., 2017). Se han identificado contribuciones positivas de las APs al cambio de hábitat en temas de regulación, cobertura y aislamiento, así como en la protección de especies principalmente por el efecto de control en la caza, intervenciones dirigidas al AP, legislación, e intervenciones dirigidas a especies (Geldmann et al., 2013; Gray et al., 2016). A nivel de Uruguay el SNAP tiene una breve historia y no se han realizado evaluaciones de cuánto aportan las APs a disminuir las presiones de pérdida de diversidad. Sin lugar a dudas, contar con un SNAP y las medidas de manejo asociadas implica una diferencia. No obstante, la probabilidad de alcanzar sus objetivos sería

significativamente incrementada ampliando la gama de procesos ecológicos y evolutivos que intenta conservar.

En el caso de acciones directas sobre especies, surge de esta tesis, que se deben enfocar en aquellas que son prioritarias para el SNAP del primer y segundo cuartil de capacidades de dispersión (ver Tabla 2). Estas especies no se encuentran representadas en todas las áreas y son especialistas de hábitats de monte (Paca, Coendú, Tamandúa). Asimismo se deberá tomar una postura acerca de planes de reintroducción o cría de aquellas que se consideran posiblemente extinguidas en el país (Ciervo de los Pantanos).

Uno de los conceptos principales que emergen del análisis en base a la capacidad de dispersión de las especies, es que algunas áreas ya están siendo percibidas por éstas como conectadas, lo que potencia la capacidad de conservación en dichas áreas, si el manejo se realiza de forma coordinada. Principalmente, se observa una clara agrupación en las zonas costeras del Este, por lo que se hace notoria la importancia de generar medidas de conservación a nivel regional en estas áreas. Si tomamos mayores umbrales de dispersión, se destaca otra zona con áreas más conectadas en el litoral, que incluye áreas como Montes del Queguay y Humedales del Santa Lucía, para las que también deberían generar planes de gestión integrados para facilitar el flujo de especies compartidas.

Queda en evidencia la importancia de aumentar el número de áreas para aumentar la conectividad, pero principalmente identificar aquellas que pueden aportar más a servir como puentes entre zonas más conectadas. Por otra parte también quedan representados los sitios donde hay grandes zonas sin áreas protegidas que faciliten la conectividad dentro del sistema como la zona centro y el litoral. Y también ilustra la desproporción que existe en el sistema, en cuanto a distribución de áreas, encontrando casi un 25% de las áreas concentradas en Rocha (en el escenario con más cantidad de áreas).

Por otra parte, la intermediación varía según los escenarios, en el primero aparecen dos áreas con gran importancia para conectar zonas de áreas más conectadas (Humedales

del Santa Lucía y Laguna Garzón permiten que las áreas del litoral se conecten con la del Este). Esto se mantiene en el escenario 2, sumándose Chamangá y Grutas del Palacio, destacando la importancia de esta última por su ubicación a pesar de su tamaño. En el escenario 3 se ven otras áreas con valores mayores de intermediación, donde Chamangá, Montes del Queguay y Arequita pasan a tener mayor importancia en este sentido. En el escenario 4, la intermediación se hace central en el parche ubicado en la carta “Río Yí” del SGM, la que favorece la conectividad entre el sur y el norte principalmente, acompañada por Grutas del Palacio, Quebrada de los Cuervos, Laureles Cañas, Arequita y Clara. Para estas áreas, es importante tomar medidas que faciliten la función de intermediación, ya sea agrandando el área de protección (generando zonas adyacentes contempladas en la Ley 17.234 y en el decreto reglamentario 52/005), o reduciendo la adversidad de la matriz mediante restricciones de uso (e.g. a través de mecanismos de Ordenamiento Territorial).

Por parte de la problemática de aislamiento, dado por la Cercanía, en todos los escenarios, la que se ve más aislada es Rincón de Franquía, seguida en el escenario 3 por Cuchilla Negra, y en el 4, por Ñaquiñá y luego Cuchilla Negra. El hecho de estar aislada no es un problema *per se*, ya que para el SNAP, que existan gradientes de aislamiento-centralidad puede colaborar con la diversidad del sistema, siempre que estos patrones se deban a patrones naturales.

Finalmente, el Grado es otra forma de evaluar qué tan aislada está un área, ya que refleja el número de nodos al que está conectada. En este caso, el área que tiene conexiones con menos cantidad de áreas, es Rincón de Franquía en todos los escenarios, seguida, en el escenario 2, por Laureles Cañas y Paso Centurión. En los escenarios 3 y 4, por Paso Centurión y Cuchilla Negra.

Existen, en el diseño actual del SNAP grandes zonas sin ningún tipo de manejo para la conservación, por lo que la conectividad se ve disminuida en esas regiones. Como vimos en los resultados, esto mejorará en la medida que el plan a 2020 se aplique, pero incluso así

quedarán zonas sin un manejo que aumente la conectividad entre áreas (p. ej.- el centro-este del país, o al noroeste de Paso de los Toros). Estos gaps de áreas pueden estar dados porque dichos espacios no presentan valores altos para la representatividad de los objetos de conservación del SNAP, o porque la información sobre la biodiversidad en esos sitios es escasa. Más allá de las causas, estos vacíos generan espacios más difíciles de transitar para las especies. Es importante, como se mostró en la Figura 7, para favorecer la Cercanía y la Intermediación, entre las propuestas a ingresar al SNAP, que se priorice el ingreso de áreas en la zona centro del país (cartas SGM: Chileno, Clara, 329, Río Yí).

En esta línea, identificar entre las zonas no prioritarias, pero identificadas como de importancia para la conservación bajo otras estrategias (MOVTMA, 2015), algunas que puedan servir como conectores de importancia para fortalecer el flujo de individuos en las zonas del litoral norte, así como al noroeste de Paso de los Toros y en la zona centro-este.

Asimismo, otra forma de potenciar la conectividad sería mediante herramientas externas al SNAP como los planes de uso de suelo del Ministerio de Ganadería (MGAP) o los planes de Ordenamiento Territorial, a través de los cuales se pueden condicionar los tipos de uso de suelo, favoreciendo aquellos usos que se identifiquen como menos hostiles para que la matriz sea menos adversa para las especies nativas.

Esta tesis enfocó el análisis del SNAP en la perspectiva del flujo de individuos, lo cual debe ser complementado con la evaluación de la viabilidad de las especies a nivel local y del sistema incluyendo las áreas físicas protegidas. Esto se podría realizar a nivel general considerando las demandas energéticas de las especies y sus áreas de acción para determinar si los límites energéticos para una población viable se satisfacen en el SNAP (Marquet & Taper, 1998). Lo cual debería cruzarse con distintos escenarios de movilidad de organismos (Arim et al., 2016; Borthagaray, Arim, et al., 2014) e incorporación de nuevas reservas.

## RECOMENDACIONES DE MANEJO

De los análisis presentados, y del contexto teórico contemporáneo, se desprende que el SNAP debe considerar en su diseño futuro el flujo potencial de individuos entre áreas. Más allá de que la matriz de ambientes no protegidos no es tan adversa para la mayoría de las especies, y que existen relictos de ambientes naturales con poblaciones probablemente viables, deben generarse medidas fuera de las áreas que favorezcan el pasaje de individuos entre áreas.

Las especies de mamíferos de gran tamaño corporal (más de 20 kg) están en su mayoría extintas o no tienen poblaciones estables en el país (jaguar, puma, aguará, ocelote, pecarí, oso hormiguero gigante), por lo que se debe tomar definición si se generarán planes de reintroducción y en tal caso acompañarlos de medidas que aseguren la conectividad de las poblaciones.

Para especies como el venado de campo, aguará, yaguarundí, paca y yapok, las medidas de protección incluyen determinar poblaciones saludables y definir áreas que las contengan y puedan mantenerlas a largo plazo, sitios como Centurión, los ajos o Arerunguá, con tamaños adecuados para las especies que se desean conservar. En el caso de Centurión se deben buscar estrategias que favorezcan su conexión con áreas que permitan que dichas especies encuentren otros sitios para dispersar.

Debe ser destacado que las regiones del Uruguay con poca representación de áreas protegidas, son zonas de hecho poco relevadas y conocidas. La importancia para el flujo de estas zonas y su potencial complementariedad en la diversidad que representan recomiendan una atención específica a estas áreas.

## BIBLIOGRAFÍA

- Altermatt, F. (2013). Diversity in riverine metacommunities: A network perspective. *Aquatic Ecology*, 47(3), 365–377.
- Arim, M., Abades, S. R., Laufer, G., Loureiro, M., & Marquet, P. A. (2010). Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. *Oikos*, 119(1), 147–153.
- Arim, M., Berazategui, M., Barreneche, J. M., Ziegler, L., Zarucki, M., & Abades, S. R. (2011). Determinants of density-body size scaling within food webs and tools for their detection. *Advances In Ecological Research*, 45, 1–39.
- Arim, M., Borthagaray, A. I., & Giacomini, H. C. (2016). Energetic constraints to food chain length in a metacommunity framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 73(4), 685–692.
- Balmford, A. (2002). Economic Reasons for Conserving Wild Nature. *Science*, 297(5583), 950–953.
- Balvanera, P., & Cotler, H. (2007). Acercamientos al estudio de los servicios ecosistémicos. *Gaceta Ecológica*, 84–85(Special issue), 8–15.
- Barabási, A.-L. (2002). *Linked, the new science of networks*. Cambridge: Perseus.
- Bartesaghi, L. (2015). Fragmentación y conectividad del paisaje costero para vertebrados e invertebrados prioritarios para la conservación. Universidad de la República.
- Bezaury Creel, J. E. (2009). El valor de los bienes y servicios que las áreas naturales protegidas proveen a los mexicanos. The Nature Conservancy, CDB, CONABIO.
- Borthagaray, A. I., Arim, M., & Marquet, P. A. (2012). Connecting landscape structure and patterns in body size distributions. *Oikos*, 121(5), 697–710.
- Borthagaray, A. I., Arim, M., & Marquet, P. A. (2014). Inferring species roles in metacommunity structure from species co-occurrence networks. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 281(1792), 20141425-.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1425>

- Borthagaray, A. I., Barreneche, J. M., Abades, S., & Arim, M. (2014). Modularity along organism dispersal gradients challenges a prevailing view of abrupt transitions in animal landscape perception. *Ecography*, 37(6), 564–571.
- Borthagaray, A. I., Berazategui, M., & Arim, M. (2015). Disentangling the effects of local and regional processes on biodiversity patterns through taxon-contingent metacommunity network analysis. *Oikos*, (September).
- Borthagaray, A. I., Pinelli, V., Berazategui, M., Rodríguez-Tricot, L., & Arim, M. (2015). Effects of Metacommunity Networks on Local Community Structures: From theoretical predictions to empirical evaluations. In A. Belgrano, G. Woodward, & U. Jacob (Eds.), *Aquatic Functional Biodiversity. An ecological and evolutionary perspective* (pp. 75–111). Elsevier.
- Bowman, J., Jaeger, J. a. G., & Fahrig, L. (2002). Dispersal Distance of Mammals Is Proportional To Home Range Size. *Ecology*, 83(7), 2049–2055.
- Brown, J. H., & Sax, D. F. (2004). An Essay on Some Topics Concerning Invasive Species. *Austral Ecology*, 29(5), 530–536.
- Brownrigg, R. (2016). Maps: Draw Geographical Maps. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=maps>
- Bunn, A. G., Urban, D. L., & Keitt, T. H. (2000). Landscape connectivity: A conservation application of graph theory. *Journal of Environmental Management*, 59, 265–278.
- Burkey, T. V., & Reed, D. H. (2006). The effects of habitat fragmentation on extinction risk: Mechanisms and synthesis. *Songklanakarin Journal of Science and Technology*, 28, 9–37.
- Burness, G. P., Diamond, J., & Flannery, T. (2001). Dinosaurs, dragons, and dwarfs: the evolution of maximal body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(25), 14518–23.
- Butchart, S. H. M., Walpole, M., Collen, B., van Strien, A., Scharlemann, J. P. W., Almond, R. E. A., ... Watson, R. (2010). Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science*, 328(5982), 1164–1168.

- Butts, C. T. (2016). SNA: Tools for Social Network Analysis. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=sna>
- Carrara, F., Altermatt, F., Rodriguez-Iturbe, I., & Rinaldo, A. (2012). Dendritic connectivity controls biodiversity patterns in experimental metacommunities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(15), 5761–5766.
- Carrara, F., Rinaldo, A., Giometto, A., & Altermatt, F. (2014). Complex interaction of dendritic connectivity and hierarchical patch size on biodiversity in river-like landscapes. *The American Naturalist*, 183(1), 13–25.
- Carroll, C., Noss, R. F., Paquet, P. C., & Schumaker, N. H. (2004). Extinction debt of protected areas in developing landscapes. *Conservation Biology*, 18, 1110–1120.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R., Barnosky, A. D., García, A., Pringle, R. M., & Palmer, T. M. (2015). Accelerated modern human – induced species losses: entering the sixth mass extinction. *Sciences Advances*, 1(e1400253), 1–5.
- Ceballos, G., García, A., & Ehrlich, P. R. (2010). The Sixth Extinction Crisis Loss of Animal Populations and Species. *Journal of Cosmology*, 8, 1821–1831.
- Chape, S., Harrison, J., Spalding, M., & Lysenko, I. (2005). Measuring the extent and effectiveness of protected areas as an indicator for meeting global biodiversity targets. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 360(1454), 443–55.
- Corbera, E., Kosoy, N., & Martínez Tuna, M. (2007). Equity implications of marketing ecosystem services in protected areas and rural communities: Case studies from Meso-America. *Global Environmental Change*, 17(3–4), 365–380.
- Crooks, K. R., & Sanjayan, M. (Eds.). (2006). *Connectivity Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Crutzen, P. J. (2002). Geology of mankind. *Nature*, 415, 23.
- Damuth, J. (1981). Population density and body size in mammals. *Nature*, 290, 699–700.
- Damuth, J. (1991). Of size and abundance. *Nature*, 351, 268–269.
- Davidson, A. D., Hamilton, M. J., Boyer, A. G., Brown, J. H., & Ceballos, G. (2009). Multiple

- ecological pathways to extinction in mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(26), 10702–5.
- Deguignet, M., Juffe-Bignoli, D., Harrison, J., Macsharry, B., Burgess, N., & Kingston, N. (2014). 2014 United Nations list of Protected Areas. UNEP-WCMC : cambrige, UK.
- Dirzo, R., & Raven, P. H. (2003). Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources*, 28(1), 137–167.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.energy.28.050302.105532>
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401–406.
- Dudley, N. (Ed.). (2008). *Directrices para la aplicación de las categorías de gestión de áreas protegidas*. Gland, Switzerland: UICN.
- Economu, E. P., & Keitt, T. H. (2008). Species diversity in neutral metacommunities: A network approach. *Ecology Letters*, 11(1), 52–62.
- Economu, E. P., & Keitt, T. H. (2010). Network isolation and local diversity in neutral metacommunities. *Oikos*, 119(8), 1355–1363.
- Ewers, R., & Didham, R. (2006). Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 81(1), 117–142.
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 487–515.
- Fahrig, L., & Merriam, G. (1994). Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology*, 8(1), 50–59.
- Ferrari, J. R., Lookingbill, T. R., & Neel, M. C. (2007). Two measures of landscape-graph connectivity: Assessment across gradients in area and configuration. *Landscape Ecology*, 22(9), 1315–1323.
- Ferrer, M., & Negro, J. J. (2004). The near extinction of two large European predators: Super specialists pay a price. *Conservation Biology*, 18(2), 344–349.
- Forero-Medina, G., Vieira, M. V, de Viveiros Grelle, C. E., & Almeida, P. J. (2009). Body size

- and extinction risk in Brazilian carnivores. *Biota Neotropica*, 9(2), 45–50.
- Gaston, K. J., Jackson, S. F., Cantú-Salazar, L., & Cruz-Piñón, G. (2008). The Ecological Performance of Protected Areas. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39(1), 93–113.
- Geldmann, J., Barnes, M., Coad, L., Craigie, I. D., Hockings, M., & Burgess, N. D. (2013). Effectiveness of terrestrial protected areas in reducing habitat loss and population declines. *Biological Conservation*, 161, 230–238.
- Gonzalez, E. M., & Martinez, J. A. (2010). Mamíferos de Uruguay. Guía de campo de los mamíferos de Uruguay: introducción al estudio de los mamíferos. (Banda Oriental Vida Silvestre & MNHN, Ed.). Montevideo, Uruguay.
- Granado-Sánchez, D., López-Ríos, G. F., & Gama-Flores, J. L. (1999). Fragmentación del hábitat y manejo de áreas protegidas. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales Y Del Ambiente*, 5(1), 5–13.
- Grattarola, F., Hernández, D., Duarte, A., Gaucher, L., Perazza, G., González, S., ... Rodríguez-Tricot, L. (2016). Primer registro de yaguarundi (*Puma yagouaroundi*) (MAMMALIA: CARNIVORA: FELIDAE) en Uruguay, con comentarios sobre monitoreo participativo. *Bol. Soc. Zool. Uruguay (2ª Época)*, 25(1), 85–91.
- Gray, C. L., Hill, S. L. L., Newbold, T., Hudson, L. N., Börger, L., Contu, S., ... Scharlemann, J. P. W. (2016). Local biodiversity is higher inside than outside terrestrial protected areas worldwide. *Nature Communications*, 7(May), 12306.
- Haddad, N. M., Brudvig, L. a., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., ... Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1(2), 1–9.
- Hamblin, C. (2004). *Conservation*. Cambridge University Press.
- Hanski, I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature*, 396(November), 41–49.
- Hanski, I. (1999). Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos*, 87, 209–219.
- Hanski, I. (2010). The Theories of Island Biogeography and Metapopulation Dynamics. In J.

- B. Losos & R. E. Ricklefs (Eds.), *The theory of Island Biogeography revisited* (pp. 186–213). Princeton and Oxford: Princeton University Press.
- Hanski, I., & Gilpin, M. (1991). Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. In *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations*. (Vol. 42, pp. 3–16). *Biological Journal of The Linnean Society*.
- Hanski, I., & Ovaskainen, O. (2003). Metapopulation theory for fragmented landscapes. *Theoretical Population Biology*, 64(1), 119–127.
- Hein, L. (2011). Economic Benefits Generated by Protected Areas : the Case of the Hoge. *Ecology And Society*, 16(2).
- Holyoak, M., Leibold, M. A., & Holt, R. D. (2005). *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. (M. Holyoak, M. A. Leibold, & R. D. Holt, Eds.), *Austral Ecology* (Vol. 31). The University of Chicago Press.
- Hubbell, S. P. (2001). *Biodiversity and Biogeography. Monographs in Population Biology* (Vol. 17).
- Keitt, T. H., Urban, D. L., & Milne, B. T. (1997). Detecting critical scales in fragmented landscapes. *Conservation Ecology*, 1(1), 4.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., ... Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7(7), 601–613.
- Lewin, R. L. R. (1997). *La Sexta Extinción*.
- Lopukhine, N., Crawhall, N., Dudley, N., Figgis, P., Karibuhoye, C., Laffoley, D., ... Sandwith, T. (2012). Protected Areas: providing solutions to 21st century challenges. *S.a.P.I.E.N.S*, 5(2), 117–131.
- MacArthur, R., & Wilson, E. O. (1967). *The theory of Island Biogeography*.
- Marquet, P. A., & Taper, M. L. (1998). On size and area: Patterns of mammalian body size extremes across landmasses. *Evolutionary Ecology*, 12, 127–139.
- McCann, K. S., Rasmussen, J. B., & Ulanowicz, J. (2005). The dynamics of spatially coupled food webs. *Ecology Letters*, 8(5), 513–523.

- Minor, E. S., & Urban, D. L. (2008). A graph-theory framework for evaluating landscape connectivity and conservation planning. *Conservation Biology: The Journal of the Society for Conservation Biology*, 22(2), 297–307.
- Moilanen, A., & Hanski, I. (2006). Connectivity and metapopulation dynamics in highly fragmented landscapes. In R. Crooks & M. Sanjayan (Eds.), *Connectivity Conservation* (pp. 44–71). Cambridge University Press.
- MVOTMA. (2015). Plan Estratégico 2015 – 2020. Sistema Nacional de Areas Protegidas de Uruguay. Montevideo, Uruguay: Ministerio de Vivienda, Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente.
- Naughton-Treves, L., Holland, M. B., & Brandon, K. (2005). The role of protected areas in conserving biodiversity and sustaining local livelihoods. *Annual Review of Environment and Resources*, 30, 219–252.
- Nee, S., Read, A. F., Greenwood, J. J. D., & Harvey, P. H. (1991). The relationship between abundance and body size in British birds. *Letters To Nature*, 351, 312–313.
- Newmark, W. D. (2008). Isolation of African protected areas. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(6), 321–328.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., ... Wagner, H. (2016). *Vegan: Community Ecology Package*. Retrieved from <https://cran.r-project.org/package=vegan>
- Ovaskainen, O., Sato, K., Bascompte, J., & Hanski, I. (2002). Metapopulation models for extinction in spatially correlated landscapes. *Journal of Theoretical Biology*, 215, 95–108.
- Palomo, I., Montes, C., Martín-López, B., González, J. A., García-Llorente, M., Alcorlo, P., & Mora, M. R. G. (2014). Incorporating the social-ecological approach in protected areas in the anthropocene. *BioScience*, 64(3), 181–191.
- Parks, S. a., & Harcourt, a. H. (2002). Reserve Size, Local Human Density, and Mammalian Extinctions in U.S. Protected Areas. *Conservation Biology*, 16(3), 800–808.
- Pereira-Garbero, R., Barreneche, J. M., Laufer, G., Achaval, F., & Arim, M. (2013). Mamíferos invasores en Uruguay, historia, perspectivas y consecuencias. *Revista*

Chilena de Historia Natural, 86, 403–421.

Pimm, S. L., Jenkins, C. N., Abell, R., Brooks, T. M., Gittleman, J. L., Joppa, L. N., ...

Sexton, J. O. (2014). The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science*, 344(6187), 10.

PNUMA. (2012). *Geo 5 Perspectivas del Medio Ambiente Mundial*.

Primack, R. B., Rozzi, R., Feinsinger, P., Dirzo, R., & Massardo, F. (2001). *Fundamentos de conservación biológica*. Mexico D.F.: Fondo de Cultura Económica.

R Development Core Team. (2011). *R Language Definition*. Web, 0, 62.

Reeder, D. a. M., Helgen, K. M., & Wilson, D. E. (2007). Global trends and biases in new mammal species discoveries.

Ritchie, M. E. (2010). *Scale, Heterogeneity and the Structure and Diversity of Ecological Communities*. Princeton University Press.

Saura, S., Bastin, L., Battistella, L., Mandrici, A., & Dubois, G. (2017). Protected areas in the world's ecoregions: How well connected are they? *Ecological Indicators*, 76, 144–158.

SCDB. (2004). *Programa de Trabajo sobre Áreas Protegidas (Programas de trabajo del CDB)*. Montreal.

Schipper, J., Chanson, J. S., Chiozza, F., Cox, N. a, Hoffmann, M., Katariya, V., ... Young, B. E. (2008). The status of the world's land and marine mammals: diversity, threat, and knowledge. *Science*, 322(5899), 225–230.

Segura, A. M., Fariña, R. A., & Arim, M. (2016). Exceptional body sizes but typical trophic structure in a Pleistocene food web. *Biology Letters*, 12(5), 20160228.

Seymour, M., Fronhofer, E. a., & Altermatt, F. (2015). Dendritic network structure and dispersal affect temporal dynamics of diversity and species persistence. *Oikos*, (February), 908–916.

Sinclair, A. R. E. (2003). The Role of Mammals As Ecosystem Landscapers. *Alces*, 39, 161–176.

Soutullo, A. (2008). *Pautas metodológicas para el diseño de un sistema eficiente de áreas protegidas en Uruguay (Serie Documentos de Trabajo No. 14)*.

- Soutullo, A., & Bartesaghi, L. (2009). Propuesta de diseño de un Sistema Nacional de Áreas Protegidas representativo y eficiente: prioridades territoriales y temporales para la creación de áreas protegidas. In Serie Documentos de Trabajo N° 20 (pp. 1–36). Montevideo: SNAP.
- Soutullo, A., Bartesaghi, L., Berazategui, P., Clavijo, C., Díaz, I., Faccio, C., ... González, E. M. (2010). Diseño espacial del Sistema Natural de Áreas Protegidas de Uruguay: sitios a integrar al sistema, prioridades de conservación en esos sitios y aportes a la protección de la biodiversidad fuera de áreas protegidas (Serie Documentos de Trabajo No. 24).
- Soutullo, A., Bartesaghi, L., Rios, M., Szephegyi, M., & Di Minin, E. (2014). Prioridades espaciales para la expansión y consolidación del SNAP en el período 2015-2020 (Documento elaborado en el marco del proyecto “Fortalecimiento del Proceso de Implementación del Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Uruguay” MVOTMA/DINAMA - PNUD/GEF (Proyecto URU/06/G34).
- Soutullo, A., Clavijo, C., & Martínez-Lanfranco, J. A. (2013). Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares. Montevideo: SNAP/DINAMA/MVOTMA y DICYT/ MEC.
- Suarez-Pirez, C., & Soutullo, A. (2015). Actualización de los objetivos de conservación del Sistema Nacional de Áreas Protegidas del Uruguay. Componente continental y costero (Plan estratégico 2015-2020 No. Documento Subsidiario 1). Proyecto URU/06/G34. PNUD/GEF.
- Taylor, P. D., Fahrig, L., & With, K. A. (2006). Landscape connectivity: a return to the basics. In *Connectivity Conservation* (pp. 21–43).
- Tellería, J. L. (2013). Pérdida de biodiversidad. Causas y consecuencias de la desaparición de las especies. *Memorias R. Soc. Esp. Hist. Nat.* 2ºép., 10(July), 13–25.
- Trakhtenbrot, A., Nathan, R., Perry, G., & Richardson, D. M. (2005a). The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, 11(2), 173–181.
- Trakhtenbrot, A., Nathan, R., Perry, G., & Richardson, D. M. (2005b). The importance of

long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, 11(2), 173–181.

Urban, D. L., & Keitt, T. H. (2001). Landscape Connectivity: a Graph-Theoretic Perspective. *Ecology*, 82(5), 1205–1218.

Urban, D. L., Minor, E. S., Treml, E. A., & Schick, R. S. (2009). Graph models of habitat mosaics. *Ecology Letters*, 12, 260–273.

Van Valkenburgh, B., Wang, X., & Damuth, J. (2004). Cope's Rule, Hypercarnivory, and Extinction in North American Canids. *Science*, 306(5693), 101–104.

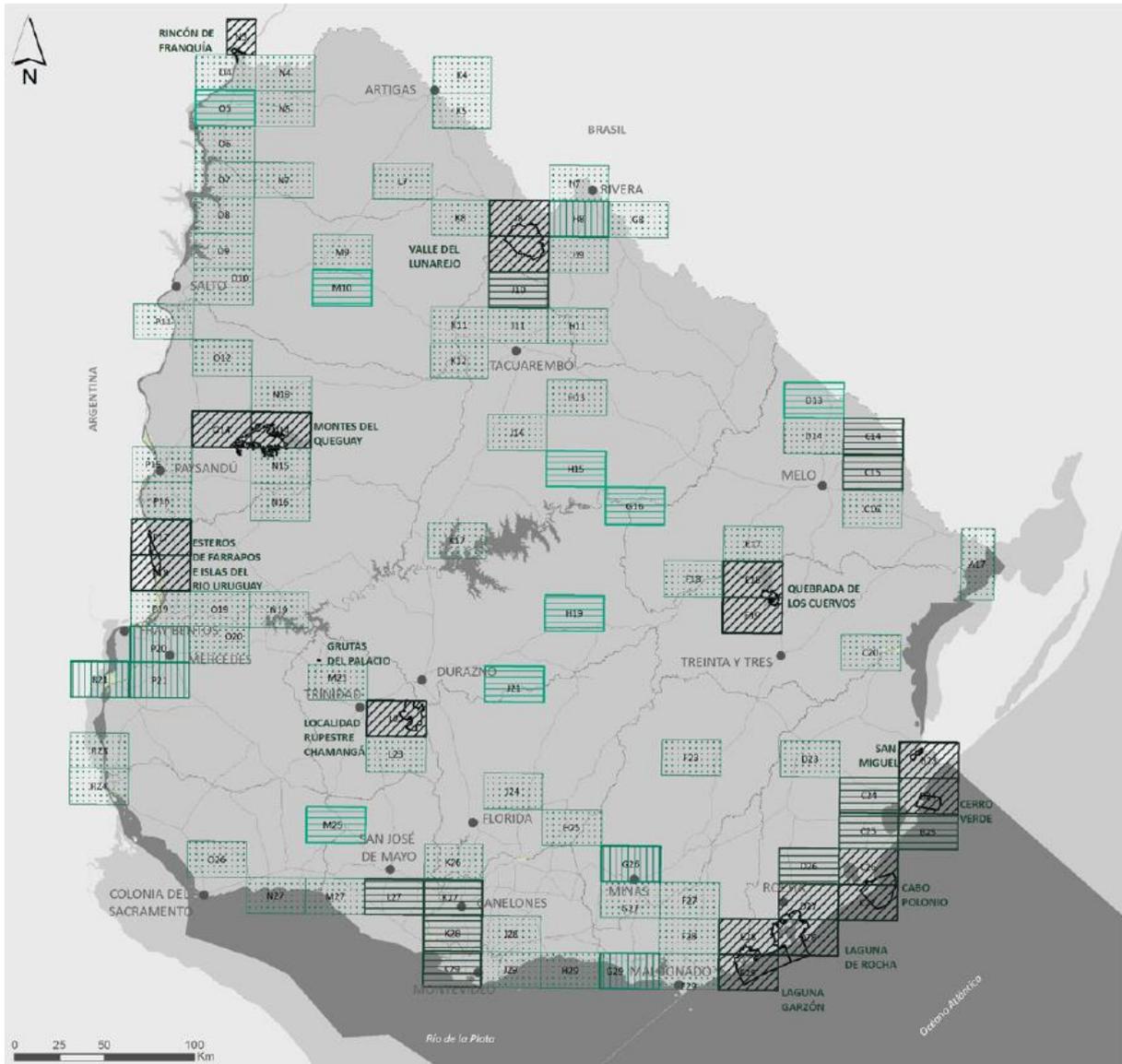
Watts, D. J., & Strogatz, S. H. (1998). Collective dynamics of “small-world” networks. *Nature*, 393(6684), 409–410.

Wiens, J. (2006). Introduction: Connectivity research - what are the issues? In K. R. Crooks & M. Sanjayan (Eds.), *Connectivity Conservation* (pp. 23–27). Cambridge University Press.

Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J. M., Olesen, J. M., Valido, A., & Warren, P. H. (2005). Body size in ecological networks. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(7), 402–409.

## ANEXOS

**Anexo 1-** Red de Sitios de Interés para el SNAP clasificada de acuerdo a las estrategias de acción en el territorio adoptadas para el período 2010-2015 (MVOTMA, 2015).



**Anexo 2.-** Tablas de distancias euclidianas entre áreas para los cuatro escenarios propuestos, los nombres, de las áreas en extenso, de los códigos se encuentran en la Tabla 1.

*Tabla 5.- Matriz de distancia de APs incluidas en el SNAP en la actualidad (Escenario 1).*

	<b>PNCP</b>	<b>PPCV</b>	<b>PNEF</b>	<b>AMEA</b>	<b>MNGP</b>	<b>HSLU</b>	<b>PPLR</b>	<b>AMLG</b>	<b>PPCH</b>	<b>RMMQ</b>	<b>PPQC</b>	<b>AMRF</b>	<b>PNSM</b>	<b>PPVL</b>
<b>PNCP</b>	0,00	55,95	443,85	431,34	337,62	249,81	56,36	79,40	277,86	426,43	174,98	590,02	78,59	413,89
<b>PPCV</b>	55,95	0,00	451,30	440,24	348,31	286,12	107,49	130,86	291,15	422,91	144,81	569,76	27,89	386,52
<b>PNEF</b>	443,85	451,30	0,00	16,55	107,38	265,86	411,77	404,67	167,91	88,53	342,71	286,56	437,07	272,25
<b>AMEA</b>	431,34	440,24	16,55	0,00	93,91	249,61	398,15	390,55	154,35	96,25	335,07	300,41	426,71	277,22
<b>MNGP</b>	337,62	348,31	107,38	93,91	0,00	171,40	304,42	297,38	60,54	127,09	253,43	343,10	336,20	261,63
<b>HSLU</b>	249,81	286,12	265,86	249,61	171,40	0,00	198,04	180,34	128,56	297,89	269,45	510,98	288,20	397,29
<b>PPLR</b>	56,36	107,49	411,77	398,15	304,42	198,04	0,00	23,43	243,88	404,62	190,32	583,00	123,71	416,78
<b>AMLG</b>	79,40	130,86	404,67	390,55	297,38	180,34	23,43	0,00	237,03	402,52	205,12	586,69	146,40	425,05
<b>PPCH</b>	277,86	291,15	167,91	154,35	60,54	128,56	243,88	237,03	0,00	175,42	209,66	383,73	280,86	273,36
<b>RMMQ</b>	426,43	422,91	88,53	96,25	127,09	297,89	404,62	402,52	175,42	0,00	296,37	217,45	404,32	184,81
<b>PPQC</b>	174,98	144,81	342,71	335,07	253,43	269,45	190,32	205,12	209,66	296,37	0,00	425,72	119,60	241,86
<b>AMRF</b>	590,02	569,76	286,56	300,41	343,10	510,98	583,00	586,69	383,73	217,45	425,72	0,00	545,28	192,21
<b>PNSM</b>	78,59	27,89	437,07	426,71	336,20	288,20	123,71	146,40	280,86	404,32	119,60	545,28	0,00	360,60
<b>PPVL</b>	413,89	386,52	272,25	277,22	261,63	397,29	416,78	425,05	273,36	184,81	241,86	192,21	360,60	0,00

Tabla 6.- Matriz de distancias de APs ingresadas y con prioridad de ingreso al 2020 (Escenario 2).

	<b>PNCP</b>	<b>PPCV</b>	<b>PNEF</b>	<b>AMEA</b>	<b>MNGP</b>	<b>HSLU</b>	<b>PPLR</b>	<b>AMLG</b>	<b>PPCH</b>	<b>RMMQ</b>	<b>PPQC</b>	<b>AMRF</b>	<b>PNSM</b>	<b>PPVL</b>	<b>RFLC</b>	<b>LN</b>	<b>LC</b>	<b>PC</b>
<b>PNCP</b>	0,00	55,95	443,85	431,34	337,62	249,81	56,36	79,40	277,86	426,43	174,98	590,02	78,59	413,89	16,64	43,93	400,29	240,03
<b>PPCV</b>	55,95	0,00	451,30	440,24	348,31	286,12	107,49	130,86	291,15	422,91	144,81	569,76	27,89	386,52	57,28	18,97	374,85	192,38
<b>PNEF</b>	443,85	451,30	0,00	16,55	107,38	265,86	411,77	404,67	167,91	88,53	342,71	286,56	437,07	272,25	427,38	436,11	255,50	410,57
<b>AMEA</b>	431,34	440,24	16,55	0,00	93,91	249,61	398,15	390,55	154,35	96,25	335,07	300,41	426,71	277,22	414,93	424,75	259,86	405,91
<b>MNGP</b>	337,62	348,31	107,38	93,91	0,00	171,40	304,42	297,38	60,54	127,09	253,43	343,10	336,20	261,63	321,25	332,32	241,94	334,93
<b>HSLU</b>	249,81	286,12	265,86	249,61	171,40	0,00	198,04	180,34	128,56	297,89	269,45	510,98	288,20	397,29	237,23	267,17	377,69	369,33
<b>PPLR</b>	56,36	107,49	411,77	398,15	304,42	198,04	0,00	23,43	243,88	404,62	190,32	583,00	123,71	416,78	50,21	90,79	401,31	271,43
<b>AMLG</b>	79,40	130,86	404,67	390,55	297,38	180,34	23,43	0,00	237,03	402,52	205,12	586,69	146,40	425,05	73,59	113,95	408,93	290,08
<b>PPCH</b>	277,86	291,15	167,91	154,35	60,54	128,56	243,88	237,03	0,00	175,42	209,66	383,73	280,86	273,36	261,60	274,57	253,49	299,77
<b>RMMQ</b>	426,43	422,91	88,53	96,25	127,09	297,89	404,62	402,52	175,42	0,00	296,37	217,45	404,32	184,81	409,82	410,23	168,91	348,21
<b>PPQC</b>	174,98	144,81	342,71	335,07	253,43	269,45	190,32	205,12	209,66	296,37	0,00	425,72	119,60	241,86	161,97	139,79	230,05	100,01
<b>AMRF</b>	590,02	569,76	286,56	300,41	343,10	510,98	583,00	586,69	383,73	217,45	425,72	0,00	545,28	192,21	574,40	562,29	198,50	428,35
<b>PNSM</b>	78,59	27,89	437,07	426,71	336,20	288,20	123,71	146,40	280,86	404,32	119,60	545,28	0,00	360,60	75,13	34,79	349,41	164,78
<b>PPVL</b>	413,89	386,52	272,25	277,22	261,63	397,29	416,78	425,05	273,36	184,81	241,86	192,21	360,60	0,00	399,39	381,41	19,92	236,17
<b>RFLC</b>	16,64	57,28	427,38	414,93	321,25	237,23	50,21	73,59	261,60	409,82	161,97	574,40	75,13	399,39	0,00	41,05	385,51	231,70
<b>LN</b>	43,93	18,97	436,11	424,75	332,32	267,17	90,79	113,95	274,57	410,23	139,79	562,29	34,79	381,41	41,05	0,00	368,98	197,06
<b>LC</b>	400,29	374,85	255,50	259,86	241,94	377,69	401,31	408,93	253,49	168,91	230,05	198,50	349,41	19,92	385,51	368,98	0,00	232,11
<b>PC</b>	240,03	192,38	410,57	405,91	334,93	369,33	271,43	290,08	299,77	348,21	100,01	428,35	164,78	236,17	231,70	197,06	232,11	0,00

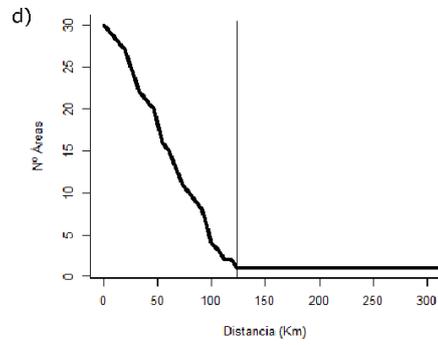
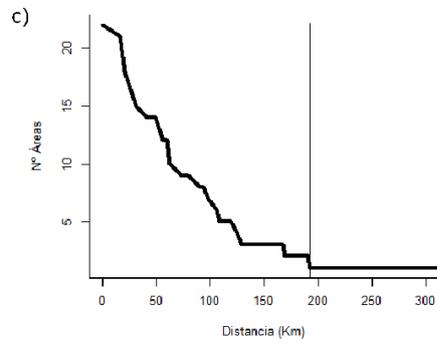
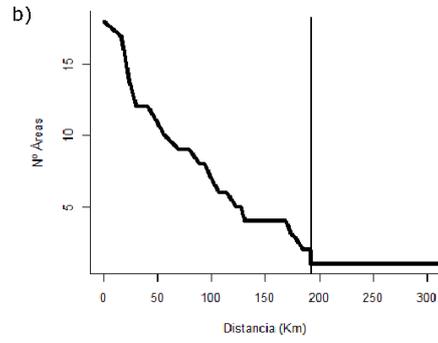
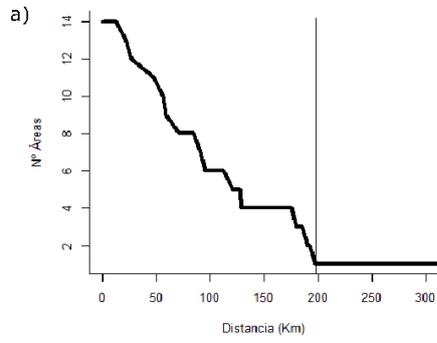
Tabla 7.- Matriz de distancias de APs ingresadas, con prioridad de ingreso al 2020 y condicionadas (Escenario 3).

	PNCP	PPCV	PNEF	AMEA	MNGP	HSLU	PPLR	AMLG	PPCH	RMMQ	PPQC	AMRF	PNSM	PPVL	RFLC	LN	LC	PC	AR	CN	SA	VS
<b>PNCP</b>	0,00	55,95	443,85	431,34	337,62	249,81	56,36	79,40	277,86	426,43	174,98	590,02	78,59	413,89	16,64	43,93	400,29	240,03	139,92	411,83	147,36	430,26
<b>PPCV</b>	55,95	0,00	451,30	440,24	348,31	286,12	107,49	130,86	291,15	422,91	144,81	569,76	27,89	386,52	57,28	18,97	374,85	192,38	169,25	380,73	192,13	445,36
<b>PNEF</b>	443,85	451,30	0,00	16,55	107,38	265,86	411,77	404,67	167,91	88,53	342,71	286,56	437,07	272,25	427,38	436,11	255,50	410,57	314,00	302,20	350,70	62,65
<b>AMEA</b>	431,34	440,24	16,55	0,00	93,91	249,61	398,15	390,55	154,35	96,25	335,07	300,41	426,71	277,22	414,93	424,75	259,86	405,91	300,12	306,61	335,60	49,65
<b>MNGP</b>	337,62	348,31	107,38	93,91	0,00	171,40	304,42	297,38	60,54	127,09	253,43	343,10	336,20	261,63	321,25	332,32	241,94	334,93	206,63	285,91	245,38	100,12
<b>HSLU</b>	249,81	286,12	265,86	249,61	171,40	0,00	198,04	180,34	128,56	297,89	269,45	510,98	288,20	397,29	237,23	267,17	377,69	369,33	118,31	413,81	109,18	224,97
<b>PPLR</b>	56,36	107,49	411,77	398,15	304,42	198,04	0,00	23,43	243,88	404,62	190,32	583,00	123,71	416,78	50,21	90,79	401,31	271,43	98,41	418,96	92,20	391,85
<b>AMLG</b>	79,40	130,86	404,67	390,55	297,38	180,34	23,43	0,00	237,03	402,52	205,12	586,69	146,40	425,05	73,59	113,95	408,93	290,08	91,05	428,82	72,17	381,52
<b>PPCH</b>	277,86	291,15	167,91	154,35	60,54	128,56	243,88	237,03	0,00	175,42	209,66	383,73	280,86	273,36	261,60	274,57	253,49	299,77	146,17	292,83	187,45	154,21
<b>RMMQ</b>	426,43	422,91	88,53	96,25	127,09	297,89	404,62	402,52	175,42	0,00	296,37	217,45	404,32	184,81	409,82	410,23	168,91	348,21	312,60	215,30	361,14	144,94
<b>PPQC</b>	174,98	144,81	342,71	335,07	253,43	269,45	190,32	205,12	209,66	296,37	0,00	425,72	119,60	241,86	161,97	139,79	230,05	100,01	167,30	237,47	224,37	353,27
<b>AMRF</b>	590,02	569,76	286,56	300,41	343,10	510,98	583,00	586,69	383,73	217,45	425,72	0,00	545,28	192,21	574,40	562,29	198,50	428,35	503,16	211,54	559,24	349,20
<b>PNSM</b>	78,59	27,89	437,07	426,71	336,20	288,20	123,71	146,40	280,86	404,32	119,60	545,28	0,00	360,60	75,13	34,79	349,41	164,78	169,94	354,04	201,21	434,66
<b>PPVL</b>	413,89	386,52	272,25	277,22	261,63	397,29	416,78	425,05	273,36	184,81	241,86	192,21	360,60	0,00	399,39	381,41	19,92	236,17	352,80	31,38	413,94	322,22
<b>RFLC</b>	16,64	57,28	427,38	414,93	321,25	237,23	50,21	73,59	261,60	409,82	161,97	574,40	75,13	399,39	0,00	41,05	385,51	231,70	125,20	398,00	137,48	414,28
<b>LN</b>	43,93	18,97	436,11	424,75	332,32	267,17	90,79	113,95	274,57	410,23	139,79	562,29	34,79	381,41	41,05	0,00	368,98	197,06	150,44	377,12	173,56	428,72
<b>LC</b>	400,29	374,85	255,50	259,86	241,94	377,69	401,31	408,93	253,49	168,91	230,05	198,50	349,41	19,92	385,51	368,98	0,00	232,11	335,17	46,75	396,04	304,17
<b>PC</b>	240,03	192,38	410,57	405,91	334,93	369,33	271,43	290,08	299,77	348,21	100,01	428,35	164,78	236,17	231,70	197,06	232,11	0,00	265,75	219,27	320,21	431,87
<b>AR</b>	139,92	169,25	314,00	300,12	206,63	118,31	98,41	91,05	146,17	312,60	167,30	503,16	169,94	352,80	125,20	150,44	335,17	265,75	0,00	361,17	62,01	293,59
<b>CN</b>	411,83	380,73	302,20	306,61	285,91	413,81	418,96	428,82	292,83	215,30	237,47	211,54	354,04	31,38	398,00	377,12	46,75	219,27	361,17	0,00	422,93	350,77
<b>SA</b>	147,36	192,13	350,70	335,60	245,38	109,18	92,20	72,17	187,45	361,14	224,37	559,24	201,21	413,94	137,48	173,56	396,04	320,21	62,01	422,93	0,00	320,76
<b>VS</b>	430,26	445,36	62,65	49,65	100,12	224,97	391,85	381,52	154,21	144,94	353,27	349,20	434,66	322,22	414,28	428,72	304,17	431,87	293,59	350,77	320,76	0,00

Tabla 8.- Matriz de distancias de todas las áreas con posibilidad de ingreso al SNAP (Escenario 4).

	PNCP	PPCV	PNEF	AMEA	MNGP	HSLU	PPLR	AMLG	PPCH	RMMQ	PPQC	AMRF	PNSM	PPVL	RFLC	LN	LC	PC	AR	CN	SA	VS	AC	CHI	CLA	329	MAL	NQ	RC	RY
<b>PNCP</b>	0,00	55,95	443,85	431,34	337,62	249,81	56,36	79,40	277,86	426,43	174,98	590,02	78,59	413,89	16,64	43,93	400,29	240,03	139,92	411,83	147,36	430,26	276,49	230,05	290,27	254,94	305,13	569,51	450,52	234,18
<b>PPCV</b>	55,95	0,00	451,30	440,24	348,31	286,12	107,49	130,86	291,15	422,91	144,81	569,76	27,89	386,52	57,28	18,97	374,85	192,38	169,25	380,73	192,13	445,36	233,93	223,71	270,90	233,35	330,26	551,55	434,99	240,24
<b>PNEF</b>	443,85	451,30	0,00	16,55	107,38	265,86	411,77	404,67	167,91	88,53	342,71	286,56	437,07	272,25	427,38	436,11	255,50	410,57	314,00	302,20	350,70	62,65	376,43	235,05	239,28	267,58	180,28	255,00	183,35	211,29
<b>AMEA</b>	431,34	440,24	16,55	0,00	93,91	249,61	398,15	390,55	154,35	96,25	335,07	300,41	426,71	277,22	414,93	424,75	259,86	405,91	300,12	306,61	335,60	49,65	373,48	226,57	236,12	262,71	163,93	268,91	192,26	200,00
<b>MNGP</b>	337,62	348,31	107,38	93,91	0,00	171,40	304,42	297,38	60,54	127,09	253,43	343,10	336,20	261,63	321,25	332,32	241,94	334,93	206,63	285,91	245,38	100,12	310,89	144,36	178,60	194,99	93,43	313,34	208,41	108,90
<b>HSLU</b>	249,81	286,12	265,86	249,61	171,40	0,00	198,04	180,34	128,56	297,89	269,45	510,98	288,20	397,29	237,23	267,17	377,69	369,33	118,31	413,81	109,18	224,97	370,05	200,77	277,48	268,97	85,91	482,16	370,53	151,53
<b>PPLR</b>	56,36	107,49	411,77	398,15	304,42	198,04	0,00	23,43	243,88	404,62	190,32	583,00	123,71	416,78	50,21	90,79	401,31	271,43	98,41	418,96	92,20	391,85	300,28	217,17	287,76	256,22	260,49	560,26	440,19	208,80
<b>AMLG</b>	79,40	130,86	404,67	390,55	297,38	180,34	23,43	0,00	237,03	402,52	205,12	586,69	146,40	425,05	73,59	113,95	408,93	290,08	91,05	428,82	72,17	381,52	316,52	220,95	294,84	265,14	247,29	563,08	443,00	206,96
<b>PPCH</b>	277,86	291,15	167,91	154,35	60,54	128,56	243,88	237,03	0,00	175,42	209,66	383,73	280,86	273,36	261,60	274,57	253,49	299,77	146,17	292,83	187,45	154,21	284,09	106,53	165,30	169,76	75,45	355,55	242,16	58,52
<b>RMMQ</b>	426,43	422,91	88,53	96,25	127,09	297,89	404,62	402,52	175,42	0,00	296,37	217,45	404,32	184,81	409,82	410,23	168,91	348,21	312,60	215,30	361,14	144,94	307,79	199,21	175,73	210,28	219,86	187,07	96,18	195,88
<b>PPQC</b>	174,98	144,81	342,71	335,07	253,43	269,45	190,32	205,12	209,66	296,37	0,00	425,72	119,60	241,86	161,97	139,79	230,05	100,01	167,30	237,47	224,37	353,27	112,59	109,37	129,80	91,53	273,77	408,52	294,23	151,16
<b>AMRF</b>	590,02	569,76	286,56	300,41	343,10	510,98	583,00	586,69	383,73	217,45	425,72	0,00	545,28	192,21	574,40	562,29	198,50	428,35	503,16	211,54	559,24	349,20	375,59	365,98	300,02	336,69	436,48	31,58	144,59	386,05
<b>PNSM</b>	78,59	27,89	437,07	426,71	336,20	288,20	123,71	146,40	280,86	404,32	119,60	545,28	0,00	360,60	75,13	34,79	349,41	164,78	169,94	354,04	201,21	434,66	206,04	205,77	247,63	209,69	325,47	527,73	412,17	227,37
<b>PPVL</b>	413,89	386,52	272,25	277,22	261,63	397,29	416,78	425,05	273,36	184,81	241,86	192,21	360,60	0,00	399,39	381,41	19,92	236,17	352,80	31,38	413,94	322,22	183,58	210,74	131,03	160,63	344,70	182,66	105,51	249,10
<b>RFLC</b>	16,64	57,28	427,38	414,93	321,25	237,23	50,21	73,59	261,60	409,82	161,97	574,40	75,13	399,39	0,00	41,05	385,51	231,70	125,20	398,00	137,48	414,28	266,00	213,66	274,87	239,93	290,26	553,66	434,52	217,57
<b>LN</b>	43,93	18,97	436,11	424,75	332,32	267,17	90,79	113,95	274,57	410,23	139,79	562,29	34,79	381,41	41,05	0,00	368,98	197,06	150,44	377,12	173,56	428,72	235,54	211,15	262,55	225,61	312,08	543,28	425,79	224,84
<b>LC</b>	400,29	374,85	255,50	259,86	241,94	377,69	401,31	408,93	253,49	168,91	230,05	198,50	349,41	19,92	385,51	368,98	0,00	232,11	335,17	46,75	396,04	304,17	180,55	192,84	114,18	145,79	324,78	185,93	96,33	230,00
<b>PC</b>	240,03	192,38	410,57	405,91	334,93	369,33	271,43	290,08	299,77	348,21	100,01	428,35	164,78	236,17	231,70	197,06	232,11	0,00	265,75	219,27	320,21	431,87	53,26	193,65	173,05	143,20	368,60	417,89	318,15	242,67
<b>AR</b>	139,92	169,25	314,00	300,12	206,63	118,31	98,41	91,05	146,17	312,60	167,30	503,16	169,94	352,80	125,20	150,44	335,17	265,75	0,00	361,17	62,01	293,59	277,43	142,41	222,04	199,01	165,22	478,24	358,67	118,43
<b>CN</b>	411,83	380,73	302,20	306,61	285,91	413,81	418,96	428,82	292,83	215,30	237,47	211,54	354,04	31,38	398,00	377,12	46,75	219,27	361,17	0,00	422,93	350,77	166,03	221,01	140,00	163,96	365,82	205,57	136,68	263,47
<b>SA</b>	147,36	192,13	350,70	335,60	245,38	109,18	92,20	72,17	187,45	361,14	224,37	559,24	201,21	413,94	137,48	173,56	396,04	320,21	62,01	422,93	0,00	320,76	336,17	203,23	283,49	261,02	182,46	533,32	414,69	173,25
<b>VS</b>	430,26	445,36	62,65	49,65	100,12	224,97	391,85	381,52	154,21	144,94	353,27	349,20	434,66	322,22	414,28	428,72	304,17	431,87	293,59	350,77	320,76	0,00	403,89	243,98	267,57	289,67	140,09	317,65	241,12	208,19
<b>AC</b>	276,49	233,93	376,43	373,48	310,89	370,05	300,28	316,52	284,09	307,79	112,59	375,59	206,04	183,58	266,00	235,54	180,55	53,26	277,43	166,03	336,17	403,89	0,00	178,47	137,36	116,11	356,93	365,82	269,47	230,59
<b>CHI</b>	230,05	223,71	235,05	226,57	144,36	200,77	217,17	220,95	106,53	199,21	109,37	365,98	205,77	210,74	213,66	211,15	192,84	193,65	142,41	221,01	203,23	243,98	178,47	0,00	81,01	68,48	178,47	343,11	223,08	52,50
<b>CLA</b>	290,27	270,90	239,28	236,12	178,60	277,48	287,76	294,84	165,30	175,73	129,80	300,02	247,63	131,03	274,87	262,55	114,18	173,05	222,04	140,00	283,49	267,57	137,36	81,01	0,00	38,28	240,74	280,77	164,62	125,96
<b>329</b>	254,94	233,35	267,58	262,71	194,99	268,97	256,22	265,14	169,76	210,28	91,53	336,69	209,69	160,63	239,93	225,61	145,79	143,20	199,01	163,96	261,02	289,67	116,11	68,48	38,28	0,00	244,12	318,21	202,80	120,37
<b>MAL</b>	305,13	330,26	180,28	163,93	93,43	85,91	260,49	247,29	75,45	219,86	273,77	436,48	325,47	344,70	290,26	312,08	324,78	368,60	165,22	365,82	182,46	140,09	356,93	178,47	240,74	244,12	0,00	406,60	301,03	126,66
<b>NQ</b>	569,51	551,55	255,00	268,91	313,34	482,16	560,26	563,08	355,55	187,07	408,52	31,58	527,73	182,66	553,66	543,28	185,93	417,89	478,24	205,57	533,32	317,65	365,82	343,11	280,77	318,21	406,60	0,00	120,11	360,46
<b>RC</b>	450,52	434,99	183,35	192,26	208,41	370,53	440,19	443,00	242,16	96,18	294,23	144,59	412,17	105,51	434,52	425,79	96,33	318,15	358,67	136,68	414,69	241,12	269,47	223,08	164,62	202,80	301,03	120,11	0,00	241,47
<b>RY</b>	234,18	240,24	211,29	200,00	108,90	151,53	208,80	206,96	58,52	195,88	151,16	386,05	227,37	249,10	217,57	224,84	230,00	242,67	118,43	263,47	173,25	208,19	230,59	52,50	125,96	120,37	126,66	360,46	241,47	0,00

**Anexo 3.-** Gráficos para la obtención de los umbrales de percolación para los cuatro escenarios propuestos: a), escenario 1, b), escenario 2, c), escenario 3, y d), escenario 4.



**Anexo 4.-** Mapa con la ubicación de los centroides de todas las áreas consideradas en el análisis (Tabla 1).

