



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL COMAHUE CENTRO  
REGIONAL BARILOCHE

**FACTORES QUE AFECTAN EL PATRÓN DE DISTRIBUCIÓN DE  
LOS GUANACOS EN EL NOROESTE DE ARGENTINA**



Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctor en Biología

**Licenciado Alvaro Wurstten**

**Directora:** Dra. Susan Walker

**Co-director:** Dr. Andrés Novaro

AÑO 2014

# **AGRADECIMIENTOS**

A Lina Moreno, Verónica Cailly Arnulphi, Ben Graves, Ana Luz Alzogaray, Ernesto Juan, Anibal Massut, Vanina Oviedo, Gabriela Pacheco, Iván Gil, Rosa Montecchiani, Lia Piaggio Kokot, Verónica Beninato, Verónica Lahoz, Patricia Gorordo, Exequiel Gonzalez, Guillermina Galvani, Alejandro Gómez y a Mauricio Perez por la invaluable ayuda en los largos días de trabajo de campo.

A los jurados Dr. Ricardo Baldi, Dra. Stella Giannoni y Dr. Carlos Borghi por los comentarios y sugerencias que enriquecieron la tesis.

Al cuerpo de Guardafaunas de la Reserva Provincial Laguna Brava y al cuerpo de Agentes de Conservación de la Reserva Provincial San Guillermo del Refugio “Jacinto González” por el apoyo brindado y las noches compartidas.

A Susan Walker y Andrés Novaro, mis directores, por su guía, dedicación y paciencia.

A Justo “Tito” Marquez por su desinteresada ayuda en la identificación y clasificación de las especies vegetales.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por brindarme la posibilidad de realizar esta tesis a través del otorgamiento de las becas doctorales tipo I y II.

A la Wildlife Conservation Society por el soporte y el financiamiento de las salidas a campo.

A la Secretaría de Ambiente de la Provincia de la Rioja por brindarme los permisos necesarios para realizar el trabajo en la Reserva Provincial Laguna Brava.

A la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable y a la Subsecretaría de Conservación y Áreas Protegidas de la Provincia de San Juan por autorizar los trabajos en la Reserva Provincial San Guillermo.

A mi familia, por esperar tanto tiempo.

## RESUMEN

Los guanacos ocupan un espacio ecológico relevante en ambientes áridos y semiáridos de la República Argentina, sin embargo amenazas como la sobreexplotación, la degradación del ambiente debido al sobrepastoreo y el conflicto con las actividades extractivas provocaron una retracción en su distribución y abundancia. La falta de conocimientos acerca de los aspectos básicos de su ecología en la mayor parte de las áreas que ocupa impide revertir la declinación de la especie y manejar adecuadamente las poblaciones remanentes. Las reservas Laguna Brava en La Rioja y San Guillermo en San Juan forman parte de un conjunto de áreas protegidas consideradas esenciales para la conservación de los camélidos. Sin embargo el objetivo principal de ambas áreas es la protección solo de la vicuña. Las actividades humanas más importantes en el área son la cría de ganado, la agricultura y la exploración minera. El objetivo general de la tesis fue establecer cuáles son los factores que regulan la distribución de los guanacos en el paisaje San Guillermo-Laguna Brava. Para ello se elaboraron los siguientes objetivos específicos: a) conocer la distribución de los guanacos, las vicuñas y el ganado en el gradiente altitudinal presente en el área; b) evaluar el potencial de competencia entre los guanacos, las vicuñas y el ganado doméstico; c) relacionar la distribución de los guanacos en el paisaje con la productividad y la calidad de la vegetación; d) establecer que variables explican mejor la distribución a través del uso de modelos de selección de recursos y e) proponer medidas de manejo para las poblaciones de guanacos. Se realizaron transectas de ancho variable para conocer la distribución de todos los ungulados, cada observación fue asignada a uno de los cinco tipos de hábitat y a uno de los cinco estratos altitudinales en los que fue dividida el área de estudio. Se estimó la productividad de la vegetación a través del uso del índice NDVI. Se estimó la calidad de la vegetación a través del contenido de proteínas, fibras y energía digestible de las especies más abundantes en cada estrato altitudinal. Se desarrollaron modelos estacionales de selección de recursos utilizando como variables a la distancia a otro grupo de guanacos, distancia a otro grupo de vicuñas, distancia a la vega más cercana y valor del índice de productividad NDVI. Los guanacos del paisaje San Guillermo-Laguna Brava tuvieron su pico de abundancia en los arbustales ubicados entre los 3000 y los 3500 msnm y se observó una disminución paulatina tanto hacia las zonas más altas como hacia las zonas más bajas. Durante el verano la densidad de animales aumentó significativamente entre los 3500 y los 4000 msnm por lo que al menos parte de la población es migratoria. Las vicuñas fueron más abundantes por encima de los 3500 msnm mientras que el ganado tuvo una densidad muy baja en toda el área de estudio. La mayor parte de la población de guanacos estuvo fuera de las áreas protegidas. No hubo indicios de competencia con las vicuñas debido a la segregación altitudinal ni con el ganado debido a la baja densidad de estos últimos. Los guanacos seleccionaron arbustales bajos por encima de los 3000 msnm, hábitats marginales desde el punto de vista de la calidad y cantidad de recursos. Las vegas fueron ambientes críticos para todos los ungulados, principalmente durante el verano, a pesar de la poca representación que tienen en el área. Es necesario que se aumenten los controles y se

implementen medidas para evitar el efecto negativo de las actividades humanas como la caza, la ganadería o la exploración minera sobre las poblaciones de guanacos.

## **ABSTRACT**

The guanacos are the most important herbivores in the arid and semiarid environments of Argentina. However threats like over-exploitation, habitat degradation due to livestock overgrazing, and conflicts with extractive industries caused a shrinkage in their distribution and abundance. The knowledge of basic aspect of their ecology is insufficient in most of the areas occupied by the species, preventing reverse the decline and properly manage the remaining populations. Laguna Brava and San Guillermo reserves are considered as essentials to the vicuñas and guanaco conservation. Nevertheless the target specie of both areas was only the vicuñas. Human activities in the area include livestock raising, agriculture and mining exploration. The main objective of the thesis was to establish which factors are regulating the guanaco distribution in the San Guillermo-Laguna Brava landscape. To achieve this general objective a series of specific objectives: a) to know the distribution of guanacos and their possible competitors in the altitudinal gradient present in the area; b) to evaluate the potential competition between guanacos, vicuñas and livestock; c) to relate the landscape guanaco distribution with the availability and productivity of the vegetation; d) to establish which variables are most important using resource selection functions, and e) to propose management measures to the guanaco populations. Variable wide transect were used to know the distribution of all the ungulate species, each observation was assigned to a one of a five habitat type and a one of the five altitudinal strata which was divided the study area. Vegetation productivity was estimated using NDVI index. Vegetation quality was estimated using crude protein, crude fiber and digestible energy contains in the most abundant species in each altitudinal stratum. Seasonal resource selection functions were developed using distance to the next guanaco group, distance to vicuña group, distance to nearest vega and NDVI index as covariables. Guanacos were most abundant in the shrubland between 3000 and 3500 masl, decreasing both to the lowland and to the areas above 3500 masl. Guanaco density increased significantly between 3500 and 4000 masl meaning that at least part of the population is migratory. Vicuñas were more abundant above 3500 masl while the livestock density was very low throughout the study area. Most of the guanaco population were out of the limits of the protected areas. There was no evidence of competition neither with the vicuñas because the altitudinal segregation nor the livestock due to the low density of the latter. Guanacos used suboptimal habitats considering the quality and availability of the resources, probably due to anthropic factors. Vegas were critical habitats to all the ungulates, mainly in summer, despite the scarce representation in the study area. To conserve the guanaco population of the San Guillermo-Laguna Brava landscape more effective controls are needed to avoid the negative effects of the human activities as poaching and livestock grazing. Also is important to establish measures to improve the conservation of the vegas, affected mainly by mining exploration activities and livestock to a lesser extent.

## **ÍNDICE**

<b><u>AGRADECIMIENTOS</u></b>	<b><u>2</u></b>
<b><u>RESUMEN</u></b>	<b><u>3</u></b>
<b><u>ABSTRACT</u></b>	<b><u>5</u></b>
<b><u>CAPÍTULO I: Antecedentes y planteo del problema</u></b>	<b><u>7</u></b>
<b><u>Introducción</u></b>	<b><u>8</u></b>
<b><u>Características de la especie</u></b>	<b><u>11</u></b>
<b><u>Área de estudio</u></b>	<b><u>14</u></b>
<b><u>CAPÍTULO II: Densidad y tamaño de grupo de los guanacos y sus posibles competidores</u></b>	<b><u>18</u></b>
<b><u>Introducción</u></b>	<b><u>19</u></b>
<b><u>Métodos</u></b>	<b><u>20</u></b>
<b><u>Resultados</u></b>	<b><u>22</u></b>
<b><u>Conclusiones</u></b>	<b><u>27</u></b>
<b><u>CAPÍTULO III: Relación entre la distribución de los guanacos y la cantidad y calidad de la vegetación</u></b>	<b><u>30</u></b>
<b><u>Introducción</u></b>	<b><u>31</u></b>
<b><u>Métodos</u></b>	<b><u>32</u></b>
<b><u>Resultados</u></b>	<b><u>35</u></b>
<b><u>Discusión y Conclusiones</u></b>	<b><u>44</u></b>
<b><u>CAPÍTULO IV: Uso y preferencia de hábitats de guanacos, vicuñas y ganado en un gradiente altitudinal en el noroeste de argentina</u></b>	<b><u>48</u></b>
<b><u>Introducción</u></b>	<b><u>49</u></b>
<b><u>Materiales y métodos</u></b>	<b><u>52</u></b>
<b><u>Resultados</u></b>	<b><u>54</u></b>
<b><u>Discusión</u></b>	<b><u>58</u></b>
<b><u>CAPÍTULO V: Modelos estacionales de selección de recursos de las poblaciones de guanacos</u></b>	<b><u>61</u></b>
- <b><u>Introducción</u></b>	<b><u>62</u></b>
- <b><u>Métodos</u></b>	<b><u>64</u></b>
- <b><u>Resultados y discusión</u></b>	<b><u>67</u></b>
- <b><u>Conclusiones</u></b>	<b><u>74</u></b>
<b><u>CAPÍTULO VI: Conclusiones generales</u></b>	<b><u>76</u></b>
<b><u>Conclusiones generales</u></b>	<b><u>77</u></b>
<b><u>CAPÍTULO VII: Bibliografía</u></b>	<b><u>82</u></b>
<b><u>Bibliografía</u></b>	<b><u>83</u></b>

**CAPÍTULO I**  
**ANTECEDENTES Y PLANTEO DEL PROBLEMA**

# **CAPÍTULO I**

## **ANTECEDENTES Y PLANTEO DEL PROBLEMA**

### INTRODUCCIÓN

Los guanacos ocupan un espacio ecológico relevante en ambientes áridos y semiáridos de la República Argentina, sin embargo han sufrido considerables amenazas a su conservación, lo que ha provocado una retracción en su distribución y abundancia (Puig & Videla 2007).

Esta especie fue el ungulado más abundante en el sur del continente desde el Pleistoceno hasta la introducción del ganado doméstico (Franklin 1982). Se estima que antes de la colonización europea había entre 30 y 50 millones de individuos (Raedeke 1979). Sin embargo con la llegada de los españoles sus poblaciones disminuyeron drásticamente. Se estima que a fines del siglo XIX había 7 millones de animales mientras que actualmente solo quedan alrededor de 600000 ejemplares ocupando un 40 % de su distribución original (Puig 1995, Franklin et al. 1997, Baldi et al 2008). Sin embargo la mayor parte de los animales se encuentran en la Patagonia con densidades entre 2 y 5 guanacos/km<sup>2</sup> mientras que al norte del Río Colorado la densidad promedio es de menos de 1 guanaco/km<sup>2</sup> (Baldi et al 2008). Las principales amenazas que afectan a las poblaciones de guanacos son la sobreexplotación, la degradación del ambiente debido al sobrepastoreo con ganado doméstico, el conflicto con las actividades extractivas y la competencia interespecífica (Raedeke 1979; Franklin 1982, Miller et al. 1983, Cunazza et al. 1995; Cuellar y Fuentes 2000, Puig et al. 2001, Baldi et al. 2001; Baldi et al. 2004; Baldi 2013). Históricamente, el guanaco fue un recurso de importancia económica, hay registros de uso de la especie por parte de los pueblos originarios tanto en la Patagonia como en el norte de su distribución y aunque actualmente su caza está prohibida es usado por los pobladores locales como fuente de proteínas y para aprovechar los cueros (Casamiquela 1983, De Lamo 1999). Además del uso a pequeña escala hasta el año 1993 estaba permitida la exportación de cueros tanto de chulengos (crías) como de adultos, momento en el que se prohibió su comercialización debido a la reducción de sus poblaciones y a la falta de información para establecer los cupos de caza (Ojeda & Mares 1982). En la actualidad solo se permite el uso de vellones obtenidos a partir de la esquila en vivo únicamente (Ribeiro & Lizurume 1995; Baldi et al. 2006).

La falta de conocimientos acerca de los aspectos básicos de su ecología en la mayor parte de las áreas que ocupa impide tomar medidas que logren revertir la declinación de la especie y manejar adecuadamente las poblaciones remanentes del guanaco en su rango de distribución. La mayor parte de los estudios fueron realizados en la Patagonia mientras que al norte del Río Colorado los trabajos son escasos. Una excepción son los estudios realizados en la reserva provincial La Payunia en el sur de Mendoza donde hubo un desarrollo continuo de trabajos que tienen como principal objeto a los guanacos.

Las reservas Laguna Brava en La Rioja y San Guillermo en la provincia de San Juan forman parte de un

conjunto de áreas protegidas consideradas esenciales para la conservación de los camélidos (Cajal y Puig 1992). Sin embargo el objetivo principal de ambas áreas es la protección solo de la vicuña, ya que fueron creadas en el marco de un plan de protección integral de la especie debido a la amenaza de extinción que sufrían sus poblaciones. Por lo tanto los manejadores que planificaron el diseño y la localización de las reservas no contemplaron particularmente los requerimientos ecológicos de los guanacos. De la misma manera no existen estudios específicos sobre las poblaciones de guanaco realizados en Laguna Brava y los que fueron realizados en la Reserva San Guillermo fueron llevados a cabo como actividades complementarias en el marco de planes de conservación y manejo de poblaciones de vicuñas.

Los trabajos realizados en San Guillermo pueden dividirse temporalmente en dos etapas. La primera etapa comprende los estudios realizados entre 1977 y 1979 por guardaparques provinciales como parte del Programa “Conservación y manejo de los camélidos en las provincias de San Juan, La Rioja y Catamarca” y los realizados entre 1978 y 1984 cuando se produjo en San Guillermo una alta concentración de investigaciones sobre camélidos silvestres, a la que siguió un período de estudios complementarios desarrollados con una frecuencia menor (Martinez Carretero 2007). La segunda etapa comienza con el establecimiento del Parque Nacional San Guillermo en 1998 y el aumento de la presencia del gobierno de la provincia de San Juan en la Reserva a partir del año 2003. Una de las actividades que fue desarrollada para actualizar la información obtenida en la década de 1980 fue la realización de nuevos censos de camélidos en la Reserva Provincial San Guillermo entre diciembre de 2004 y 2005, como resultado de los censos se observó que las densidades de guanacos se mantuvieron estables mientras que las poblaciones de vicuñas fueron mayores en un factor de aproximadamente 7 (Cajal 1991; Donadio et al. 2007).

Los ambientes de la región comprendida por el norte del área protegida San Guillermo, la Reserva Provincial Laguna Brava y sus alrededores (en adelante Paisaje San Guillermo-Laguna Brava, ver figuras 1 y 2 para detalles) tienen una combinación de factores que hacen que la heterogeneidad ambiental sea muy alta. Por un lado se trata de un ambiente árido donde la limitación hídrica produce una heterogeneidad espacial y temporal de la vegetación natural. Por el otro en el área de estudios existe un gradiente altitudinal desde los 2000 hasta los 4500 msnm, que implica diferentes comunidades vegetales y diferentes topografías. En estos ambientes con una gran heterogeneidad ambiental y grandes variaciones en las condiciones climáticas los animales deben adaptar su comportamiento para aprovechar de una manera eficiente los recursos disponibles. Estos mecanismos ecológicos son importantes ya que el patrón de selección de hábitat de los animales a escala espacial y temporal se relaciona con el éxito reproductivo de los individuos (White 1983; Dussault et al. 2005; Pettorelli et al. 2005; McLoughlin et al. 2006, Van Beest 2010). Conocer las variables que determinan esta distribución es importante para el manejo de poblaciones animales y para la toma de decisiones sobre el uso de la tierra (Wiens 1989, Provenza 1991, Kie et al 2002).

El estudio de la selección de hábitat debe considerar la distribución espacial de los recursos críticos y las limitantes ambientales que modifican la capacidad de los individuos para la explotación de esos recursos, por ejemplo, la competencia con otras especies animales, cantidad de nutrientes disponibles en el forraje o la cantidad de alimentos (Morrison 2001). La calidad de un parche de vegetación puede ser medida a partir de aspectos negativos y positivos. Para los ungulados los elementos positivos incluyen la cantidad potencial de nutrientes, la productividad y la morfología de las plantas mientras que los elementos negativos incluyen la presencia de especies venenosas o que poseen defensas efectivas en contra de la herbivoría y la presencia de predadores y competidores (Crawley 1983, Bailey et al 1996). Las poblaciones de muchos grandes herbívoros pueden evitar el efecto de los factores limitantes moviéndose estacionalmente entre áreas de acción discretas. Estos movimientos tienen importancia desde el punto de vista ecológico ya que pueden producir cambios estacionales en el uso de los recursos y en la disponibilidad de presas (Sinclair 1979; Fryxell y Sinclair 1988). Las poblaciones de guanacos del paisaje San Guillermo-Laguna Brava fueron reportadas como migratorias (Cajal y Lopez 1987), desplazándose hacia zonas altas durante el verano y en sentido inverso durante el invierno. Sin embargo no hay estudios cuantitativos que sustenten esta afirmación. Dos de los factores principales que determinan los patrones de distribución de los grandes herbívoros al nivel de paisaje son la cantidad y calidad de forraje y la competencia (Laundré et al 2001, Cook 2002, Skovlin et al 2002).

El objetivo general de este trabajo es conocer de qué manera factores como la calidad y la cantidad de la vegetación y la competencia con otros ungulados afectan la distribución de los guanacos en el área de estudio. La hipótesis de trabajo es que los guanacos se distribuyen de manera heterogénea en el área de estudio de acuerdo a las variaciones altitudinales en la calidad y cantidad de la vegetación y la abundancia de los otros ungulados presentes en el área. La distribución de los guanacos tendrá una relación positiva con la productividad y la calidad de los recursos vegetales y una relación negativa con la presencia de las vicuñas y los ungulados domésticos. De acuerdo a los conocimientos previos se espera que en el verano al menos parte de la población de guanacos se desplace hacia áreas más altas para acceder a forraje de mayor calidad mientras que durante el invierno los guanacos se desplacen a áreas más bajas debido a una disminución de la productividad vegetal en las zonas más altas.

Para alcanzar el objetivo general se plantearon objetivos específicos que se desarrollarán en los capítulos subsiguientes. En el capítulo II se analizará la distribución y abundancia de los guanacos, las vicuñas y el ganado doméstico y asilvestrado en el área de estudio tanto en función de la altura como de las áreas protegidas presentes en el área de estudio. De acuerdo a los conocimientos actuales se espera que a) las poblaciones de guanacos se encuentren en todos los estratos altitudinales tanto dentro como fuera de las reservas mientras que las vicuñas se encuentren a alturas superiores a 3500 msnm y en su mayoría dentro de las áreas protegidas y b) se produzca un cambio en las densidades de guanacos en las áreas más altas como producto de desplazamientos

estacionales de al menos parte de la población. En el capítulo III se analizará la distribución de los guanacos en relación a la calidad de la vegetación y el patrón de productividad observado en el gradiente altitudinal y en cada estación del año. De acuerdo a la teoría del forrajeo óptimo es esperable que se encuentren concentrados en los ambientes con mayor cantidad de recursos y de mayor calidad de los ambientes disponibles de manera de obtener la mayor cantidad de energía posible con el menor gasto energético. En el capítulo IV se analizará la superposición en el uso de hábitat de cada especie de ungulado (autóctonos y exóticos) y el potencial de competencia entre ellos. Las hipótesis de este capítulo son: a) el potencial de competencia entre los guanacos y las vicuñas es bajo debido a la coevolución; b) Existe poca segregación espacial entre guanacos y vicuñas y c) el ganado tiene un alto potencial de competencia con los camélidos debido a que es una especie introducida recientemente en término evolutivos (artículo publicado en *European Journal of Wildlife Management*). En el capítulo V se analizarán todos los factores en conjunto que pueden afectar la probabilidad de que un grupo de guanacos ocupe un sitio a través de la construcción de modelos lineales generalizados. La hipótesis de este capítulo es que factores como la competencia van a tener una influencia menor en la probabilidad de ocupación de un sitio en comparación con la productividad y la calidad de la vegetación. Por último, en el capítulo VI se enumerarán las conclusiones generales y las medidas de manejo recomendadas para la población de guanacos del paisaje San Guillermo-Laguna Brava

## CARACTERÍSTICAS DE LA ESPECIE

Los guanacos tienen un rango de distribución amplio pero discontinuo, desde el norte del Perú hasta la isla Navarino en el sur de Chile. Aunque la especie está presente en Perú, Bolivia, Paraguay, Chile y Argentina el 90 % de los guanacos se encuentran actualmente en nuestro país, particularmente en la Patagonia (Baldi et al 2008). Al norte del Río Colorado la distribución está limitada a la franja oeste a lo largo de la precordillera y la cordillera de los Andes (Baigún et al. 2007). En la mayor parte de Argentina las densidades de guanacos son bajas (<5 guanacos/km<sup>2</sup>) y las poblaciones más abundantes son escasas y espacialmente estructuradas (Novaro et al. 2000, Baldi et al. 2001, Puig et al. 1997, 2003; Acebes et al. 2010).



**Figura 1.** Distribución geográfica original y actual del guanaco (tomado de Franklin et al. 1997).

Debido a las adaptaciones anatómicas y fisiológicas que presentan los guanacos pueden ocupar hábitats con marcadas diferencias tanto en la estructura vegetal, el relieve, el clima como en la presencia de actividades humanas (Raedeke 1978, Franklin 1983, Puig 1995, De Lamo 1997 y De Lamo et al. 1998, Acebes et al. 2010; Malo et al. 2011; Marino y Johnson 2012). En las zonas cordilleranas fueron descritos movimientos estacionales en algunas poblaciones probablemente relacionados con un mejor aprovechamiento de los recursos (Cajal y Lopez 1987, Ortega y Franklin 1995 y Contreras et al 2006).



**Figura 2.** Guanaco alimentándose de un ejemplar de zampa (*Atriplex spp.*)

La flexibilidad ecológica de la especie se ve reflejada también en su estructura social. El guanaco es una especie poligínica con defensa de recursos, esto significa que los machos adultos defienden un territorio donde se alimentan varias hembras y sus respectivas crías (Franklin 1982, 1983). Los individuos de una población pueden pertenecer a alguno de los siguientes grupos: a) grupo familiar, integrado por un macho dominante, varias hembras y sus crías; b) grupo de machos solteros; c) machos solitarios, d) grupos constituidos solo por hembras y e) grupos mixtos (Koford 1957, Raedeke 1979, Franklin 1983, Cajal 1989). Los grupos de machos solteros están conformados por los individuos que son demasiado jóvenes o demasiado viejos para defender un territorio mientras que los machos solitarios defienden territorios que no están ocupados por hembras. En las poblaciones que tienen movimientos estacionales es común ver grupos de gran tamaño con individuos de ambos sexos y crías menores a un año que se desplazan hacia las zonas de invernadas. El área de acción de los guanacos es variable y depende de si las poblaciones se desplazan estacionalmente o no. En una población del este de la Patagonia Argentina, donde los animales permanecen todo el año en su territorio se estimó que el área de uso era de entre 2 y 9 km<sup>2</sup> (Burgi 2005). Sin embargo el área aumenta considerablemente cuando se considera a las poblaciones de la cordillera que presentan movimientos estacionales. En estos ambientes el tamaño del área de uso puede variar entre 65 y 163 km<sup>2</sup> y los animales pueden desplazarse hasta 80 km.



**Figura 3.** Grupo de guanacos en un ambiente de vegas.

Aunque la especie fue usada como recurso económico desde tiempos inmemoriales por los pueblos originarios (Casamiquela 1983, Mengoni 1995), fue la introducción del ganado doméstico y la construcción de alambrados y caminos lo que provocó la retracción de sus poblaciones. Los guanacos también fueron utilizados por los pobladores rurales principalmente por el valor de su piel. Hasta el año 1993 se exportó un número variable de cueros tanto de adultos como de chulengos llegando a un pico máximo de 80000 cueros anuales durante la década de 1970 (García Fernández 1993, De Lamo 1999, Funes & Novaro 1999, Baldi et al. 2006). A partir de la recomendación de CITES en el año 1993 de suspender las importaciones de guanacos desde

Argentina, se llegó a la prohibición de las exportaciones y al colapso de la actividad comercial. Actualmente solo se permite el comercio y la exportación de lana de guanacos vivos. La esquila se realiza en pocos establecimientos de Río Negro y en la Reserva Provincial Payunia en Mendoza.

La introducción del ganado doméstico influyó negativamente en las poblaciones de guanacos. Por un lado el ganado ovino principalmente limitó la disponibilidad de forraje ya sea a través de la competencia por recursos o por desplazamiento de los guanacos a ambientes subóptimos. Los ovinos y los guanacos son herbívoros generalistas de selectividad intermedia y se alimenta principalmente de pastos y arbustos leñosos compartiendo en Patagonia el 83 % de sus dietas (Puig 1995, Baldi et al. 2001, Puig et al. 2001, Baldi et al. 2004). Por otro lado la desertificación debido al sobrepastoreo puede tener un efecto en la abundancia de los guanacos (Bisigato y Bertiller 1997).

## CARACTERIZACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

Este trabajo se llevó a cabo en la Reserva Provincial Laguna Brava, el norte de la Reserva Provincial San Guillermo y en áreas más bajas fuera de las áreas protegidas (Figura 4). El área de estudio tiene un tamaño aproximado de 670000 hectáreas y tiene su centro aproximado a los 28° 31' S y 68° 59' O. El clima es árido-andino-puneño, la temperatura media anual es de 12°C y varía entre -2°C en el invierno y 28°C en el verano. La precipitación media anual es menor a 100 mm anuales y se produce principalmente durante el verano. Las escasas que se producen en el otoño y el invierno son en forma de nieve (Combina & Passarello 1980). La Reserva Provincial Laguna Brava se encuentra al oeste de la provincia de La Rioja, en los departamentos General Lamadrid y Vinchina. Tiene una superficie de 405000 hectáreas (González & Maldonado 1988, Agüero 1998) y presenta un paisaje con altiplanicies, cordones montañosos, salares y lagunas producidas por cuencas endorreicas (De la Fuente 1997, Combina y Passarello 1980). La Reserva Provincial San Guillermo se encuentra en el extremo noroeste de la provincia de San Juan, dentro del departamento Iglesia y tiene una superficie de aproximadamente 820000 hectáreas. El centro geográfico se encuentra aproximadamente a los 29° 10' S de latitud y 69° 20' O de longitud (Martínez Carretero 2007).

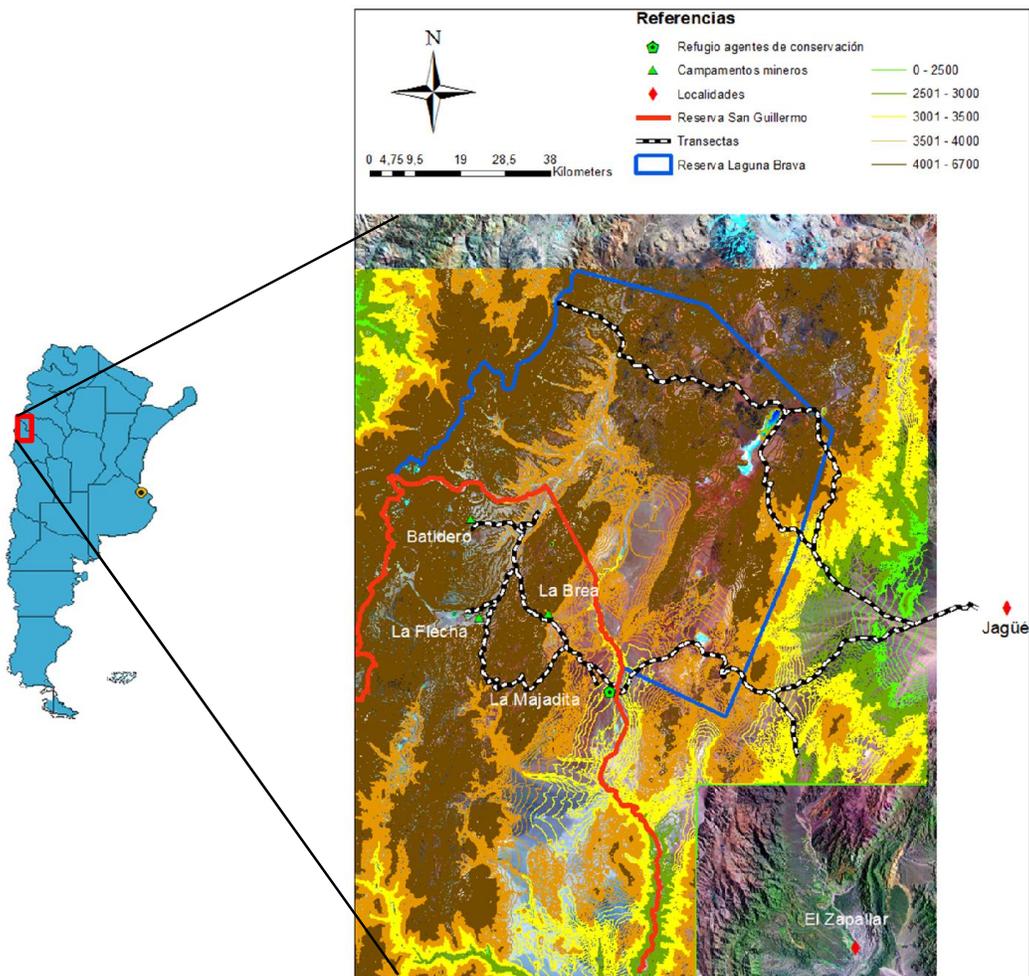


Figura 4. Área de estudio

El gradiente altitudinal va desde los 2000 hasta los 4500 msnm y de acuerdo a Cabrera (1976) están representadas en el área de estudios tres provincias fitogeográficas (Monte, Puna y Altoandina). Entre los 2000 y los 3100 msnm se encuentra la provincia del monte que se interdigita en las zonas más altas con la provincia Puneña (perteneciente al Dominio Andino Patagónico). Las plantas más comunes son los arbustos pertenecientes a los géneros *Larrea*, *Cercidium*, *Bulnesia* y *Heliantum*. La cobertura vegetal es baja, con arbustos dispersos y muy poca cobertura gramíneo-herbácea. Entre los 3100 y los 3700 msnm se desarrolla una estepa de arbustos de menos de 1 m de altura aislados entre sí, siendo las especies predominantes los arbustos de los géneros *Ephedra*, *Nardophillium* y *Lycium*. Las principales gramíneas son *Stipa speciosa* y *S. leptostachia*. En el fondo de los valles, a orillas de los ríos y en los manantiales en las laderas se encuentran las vegas donde predominan *Festuca scirpifolia* y *Juncus balticus*. A partir de los 3700 metros sobre el nivel del mar se encuentra la provincia Altoandina caracterizada por la falta de arbustos y la presencia de diversas especies del género *Stipa* y plantas en cojín del género *Adesmia*.

En las zonas bajas la mayor parte de la superficie está ocupada por llanos con montes donde se observan algunas elevaciones dispersas, en las alturas intermedias los ambientes predominantes son quebradas donde se encuentran parches de montes y vegas en una matriz de roca y suelo desnudo con laderas que tienen pendientes pronunciadas de más de 30 grados. Por último, en las zonas más altas (por encima de los 4000 msnm) solo se observaron áreas con peladares y pastizales de *Stipa* característicos de la puna.

A)



B)



C)



D)



**Figura 5.** Ambientes característicos del área de estudio A) llano con arbustal de jarillas (*Larrea* spp.) y retamos (*Bulnesia retamo*) B) quebrada con escasa cobertura vegetal C) Pastizal de *Stipa* spp. característico de la provincia Altoandina D) grupo de guanacos y vicuñas alimentándose en una vega.

El nivel de degradación del ambiente del área de estudio es variable. En las zonas más altas, en las provincias puneña y andina el impacto de las actividades humanas es bajo y reducido principalmente a los caminos y algunos campamentos mineros. La actividad minera está concentrada en el norte de la Reserva San Guillermo principalmente con los campamentos La Brea, Batidero y Las Flechas. Estos campamentos son relativamente pequeños y no albergan a más de 20 personas durante el verano, las empresas que trabajan en el área se dedican exclusivamente a la prospección y a la exploración minera. Algunas vegas de ambas reservas también son utilizadas para el pastoreo de ganado vacuno. A diferencia de la Reserva San Guillermo, en la Reserva Laguna Brava la principal actividad que se realiza en el área protegida es el turismo que incluye el avistaje de flamencos y camélidos en estado silvestre. El número de visitas al área protegida es bajo y puede alcanzar un número máximo de 15 vehículos diarios durante el verano concentrándose en la zona noroeste de la reserva en la Quebrada del Peñón y los alrededores de la Laguna Brava. Sin embargo los mayores disturbios observados se deben a las obras realizadas para la construcción de una ruta que conduce a un paso internacional hacia la República de Chile. En los ambientes del monte de las zonas bajas la degradación está relacionada principalmente con procesos de desertificación debido al sobrepastoreo y la sobreexplotación forestal para la obtención de leña (Brown et al 2006). La extracción de leña es realizada principalmente por los pobladores de Jagüé por lo tanto el efecto va disminuyendo con la distancia al pueblo y a los caminos. La principal actividad ganadera de la zona es la cría de vacas, cabras, caballos y mulares.

Tanto San Guillermo como Laguna Brava tienen protección efectiva a través del cuerpo de Agentes de Conservación de la Provincia de San Juan y el cuerpo de Guardafaunas de la provincia de La Rioja. Los controles se realizan desde la localidad de Jagüé en Laguna Brava y desde el puesto “Jacinto González” en el paraje La Majadita dentro de la Reserva San Guillermo. A pesar de los esfuerzos realizados por las administraciones de ambas áreas protegidas todavía el personal y la infraestructura es insuficiente para un control eficiente de toda la superficie, principalmente teniendo en cuenta el tamaño de ambas áreas protegidas combinadas (alrededor de 1.200.000 hectáreas).

emarquez@unsj.edu.ar

## **CAPÍTULO II**

### **DENSIDAD Y TAMAÑO DE GRUPO DE LOS GUANACOS Y SUS POSIBLES COMPETIDORES**

# CAPÍTULO II

## DENSIDAD Y TAMAÑO DE GRUPO DE LOS GUANACOS Y SUS POSIBLES COMPETIDORES

### INTRODUCCIÓN

Los grandes herbívoros representan una dificultad al momento de tomar medidas para su conservación debido a que cuentan con rangos de hogar muy amplios y frecuentemente entran en conflicto con los seres humanos debido a que comparten sus preferencias con los herbívoros domésticos (Bagchi et al. 2004, Shrestha & Wegge 2008, Bhola et al. 2012). Conocer la dinámica de las poblaciones de los ungulados permite comprender su influencia en los procesos ecológicos y mejorar la eficiencia de las medidas de manejo (Bardgett & Wardle 2003, Veblen & Young 2010).

En el área de estudio conviven dos de las especies más representativas de Sudamérica, los guanacos (*Lama Guanicoe*) y las vicuñas (*Vicugna vicugna*) y varias especies de ganado doméstico (principalmente caballos, mulas, burros, vacas y cabras). Las poblaciones de guanacos que habitan las estribaciones de la cordillera de Los Andes, incluyendo las del paisaje San Guillermo-Laguna Brava, también tienen la capacidad de desplazarse estacionalmente para maximizar la utilización de los recursos forrajeros (Raedeke 1978, Franklin 1983, Cajal & López 1987, Puig 1995, De Lamo 1997 y De Lamo et al. 1998), moviéndose desde zonas bajas a zonas altas durante el verano y en sentido inverso durante el invierno. Las vicuñas, en cambio, ocupan exclusivamente zonas por encima de los 3300 msnm y se encuentran principalmente en áreas de pastizales permaneciendo en sus territorios durante todo el año (Borgnia et al. 2008 y 2010). El área de estudio tiene una combinación de factores que hacen que la heterogeneidad ambiental sea muy alta, por un lado la limitación hídrica produce una heterogeneidad espacial y temporal de la vegetación natural y por el otro el gradiente altitudinal implica diferentes comunidades vegetales, topografías y amenazas. En estos ambientes los animales deben adaptar su comportamiento para aprovechar de una manera eficiente los recursos disponibles. Una de las aproximaciones para conocer de qué manera las poblaciones de camélidos del área lidian con estas características es conocer cómo se distribuyen en el gradiente altitudinal en las diferentes estaciones del año. El efecto que pueden tener los cambios estacionales pueden notarse no solamente en la cantidad de individuos presentes sino también en su estructura social ya que el tamaño de grupo de los camélidos puede modificarse debido a un cambio en la disponibilidad de alimentos o a un aumento en el riesgo de predación (Marino & Baldi 2008, Taraborelli et al. 2012).

Las reservas Laguna Brava en La Rioja y San Guillermo en la provincia de San Juan forman parte de un conjunto de áreas protegidas consideradas esenciales para la conservación de los camélidos (Cajal & Puig 1992). Sin embargo el objetivo principal de ambas áreas es la protección solo de la vicuña, ya que fueron

creadas en el marco de un plan de protección integral de la especie debido a las dificultades en que se encontraban sus poblaciones. Por lo tanto los manejadores que planificaron el diseño y la localización de las reservas no contemplaron particularmente los requerimientos ecológicos de los guanacos. De la misma manera no existen estudios específicos sobre las poblaciones de guanaco realizados en Laguna Brava y los que fueron realizados en la Reserva San Guillermo fueron llevados a cabo como actividades complementarias en el marco de planes de conservación y manejo de poblaciones de vicuñas. Los primeros trabajos realizados en San Guillermo comprenden los estudios realizados entre 1977 y 1979 por guardaparques provinciales como parte del Programa “Conservación y manejo de los camélidos en las provincias de San Juan, La Rioja y Catamarca” y los realizados entre 1978 y 1984 cuando se produjo en San Guillermo una alta concentración de investigaciones sobre camélidos silvestres, a la que siguió un período de estudios complementarios desarrollados con una frecuencia menor (Martinez Carretero 2007). Durante los años 2004 y 2005 se desarrollaron nuevos censos para actualizar la información obtenida en la década de 1980 en la Reserva San Guillermo, como resultado de los censos se observó que las densidades de guanacos permanecieron estables mientras que las poblaciones de vicuñas aumentaron en un factor de aproximadamente 7 (Donadio et al. 2010). La falta de información acerca de la dinámica poblacional de los guanacos impide conocer la eficiencia de las reservas para su protección.

Los objetivos de este capítulo son: a) conocer el efecto del gradiente altitudinal en las densidades de los guanacos, las vicuñas y el ganado doméstico en las diferentes estaciones del año y evaluar la superposición entre ellas, b) conocer el tamaño de los grupos de ungulados presentes en el paisaje y evaluar el efecto del gradiente altitudinal sobre la estructura social de la especie y c) evaluar la eficiencia de las áreas protegidas San Guillermo y Laguna Brava en función de la distribución de las poblaciones de guanacos. Se espera que los guanacos estén presentes en todos los estratos altitudinales y que el tamaño de grupo varíe significativamente en función de los estratos altitudinales debido a la heterogeneidad ambiental asociada al gradiente altitudinal. Se espera que las vicuñas, en cambio, estén confinadas a alturas por encima de los 3500 msnm y tengan un tamaño de grupo similar entre estrato y entre estaciones debido a que los ambientes en los que se encuentra son más homogéneo.

## METODOLOGÍA

*Toma de datos.* Para estimar la abundancia de las especies de ungulados se utilizó el método de transectas de ancho variable (Buckland 2001). Se recorrieron 64 transectas durante el verano, 52 transectas durante la primavera, 36 transectas durante el otoño y 36 durante el invierno. El número de transecta varió de acuerdo a la estación del año debido a problemas de accesibilidad a los caminos. Cada transecta tuvo una longitud de entre 5 y 8 km de largo. En los casos en que una transecta se recorriera más de una vez en la misma campaña las repeticiones no se hicieron en días consecutivos. Los recorridos fueron completados en 10 campañas, dos en primavera, cuatro en verano, dos en otoño y dos en invierno entre septiembre de 2007 y

enero de 2011 (tabla 1). Se recorrieron 3035 km de transectas en la zona norte de la Reserva de Biósfera San Guillermo, en la Reserva de Vicuñas Laguna Brava y zonas fuera de las áreas protegidas en un gradiente altitudinal entre 2000 y 4500 msnm. Las transectas fueron realizadas recorriendo caminos preexistentes que son utilizados por las empresas mineras y por los turistas (Figura 1). También se utilizaron huellas que no son transitadas frecuentemente. Se dividió el gradiente altitudinal presente en el área de estudio (2000-4500 msnm) en 5 categorías de 500 m cada uno; 2000-2500 msnm (I), 2501-3000 (II), 3001-3500 (III), 3501-4000 (IV) y 4001-4500 (V). Las transectas fueron realizadas en vehículo variando la velocidad entre 10 y 25 km/h de acuerdo a la fisonomía de la vegetación y a la visibilidad. Las transectas fueron recorridas con dos observadores parados en la parte trasera entre las 10:00 y las 18:00. Para cada grupo se registró la distancia, la posición geográfica mediante GPS y la cantidad de individuos.

	2000-2500 msnm	2501-3000 msnm	3001-3500 msnm	3501-4000 msnm	4001-4500 msnm	total
<b>Primavera</b>	127,5	81,8	134,6	148	52,6	544,5
<b>Verano</b>	200,5	136,04	232,06	391,17	383,33	1343,1
<b>Otoño</b>	92,6	78,6	142	140,3	83,8	537,3
<b>Invierno</b>	165	143,5	139,5	147,9	15	610,9
<b>Total</b>	585,6	439,94	648,16	827,37	534,73	3035,8

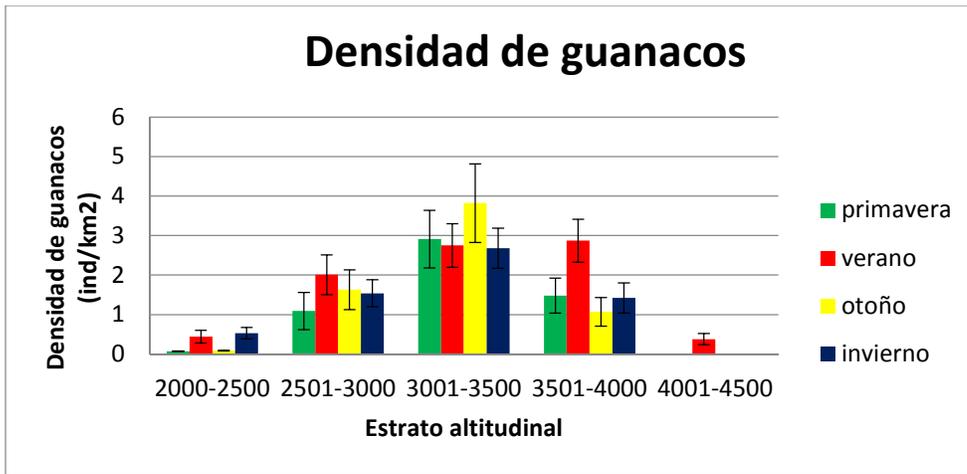
**Tabla1.** Cantidad de km recorridos en cada estación del año discriminada por estrato altitudinal

*Análisis de densidades y tamaño de grupo.* Se clasificó a cada transecta de acuerdo al estrato altitudinal en la que estaba localizada. Se asignó a cada transecta a un estrato altitudinal. No se consideraron los grupos que se encontraron a más de 800 m de distancia debido a la dificultad de medir la distancia con precisión. Para estimar la densidad de guanacos y de vicuñas se utilizó el programa DISTANCE 6.0 (Buckland et al. 2001). Este programa modela una función de detectabilidad que permite estimar densidades no solo teniendo en cuenta los grupos observados sino también los que no lo fueron por lo tanto tiene supuestos más flexibles que la estimación de la densidad a través del método de transectas de ancho fijo. Se eliminó el 10 % de los valores más extremos para mejorar el ajuste de los valores a la curva de detectabilidad. (Buckland et al. 2001). Se corrieron los modelos uniforme (uniform), tasa de riesgo (hazard rate) y media-normal (half-normal). Para los dos primeros modelos se usó al coseno y al polinomio simple como términos de ajuste mientras que en el último se utilizó al coseno y al polinomio Hermite. Se eligió el modelo que exhibió el menor valor del Criterio de Información de Akaike (AIC) como el de mejor ajuste. El número de grupos de ganado no fue lo suficientemente grande como para que el programa DISTANCE estimara la densidad de manera confiable por lo que en este caso se usó la tasa de encuentro medida como el número de individuos o grupos observados por km de transecta relevada. Se clasificó a las observaciones de guanacos y vicuñas en machos solitarios, grupos

familiares y grupos de machos solteros. Se consideró grupo de machos solteros a los que contaban con más de 20 ejemplares adultos sin la presencia de crías menores a 1 año. Para evaluar si existían diferencias entre el tamaño de los grupos familiares de guanacos y vicuñas entre los estratos y entre las estaciones del año se utilizó un test U de Mann-Whitney cuando se compararon solo dos categorías y un test de Kruskal-Wallis para más de dos categorías (Zar 1996). Para realizar este análisis se eliminaron los machos solitarios y los grupos de machos solteros. Se usó el procedimiento secuencial de Bonferroni (Holm 1979) como análisis post hoc cuando el test de Kruskal-Wallis detectó diferencias significativas. De acuerdo a este procedimiento los valores de p son ordenados de mayor a menor y el valor menor de p es comparado con un  $\alpha' = \alpha/c$ , el próximo valor con un  $\alpha' = \alpha/c-1$  y el próximo con un  $\alpha' = \alpha/c-2$  y así sucesivamente donde  $\alpha$  es la probabilidad de cometer un error de tipo I y c es el número de pares de test. Las comparaciones se detuvieron cuando se llegó a un resultado no significativo (Quinn & Keough 2002).

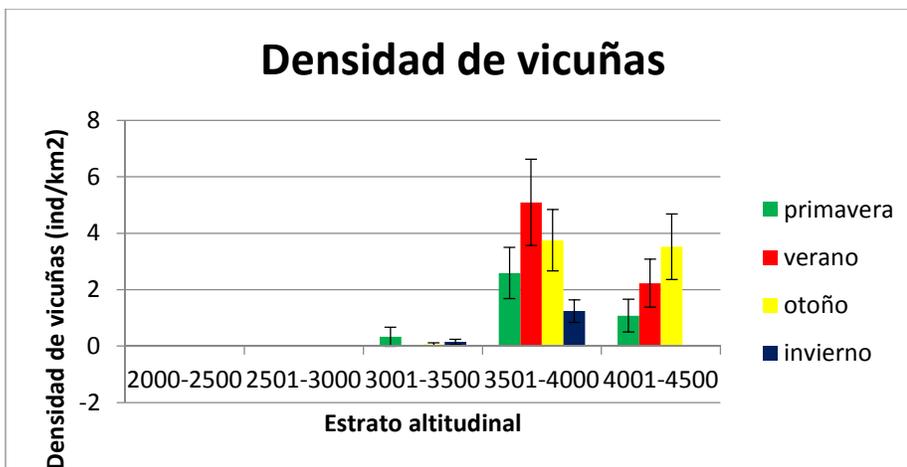
## RESULTADOS

*Densidad de ungulados y tamaño medio de los grupos.* La densidad promedio de guanacos en el área de estudio varió entre 1,3 (CV = 24,1) y 1,8 (CV = 18,7) ind/km<sup>2</sup>. La mayor densidad se observó durante el verano y la menor durante la primavera. El aumento de la densidad observada durante el verano se debió principalmente a que fue observada una mayor cantidad de guanacos en el estrato IV y no debido a un aumento generalizado de la presencia de animales en el área. En todas las estaciones, excepto en el verano, los guanacos fueron más abundantes entre los 3000 y los 3500 msnm (entre 2,68; CV = 19,47 y 3,82; CV = 25,59 ind/km<sup>2</sup>) con un pico de abundancia durante el otoño. Durante el verano se duplicó la densidad de guanacos entre los 3501 y los 4000 msnm mientras que en el resto de los estratos esta densidad se mantuvo relativamente constante en comparación al resto del año. La única variación considerable fue registrada entre los 3001 y 3500 msnm durante el invierno cuando se observó una mayor densidad de guanacos que en el resto del año. En las alturas por debajo de los 3000 msnm la densidad de los guanacos siempre estuvo por debajo de los 2 ind/km<sup>2</sup>. En el estrato superior solo se observaron guanacos en la temporada estival (Fig. 1) en muy baja densidad (0,38; CV = 36,15 ind/km<sup>2</sup>). Debido a las condiciones climáticas y a la presencia de nieve la cantidad de km recorridos durante el invierno en el estrato más alto fue muy baja (15 km, Tabla 1). Se consideró que el esfuerzo de muestreo para ese estrato y para esa estación no fue suficiente para considerarlo en el análisis.



**Figura 1.** Densidades de guanacos expresadas en ind/km<sup>2</sup> discriminadas por estratos y por temporada. En el estrato más alto no se consideraron los resultados obtenidos en invierno debido a un esfuerzo de muestreo insuficiente.

La mayor parte de las vicuñas fueron observadas a alturas mayores a 3500 msnm y solo unos pocos grupos fueron observados entre los 3000 y 3500 msnm (Fig. 2). Al igual que en el caso de los guanacos no se consideraron las observaciones de vicuñas durante la temporada de invierno en el estrato más alto debido al poco esfuerzo de muestreo. La densidad de vicuñas entre los 3001 y 4500 msnm siempre fue mayor a la de los guanacos salvo en el invierno, donde la densidades de ambos camélidos fue muy similar (1,42; CV = 27,53guanacos/km<sup>2</sup> contra 1,24; CV = 31,67vicuñas/km<sup>2</sup>).



**Figura 2.** Densidades de vicuñas expresadas en ind/km<sup>2</sup> discriminadas por estratos y por temporada. En el estrato más alto no se consideraron los resultados obtenidos en invierno debido a un esfuerzo de muestreo insuficiente.

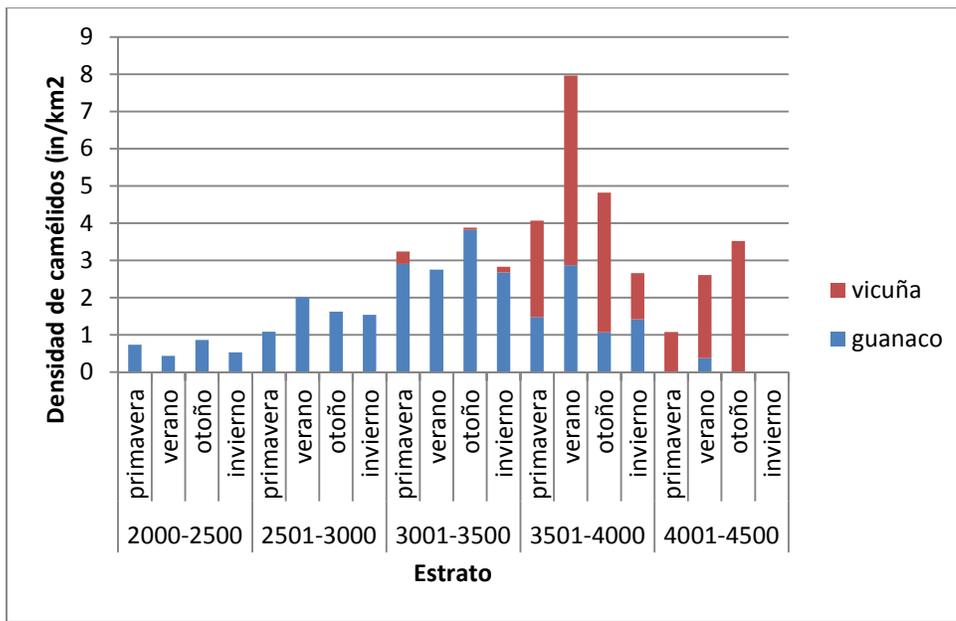


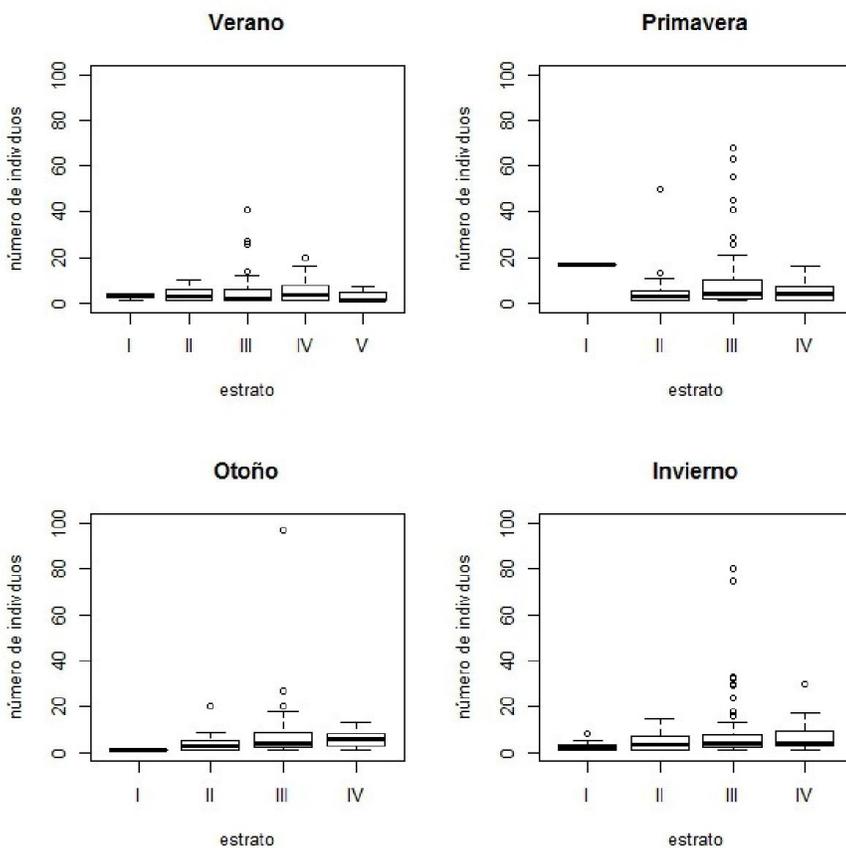
Figura 3. Densidades comparadas de guanacos y vicuñas expresadas en ind/km2 discriminadas por estrato y por estación del año

El tamaño promedio de los grupos familiares de guanacos varió entre 3,36 (E.E. 0,56) y 7,6 (E.E. 1,94) mientras que el de promedio de los grupos familiares de vicuñas varió entre 4,93 (E.E. 0,69) y 8,05 (E.E. 0,88).

Estación	Altura	Guanacos			Vicuñas		
		media ± E.E.	mediana	n	media ± E.E.	mediana	n
Primavera	2000-2500	17	17	1	---- ± ----	---- ± ----	---
	2500-3000	7,6 ± 1,94	7	5	---- ± ----	---- ± ----	---
	3000-3500	5,83 ± 1,62	4	12	---- ± ----	---- ± ----	---
	3500-4000	4,4 ± 0,73	4	10	4,93 ± 0,69	4	15
	4000-4500	---- ± ----	---- ± ----	---	8 ± 2,04	6,5	4
Verano	2000-2500	3,28 ± 0,26	3	7	---- ± ----	---- ± ----	---
	2500-3000	5,31 ± 0,69	6	16	---- ± ----	---- ± ----	---
	3000-3500	6,37 ± 0,97	5	35	---- ± ----	---- ± ----	---
	3500-4000	6,66 ± 0,49	5	78	6,5 ± 0,39	5	117
	4000-4500	5,17 ± 0,75	5,5	6	6,35 ± 0,57	5	65
Otoño	2000-2500	---- ± ----	---- ± ----	---	---- ± ----	---- ± ----	---
	2500-3000	5,5	5,5	2	---- ± ----	---- ± ----	---
	3000-3500	6,5 ± 0,85	5	30	---- ± ----	---- ± ----	---
	3500-4000	6,28 ± 0,82	6	18	5,52 ± 0,36	5	81
	4000-4500	---- ± ----	---- ± ----	---	5,12 ± 0,33	5	43
Invierno	2000-2500	3,36 ± 0,56	3	11	---- ± ----	---- ± ----	---
	2500-3000	6,03 ± 0,72	5	27	---- ± ----	---- ± ----	---
	3000-3500	6,22 ± 0,67	4,5	50	---- ± ----	---- ± ----	---
	3500-4000	7,07 ± 0,89	4,5	27	8,05 ± 0,88	9	19
	4000-4500	---- ± ----	---- ± ----	---	6,63 ± 0,75	7	11

Tabla 3. Tamaño medio de los grupos familiares de guanacos y vicuñas discriminado por estación del año y por estrato altitudinal. El tamaño medio está expresado en número de individuos por grupo. La columna n indica el número de grupo a partir del cual se estimó el tamaño medio.

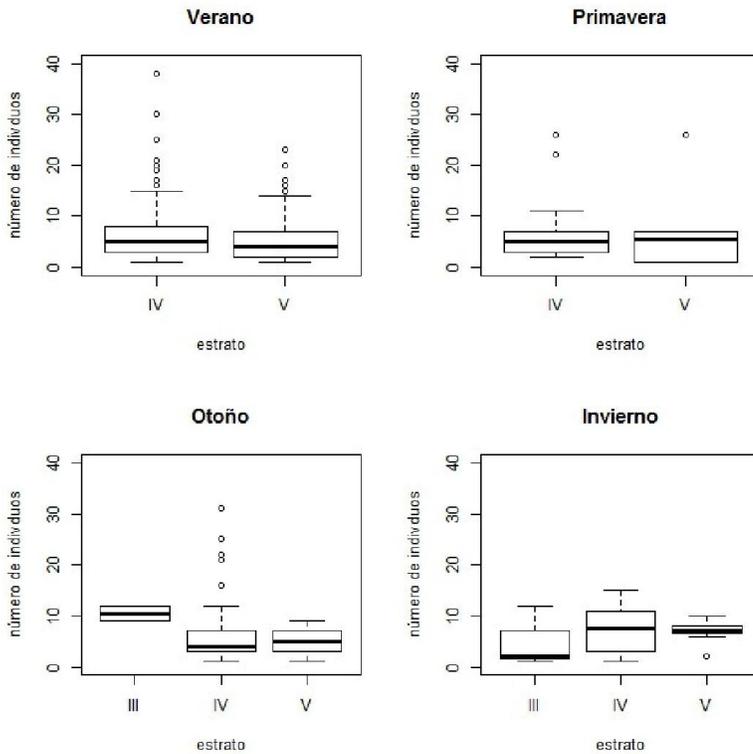
La diferencia en el tamaño medio de los grupos familiares de guanacos no fue estadísticamente significativa entre estratos en ninguna de las estaciones salvo en el invierno (Verano: Kruskal-Wallis  $\chi^2 = 7,304$ ; g.l. = 4,  $p = 0,120$ ; Primavera: Kruskal-Wallis  $\chi^2 = 0,047$ ; g.l. = 2;  $p = 0,977$ ; Otoño: Kruskal-Wallis  $\chi^2 = 3,304$ ; g.l. = 3;  $p = 0,347$ ; Invierno: Kruskal-Wallis  $\chi^2 = 8,164$ ; g.l. = 3;  $p = 0,042$ ). Las diferencias tampoco fueron estadísticamente significativas cuando se compararon teniendo en cuenta las estaciones del año en cada estrato (estrato I: U de Mann-Whitney = 44,5;  $p = 0,604$ ; estrato II: Kruskal-Wallis  $\chi^2 = 1,361$ ; g.l. = 3,  $p = 0,714$ ; estrato III: Kruskal-Wallis  $\chi^2 = 0,509$ ; g.l. = 3;  $p\text{-value} = 0,916$ ; estrato IV: Kruskal-Wallis  $\chi^2 = 3,143$ ; g.l. = 3;  $p = 0,370$ ). No se realizaron comparaciones en el estrato V ya que solo se registraron grupos en el verano.



**Figura 4.** Boxplot del tamaño medio de los grupos de guanacos diferenciados por estrato y por estación del año.

El tamaño de los grupos de vicuñas se mantuvo relativamente constante en todas las estaciones y en todos los estratos donde estuvieron presentes (entre 5,34 y 6,34 individuos por grupo). De acuerdo a lo mencionado es esperable esta homogeneidad en el tamaño de grupo de las vicuñas ya que tienen necesidades de hábitat más restringidas (Figura 5). Las diferencias en el tamaño medio de los grupos entre estratos no fueron estadísticamente significativas (Verano: U de Mann-Whitney = 3854;  $p = 0,6704$ ; Primavera: U de

Mann-Whitney = 14,5;  $p = 0,3698$ ; Otoño: U de Mann-Whitney = 1736,5;  $p = 0,9318$ ; Invierno: U de Mann-Whitney = 123,5,  $p = 0,2772$ ). Entre los 3500 y 4500 msnm la diferencia en el tamaño medio de los grupos no fue estadísticamente significativa entre las cuatro estaciones del año (estrato IV: Kruskal- Wallis  $\chi^2 = 2,498$ ; g.l. = 3;  $p = 0,475$ ; Kruskal-Wallis  $\chi^2 = 3,368$ ; g.l. = 3;  $p = 0,338$ ).



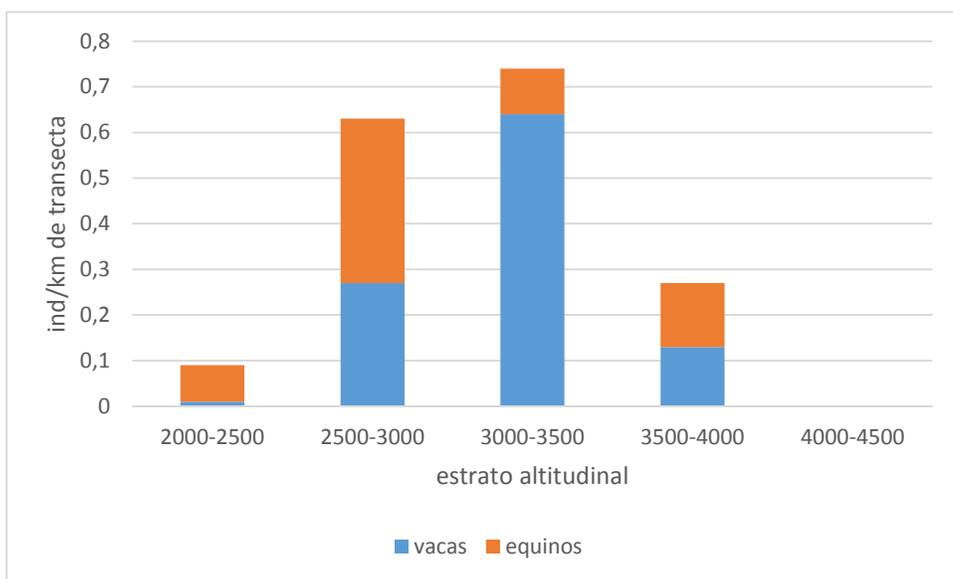
**Figura 5.** Boxplot del tamaño medio de los grupos de vicuñas diferenciados por estrato y por estación del año.

La densidad de ganado fue muy baja todo el año y en todo el área de estudio (menos de 1 individuo por km de transecta) (Tabla 4). Si se agrupa a las vacas y al ganado equino se observa un patrón de distribución altitudinal similar al encontrado para los guanacos con la diferencia de que el ganado fue más abundante entre los 2500 y 3500 msnm. Sin embargo, cuando se consideró a las vacas y equinos por separado se observó un desplazamiento en el pico de abundancia, mientras que las vacas fueron más abundantes, al igual que los guanacos, en el estrato III los equinos tienen su pico de abundancia en el estrato de los 2500 a los 3000 msnm (Figuras 6 y 7).

		2000-2500	2500-3000	3000-3500	3500-4000	4000-4500
primavera	vacas	0,00	0,17	0,10	0,04	0,00
	equinos	0,00	0,22	0,00	0,00	0,00
verano	vacas	0,00	0,01	0,00	0,09	0,00
	equinos	0,04	0,07	0,00	0,12	0,00
otoño	vacas	0,01	0,00	0,30	0,00	0,00
	equinos	0,04	0,03	0,04	0,00	0,00
invierno	vacas	0,00	0,09	0,24	0,00	0,00
	equinos	0,00	0,03	0,06	0,02	0,00

**Tabla 4.** Tasa de encuentro de ganado doméstico expresada en individuos por km de transecta. La categoría equinos incluye a los caballos, mulas y burros.

Además de las especies mencionadas se observaron dos grupos de aproximadamente 150 cabras, uno entre los 3000 y los 3500 msnm y otro entre los 2500 y 3000. Estos datos no fueron utilizados en el análisis estadístico.



**Figura 6.** Tasa de encuentro acumulado de ganado equino y vacuno discriminado por estrato.

## CONCLUSIONES

En coincidencia con lo reportado en la bibliografía los guanacos ocuparon todos los estratos altitudinales mientras que las vicuñas sólo fueron observadas en los estratos superiores, principalmente por encima de los 3500 msnm. Los guanacos tuvieron su pico de abundancia entre los 3000 y los 3500 msnm y se observó una disminución paulatina tanto hacia las zonas más altas como hacia las zonas más bajas. Las vicuñas, por su parte, estuvieron prácticamente ausentes por debajo de los 3500 msnm (5 grupos) y su abundancia fue muy variable por encima de esta altura en los dos estratos restantes. El uso que hace el guanaco del gradiente altitudinal en el área de estudio reafirma la idea de que es una especie que puede utilizar

diferentes topografías y diferentes tipos de vegetación a diferentes niveles altitudinales desde el monte hasta la Puna. Las vicuñas, en cambio, parecen tener necesidades de hábitat más restringidas, utilizando los mismos ambientes que en Bolivia, Perú y Jujuy (Franklin 1983, Alzerreca 2003, Villalba 2003, Arzamendia et al. 2006). La densidad de ganado fue muy baja en todo el área de estudio aunque fueron más abundantes entre los 2500 y los 3500 msnm, las diferencias observadas en el uso del gradiente altitudinal no permiten obtener conclusiones debido al pequeño tamaño muestral.

Los tamaños medios de los grupos familiares tanto de guanacos como de vicuñas no variaron significativamente tanto entre estaciones del año como entre estratos altitudinales. Este resultado coincide con la hipótesis planteada para las poblaciones de vicuñas pero no soporta la hipótesis planteada para las poblaciones de guanaco del área por lo que ni las diferencias en las características de la vegetación ni en los riesgos de predación parecen afectar el tamaño medio de los grupos. Sin embargo, en este trabajo se consideraron a los dos principales efectos que regulan el tamaño de los grupos combinados aunque tienen efectos contrarios por lo que el efecto de uno puede contrarrestar el efecto del otro. Por lo tanto es necesario realizar trabajos discriminando estos dos factores para llegar a conclusiones más precisas a este respecto. Por otra parte el tamaño de los grupos familiares de guanacos es similar a los observados en otras áreas de estudio (Baldi et al. 1997, Sosa y Sarasola 2005, Acebes et al. 2010) y son considerablemente menores a los registrados por Cajal y Buenaventura (1998) en el Parque Nacional San Guillermo, a pocos kilómetros del área de estudio, donde el tamaño de los grupos familiares era de 8,04 (d.e. 5.06) individuos en 1993. El Parque Nacional presenta diferencias tanto en la distribución del alimento (altamente concentrado en muy pocos lugares) y un riesgo de predación mayor debido a una alta densidad de pumas (Observación personal), estos dos factores actuando en conjunto podrían explicar el mayor tamaño de grupo dentro del Parque Nacional que fuera de él.

De acuerdo a los resultados obtenidos parte de la población de guanacos se desplaza durante el verano hacia zonas más altas ya que se observó un aumento en la densidad de animales en el estrato entre los 3500 y 4000 msnm durante el verano y una disminución durante el resto de las estaciones del año. Este patrón de movimiento también se observó en otras poblaciones de guanacos como las de La Payunia donde la densidad de animales aumenta en algunos sectores durante el verano y disminuye en los mismos sectores durante la temporada fría (Shroeder 2013) y fue muy similar al patrón de movimiento descrito por Contreras et al. (2006) en la cordillera del centro de Chile donde parte de la población de animales se desplaza hacia alturas mayores durante el verano y hacia zonas más bajas durante el invierno. A pesar de las similitudes con los resultados de Contreras et al. es necesario aclarar que en el presente estudio no se utilizaron radiocollares para seguir los movimientos de los individuos por lo que no es posible conocer con exactitud si el aumento de la densidad durante el verano entre los 3500 y los 4000 msnm se debe a un desplazamiento de los animales que

permanecen dentro del área de estudio o al ingreso de animales desde otras áreas no consideradas en este trabajo.

Desde el punto de vista de la conservación la mayor parte de la población de guanacos se encuentra fuera de las dos áreas protegidas (Reserva Laguna Brava y el norte de Reserva Provincial San Guillermo) por lo que es la especie de camélidos más vulnerable a las actividades antrópicas. Este resultado es esperable ya que tanto la Reserva Provincial San Guillermo como la Reserva Provincial Laguna Brava fueron creadas para la protección de las vicuñas y su ambiente. A diferencia de la población de vicuñas la población de guanacos se mantuvo a niveles constantes dentro de la Reserva San Guillermo (Donadio et al. 2010). La falta de protección efectiva de la especie puede estar afectando negativamente sus tasas de crecimiento poblacional. Aunque no hay datos cuantitativos acerca del nivel de cacería hay evidencia de que esa actividad se realiza en las zonas fuera de las áreas protegidas. Estas evidencias incluyen la presencia de huellas de camioneta fuera de los caminos consolidados, el avistaje de cazadores y la opinión de los pobladores de Jagüé. Aunque las densidades de ganado mayor fueron muy bajas no se pudo evaluar el efecto de las majadas de ganado caprino debido a la falta de información acerca de su abundancia, ya que las dos observaciones realizadas resultan insuficiente para obtener conclusiones. Para controlar los posibles efectos negativos de los factores antrópicos sobre las poblaciones de guanacos del paisaje San Guillermo-Laguna Brava es necesario tomar medidas que reduzcan el impacto de actividades como la caza, principalmente reforzando la presencia de guardafaunas equipados con los recursos suficientes (por ejemplo con vehículos adecuados) en las zonas fuera de las áreas protegidas en la provincia de La Rioja y realizar estudios adicionales acerca del efecto del ganado caprino principalmente sobre las poblaciones de guanacos.

En el próximo capítulo se analizará la distribución de los guanacos en el área de estudio en función de la productividad y la calidad de la vegetación.

**CAPÍTULO III**  
**RELACIÓN ENTRE LA DISTRIBUCIÓN DE LOS GUANACOS Y LA**  
**CANTIDAD Y CALIDAD DE LA VEGETACIÓN EN UN AMBIENTE**  
**ALTOANDINO**

# **CAPÍTULO III**

## **RELACIÓN ENTRE LA DISTRIBUCIÓN DE LOS GUANACOS Y LA CANTIDAD Y CALIDAD DE LA VEGETACIÓN EN UN AMBIENTE ALTOANDINO**

### INTRODUCCIÓN

La disponibilidad de los recursos forrajeros es variable en el tiempo y el espacio y afecta la distribución de los herbívoros en los paisajes (Bergman et al. 2001, Fortin & Andruskiw 2003, Fryxell et al. 2004, Boone et al. 2006), especialmente en ambientes áridos y semiáridos como el paisaje San Guillermo-Laguna Brava donde las variaciones son extremas (Illius & O'Connor 2000). La teoría del forrajeo óptimo propone que todos los animales, entre ellos los ungulados, se alimentan maximizando la cantidad de energía obtenida por unidad de tiempo, ya que la eficiencia en la obtención de la energía está directamente relacionada con el fitness y la supervivencia de los individuos (MacArthur & Pianka 1966, Krebs 1985). De acuerdo con esta teoría, en ausencia de otros factores, los animales utilizarán hábitats en los que se encuentre una mayor disponibilidad de recursos. Esta disponibilidad no está relacionada solo con la cantidad sino también por la calidad nutricional de estos recursos y de la capacidad de los animales para digerirlos o utilizarlos.

La calidad nutricional de un alimento está determinada por los tipos y cantidades de nutrientes y por el tipo y la cantidad compuestos herbivoría que contiene (Haufler & Servello 1996). Tres de las principales variables que definen la calidad de un recurso forrajero son la cantidad de energía digestible, la cantidad de proteínas y la cantidad de fibras que contienen. La energía digestible (la energía que efectivamente puede ser utilizada por los animales) está inversamente relacionada con la cantidad de fibra contenida principalmente en las paredes celulares (Mowat et al. 1969; Allinson & Osbourn 1970). Las proteínas son importantes para los animales debido a que están presentes en la mayoría de los procesos fisiológicos como en la catalización de otros procesos en forma de enzimas y formando parte estructural del cuerpo. La mayor demanda energética y de proteínas de los guanacos ocurre en épocas de reproducción, donde los machos copulan y defienden su territorio, y las hembras se encuentran en la última etapa de gestación, amamantando y/o apareándose.

La productividad de la vegetación es un atributo clave de los ecosistemas terrestres ya que en ausencia de otros factores es uno de los mejores predictores de la distribución de los ungulados debido a su relación con la disponibilidad de alimentos (Blanco et al 2008). La manera más precisa de medir la cantidad de biomasa que la vegetación produce es realizar experimentos a campo. Sin embargo, en áreas extensas, resulta a menudo difícil, o incluso imposible, realizar determinaciones a campo suficientemente representativas, tanto de la cobertura como de la productividad. Las técnicas de teledetección vía satélite, que incorporan sensores espectrales para establecer índices de vegetación demostraron ser útiles para resolver el problema de la

representación (Pickup et al. 1993, Paruelo & Golluscio 1994, Roderick et al. 2000, Campo et al. 2004). Uno de los índices más utilizados es el NDVI, definido como la relación entre la suma de las bandas roja y verde del espectro y la resta de las mismas bandas. El NDVI ha mostrado tener una fuerte relación con la biomasa (Tucker 1977, Ripple et al. 1986; Sellers 1985) y la productividad primaria neta aérea (PPNA) (Prince 1991; Paruelo et al. 1997). Muchos estudios demostraron que el NDVI es una herramienta útil para relacionar la distribución de ungulados y la productividad vegetal (Baird 2001, Serneels & Lambin 2001, Leimgruber et al. 2001, Musiega & Kazadi 2004, Van Bommel et al. 2006, Ito et al. 2006).

Los objetivos de este capítulo son: a) describir el patrón de productividad estacional del paisaje San Guillermo-Laguna Brava, b) relacionar la distribución de los guanacos en cada estación del año con el patrón de productividad estacional; c) conocer la calidad de la vegetación en el verano en cada estrato altitudinal y d) relacionar la distribución de los guanacos en el verano con la calidad de los recursos forrajeros. Aunque los camélidos silvestres como el guanaco están adaptados a ambientes con poca productividad y a alimentarse de recursos de baja calidad (Raedeke 1978, Franklin 1983, Puig 1995, De Lamo 1997 y De Lamo et al. 1998), de acuerdo a la teoría del forrajeo óptimo es esperable que los animales se encuentren concentrados en los ambientes con mayor cantidad de recursos y de mayor calidad de los ambientes disponibles de manera de obtener la mayor cantidad de energía posible con el menor gasto energético.

## MÉTODOS

*Productividad primaria.* Para estimar la productividad se utilizaron imágenes satelitales MODIS TERRA MOD 13Q1. Estas imágenes representan una composición de 16 días del índice NDVI con una resolución de 250 m y se obtuvieron en la página web de la Agencia Nacional Espacial y Aeronáutica de Estados Unidos ([www.wist.echo.nasa.gov/api/](http://wist.echo.nasa.gov/api/)) y del Servicio Geológico de los Estados Unidos (<http://edcns17.cr.usgs.gov>). Se utilizaron tres imágenes para cada temporada entre setiembre de 2007 y octubre de 2010.

Para estimar la productividad en cada uno de los estratos se construyeron polígonos alrededor de la capa de caminos con una zona de amortiguamiento de 800 m a cada lado utilizando ArcGis 9.3. Además se construyó una tercera capa con el contorno de las vegas utilizando una imagen Landsat con una resolución de pixel de 30 m.

La unidad muestral considerada para evaluar cambios de productividad entre los estratos y las estaciones del año fue el valor de NDVI de cada pixel. Debido a las diferencias en el tamaño de las áreas correspondientes a cada estrato y con el fin de balancear el tamaño de cada muestra se seleccionaron al azar 700 pixeles por estrato para el análisis por estación. La variable NDVI fue normal (coeficiente de Pearson > 0,7) para todas las estaciones y para todos los estratos. Sin embargo las varianzas no fueron homogénea entre

sí, por lo tanto se descartó el uso de los test de estadística paramétricas para la comparación de la medias muestrales. Debido a la importancia que tienen las vegas en otras poblaciones de guanacos (Contreras et al 2006, Ortega & Franklin 1995, Wurstten et al. 2014) también se estimó la productividad media de las vegas utilizando el índice de NDVI en los últimos tres estratos (donde están presentes) para conocer la dinámica estacional de las mismas de manera independiente de la dinámica de la matriz que las rodea.

Para evaluar si existían diferencias estadísticamente significativas entre las estaciones y entre los estratos se usó el test U de Mann-Whitney cuando se compararon dos muestras y el test de Kruskal-Wallis cuando se compararon más de dos muestras (Zar 1996). Se usó el procedimiento secuencial de Bonferroni como análisis post hoc cuando el test de Kruskal-Wallis detectó diferencias significativas (Holm 1979).

Se utilizó el índice de correlación de Pearson para saber si la densidad de guanacos estaba relacionada con la productividad media (Zar 1998). Tanto las comparaciones en la productividad media como el test de correlación se hicieron utilizando el software R 2.17. Para hacer este análisis se consideró a todas las densidades estimadas y a las medias de la productividad agrupadas, sin tener en cuenta ni el factor estrato altitudinal ni el factor estación del año. Se integraron los valores de los pixeles de cada estrato para cada estación del año y se estimó la productividad media para cada estrato y en cada estación del año utilizando el software ENVI 4.7.

*Calidad de la vegetación.* . Se seleccionaron al azar 54 transectas de 20 m de largo dentro de una franja de 500 m a cada lado de las transectas recorridas, se utilizó esta franja debido a que fue la distancia a la cual se registró la mayor cantidad de animales de manera de muestrear la vegetación en las mismas áreas que se usaron para las transectas de guanacos. Del total de 54 transectas 45 fueron distribuidas en los 5 estratos, 10 en cada uno excepto en el estrato inferior donde se ubicaron solo 5 debido a que es un área menor que el resto de los estratos. Las transectas en cada estrato fueron ubicadas utilizando puntos aleatorios creados en ArcGis 9.3. En cada punto el rumbo también fue seleccionado al azar. En el área de estudio las vegas se presentan de manera puntual y fragmentada (1,4 % del estrato altitudinal III, 2,3 % del estrato altitudinal IV y 1,8 % del estrato altitudinal V) en una matriz de ambientes con escasa vegetación. Por esa razón sus características no iban a estar reflejadas en la distribución al azar de las transectas. Por lo tanto se ubicaron 9 puntos de muestreo exclusivamente en vegas para conocer como varía la disponibilidad de plantas en las diferentes estaciones en estos ambientes críticos para las poblaciones de guanacos (Lawrence 1986; Contreras et al. 2006; Wurstten et al. 2014).

Se estimó la cobertura del estrato gramíneo-herbáceo y de suelo desnudo utilizando el método de línea de transecta de 20 metros de largo registrando la vegetación que interceptaba la línea cada 20 cm. También se midió la densidad del estrato arbustivo utilizando el método de transecta de ancho fijo utilizando fajas de 20 m\* 1,70 m (136 m<sup>2</sup>) así como el diámetro y altura de cada arbusto. En la mayoría de los casos se identificó a los

individuos hasta el nivel de especie y hasta el nivel de género en los casos en los que no fue posible.

Existe una relación inversa entre la calidad de los recursos forrajeros y la cantidad de los mismos (Demment & van Soest 1985, Fryxell 1991) siendo los recursos más nutritivos más escasos (Hansen et al. 2009). Al nivel de parche los herbívoros suelen seleccionar especies de alta calidad en detrimento de las que son más abundantes (Langvatn & Hanley 1993; Wilmshurst et al. 1995). Sin embargo, a nivel de paisaje, la selección de hábitat está relacionada proporcionalmente con la biomasa vegetal independientemente de su calidad (Van Beest 2010). Por lo tanto es posible estimar la calidad de la vegetación a nivel del paisaje a partir del valor nutritivo de las especies más abundantes.

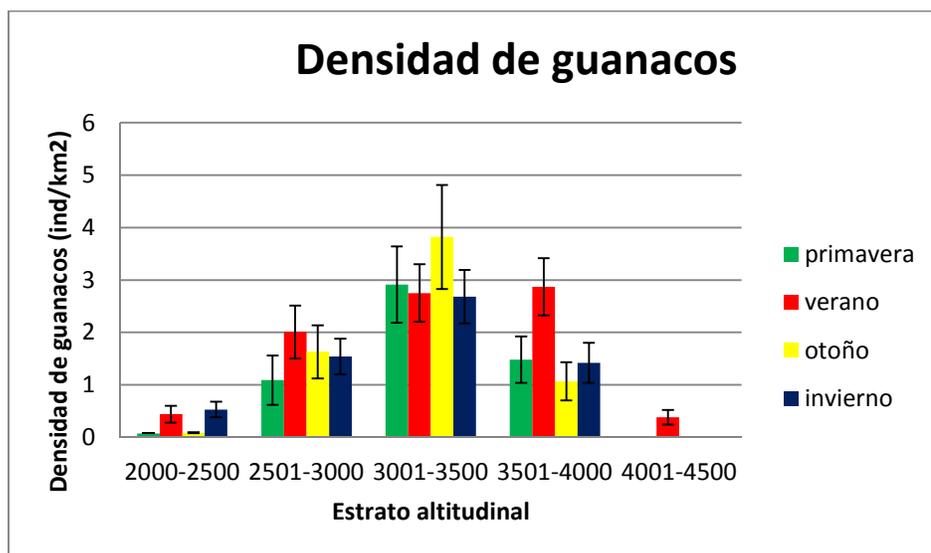
Para conocer el valor nutritivo de la vegetación en cada estrato altitudinal se colectaron muestras en fresco de las hojas verdes en todos los casos excepto *Ephedra* sp., donde se colectaron tallos jóvenes. En el caso de las gramíneas se colectaron muestras de los renuevos sin considerar las partes más viejas de las plantas. Se utilizaron muestras de las 20 especies más representadas en las transectas durante el mes de marzo de 2011 (inmediatamente después de la estación lluviosa, que en el área es entre noviembre y finales de febrero) para aumentar la probabilidad de encontrar materia verde de la mayor cantidad de especies posibles. Se analizó químicamente estas muestras para estimar la calidad de la vegetación en cada estrato. Se estimó la humedad, cenizas totales, proteína bruta, grasa bruta, fibra bruta y extractivos no nitrogenados siguiendo las técnicas descritas en Winton (1947) y AOAC (1990) en el Laboratorio de Fitoquímica de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales de la Universidad Nacional de La Plata. Con estas variables se calcularon los siguientes índices: energía bruta, energía digestible y el total de nutrientes digestibles siguiendo las metodologías de Crampton & Harris (1974).

A partir de la representación que tiene cada especie en cada uno de los estratos se estableció un indicador relativo de la calidad de la vegetación para cada estrato altitudinal. Para construir el indicador para los arbustos se multiplicó el valor del porcentaje obtenido de proteína bruta (como indicador de buena calidad nutricional), el porcentaje de fibra bruta (como indicador negativo de calidad nutricional) y el porcentaje de energía digestible por un coeficiente calculado como el producto de la densidad de individuos de cada especie vegetal por el diámetro promedio de cada especie en cada estrato por la altura promedio de cada especie en cada estrato. De esta manera se obtuvo los indicadores de calidad de la vegetación proporcionales a la cantidad y al tamaño de los individuos observados en cada estrato. Debido a que las especies consideradas representaron un porcentaje variable de la cantidad total de las especies para realizar las comparaciones entre estratos se estandarizó el valor del índice de calidad descripto anteriormente. Para ello se estimó cual sería el valor del índice de calidad en el caso que el 100 % de los individuos pertenecieran a las especies más abundantes en cada estrato. Debido a que en la temporada en que se realizó la toma de muestras las precipitaciones fueron mucho menores a la media la vegetación estaba en malas condiciones, por lo que no fue

posible realizar un inventario exhaustivo por la falta de caracteres diagnósticos y la escasez de materia verde para medir los valores nutricionales de todas las especies. La identificación de las especies se realizó utilizando el herbario de la Cátedra de Botánica Sistemática de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional San Juan. Dos de las especies consideradas en el análisis de calidad de vegetación no pudieron ser identificadas por lo que se mencionan como Sp. 1 y Sp. 2.

## RESULTADOS

En el capítulo II se analizó la distribución de la población de guanacos y la de sus posibles competidores como las vicuñas y el ganado doméstico en el paisaje San Guillermo-Laguna Brava. Se observó un patrón similar de distribución de guanacos para todas las estaciones del año registrándose la mayor concentración de animales en el estrato de los 3000 a los 3500 msnm, mientras que se observó una disminución paulatina tanto hacia las zonas más altas como hacia las zonas más bajas. Las excepciones a este patrón de distribución fueron el aumento de la densidad de guanacos durante el verano en el estrato entre los 3500 y los 4000 msnm a valores similares a los observados entre los 3000 y 3500 y la ausencia de animales en el estrato V durante la mayor parte del año (Figura 1).



**Figura 1.** Distribución de los guanacos en el paisaje San Guillermo-Laguna Brava.

*Fisonomía y composición de la vegetación.* Hubo diferencias tanto en la fisonomía como en la composición específica entre los diferentes estratos considerados en el estudio. La fisonomía de la vegetación cambió desde un arbustal con individuos grandes y dispersos de más de 2 metros de altura en las zonas más bajas a un arbustal denso pero más bajo en las alturas intermedias hasta peladales o pastizales con poca cobertura donde los arbustos estuvieron prácticamente ausentes en las áreas más altas. En cuanto a la composición específica el número de especies arbustivas aumentó desde el estrato inferior a un máximo entre

los 3000 y los 3500 msnm y volvió a disminuir en los estratos más altos (Tabla 1). En el primer nivel altitudinal (entre los 2000 y los 2500 msnm) se observó un estrato arbustivo abierto con una densidad de 0,57 ind/m<sup>2</sup> y una altura promedio de 1 m con ejemplares que pueden llegar a los 4 metros. La cobertura del estrato herbáceo fue muy baja y no superó el 0.04 % de la superficie durante todo el año. Las principales especies arbustivas representadas en este nivel fueron *Larrea divaricata*, *Lycium chilense*, *Helianum donianum* y *Zuccagnia punctata* representando más del 70 % de los ejemplares contabilizados (tabla 3). A partir de los 2500 msnm la altura promedio de los arbustos baja hasta alcanzar un mínimo de 4 cm en el nivel superior (entre los 4000 y 4500 msnm). La densidad de arbustos alcanza su valor máximo en el segundo nivel altitudinal, entre los 2500 y los 3000 msnm y cae nuevamente a medida que se alcanzan alturas más elevadas hasta llegar a una densidad de menos de 1 individuo por metro cuadrado en las áreas más altas (tabla 1). *Helianum donianum*, que era una especie acompañante en el nivel más bajo es la más abundante entre los 2500 y 3000 msnm (43 %) junto con Sp. 1 (15 %) y *Artemisia mendozana* (13 %). Los arbustos más abundantes en el nivel tres fueron ejemplares de *Lycium chandar* y *L. chilense*. Las especies arbustivas más abundantes del segundo nivel fueron acompañantes en estrato entre los 3000 y 3500 msnm. Los dos estratos altitudinales más bajos tuvieron una riqueza específica similar entre ellos y superior a la riqueza observada en el primer estrato altitudinal. Aunque el tamaño promedio de los arbustos (tanto la altura como el diámetro) de los mismos fue el doble entre los 2000 y 2500 msnm que entre los 3000 y 3500 msnm.

A partir de los 3500 metros se vuelve a producir un descenso tanto en la riqueza específica como en la densidad de arbustos, aunque el tamaño de los mismos se mantiene constante hasta los 4000 msnm (tabla 1). En la figura 5 se muestran fotografías de los ambientes más característicos observados en el área de estudio.

	2000-2500	2501-3000	3001-3500	3501-4000	4000-4500
<b>Cantidad de especies</b>	11	19	23	9	1
<b>Densidad arbustos</b>	0,57	6,69	3,41	2,64	0.91
<b>Altura (media ± EE)</b>	97,49 (6,78)	21,10 (0,49)	23,10 (0,72)	22,93 (1,05)	4,35 (0,12)
<b>Diámetro (media ± EE)</b>	153,40 (9,41)	41,33 (1,03)	54,88 (0,84)	60,84 (2,99)	14,97 (0,48)

**Tabla 1.** Cantidad de especies, densidad de arbustos, altura y diámetro promedio de los arbustos que se encuentran en cada estrato. La densidad de arbustos está expresada en individuos por m<sup>2</sup>, la altura promedio está expresada en cm y el diámetro promedio en cm<sup>2</sup>. Entre paréntesis se expresa el error estándar.

La cobertura del estrato gramíneo-herbáceo fuera de las vegas fue muy baja durante todo el tiempo de muestreo y en todos los estratos altitudinales. El porcentaje de suelo desnudo siempre fue superior al 96 % a excepción de las vegas. Durante el verano la superficie cubierta por las gramíneas aumenta levemente a

medida que se asciende en el gradiente altitudinal. Este patrón no se observa durante el invierno. En el verano se observó un porcentaje mayor de herbáceas (Tabla 2).

En las vegas el porcentaje de cobertura del estrato gramíneo se mantuvo durante todo el año (alrededor del 90 %), al igual que el porcentaje de cobertura de los juncos. Desde el punto de vista de la disponibilidad de alimentos la única diferencia observada entre el invierno y el verano es el aumento del porcentaje de cobertura de las herbáceas durante el verano (Tabla 2).

Estación		2000-2500	2501-3000	3001-3500	3501-4000	4001-4500	vega
Suelo desnudo	verano	100	99,16	97,5	96,4	-----	5,94
	invierno	99,6	95,6	96,5	96,3	90,17	13,03
Gramíneas	verano	0	0,84	2,5	2,3	-----	75,75
	invierno	0,004	1,6	2,75	2,6	9,83	73,41
Herbáceas	verano	0	0	0	0	0	4,4
	invierno	0	2,8	0,75	1,1	0	0,06
Juncos	verano						12,51
	invierno						10,5
Agua	verano						1,4
	invierno						1
Nieve	verano						0
	invierno						1,83

Tabla 2. Porcentaje de suelo desnudo y cobertura del estrato gramíneo-herbáceo durante el verano y el invierno.

A)



B)



C)



D)

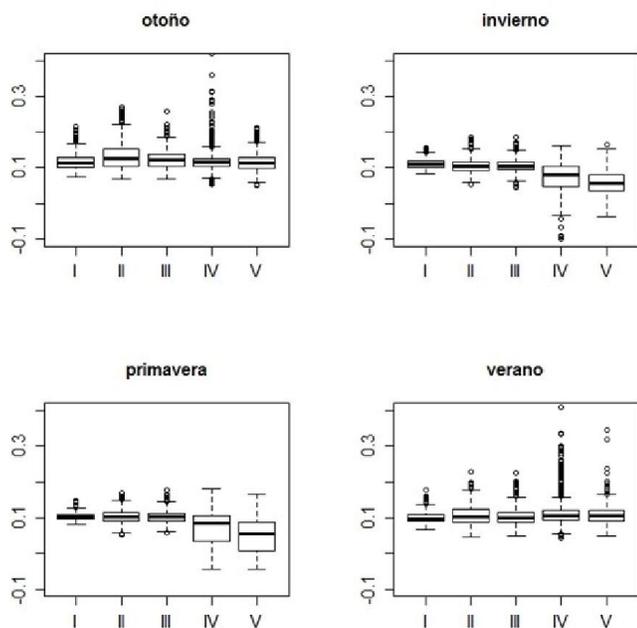


E)



**Figura 2.** Imágenes representativas de los diferentes ambientes. a) vegetación característica del estrato II (2500-3000 msnm). b) vegetación representativa del estrato III (3000-3500 msnm). c) vegetación en el estrato IV. d) ambiente característico que se observa por encima de los 4000 msnm. e) Vega característica, este tipo de ambientes se observan a partir de los 3500 msnm.

*Productividad.* El índice de NDVI se mantuvo en valores bajos y relativamente constante en los tres estratos inferiores. No hubo grandes diferencias tanto entre los estratos como entre las estaciones aunque se observa una pequeña variación estacional con una productividad levemente mayor en el otoño en todos los estratos. Comparando los estratos se observó una disminución paulatina de la productividad con el aumento de la altura a excepción del verano donde la productividad en los dos últimos estratos fue mayor a la productividad en las zonas más bajas (Tabla 3). Además en estos estratos la variación estacional fue más amplia, donde los registros menores se observan en el invierno mientras el pico de productividad se observa en el verano (Figura 2).



**Figura 3.** Boxplot de la productividad primaria expresada a través del índice NDVI discriminada por estrato y por estación. Referencias: estrato I = 2000-2500 msnm; estrato II = 2501-3000 msnm; estrato III = 3001-3500 msnm; estrato IV = 3501-4000 msnm; estrato V = 4001-4500 msnm

El valor medio del índice NDVI fue significativamente mayor en el otoño con respecto al resto de las estaciones en los tres estratos inferiores (estrato I: Kruskal Wallis  $\chi^2 = 391,6977$ ; g.l. = 3;  $p < 0,001$ ; estrato II: Kruskal Wallis  $\chi^2 = 314,0337$ ; g.l. = 3,  $p < 0,001$ , estrato III: Kruskal Wallis  $\chi^2 = 348,2651$ ,  $df = 3$ ,  $p\text{-value} < 0,001$ ). Además en el estrato entre 3000 y 3500 msnm la productividad en el invierno fue significativamente menor en el invierno que en el resto de las estaciones y no hubo diferencias significativas entre el verano y la primavera. La productividad durante el invierno y la primavera fue significativamente menor al del verano y el otoño tanto entre los 3500 y 4000 msnm (Kruskal Wallis  $\chi^2 = 694,0832$ , g.l. = 3,  $p < 0,001$ ) como entre los 4001 y 4500 msnm (1221,636,  $df = 3$ ,  $p\text{-value} < 0,001$ ).

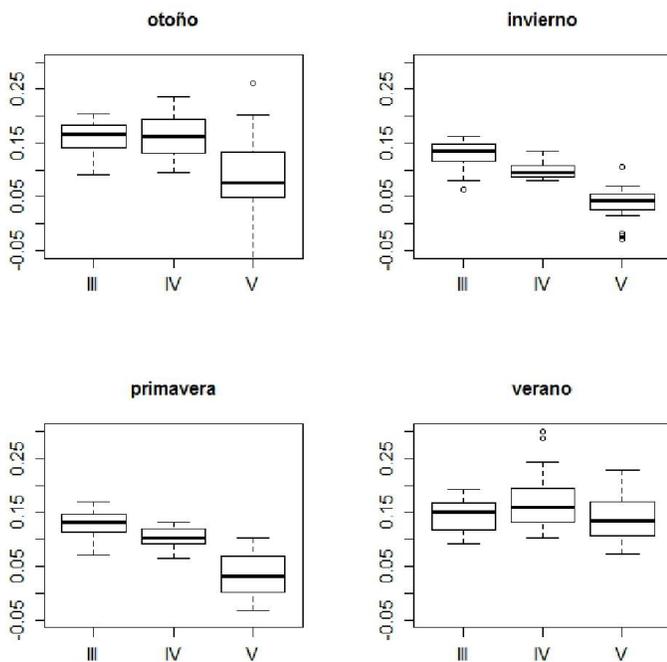
	2000-2500	2501-3000	3001-3500	3501-4000	4001-4500	$\chi^2$	df	p
	media ( $\pm$ SD)							
otoño	0,117 ( $\pm$	0,131 ( $\pm$	0,123 ( $\pm$	0,118 ( $\pm$	0,115 ( $\pm$	120,64	4	<
invierno	0,110 ( $\pm$	0,106 ( $\pm$	0,105 ( $\pm$	0,074 ( $\pm$	0,059 ( $\pm$	1140,7	4	<
primavera	0,103 ( $\pm$	0,105 ( $\pm$	0,102 ( $\pm$	0,070 ( $\pm$	0,049 ( $\pm$	890,4	4	<
verano	0,100 ( $\pm$	0,109 ( $\pm$	0,103 ( $\pm$	0,113 ( $\pm$	0,107 ( $\pm$	70,49	4	<
$\chi^2$	391,69	314,03	391,69	391,69	391,69	--	--	--
df	3	3	3	3	3	--	--	--
p	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	< 0,001	--	--	--

**Tabla 3.** Comparación de los valores medios de la productividad expresada como índice NDVI discriminadas por estrato y por estación del año. La columna  $\chi^2$  indica el valor del estadístico para el test de Kruskal-Wallis para la comparación entre estratos mientras que la fila  $\chi^2$  indica el valor del estadístico para la comparación entre estaciones del año; g.l. indica los grados de libertad. Las medias con las mismas letras no fueron significativamente diferentes entre estratos, las medias con el mismo número no fueron significativamente diferentes entre estaciones.

Los patrones de productividad durante el otoño y el invierno fueron similares entre sí y diferentes a los

observados en el invierno y la primavera. Las diferencias fueron más notorias en los estratos superiores (estrato IV y estrato V). Durante el verano y el otoño el índice NDVI fue similar en todos los estratos (las medias variaron entre 0,117 en el estrato I y 0,132 en el estrato II durante el otoño y entre 0,100 en el estrato I y 0,113 en el estrato IV). A pesar de la similitud entre las medias el índice de NDVI fue mucho más variable en los estratos IV y V que en los estratos inferiores, sobre todo debido a valores extremos correspondientes a los pixeles de las vegas.

La variación entre la productividad de las vegas durante el verano y el invierno es amplia llegando los valores del verano a duplicar a los observados durante el invierno. La productividad de las vegas varió entre las estaciones y entre los estratos, durante el invierno y el otoño la productividad en las vegas del estrato III fue mayor que la productividad en los dos estratos superiores mientras que la productividad de las vegas del estrato V fue la menor de los tres estratos (Figura 3). Las diferencias en la productividad en el invierno y la primavera fueron estadísticamente significativas (invierno Kruskal Wallis  $\chi^2 = 56,607$ ; g.l. = 2;  $p < 0,001$ ; primavera Kruskal Wallis  $\chi^2 = 51,816$ ; g.l. = 2;  $p < 0,001$ ). Las diferencias en la productividad entre cada par de estratos tanto en el invierno como en la primavera fueron significativos en todos los casos. El test de Kruskal Wallis indicó diferencias estadísticamente significativas durante la primavera (Kruskal Wallis  $\chi^2 = 18,981$ ; g.l. = 2;  $p < 0,001$ ). No hubo diferencias significativas entre los estrato III y IV aunque la productividad de las vegas del estrato V fue significativamente menor que la de los otros dos estratos. Durante el verano no hubo diferencias entre la productividad de las vegas de los tres estratos (Kruskal Wallis  $\chi^2 = 4,495$ ; g.l. = 2;  $p = 0,105$ ).



**Figura 4.** Boxplot de la productividad primaria de las vegas expresada a través del índice NDVI discriminada por estrato y por estación. Referencias: estrato III = 3001-3500 msnm; estrato IV = 3501-4000 msnm; estrato V = 4001-4500 msnm

Cuando se evaluó la variación en la productividad de las vegas entre las estaciones del año por estrato se observó que la productividad fue menos variable en el estrato III que en los otros dos estratos. Esta mayor variabilidad fue observada tanto entre las estaciones como dentro de cada una de ellas (Figura 4). Las diferencias observadas en el estrato III fueron estadísticamente significativas (Kruskal Wallis  $\chi^2 = 17,533$ ; g.l. = 3;  $p < 0,001$ ). En el análisis post hoc se observó que no hubo diferencias significativas en la productividad entre el verano y las demás estaciones ni entre la productividad de las vegas en invierno y en primavera. Sin embargo si hubo diferencias significativas entre la productividad de las vegas en estas dos estaciones y el otoño.

	3000-3500	3500-4000	4000-4500	$\chi^2$	g.l.	p
otoño	0,159 ( $\pm 0,033$ )a,1	0,160 ( $\pm 0,038$ )a,1	0,089 ( $\pm 0,073$ )b,1	18,98	2	< 0,001
invierno	0,129 ( $\pm 0,025$ )a,2	0,098 ( $\pm 0,015$ )b,2	0,038 ( $\pm 0,030$ )c,2	56,6	2	<0,001
primavera	0,127 ( $\pm 0,025$ )a,2	0,102 ( $\pm 0,017$ )b,2	0,033 ( $\pm 0,033$ )c,2	51,81	2	< 0,001
verano	0,142 ( $\pm 0,027$ )a; 1,2	0,171 ( $\pm 0,053$ )a,1	0,145 ( $\pm 0,043$ )a,3	4,49	2	0,105
$\chi^2$	17,53	57,17	51,21	--	--	--
g.l.	3	3	3	--	--	--
p	< 0,001	< 0,001	< 0,001	--	--	--

**Tabla 4.** Comparación de los valores medios de la productividad expresada como índice NDVI en las vegas discriminadas por estrato y por estación del año. La columna  $\chi^2$  indica el valor del estadístico para el test de Kruskal-Wallis para la comparación entre estratos mientras que la fila  $\chi^2$  indica el valor del estadístico para la comparación entre estaciones del año; g.l. indica los grados de libertad. Las medias con las mismas letras no fueron significativamente diferentes entre estratos, las medias con el mismo número no fueron significativamente diferentes entre estaciones.

No existió correlación entre la densidad de guanacos y la productividad de la vegetación cuando se consideró a todos los estratos ( $r=0,03$ ;  $df=15$ ;  $p=0,878$ ) ni cuando se consideró solo a los tres estrato superiores donde están presentes las vegas ( $r=0,3309$ ;  $df=7$ ;  $p=0,384$ ). Aunque la productividad fue similar en los tres primeros estratos la densidad de guanacos no tuvo la misma tendencia ya que fueron mucho más abundantes en el estrato III (entre los 3000 y 3500 msnm) que por debajo de los 3000 msnm. En los tres estratos superiores (entre los 3000 y los 4500 msnm) la tendencia de la densidad de guanacos fue similar a la tendencia en la productividad de la vegetación. Teniendo en cuenta la estacionalidad en los primeros dos estratos no hubo una relación entre el pico de abundancia de guanacos (en el invierno en el estrato I y en el verano en el estrato II) con el pico de productividad (en el otoño en ambos estratos). Sin embargo el pico de abundancia de los guanacos en los tres estratos superiores (verano) coincidió con el pico de productividad de la vegetación. Este mismo comportamiento en la distribución de los guanacos se observó en relación a la productividad de las vegas,

cuanto mayor fue la productividad en las vegas durante el verano mayor fue la abundancia de guanacos.

*Calidad de la vegetación.* De acuerdo a los datos obtenidos existe un reemplazo gradual de la flora a medida que se pasa de un estrato altitudinal a otro. Aunque hay especies que estuvieron presentes en más de un estrato como es el caso de *Larrea divaricata*, *Ephedra* sp o *Adesmia* sp., estas especies son dominantes en uno de los estratos y acompañantes en el resto. Las especies a las que se les realizó el análisis de los valores nutricionales representaron el 74,7 % del total de individuos del estrato I, el 82,5 % del estrato II, el 79,1 % del estrato III, el 79,6 % del estrato IV y el 100 % del estrato V.

Estrato	Especie	n	%	Densidad	Altura	Diámetro	Pearson
2000-2500	<i>Larrea divaricata</i>	37	40,66	0,22	139 (7,01)	184,46 (9,81)	
2000-2500	<i>Helenium donianum</i>	21	23,08	0,12	49,23 (3,25)	78,57 (6,48)	
2000-2500	<i>Lycium chilense</i>	6	6,59	0,03	62,33 (9,49)	109,17 (12,65)	
2000-2500	<i>Bulnesia retamo</i>	4	4,39	0,02	194,5 (25,44)	261,75 (6,12)	
<b>Total</b>		<b>68</b>	<b>74,72</b>	<b>0,39</b>	<b>97,49 (7,79)</b>	<b>153,41 (10,77)</b>	<b>0,906</b>
2500-3000	<i>Helenium donianum</i>	942	41,39	2,77	17,36 (0,37)	35,82 (0,68)	
2500-3000	Sp. 1	342	15,03	1	9,09 (0,27)	21,84 (0,7)	
2500-3000	<i>Artemisia mendozana</i>	309	13,58	0,91	15,39 (0,48)	22,76 (0,81)	
2500-3000	<i>Ephedra</i> sp.	96	4,22	0,28	29,65 (1,77)	46,71 (2,88)	
2500-3000	<i>Larrea divaricata</i>	91	3,99	0,27	69,94 (5,75)	135,52 (10,56)	
2500-3000	<i>Acantholippia</i> sp.	56	2,46	0,16	9,63 (0,54)	36,07 (1,63)	
2500-3000	<i>Lycium chilense</i>	42	1,84	0,14	35,98 (2,56)	70,97 (5,41)	
<b>Total</b>		<b>1878</b>	<b>82,51</b>	<b>5,53</b>	<b>18,90 (0,47)</b>	<b>37,33 (0,87)</b>	<b>0,867</b>
3000-3500	<i>Lycium chilense</i>	297	28,47	0,97	19,67 (0,51)	54,81 (1,41)	
3000-3500	<i>Lycium chananar</i>	230	19,17	0,75	19,77 (0,95)	50,63 (1,85)	
3000-3500	<i>Artemisia mendozana</i>	110	10,54	0,35	6,86 (0,32)	15,06 (0,67)	
3000-3500	<i>Acantholippia</i> sp.	100	9,59	0,33	8,16 (0,33)	35,87 (1,44)	
3000-3500	<i>Atriplex</i> sp.	72	6,9	0,23	37,67 (2,64)	79,93 (6,02)	
3000-3500	<i>Ephedra</i> sp.	46	4,41	0,15	54,43 (6,25)	123,76 (14,06)	
<b>Total</b>		<b>855</b>	<b>79,08</b>	<b>2,78</b>	<b>20,10 (0,65)</b>	<b>51,87 (1,41)</b>	<b>0,785</b>
3500-4000	<i>Senecio eriophyton</i>	143	30,95	0,28	12,42 (0,86)	14,22 (0,72)	
3500-4000	<i>Adesmia</i> sp.	98	21,21	0,19	14,22 (0,87)	46 (3,66)	
3500-4000	<i>Ephefra</i> sp.	94	20,34	0,18	30,26 (1,85)	127,79 (9,72)	
3500-4000	<i>Lycium chananar</i>	33	7,14	0,06	20,36 (2,42)	38,82 (4,61)	
<b>Total</b>		<b>368</b>	<b>79,64</b>	<b>0,71</b>	<b>18,12 (0,76)</b>	<b>58,99 (3,49)</b>	<b>0,717</b>
4000-4500	<i>Adesmia</i> sp.	269	100	2,63	4,35 (0,12)	14,97 (0,48)	
<b>Total</b>		<b>269</b>	<b>100</b>	<b>2,63</b>	<b>4,35 (0,12)</b>	<b>14,97 (0,48)</b>	<b>0,437</b>

**Tabla 6.** Densidad de las especies arbustivas presentes en cada uno de los estratos y valores del coeficiente de la calidad de la vegetación en cada estrato altitudinal. Abreviaciones: coeg = coeficiente surgido de multiplicar el diámetro promedio por la altura promedio por la densidad de individuos de cada especie, PB = contenido de proteína bruta (%), FB = contenido de fibra bruta (%), ED = energía digestible (Mcal/gr), % total = porcentaje de arbustos pertenecientes a las especies consideradas, PB total = indicador de la cantidad de proteínas disponibles en cada estrato, FB = indicador de la cantidad de fibras disponibles en cada estrato, ED total = indicador de la cantidad de energía digestible disponible en cada estrato.

En cuatro de los cinco estratos la altura de los arbustos estuvo positivamente correlacionada con el diámetro, sin embargo, en el estrato superior entre los 4000 y 4500 estas dos variables no estuvieron correlacionadas, por lo que se usó tanto la altura como el diámetro para la construcción del índice relativo de la calidad de la vegetación. Se analizaron las muestras de 20 especies vegetales, de las cuales 13 eran arbustos, cuatro fueron gramíneas y 3 fueron herbáceas (Tabla 4).

Especie	PB (%)	FB (%)	ENN (%)	EB (Mcal/Kg)	TND (%)	ED (Mcal/kg)	EM (Mcal/kg)
<b>Arbustos</b>							
<i>Larrea divaricata</i>	13,8	15,7	52,8	3,78	67,1	2,95	2,42
<i>Lycium chananar</i>	10,2	27,3	46,2	4,22	62,1	2,73	2,24
<i>Atriplex</i> sp.	14,1	27,1	28,8	3,14	46,5	2,05	1,68
<i>Bulnesia retamo</i>	12,2	32,5	37,7	3,79	51,7	2,27	1,86
<i>Lycium chilense</i>	13,8	18,6	33,6	2,91	49	2,16	1,77
<i>Artemisia mendozaana</i>	6,7	41,1	38,4	3,85	45,2	1,99	1,63
<i>Ephedra</i> sp.	12,7	37,5	37,7	3,62	47,5	2,09	1,71
<i>Acantholippia riojana</i>	14,5	19,1	48,6	3,52	58	2,55	2,09
<i>Gochnatia glutinosa</i>	22,5	14,3	41,7	3,89	69,2	3,04	2,5
<i>Senecio eryophita</i>	14,5	27,5	32,2	3,48	50,4	2,22	1,82
<i>Helenium donianum</i>	19,6	17,2	34,8	3,33	68	2,99	2,45
Sp. 1	17,9	20,7	41,1	3,61	59,3	2,61	2,14
<i>Adesmia</i> sp.	15,4	19,4	33,3	2,93	49,1	2,18	1,78
<b>Graminoides</b>							
<i>Nasella glabripoda</i>	3,4	42,4	33,8	3,37	38,03	1,69	1,38
<i>Stipa chrysophylla</i>	5,4	27,2	39,7	3,14	47,1	2,07	1,7
<i>Poa subenervis</i>	6,8	39,6	17,8	2,75	32,4	1,43	1,17
<i>Hordeum comosum</i>	8	44,7	38,3	3,83	42,4	1,87	1,53
<i>Pappostipa vaginata</i>	17,9	28,5	37,7	3,51	47,4	2,09	1,71
Sp. 2	3,4	40,8	23	2,84	33,1	1,46	1,19
<i>Juncus balticus</i>	4	1,9	30	3,01	41,8	1,84	1,51

**Tabla 5.** Indicadores de calidad de las especies más representativas de la flora del paisaje San Guillermo-Laguna Brava. Referencias: PB = proteína bruta, FB = fibra bruta, EB = energía bruta, TND = total de nutrientes digestibles, ED = energía digestible, EM = energía metabolizable.

Las especies arbustivas tuvieron en común un contenido mayor de proteínas y una menor cantidad de fibras que las gramíneas y herbáceas, a excepción de *Artemisia mendozaana* que tuvo valores de contenido de proteínas y fibras más parecidos a los de las gramíneas y herbáceas mientras que *Pappostipa vaginata* tuvo niveles de proteínas similares a los observados en las especies arbustivas (Tabla 5). Las especies vegetales observadas en las vegas tuvieron valores bajos de proteínas y energía digestible y valores altos de fibra bruta.

Estrato	Especie	Densidad	Coef	PB	FB	ED	% total	PB total	FB total	ED total
I	<i>Larrea divaricata</i>	0,22	0,564	7,78	8,86	1,66				
I	<i>Helenium donianum</i>	0,12	0,046	0,91	0,80	0,14				
I	<i>Lycium chilense</i>	0,03	0,020	0,28	0,38	0,04				
I	<i>Bulnesia retamo</i>	0,02	0,102	1,24	3,31	0,23				
<b>Total</b>		<b>0,39</b>		<b>10,22</b>	<b>13,34</b>	<b>2,08</b>	<b>74,72</b>	<b>13,68</b>	<b>17,86</b>	<b>2,78</b>
II	<i>Helenium donianum</i>	2,77	0,172	3,38	2,96	0,52				
II	MUL	1	0,020	0,36	0,41	0,05				
II	<i>Artemisia mendozana</i>	0,91	0,032	0,21	1,31	0,06				
II	<i>Ephedra</i> sp.	0,28	0,039	0,49	1,45	0,08				
II	<i>Larrea divaricata</i>	0,27	0,256	3,53	4,02	0,75				
II	<i>Acantholippia</i> sp.	0,16	0,006	0,08	0,11	0,01				
II	<i>Lycium chilense</i>	0,14	0,036	0,49	0,66	0,08				
<b>Total</b>		<b>5,53</b>		<b>8,54</b>	<b>10,93</b>	<b>1,56</b>	<b>82,51</b>	<b>10,35</b>	<b>13,24</b>	<b>1,89</b>
III	<i>Lycium chilense</i>	0,97	0,105	1,44	1,95	0,23				
III	<i>Lycium chanar</i>	0,75	0,075	0,77	2,05	0,20				
III	<i>Artemisia mendozana</i>	0,35	0,004	0,02	0,15	0,01				
III	<i>Acantholippia</i> sp.	0,33	0,010	0,14	0,18	0,02				
III	<i>Atriplex</i> sp.	0,23	0,069	0,98	1,88	0,14				
III	<i>Ephedra</i> sp.	0,15	0,101	1,28	3,79	0,21				
<b>Total</b>		<b>2,78</b>		<b>4,63</b>	<b>9,99</b>	<b>0,82</b>	<b>79,08</b>	<b>5,86</b>	<b>12,64</b>	<b>1,03</b>
IV	<i>Senecio eriophyton</i>	0,28	0,005	0,07	0,14	0,01				
IV	<i>Adesmia</i> sp.	0,19	0,012	0,13	0,34	0,03				
IV	<i>Ephedra</i> sp.	0,18	0,070	0,88	2,61	0,15				
IV	<i>Lycium chanar</i>	0,06	0,005	0,06	0,09	0,01				
<b>Total</b>		<b>0,71</b>		<b>1,14</b>	<b>3,18</b>	<b>0,20</b>	<b>79,64</b>	<b>1,43</b>	<b>3,99</b>	<b>0,25</b>
V	<i>Adesmia</i> sp.	2,63	0,017	0,17	0,47	0,05				
<b>Total</b>		<b>2,63</b>		<b>0,17</b>	<b>0,47</b>	<b>0,05</b>	<b>100</b>	<b>0,17</b>	<b>0,47</b>	<b>0,05</b>

**Tabla 6.** Densidad de las especies arbustivas presentes en cada uno de los estratos y valores del coeficiente de la calidad de la vegetación en cada estrato altitudinal. Abreviaciones: coeg = coeficiente surgido de multiplicar el diámetro promedio por la altura promedio por la densidad de individuos de cada especie, PB = contenido de proteína bruta (%), FB = contenido de fibra bruta (%), ED = energía digestible (Mcal/gr), % total = porcentaje de arbustos pertenecientes a las especies consideradas, PB total = indicador de la cantidad de proteínas disponibles en cada estrato, FB = indicador de la cantidad de fibras disponibles en cada estrato, ED total = indicador de la cantidad de energía digestible disponible en cada estrato.

De acuerdo a los índices construidos la calidad de la vegetación disminuye desde los estratos más bajos hasta los estratos más altos, tanto si se considera la cantidad de proteínas disponibles como la cantidad de fibras presentes en la vegetación de cada uno de los estratos altitudinales. La variación en la cantidad de energía digestible presenta el mismo patrón que la cantidad de proteínas y la cantidad de fibras (Tabla 6). La cobertura del estrato gramíneo fue muy baja durante todo el año y en todos los estratos por lo que no representó una fuente de nutrientes importante.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En el área de estudio la productividad estuvo correlacionada negativamente con la altura, especialmente

a partir de los 3000 msnm donde la tendencia fue más notable, este resultado es similar a lo esperado en los gradientes altitudinales de las zonas templadas (Olson 1975). Por su parte las especies vegetales de los estratos inferiores tuvieron cantidades de proteínas y energía digestible similar a las especies presentes en los estratos más altos, en contraste con lo observado en otros estudios donde se observó que la cantidad de proteínas y energía digestible estaba positivamente relacionada con la altura (Riley & Skjelvag 1984, Van Soest 1994). Sin embargo cuando se comparó la cantidad de nutrientes teniendo en cuenta la cobertura vegetal se observó una disminución pronunciada a medida que aumentaba la altura.

Desde el punto de vista de la cantidad de recursos los guanacos no están utilizando todas las áreas con la mayor productividad. Si bien ocupan áreas con una productividad relativamente alta hay hábitats en las zonas más bajas (entre los 2000 y los 3000 msnm) que podrían ser utilizados y donde los guanacos están prácticamente ausentes. En los dos estratos altitudinales superiores en cambio, es probable que el descenso en las densidades de guanacos se deba a una marcada disminución de la productividad en relación con los estratos altitudinales inferiores. En cuanto a la cantidad de proteínas y energía digestibles los estratos altitudinales más favorables para los guanacos de acuerdo a la teoría de forrajeo óptimo fueron los ubicados entre los 2000 y 3000 msnm, donde los guanacos fueron escasos. Aunque en apariencia los guanacos estarían usando hábitats marginales en relación a los sitios disponibles es necesario hacer algunas aclaraciones con respecto a aspectos de la calidad de la vegetación que no fueron tenidos en cuenta en este trabajo. Por un lado el año en que se realizó el muestreo de la vegetación fue extremadamente seco por lo que las gramíneas, citadas en la bibliografía como el ítem más importante en la dieta de los guanacos (Bonino & Pelizza-Sbriller 1991, Candia & D'almasso 1995, Baldi et al. 2004, Puig et al. 2011) estuvieron prácticamente ausentes y representaron menos del 2 % de cobertura, a excepción de las vegas. Además, y por las mismas razones, las únicas especies que tenían materia verde suficiente para poder realizar los análisis químicos de calidad de vegetación eran arbustos que en su mayoría son evitados por los guanacos como alimentos debido a que sintetizan compuestos secundarios que evitan la herbivoría (por ejemplo las especies del género *Larrea*). Por lo tanto es difícil obtener conclusiones acerca de la relación de la distribución de los guanacos con la productividad y calidad de la vegetación al menos en los primeros tres estratos altitudinales donde la cantidad de recursos disponibles es similar. Es posible que las diferencias observadas en las densidades de guanacos entre los 2000 y los 3500 msnm no esté relacionada solo con la productividad o con la calidad entendida como cantidad de nutrientes o energía digestible sino que la densidad de animales esté relacionada con la presencia de metabolitos secundarios en las especies más abundantes que no fueron considerados en este análisis. Otras hipótesis que pueden explicar la distribución de los guanacos por debajo de los 3500 msnm y que no fueron puestas a prueba son el efecto de la predación y el efecto de las actividades humanas como la cacería.

Como se mencionó en el capítulo II parte de la población de guanacos del paisaje San Guillermo-

Laguna Brava se desplaza estacionalmente de las zonas más bajas a las zonas más altas durante el verano. De acuerdo a la bibliografía estos desplazamientos se producen de áreas más productivas a áreas menos productivas en busca de parches de vegetación de mejor calidad durante la temporada de cría y apareamiento (Maddock 1979, Albon & Langbatn 1992). En las estribaciones de la cordillera de Los Andes, en cambio, el aumento de la densidad de guanacos durante el verano puede ser explicado por la variación estacional observada en la productividad entre los 3500 y los 4000 msnm, principalmente en las vegas. Este tipo de hábitats fue reportado como importante para los camélidos en otros estudios (Vilá & Roig 1992, Renaudeau d'Arc et al. 2000, Mosca & Torres 2012, Wurstten et al. 2014). Durante el verano la productividad de las vegas aumenta a niveles similares a lo observado en los demás estratos por debajo de los 3500 msnm. En el invierno, en cambio, la productividad disminuye en toda el área de estudio pero principalmente en las vegas y los animales se desplazan hacia zonas con mayor disponibilidad de recursos forrajeros. Este comportamiento sugiere una estrategia de desplazamiento altitudinal por búsqueda de forraje y no por parches con vegetación de mejor calidad de parte de la población de guanacos del paisaje. Sin embargo es posible que en realidad los desplazamientos de los guanacos estén afectados no solo por la cantidad de alimentos sino por una combinación entre la cantidad y la calidad ya que en otras áreas los guanacos se alimentaron casi exclusivamente de gramíneas durante el verano (Bonino & Pelizza Sbriller 1991, Puig et al. 2011), que representan la mayor parte de la vegetación en las vegas. El diseño de muestreo no permitió establecer la importancia de la fenología de la vegetación en el desplazamiento estacional de los guanacos ya que el muestreo fue realizado a finales del verano (marzo de 2011), cuando los pastos tenían un nivel de madurez mayor (y por consiguiente menor cantidad de proteínas y mayor cantidad de fibras) que al principio de la temporada húmeda, cuando se produce el establecimiento de los guanacos en las vegas por encima de los 3500 msnm.

Los resultados obtenidos confirman las conclusiones alcanzadas en otros estudios acerca de la importancia de las vegas para las poblaciones de guanacos, por lo que es necesario que se tomen medidas de conservación que permitan mantener estos recursos críticos y escasos tanto desde el punto de vista de la superficie ocupada como de la calidad y biodiversidad presentes en estos ambientes. Aunque la información obtenida representa un avance en el conocimiento de la ecología de los guanacos en el área de estudios es necesario realizar trabajos adicionales incluyendo el análisis de heces para conocer la dieta de los guanacos y conocer con más precisión la relación entre la distribución de los animales y la calidad de la vegetación. Por otra parte es necesario realizar investigaciones que permitan conocer si las actividades humanas, principalmente la cacería, están afectando la distribución de los animales, forzándolos a ocupar áreas marginales, ya que hay registros de que la caza furtiva es una actividad que se realiza en el área de estudio. Por último es necesario conocer con más detalle el mecanismo que provoca los movimientos estacionales de parte de la población para

poder conservar este proceso que desapareció en otras poblaciones de guanacos.

## **CAPÍTULO IV**

### **USO Y PREFERENCIA DE HÁBITATS DE GUANACOS, VICUÑAS Y GANADO EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN EL NOROESTE DE ARGENTINA**

(Traducción del manuscrito “Habitat use and preference by guanacos, vicuñas, and livestock in an altitudinal gradient in northwest Argentina” publicado en el European Journal of Wildlife Research)

# CAPÍTULO IV

## USO Y PREFERENCIA DE HÁBITATS DE GUANACOS, VICUÑAS Y GANADO EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN EL NOROESTE DE ARGENTINA

(Traducción del manuscrito “Habitat use and preference by guanacos, vicuñas, and livestock in an altitudinal gradient in northwest Argentina” publicado en el European Journal of Wildlife Research)

### INTRODUCCIÓN

Entender la dinámica espacial del uso del paisaje puede ayudar a resolver problemas de acceso a recursos claves por parte de los herbívoros nativos (Willimason et al. 1988, Coughmeour & Singer 1991, Yeo et al. 1993). Comúnmente los ungulados experimentan una variación estacional, climática y espacial considerable en la disponibilidad de recursos, especialmente en los ambientes tropicales áridos y semiáridos, donde esta variación es extrema (Illius & O’Connor 2000). La disponibilidad y la productividad de forraje están afectadas por variaciones climáticas y espaciales. El factor climático más variable es la precipitación anual, cuyo coeficiente de variación es del 25 % con una fuerte estacionalidad (Ellis & Swift 1988, Owen-Smith 1990), mientras que la variación espacial surge principalmente de las diferencias en las características del suelo y en la topografía, causando cambios en el contenido de nutrientes y en la hidrología (Illius & O’Connor 2000). Las actividades humanas también pueden limitar el acceso de los ungulados nativos a recursos claves. El conocimiento de las relaciones entre las especies de un ensamble de herbívoros, su ambiente y los posibles efectos negativos de las actividades humanas puede ayudar para el diseño y la implementación de medidas efectivas de manejo.

Los dos ungulados más representativos del oeste de Sudamérica son los camélidos, el guanaco (*Lama guanicoe guanicoe*, Müller 1976; Marín et al. 2008) y la vicuña (*Vicugna vicugna vicugna*, Molina 1782; Marín et al. 2007). Ambas especies habitan las regiones áridas de Argentina, Perú, Bolivia y Chile. Aunque sus poblaciones fueron abundantes antes del arribo de los europeos, durante el último siglo sus poblaciones disminuyeron y su distribución se redujo, debido principalmente a la caza, a la destrucción del hábitat y a la introducción del ganado (Mares & Ojeda 1984, González et al. 2006, Baigún et al. 2008, Baldi et al. 2010). El solapamiento de la distribución de ambas especies está limitado a las estribaciones de los Andes de Chile, Perú y las provincias argentinas de San Juan, La Rioja y Catamarca.

Las dos especies tienen diferentes estrategias en el uso del hábitat. Los guanacos pueden ocupar hábitats con diferentes climas, topografía y estructura de la vegetación desde el nivel del mar hasta los 4500

msnm, y pueden moverse estacionalmente donde los inviernos son rigurosos (Puig 1995, De Lamo et al. 1998), mientras que las vicuñas solo ocupan áreas por encima de los 3300 msnm y se encuentran principalmente en los pastizales durante todo el año (Arzamendia et al. 2006, Borgnia et al. 2008, 2010), aunque pueden usar arbustales cuando la cobertura de gramíneas es alta (Mosca Torres & Puig 2012).

La probabilidad de que dos especies nativas compitan es baja ya que la coevolución favorece la partición de los recursos (Voeten & Prins 1999). Hay poca información de cómo los recursos son particionados entre los dos camélidos en las áreas de simpatria. Cajal et al. (2010) definió tres niveles de interacción entre los guanacos y las vicuñas: a) en la porción norte de su distribución están espacialmente segregados; b) en la porción central, excepto la Puna, se encuentran a la misma altitud pero con una pequeña segregación espacial y c) en las altipampas de la Cordillera Frontal, entre los 27° 56' S y 29° 35' S, no hay segregación espacial entre ellos. Los resultados obtenidos en la Puna de Catamarca, donde los dos camélidos se encuentran segregados espacialmente en un gradiente altitudinal (Lucherini 1996; Lucherini & Birochio 1997) y en las estribaciones de los Andes de San Juan y La Rioja, donde los camélidos comparten los hábitats disponibles (Cajal & Buenaventura 1998) soportan este patrón de distribución.

En las estribaciones de la cordillera de Los Andes varias especies de ganado doméstico coexisten con los camélidos, principalmente vacas, mulas, caballos, burros y ganado caprino. Uno de los problemas más importantes relacionados con la introducción de especies es la competencia, definida como el uso compartido de recursos escasos por parte de dos o más especies (Birch 1957, Putnam 1996). La introducción reciente, en términos evolutivos, de especies exóticas en un ensamble de herbívoros nativos como la introducción de ganado en las poblaciones de guanacos y vicuñas de Laguna Brava puede generar competencia interespecífica porque no hubo tiempo suficiente para que se produzca la partición de los recursos (Putnam 1996, Voeten & Prins 1999).

Aunque algunos estudios encontraron evidencias de que el ganado puede competir con los camélidos (Baldi et al. 2001, 2004; Bonacic et al. 2002; Puig et al. 2003; Borgnia et al. 2008; Rojo et al. 2012), otros no encontraron efectos negativos del ganado sobre las poblaciones de camélidos nativos (Ovejero et al. 2011; Acebes et al. 2012). Los estudios en los que no se encontraron evidencias de competencia fueron realizados en áreas con muy poca densidad de ganado (Ovejero et al. 2011) o donde el patrón espacial de distribución del ganado fue distinta de la distribución de los guanacos (Acebes et al. 2012).

Las especies de ungulados de las estribaciones de Los Andes tienen diferentes patrones de movimiento o están sujetos a diferentes manejos. Parte de la población de guanacos se mueve estacionalmente para ganar acceso a recursos de mejor calidad o escapar de condiciones climáticas desfavorables mientras que las vicuñas permanecen en las mismas áreas durante todo el año (Cajal 1998). Las cabras y vacas son desplazadas por los pastores hacia las tierras altas durante el verano y hacia las tierras más

bajas durante la estación seca. Los caballos y burros están principalmente asilvestrados y se desplazan libremente (Observación personal). Es posible obtener un mejor entendimiento del potencial para competir entre los camélidos y el ganado estudiando el uso que cada especie hace del hábitat durante todo el año y siguiendo el gradiente altitudinal.

Desde 1990, los gobiernos provinciales y nacionales de Argentina promueven la extracción de minerales a lo largo de Los Andes a través de beneficios impositivos. En los últimos años se realizaron trabajos intensivos de exploración minera en áreas de simpatria de guanacos y vicuñas en el norte de Argentina, donde se construyeron al menos cuatro nuevas minas y existen proyectos para varias más (ver <http://mineria.gov.ar> para más información). La minería puede tener efectos negativos en las poblaciones de ungulados ya sea por la destrucción directa del hábitat a través de la remoción de suelos y vegetación o a través de derrames accidentales de desechos dentro de los arroyos y cursos de agua (Singh & Chowdhury 1999; Reglero et al. 2008; Ito et al. 2013). En los ambientes áridos de Los Andes donde los guanacos y las vicuñas coexisten, el agua y la vegetación son extremadamente escasos y concentrados principalmente en las vegas, áreas húmedas ubicadas en las orillas de los cursos de agua, donde la cobertura de vegetación es cercana al 100 %. Las vegas fueron reportadas como importantes para los camélidos sudamericanos (Lawrence 1986; Vilá & Roig 1992; Reneaudeau d'Arc et al. 2000; Mosca Torres & Puig 2012), por lo que el impacto de las actividades mineras puede ser más severo que en otros hábitats.

Los objetivos de este estudio fueron: a) determinar si existe preferencia por algún tipo de hábitat por parte de los guanacos, las vicuñas y el ganado doméstico y b) analizar el solapamiento entre los camélidos y el ganado para evaluar el potencial para competir por el uso de recursos. Los estudios de la relación entre los ungulados nativos y domésticos en biomas áridos y semiáridos son relativamente numerosos en la savana africana y en las estepas en Asia, pero son pocos los estudios para los biomas similares de Sudamérica (Acebes et al. 2012) y este es el primero que compara la variación en la selección de hábitat durante el invierno y el verano en un ensamble de guanacos, vicuñas y ganado en un área de baja densidad de ganado. Los estudios sobre los efectos de la minería también fueron realizados en otras regiones (Grimalt et al. 1999; Weir et al. 2007; Bleich et al. 2009), pero este es el primer intento de establecer los efectos potenciales de la minería en una población de camélidos silvestres sudamericanos. Un mejor entendimiento de los patrones de uso de los ensambles de ungulados, de la competencia potencial entre el ganado y los camélidos y la forma en que las industrias extractivas pueden afectar los camélidos sudamericanos pueden proveer información para manejar las actividades humanas en las reservas y sus alrededores para reducir su impacto en las poblaciones de guanacos y vicuñas.



**Figura 1.** Ubicación del área de estudio en la Provincia de La Rioja. La distribución de los guanacos y las vicuñas fue adaptada de Baigún et al. (2008). La información de las actividades mineras pertenece a la Secretaría de Minería de La Nación (<http://www.mineria.gov.ar>)

## MATERIALES Y MÉTODOS

*Área de estudio.* El área de estudio cubre aproximadamente 6700 km<sup>2</sup> e incluye parte de la Reserva Laguna Brava y áreas adyacentes en la provincia de La Rioja en Argentina (entre 28° 18' S y 28° 53' S y 68° 30' O y 68° 57' O) con un gradiente altitudinal entre los 2000 y los 4000 msnm (Fig. 1). El paisaje incluye llanos, cadenas montañosas y lagunas y salinas producidas por cuencas endorreicas. La temperatura anual promedio es de 12° C, con una máxima anual promedio de 28° C y una temperatura mínima anual promedio de -2° C. La precipitación anual es menor a los 100 mm y ocurre principalmente durante el verano. La escasa precipitación en el otoño y en el invierno se produce en forma de nieve (Combina & Pasarello 1980).

La vegetación dominante hasta los 3100 msnm corresponde a la Provincia Fitogeográfica del Monte. Entre los 3100 y los 3800 msnm la vegetación es característica de la Prepuna, representada principalmente por una estepa xerofítica de arbustos donde las especies del género *Larrea*, típicas de la Provincia del Monte, están ausentes. Por encima de los 3800 msnm, la vegetación permanece exclusivamente a la Puna y está limitada a pastos dispersos del género *Stipa* y plantas en cojín del género *Adesmia* (Hunzicker 1952; Cabrera 1976).

A 20 km del área de estudio se encuentra solo una localidad de alrededor de 400 habitantes dedicados principalmente a la cría de ganado y el cultivo a baja escala. El acceso sur a la Reserva (Fig. 1) es usada para

acceder a áreas de exploración minera en el sector noroeste de la Reserva de Biósfera San Guillermo.

*Colección de datos y clasificación de hábitats.* Se usaron los mismos datos que los colectados para el capítulo II para conocer la distribución de los camélidos y el ganado, excluyendo la información obtenida por encima de los 4500 msnm y los datos correspondientes a la Reserva Provincial San Guillermo.

El área de estudio fue dividida en cinco clases de hábitat de acuerdo a la topografía y a la fisonomía de la vegetación: a) arbustal en llano (ARBLLA), localizada entre los 2000 y los 3500 msnm en áreas planas con pendientes menores a los 15°, arbustos grandes y dispersos de *Larrea* sp., *Bulnesia retamo*, y *Flourenzia polyclada* en las áreas bajas y arbustos más pequeños y más densamente agrupados de *Adesmia* sp., *Lycium* spp. y *Artemisia mendozana* en las zonas más altas; b) arbustal en quebrada (ARBQUE), ubicada entre los 2900 y los 3500 msnm, con una pendiente mayor a 15°, y vegetación representada principalmente por arbustos de los géneros *Ephedra*, *Gognatchia* y *Atriplex*; c) pastizales en quebrada (PASQUE) representada por áreas con pendientes mayores a 15° con plantas en cojín del género *Adesmia* y una cobertura variable de pastos del género *Stipa* ubicada por encima de los 3700 msnm; d) pastizales en llano (PASLLA) a la misma altura sobre el nivel del mar y con la misma vegetación que la categoría anterior pero en ambientes con una pendiente menor a los 15° y e) vegas (VEGA), hábitats que se encuentran en áreas húmedas cercanas a los cursos de agua con una cobertura de la vegetación alta (mayor al 70 %) con especies como *Festuca scirpifolia* y *Juncus balticus*.

Se usó ArcGis 9.3 para delimitar los tipos de hábitats y cuantificar el área ocupada por cada uno. Se consideró una franja de 800 m a cada lado de las transectas como área de estudio ya que esta fue la distancia máxima a la que fue posible detectar los animales.

*Análisis estadístico.* Para todos los análisis estadísticos se usó la proporción de grupos en lugar de la proporción de individuos porque se asumió que debido a la naturaleza social de estos herbívoros, la selección de un área por un animal no es independiente de las selecciones del resto de los animales en el grupo. Sin embargo, el tamaño de grupo puede ser diferente entre los tipos de hábitats. Como los datos de conteo no se ajustan a los supuestos de la estadística paramétrica debido a su naturaleza y el tamaño muestral varió mucho entre las especies de ungulados se utilizaron test de estadística no paramétrica.

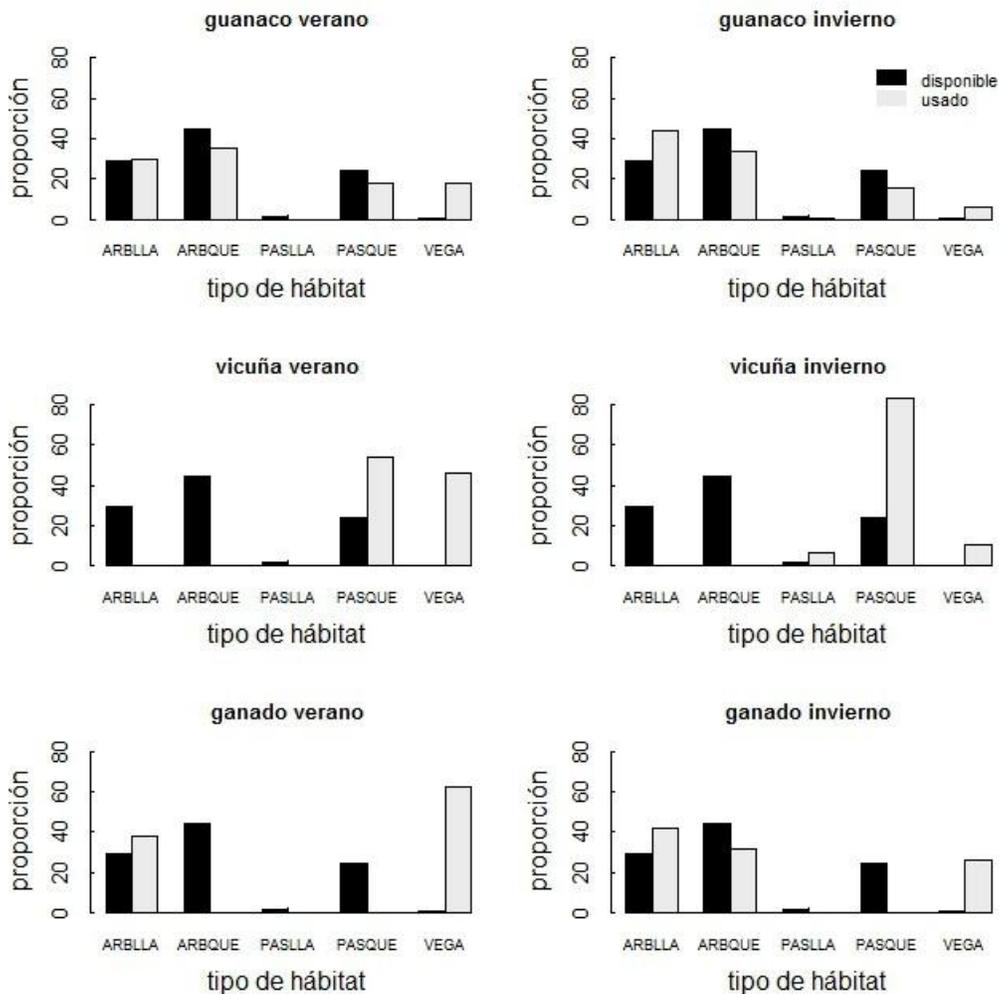
Para evaluar la asociación de cada especie con los diferentes tipos de hábitats se realizó un análisis de correspondencia entre la proporción de grupos registrados en cada hábitat y la proporción del área ocupada por cada uno. Este método consiste en la representación de objetos (sitios, especies o estaciones de muestreo) como puntos sobre uno más ejes maximizando la correspondencia en las variables y las unidades. Para evitar el efecto arco producido por el uso de la distancia  $\chi^2$  se usó un análisis de correspondencia sin tendencia (DCA por sus siglas en inglés) (Legendre & Legendre 1998). Debido a las diferencias en el tamaño corporal y la eficiencia en el uso de los recursos se convirtió a todos los grupos de ungulados en grupos equivalentes de

guanacos. Se usó una relación entre tamaños de grupos de guanacos, vicuñas, vacas y équidos de 1:1,43:0.6:0,48 (Vallentine 2001; Bonacic et al. 2002; Tadey 2008). Para evaluar el efecto del tamaño de grupo en el análisis de correspondencia se compararon las diferencias entre el tamaño de grupo de los guanacos y vicuñas en los tipos de hábitat usando un test U de Mann-Whitney cuando se compararon solo dos tipos de hábitat y un test de Kruskal-Wallis para más de dos tipos de hábitats (Zar 1996). Se usó el procedimiento secuencial de Bonferroni (Holm 1979) como análisis post hoc cuando el test de Kruskal-Wallis detectó diferencias significativas. Se estimó la proporción esperada de grupos de guanacos, vicuñas y ganado como la proporción de superficie ocupada por cada tipo de hábitat. Se realizó test  $\chi^2$  de bondad de ajuste para establecer si había diferencias estadísticamente significativas entre las frecuencias observadas y esperadas de los grupos de guanacos, vicuñas y ganado en los diferentes tipos de hábitats (Zar 1996).

## RESULTADOS

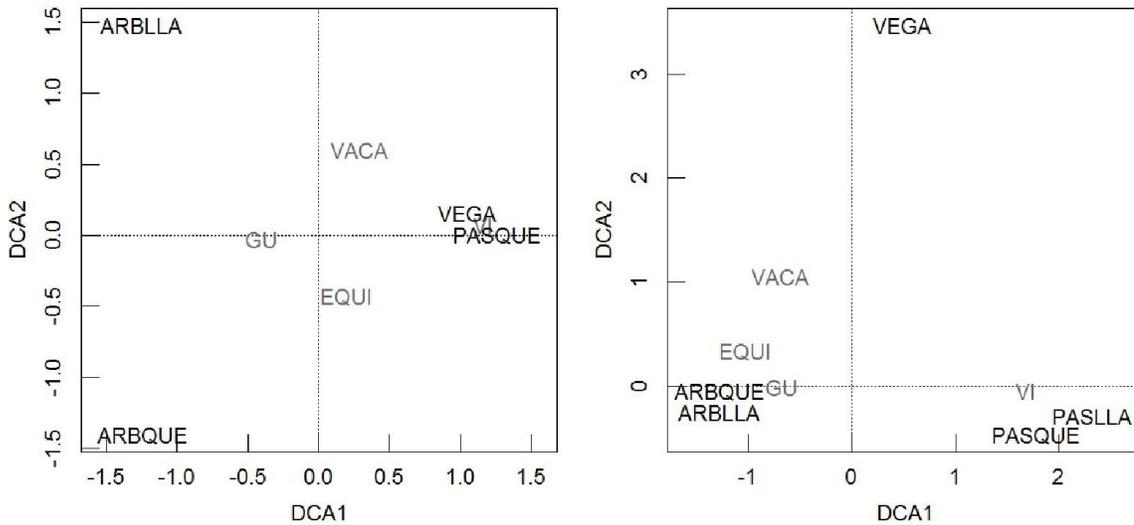
*Uso de hábitat.* Se observaron 391 grupos de guanacos, 101 grupos de vicuñas, 13 grupos de caballos y burros y 12 grupos de vacas durante los relevamientos realizados entre 2008 y 2011. Además de las especies mencionadas se observaron dos grupos de aproximadamente 150 cabras, uno en un arbustal y otro en una vega. Debido a la distorsión que estos datos podían generar se eliminaron tanto del análisis de correspondencia como del test de bondad de ajuste.

Las observaciones de guanacos fueron más abundantes durante el verano que en el invierno, las observaciones de las demás especies no variaron marcadamente entre estaciones. Setenta por ciento de los grupos fueron observados en los arbustales (ARBLLA y ARBQUE) en la misma proporción en llanos que en las quebradas, mientras que el 70,3 % de los grupos de vicuñas fueron observados en pastizales, la mayoría en las quebradas (PASQUE). Los arbustales y los pastizales en quebrada fueron los hábitats más utilizados por ambas especies de camélidos cuando se combinaron los datos de invierno y verano (25,8 % y 28,3 % respectivamente), mientras que el 17 % de los grupos fueron observados en las vegas y menos del 1 % en los pastizales. El uso de los llanos por parte de los guanacos disminuyó desde 34,72 % al 23,67 % entre el invierno y el verano mientras que el uso de las vegas aumentó desde 7,76 % a 25 % (Fig. 2).



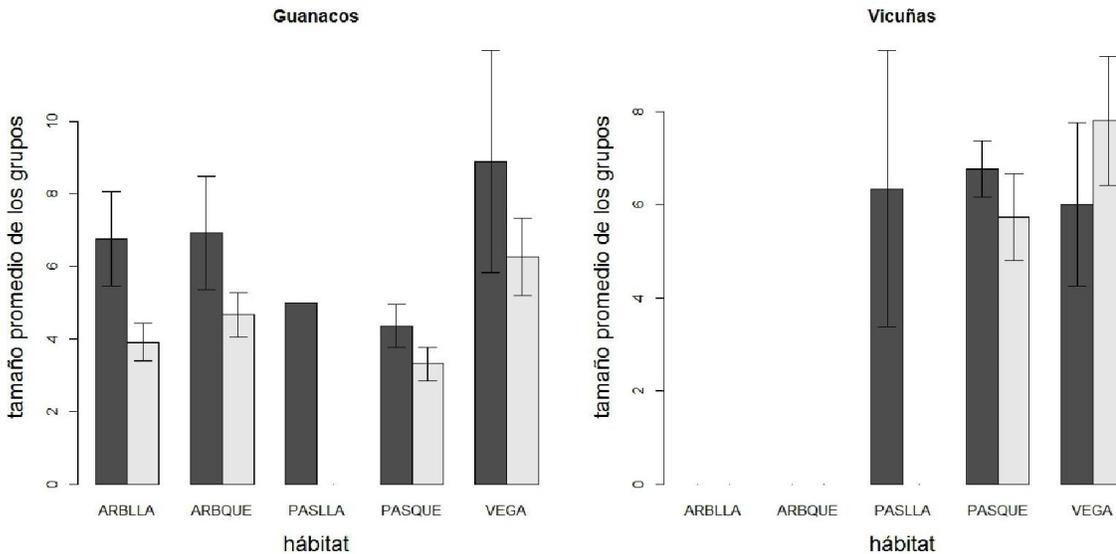
**Figura 2.** Proporción de área ocupada por cada tipo de hábitat y proporción de grupos de guanacos, vicuñas y ganado registrado en cada tipo de hábitat. Abreviaturas: ARBLLA = arbustal en llano, ARBQUE = arbustal en quebrada, PASLLA = pastizal en llano, PASQUE = pastizal en llano, VEGA = vegas.

El análisis de correspondencia para los relevamientos de invierno generó tres ejes que explicaron el 55 % de la variabilidad observada: el primero explicó el 53,4 %, el segundo el 1,6 % y el tercero el 0,02 %. Para el verano, el análisis de correspondencia generó dos ejes, el primero explicó el 25,02 % de la variabilidad y el segundo el 1,26 % (Fig. 3a, b). Las vicuñas. Las vicuñas estuvieron relacionadas casi exclusivamente con los pastizales mientras que los guanacos y el ganado estuvieron asociados principalmente a los arbustales. Las vegas no fueron importantes como hábitats de invierno para ninguna de las especies consideradas. En verano, el patrón de uso de hábitat fue diferente, tanto los guanacos como las vicuñas y el ganado estuvieron fuertemente asociados con las vegas, donde se registraron entre el 18 y el 60 % de los avistajes a pesar de la pequeña porción del área de estudio que representa este ambiente (menos del 1 %) (Fig. 3).



**Figura 3.** Análisis de correspondencia entre los grupos de ungulados y los tipos de hábitat en el verano (izquierda) y el invierno (derecha). Se utilizaron grupos equivalentes de guanaco en reemplazo del número real de grupos de ungulados. La relación entre los grupos de guanacos, vicuñas, vacas y équidos fue 1:1,48:0,6:0,48. Abreviaturas: ARBLLA = arbustal en llano, ARBQUE = arbustal en quebrada, PASLLA = pastizal en llano, PASQUE = pastizal en llano, VEGA = vegas, GU = guanacos, VI = vicuñas, VACA = vacas y EQUI = equinos (caballos, mulas y burros).

El tamaño de los grupos de guanacos y vicuñas fue diferente entre tipos de hábitats, especies y estación del año (Fig. 4). El tamaño promedio de los grupos de guanacos fue significativamente mayor en el verano que en el invierno (test U de Mann-Whitney = 20631,5;  $p = 0,021$ ). El tamaño de los grupos no difirió significativamente entre los tipos de hábitats en el invierno (Kruskal-Wallis  $\chi^2 = 2,60$ ;  $df = 3$ ;  $p = 0,457$ ), pero fueron significativamente diferentes durante el verano (Kruskal-Wallis  $\chi^2 = 8,22$ ;  $df = 3$ ;  $p = 0,041$ ). El tamaño de grupo de los guanacos fue significativamente más grande en las vegas que en los arbustales en llano (test U de Mann-Whitney = 1001,5;  $p = 0,0128$ ) y los pastizales en quebrada (test U de Mann-Whitney = 560;  $p = 0,0085$ ), pero no fue mayor que en los arbustales en quebrada (test U de Mann-Whitney = 1273,5;  $p = 0,0417$ ). El tamaño de grupo de los guanacos no varió significativamente entre los hábitats distintos a las vegas (Kruskal-Wallis  $\chi^2 = 11,17$ ;  $df = 4$ ;  $p = 0,6723$ ). El tamaño de los grupos de vicuñas no varió significativamente entre hábitats en el invierno (Kruskal-Wallis  $\chi^2 = 0,1466$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0,9293$ ), pero el tamaño de los grupos en las vegas fueron significativamente mayores que en los pastizales en las quebradas en el verano (test U de Mann-Whitney = 243,5;  $p = 0,0384$ ).



**Figura 4.** Tamaño promedio y error estándar de los grupos de guanacos y vicuñas en los diferentes tipos de hábitats. Los datos del verano se muestran en gris oscuro y los datos del invierno en gris claro. Abreviaturas: ARBLLA = arbustal en llano, ARBQUE = arbustal en quebrada, PASLLA = pastizal en llano, PASQUE = pastizal en llano, VEGA = vegas.

*Selección de hábitat.* Todos los hábitats fueron usados de manera desproporcionada en relación a su disponibilidad en invierno ( $\chi^2 = 199,04$ ;  $df = 4$ ;  $p < 0,001$ ) y lo mismo sucedió en el verano ( $\chi^2 = 2395,50$ ;  $df = 4$ ;  $p < 0,001$ ), a excepción del arbustal en llano que fue utilizado en la misma proporción en relación a su disponibilidad ( $\chi^2$  parcial = 5,58) (para comparar la frecuencias esperadas vs las esperadas remitirse a la figura 2 de este capítulo). La mayor desviación de las frecuencias esperadas se observaron en los arbustales en quebrada (usados menos de lo esperado) y las vegas (usadas más de lo esperado) por todas las especies consideradas.

Las diferencias entre la proporción de grupos de guanacos y vicuñas esperadas y observadas fueron estadísticamente significantes en el invierno y en el verano (Tabla 1). Durante el invierno, los guanacos usaron las vegas y los arbustales en llano de las zonas baja más de lo esperado de acuerdo a su disponibilidad, evitando los pastizales de las áreas más altas. Durante el verano, el único tipo de hábitat usado por lo guanacos en una proporción mayor a su disponibilidad fue el de vegas mientras que los arbustales fueron usados de acuerdo a su disponibilidad.

Especie	Estación	Tipo de hábitat	$\chi^2$ parcial	$\chi^2$ total	g.l.	Valor p			
Guanacos	invierno	ARBLLA	92.41	1302	4	<0,001			
		ARBQUE	17,06						
		PASLLA	7,49						
		PASQUE	81,16						
		VEGA	1103,88						
	verano	ARBLLA	5.59						
		ARBQUE	18.32						
		PASQUE	54.79						
		VEGA	12382.53				12461.23	3	< 0.001
		Vicuñas	invierno				PASLLA	0.03	102,42
PASQUE	2,15								
VEGA	100,24								
verano	PASQUE		99,73						
	VEGA		4943,73	5043,46	1	<0,001			
Vacas	invierno	ARBLLA	9.89	3067.6	2	< 0.001			
		ARBQUE	10.44						
		VEGA	3047.27						
	verano	ARBLLA	18.42						
		VEGA	1105.51				1123.93	1	< 0.001
Equidos	invierno	ARBLLA	0.07	81.04	2	< 0.001			
		ARBQUE	1.34						
		VEGA	79.63						
	verano	ARBLLA	27						
		VEGA	1620.4				1647.4	1	< 0.001

**Tabla 1.** Test  $\chi^2$  de bondad de ajuste.  $\chi^2$  del número de grupos esperados vs observados en cada tipo de hábitats para cada especie de ungulado para cada estación del año. Abreviaturas: ARBLLA= arbustal en llano, ARBQUE= arbustal en quebrada, PASLLA= pastizal en llano, PASQUE = pastizal en quebrada, VEGA = vegas.

Las vicuñas estuvieron ausentes en los arbustales en el invierno y en los arbustales y en los pastizales en llanos en el verano y usaron las vegas y los pastizales en las quebradas más que lo esperado durante las dos estaciones. Los caballos, los burros y las vacas usaron las vegas más de lo esperado en todas las estaciones. Las vegas fueron seleccionadas fuertemente por los camélidos y el ganado durante las dos estaciones. Más del 95 % del total del valor del estadístico  $\chi^2$  para todas las especies y estaciones correspondió a los valores obtenidos en las vegas. Esto significa que tanto los guanacos como las vicuñas y el ganado prefirieron las vegas a cualquier otro ambiente usándolas de una manera desproporcionada a la superficie que estos ambientes ocupan en el área de estudio.

## DISCUSIÓN

Los guanacos y las vicuñas estuvieron espacialmente segregados en la mayor parte del área de estudio aunque los guanacos fueron generalistas que usaron todos los tipos de hábitats en alguna medida y las vicuñas estuvieron restringidas a los pastizales y las vegas por encima de los 3500 msnm. Los arbustales donde los guanacos fueron observados más frecuentemente se encuentran a altitudes más bajas (entre los 2000 a los 3500 msnm) que los pastizales y las vegas usadas por las vicuñas, por lo que esta segregación es principalmente

altitudinal, como fue reportada para los guanacos y las vicuñas del norte de Argentina (Lucherini 1996; Lucherini & Birochio 1997). Los resultados de este estudio difieren con otros que no encontraron segregación entre los dos camélidos en las provincias de San Juan y La Rioja ni en la Reserva Provincial San Guillermo, adyacente a la Reserva Laguna Brava (Cajal 1998; Cajal et al. 2010). Estas diferencias pueden deberse probablemente al hecho de que los otros dos estudios fueron realizados solo a alturas mayores (entre 3300 y 3800 msnm) donde los guanacos son escasos. Las especies simpátricas con estrategias similares de forrajeo pueden competir si existe un alto solapamiento en el uso del espacio y de los recursos escasos (Prins & Olf 1998; Hulbert & Andersen 2001; Owen-Smith 2002). Sin embargo, la segregación en el uso del hábitat puede facilitar la coexistencia de especies similares reduciendo la competencia interespecífica (Pianka 1978). Es probable que la segregación espacial entre guanacos y vicuñas reportada en este estudio facilita la coexistencia de las dos especies. Este patrón de segregación también fue observado en otros ensamblajes de ungulados con estrategias similares de forrajeo (Namgail et al. 2004; Focardi et al. 2006).

El gran solapamiento en el uso del hábitat entre el ganado y los guanacos en el invierno y entre el ganado, los guanacos y las vicuñas en el verano contrasta con el solapamiento mínimo entre los guanacos y el ganado encontrado en el Parque Nacional Talampaya en el Monte argentino (Acebes et al. 2012). Esta diferencia puede deberse a diferencias en la metodología entre los dos estudios ya que Acebes et al. no evaluaron solapamiento en el uso del hábitat sino los principales atributos del hábitat que cada especie seleccionaba. Sin embargo, el solapamiento en el uso del hábitat no significa que los ungulados nativos y los exóticos compitan por los recursos en la Reserva Laguna Brava. Es probable que la competencia entre los camélidos y el ganado sea mínima en el área de estudio debido a la baja densidad de vacas y équidos (menos de 30 unidades guanaco en toda el área de estudio comparado con 500 unidades guanacos de camélidos). En los estudios donde se observaron evidencias de competencia entre los camélidos y el ganado la densidad de este último fue similar o mayor a la densidad de guanacos y vicuñas (Baldi et al. 2001, 2004; Bonacic et al. 2002; Puig et al. 2003; Rojo et al. 2012). Sin embargo, es necesario evaluar el solapamiento en la dieta de los camélidos y el ganado en el área de estudio para evaluar con mayor certeza el potencial de competencia.

Las vegas fueron seleccionadas por todos los ungulados en este estudio, probablemente debido a la mayor productividad, la cobertura de gramíneas y la calidad de la vegetación de este hábitat (Massy y Weeda 2003; Sixto 2003). El uso de las vegas por todas las especies aumenta significativamente en verano, reflejado no solo en el aumento de grupos sino también en el aumento del tamaño de los mismos en relación a los otros hábitats. Este aumento es el resultado probable de un incremento de la biomasa vegetal durante el verano cuando la productividad duplica o triplica la del invierno mientras que la productividad de los otros hábitats no varía significativamente. Las vegas son hábitats críticos para los guanacos y las vicuñas durante el verano incrementando el suceso reproductivo debido a la presencia de recursos de alta calidad nutricional para las

hembras cuando tienen una mayor demanda energética (principalmente proteínas) y de agua debido a la gestación y lactancia, así como una alta visibilidad que facilita el escape de los predadores (Bank et al. 2003; Donadio 2012). Por lo tanto cualquier actividad antropogénica que reduzca la extensión de las vegas o afecte la calidad de sus recursos impactará en las poblaciones de guanacos y vicuñas.

La exploración y explotación minera a gran escala en Los Andes donde se encuentran las vegas, incluyendo la Reserva Laguna Brava, aumentó considerablemente después de 1990. Como las vegas representan una pequeña fracción de la superficie afectada por estas actividades frecuentemente estos ambientes son subestimados en las evaluaciones de impacto ambiental que las empresas presentan a las agencias de gobierno (ej. Knight Piésold Consulting 2006) pero pueden sufrir los mayores impactos relativos. Por ejemplo, muchos de los caminos, campamentos y diques de cola de las minas a cielo abierto en las áreas cercanas fueron construidas en valles, incluyendo a veces la destrucción de vegas. Además, la mayoría de los proyectos en alta montaña son accesibles solo a través de rutas que se construyeron siguiendo los cursos de agua, modificando y disminuyendo frecuentemente el flujo de agua y secando las vegas que se encontraban corriente abajo.

De acuerdo a los gobiernos provinciales y a las compañías mineras se construirán más minas para la extracción de metales en los próximos años. Esta expansión de la minería afectará las poblaciones de camélidos silvestres sudamericanos y al resto de la diversidad presente. Para minimizar estos impactos, el gobierno debe planificar e implementar medidas que permitan conservar las vegas, verdaderos oasis de los ambientes áridos con alta radiación solar y una estación de crecimiento vegetal corta.

## **CAPÍTULO V**

### **MODELOS ESTACIONALES DE SELECCIÓN DE RECURSOS DE LAS POBLACIONES DE GUANACOS**

# CAPÍTULO V

## MODELOS ESTACIONALES DE SELECCIÓN DE RECURSOS DE LAS POBLACIONES DE GUANACOS

### INTRODUCCIÓN

Los guanacos son considerados una especie generalista ya que pueden ocupar hábitats con marcadas diferencias tanto en la estructura vegetal, el relieve y el clima como en la presencia de actividades humanas (Raedeke 1978, Franklin 1983, Puig 1995, De Lamo 1997 y De Lamo et al. 1998, Marino & Johnson 2010, Malo et al. 2010, Taraborelli et al. 2011), incluso pueden llegar a desplazarse estacionalmente en las áreas cordilleranas para maximizar el uso de los recursos (Ortega & Franklin 1995 y Contreras et al. 2006). Sin embargo, sus poblaciones disminuyeron drásticamente desde finales del siglo XIX perdiendo más del 40 % de su distribución original (Puig 1995, Franklin et al. 1997). Los principales factores vinculados con la declinación de los guanacos se relacionan con la alteración del hábitat, la competencia por introducción de ganado, la caza y la carencia de planes de protección y manejo que aseguren su conservación (Nugent et al. 2006). La falta de información acerca de los requerimientos de la especie impide que se tomen medidas que reduzcan los efectos negativos de las actividades humanas y que permitan entender mejor su relación con los recursos.

Las poblaciones animales requieren una cantidad mínima de recursos para que sus poblaciones sean viables, por eso es importante identificar y proteger esos recursos, sobre todo cuando se trata de especies en peligro o que son explotadas comercialmente (Loehle & Li 1996, Ceballos & Ehrlich 2002, Manly et al. 2002). Entender la dinámica espacial del uso del paisaje por los herbívoros nativos puede ayudar a resolver problemas asociados con la introducción de ganado doméstico y las interferencias que provocan las actividades humanas en el acceso a recursos críticos por parte de dichos herbívoros (Wallace & Krausman 1987, Williamson et al. 1988, Yeo et al. 1993).

Según la teoría del forrajeo óptimo los herbívoros seleccionan parches donde los animales puedan obtener la máxima cantidad de energía por unidad de tiempo (Stephens & Krebs 1986). Por lo tanto, en ausencia de otros factores, la productividad primaria y la calidad de la vegetación son dos de los mejores predictores de la distribución de los herbívoros (East 1984, Wittenmyer et al. 2007). Sin embargo esta distribución ideal de los herbívoros puede ser afectada por la presencia de otras especies, ya sean silvestres o introducidas o por las actividades humanas como la presencia de asentamientos, la apertura de caminos y picadas, la extracción de minerales o petróleo y el pastoreo de ganado doméstico (Bergerud & Page 1987; Bailey et al. 1996, Verlinden 1998, Bleich et al. 2009).

Debido a que en los grandes paisajes es imposible obtener información sobre la productividad primaria a campo es necesario utilizar índices como aproximaciones de la misma. El índice diferencial de vegetación normalizado (NDVI) está fuertemente correlacionada con la productividad primaria neta y la biomasa (Prince 1991, Paruelo et al. 1997), estas relaciones fueron aplicadas en diversos estudios de ecología regional (Oosterheld et al. 1998, Musiega & Kazadi 2004, Ito et al. 2006). Además de la cantidad de vegetación es necesario tener en cuenta la aceptabilidad del forraje por parte de los herbívoros que puede estar afectados por los nutrientes, estructuras físicas como espinas, metabolitos secundarios y el estado de las plantas (Freeland & Janzen 1974, Bryant & Kuropat 1980).

Las interacciones interespecífica entre ungulados simpátricos, tales como la competencia por alimentos y la diferenciación en el uso de los recursos son puntos importantes en la ecología teórica y el manejo de fauna (Murray & Illius 2000; Arsenault & Owen-Smith 2002, Weger et al. 2006). La superposición en el uso de los hábitats y la dieta es una aproximación útil para entender esas interacciones (Jones y Barmuta 1998, Mysterud 2000). Generalmente una alta similitud entre ungulados indica interacciones competitivas a altas densidades y recursos alimenticios limitados. Sin embargo las especies que difieren en las características morfológicas (Gordon e Illius 1988) y fisiológicas (Hofmann 1989) llevan a diferentes estilos de alimentación (Hofmann & Stewart 1972). Por otro parte las especies se benefician de la coexistencia a través de la facilitación del alimento o del hábitat (Prins & Olf 1998, Arsenault & Owen-Smith 2002). En el caso de los guanacos y las vicuñas (los únicos dos ungulados autóctonos presentes en el área) no existen evidencia de competencia entre ellos debido a que sus poblaciones están segregadas espacialmente (Wurstten et al 2014).

Aunque la competencia con el ganado doméstico es citada como un factor importante para la distribución de los ungulados silvestres en general (Gordon & Illius 1989, Voeten & Prins 1999) y de los guanacos en particular (Baldi et al. 2001, 2004, Puig et al. 2003) en el paisaje San Guillermo-Laguna Brava su baja densidad hace que no interfiera en el comportamiento de los guanacos (ver capítulos III y IV). Por lo tanto no se consideró a este factor como limitante para la presencia de los guanacos.

La hipótesis de la optimización de los herbívoros predice un aumento de la producción primaria de las plantas en sitios con niveles moderados de herbivoría comparados con sitios sin pastoreo o con una carga muy alta (McNaughton 1983, Hik & Jefferies 1990; Dyer et al. 1993). Cuando las densidades poblacionales son altas los grandes herbívoros exceden la cantidad de recursos disponibles, intensificando los efectos densodependientes en la condición física y la reproducción (Bowyer et al. 1999, Gaillard et al. 2000, Stewart et al. 2005). En el área de estudio la densidad de guanacos por lo que es esperable que en caso de existir un efecto densodependiente este sea positivo.

Una de las herramientas más usadas para estimar y predecir la distribución espacial y el uso de recursos por ungulados son las funciones de selección de recursos (Carroll et al. 2003, Hebblewhite et al. 2005; Aldredge &

Boyce 2007). Los animales no usan todos los recursos de acuerdo a su disponibilidad sino que usan algunos de una manera desproporcionada en relación a su disponibilidad y a otros recursos (Johnson 1980). Una función de selección de recursos está definida como cualquier función que es proporcional a la probabilidad de uso por unidad de recurso (Manly et al. 2002). Esta aproximación provee una forma rigurosa de identificar variables ambientales que mejor predice la elección de los animales dentro de grandes paisajes durante diferentes estaciones (Coe et al. 2011). Los modelos de regresión logística se utilizan para comparar los sitios donde la especie está presente con los sitios que están disponibles (usado vs disponible) (Boyce et al. 2002). Este tipo de modelos pueden incluir tanto a variables predictoras continuas como a variables categóricas (Quinn & Keough 2002). Los modelos de selección de recursos varían en el tiempo en respuesta a la variación en la competencia inter e intra-específica y la disponibilidad de los recursos (McLoughlin et al. 2010).

Los objetivos del este trabajo son: a) desarrollar modelos para las cuatro estaciones del año que permitan predecir la presencia de grupos de guanacos en áreas donde no se conoce su distribución en función de la cantidad y calidad de la vegetación y la competencia intra e interespecífica y b) evaluar el poder predictivo de los modelos seleccionados para cada estación.

En los modelos de selección de recursos de los guanacos en el paisaje San Guillermo-Laguna Brava se evaluarán en conjunto los cuatro factores que están citados en la bibliografía como principales reguladores de la distribución de los ungulados. La calidad de la vegetación y la productividad media a nivel del paisaje se analizará a través de la división del área de estudio en cinco estratos altitudinales, cada uno con sus características de productividad primaria y calidad vegetal (ver capítulo III), la productividad vegetal a nivel de parche se evaluará usando al índice NDVI de cada pixel en que se observaron guanacos, la competencia intra e interespecífica se analizará usando como indicador a la distancia a otro grupos de guanacos o de vicuñas respectivamente. De acuerdo a los resultados obtenidos en los capítulos anteriores se espera que la distribución de los guanacos se encuentre relacionada positivamente principalmente a la productividad tanto a nivel de paisaje como a nivel de parche. Además se espera que la competencia interespecífica no tenga efecto y que la competencia intraespecífica no tenga efectos o tenga efectos positivos.

## MÉTODOS

*Colección de datos.* En este capítulo se utilizaron los datos que se usaron para la estimación de las densidades en el capítulo II. Para conocer la ubicación de los grupos de guanacos y vicuñas en el área de estudio se utilizó el método de transectas de ancho variable. Se recorrieron 3035 km de transectas en la zona norte de la Reserva de Biósfera San Guillermo, en la Reserva de Vicuñas Laguna Brava y zonas fuera de las áreas protegidas. Se realizaron 10 campañas; cuatro en verano, dos en primavera, dos en otoño y dos en invierno entre

septiembre de 2007 y enero de 2011. Las transectas fueron realizadas en vehículo por huellas existentes variando la velocidad entre 10 y 25 km/h de acuerdo a la fisonomía de la vegetación y a la visibilidad. Para cada grupo de guanacos se registró la distancia al observador, el rumbo, la posición geográfica mediante GPS y la cantidad de individuos. Para la construcción de los modelos no se consideraron los grupos que se encontraron a más de 500 m para que la probabilidad de detección de los grupos sea igual a 1. Se consideró a cada grupo de guanacos como la unidad muestral.

Utilizando un sistema de información geográfica se construyeron 5 capas. Dos se realizaron volcando la información de las localizaciones de los grupos de guanacos y vicuñas, en la tercera se definió el área de estudio para el análisis de selección de recursos construyendo polígonos del largo de las transectas utilizadas para la localización de los grupos por 1000 m de ancho (500 m a cada lado de la transecta). En la cuarta capa se empleó un modelo de elevación digital para dividir el área de estudios en 5 estratos de 500m cada uno. Además se construyó una capa con el contorno de las vegas utilizando una imagen Landsat con una resolución de pixel de 30 m.

Para obtener los datos de las variables consideradas en las áreas disponibles se usaron 3000 puntos al azar generados con ArcGis 9.3 dentro del área de estudio. Estos puntos fueron seleccionados de manera proporcional a la cantidad de km recorridos en cada estrato y a la cantidad de km recorridos en cada campaña (ver tabla en la sección II para más detalles).

A partir de las capas en SIG se obtuvieron los valores de las siguientes variables continuas: distancia a otro grupo de guanacos como indicador de los efectos densodependientes, a la distancia a otro grupo de vicuñas como medida del potencial de competencia entre las dos especies y la distancia a la vega más cercana, esta última variable fue incluida en la construcción de los modelos ya que es un ambiente muy importante para los guanacos tanto en el área de estudio (ver capítulos III y IV) como en otros lugares donde se realizaron investigaciones (Lawrence 1986, Contreras et al. 2006, Wurstten et al. 2014).

Para estimar la productividad primaria se utilizaron imágenes satelitales MODIS TERRA MOD 13Q1. Estas imágenes representan una composición de 16 días del índice NDVI con una resolución de 250 m y se obtuvieron en la página web de la Agencia Nacional Espacial y Aeronáutica de Estados Unidos ([www.wist.echo.nasa.gov/api/](http://www.wist.echo.nasa.gov/api/)) y del Servicio Geológico de los Estados Unidos (<http://edcsns17.cr.usgs.gov>). Se utilizaron tres imágenes para cada temporada entre setiembre de 2007 y octubre de 2010. Como indicador de la productividad de la vegetación se utilizó el valor del NDVI del pixel en el que se encontraba cada grupo de guanaco o cada uno de los puntos al azar.

La variable estrato es una variable categórica que está directamente relacionada con la calidad de la vegetación y la productividad primaria a nivel de paisaje (ver capítulo 3 para más detalles).

*Análisis estadístico.* Se utilizó un diseño de uso/disponibilidad para construir una función de

probabilidad de recursos. Todos los análisis estadísticos se hicieron usando el programa R versión 2.17. Para conocer cómo se relacionan las variables consideradas con los sitios usados se realizaron análisis exploratorios. En el caso de la variable categórica estrato se construyó un histograma que muestra que proporción de cada categoría está disponible y qué proporción de grupos de guanacos usan efectivamente cada estrato. Además se estimó la tasa de selección de la especie y sus correspondientes intervalos de confianza. Para las variables numéricas se graficó un histograma para mostrar si había diferencias entre la disponibilidad del hábitat y su uso. Debido a que la unidad muestral considerada fueron los grupos de guanacos y para evitar que el efecto del tamaño de los mismos sobre la selección de recursos que no sea detectado por los modelos se realizó una correlación entre el tamaño de los grupos y cada una de las variables consideradas. Uno de los supuestos para construir los modelos de regresión es la independencia de las variables incluidas en el mismo. La correlación entre dos variables puede deteriorar la calidad del modelo (Quinn & Keough 2002). Debido a que no todas las variables tuvieron una distribución normal se utilizó un test de correlación de Spearman para analizar la independencia de las variables entre ellas.

Se utilizó una regresión logística para modelar la función de selección de recursos de los grupos de guanacos en relación a las cuatro variables continuas (productividad, distancia a otro grupo de guanacos, distancia al grupo de vicuñas más cercano y distancia a la vega más cercana) y a la variable categórica (estrato altitudinal) comparando los sitios utilizados por los guanacos con aquellos disponibles (Manly et al. 2002). Debido a que no fue posible establecer si los sitios que se consideraron como disponibles eran o no usados por los guanacos en lugar de estimar una función de probabilidad absoluta se estimó la probabilidad relativa mediante la fórmula exponencial de la regresión logística (Johnson et al. 2006).

$$\omega_i = e^{(\beta_1 x_{i1} + \dots + \beta_p x_{ip})}$$

donde  $\omega_i$  es la probabilidad relativa de que un sitio sea ocupado por guanacos y  $\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_n$  representan los coeficientes de cada variable estimados a partir de un modelo de regresión logística (Johnson et al. 2006, Manly et al. 2002).

Para construir los modelos se incluyeron no solo los términos lineales de las covariables continuas sino sus términos cuadráticos. Las variables relacionadas con distancias no suelen tener una relación lineal con la variable dependiente porque a veces la máxima probabilidad de que un sitio sea ocupado por la especie se encuentra a una distancia intermedia. La mejor manera de ajustar una parábola de este tipo a los datos es agregar un término cuadrático de la variable considerada para testear si la relación es lineal o no.

Las variables categóricas deben ser incluidas en un modelo de regresión transformando a cada categoría en una variable continua llamada “dummy” que puede tomar solo dos valores, cero o uno (Quinn & Keough 2002). Los coeficientes de la regresión logística de estas variables no se interpretan de la misma manera que los

coeficientes de las variables continuas. Cada una de los coeficientes indican en realidad cual es la diferencia entre el efecto de una de las categorías consideradas en relación a la de referencia (Quinn & Keough 2002), en este caso se tomó como categoría de referencia al estrato inferior (el ubicado entre los 2000 y los 2500 msnm).

Para conocer si los valores de los coeficientes eran significativamente diferentes de 0 se construyeron intervalos de confianza del 90 % para cada uno de ellos.

Se seleccionó la función de selección de recursos que mejor se ajustó a los datos utilizando el criterio de información de Akaike (AIC, Akaike 1978). Este método permite seleccionar el modelo más parsimonioso y que mejor explica los datos observados (Anderson et al. 2000). Se estimó la tasa de selección y se realizó un plot marginal para las variables que solo tuvieran el término lineal en el modelo. En el caso de las variables que estuvieron representadas en el modelo por su componente lineal y cuadrático solo se consideró al plot marginal para su interpretación.

Aunque el criterio de Akaike (Akaike 1978) es una herramienta eficiente para seleccionar un modelo de un conjunto predeterminado, si todos los modelos son pobres incluso el modelo seleccionado va a tener un poder predictivo bajo, por eso es importante asegurarse que la función que se elija sea adecuada para la realidad que se intenta describir (Burnham & Anderson 2002). Para ello los modelos de selección de recursos deben ser validados con datos distintos a los que se usaron para construirlos (Wiens et al. 2008). Esta validación permite entender la repetitividad de los patrones de selección de recursos para una especie y de esta manera los modelos pueden generalizarse utilizándose los recursos económicos con los que cuentan los manejadores de una manera más eficiente (Coe et al 2011). Para validar el modelo más parsimonioso se usó el método cross-validation utilizando el 20 % de los datos que no fueron utilizados para la construcción de los modelos utilizando el test de correlación de Spearman. Este método consiste en dividir a las predicciones en 10 categorías donde en la primera categoría está el 10 % de los sitios predicho con menor probabilidad de uso, mientras que en la última categoría se ubica el 10 % de los sitios predichos con mayor probabilidad de uso. En el resto de las categorías se encontraron los sitios predichos con una probabilidad intermedia. Luego se hizo un test de correlación de Spearman para ver si los grupos predichos por el modelo estaban correlacionados con los sitios usados en los datos que no fueron utilizados en la construcción del modelo (Hastie et al. 2001, Boyce et al. 2002).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se utilizaron 553 registros de grupos de guanacos, 414 registros de grupos de vicuñas y 3000 puntos seleccionados al azar. El esfuerzo de muestreo no fue suficiente durante el invierno en el estrato V por lo que no fue considerado en la construcción de los modelos.

	NDVI	dG	dV	dVega
primavera	-0.206	-0.041	0.086	0.037
Verano	0.052	-0.052	-0.216	-0.137
Otoño	0.025	-0.098	-0.128	-0.057
Invierno	-0.091	-0.02	-0.238	-0.194

**Tabla 1.** Correlación entre el tamaño de los grupos y las variables consideradas en la construcción del modelo. Abreviaturas = NDVI: valor del índice de productividad NDVI, dG = distancia al grupo de guanacos más cercano, dV = distancia al grupo de vicuñas más cercano, dVega = distancia a la vega más cercana.

Las variables continuas no estuvieron correlacionadas con el tamaño de grupo (tabla 1) por lo que se descartó que el tamaño de grupo tuviera un efecto sobre la probabilidad de selección de un sitio por parte de los guanacos. Las variables numéricas consideradas no estuvieron correlacionadas entre sí durante el otoño y durante el verano por lo que todas las variables fueron tenidas en cuenta para construir los modelos. Durante la primavera y el invierno hubo una correlación positiva mayor a 0.7 entre la distancia al grupo de vicuñas más cercano y la distancia a la vega más cercana. Debido a que en los capítulos III y IV se demostró que las vegas son un hábitat importante para la especie se decidió usar la distancia a la vega más cercana como variable para construir los modelos en estas dos estaciones del año.

Modelo	K	verano	invierno	otoño	primavera
		$\Delta$ AIC	$\Delta$ AIC	$\Delta$ AIC	$\Delta$ AIC
dG.dV.dVega.NDVI.estrato	5	14,447	-----	7,3093	15,278
dG.dG2.dV.dV2.dVega.dVega2.NDVI.estrato	8	0	-----	11,2819	19,7624
dG.dG2.dV.dV2.dVega.dVega2.NDVI	7	25,324	-----	5,7796	9,3548
dG.dV.dVega.NDVI	4	46,478	-----	2,4023	0,5568
dG.dV.dVega.estrato	4	26,054	-----	5,4706	11,2446
dG.NDVI.estrato.dVega	4	16,185	10,9819	5,4022	1,5409
NDVI.estrato	2	59,009	24,4225	38,896	36,9825
dG.dG2.dV.dV2.dVega.dVega2	6	35,605	-----	3,8302	5,1822
dV.dV2.dVega.dVega2.NDVI.estrato	6	38,167	-----	36,1213	46,5655
dG.dG2.dVega.NDVI.estrato	5	1,554	2,7404	5,8664	2,3556
dG.NDVI.estrato	3	35,319	9,5299	4,047	2,4591
dG.dG2.NDVI.estrato	4	14,209	1,1416	4,3889	0,3566
dVega.dVega2.NDVI.estrato	4	36,346	24,3705	32,2479	28,6491
dG.dG2.estrato	3	24,209	0	2,5987	2,1987
dG.dG2.dVega.dVega2.estrato	5	10,315	2,8207	6,0993	4,1181
dG.dG2.dVega.dVega2.NDVI	5	22,578	1,8207	1,874	0
dG.dG2.dVega.dVega2.NDVI.estrato	6	1,809	6,4407	7,7923	3,4472
dV.dV2.NDVI.estrato	4	62,909	-----	42,7622	45,3821
dG.dG2.dV.dV2.NDVI	5	34,884	-----	4,8687	1,2154
dG.dG2.dV.dV2.estrato	5	26,674	-----	5,7953	15,5619
dG.dG2.dV.NDVI.estrato	5	14,639	-----	6,2447	14,0643
dG.dV.NDVI.estrato	4	36,54	-----	5,8035	9,077
dVega.dVega2.NDVI	3	106,064	32,5441	63,9292	39,9344
dVega.dVega2.estrato	3	47,679	23,0566	32,7896	28,1943
dVega.NDVI.estrato	3	34,347	25,1589	30,7617	34,3597
dG.dG2.NDVI	3	47,174	21,8083	1,8697	2,6251
dG.dG2.dVega.dVega2	4	32,141	5,4075	0	2,6401

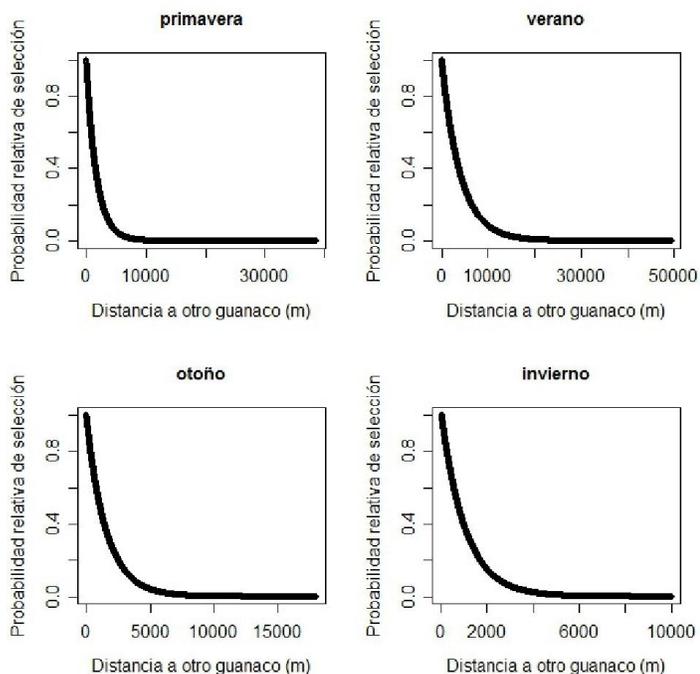
**Tabla 2.** Valores de  $\Delta$ AIC de los modelos considerados para cada estación del año. Abreviaturas = NDVI: valor del índice de productividad NDVI, dG = distancia al grupo de guanacos más cercano, dV = distancia al grupo de vicuñas más cercano, dVega = distancia a la vega más cercana, estrato: estrato altitudinal.

estación	coeficiente	intercepto	dG	Dg^2	dVega	dVega^2	NDVI	II	III	IV	V
<b>verano</b>	<b>Esimador</b>	-1.6	<b>-2.48E-04 *</b>	<b>5.47E-09 *</b>	<b>-6.89E-05 *</b>	-----	<b>6.79 *</b>	1.45E-01	-5.86E-02	3.28E-01	<b>-1.21 *</b>
	<b>EE</b>	0.55	4.68E-05	1.12E-09	1.78E-05	-----	2.09	0.44	0.47	0.44	0.54
	<b>Exp (est.)</b>	NA	NA	NA	0.99	-----	893.2	1.15	0.94	1.39	0.3
	<b>[Exp(est.)-1]100</b>	NA	NA	NA	-6.89E-03	-----	89220.66	15.57	-5.69	38.88	-70.1
<b>invierno</b>	<b>Esimador</b>	-1.86	<b>-9.61E-04 *</b>	<b>1.05E-07 *</b>	-----	-----	-----	<b>0.707 *</b>	<b>1.63 *</b>	<b>0.80 *</b>	-----
	<b>EE</b>	0.39	2.15E-04	2.95E-08	-----	-----	-----	0.42	0.39	0.43	-----
	<b>Exp (est.)</b>	NA	NA	NA	-----	-----	-----	2.03	5.09	2.24	-----
	<b>[Exp(est.)-1]100</b>	NA	NA	NA	-----	-----	-----	102.84	408.9	124.37	-----
<b>otoño</b>	<b>Esimador</b>	-0.45	<b>-6.49E-04 *</b>	2.33E-08	1.30E-05	-4.05E-09	-----	-----	-----	-----	-----
	<b>EE</b>	0.24	1.62E-04	1.52E-08	7.05E-05	4.58E-09	-----	-----	-----	-----	-----
	<b>Exp (est.)</b>	NA	NA	NA	NA	NA	-----	-----	-----	-----	-----
	<b>[Exp(est.)-1]100</b>	NA	NA	NA	NA	NA	-----	-----	-----	-----	-----
<b>primavera</b>	<b>Esimador</b>	1.79E-01	<b>-5.85E-04 *</b>	<b>1.25E-08 *</b>	1.60E-04	<b>-1.45E-08 *</b>	-11.87	-----	-----	-----	-----
	<b>EE</b>	0.80	1.34E-04	4.90E-09	1.00E-04	3.56E-09	7.30	-----	-----	-----	-----
	<b>Exp (est.)</b>	NA	NA	NA	NA	NA	7.20E-06	-----	-----	-----	-----
	<b>[Exp(est.)-1]100</b>	NA	NA	NA	NA	NA	-1.00E+02	-----	-----	-----	-----

**Tabla 3:** Modelos seleccionados para cada estación del año. En negrita y con asterisco se indican las variables que fueron significativas (con un nivel de confianza del 90%).

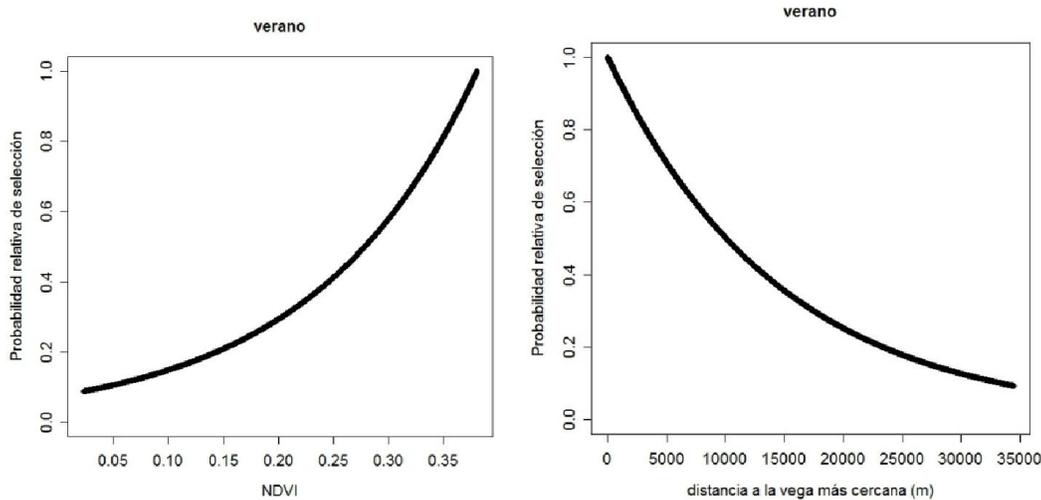
Se evaluaron 27 modelos ecológicamente plausibles para el verano, la primavera y el otoño y 14 modelos para el invierno. El modelo más complejo seleccionado utilizando el criterio de Akaike fue el de verano que incluyó 4 variables (todas las consideradas menos la distancia a otro grupo de vicuñas) y el más simple fue el modelo de invierno (solo incluyó a la distancia a otro grupo de guanacos y estrato, Tabla 2). Aunque el modelo completo fue el que tuvo menor valor de AIC se seleccionó el modelo mencionado porque prácticamente no hay diferencia entre los dos modelos y el más simple es más fácil de aplicar para los manejadores del área.

Todos los modelos seleccionados para las cuatro estaciones del año incluyeron una correlación negativa entre las componentes lineal y cuadrática de la variable distancia a otro grupo de guanacos y la probabilidad de que un sitio sea ocupado por un grupo de guanacos. Esto indica que la competencia intraespecífica no es un factor que regula la distribución de los guanacos en el área de estudio. El signo negativo de los coeficientes lineales significa, en cambio, que son efectos densodependientes positivos los que podrían estar actuando en el caso de los guanacos del paisaje San Guillermo-Laguna Brava. Aunque la relación entre la probabilidad de uso y la distancia a los guanacos no es lineal (los términos lineales y cuadráticos de la variable son significativos) el valor de los coeficientes del término cuadrático es muy pequeño por lo que prevalece la relación lineal negativa entre la presencia de un grupo y la distancia a otro grupo de guanacos, lo que significa que la probabilidad de uso de un sitio aumenta con la presencia de otros grupos de guanacos. Aunque el coeficiente se mantiene en el mismo orden de magnitud para los cuatro modelos la curva de la probabilidad relativa de selección no se comporta de la misma manera en las cuatro estaciones (Fig. 1). En el verano los grupos de guanacos estuvieron más dispersos que durante el invierno, una de las posibles razones que puedan explicar estos resultados es que al aumentar la productividad de las vegas de los estratos IV y V los recursos se distribuyen en parches y cada parche puede ser usado por pocos animales. Posiblemente durante el invierno los grupos de guanacos tendieron a agregarse debido a una disminución en la productividad general del área, principalmente en los estratos superiores, haciendo que los grupos de animales se concentraran a alturas menores (ver capítulo II).



**Figura 1.** Relación entre la probabilidad relativa de selección y la distancia a otro grupo de guanaco para las diferentes estaciones del año.

En dos de los cuatro modelos la productividad no fue seleccionada como un factor importante y solo en el modelo de verano el coeficiente de la variable fue significativo. La productividad media del otoño fue más alta que la productividad media del resto de las estaciones del año para todos los estratos altitudinales, sin embargo es probable que este aumento estacional no sea significativo desde el punto de vista biológico debido a la baja magnitud de la variación (para más detalles ver capítulo II). Es posible que la productividad se convierta en una variable importante durante el verano debido a un aumento significativo en la disponibilidad de alimentos en el estrato IV y el aumento de la densidad de guanacos en la misma estación del año.



**Fig. 2.** Relación entre la probabilidad relativa de selección y a) la productividad expresada a través del índice NDVI, b) distancia a la vega más cercana.

La variable distancia a la vega más cercana fue seleccionada para los modelos correspondientes al verano, al otoño y a la primavera aunque en el caso del modelo de otoño los coeficientes no fueron significativamente diferentes de 0. Durante el verano la relación entre la presencia de grupos de guanacos y la distancia a las vegas fue débil. El término cuadrático de la variable no fue incluido por lo que la relación entre las dos variables fue lineal. En el modelo de primavera los dos términos de la variable fueron seleccionados, el coeficiente del término cuadrático tuvo un valor alto evidenciando una curva pronunciada en la relación entre la presencia de guanacos y la distancia. La correlación negativa que se observó entre la probabilidad de uso y la distancia a la vega indica que los guanacos seleccionaron áreas que estuvieran más cerca de las vegas durante el verano. Esta observación es consistente con los resultados obtenidos en el capítulo IV donde se observó que estos ambientes cobraban importancia para los grupos de guanacos durante el verano. De acuerdo a lo observado en relación a la productividad es probable que esta dependencia esté en relación directa con el aumento de la productividad que se da en esos ambientes durante la época de crecimiento. Otra razón para que las vegas sean usadas durante el verano es que el resto del año gran parte de la superficie de estos hábitats se congela, disminuyendo la disponibilidad de alimentos.

La variable estrato fue la que más afectó a la probabilidad de que un grupo de guanacos ocupara un sitio durante el invierno siendo sus coeficientes significativos para todos los estratos considerados en esa estación del año. De acuerdo a los coeficientes obtenidos la probabilidad de que un grupo de guanacos ocupe un sitio en el estrato II o el estrato IV es el doble de la probabilidad de que ocupe el estrato I, esta probabilidad se multiplica por 4 cuando se considera al estrato III en relación al estrato I. Los estratos altitudinales están relacionados principalmente con dos variables, la productividad y la calidad de la vegetación. En la sección III observamos que la productividad promedio de los 4 estratos considerados durante el invierno (entre los 2000 y los 4000

msnm) fue similar, salvo en el estrato de los 3500 a los 4000 msnm donde la productividad fue sensiblemente más baja que en los otros tres estratos. Sin embargo estas diferencias en la productividad no explica las diferencias en la probabilidad de selección ya que esta es 4 veces mayor en el estrato III que en el I aunque la productividad es muy similar, el caso contrario se da cuando se compara el estrato IV con el I donde la probabilidad de que un guanaco use el estrato IV es el doble de la probabilidad de que ocupe el estrato I aunque el valor del índice de NDVI es más baja. Por otra parte la calidad de los recursos (usando como indicadores a la cantidad de proteínas y a la cantidad de energía digestible) disminuye desde los estratos inferiores hacia los superiores por lo que los guanacos no seleccionan las áreas con los recursos de mejor calidad. Sin embargo, es posible que las diferencias en la probabilidad de uso en los tres primeros estratos no se deba a la productividad media del estrato o a la cantidad de proteínas y energía digestible sino al efecto de compuestos antiherbívoros que sintetizan muchas de las plantas consideradas y que no fueron considerados para este trabajo. Otros posibles factores que pueden explicar las diferencias en la probabilidad de uso son diferentes riesgos de predación en relación con los estratos y diferentes niveles de exposición a las actividades antrópicas. Actividades como la caza furtiva o la cría de ganado pueden obligar a los guanacos a usar hábitats marginales (Franklin et al. 1997, Travaini et al. 1997, Baldi 1999, Baldi et al. 2001, Pedrana et al. 2010). Ninguna de estas hipótesis fue puesta a prueba por lo que es necesario realizar estudios adicionales que permitan testearlas.

Los valores de los índices de correlación de Spearman entre los valores observados (el 20 % de los datos que no se usaron para la construcción de los modelos) y los valores esperados calculados a partir de los modelos para los cuatro modelos construidos (primavera = 0.62; verano = 0.87; otoño = 0.73; invierno = 0.71) indican que los modelos seleccionados de vegetación tienen un buen poder de predicción.

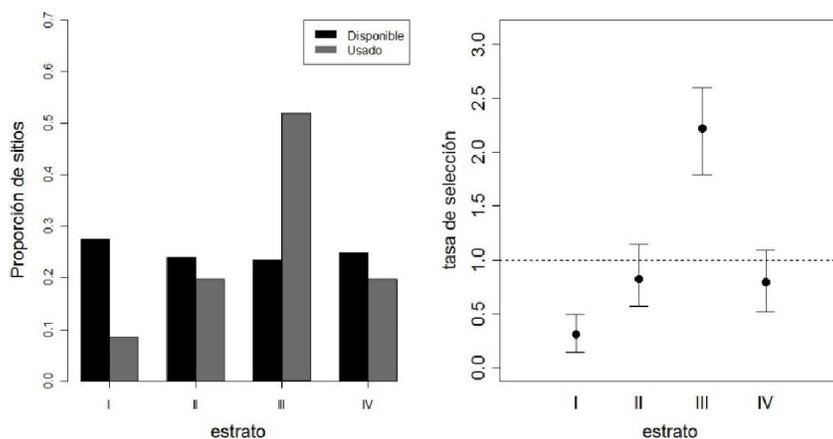


Fig. 3. A) Comparación entre la proporción de sitios usados por grupos de guanacos durante el invierno en relación a la superficie de sitios disponibles. B) Tasa de selección de cada estrato por parte de los grupos de guanacos. Una tasa de selección igual a uno significa que no hay selección, mayor a 1 indica selección positiva y menor a 1 selección negativa.

## CONCLUSIONES

Las principales variables que explican la distribución de los guanacos en el área de estudio son la productividad y el estrato altitudinal. La productividad es el factor más importante durante el verano mientras que el estrato altitudinal es el más importante durante el invierno. Se observó una leve correlación negativa entre la probabilidad de uso de un área y la distancia a otro grupo de guanacos, por lo que la probabilidad de uso de un sitio aumenta con la disminución de la distancia a otro grupo de guanacos. La distancia a un grupo de vicuñas no fue seleccionada en ningún modelo para ninguna estación del año, por lo que no se observaron indicios de que las dos especies interactúen ya sea de forma positiva o negativa. La variable productividad solo fue seleccionada durante el verano, coincidiendo con la estación de crecimiento. Durante el invierno el factor que reguló la distribución de los guanacos es el estrato altitudinal. Es probable que el cambio en la importancia de las variables de una estación a otra (de la productividad en el verano al estrato altitudinal en el invierno) esté relacionada con el cambio en la productividad observada en los estratos superiores, principalmente en las vegas. Como se mencionó en el capítulo III la mayor probabilidad de uso del estrato III (entre los 3000 y los 3500 msnm) puede estar relacionada con los metabolitos secundarios presentes en las plantas y que no fueron considerados en este estudio, otras razones posibles son el riesgo de predación o la diferente exposición a las actividades antrópicas debido a la cercanía a los poblados.

Los modelos presentados en este trabajo indican que los guanacos seleccionan diferentes recursos en las diferentes estaciones del año por lo que es importante que se consideren estas diferencias cuando se considere tomar medidas de manejo. La poca información que brindan los modelos de otoño y primavera indican que estas dos estaciones son épocas de transición entre la estación fría y la estación cálida. Pese a que tienen un buen poder predictivo se considera que los modelos deberían mejorarse incluyendo otras variables para entender mejor la relación entre los guanacos y los recursos durante estas dos estaciones del año.

A pesar de su utilidad este modelo presenta limitaciones. Por un lado, y debido a las condiciones del paisaje las transectas en las que se realizaron los registros de grupos fueron hechas en caminos preexistentes. Es necesario que estos modelos sean validados utilizando áreas sin caminos (incluso en la misma zona) para ser extrapolados. Han sido ampliamente estudiados los efectos negativos que tienen las huellas y caminos sobre las poblaciones de ungulados. Aunque tienen un buen poder predictivo utilizando datos independientes de los usados para su construcción los cuatro modelos no fueron validados ni espacial ni temporalmente por lo que se debe realizar este proceso antes de ser usados con un grado aceptable de confianza. La inclusión de covariables relacionadas con las actividades antrópicas en los futuros modelos permitirá conocer de manera más precisa la manera en que el hombre afecta la distribución de los guanacos en el paisaje. Además hay factores cuyos efectos son locales como los disturbios de actividades extractivas o recreacionales, conectividad de los hábitats

y la historia de la declinación de la distribución y de la abundancia de los animales en el pasado que pueden disminuir la probabilidad de ocurrencia estimada en los modelos presentados.

A pesar de estas limitaciones la principal ventaja del desarrollo de una función de selección de recursos para la especie es que estos métodos utilizan información que son relativamente fáciles de reconocer. Otra ventaja es que son transparentes en relación a otras técnicas ya que se pueden cuantificar los coeficientes para cada variable y estimar sus intervalos de confianza y existen una serie de métodos que permiten establecer el ajuste de los datos al modelo y la capacidad predictiva de los mismos (Pearce & Ferrier 2000, Manel et al. 2001, Boyce et al. 2002).

**CAPITULO VI**  
**CONCLUSIONES GENERALES**

## CAPÍTULO VI

### Conclusiones generales

Los guanacos ocupan un espacio ecológico relevante en ambientes áridos y semiáridos de la República Argentina, sin embargo han sufrido considerables amenazas a su conservación, lo que ha provocado una retracción en su distribución y abundancia (Puig & Videla 2007). Aunque la especie fue estudiada en otros ambientes, principalmente en la Patagonia hay pocos estudios al norte de Río Colorado y ninguno en el área de estudio. Las reservas Laguna Brava en La Rioja y San Guillermo en la provincia de San Juan forman parte de un conjunto de áreas protegidas consideradas esenciales para la conservación de los camélidos (Cajal y Puig 1992). Los grandes herbívoros representan una dificultad al momento de tomar medidas para su conservación debido a que cuentan con rangos de hogar muy amplios y frecuentemente entran en conflicto con los seres humanos debido a que comparten sus preferencias con los herbívoros domésticos (Bagchi et al. 2004, Shrestha y Wegge 2008, Bhola et al. 2012). La variación estacional, climática y espacial en la disponibilidad de recursos, especialmente en los ambientes tropicales áridos y semiáridos representan un desafío para las poblaciones de ungulados (Illius y O'Connor 2000). Conocer la dinámica de sus poblaciones y los factores que puedan estar regulándola permite comprender su influencia en los procesos ecológicos y mejorar la eficiencia de las medidas de manejo (Bardgett y Wardle 2003, Veblen y Young 2010). Según la teoría del forrajeo óptimo los herbívoros seleccionan parches donde los animales puedan obtener la máxima cantidad de energía por unidad de tiempo (Stephens y Krebs 1986). Por lo tanto, en ausencia de otros factores, la productividad y la calidad de la vegetación son dos de los mejores predictores de la distribución de los herbívoros (East 1984, Wittenmyer et al. 2007). Sin embargo esta distribución ideal de los herbívoros puede ser afectada por la presencia de otras especies, ya sean silvestres o introducidas o por las actividades humanas como la presencia de asentamientos, la apertura de caminos y picadas, la extracción de minerales o petróleo y el pastoreo de ganado doméstico (Bergerud y Page 1987; Bailey et al. 1996, Verlinden 1998, Bleich et al. 2009). En esta tesis se intentó completar algunos vacíos de información con respecto a la ecología de las poblaciones de guanacos en las estribaciones de la Cordillera de los Andes. A continuación se presentan las conclusiones generales del trabajo realizado:

I) *Patrón de distribución de los camélidos silvestres y el ganado:* Los objetivos de este capítulo fueron: a) conocer el efecto del gradiente altitudinal en las densidades de los guanacos, las vicuñas y el ganado y el ganado doméstico en las diferentes estaciones del año y evaluar la superposición entre ellas b) conocer el tamaño de los grupos de ungulados presentes en el paisaje y evaluar el efecto del gradiente altitudinal sobre el tamaño medio

de los grupos y c) evaluar la eficiencia de las áreas protegidas San Guillermo y Laguna Brava en función de la distribución de las poblaciones de guanacos. Los guanacos del paisaje San Guillermo-Laguna Brava ocuparon todos los estratos altitudinales entre los 2000 y los 4500 msnm mientras que las vicuñas sólo fueron observadas en los estratos superiores, principalmente por encima de los 3500 msnm. Estos resultados coinciden con los obtenidos en otros estudios donde los guanacos pudieron utilizar ambientes con diferentes topografías y vegetación (Raedeke 1978, Franklin 1983, Puig 1995, De Lamo 1997 y De Lamo et al. 1998) mientras que las vicuñas tuvieron necesidades de hábitats más restringidos utilizando los mismos ambientes que en otras regiones de Perú, Bolivia y Jujuy (Franklin 1983, Alzerreca 2003, Villalba 2003, Arzamendia et al. 2006). Aunque los guanacos se encontraron en todos los estratos altitudinales su distribución no fue uniforme ya que los guanacos tuvieron su pico de abundancia entre los 3000 y los 3500 msnm y se observó una disminución paulatina tanto hacia las zonas más altas como hacia las zonas más bajas. Durante el verano se observó un aumento importante de las densidades de guanacos en el estrato entre los 3500 y los 4000 msnm, lo que sugiere que al menos parte de la población de guanacos se desplaza estacionalmente. Sin embargo es necesario realizar estudios adicionales (que incluyan el marcado y seguimiento de los animales) para comprobar esta hipótesis. No hubo diferencias en el tamaño de grupo entre estratos ni entre estaciones, lo que indicaría que las diferencias en la disponibilidad de alimentos y el riesgo de predación no afecta esta variable. El ganado tuvo una densidad baja durante todas las estaciones, este resultado coincide con los obtenidos en otras áreas cercanas (Acebes et al 2010) y difiere de lo observado en otras áreas donde la densidad de ganado es igual o mayor que la densidad de camélidos (Bonacic et al. 2002, Baldi et al. 2004). La mayor parte de la población de guanacos se encontró fuera de las áreas protegidas.

II) *Relación entre la distribución de los guanacos y la calidad y cantidad de recursos:* Los objetivos de este capítulo fueron: a) describir el patrón de productividad estacional del paisaje San Guillermo-Laguna Brava, b) relacionar la distribución de los guanacos en cada estación del año con el patrón de productividad estacional; c) conocer la calidad de la vegetación en el verano en cada estrato altitudinal y d) relacionar la distribución de los guanacos en el verano con la calidad de los recursos forrajeros. La productividad de la vegetación estuvo negativamente correlacionada con la altura al igual que lo observado en otras áreas templada (Olson 1975), sin embargo la cantidad de nutrientes de las especies vegetales no aumentó al mismo tiempo que aumentaba la altura como sucede en otras regiones (Riley & Skjelvag 1984, Van Soest 1994). La densidad de guanacos disminuyó al mismo tiempo que la productividad primaria entre los 3000 y los 4500 msnm y aumentó en el verano entre los 3500 y los 4000 msnm, al mismo tiempo que aumentó la productividad vegetal en ese estrato altitudinal. Por debajo de los 3000 msnm, sin embargo, la densidad de guanacos fue baja a pesar de que la productividad primaria fue similar al estrato altitudinal donde los guanacos fueron abundantes. La calidad de la vegetación medida a través de la cantidad de proteínas y la energía digestible tampoco pudo explicar la escasa densidad de

animales por debajo de los 3000 msnm ya que los estratos altitudinales más bajos tuvieron una cantidad mayor de proteínas y energía digestible. Sin embargo hay otros indicadores de la calidad de la vegetación que no se tuvieron en cuenta como la presencia de metabolitos secundarios como terpenos, fenoles y alcaloides (Candia & D'almasso 1995) en muchas de las especies analizadas. Es necesario que se realicen estudios en el futuro teniendo en cuenta este factor. Otros factores que pueden estar afectando la distribución de los guanacos y no fueron analizados en este trabajo son el riesgo de predación y el efecto de las actividades humanas ya que en los estratos altitudinales más bajos también se encuentran las localidades más cercanas. Es probable que el aumento de la densidad de guanacos entre los 3500 y 4000 msnm se deba a un aumento en la productividad en las vegas, ambientes citados como muy importantes en otros sitios (Vilá & Roig 1992, Renaudeau d'Arc et al. 2000, Mosca & Torres 2012, Wurstten et al. 2013). Otros ungulados se desplazan de área más productivas a áreas menos productivas en busca de parches de vegetación de mejor calidad (Maddock 1979, Albon & Langbatn 1992). Sin embargo en el área de estudio el aumento de densidad de los guanacos puede ser explicado por la variación estacional observada en la productividad entre los 3500 a los 4000 msnm, principalmente en las vegas. Este comportamiento sugiere una estrategia de desplazamiento altitudinal por búsqueda de forraje y no por parches con vegetación de mejor calidad de parte de la población de guanacos del paisaje. Sin embargo es probable que tanto la calidad como la cantidad de la vegetación sean los factores que expliquen este aumento en la densidad ya que en las vegas hay una alta cobertura de gramíneas y este es el elemento más abundante de la dieta (Candia & D'almasso 1995, Puig et al. 2011).

III) *Uso y preferencia de hábitat.* Los objetivos de este estudio fueron: a) determinar si existe preferencia por algún tipo de hábitat por parte de los guanacos, las vicuñas y el ganado doméstico y b) analizar el solapamiento entre los camélidos y el ganado para evaluar el potencial para competir por el uso de recursos. Los guanacos y las vicuñas estuvieron espacialmente segregados. Los arbustales donde los guanacos fueron observados más frecuentemente se encuentran a altitudes más bajas (entre los 2000 a los 3500 msnm) que los pastizales y las vegas usadas por las vicuñas. Estos resultados coinciden con lo reportado para las poblaciones de guanacos y vicuñas en el norte de Argentina (Lucherini 1996, Lucherini & Birochio 1997) pero difieren de lo reportado para las poblaciones más cercanas del Parque Nacional San Guillermo (Cajal 1998, Cajal et al. 2010). Debido a la segregación espacial es posible que el potencial de competencia entre los dos camélidos silvestres es baja. Hubo un alto solapamiento entre los hábitat usados por los guanacos y el ganado en el invierno y entre el ganado y los guanacos y vicuñas durante el verano. Este resultado difiere del reportado por Acebes et al. (2012) en el Parque Nacional Talampaya, probablemente debido a diferencias en la metodología. De todas maneras es posible que el potencial de competencia con el ganado sea bajo debido a la escasa presencia de ganado. Las vegas fueron seleccionadas por todos los ungulados en este estudio, probablemente debido a la mayor productividad, la cobertura de gramíneas y la calidad de la vegetación de

este hábitat. El uso de las vegas por todas las especies aumenta significativamente en verano. Es posible que este aumento sea el resultado de un incremento de la biomasa vegetal durante el verano cuando la productividad duplica o triplica la del invierno mientras que la productividad de los otros hábitats no varía significativamente.

IV) *Modelos de selección de recursos.* Los objetivos del este capítulo fueron: a) desarrollar modelos para las cuatro estaciones del año que permitan predecir la presencia de grupos de guanacos en áreas donde no se conoce su distribución en función de la cantidad y calidad de la vegetación y la competencia intra e interespecífica y b) evaluar el poder predictivo de los modelos seleccionados para cada estación. Las principales variables que explican la distribución de los guanacos en el área de estudio son la productividad y el estrato altitudinal. La productividad a nivel de parche es el factor más importante durante el verano mientras que el estrato altitudinal es el más importante durante el invierno. Es probable que el cambio en la importancia de las variables de una estación a otra (de la productividad en el verano al estrato altitudinal en el invierno) esté relacionada con el cambio en la productividad observada en los estratos superiores, principalmente en las vegas. El estrato altitudinal incluye la calidad de la vegetación a nivel de paisaje medida como cantidad de proteínas y energía digestible y la productividad primaria a nivel de paisaje. Los modelos presentados en este trabajo indican que los guanacos seleccionan diferentes recursos en las diferentes estaciones del año por lo que es importante que se consideren estas diferencias cuando se considere tomar medidas de manejo. Pese a que tienen un buen poder predictivo se considera que los modelos deberían mejorarse incluyendo otras variables (por ejemplo variables que midan el efecto de las actividades antrópicas) para entender mejor la relación entre los guanacos y los recursos durante estas dos estaciones del año.

*Medidas de conservación:* Desde el punto de vista de la conservación la mayor parte de la población de guanacos del paisaje San Guillermo-Laguna Brava se encuentra fuera de las dos áreas protegidas por lo que es la especie de camélidos más vulnerable a las actividades antrópicas. Este resultado es esperable ya que tanto la Reserva Provincial San Guillermo como la Reserva Provincial Laguna Brava fueron creadas para la protección de las vicuñas y su ambiente. La falta de protección efectiva junto con la presencia de ganado y la cercanía con los poblados pueden estar afectando la supervivencia de la especie. Para revertir la situación de vulnerabilidad en la que se encuentran las poblaciones de guanacos del paisaje San Guillermo-Laguna Brava es necesario tomar medidas que reduzcan el impacto de las actividades humanas como el control del número de ganado y la protección efectiva de la especie de los cazadores furtivos. Aunque actualmente la caza está prohibida durante la salida a campo se observaron en varias oportunidades rastros de cazadores como balas servidas y huellas de vehículos a campo traviesa. Aunque existe un cuerpo de guardafaunas con asentamiento en Jagüé la capacidad de controlar el área es reducida debido al poco personal, la gran superficie que ocupa la misma y a la falta de

recursos. La exploración y explotación minera a gran escala en Los Andes donde se encuentran las vegas (ambientes muy importantes para las poblaciones de camélidos), incluyendo la Reserva Laguna Brava, aumentó considerablemente después de 1990. Como las vegas representan una pequeña fracción de la superficie afectada por estas actividades frecuentemente estos ambientes son subestimados en las evaluaciones de impacto ambiental que las empresas presentan a las agencias de gobierno pero pueden sufrir los mayores impactos relativos. Por ejemplo, muchos de los caminos, campamentos y diques de cola de las minas a cielo abierto en las áreas cercanas fueron construidas en valles, incluyendo a veces la destrucción de vegas. Además, la mayoría de los proyectos en alta montaña son accesibles solo a través de rutas que se construyeron siguiendo los cursos de agua, modificando y disminuyendo frecuentemente el flujo de agua y secando las vegas que se encontraban corriente abajo. Para minimizar estos impactos, el gobierno debe planificar e implementar medidas que permitan conservar las vegas, verdaderos oasis de los ambientes áridos con alta radiación solar y una estación de crecimiento vegetal corta.

**CAPÍTULO VII**  
**BIBLIOGRAFÍA**

# CAPITULO VII

## BIBLIOGRAFÍA

- ACEBES P, TRABA J, MALO JE, OVEJERO R y BORGHI C.E. (2010) Density and habitat use at different spatial scales of a guanaco population (*Lama guanicoe*) in the Monte desert of Argentina. *Mammalia* 74: 57–62.
- AGÜERO J.A. (1998) Uso de hábitat por la vicuña (*Vicugna vicugna*) en la reserva Laguna Brava, La Rioja, Argentina. Tesis de grado.
- AKAIKE H. (1978) A Bayesian analysis of the minimum AIC procedure. *Annals of the Institute of Statistical Mathematics* 30: 9–14.
- ALBON S.D. y LANGBATN R. (1992) Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. *Oikos* 65:502-513.
- ALDREDGE C.L. y BOYCE M.S. (2007) Linking occurrence and fitness to persistence: habitat-based approach for endangered greater sage-grouse. *Ecological Applications* 17:508–526.
- ALLISON D.W. y OSBOURN, D.F. (1970) The cellulose-lignin complex in forages and its relationship to forage nutritive value. *Journal of Agricultural Science* 74: 23-26.
- ALZERRECA H. (2003) Recuperación de la vegetación forrajera en hábitats de camélidos en los andes de Bolivia. En: Memorias del III Congreso Mundial sobre Camélidos, 1er. Taller internacional de DECAMA, Volumen I (eds. Centro de Investigación y Forrajes ‘La Violeta, Facultad de Ciencias Agrícolas y Pecuarias, Universidad Mayor San Simón), pp. 41–54. Potosí, Bolivia.
- ANDERSON D.R., BURNHAM K.P. y THOMPSON W.L. (2000) Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. *Journal of Wildlife Management* 64: 912–923.
- ARSENAULT R. y OWEN-SMITH N. (2002) Facilitation versus competition in grazing herbivore assemblages. *Oikos* 97: 313–318.
- ARZAMENDIA Y., CASSINI M. y VILÁ B. (2006) Habitat use by vicuñas, *Vicugna vicugna*, in Laguna Pozuelos Reserve (Jujuy, Argentina). *Oryx* 40: 198- 203.
- BAGCHI S., MISHRA C. y BHATNAGAR Y.V. (2004) Conflicts between traditional pastoralism and conservation of Himalayan ibex (*Capra sibirica*) in the Trans-Himalayan mountains. *Animal Conservation* 7: 121–128.
- BAIGÚN R., BOLKOVIC M.L., AUED M.B., LI PUMA M.C., SCANDALO , NUGENT P. y RAMADORI D. (2007) Censo de Camélidos Silvestres al Norte del Río Colorado. Dirección de Fauna Silvestre. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Buenos Aires, Argentina.
- BAILEY D.W., GROSS J.E., LACA E.A., RITTENHOUSE L.R., COUGHENOUR M.B., SWIFT D.M. y SIMS P.S. (1996) Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Journal of Range Management* 49: 386-400.
- BAIRD I.G., PHYLAVANH B., VONGSENEOUK B. y XAIYAMANIVONG K. (2001). The ecology and conservation of the small scale croaker *Boesemaniamicrolepis* (Bleeker 1858–59) in the mainstream Mekong River, southern Laos. *Natural History Bulletin of the Siam Society* 49: 161-176.
- BALDI R., CAMPAGNA C. y SABA S. (1997) Abundancia y distribución del guanaco (*Lama guanicoe*), en el NE del Chubut, Patagonia argentina. *Mastozoología Neotropical* 4: 5-15.
- BALDI R. (1999) The distribution and feeding strategy of guanacos in the Argentine Patagonia: a sheep-dependent scenario. Dissertation, University of London, London, -United Kingdom.
- BALDI R., ALBON S.D. y ELSTON D.A. (2001) Guanacos and sheep: evidence for continuing competition in arid Patagonia. *Oecologia* 129: 561-570.
- BALDI R., PELLIZA-SBRILLER A., ELSTON D. y ALBON S.D. (2004) High potential for competition between guanacos and sheep in Patagonia. *Journal of Wildlife Management* 68: 924-938.
- BALDI R., DE LAMO D., FAILLA M., FERRANDO P., FUNES M., NUGENT P., PUIG S., RIVERA S. y VON THÜNGEN J. (2006) Plan Nacional de Manejo del Guanaco (*Lama guanicoe*), República Argentina.

- BALDI B., LICHTENSTEIN G., GONZÁLEZ B., FUNES M., CUÉLLAR E., VILLALBA L., HOCES D. y PUIG S. (2008) *Lama guanicoe*. En: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species.
- BALDI R., NOVARO A., FUNES M., WALKER S., FERRANDO P., FAILLA M. y CARMANCHAHI P. (2010) Guanaco management in Patagonian rangelands: a conservation opportunity on the brink of collapse. En: du Toit J., Kock R. y Deutsch J. (eds.) Conserving wildlife while maintaining livestock in semi-arid ecosystems. Pp 266-290. Blackwell Publishing, Oxford.
- BALDI R., LICHTENSTEIN G., GONZÁLEZ B., FUNES M., CUÉLLAR E., VILLALBA L., HOCES D. y PUIG S. (2008). *Lama guanicoe*. En: IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2013.2.
- BANK M.S., SARNO R.J. y FRANKLIN W.L. (2003) Spatial distribution of guanaco mating sites in southern Chile: conservation implications. *Biological Conservation* 112: 427–434
- BARDGETT R.D. y WARDLE D. (2003) Herbivore-mediated linkages between above- ground and belowground communities. *Ecology* 84: 2258-2268.
- BERGER J. (1978) Group size, foraging, and antipredator ploys: an analysis of bighorn sheep decisions. *Behavioral Ecology and Sociology*. 4: 91-99.
- BERGERUD A.T. y PAGE R.E. (1987) Displacement and dispersion of parturient caribou at calving as an antipredator tactic. *Canadian Journal of Zoology* 65: 1598-1606.
- BERGMAN C.M., FRYXELL J.M., GATES C.C. y FORTIN D. (2001) Ungulate foraging strategies: energy maximizing or time minimizing? *Journal of Animal Ecology* 70: 289-300.
- BHOLA N., OGUTU J., PIEPHO H.P, SAID M., REID R., HOOBS N.T. y OLFF H. (2012) Comparative changes in density and demography of large herbivores in the Masai Mara Reserve and its surrounding human-dominated pastoral ranches in Kenya. *Biodiversity and Conservation* 21: 1509–1530.
- BIRCH L.C. (1957) The meaning of competition. *American Naturalist* 91: 5- 18.
- BISIGATO A.J. y BERTILLER M.B. (1997) Grazing effect on patchy dryland vegetation in northern Patagonia. *Journal of Arid Environment* 36: 639-653.
- BJORNLIE D.D. y GARROT R.A. (2001) Effects of winter road grooming on bison in Yellowstone National Park. *The Journal of wildlife management* 65: 560-572.
- BLANCO L.J., AGUILERA M.O., PARUELO J.M. y BIURRUN F.N. (2008) Grazing effect on NDVI across an aridity gradient in Argentina. *Journal of Arid Environments* 72: 764-776.
- BLEICH V.C., DAVIS J.H., MARSHAL J.P., TORRES S.G. y GONZALEZ B.G. (2009) Mining activity and habitat use by mountain sheep (*Ovis canadensis*). *European Journal of Wildlife Research* 55: 183-191.
- BONACIC C., MCDONALD D., GALAZ J. y SIBLY R. (2002) Density dependence of the camelid *Vicugna vicugna*: the recovery of a protected population in Chile. *Oryx* 36: 118-125.
- BOONE R.B., THIRGOOD S.J. y HOPCRAFT J.G.C. (2006) Serengeti wildebeest migratory patterns modeled from rainfall and new vegetation growth. *Ecology* 87: 1987-1994.
- BORGNA M., VILÁ B.L. y CASSINI M.H. (2008) Interaction between wild camelids and livestock in an Andean semi-desert. *Journal of Arid Environment* 72: 2150-2158.
- BORGNA M., VILÁ B.L. y CASSINI M.H. (2010) Foraging ecology of vicuña, *Vicugna vicugna*, in dry Puna of Argentina. *Small Ruminant Research* 88: 44-53.
- BOYCE M.S., VERNIER P.R., NIELSEN S.E. y SCHMIEGELOW F.K.A. (2002) Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling* 157: 281-300.
- BOWYER R.T. (1981) Activity, movement, and distribution of Roosevelt elk during rut. *Journal of Mammalogy* 62:574–582.
- BROWN A., MARTINEZ ORTIZ U., ACERBI M. y CORCUERA J. (2006) La situación ambiental argentina 2005, Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- BRYANT J.P. y KUROPAT P.J. (1980) Selection of winter forage by subarctic browsing vertebrates: the role of plant chemistry. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 261-285.
- BUCKLAND S.T., ANDERSON D.R., BURNHAM K.P., LAAKE J.L., BORCHERS D.L. y THOMAS L. (2001) Introduction to Distance Sampling: estimating abundance of biological populations. Segunda edición. Oxford University Press.

- BURGI M.V. (2005) Radio de acción y uso de hábitat en hembras de guanaco (*Lama guanicoe*) en el NE de Chubut. Seminario de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia.
- BURNHAM K.P. y ANDERSON D.R. (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Segunda edición.
- CABRERA A.L. (1976) Regiones fitogeográficas de Argentina. Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería. ACME Buenos Aires 2(1):1-85.
- CAJAL J.L. (1989) Uso de hábitat por vicuñas y guanacos en la Reserva San Guillermo, Argentina. *Vida Silvestre Neotropical* 2: 21-31.
- CAJAL J.L. y LÓPEZ N. (1987) El puma como depredador de camélidos silvestres en la Reserva San Guillermo, San Juan, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 87-91.
- CAJAL J.L. (1991) An integrated approach to the management of wild camelids in Argentina. En: Mares M.A. y Schmidly D.J. (eds.) *Latin American mammalogy: history, biodiversity, and conservation*, Pp. 305-321. University of Oklahoma Press.
- CAJAL, J.L. y PUIG S. (1992) Diagnóstico de situación y plan de acción para protección y manejo de la vicuña y el guanaco en Argentina. En: *South American Camelids. An Action Plan for their Conservation*, H. Torres ed. IUCN/SSC South American Camelid Specialist Group.
- CAJAL J.L. (1998) La conservación de los camélidos silvestres en la puna y cordillera frontal. Situación de la vicuña en la región, pautas para su manejo. En: Cajal JL y García J (eds) *Bases para la conservación y manejo de la puna y cordillera frontal de Argentina: el rol de las reservas de biosfera*. Pp. 273–297. FUCEMA, Montevideo.
- CAJAL J.L. y BUENAVENTURA S.M. (1998) Densidad poblacional y dinámica de los grupos familiares de guanacos y vicuñas en la reserva de biosfera de san Guillermo. En: Cajal J.L., García Fernández J.J. & Tecchi R. (eds.) *Bases para la conservación y manejo de la puna y cordillera frontal de Argentina: El rol de las reservas de biosfera*. Pp. 161-167. UNESCO.
- CAJAL J.L., TONNI E.P. y TARTARINI V. (2010) The extinction of some South American camelids: the case of *Lama (Vicugna) gracilis*. *Mastozoología Neotropical* 17: 129-134.
- CAMPO A., MARINAS A., GARCÍA-GONZÁLEZ R., GÓMEZ D. y GARTZIA M. (2004) Relaciones entre NDVI, variables topográficas y vegetación en pastos supraforestales del Pirineo. *Territorio y medio Ambiente. Métodos Cuantitativos y Técnicas de Información Geográfica*. Editorial Universidad de Murcia, pp. 131-143.
- CARO T.M., GRAHAM C.M., STONER C.J. y VARGAS J.K. (2004) Adaptive significance of antipredator behavior in artiodactyls. *Animal behavior* 67: 205-228.
- CARROLL C., NOSS, R.F., PAQUET P.C. y SCHUMACKER N.H. (2003) Use of population viability analysis and reserve selection algorithms in regional conservation plans. *Ecological Applications* 13: 1773–1789.
- CASAMIQUELA R.M. (1983) La significación del guanaco (*Lama guanicoe*) en el ámbito pampeano-patagónico: aspectos corológicos, ecológicos, etológicos y etnográficos. *Mundo Ameghiniano* 4:21-46.
- CEBALLOS G. y EHRLICH P.R. (2002) Mammal population losses and the extinction crisis. *Science* 296: 904-907.
- CHERRY M. y KRATVILLE S. (1999) The effects of winter recreation on bison. *Effects of Winter Recreation on Wildlife of the Greater Yellowstone Area: A Literature Review and Assessment*. Yellowstone National Park, WY.
- CHILDRESS M.J. y LUNG M.A. (2003) Predation risk, gender and the group size effect: does elk vigilance depend upon the behavior of conspecifics? *Animal behavior* 66:-389-398.
- COE P.K., JOHNSON B.K., WISDOM M.J., COOK J.G., VAVRA M. y NIELSON R.M. (2011) A quantitative approach to conservation planning: using resource selection functions to map the distribution of mountain caribou at multiple spatial scales. *Journal of Wildlife Management* 75: 159-170.
- COMBINA M. y PASARELLO J.C. (1980) Evaluación geológica y estimación sulfatera: Laguna Brava. Dirección Provincial de Minería, La Rioja.

- CONTRERAS M., GONZÁLEZ B. y NOVOA F. (2006) Patrón de migración altitudinal y rango de hogar de guanacos en un ambiente andino del centro norte de Chile. Pp 79-91. En: Camaño A., Castilla J.C. y Simonetti J.A. (eds.) Minería y Biodiversidad. Publicaciones Sociedad Nacional de Minería (SONAMI), Chile.
- COMBINA M. y PASSARELLO J.C. (1980) Evaluación geológica y estimación sulfatera: "Laguna Brava". Dirección Provincial de Minería.
- CONTRERAS M., GONZÁLEZ B. Y NOVOA F. (2006) Patrón de migración altitudinal y rango de hogar de guanacos en un ambiente andino del centro norte de Chile. Pp 79-91. En: A. Camaño, J. C. Castilla y J. A. Simonetti (eds.) Minería y Biodiversidad. Publicaciones Sociedad Nacional de Minería (SONAMI), Chile.
- COOK J.G. (2002) Nutrition and food. En: Toweill D.E. y J.W. Thomas (eds.). North American Elk: Ecology and management. Pp. 259-349. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- COUGHENOUR M.B. y SINGER F.J. (1991) The concept of overgrazing and its application to Yellowstone's northern range En: Keiter R. y Boyce M (eds.) The greater Yellowstone ecosystem: redefining America's wilderness heritage. Pp. 209-230. Yale University Press, New Haven.
- CRAMPTON E.H.L. y HARRIS L.E. (1974) Nutrición Animal Aplicada. Ed. Acribia. Zaragoza, España.
- CRAWLEY M.J. (1983) Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions. Blackwell, Oxford.
- CUÉLLAR E. y FUENTES A. (2000) Censo aéreo de guanacos *Lama guanicoe* en el Chaco cruceño. Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental 8: 83-90.
- CUNAZZA C., PUIG S. y VILLALBA L. (1995) Situación actual del guanaco y su ambiente. In: S. Puig (ed.), Técnicas para el Manejo del Guanaco. IUCN, Gland, Suiza.
- DE LA FUENTE H. (1997) Reserva Laguna Brava. Propuesta de zonificación. Plan de manejo. Dirección de Medio Ambiente y Desarrollo Sustentable (DIMAydes). Inédito.
- DE LAMO D.A. (1997) Estado actual y perspectivas sobre el uso sustentable de poblaciones de camélidos silvestres. Guanaco (*Lama guanicoe*). Pp. 37-44. En: Actas del 2º Seminario Internacional de Camélidos Sudamericanos.
- DE LAMO D.A. (1997) Estado actual y perspectivas sobre el uso sustentable de poblaciones de camélidos silvestres. Guanaco (*Lama guanicoe*). Pp. 37-44. En: Actas del 2º Seminario Internacional de Camélidos Sudamericanos.
- DE LAMO D.A., SANBORN A.F., CARRASCO C.D. y SCOTT D.J. (1998) Daily activity and behavioral thermoregulation of the guanaco (*Lama guanicoe*) in winter. Canadian Journal of Zoology 76: 1388-1393.
- DE LAMO D.A. (1999) El guanaco en Patagonia. Su relación con la producción animal y la conservación. Revista Argentina de Producción Animal 19: 249-255.
- DEMMENT M.W. y VAN SOEST P.J. (1985). A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and non-ruminant herbivores. American Naturalist 125: 641-672.
- DONADIO E. y BUSKIRK, S.W. (2006) Flight behavior in guanacos and vicunas in areas with and without poaching in western Argentina. Biological Conservation 127: 139-145.
- DONADIO E. (2012) The interaction among pumas, wild camelids and grasses in the high plateaus of the Andes, Argentina. PhD Thesis, University of Wyoming.
- DUSSAULT C., OUELLET J.P., COURTOIS R., HUOT J., BRETON L. y LAROCHELLE J. (2004) Behavioral responses of moose to thermal conditions in the boreal forest. Ecoscience 11: 321-328.
- DYER M.I., TURNER M.L. y SEASTEDT T.R. (1993) Herbivory and its consequences. Ecological Applications 3: 10-16.
- EAST R. (1984) Rainfall, soil nutrient status and biomass of large African savanna mammals. African Journal of Ecology 22: 245-270.
- ELLIS J.E. y SWIFT D.M. (1988) Stability of African pastoral ecosystems: alternate paradigms and implications for development. Journal of Range Management 41: 450-459.
- FOCARDI S., ARAGNO P., MONTANARO P. y RIGA F. (2006) Inter-specific competition from fallow deer *Dama dama* reduces habitat quality for the Italian roe deer *Capreolus capreolus italicus*. Ecography 29:407-417.
- FORTIN D. y ANDRUSKIW M. (2003) Behavioral response of free-ranging bison to human disturbance. Wildlife Society Bulletin 31: 804-813.
- FRANKLIN W.L. (1982) Biology, ecology, and relationship to man of the South American camelids. En: M.

- Mares y Genoways H. (eds.), *Mammalian biology in South America*. Special publication series Pymatuning laboratory of ecology. Pp. 457-489. University of Pittsburgh.
- FRANKLIN W.L. (1983) Contrasting socioecologies of South America's wild camelids: The vicuña and the guanaco. En: Eiseberg J.F. y Kleiman D.G. (eds.) *Advances in the Study of Mammalian Behavior*. Pp. 573-629. The American Society of Mammalogists.
- FRANKLIN W.L., BAS F., BONACIC C.F., CUNAZZA C. y SOTO N. (1997) Striving to manage Patagonia guanacos for sustained use in the grazing agroecosystems of southern Chile. *Wildlife Society Bulletin* 25: 65-73.
- FREELAND W.J. y JANZEN D.H. (1974) Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. *American Naturalist* 108: 269-289.
- FRYXELL J.M. (1991) Forage quality and aggregation by large herbivores. *American Naturalist* 138: 478-498.
- FRYXELL J.M. y SINCLAIR A.R.E. (1988) Causes and consequences of migration by large herbivores. *Trends in Ecology & Evolution* 3: 237-241.
- FRYXELL J.M., WILMSHURST J.F. y SINCLAIR A.R. (2004) Predictive models of movement by Serengeti grazers. *Ecology* 85: 2429-2435.
- FUNES M.C. y NOVARO A.J. (1999) Rol de la fauna silvestre en la economía del poblador rural, provincia del Neuquén, Argentina. *Revista Argentina de Producción Animal* 19: 265-271.
- GAILLARD J.M., FESTA-BIANCHET M., YOCCOZ N.G., LOISON A. y TOIGO C. (2000) Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 367-393.
- GARCÍA FERNÁNDEZ J. (1993) Análisis del mercado de pelo fino de camélidos de Argentina en: Taller sobre producción y comercialización de fibras especiales. INTA. EEA Bariloche.
- GONZÁLEZ J.M. y MALDONADO P. (1988) Censo poblacional de vicuñas en la zona de Reserva "Laguna Brava". La Rioja, años 1978-1987. Dirección General de Medio Ambiente. Inédito.
- GONZÁLEZ B.A., PALMA R.E., ZAPATA B., MARÍN J.C. (2006) Taxonomic and biogeographic status of guanaco *Lama guanicoe* (Artiodactyla, Camelidae). *Mammal Review* 36: 157-178.
- GORDON I.J. e ILLIUS A.W. (1989) Resource partitioning by ungulates on the Isle of Rhum. *Oecologia* 79: 383-389.
- GRIMALT J.O., FERRER M. y MACPHERSON E. (1999) The mine tailing accident in Aznalcollar. *Total Science Environment* 242: 3-11.
- HANSEN B.B., AANES R., HERFINDAL I., SÆTHER B.E. y HENRIKSEN S. (2009) Winter habitat-space use in a large arctic herbivore facing contrasting forage abundance. *Polar biology* 32: 971-984.
- HASTIE T., TIBSHIRANI T. y FRIEDMAN J. (2001) *The elements of statistical learning: Data mining, inference and prediction*. Springer, New York.
- HAUFLER J.B. y SERVELLO F.A. (1994) *Techniques for wildlife nutritional analyses*. en: T. A. Bookhout. *Research and management techniques for wildlife and habitats*. Bethesda, Maryland, Pp. 307-323.
- HEBBLEWHITE M., MERRILL E.H. y MCDONALD T.L. (2005) Spatial decomposition of predation risk using resource selection functions: an example in a wolf-elk predator-prey system. *Oikos* 111: 101-111.
- HIK D.S. y JEFFERIES R.L. (1990) Increases in the net above-ground primary production of a salt-marsh forage grass: a test of the predictions of the herbivore-optimization model. *Journal of Ecology* 78: 180-195.
- HOFMANN R.R. (1989) Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78: 443-457.
- HOFMANN R.R. y STEWART D.R.M. (1972) Grazer or browser: a classification based on the stomach-structure and feeding habits of East African ruminants. *Mammalia* 36: 226-240.
- HOLM S. (1979) A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6: 65-70.
- HULBERT I.A. y ANDERSEN R. (2001) Food competition between a large ruminant and a small hindgut fermentor: the case of the roe deer and mountain hare. *Oecologia* 128: 499-508.
- HOPCRAFT J.G.C., OLFF H. y SINCLAIR A.R.E. (2010) Herbivores, resources and risks: alternating regulation along primary environmental gradients in savannas. *Trends in Ecology & Evolution* 25: 119-128.

- HUNZICKER J.H. (1952) Las comunidades vegetales de la Cordillera de La Rioja. *Revista de Investigaciones Científicas Agrícolas* 6: 167-196.
- ILLIUS AW y O'CONNOR T.G. (2000) Resource heterogeneity and ungulate population dynamics. *Oikos* 89: 283-294.
- ITO T.Y., MIURA N., LHAGVASUREN B., ENKHBILEG D., TAKATSUKI., TSUNEKAWA A. y JIANG Z. (2006). Satellite tracking of Mongolian gazelles (*Procapra gutturosa*) and habitat shifts in their seasonal ranges. *Journal of Zoology* 269: 291-298.
- JONES M.E. y BARMUTA L.A. (1998) Diet overlap and relative abundance of sympatric dasyurid carnivores: a hypothesis of competition. *Journal of Animal Ecology* 67: 410-421.
- JONES O.R., PILKINGTON J.G. y CRAWLEY M.J. (2006) Distribution of a naturally fluctuating ungulate population among heterogeneous plant communities: ideal and free? *Journal of Animal Ecology* 75: 1387-1392.
- JOHNSON D.H. (1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resources preference. *Ecology* 61: 65-71.
- JOHNSON C.J., NIELSEN S.E., MERRIL E.H., MCDONALD T.R. y BOYCE M. (2006) Resource selection functions based on use-availability data: theoretical motivation and evaluation methods. *Journal of Wildlife Management* 70: 347-357.
- KIE J.G. 1999. Optimal foraging and risk of predation: effects on behavior and social structure in ungulates. *Journal of Mammalogy* 80: 1114-1129.
- KIE J.G., BOWYER R.T., NICHOLSON M.C., BOROSKI B.B. y LOFT E.R. (2002) Landscape heterogeneity at differing scales: effects in spatial distribution of mule deer. *Ecology* 83: 530-544.
- KNIGHT PIÉSOLD CONSULTING (2006) Informe de impacto ambiental. Proyecto Pascua Lama. <http://mineria.sanjuan.gov.ar>.
- KOFORD C.B. (1957) The vicuña and the Puna. *Ecological Monograph* 27: 153-219.
- KREBS J.R. y AVERY M.I. (1985) Central place foraging in the European bee-eater, *Merops apiaster*. *The Journal of Animal Ecology* 54: 459-472.
- KUCK L., HOMPLAND G.L. y MERRILL E.H. (1985) Elk calf response to simulated mine disturbance in southeast Idaho. *The Journal of wildlife management* 49: 751-757.
- LAUNDRÉ J.W., HERNÁNDEZ L. y ALTENDORF K.B. (2001) Wolves, elk, and bison: Reestablishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology* 80: 717-726.
- LANGVATN R. y HANLEY T.A. (1993) Feeding-patch choice by red deer in relation to foraging efficiency. *Oecologia* 95: 164-170.
- LAWRENCE R.K. (1986) Factors influencing guanaco habitat use and group size in Torres del Paine National Park. MSc Thesis. Iowa State University.
- LEIMGRUBER P., MCSHEA W.J., BROOKES C.J., BOLOR-ERDENE L., WEMMER C. y LARSON C. (2001) Spatial patterns in relative primary productivity and gazelle migration in the Eastern Steppes of Mongolia. *Biological Conservation* 102: 205-212.
- LEGENDRE P. y LEGENDRE L. (1998) *Numerical ecology*. Elsevier Science.
- LOEHLE C. y LI B.L. (1996) Habitat destruction and the extinction debate revisited. *Ecological Applications* 6: 784-789.
- LUCHERINI M. (1996) Group size, spatial segregation and activity of wild sympatric vicuñas *Vicugna vicugna* and guanacos *Lama guanicoe*. *Small Ruminant Research* 20: 193-198.
- LUCHERINI M. y BIROCHIO D.E. (1997) Lack of aggression and avoidance between vicuña and guanaco herds grazing in the same Andean habitat. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 32: 580-584.
- MACARTHUR R.H. y PIANKA E.R. (1966) On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist* 100: 603-609.
- MADDOCK L. (1979) The migration and grazing sucesión. En: Sinclair A.R. y M. Norton-Griffith (eds). *Serengeti: Dynamics of an ecosystem*. University of Chicago Press. Pp. 104-129.
- MALO J., ACEBES P. y TRABA J. (2011) Measuring ungulate tolerance to human with flight distance: a

- reliable visitor management tool? *Biodiversity and Conservation* 20: 3477-3488.
- MANEL S., WILLIAMS H.C. y ORMEROD S.J. (2001) Evaluating presence– absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Applied Ecology* 38: 921–931.
- MANLY B.F., MCDONALD L.L., THOMAS D.L., MCDONALD T.L. y ERICKSON W.P. (2002) Resource selection by animals: statistical analysis and design for field studies. Second Edition. Kluwer, Boston, Massachusetts, USA.
- MARES M.A. y OJEDA R.A. (1984) Faunal commercialization and conservation in South America. *BioScience* 34: 580-584.
- MARÍN J.C., CASEY C.S., KADWELL M., YAYA K., HOCES D., OLAZABAL J., ROSADIO R., RODRIGUEZ J. SOPOTORNO A. BRUFORD M.W. y WHEELER J.C. (2007) Mitochondrial phylogeography and demographic history of the vicuña: implications for conservation. *Heredity* 99: 70-80.
- MARÍN J.C., SPOTORNO A., GONZALEZ B., BONACIC C., WHEELER J.C., CASEY C.S. BRUFORD M.W., PALMA R.E. y POULIN E. (2008) Mitochondrial DNA variation, phylogeography and systematics of guanaco (*Lama guanicoe*, Artidactyla: Camelidae). *Journal of Mammalogy* 89: 269-281.
- MARINO, A. y R. BALDI. 2008. Vigilance patterns of territorial guanacos (*Lama guanicoe*): the role of reproductive interests and predation risk. *Ethology*. 114:413-423
- MARINO A. y JOHNSON A. 2012. Behavioural response of free-ranging guanacos (*Lama guanicoe*) to land-use change: habituation to motorized vehicles in a recently created reserve. *Wildlife Research* 39: 503-511.
- MARTINEZ CARRETERO (2007) Diversidad biológica y cultural de los Altos Andes Centrales de Argentina: línea de base de la reserva biósfera San Guillermo-San Juan. Universidad Nacional de San Juan.
- MASSY N. y WEEDA A. (2003) Zonificación de la aptitud ganadera del departamento de Potosí. En: *Proceedings of the III Congreso Mundial sobre Camélidos y I Taller Internacional*, DECAMA, Potosí.
- MCLOUGHLIN P.D., BOYCE M.S., COULSON T. y CLUTTON-BROCK T. (2006) Lifetime reproductive success and density-dependent, multi-variable resource selection. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273: 1449–1454.
- MCLOUGHLIN P.D., MORRIS D.W., FORTIN D., VANDER WALE E. y CONTASTIA I.L. (2010) Considering ecological dynamics in resource selection functions. *Journal of Animal Ecology* 79: 4–12.
- MCNAUGHTON S.J. (1983) Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40:329–336.
- MENGONI G. (1995) Importancia socioeconómica del guanaco en el período precolombino. Pp. 13-26. En: S. Puig (ed.) *Técnicas para el Manejo del Guanaco*. UICN.
- MOLINA J.I. (1782) *Saggio sulle storia natural del Chile*. Bologna, Italia.
- MORRISON M.L. (2001) A Proposed Research Emphasis to Overcome the Limits of Wildlife-Habitat Relationship Studies. *The Journal of Wildlife Management* 65: 613-623.
- MOSCA TORRES M.E. y PUIG S. (2012) Habitat use and selection by the vicuña (*Vicugna vicugna*, Camelidae) during summer and winter in the High Andean Puna of Argentina. *Small Ruminant Research* 104:17–27
- MOWAT D.N., KWAIN M.L. y WINCH J.E. (1969) Lignification and in vitro cell wall digestibility of plant parts. *Canadian Journal of Plant Science* 49: 499- 504.
- MÜLLER P.L.S. (1776) Erste classe, Säugende thiere. En: Von Linné (ed.) *Des ritters Carl von Linné vollständigesnaturalsystem nach der zwölften lateinischen ausgabe, 1773-1776*. Nurnberg.
- MURRAY M.G. y ILLIUS A.W. (2000) Vegetation modification and resource competition in ungulates. *Oikos* 89: 501–508.
- MUSIEGA D.E. y KAZADI S.N. (2004) Simulating the East African wildebeest migration patterns using GIS and remote sensing. *African Journal of Ecology* 42: 355-362.
- MYSTERUD A. (2000) The relationship between ecological segregation and sexual body size dimorphism in large herbivores. *Oecologia* 124: 40-54.
- NAMGAIL T., FOX J.L. y BHATNAGAR Y.V. (2004) Habitat segregation between sympatric Tibetan argali *Ovis ammon hodgsoni* and blue sheep *Pseudois nayaur* in the Indian Trans-Himalaya. *Journal of Zoology* 262:

- NOVARO A.J., FUNES M.C. y WALKER R.S. (2000) Ecological extinction of native prey of a carnivore assemblage in Argentine Patagonia. *Biological Conservation*: 92: 25-33.
- NUGENT P., BALDI R., CARMANCHAHI P., DE LAMO D., FAILLA M., FERRANDO P., FUNES M., PUIG S., RIVERO S. y VON THUNGEN J. (2006) Conservación del guanaco en la Argentina. Propuesta para un plan de manejo. En: Bolkovic M.L. y Ramadori D. (eds.). *Manejo de Fauna Silvestre en la Argentina. Programas de uso sustentable*. Pp. 137-148. Dirección de Fauna Silvestre, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Buenos Aires.
- OESTERHELD M., RIBELLA C.M. y KERDILES H. (1998) Relation between NOAA-AVHRR satellite data and stocking rate of rangelands. *Ecological Application* 3: 207–212.
- OLSON I.S. (1975) Productivity in forest ecosystems. En: *Productivity of world ecosystems*. National Academy of Sciences.
- ORTEGA I.M. y FRANKLIN W.L. (1995) Social organization, distribution, and movements of a migratory guanaco population in the Chilean Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 489-500.
- OVEJERO R.J.A., ACEBES P., MALO J.E., TRABA J., MOSCA TORRES M.E. y BORGHI C.E. (2011) Lack of feral livestock interference with native guanaco during the dry season in a South American. *European Journal of Wildlife Research* 57: 1007-1015.
- OWEN-SMITH N. (1990) Demography of a large herbivore, the greater kudu, *Tragelaphus strepsiceros*, in relation to rainfall. *Journal of Animal Ecology* 59: 893-913.
- OWEN-SMITH R.N. (2002) *Adaptive herbivore ecology: from resources to populations in variable environments*. Cambridge University Press.
- PAPOUCHIS C.M., SINGER F.J. y SLOAN W.B. (2001) Responses of desert bighorn sheep to increased human recreation. *The Journal of wildlife management* 65: 573-582.
- PARUELO J.M. y GOLLUSCIO R.A. (1994) Range assessment using remote sensing in Northwest Patagonia (Argentina). *Journal of Range Management* 47: 498-502.
- PARUELO J.M., EPSTEIN H.E., LAUENROTH W.K. y BURKE I.C. (1997) ANPP estimates from NDVI for the central grassland region of the United States. *Ecology* 78: 953-958.
- PARUELO J.M., HOWARD E., EPSTEIN W.K., LAUENROTH y BURKE C. (1997) ANPP estimates from NDVI for the central grassland region of the United States. *Ecology* 78: 953–958.
- PEARCE J. y FERRIER S. (2000) Evaluating the predictive performance of habitat models developed using logistic regression. *Ecological Modelling* 133: 225–245.
- PEDRANA J., BUSTAMANTE J., TRAVAINI A. y RODRIGUEZ A. (2010) Factors influencing guanaco distribution in southern Argentine Patagonia and implications for its sustainable use. *Biodiversity Conservation* 19: 3499-3512.
- PETTORELLI N., GAILLARD J.M., YOCCOZ N.G., DUNCAN P., MAILLARD D., DELORME D., VAN LAERE G. y TOIGO C. (2005) The response of fawn survival to changes in habitat quality varies according to cohort quality and spatial scale. *Journal of Animal Ecology* 74: 972–981.
- PIANKA E.R. (1978) *Evolutionary Ecology*. Segunda edición. Harper & Row, New York.
- PICKUP G., CHEWINGS V.H. y NELSON D.J. (1993) Estimating changes in vegetation cover over time in arid rangelands using Landsat MSS data. *Remote Sensing of Environment* 43: 243-263.
- PRINCE S.D. (1991) Satellite remote sensing of primary production: comparison of results for Sahelian grasslands 1981-1988. *International Journal of Remote Sensing* 12: 1301-1311.
- PRINS H.H.T. y OLFF H. (1998) Species richness of African grazer assemblages: towards a functional explanation. En: *Dynamics of Tropical Communities: 37th Symposium of the British Ecological Society* (p. 449). Cambridge University Press.
- PRINS H.H. y OWEN-SMITH N. (2002) *Adaptive herbivore ecology: from resources to populations in variable environments* FF H. (1998) Species richness of African grazer assemblages: towards a functional explanation. En: Newbery D., Prins H.H. y Brown N. (eds.) *Dynamics of tropical communities*. Pp. 448-490. Blackwell, Oxford.

- PROVENZA F.D. (1991) Viewpoint: Range science and range management are complementary endeavors. *Rangelands* 13: 101-103.
- PUIG S. (1995) Abundancia y distribución de las poblaciones de guanacos. En: S. Puig (ed.), *Técnicas para el Manejo del Guanaco*, pp. 57-70. IUCN, Gland, Switzerland.
- PUIG S., VIDELA F. y CONA M. (1997) Diet and abundance of the guanaco (*Lama guanicoe* Müller 1776) in four habitats of Northern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* 36: 343-357.
- PUIG, S., VIDELA F., CONA M. I. y MONGE A. (2001) Use of food availability by guanacos (*Lama guanicoe*) and livestock in northern Patagonia (Mendoza, Argentina). *Journal of Arid Environments* 47: 291-308.
- PUIG S., FERRARIS G., SUPERINA M. y VIDELA F. (2003) Distribución de densidades de guanacos (*Lama guanicoe*) en el norte de la reserva La Payunia y su área de influencia (Mendoza, Argentina). *Multequina* 12: 37-48.
- PUIG, S. y VIDELA F. (2007) Distribución, densidades y estado de conservación de los camélidos. En: Martínez Carretero E. (ed.) *Diversidad biológica y cultural de los altos andes centrales de Argentina*. Pp. 198-223. Universidad Nacional de San Juan.
- PUTNAM R.J. (1996) *Competition and resource partitioning in temperate ungulate assemblies*. Chapman & Hall, London, UK.
- QUINN G. y KEOUGH M. (2002) *Experimental design and data analysis for biologist*. Cambridge University, New York.
- RAEDEKE K. (1978) El guanaco de Magallanes. Chile. Su distribución y biología. CONAF Publicación Técnica N° 4. 182 pp.
- RAEDEKE K.J. (1979) Population dynamics and socioecology of the guanaco (*Lama guanicoe*) of Magallanes, Chile. Ph.D. Thesis, University of Washington.
- REGLERO M.M., MONSALVE-GONZÁLEZ L., TAGGART M.A. y MATEO R. (2008) Transfer of metals to plants and red deer in an old lead mining area in Spain. *Science Total Environment* 406: 287-297.
- RENAUDEAU D'ARC N., CASSINI M.H. y VILÁ B.L. (2000) Habitat use of vicuñas in Laguna Blanca Reserve (Catamarca, Argentina). *Journal of Arid Environment* 46: 107-115.
- RIBEIRO G. y LIZURUME M.E. (1995) Nuestra Fauna Silvestre. El guanaco. Dirección de Fauna Silvestre. Provincia del Chubut. Publicación N° 1:1-24.
- RILEY H. y SKJELVAG A.O. (1984) Proceeding 10th General Meeting of the European Grassland Federation.
- RIPPLE W.J., SCHRUMPF B.J. e ISAACSON D.L. (1986). The influence of observational interdependence on spectral reflectance relationships with plant and soil variables. *International Journal of Remote Sensing* 7: 291-294.
- RODERICK M.L., BERRY S.L. y NOBLE I.R. (2000) A framework for understanding the relationship between environment and vegetation based on the surface area to volume ratio of leaves. *Functional Ecology* 14: 423-437.
- ROJO V., ARZAMENDIA Y. y VILÁ B.L. (2012) Uso del hábitat por vicuñas (*Vicugna vicugna*) en un sistema agropastoril en Suripujio, Jujuy. *Mastozoología Neotropical* 19: 127-138.
- SCHROEDER N.M. (2013) Interacción entre el guanaco (*Lama guanicoe*) y herbívoros domésticos en el paisaje de La Payunia (sur de Mendoza, Argentina). Tesis de doctorado. Universidad Nacional de Cuyo.
- SEIDENSTICKER J. (1976) On the ecological separation between tigers and leopards. *Biotropica* 8: 225-234.
- SELLERS P.J. (1985) Canopy reflectance, photosynthesis and transpiration. *International Journal of Remote Sensing* 6: 1335-1372.
- SERNEELS S. y LAMBIN E.F. (2001). Proximate causes of land-use change in Narok District, Kenya: a spatial statistical model. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 85: 65-81.
- SHRESTA R. y WEGGE P. (2008) Wild sheep and livestock in Nepal Trans- Himalaya: coexistence or competition? *Environmental Conservation* 35: 125- 136.

- SINCLAIR A.R.E., MDUMA S. y BRASHARES J.S. (2003) Patterns of predation in a diverse predator–prey system. *Nature*: 425: 288-290.
- SINCLAIR A.R. (1979) Dynamics of the Serengeti ecosystem: process and pattern. En: Sinclair, A.R. y Northon-Griffiths, M. (eds.) *Serengeti, dynamics of an ecosystem*. Pp. 1-30. University of Chicago Press, Chicago.
- STEPHENS D.W. y KREBS J.R. (1986) *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton.
- STEWART K., BOWYER R.T., DICK B.L., JOHNSON B.K. y KIE J.G. (2005) Density dependent effects on physical condition and reproduction in North American elk: an experimental test. *Oecologia* 143: 85–93.
- SUNQUIST M.E. (1981) The social organization of tigers (*Panthera tigris*) in Royal Chitwan National Park, Nepal. *Smithsonian Contribution to Zoology* 336: 1-98.
- SINGH R.K. y C HOWDHURY S. (1999) Effect of mine discharge on the pattern of riverine use of elephants *Elephas maximus* and others mammals in Singhbhum forests, Bihar, India. *Journal of Environment Management* 57: 177- 192.
- SIXTO M. (2003) Determinación de la capacidad de carga y carga animal en bofedales de la comunidad de Cosapa, provincia de Sajama, Oruro, Bolivia. En: *Proceedings of the III Congreso Mundial sobre Camélidos y I Taller Internacional*, DECAMA, Potosí.
- SKOVLIN J.M., ZAGAR P. y JOHNSON B.K. (2002) Elk habitat selection and evaluation. En: Toweill D.E y Thomas J.W. (eds.) *Ecology and management*. Pp. 531-555. Smithsonian Institution Press.
- SOSA R.A & J.H. SARASOLA (2005) Habitat use and social structure of an isolated population of guanacos (*Lama guanicoe*) in the Monte Desert, Argentina. *European Journal of Wildlife Research* 51: 207–209.
- TADEY M. (2008) Efecto del ganado sobre los niveles de polinización en especies vegetales del monte patagónico. *Ecología Austral* 18: 89-100.
- TARABORELLI P., GREGORIO P., MORENO P., NOVARO A. y CARMANCHAHI P. (2012). Cooperative vigilance: The guanaco's (*Lama guanicoe*) key antipredator mechanism. *Behavioral Processes* 91:
- TRAVAINI A., BUSTAMANTE J. y RODRÍGUEZ A. (2007) An integrated framework to map animal distributions in large and remote regions. *Diversity Distribution* 131: 289–298.
- TUCKER C.J. (1977) Asymptotic nature of grass canopy spectral reflectance. *Applied Optics* 16: 1151-1156.
- VALLENTINE J.F. (2001) *Grazing management*. Academic Press.
- VAN BEEST F.M., MYSTERUD A., LOE L.E. y MILNER J.M. (2010) Forage quantity, quality and depletion as scale dependent mechanisms driving habitat selection of a large browsing herbivore. *Journal of Animal Ecology* 79: 910– 922.
- VAN BOMMEL F.P., HEITKONIG I.M.A., EPEMA G.F., RINGROSE S., BONYONGO C. y VEENENDAAL E.M. (2006) Remotely sensed habitat indicators for predicting distribution of impala (*Aepyceros melampus*) in the Okavango Delta, Botswana. *Journal of tropical ecology* 22: 101-110.
- VAN SOEST P.J. (1994) *Nutritional ecology of the ruminant*. Cornell University Press, New York.
- VEBLEN K.E. y YOUNG T.P. (2010) Contrasting effects of cattle and wildlife on the vegetation development of a savanna landscape mosaic. *Journal of Ecology* 98: 993–1001.
- VERLINDEN A. (1998) Human settlements and wildlife distribution in the southern Kalahari of Botswana. *Biological Conservation* 82: 129-136.
- VILÁ B.L. y ROIG V.G. (1992) Diurnal movements, family groups and alertness of vicuñas (*Vicugna vicugna*) during the late dry season in the Laguna Blanca Reserve (Catamarca, Argentina). *Small Ruminant Research* 7: 289-297.
- VILLALBA L. (2003) Uso de hábitat e interacciones entre la vicuña y la alpaca en la reserva nacional de fauna Ulla-Ulla, Bolivia. En: *Memorias del III Congreso Mundial sobre Camélidos*, 1er. Taller internacional de DECAMA, Volumen I (eds.) Centro de Investigación y Forrajes ‘La Violeta’, Facultad de Ciencias Agrícolas y Pecuarias, Universidad Mayor San simón). Pp. 205–210. Potosí, Bolivia.
- VOETEN M.M. y PRINS H.H.T. (1999) Resource partitioning between sympatric wild and domestic herbivores in the Tarangire region of Tanzania. *Oecologia* 120, 287–294.

- WALLACE M.C. y KRAUSMAN P.R. (1987) Elk, mule deer, and cattle habitats in central Arizona. *Journal of Range Management* 40: 80–83.
- WEGGER P., SHRESTHA A.K. y MOE S.R. (2006) Dry season diets of sympatric ungulates in lowland Nepal: competition and facilitation in alluvial tall grasslands. *Ecological Research* 21: 698–706.
- WEIR J.N., MAHONEY S.P., McCLAREN B. y FERGUSON S.H. (2007) Effects of mine development on woodland caribou *Rangifer tarandus* distribution. *Wildlife Biology* 13: 66-74.
- WHITE R.G. (1983) Foraging patterns and their multiplier effects on productivity of northern ungulates. *Oikos* 40: 377–384.
- WILLIAMSON D., WILLIAMSON J. y NGWAMOTSOKO K.T. (1988) Wildebeest migration in the Kalahari. *African Journal of Ecology* 26:269–280.
- WILMSHURST J.F., FRYXELL J.M. y HUDSON R.J. (1995) Forage quality and patch choice by wapiti (*Cervus elaphus*). *Behavioral Ecology* 6: 209-217.
- WILSON R.T. (1980) Wildlife in northern Darfur, Sudan: A review of its distribution and status in the recent past and present. *Biological Conservation* 17: 85-101.
- WIENS J.A. (1989) Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.
- WINTON M.C. (1947) Bin-Cured versus Field-Cured Alfalfa Hay for Dairy Heifers.
- WITTEMYER G., RASMUSSEN H. y DOUGLAS-HAMILTON I. (2007) Breeding phenology in relation to NDVI variability in free ranging African elephant. *Ecography* 30: 42–50.
- WURSTTEN A., NOVARO A.J. y WALKER R.S. (2014) Habitat use and preference by guanacos, vicuñas, and livestock in an altitudinal gradient in northwest Argentina. *European Journal of Wildlife Research* 60: 35-43.
- YEO J.J., PEEK J.M., WITTINGER W.T. y KVALE C.T. (1993) Influence of rest-rotation cattle grazing on mule deer and elk habitat use in east-central Idaho. *Journal of Range Management* 46:245–250.
- ZAR J.H. (1996) *Biostatistical analysis*. Tercera edición. Prentice Hall.

## **ANEXO I**

**Habitat use and preference by guanacos, vicuñas, and livestock in an altitudinal gradient in northwest Argentina (artículo publicado en European Journal of Wildlife Research)**