



**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COMAHUE**  
**CENTRO REGIONAL UNIVERSITARIO BARILOCHE**

**CARACTERIZACIÓN DE MOVIMIENTOS MIGRATORIOS EN  
GUANACOS (*LAMA GUANICOE*) Y PATRONES DE DEPREDACIÓN  
POR PUMAS (*PUMA CONCOLOR*) EN LA PAYUNIA, MENDOZA.**

Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctora en Biología

Lic. Bolgeri María José

Director: Dr. Novaro Andrés J.

Bariloche, 2016



Volcán Payún Matrú y guanacos. Reserva Provincial La Payunia, Malargüe, Mendoza.

## RESUMEN

El movimiento migratorio característico de diversos taxones es un proceso ecológico que implica desplazamientos estacionales de ida y vuelta entre áreas discretas (Berger, 2004). En esta tesis se presenta un análisis de los movimientos migratorios estacionales de una población de guanacos (*Lama guanicoe*) y las consecuencias que pueden tener dichos movimientos sobre los patrones de depredación del puma (*Puma concolor*) sobre la misma población de guanacos y sobre el ganado caprino, principalmente, que utiliza la misma región. El trabajo se desarrolló en la Reserva Provincial La Payunia, Departamento Malargüe, Mendoza, donde se encuentra la población protegida de guanacos más grande en el rango de distribución de la especie.

La migración de grandes ungulados genera fluctuaciones temporales en la exposición de estos ungulados a sus depredadores, pudiendo afectar los patrones de consumo de diferentes presas por dichos depredadores (Fryxell y Sinclair 1988). La competencia aparente es una interacción interespecífica en la que una especie ejerce un efecto negativo sobre otra del mismo nivel trófico mediada por una tercera especie, generalmente de un nivel trófico diferente (Holt, 1977). La migración por ungulados puede generar competencia aparente entre presas migratorias y residentes, en un tiempo y espacio determinado, si ambas son consumidas por un depredador generalista.

Pocos trabajos estudiaron interacciones donde la presa principal es parcialmente migratoria y modifica estacionalmente la disponibilidad de alimento para depredadores que recurren temporalmente a presas domésticas alternativas (Patterson et al., 2004; Kolowski y Holekamp, 2006). Es común que cuando una especie silvestre genera una amenaza recurrente al ganado reciba como respuesta humana la persecución (Inskip y Zimmermann, 2009). En Payunia la depredación de pumas sobre ganado genera un conflicto creciente que pone en riesgo la conservación de carnívoros y la producción ganadera en la región. El objetivo del capítulo II de esta tesis fue determinar si las variaciones temporales y espaciales en la densidad de guanacos, producto de los desplazamientos migratorios, influyen en la depredación por puma sobre guanaco y sobre el ganado de la reserva y alrededores. Desde otoño del año 2006 hasta la primavera 2010 se evaluaron las

fluctuaciones temporales (entre la estación fría y cálida) en la densidad de guanacos y ganado en tres sitios del área de estudio (noroeste, noreste y sureste). Se registró además el número de guanacos y de cabezas de ganado depredados por puma en cada sitio y estación. Las variaciones estacionales en los ataques a guanaco reflejaron los cambios en la densidad de esta presa en los tres sitios: en dos sitios (NO y NE) la densidad de guanacos se redujo en la estación fría y también lo hizo el número de guanacos depredados; en el tercer sitio (SE) aumentó la densidad y la depredación en la estación fría. Según lo esperado en base a la hipótesis de competencia aparente, en el sitio NO, donde la densidad de ganado permaneció estable, el número de ataques por puma a ganado aumentó al reducirse la densidad de guanacos. Contrariamente, en el NE, donde la densidad de ganado se redujo en la estación fría, no hubo un aumento en los ataques. Esto indica que es posible una interacción indirecta entre una presa nativa con comportamiento parcialmente migratorio y el ganado, mediada por la depredación por pumas.

Las poblaciones migratorias pueden enfrentarse a diferentes niveles de depredación en sus rutas migratorias debido a diferencias espaciales tanto en la abundancia de depredadores como en la vulnerabilidad a los mismos. En el capítulo III se estudió la incidencia de la depredación por puma en la población de guanacos de Payunia relativamente a otras causas de mortalidad y las variaciones espaciales en la depredación. La tasa de depredación por puma en la población de guanacos de Payunia fue una de las más altas reportadas para áreas donde estas especies son simpátricas, particularmente en el este del área de estudio, donde los guanacos fueron depredados con mayor frecuencia que lo esperado sobre la base de su disponibilidad. No se encontró selección significativa de pumas por edades ni sexo de guanacos al igual que en otros estudios. Si bien no se registró selección significativa por parte del puma por condición nutricional de los guanacos, se observó un aumento invernal de la proporción de guanacos muertos en pobre condición nutricional, tanto entre los depredados como los fallecidos por otras causas, posiblemente reflejando cambios estacionales en la disponibilidad de forraje. La topografía escarpada predominante en el este de la reserva podría facilitar la estrategia de caza al acecho típica del puma y aumentar la vulnerabilidad de los guanacos. Por lo

tanto, los guanacos que se desplazan estacionalmente entre el este y el oeste (áreas de invernada y veranada, respectivamente) se enfrentarían a diferente riesgo de depredación en su ruta migratoria.

Por último, en el capítulo IV de esta tesis, se presenta una descripción de los movimientos migratorios de la población de guanacos de Payunia. Desde octubre del año 2005 a junio de 2011, 28 guanacos marcados con radiocollar fueron monitoreados con el objetivo de conocer y caracterizar los desplazamientos estacionales. En base a los resultados se concluye que la población de guanacos de Payunia sería parcialmente migratoria. Los tamaños promedio de las áreas de acciones estacionales y anuales para guanacos sedentarios y migratorios fueron un orden de magnitud mayor que los descritos hasta el presente para otras poblaciones de guanacos estudiadas. La distancia promedio entre las áreas de verano e invierno (85 km) fue la más larga conocida para la especie. Los guanacos migratorios tuvieron alta fidelidad a las áreas de verano. Una proporción mayor de hembras que de machos se desplazó estacionalmente, un comportamiento migratorio diferencial entre sexos que podría estar asociado con el comportamiento poligínico de los machos. Los desplazamientos estacionales longitudinales fueron acompañados por variaciones altitudinales en el uso de áreas, con alturas medias más bajas usadas en el invierno que en el verano. Este patrón también se observó en los guanacos residentes.

La migración de guanacos de Payunia, por el tamaño poblacional y las escasas barreras, podría ser la única migración masiva remanente para la especie. La información generada en esta tesis es fundamental para entender e idear estrategias de manejo del conflicto entre la fauna silvestre y los humanos y de esta forma contribuir a la conservación de uno de los procesos ecológicos más amenazados a nivel mundial y tal vez único en la especie.

## ABSTRACT

Migration, exhibited by a wide range of taxa, is an ecological process that involves seasonal movements back and forth between discrete areas (Berger, 2004). This thesis presents an analysis of seasonal migratory movements of a guanaco (*Lama guanicoe*) population and the consequences that these movements may have for predation by pumas (*Puma concolor*) on guanacos and livestock, mainly goats. The study was carried out in the La Payunia Provincial Reserve, Malargue Department, Mendoza.

Migration by large ungulates generates temporal fluctuations in their exposure to predators, and affects patterns of consumption of different prey by these predators (Fryxell & Sinclair 1988). Apparent competition is an interspecific interaction in which one species has a negative effect on another species of the same trophic level, mediated by a third species, generally of a different trophic level (Holt, 1977). Migration by ungulates may generate apparent competition between migratory and resident prey species in a specific time and place, if both are consumed by a generalist predator.

There are few studies of interactions where the principal prey is partially migratory and modifies the seasonal availability of food for predators that temporarily switch to alternative, domestic prey (Patterson et al., 2004; Kolowski & Holekamp, 2006). In addition, when a wild predator becomes a recurring threat to livestock, it is persecuted by humans (Inskip & Zimmermann, 2009). In Payunia, predation by pumas on livestock is generating an increasing conflict that threatens both the conservation of carnivores as well as livestock production.

The objective of Chapter II of this thesis was to determine the temporal and seasonal changes in guanaco density resulting from migratory movements that influence puma predation on guanacos and livestock in the reserve and its surroundings. From autumn 2006 to spring 2010 I evaluated temporal changes (between the cold and warm seasons) in guanaco and livestock density in three sites in the study area (northwest, northeast, and southeast). I recorded guanacos killed by

predation in each site and season, and also the number of livestock preyed on by puma.

Seasonal variations in attacks on guanacos reflected changes in density of this prey species in the three sites: in two of these (NW and NE) both guanaco density and the number of guanaco preyed on were lower in the cool season, and in the third site (SE) both density and predation increased in the cool season. As expected based on the hypothesis of apparent competition, in the NW site, where livestock density remained stable, the number of attacks by pumas on livestock increased when the density of guanacos decreased. On the contrary, in the NE, where livestock density declined during the cold season, there was no increase in attacks on livestock. This indicates a possible indirect interaction between a native prey with partially migratory behavior and goats, mediated by predation by pumas.

Migratory populations may face different levels of predation along their migratory routes due to the spatial differences in abundance of and vulnerability to predators. In Chapter III I studied the rate of puma predation on the guanaco population in Payunia in relation to other causes of mortality and spatial variations in predation.

The rate of predation by pumas on the guanaco population of Payunia was one of the highest recorded to date where this predator and prey occur, particularly in the eastern part of the study area where guanacos were preyed on with greater frequency than expected given their availability. Pumas did not select guanacos according to their age or sex, the same was found in other studies. I did not find a significant selection by pumas based on nutritional condition. Nevertheless, I observed an increase in winter in the proportion of guanacos that died with poor nutritional condition, both those that died from predation as well as from other causes, which possibly reflects seasonal changes in availability of forage. The rugged topography that predominates in the eastern portion of the reserve could facilitate the stalking strategy for hunting used by the puma, and increase vulnerability of guanacos. Guanacos that moved seasonally between the east and west (winter and summer ranges) would face a different level of predation risk along their migratory route.

Finally, in Chapter IV of this thesis, I present a description of the migratory movements of the guanaco population in Payunia. From October, 2005 to June, 2011, I followed 28 radio-tagged guanacos with radiotelemetry in order to learn about and characterize their seasonal movements. Based on these results, I concluded that the guanaco population in Payunia is partially migratory. The average seasonal and annual home range sizes for sedentary and migratory guanacos were an order of magnitude greater than those described to date for other guanaco populations studied with radiotelemetry. The average distance between summer and winter ranges (85 km) was the greatest reported for this species. Migratory guanacos had a high fidelity for the summer areas. A greater proportion of females than males displayed seasonal movements, a differential migratory behavior between sexes that could be associated with the polygynous behavior of the males. The longitudinal seasonal movements were accompanied by altitudinal variations in the use of areas with lower average heights used in winter than summer season. This pattern was also observed in residents guanacos.

The guanaco migration in Payunia, given the population size and the scarcity of barriers, could be the only remaining massive migration for the species in its entire range. The information generated in this thesis is fundamental for the conservation of one of the most globally-threatened ecological processes, perhaps unique for the species, and for understanding and developing strategies for the management of conflict between wildlife and humans.

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a Andrés Novaro, tanto por sus enseñanzas, su ética, humildad y honestidad, que me han formado como profesional y las tomé para todos los ámbitos de la vida, como por la gran ayuda, confianza y paciencia en el transcurso de estos largos años de tesis. También Sue hizo lo suyo para que esto fuera posible...gracias a ambos por tantas horas dedicadas.

A los chicos de Junín (aunque ya dispersos), Nito, Lara, Lore, Nati, Álvaro, Rocío, Martín F., Ernesto, Caro Z. y Caro M., con todos compartí salidas al campo inolvidables, divertidas, totalmente agradables, con lindas charlas y buenas anécdotas. A Andrés Rey que a la distancia me dio una gran mano con “detalles” estadísticos y también por su aliento. A Jodi B. con quien inicié el trabajo de campo, fuimos luchadoras y sobrevivientes del primer año de investigación. También Raquel P. quien colaboró con el seguimiento de guanacos.

A los Guardaparques de Recursos Naturales de Mendoza Zona Sur. Durante la tesis fueron muchos los que estuvieron y luego siguieron por otras Áreas Protegida, pero todos ellos compartieron “su casa” conmigo, me hicieron sentir cómoda y acompañada en los días de Payunia. Muchos han colaborado en la recolección de datos, dispuestos a ayudarme en lo que surgiera en el campo. Principalmente agradezco a Martín P., Aníbal S., Lucas A., Leo O., Julián V., Simón O., Eduardo CH. Arturo V., por ser grandes compañeros.

A los pobladores de Payunia que siempre me abrieron las puertas de su casa con gran cariño, invitándome a su mesa, compartiendo unos mates reconfortantes y sus saberes.

A la Agencia Nacional Científica y Técnica, Consejo Nacional Científico y Técnico y a Wildlife Conservation Society, instituciones que hicieron posible mi formación y que esta tesis se desarrollara. A la Dirección de Recursos Naturales de Mendoza por el permiso de investigación en la Reserva Provincial La Payunia.

A los jurados, Dr. S. Lambertucci., Dr. M. Lucherini y Dr. J. M. Morales, cuyas sugerencias, críticas y correcciones enriquecieron y mejoraron esta tesis. Muchas gracias por la dedicación.

A mi familia por el apoyo incondicional y las visitas alentadoras a Malargüe y principalmente a Gabi por el AGUANTE, el apoyo y la espera de tanto, tanto tiempo.

A la Payunia y sus guanacos por envolverme con su encanto cada día compartido, por haberme sorprendido tanto, enseñado tanto y maravillado siempre.

Esta tesis está dedicada a Lidia y Alejandro, porque me mostraron la naturaleza cuando era chica, luego me dieron la libertad y posibilidad de vivirla y estudiarla.

**¡Gracias!**

## CONTENIDO

<b>Capítulo I</b> Introducción general.....	15
Preguntas planteadas en esta tesis .....	18
Antecedentes.....	21
Caracterización del área de estudio .....	33
<b>Capítulo II</b> Patrones de depredación por puma ( <i>Puma concolor</i> ) sobre una población de guanacos ( <i>Lama guanicoe</i> ) parcialmente migratoria y sobre el ganado doméstico..	40
<u>Introducción</u> .....	41
<u>Hipótesis y predicciones</u> .....	44
<u>Área de estudio</u> .....	45
<u>Materiales y método</u> .....	48
Estimaciones de disponibilidad de guanacos y ganado vulnerable para pumas en Payunia.....	48
Identificación y análisis de guanacos muertos por puma.....	51
Obtención y análisis de datos sobre ganado muerto por puma.....	53
Análisis de selección de presas.....	55
<u>Resultados</u> .....	57
Variación temporal y espacial en densidad de guanacos.....	57
Variación temporal y espacial en densidad de ganado.....	59
Selección en los ataques sobre guanacos y ganado .....	60
Riesgo de depredación individual de guanacos y ganado .....	63
Patrones de ataque a ganado según las entrevistas .....	65
<u>Discusión</u> .....	66
<u>Anexo tablas</u> .....	75
<b>Capítulo III</b> Variación espacial en la depredación por puma ( <i>Puma concolor</i> ) sobre guanacos ( <i>Lama guanicoe</i> ) en La Payunia.....	77
<u>Introducción</u> .....	78
<u>Objetivos, hipótesis y predicciones</u> .....	82

<u>Área de estudio</u> .....	84
<u>Materiales y métodos</u> .....	87
Análisis de carcasas de guanacos y causas de muerte.....	87
Disponibilidad de guanacos por sitios y por edades.....	88
Identificación y análisis de sexo en las carcasas de guanacos .....	90
Identificación y análisis de la grasa medular del fémur en las carcasas de guanacos	91
<u>Resultados</u> .....	94
Causas de mortalidad y disponibilidad de guanacos en cada sitio.....	94
Depredación de guanacos según sexo, edad y estado nutricional.....	96
<u>Discusión</u> .....	100
<u>Anexo tablas</u> .....	104

<b>Capítulo IV</b> Descripción de los movimientos estacionales de los guanacos en La Payunia.....	106
<u>Introducción</u> .....	107
Objetivos .....	116
<u>Materiales y métodos</u> .....	118
Marcado de animales.....	118
Registro de animales marcados.....	120
Análisis de datos.....	123
<u>Resultados</u> .....	129
Guanacos migratorios y no migratorios: estructura social y relación con sexo y años	133
Tamaño de áreas de acción.....	135
Superposición y distancias entre áreas de acción estacionales de guanacos migratorios.....	141
Fidelidad en áreas de acción interanuales de guanacos migratorios .....	145
Superposición, distancia y fidelidad para áreas usadas por guanacos no migratorios.....	150
Variación altitudinal estacional en los guanacos equipados con collares VHF.....	152
Variación altitudinal estacional en los guanacos equipados con collares GPS .....	154

Sentido de desplazamiento de los guanacos migratorios .....	156
Sitio ocupado por guanacos residentes.....	157
<u>Discusión</u> .....	187
Evidencias de migración parcial en guanacos marcados.....	187
Solapamiento y fidelidad de las áreas utilizadas por los guanacos marcados.....	190
Áreas anuales y estacionales.....	192
Diferencia en el comportamiento migratorio entre machos y hembras de guanaco	195
Desplazamientos altitudinales.....	197
Ruta migratoria y amenazas.....	198
Implicancias para la conservación.....	202
<u>Anexo tablas y figuras</u> .....	205
<b>Capítulo V</b> Conclusiones generales.....	214
Bibliografía citada.....	220
Trabajo de respaldo .....	239



# Capítulo I

## INTRODUCCIÓN GENERAL

Las migraciones estacionales que realizan organismos pertenecientes a diversos taxones como aves, insectos, reptiles, cetáceos, peces y ungulados, siempre han asombrado a los seres humanos por la maravilla natural que implica el desplazamiento sincronizado de cientos o miles de individuos entre rangos estacionales. La migración es un proceso ecológico que se caracteriza por movimientos estacionales de ida y vuelta entre áreas discretas (Berger, 2004), donde los rangos de hogar de verano e invierno (o estación seca y húmeda, en algunos casos) no se superponen (White et al., 2007). En los ungulados, son escasas las poblaciones cuyo comportamiento migratorio ha sido bien documentado, así como el efecto de este comportamiento en la estructura y funcionamiento de la comunidad en que viven (Fryxell y Sinclair, 1988 b; Sinclair, 1988; Nelson y Mech, 1991; Mysterud et al., 2011; Olson et al., 2010).

El impacto humano ha puesto en peligro la persistencia de las migraciones de grandes ungulados. Se estima que en los últimos 150 años la mayoría de las grandes migraciones de ungulados conocidas en el mundo se ha interrumpido y que el 95-99% se ha perdido por completo (Fryxell y Sinclair 1988; Berger 2004; Bolger et al., 2008; Harris et al., 2009). Esto genera la necesidad urgente de documentar los movimientos estacionales de las escasas poblaciones de ungulados que aún habitan áreas con bajo impacto humano, con el fin de contar con una línea de base sobre dicho proceso.

Las migraciones animales son consideradas una adaptación comportamental (y en algunos casos morfológica y fisiológica) frente a ambientes cambiantes (Ramenofsky y Wingfield, 2007) porque permiten acceder a climas menos severos y forraje de mejor calidad durante algún período del año. En algunos casos las

migraciones también permiten evitar a los depredadores en determinado momento del año y reducir la competencia intra e interespecifica producto de la densidad (Kaitala et al., 1993). Por estas razones, uno de los beneficios que otorga a las especies desplazarse estacionalmente se traduce en poblaciones con gran cantidad de individuos, en comparación con lo que ocurre con especies y poblaciones sedentarias con similares características ecológicas. Estas grandes abundancias, por otro lado, suelen tener un gran impacto en los ecosistemas que habitan tanto durante su presencia como en su ausencia, cuando las poblaciones migran a otro territorio. Por último, las migraciones de ungulados influyen también en la dinámica de consumo de los depredadores que de ellas dependen, debido a los cambios espaciales y temporales de densidad de presas que implican (Fryxell y Sinclair, 1988).

Diferentes estrategias son utilizadas por los depredadores cuyas presas principales fluctúan en abundancia durante el año debido a sus movimientos migratorios. Una de esas estrategias es seguir a las manadas migratorias y otra es dirigir la presión de caza sobre especies sedentarias cuando la presa principal se desplaza a otro sitio (Scheel y Packer, 1995). En este último caso el ritmo de depredación sobre la población presa sedentaria es influenciado indirectamente por el desplazamiento de la presa migratoria. El depredador, si es generalista, puede ejercer una fuerte presión de caza sobre la población presa sedentaria cuando la migratoria se retira, pues está “subsidiado” por la abundancia de la presa migratoria que presenta mayor disponibilidad durante el resto del año. Esta interacción interespecífica, en este caso entre las dos especies presa, es denominada competencia aparente (Holt, 1977; Holt y Lawton, 1994) y beneficia especialmente al

depredador, favoreciendo densidades más altas al aislarlo de los efectos de la disminución de una presa, sea esta disminución estacional o no.

Cuando la presa residente que el depredador utiliza durante la ausencia de la migratoria es el ganado, pueden generarse intensos conflictos entre los humanos y la fauna, desencadenándose importantes problemas de conservación para los grandes carnívoros (Patterson et al., 2004; Kolowski y Holekamp, 2006). Inskip y Zimmermann (2009) han definido al conflicto entre humanos y fauna como la situación que se crea cuando una especie silvestre genera una amenaza recurrente al ganado u otro sustento humano, o a la seguridad de una persona o comunidad, recibiendo como respuesta una persecución por parte del hombre. Los carnívoros silvestres están comúnmente involucrados en estos conflictos debido a su dieta y al gran requerimiento de espacio que tienen para mantener poblaciones viables generando solapamiento con áreas de pastoreo de ganado que, por otro lado, avanzan sobre los espacios silvestres. Entender cuáles son los factores que influyen en la depredación por carnívoros silvestres sobre ganado es esencial para guiar acciones de mitigación de los conflictos y reducir las pérdidas económicas y de biodiversidad.

### Preguntas planteadas en esta tesis

Parte de esta tesis consistió en estudiar, por primera vez, los movimientos migratorios de la población de guanacos (*Lama guanicoe*) de La Reserva Provincial La Payunia, Departamento de Malargüe, Provincia de Mendoza, la población protegida más grande en el rango de distribución de la especie (Puig et al., 2001; Puig et al., 2003). En base a información de los pobladores locales, investigaciones

previas que observaron variaciones estacionales en la densidad de guanacos (Puig, 1986; Puig et al., 2003) e información de migración en otras poblaciones de la especie (Cajal y López, 1987; Ortega y Franklin, 1995; Bank et al., 2002), se esperaba que podría ocurrir un comportamiento no sedentario en los guanacos de Payunia.

Con respecto a los desplazamientos estacionales de guanacos en La Payunia, los objetivos de este trabajo fueron: 1) determinar si los movimientos estacionales correspondían con las características que definen a una migración; 2) establecer las rutas de desplazamiento habitual para los guanaco que migran; 3) evaluar si el área protegida abarca el total del área requerida por el proceso migratorio para asegurar su conservación. Estos temas fueron investigados en el capítulo IV.

Pocos autores han estudiado interacciones donde la presa principal de un carnívoro tope es parcialmente migratoria y este comportamiento modifica estacionalmente la disponibilidad de presas para el depredador, el que recurre temporalmente a presas alternativas domésticas (Peterson et al., 2004; Kolowski y Holekamp, 2006). Debido a la existencia de ganadería extensiva de caprinos y ovinos en la periferia de La Payunia, y de una población residente de pumas (*Puma concolor*; ver Área de estudio al final de este capítulo), esperábamos que el proceso mencionado pudiera ocurrir en asociación con los desplazamientos migratorios de los guanacos. Es por esto que el capítulo II analiza la asociación entre la variación estacional en la densidad de guanacos, producto de la migración, y los patrones estacionales de depredación del puma sobre el guanaco y sobre el ganado residente del área protegida La Payunia. Este tema se desarrolla, además, con el fin de enfrentar la problemática creciente en el área protegida representada por el conflicto

entre la fauna silvestre, en particular los carnívoros, y los pobladores locales. Este conflicto lleva, además de a numerosas pérdidas económicas, a represalias por la depredación del ganado que generan una fuerte persecución y matanza de carnívoros silvestres.

Por último, en capítulo III, se describen las causas de mortalidad de guanacos, comparando la prevalencia de la depredación por pumas con otras causas de muerte, y se analizan diferencias espaciales en la incidencia de la depredación. En particular, se estudia la tasa de depredación en áreas con diferente topografía, que son usadas en distintas estaciones del año por los guanacos migratorios. Ese análisis permite empezar a entender si los guanacos se enfrentan a variaciones en la vulnerabilidad frente a la depredación durante su desplazamiento migratorio.

## ANTECEDENTES

### Importancia de las presas migratorias en la ecología trófica de los carnívoros

Dos de los sistemas más estudiados en cuanto a patrones de desplazamiento estacional de ungulados y su relación con sus depredadores son los del Serengeti en África y las áreas montañosas del oeste de Estados Unidos. El ecosistema del Serengeti se caracteriza por albergar numerosas poblaciones de especies de ungulados migratorias como ñu (*Connochaetes taurinus*), cebras (*Equus quagga*), gacellas de Thomson (*Eudorcasthomsonii*) y diversas especies de ungulados residentes (Sinclair, 1979). Los depredadores tope como leones (*Panthera leo*), hienas (*Hyaena brunnea*; *Crocuta crocuta*) y chitas (*Acinonyx jubatus*) depredan especialmente sobre las especies migratorias, que suelen ser más abundantes que las residentes. Los individuos reproductivos de las poblaciones de estos depredadores tienen áreas de acción fijas (Schaller, 1972; Hanby & Bygott, 1979), mientras que los individuos no reproductivos (tanto machos como hembras) poseen rangos de acción más flexibles y podrían seguir a las manadas migratorias (Fryxell, 1995; Durant et al., 1988). Otra estrategia utilizada por los depredadores (leones, hienas y chitas) frente a las fluctuaciones estacional en abundancia de sus presas migratorias es el cambio en sus conductas predatorias, especializándose sobre presas residentes como búfalos (*Syncerus caffer*) y facóquero (*Phocochoerus africanus*) cuando las especies migratorias son escasas (Scheel y Packer, 1995).

La depredación sobre el ganado de comunidades humanas que se ubican al norte de Serengeti también mantiene un patrón estacional relacionado con los desplazamientos de los ungulados migratorios en busca de los pastizales bajos del

sur durante la estación húmeda (Patterson et al., 2004; Kolowski y Holekamp, 2006). Los estudios realizados en Serengeti muestran que los patrones de depredación de los depredadores tope sobre cada especie presa varían marcadamente entre estaciones, hábitats y años, pero que la mayoría de estos cambios en las estrategias de depredación puede ser atribuida a las variaciones temporales en la densidad de presas, producidas por las migraciones estacionales que algunas de las especies de ungulados realizan. Por ejemplo, en el sureste de Serengeti los ñus y cebras son más abundantes durante la estación húmeda (si bien localmente las cebras no tuvieron diferencias significativas en su densidad). Es durante este período y en este sitio donde se encuentra el mayor número de carcasas de estas especies depredadas por leones. En la estación seca los ñus se retiran hacia los pastizales altos del norte en Kenia, en Serengeti aumenta la presencia de gacelas de Thompson y facóquero y es más frecuente la depredación sobre estas especies (Scheel y Packer, 1995). Mientras tanto, las comunidades pastoriles del sur de Kenia sufren menos depredación sobre el ganado porque es el momento del año donde abundan las poblaciones de ungulados silvestres migratorios y la depredación de los principales depredadores recae sobre estas especies (Petterson et al., 2004; Kolowski y Holekamp, 2006).

Por otro lado, en las Sierras Nevadas de California, los ciervos mulo (*Odocoileus hemionus*) realizan desplazamientos estacionales durante los meses de primavera y otoño para acceder a las áreas ocupadas durante verano e invierno. Los movimientos de este cérvido son acompañados por su depredador tope, el puma. Este felino se desplaza junto a su presa modificando estacionalmente tamaño, uso y distribución de sus áreas de acción, permitiendo extensas zonas de solapamiento

territorial con conoespecíficos y causando fluctuaciones en el número de individuos en un área determinada (Pierce et al., 1999 y 2000 a). Estos comportamientos sociales y de uso del espacio no son conocidos para pumas cuyas presas principales son residentes. La estabilidad en la densidad de presas hace que los pumas mantengan su distribución y área de acción casi uniformes en el tiempo (Pierce et al., 1999).

En Sudamérica existe escasa información sobre movimientos estacionales en poblaciones de ungulados nativos y su influencia en la ecología de sus grandes depredadores. En el Parque Nacional Torres del Paine (Chile) la población de guanacos realizan movimientos migratorios de hasta 12 km de distancia del este (área de veranada) al oeste (área de invernada) del Área Protegida (Ortega y Franklin, 1995). Bank et al. (2002) observaron que las carcasas de guanacos depredados por puma presentaban distribución similar a los patrones espaciales de movimiento de la población de este camélido, sugiriendo que los pumas responderían a los movimientos estacionales de guanacos en forma similar a lo que ocurre en California entre ciervo mulo y puma (Pierce et al., 1999).

### Conflictos entre humanos y fauna silvestre

El incremento de la población humana y las modificaciones que el hombre hace sobre el ambiente, a fin de saciar las necesidades de alimentación, espacio, recreación etc., generan una inevitable interacción conflictiva con las especies de animales silvestres. Es común que cuando una especie silvestre genera una amenaza recurrente al ganado u otro sustento y a la seguridad de una persona o

comunidad reciba como respuesta humana la persecución (Inskip y Zimmermann, 2009). El aumento de la competencia por el espacio entre humanos y fauna silvestre es el principal factor de conflicto, siendo la pérdida y fragmentación del hábitat la mayor amenaza (Inskip y Zimmermann, 2009; Zimmermann et al., 2005). Los carnívoros silvestres están particularmente involucrados en este conflicto debido a su dieta y al gran requerimiento de espacio que necesitan para mantener poblaciones viables.

Por otro lado el uso de recursos por el hombre produjo una reducción en la disponibilidad de poblaciones de presas naturales, desviando la presión de caza de los carnívoros hacia el ganado. La intensidad de depredación sobre ganado por carnívoros silvestres tiende a ser mayor en áreas donde, o en épocas del año en las cuales la abundancia de presas silvestre es menos abundante (Singh y Kamboj, 1996; Butler, 2000; Stoddart y Griffiths, 2001; Polisar et al., 2003; Petterson et al., 2004; Johnson et al., 2006; Kolowski y Holekamp, 2006). El ganado es una presa alternativa que, según los sitios, puede encontrarse en mayor abundancia que las presas silvestres y su caza puede ser más fácil para el depredador aumentando la eficiencia en términos de gasto de energía. Por otro lado las prácticas ganaderas, en la mayoría de los casos, tampoco son las adecuadas para disminuir el riesgo de depredación sobre el ganado (Graham et al., 2005; Sangay y Vernes, 2008; Inskip y Zimmermann, 2009). Debido a los conflictos con el hombre, los carnívoros han sufrido una marcada declinación en el último siglo que estaría afectando 29 de las 31 especies de felinos en el mundo (Inskip y Zimmermann, 2009).

La persecución, caza e intolerancia de los humanos hacia los carnívoros no se limitarían estrictamente a una acción en represalia por el daño producido al ganado,

otras motivaciones también influirían en el comportamiento humano. Una variada y dinámica combinación de factores socio-culturales, como por ejemplo la situación económica, posición social, el beneficio o perjuicio que genera la vida silvestre en la economía, nivel de educación y valores, creencias y religión, sentimientos como el temor hacia el carnívoro, también podrían afectar las actitudes hacia los carnívoros. (Zimmermann et al., 2005; Inskip y Zimmermann, 2009; Marchini y Macdonald, 2012). Entender cuáles son los factores que influyen en la tolerancia y actitud ante el conflicto en una comunidad puede ser clave para identificar las mejores acciones de mitigación y reducir las pérdidas económicas. Mientras que las respuestas a los reclamos de las comunidades son un gran desafío para la conservación.

Esta problemática no excluye a la Patagonia Argentina en la cual, desde la introducción de la oveja, a mediados del siglo pasado, la persecución y matanza de las poblaciones de carnívoros ha sido llevada adelante no solo por los ganaderos si no por organismos provinciales y nacionales vinculados con la producción (Marqués et al., 2011). En el norte de Patagonia la cría caprina es la principal producción ganadera de la región (Candia et al., 1993). Esta actividad se ve amenazada por los problemas actuales asociados a la desertificación, producto de décadas de sobrepastoreo (Vera et al., 2006) y de la tendencia a una reducción en las precipitaciones anuales y aumento de las temperaturas debido al cambio climático global (Lauenroth et al., 2004; Vera et al., 2006). Sumado a esto se incrementan los reportes de pérdidas de ganado por carnívoros y consecuentemente la amenaza para estas especies, que incluyen al puma, gato del pajonal (*Leopardus colocolo*), gato montés (*Leopardus geoffroyi*); yaguarundí (*Puma yagouaroundi*), gato andino (*Leopardus jacobita*) y dos especies de cánidos, zorro gris (*Lycalopex griseus*) y

colorado (*Lycalopex culpaeus*), debido a la persecución de los productores (González et al., 2012).

### Características generales del guanaco (*Lama guanicoe*)

El guanaco pertenece a la familia de los camélidos que habitan Sudamérica, junto con la vicuña (*Vicugna vicugna*), la llama (*Lama glama*) y la alpaca (*Vicugna pacos*), estas dos últimas especies domesticas. El guanaco es el herbívoro nativo de mayor tamaño (110-140 kg en adultos) en los ambientes áridos del oeste y sur de Sudamérica. Su distribución abarca desde Perú hasta Tierra del Fuego y desde el nivel del mar hasta los 4.600 msnm (Puig, 1995).

Luego de la extinción de la megafauna del pleistoceno el guanaco fue el herbívoro dominante del sur de Sudamérica con un número estimado de individuos de 30-50 millones hasta el siglo XIX (Raedeke, 1979). En particular, predominó en la estepa patagónica (Markgraf, 1985), donde cumplió un importante rol ecológico en el ecosistema, impactando la distribución, abundancia y composición de las comunidades vegetales. Fue un recurso básico para la subsistencia de las poblaciones aborígenes precolombinas, proveyendo alimento, vivienda y vestimenta (Borrero, 2001). Como el resto de los camélidos sudamericanos, el guanaco está adaptado al consumo de forraje de bajo valor nutritivo típico de los ecosistemas áridos, mediante una mayor eficiencia digestiva y una menor tasa de ingesta que los rumiantes verdaderos (San Martín y Bryant, 1988).

A partir del 1800, con la colonización Europea y la introducción de la oveja en Patagonia, las poblaciones de guanacos comenzaron a decaer. Luego, durante el siglo XX, la fragmentado de la población de guanacos (Puig, 1995), producto de la degradación del hábitat por sobrepastoreo (Cunazza et al., 1995, Raedeke, 1979), el desarrollo de barreras antrópicas, la competencia con el ganado ovino por el alimento y espacio (Baldi et al., 2001; Baldi et al., 2004) y la caza indiscriminada (Baldi et al., 1997) dirigieron a la especie a una drástica reducción. En respuesta a estos hechos, en 1992 se incluyó a la especie en el Apéndice II de la Convención para el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora (CITES). Actualmente se cree que el 90% de su población original ha desaparecido y solo está presente en el 40% de su antiguo rango de distribución (Raedeke, 1979; Franklin, 1982; Amaya et al., 2001) (Fig. 1.1). Argentina es el país que albergaría al 91% del total de la población de guanacos de Sudamérica (Franklin, 1982), distribuidos principalmente en la región Patagónica (Baldi et al., 2010).

El guanaco es un animal con una estructura social flexible que le permite adaptarse según las condiciones ambientales (Puig y Videla, 1999) y el riesgo de predación (Marino, 2010). Presenta tres principales unidades sociales: grupo familiar formado por un macho dominante (Relincho) que defiende un territorio ocupado por su harem de hembras, crías(< 12 meses) y algunos jóvenes (> 12 meses); grupos de machos (en los que no hay crías y se asume que están formados en su totalidad por machos sin territorio); individuos solitarios (en general, machos maduros con o sin territorio, pero sin hembras), aunque en algunas poblaciones también se han descrito grupos familiares sin machos y grupos mixtos (Franklin, 1983; Raedeke, 1979; Puig, 1986; Puig y Videla, 1995). Los machos territoriales defendiendo un área

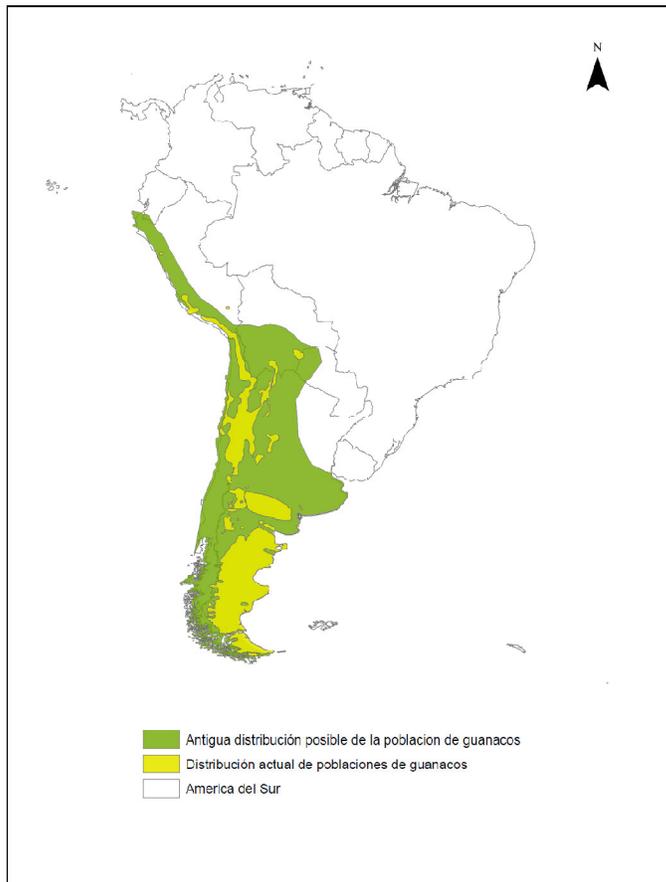
en la que se disponga de comida, agua y refugio requeridos por sus hembras, manteniendo un sistema de apareamiento basado en la poliginia por defensa del recurso (Franklin, 1983, Raedeke, 1979). El tamaño de este territorio dependerá de la calidad y/o cantidad de recursos (Young y Franklin, 2004). En presencia de clima estable y buena calidad de forraje las poblaciones de guanacos muestran tendencia al sedentarismo (Raedeke, 1979; Franklin, 1983). Aquellas poblaciones que realizan desplazamientos estacionales, en el transcurso del otoño forman grandes tropillas, por la fusión de los grupos territoriales y no territoriales, para desplazarse hacia los rangos de invierno. Este comportamiento es probable en áreas con clima inestables, fuertes nevadas donde la calidad del forraje baja estacionalmente (Raedeke, 1979; Ortega y Franklin, 1995; Young y Franklin, 2004).

#### Características generales del puma (*Puma concolor*) relacionadas con la estrategia de caza.

El puma es el segundo carnívoro de mayor tamaño en Sudamérica (34 a 101 kg, Hornocker, 1970) luego del yagareté (*Panthera onca*) (36 a 120 kg, Paviolo, 2010). Posee una ancha distribución desde la Columbia Británica en Canadá hasta el Sur de Chile y Argentina. Tolera una gran variedad de ambientes, puede estar presente desde los 5000 msnm hasta el nivel del mar. La presencia del puma está relacionada a sitios con disponibilidad de presas, cobertura que le permita esconderse para el acecho y refugios. Este tipo de ambiente puede facilitar el éxito de caza aunque, sin duda, los pumas desarrollarán aptitudes individuales para

subsistir en paisajes dominados principalmente por ambientes abiertos (Bank et al., 2002).

**Fig. 1.1.** Distribución original y actual del guanaco (*Lama guanicoe*) (tomado de Franklin et al. 1997 y modificado por Baldi et al., en preparación).



El puma es un cazador de emboscada y solitario (Hornocker, 1970). Diversos estudios indican que la mayoría de las muertes provocadas por puma sobre ungulados silvestres ocurren en áreas escarpadas, barrancos o zonas con vegetación densa (Hornocker, 1970; Cajal y López, 1987; Shaw et al., 2007) que brinden cobertura para acechar a las presas y atacar, una vez que estén

suficientemente cerca, evitando ser detectados (Bank y Franklin, 1998). El puma no tiene mucha resistencia en la carrera, por lo que si no tiene éxito en el ataque a través del acecho y la emboscada no lo tendrá persiguiendo a la presa largas distancias. Beier et al. (1995) comprobaron que la mayor parte de los ataques exitosos ocurren cuando el puma se encuentra a una distancia de dos metros de la presa y que, por el contrario, es improbable que pueda atrapar una presa si la persecución comienza a 8-20 m de distancia de esta.

En el Parque Nacional Torres del Paine, Chile, se comprobó que, en los momentos de mayor actividad, individuos de puma marcados con radiocollar incrementaban el uso de áreas con matorrales, zonas escarpadas y roquedales (53%, comparado con 36% cuando no estaban activos) (Franklin et al., 1999).

Sin embargo, otros estudios han mostrado que no siempre ambientes considerados propicios para la estrategia de caza del puma aumentan el riesgo de depredación para una presa. En Sierra Nevada (California), sitios con presencia de arbustos altos donde los ciervos mulo forrajeaban con mayor frecuencia no fueron más riesgosos ante la depredación que ambientes abiertos de cobertura baja (Pierce et al., 2004). Por otro lado, Pierce et al. (2000 a), en el mismo área de estudio, demostraron que la ubicación de los sitios usados por los pumas y de las carcasas de ciervo mulo depredadas solo era explicada y coincidía con la abundancia en la distribución de los ciervos. Esto indicaría que la distribución tanto del puma como de los sitios de muerte refleja únicamente la distribución de la presa.

Datos similares fueron reportados por Bank et al. (2002) en Chile, donde se observó que los pumas responden a los patrones de distribución de los guanacos en el área de invierno y que la distribución espacial de las carcasas de camélidos

depredadas no mostró diferencias significativas con la distribución de los guanacos en esa estación. Elbroch y Wittmer (2012 b) afirmaron que los pumas en Patagonia utilizaron con frecuencia la estepa abierta de pastizales bajos para cazar a diferencia del comportamiento observado en esta especie en América del Norte. Esta variación en la conducta estaría explicada por la falta de competidores terrestres de gran tamaño que pudieran limitar el hábitat utilizado por los pumas, como ocurre en América del Norte con osos (*Ursus sp.*) y lobos (*Canis lupus*) y la abundancia de guanacos gregarios que utilizan la estepa abierta.

La mayoría de los felinos son cazadores solitarios, capaces de matar presas de tamaño mayor a la mitad de su propio peso corporal (Pierce et al., 2000 b). El puma suele matar sus presas saltando sobre espalda o lomo, mordiendo el cuello o asfixiando por constricción de garganta u hocico. Las garras suelen dejar marcas en cuello y espalda (visualizándose hemorragias internas). La presa muchas veces tiene el cuello quebrado por la mordedura o el golpe al caer. Usualmente los pumas cargan o arrastran al animal muerto bajo vegetación o lo cubren, dejando las marcas de arrastre sobre la tierra. De esta forma protegen su presa de las condiciones ambientales (que puede acelerar la descomposición) y reducen la competencia con los posibles carroñeros (Hornocker, 1970; Beier et al., 1995; Bank y Franklin, 1998). El retorno a la carcasa enterrada puede ocurrir durante 4 o 5 días consecutivos, según se observó en el Parque Nacional Torres del Paine (Bank y Franklin, 1998). La forma particular de caza y protección de su alimento es muy útil a la hora de identificar causas de muerte en la presa.

## El guanaco como principal presa del puma en Sudamérica

La depredación por puma es una de las causas principales de mortalidad en algunas poblaciones de guanacos (Banck et al., 2002) como así también la falta de recursos alimenticios a fines del invierno, sequías prolongadas, fríos extremos y tormentas de nieve (Raedeke, 1979; Puig y Videla, 1999; Cajal y Ojeda, 1994). Además, este camélido es una de las principales presas nativas para el puma en Sudamérica. En Argentina, ciertas poblaciones de guanacos que se encuentran dentro de los límites de Áreas Protegidas siguen siendo la principal presa para el puma (Donadio et al., 2009). Sin embargo, en algunas porciones de Patagonia (sobre todo en áreas que no se encuentran protegidas), las poblaciones de este camélido ya no cumplirían su rol ecológico como presas principales de los carnívoros por su reducción en abundancia y reemplazo por especies introducidas (Novaro et al., 2000; Zanón et al., 2012).

Al estudiar la ecología trófica del puma en Torres del Paine, Iriarte et al. (1991) mostraron que liebre europea (*Lepus europaeus*) y guanaco son los mamíferos locales de tamaño medio y grande más abundantes y las presas más comunes en la dieta del puma. En áreas donde la densidad de guanaco fue baja, la frecuencia de liebre en las heces de puma fue mayor y en áreas con densidad más alta de guanaco se encontró mayor frecuencia de esta especie en la dieta. Además el puma respondió al aumento en la abundancia de guanacos debido a la recuperación de la población en el área protegida (a un incremento de 670 a 1300 individuos en 6 años correspondió un aumento en la ocurrencia de guanacos en las heces de puma de 9% a 30%). Esto demuestra la característica oportunista del puma donde la

preferencia por una presa determinada o una categoría de edad o sexo dentro de una población está determinada principalmente por su disponibilidad (relación denso-dependiente) (Hornocker, 1970).

### Caracterización del área de estudio

El Área Natural Protegida La Payunia se ubica a los pies de los Andes a 140 km de la Cordillera, en el Departamento Malargüe, sur de la provincia de Mendoza, Argentina. En noviembre de 2010 fue declarada Reserva Provincial (ley n° 8.224/10), sumando un total de 6.641 km<sup>2</sup> (4.712 km<sup>2</sup> de los cuales continúan siendo propiedad privada) y dividiéndose en dos porciones: “Área Monumento Natural” (1.764 km<sup>2</sup>) y “Reserva Natural Manejada/Santuario de Flora y Fauna” (4.876 km<sup>2</sup>). Se extiende desde los 36°00´ a los 37°11´ de latitud Sur y desde los 68°36´ a los 68°14´ de longitud Oeste. Desde su creación en 1982 y hasta el 2010 contaba solo con un Decreto de creación (n°3917) y abarcaba aproximadamente 4.500 km<sup>2</sup> de los cuales solo unos 1.930 km<sup>2</sup> correspondían a terrenos fiscales.

La topografía presenta signos de un pasado con fuerte actividad volcánica que provocó el derrame basáltico más espectacular de la Argentina (Martínez Carretero, 2004) durante el Plio-Pleistoceno y Holoceno temprano. Las extensas coladas de lava, que van interrumpiendo las planicies que se desarrollan a unos 1300 a 2000 msnm, fueron sucesivamente cubiertas por arenas eólicas y colonizadas por vegetación. Los conos volcánicos inactivos forman colinas con algunos picos que superan los 3500 msnm destacándose el volcán Payún Matru (3650 m) y Payún

Liso (3680 m). Particularmente en el sector NE/SE de la reserva las coladas forman extensas áreas mesetiformes erosionadas y cubiertas en parte por arenas dando lugar a un paisaje con suaves ondulaciones mientras que en el sector NO el relieve es menor (Candia et.al., 1993).

La vegetación es xerofita, con 58% de cobertura y pertenece a la provincia fitogeográfica La Payunia (Martínez Carretero, 2004). Dos fisonomías vegetales dominan en forma general: los pastizales en las planicies arenosas formados por *Panicum urvilleanum*, *Poa sp.* y *Stipa sp.* con parches arbustivos de *Ephedra ochreatea*, mientras que en las laderas o piedemonte predominan los matorrales de arbustos densos y altos de *Larrea nítida*, y menos abundantes *Neosparton aphyllum* y *P. urvilleanum*; finalmente, en las coladas basálticas predominan arbustos poco densos de *Acantholippia seriphoides* con *P. urvilleanum* (Candia et al., 1993; Puig et al., 2008).

El clima es desértico continental con una precipitación media anual de 255 mm, con marcada variabilidad interanual, y temperatura media del mes más cálido de 20°C y de 6°C en el mes más frío (Candia et al., 1993; Puig et al., 1996). La influencia desde el suroeste del Anticiclón del pacífico que penetra en Argentina en invierno y la distancia al Atlántico, explican la aridez del sur de Mendoza y norte de Neuquén. Durante el invierno, masas de aire provenientes del pacífico penetran en esta región de los Andes por diversos pasos produciendo precipitaciones níveas y pluviales durante los meses de mayo a agosto. Las precipitaciones orográficas puras y las de frente con efecto orográfico, justifican las lluvias de verano y el incremento de las lluvias invernales en el oeste.

Los “Barreales o ramblones”, que son la culminación de pequeñas cuencas de agua que se llenan con lluvias o nieve (Candia et al., 1993), son las únicas fuente de agua y están distribuidos en sectores aislados de la Reserva. Al NO, fuera de los límites del área protegida, se encuentran las sierras de Palau-co que por su mayor altura (hasta 3000 msnm aproximadamente) mantienen nieve en el invierno que se derrite en época estival formando pequeños cursos de agua temporal. Esta escasa disponibilidad de agua ha restringido los asentamientos humanos, limitándolos a las cercanías de manantiales naturales o donde las perforaciones han encontrado agua a poca profundidad, aunque la construcción de aguadas para la acumulación de agua de lluvia o el transporte en camiones permite la llegada del ganado a sectores claves para la fauna nativa (Candia et al., 1993). La actividad turística se concentra en el sector oeste de Payunia donde se encuentra el “Circuito Los Volcanes”

A pesar de los escasos datos arqueológicos de la zona de la Reserva, para La Payunia y sus alrededores se puede hablar de una historia de 7000 años de ocupación humana (Candia et al., 1993). Los antiguos pobladores de Sur de Mendoza fueron cazadores trashumantes de origen Puelche (7000 a 4000 antes del presente). La explotación del guanaco y recolección de algunos frutos como algarrobo y molle fueron los recursos fundamentales para la subsistencia. Luego, durante los últimos 400 años, la introducción temprana del ganado europeo (caballo y vacas fundamentalmente), los contactos interétnicos y procesos de mestización generaron fuertes impactos culturales, sociales y económicos. A estos antiguos pobladores el conocimiento de su medio ambiente les permitió transformar su economía cazadora - recolectora en una más compleja que incluía desplazamientos

estacionales, territorialidad e intercambios mayores, teniendo como recursos el forrajeo y el pastoralismo. Esta forma de comercio creció por ser un mercado relativamente rentable dado el libre comercio, fortaleciendo el avance ganadero con organización espacial trashumante (González Coll, 2008). Los asentamientos se extendieron en áreas de tierras libres pero hacia fines del siglo XIX, luego de la campaña del Desierto y la re-estructuración de las propiedades de la tierra, la población original remanente quedó asentada en tierras marginales, adoptando una modalidad productiva como es la crianza de ganado menor (ovino y caprino). La costumbre de trashumancia se mantuvo con los pobladores rurales, “los crianceros”, denominando así a los productores campesinos cuya economía se basa en el trabajo familiar y que se dedican fundamentalmente a la cría ovina y caprina. A fines de primavera, cuando la Cordillera de los Andes queda despojada de la nieve invernal, comienza la migración de las familias y sus rodeos constituidos por "majadas" de ovinos y "piños" de caprinos, con algunos caballos y bovinos hacia la “veranada”, es decir valles altos de la Cordillera que brindan pasto y aguadas al ganado durante el estío. Al iniciarse el otoño se da el regreso a la “invernada” (zonas bajas y áridas), donde la escasez de agua y de pasturas se hace crítica a fines de la primavera. De esta manera se puede aprovechar las buenas pasturas de valles y vegas de altura para el engorde de los rebaños y para permitir el descanso de los campos de invierno del pisoteo y talaje (Agüero Blanch, 1971). Hoy en día cada vez menos crianceros mantienen esta costumbre y la práctica de manejo más común en la zona es la de pastoreo continuo a campo abierto, extensivo, desarrollando una crianza más sedentaria. Esto acentúa los problemas de desertificación, que, sumado a periodos prolongados de sequía desde el año 2012,

ha generado una gran pérdida de caprinos por inanición (Bolgeri, obs. personales). La venta de chivos se concentra en los meses de diciembre y enero, donde en general los acopiadores pasan por los puestos realizando la compra. Una parte de la producción se destina al consumo familiar, aunque sigue siendo proporcionalmente mayor la producción que se destina al mercado de productos. En los casos de puesteros arrendatarios, un porcentaje de lo producido es destinado al pago del uso de la tierra.

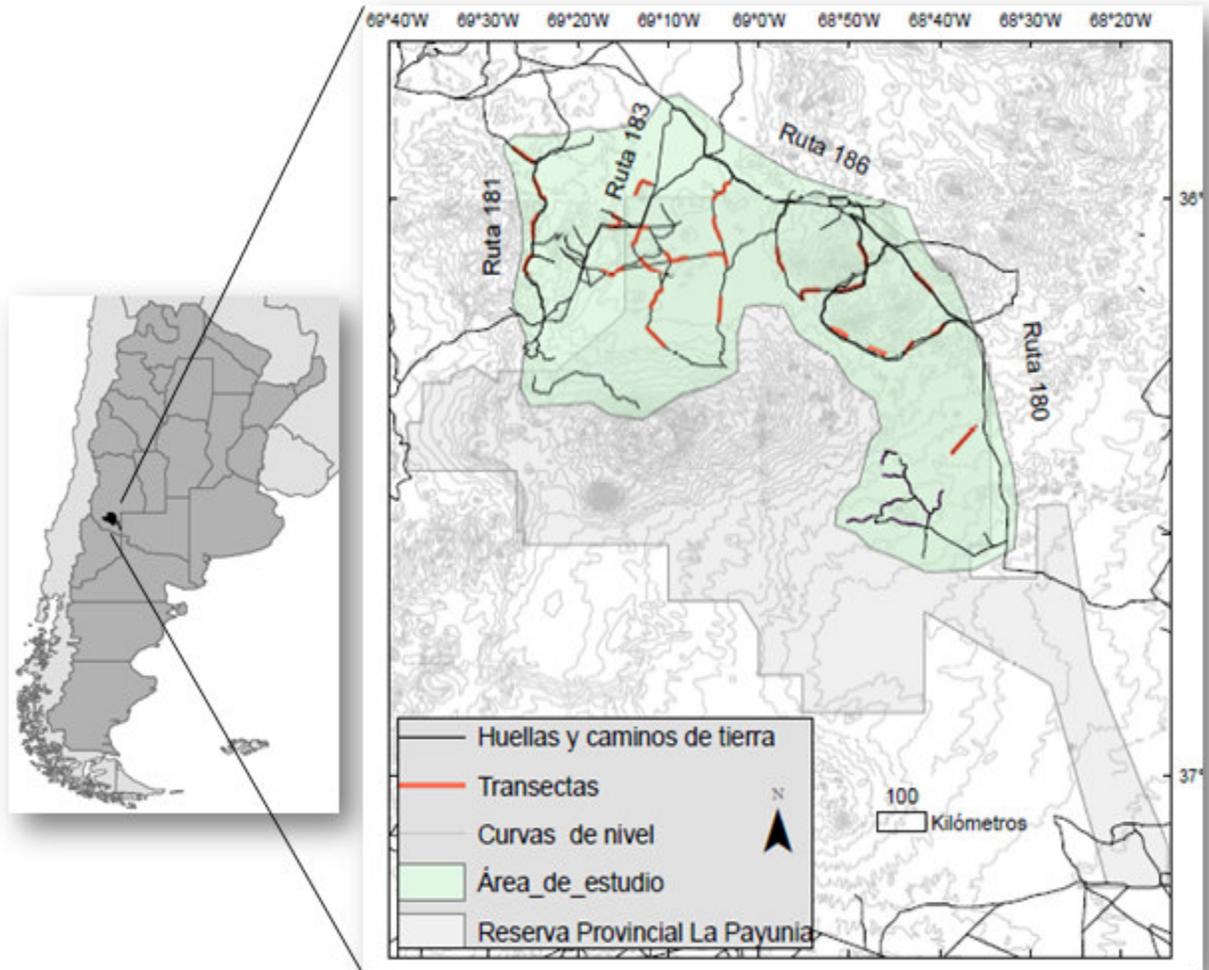
Hasta el año 2010 existían 12 puestos dentro de los límites de la Reserva La Payunia, 4 en campos privados y 8 en tierras fiscales. Con la ley de ampliación de la reserva aprobada en 2010, 32 puestos más quedaron incluidos en sus límites. El ganado no tiene una distribución homogénea en el área protegida, encontrándose con mayor frecuencia en la periferia y en la cercanía de los puestos (Bolgeri, obs. personales). Actualmente entre los mayores problemas que enfrentan estos crianceros se encuentra la desertificación y la depredación del ganado por puma (M. Palma, DRNR, com.pers.).

La protección de La Payunia, luego de la creación de la reserva, favoreció la recuperación de la población de guanacos, que había sufrido una gran declinación en décadas anteriores debido a la cacería furtiva incontrolada (Candia et al., 1993). Por su gran extensión y forma de manejo, la Reserva tiene una de las poblaciones de guanacos con menor disturbio en Patagonia y, con más de 25.000 individuos, la población protegida más grande de la especie en todo su rango (Puig et al., 2003; Schroeder et al., 2014). Los registros de presencia de puma en el área eran escasos, pero en los últimos 25 años, aproximadamente, según los pobladores rurales de la zona, el aumento de su

presencia ha sido notorio. Las denuncias y quejas de los pobladores por el daño producido al ganado aumentaron, así como la percepción negativa hacia el felino y la caza de individuos en represalia (M. Palma, Dirección de Recursos Naturales Renovables, DRNR, com.pers.).

Se estableció el área de estudio para esta tesis en función de los desplazamientos que realizaron los guanacos marcados con radiocollar y donde ocurren las mayores densidades de guanacos: la zona norte y este de la reserva (Puig et al., 2003; Schroeder et al., 2014), más un sector adyacente (fuera del área protegida) al noroeste (Bolgeri y Novaro, obs. pers.). Algunos sectores de intenso uso por guanacos se excluyeron debido a la falta de acceso por huellas transitables con un vehículo 4x4. De esta forma el área total de estudio abarcó una superficie aproximada de 3969 km<sup>2</sup> (Fig.1.2).

**Fig. 1.2.** Ubicación del área de estudio en la provincia de Mendoza. Comprende la parte Norte, Sureste de la Reserva La Payunia más un sector adyacente al Noroeste fuera de los límites del área protegida. Se detallan las transectas que se utilizaron para el relevamiento de ganado y guanacos.



## Capítulo II

PATRONES DE DEPREDACIÓN POR PUMA (*PUMA*  
*CONCOLOR*) SOBRE UNA POBLACIÓN DE  
*GUANACOS* (*LAMA GUANICOE*) PARCIALMENTE  
MIGRATORIA Y SOBRE EL GANADO DOMÉSTICO

## INTRODUCCIÓN

El conflicto entre el ganado y los animales silvestres es la principal causa de persecución de estos últimos por parte de los seres humanos (Inskip y Zimmermann, 2009). Los carnívoros silvestres son perseguidos en represalia por los ataques efectuados al ganado o para impedir que éstos ocurran, debido a que la depredación sobre ganado implica pérdidas económicas para los productores. La depredación sobre el ganado por carnívoros silvestres es mayor cuando la abundancia de especies presas silvestres es escasa (Singh y Kamboj, 1996; Butler, 2000; Stoddart y Griffiths, 2001; Polisar et al., 2003; Petterson et al., 2004; Johnson et al., 2006; Kolowski y Holekamp, 2006). El ganado, frecuentemente, es una presa alternativa abundante que suele ser fácil de cazar para el depredador, lo que proporciona un mayor rendimiento energético. Entender los procesos que subyacen a las variaciones en la disponibilidad de presas nativas y su posible asociación con cambios en dinámica de los ataques sobre el ganado por los carnívoros silvestres puede ayudar a identificar estrategias para reducir la depredación de ganado. A su vez, esto también puede ayudar a reducir la percepción negativa de los productores hacia los carnívoros y contribuir a la conservación de estas especies.

La competencia aparente ocurre cuando un depredador tope generalista aumenta la depredación sobre una presa alternativa en un momento o en un sitio donde la abundancia de la población presa principal disminuye (Holt, 1977; Holt y Lawton 1994; Robinson et al., 2002). Se ha demostrado que la competencia aparente puede limitar una población sedentaria de una especie presa cuando otra presa más abundante no se encuentra disponible temporalmente para los depredadores. Esto suele deberse a desplazamientos migratorios, como ocurre entre

los alces (*Alces alces*) sedentarios y los caribúes (*Rangifer tarandus caribou*) migratorios consumidos por lobos grises (*Canis lupus*) en Canadá (Seip, 1992). Las migraciones estacionales de grandes herbívoros producen cambios espaciales y temporales en la disponibilidad de las especies migratorias y, en consecuencia, cambios en el consumo por depredadores, tanto de las especies migratorias como de especies sedentarias (Fryxell y Sinclair, 1988). Por lo tanto, la competencia aparente entre el ganado y una presa nativa migratoria es un proceso que podría ser responsable de la variación espacial y temporal en la frecuencia de los ataques sobre el ganado en algunos sitios (Holt, 1977; Holt y Lawton 1994; Robinson et al. 2002; Patterson et al., 2004; Kolowski y Holekamp, 2006).

El puma (*Puma concolor*) es el carnívoro tope de la estepa patagónica y una de sus principales presas nativas en el sur de Sudamérica es el guanaco (*Lama guanicoe*) (Iriarte et al., 1991). Sin embargo en muchas áreas esta especie nativa ha sido remplazada como presa dominante por especies presa introducidas, incluyendo ovejas y liebres europeas (*Lepus europaeus*) (Novaro et al., 2000; Zanón et al., 2012). Los primeros exploradores de la Patagonia describieron grandes manadas migratorias de guanacos, pero hoy en día la mayoría de las grandes poblaciones remanentes parecen ser sedentarias (Novaro y Walker, 2005). No obstante, en algunos lugares, principalmente en áreas protegidas con baja densidad de ganado y escaso desarrollo de alambrados, las poblaciones de guanacos aún son abundantes y mantienen sus desplazamientos migratorios estacionales (Raedeke, 1979; Ortega y Franklin, 1995; Montes et al., 2000; Young y Franklin, 2004).

La Reserva Provincial La Payunia, en el sur de la provincia de Mendoza, alberga la población de guanacos probablemente más grande y con menos

disturbios antrópicos en la Patagonia, estimada en 25.000 individuos (Schroeder et al., 2014). El análisis presentado en el Capítulo IV de esta tesis muestra que parte de esta población realiza migraciones estacionales. La población de puma en la reserva y alrededores se ha incrementado en los últimos 15-20 años, según relatos de los guardaparques y la población local, como ha ocurrido en gran parte de la Patagonia (Walker y Novaro, 2010). En la reserva, el guanaco es la presa consumida con mayor frecuencia por los pumas (Berg, 2007; Bolgeri y Novaro, 2015).

La principal actividad humana de los pobladores locales en la región es la cría extensiva de ganado, principalmente caprino (Candia et al., 1993). En los últimos años, los reportes de ataques de pumas al ganado en la reserva la Payunia y alrededor se han incrementado (M. Palma, DRNR, com. pers.). Estos ataques pueden ser económicamente devastadores para los pequeños productores caprinos y han generado gran presión y demanda al gobierno para solucionar el problema (González et al., 2012).

El propósito de este estudio fue explorar la relación entre el guanaco, una presa nativa estacionalmente migratoria, el ganado presente a lo largo del año y el puma como depredador de ambas presas en la reserva de Payunia, con el fin de entender un proceso de interacción que puede ocurrir en otros sitios del mundo. A partir de este entendimiento se pueden identificar medidas para reducir el conflicto entre pumas y ganado en la región de estudio y en otras áreas.

En las Sierras Nevadas de California, se encontraron pumas siguiendo los movimientos migratorios de la población de ciervo mulo (*Odocoileus hemionus*) (Pierce et al., 1999). Un comportamiento semejante en Payunia quizás se reflejaría en ataques ocasionales de puma sobre ganado siguiendo un patrón espacial similar a la migración de guanacos. Por otro lado, si los pumas permanecen en sus territorios a lo largo del año, las fluctuaciones en el número de guanacos debidas a sus movimientos estacionales podrían producir picos estacionales en la depredación de ganado cuando los guanacos migratorios no están disponibles como presa. Este patrón correspondería a un proceso de competencia aparente entre guanacos, como presa principal, y ganado, como presa alternativa.

Por lo tanto, para cumplir el objetivo mencionado, se propusieron las siguientes hipótesis y predicciones:

**H1-** Los movimientos migratorios estacionales de guanacos en La Payunia producen variaciones locales en su disponibilidad como presa del puma que se ven reflejadas en cambios temporales en los ataques de pumas sobre guanacos y ganado domestico de los pobladores de la reserva y alrededores.

**P1.** El número de guanacos depredados por puma en diferentes sitios de La Payunia estará asociado positivamente con la densidad estacional de guanacos en esos sitios.

**P2.** El número de cabezas de ganado depredado por puma en diferentes sitios de Payunia estará asociado negativamente con la densidad estacional de guanacos en esos sitios.

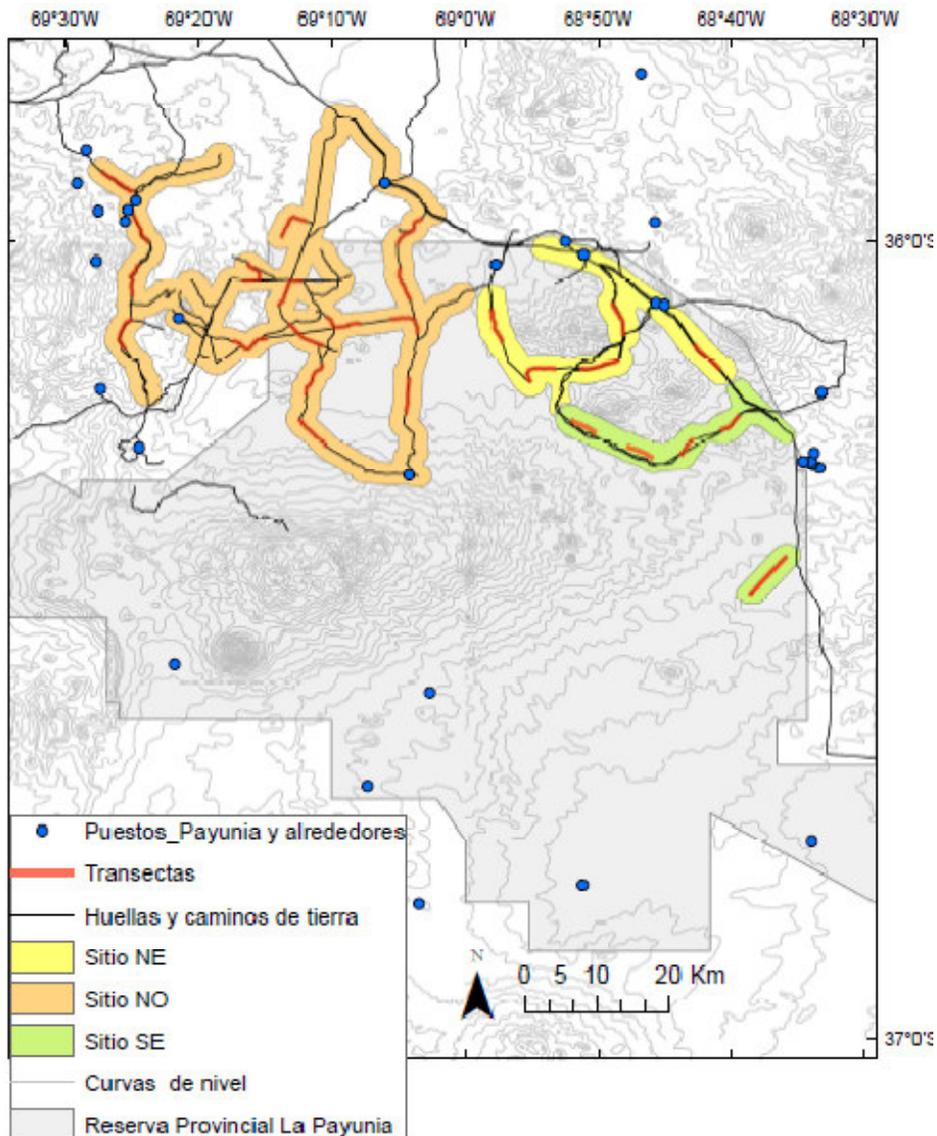
## ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio fue dividida en tres sitios (Fig.2.1) para analizar la hipótesis de este capítulo, debido a diferencias en el uso estacional de estas áreas por los guanacos. El sitio Noroeste (NO) alberga mayor número de guanacos durante las estaciones cálidas (ver resultados), presenta una fisonomía de pastizal sobre el suelo arenoso con planicies abiertas y predominio de *Panicum urvilleanum*, *Poa sp.*, *Stipa sp* y *Sporobolus rigens*. Estas planicies se ven interrumpidas por colinas originadas por conos volcánicos. Los dos sitios restantes Noreste (NE) y Sureste (SE) poseen topografía similar con coladas basálticas que forman extensas escorias mesetiformes erosionadas y cubiertas o parcialmente cubiertas con arena y parches de arbustos bajos como *Ephedraochreata*; *Acantholippia seriphoides*, *Mulinum spinosus* con *P.urvilleanum*, *Poa sp.* y *Stipa sp.* dando lugar a un paisaje con suaves ondulaciones y presencia de abundantes cañadones en las laderas volcánicas. Sin embargo, mientras el sitio SE de la reserva tiene mayor concentración de guanacos durante los meses fríos, en el NE la densidad de estos camélidos es mayor durante la primavera y verano.

Los tamaños de área de los sitios de estudio fueron: 1907 km<sup>2</sup> para el NO, el NE cuenta con 579 km<sup>2</sup> y el SE con 538 km<sup>2</sup>. Se seleccionaron los sitios de estudio con estos tamaños con el fin de incluir en cada uno las áreas de acción de varios (> 5) pumas adultos residentes y minimizar el número de pumas que usaran simultáneamente más de un sitio. Para ello, se tuvo en cuenta que en dos sitios del sur de Chile, donde la presa principal del puma también es el guanaco, se estimaron densidades de puma de 1 individuo/17 km<sup>2</sup> (Franklin et al., 1999) y 3,44

individuos/100 km<sup>2</sup> (Elbroch et al., 2012). En este sitio los rangos de acción promedio en machos y hembras fueron estimados entre 20 km<sup>2</sup> a 154 km<sup>2</sup>, con una marcada superposición de áreas de acción entre sexos (Franklin et al., 1999; Elbroch et al., 2012). A partir de estas estimaciones, se asume que los tamaños de los tres sitios seleccionados en Payunia serían suficientemente grandes para incluir las áreas de acción de un número mínimo de al menos 6 pumas adultos residentes (3 machos y 3 hembras) en cada uno. Cabe mencionar que la presencia de más de 3 pumas adultos residentes diferentes en cada uno de los sitios NE y SE fue confirmada por un estudio con trampas cámara realizado durante 2015 (M.L. Gelin, datos no publ.).

**Fig. 2.1.** Área de estudio, en naranja sitio NO, amarillo sitio NE y verde SE. En rojo se muestran las transectas de relevamiento de guanacos y ganado. Las superficies coloreadas indican el área muestreada que incluye un buffer de 800 m a cada lado de caminos recorridos. Los puntos azules indican la presencia de crianceros.



## MATERIALES Y MÉTODOS

### Estimaciones de disponibilidad de guanacos y ganado vulnerable para pumas en Payunia

Se estimó la densidad de guanacos y ganado para determinar su disponibilidad como presa para el puma en los diferentes sitios en que fue dividido el área de estudio (NO, NE y SE) y épocas del año (estación cálida y estación fría). La estación cálida incluyó los meses de primavera y verano (octubre, noviembre, diciembre, enero, febrero). La estación fría incluyó los meses de otoño e invierno (abril, mayo, junio, julio, agosto). Se evitó hacer relevamiento en los meses de marzo y septiembre para eludir momentos de transición estacional. Se realizaron transectas lineales distribuidas por huellas existentes dentro del área protegida y por rutas y huellas ubicadas fuera de la reserva, sorteando al azar los segmentos que serían muestreados. El largo de cada transecta fue de 5 km con intervalos de 3 km para mantener la independencia entre las transectas como unidades muestrales. En base a la necesidad de muestrear estacionalmente y a la gran extensión del área no fue posible distribuir transectas fuera de los caminos porque era poco factible conseguir suficiente cantidad de observaciones si las transectas eran recorridas a pie y tampoco se podía circular en vehículo fuera de los caminos y huellas existentes dentro del área protegida. Durante el otoño e invierno del año 2006 se realizaron todas las transectas planteadas en el diseño y a partir de la primavera de ese año se seleccionaron aquellas que fueran logísticamente más factibles de realizar dos veces por estación. En el sitio NO de 32 transectas realizadas en las estaciones frías

de 2006, 12 fueron las que se repitieron hasta el año 2010. En el sitio NE en el otoño 2006 se realizaron 9 transectas, quedando luego 5 transectas hasta el 2010. Por último, en el sitio SE se realizaron 5 transectas desde el año 2008 hasta el 2010; en este sitio una transecta fue de 7,5 km (2,5 km más larga que el resto de las transectas) (Fig.2.1). Cada transecta se repitió en promedio dos veces por estación (Tabla 2.1). Los conteos se realizaron desde una camioneta con una persona que conducía y uno o dos observadores que iban en la parte de atrás (abierta) del vehículo. La velocidad media fue de 20 km/h. Al momento de avistar un grupo o individuo se paraba el vehículo y se registraba tamaño de grupo (teniendo en cuenta a las crías), distancia perpendicular desde el camino al centro del grupo con un distanciómetro laser Bushnell (modelo Elite 1500).

Para estimar la densidad de guanacos y ganado se utilizó el método de muestreos de distancia, en este caso a partir de transectas de línea ("DistanceSampling", Buckland, et al., 1993), empleando el software específico para tal efecto (Programa DISTANCE, versión 6.0Release 2). El programa Distance analiza los datos de las observaciones provenientes de una serie de transectas distribuidas en la zona de estudio. No todos los objetos son detectados, pero un supuesto básico del método es que todos los objetos ubicados sobre la línea de marcha (distancia = 0) son detectados con certeza. La clave del análisis de los muestreos de distancia es ajustar una función de detección a las distancias observadas en el campo, y usar esta función ajustada para estimar la proporción de objetos que no fueron detectados durante el relevamiento. A partir de allí es relativamente sencillo obtener estimaciones puntuales de densidad y sus correspondientes intervalos para el área muestreada. Los datos obtenidos fueron

analizados excluyendo las distancias de observación extremas, truncando los datos a una distancia máxima de 850 m y 800 m, con el objeto de mejorar el ajuste del modelo mediante la eliminación de dichos valores que representan un aporte pequeño a las estimaciones de densidad (Buckland et al., 2001). Se corrió el modelo de la función media-normal (*half-normal*) y se eligió el resultado que exhibió el menor valor del Criterio de Información de Akaike (AIC). Las diferencias entre las densidades estimadas en cada sitio y entre estaciones se analizaron por medio de una prueba "t" a la que se aplicó la corrección de Welch (estadístico t) con 95% de significancia (Buckland et al., 2001). La densidad de ganado se calculó a partir de conteos de caprinos, ovinos y equinos juveniles por ser las especies y categorías vulnerables a la depredación por puma. No se tuvo en cuenta equinos adultos y ganado vacuno ya que solo se registró depredación sobre un ternero en el sitio SE durante el periodo de investigación. La representación de vacunos en la dieta de pumas ha sido citada en algunos trabajos (Yañes et al., 1986; Rau y Jiménez, 2002; De Luca, 2010) pero de forma ocasional.

El tamaño del área muestreada en cada sitio (NO, NE y SE) fue definido a partir de las huellas y caminos recorridos y considerando una distancia de 800m a cada lado de la línea de marcha como límite máximo de observación de animales a ojo desnudo. El área fue calculada con el programa ArcGis 10.1, realizando un buffer de 800m a cada lado de las huellas y caminos transitados durante el estudio (Fig. 2.1)

## Identificación y análisis de guanacos muertos por puma

A partir de noviembre de 2005 y hasta marzo de 2010 se llevó a cabo la búsqueda de carcasas de guanacos con el fin de determinar la causa de muerte del animal, poniendo énfasis en aquellas que presentaban signos de haber sido depredadas por puma. Las carcasas fueron localizadas por observación directa desde los caminos y huellas en vehículo o a pie o por la presencia de carroñeros como cóndor andino (*Vultur gryphus*) y/o jotes (*Cathartes* o *Coragyps*). Las carcasas de guanacos se clasificaron como “muerte por puma” siempre que se pudiera observar alguna de las siguientes características:

- Carcasa semienterrada, cubierta o sobre arbustos.
- Marcas grandes de caninos en cuello, garganta o cráneo.
- Huesos largos rotos (Franklin et al., 1999).
- Marcas de arrastre.

Tabla 2.1. Resumen de información de las características de los conteos de guanacos y ganado realizados en Payunia entre los años 2006 y 2010. El tamaño del sitio indica el área muestreada construida agregando un buffer de 800 m a cada lado de caminos recorridos.

Conteo de guanacos						
Tamaño área muestreada (Km <sup>2</sup> )	Estación	N° de transectas (Total )	N° de transectas (Año)	Esfuerzo muestreo (Km)	Período (Años)	
NE	227	Cálida	23	15 (2007); 12 (2008); 12 (2009)	217,3	2007-2009
		Fría	38	17 (2006); 16 (2007); 27 (2008); 9 (2009)	300	2006-2010
SE	145	Cálida	12	10 (2008); 15 (2009)	100	2008-2010
		Fría	15	8 (2008); 12 (2009); 1 (2010)	113,7	2008-2010

<b>NO</b>	799	Cálida	67	7 (2006); 34 (2007); 54 (2008); 24 (2009)	595	2006-2010
		Fría	108	69 (2006); 53 (2007); 48 (2008); 23 (2009)	941,5	2006-2010
<b>Sin separar estrato y estaciones</b>			263		2267,5	2006-2010
<b>Conteo de ganado</b>						
	Tamaño área muestreada	Estación	N° de transectas	N° de transectas (Año)	Esfuerzo muestreo (Km)	Período (Años)
	(Km <sup>2</sup> )		(Total)			
<b>NE</b>	227	Cálida	23	14 (2007); 12 (2008); 12 (2009)	217,3	2007-2009
		Fría	33	17 (2006); 16 (2007); 27 (2008); 9 (2009)	280	2006-2010
<b>SE</b>	145	Cálida	12	10 (2008); 15 (2009)	100	2008-2010
		Fría	14	8 (2008); 12 (2009); 1 (2010)	108,7	2008-2010
<b>NO</b>	799	Cálida	67	7 (2006); 32 (2007); 54 (2008); 24 (2009)	595	2006-2010
		Fría	97	69 (2006); 53 (2007); 48 (2008); 21 (2009)	871,5	2006-2010
<b>Sin separar estrato y estaciones</b>			246		2172,5	2006-2010

Aquellas carcasas que no presentaban alguno de estos signos no eran consideradas como depredadas por puma. Estas características propias del ataque de puma se pueden observar sobre las carcasas de guanacos siempre y cuando el hallazgo ocurra dos o tres días después de muerte; luego, a medida que pasa el tiempo, esta determinación se vuelve más imprecisa y solo en aquellas que están muy cubiertas se puede tener la certeza de un posible ataque de puma (Shaw et al., 2007).

Siempre que fue posible se determinó en cada guanaco muerto: causa probable de muerte, tiempo estimado de muerte y localización por medio de GPS (Garmin Legend Etrex). Se registraron guanacos muertos por depredación, enganche en alambrado, atropellados, caza furtiva y con algún signo de enfermedad que podría haber causado la muerte.

Para determinar si existía una relación entre depredación por sitio y época del año, se tomó una submuestra de guanacos depredados frescos, descartando las

carcasas por las que, por su estado de descomposición, no era factible estimar una fecha probable de muerte y no se podía determinar si su depredación había ocurrido en la estación fría o cálida. Se consideraron frescas aquellas carcasas con fecha aproximada de muerte menor a una semana y carcasas que tuvieran médula del fémur fresca, textura grasosa en huesos, escasa desarticulación, presencia normal de dientes, ausencia de grietas en huesos, cuero en toda la superficie y restos de musculo en partes o toda la superficie del cuerpo (Borrero et al., 2005; Massigoge et al., 2010). Además se consideraron solo las carcasas encontradas en los meses exclusivos de invierno y/o verano, de manera que pudieran representar un rango de seis meses que es lo que abarca la estación fría y/o cálida, eliminado las fechas extremas que pueden ser dudosas. Sobre esta submuestra de guanacos depredados encontrados frescos se aplicó un test  $\chi^2$  de Independencia.

#### Obtención y análisis de datos sobre ganado muerto por puma

Para estimar variaciones espaciales y temporales en el número de cabezas de ganado depredadas por puma se usaron las denuncias de ataques de pumas al ganado domestico presentadas en la Dirección de Recursos Naturales Renovables de la provincia de Mendoza (DRNRM), Delegación Malargüe entre el año 2007 y 2010 inclusive. Dichas denuncias fueron efectuadas por los pobladores de Payunia y alrededores a los guardaparques de la Reserva y en la DRNRM. Las denuncias brindaron información útil sobre número, especie y categoría etaria de ganado depredado por puma, fecha aproximada de los eventos de depredación y sitio. Estos

datos fueron separados por sitios (NO, NE, SE) y estación del año (Otoño-Invierno; Primavera-Verano) en que se había efectuado la denuncia. No fue posible registrar en el terreno el ganado depredado porque, a diferencia de lo ocurrido con guanacos, sólo se detectaron carcasas de ganado recientemente depredado en tres ocasiones en las transectas.

Las denuncias fueron consideradas confiables en cuanto a la ocurrencia de los eventos de depredación por varios motivos. En primer lugar, en 5 de los casos los guardaparques realizaron la verificación en terreno y confirmaron la ocurrencia de los ataques por puma, mientras que en tres de los casos la verificación fue hecha por observación personal durante las transectas. En segundo lugar, porque para el productor que realiza la denuncia implica un trabajo extra el movilizarse hasta la seccional de guardaparques más cercana a pesar de saber que no obtendrá resarcimiento. Por último, la confiabilidad también fue sustentada por las descripciones correctas y detalladas de características y signos de los ataques de puma realizadas por los pobladores.

Por lo tanto, se asume que la confiabilidad de estas denuncias fue suficiente para registrar apropiadamente las variaciones estacionales y espaciales (entre los sitios de estudio) en el número relativo de cabezas de ganado depredado, más allá de que pudiera existir un sesgo (por ejemplo, sobreestimación) en el número absoluto total de ataques sufrido por cada poblador. Para el análisis de los patrones estacionales y espaciales de selección por pumas fue suficiente conocer con certeza las variaciones relativas en el número de animales atacados en cada sitio y estación.

Adicionalmente para describir la situación del conflicto con puma se realizaron 33 entrevistas semiestructuradas a pobladores que habitan dentro de los límites de

la reserva y sus alrededores. En este tipo de entrevistas se debe tener una amplia deposición de tiempo ya que el entrevistador introduce el tema general y luego se deja libertad de expresión al informante. Sin embargo, existe una lista de temas que necesitan ser cubiertos. Las entrevistas fueron realizadas en los puestos durante visitas que se les realizaba (Fig. 2.1). Las preguntas buscaban obtener información cualitativa sobre presencia de puma, percepción de cambios en abundancia en los últimos años, eventos de depredación sobre el ganado doméstico, fecha de ataque, sitio y número de animales muertos. No se indagaba sobre métodos de control de carnívoros (Tabla 2.2).

Tabla 2.2. Resumen de las 33 entrevistas semiestructuradas realizadas a pobladores de la Reserva La Payunia y alrededores sobre presencia de puma en el área.

Presencia de Puma			Tendencia poblacional de el puma, últimos años				Presencia diferente del puma según la época del año		
Si	No	No sabe	Aumento	Disminución	Sin cambios	No sabe	Invierno	Todo el año	No sabe
31	2	0	27	0	1	4	4	4	24

### Análisis de selección de presas

Para poner a prueba las predicciones planteadas se evaluó si tanto guanacos como ganado fueron consumidos por pumas de acuerdo a sus respectivas disponibilidades estacionales en cada sitio del área de estudio. Para esto se usó una prueba Chi<sup>2</sup> de bondad de ajuste.

Para calcular la frecuencia observada de guanacos depredados, los datos de carcasas hallados debieron ser corregidos debido a que el esfuerzo de muestreo fue

diferente en cada sitio y estación. Para realizar esta corrección se calculó la frecuencia observada como el cociente entre el número de guanacos muertos hallados en el campo como consecuencia de la depredación y el esfuerzo de muestreo (expresado en kilómetros de transectas) en cada sitio y estación, relativizando el resultado por el total de guanacos depredados hallados durante el estudio. Para el ganado la frecuencia observada fue tomada del número de cabezas de ganado depredadas por puma surgidas de las denuncias y separadas por sitio y estación.

La frecuencia esperada de depredación tanto de guanacos como de ganado fue calculada a partir de las estimaciones de densidad en cada sitio y estación, transformadas en números absolutos de carcasas esperadas en función de los números totales de carcasas registradas para cada presa. Un valor significativo de la prueba indicaría un consumo mayor de una presa que lo esperado en función de su disponibilidad en determinado sitio o estación y un consumo menor que lo esperado en otro sitio o estación.

De la misma manera se midió el riesgo de depredación individual que afecta tanto a guanacos como a ganado en cada estación y sitio. La tasa de riesgo para guanacos se calculó dividiendo el número de carcasas halladas con signo de depredación en cada sitio y estación por su correspondiente esfuerzo de muestreo y densidad estimada. Para el ganado el riesgo de depredación se calculó como el cociente entre el número de ganado depredado por puma en cada sitio y estación y la densidad de ganado estimada correspondiente.

## RESULTADOS

### Variación temporal y espacial en la densidad de guanacos

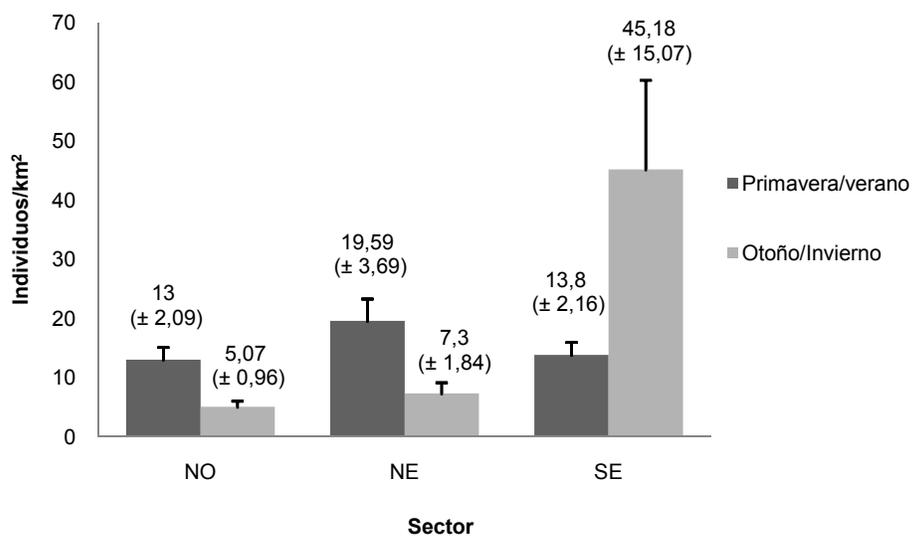
Las estimaciones de densidad de guanacos utilizadas fueron aquellas obtenidas al truncar el ancho de faja de las transectas en 800 m. En todos los casos este análisis exhibió el menor valor del Criterio de Información de Akaike (AIC). La probabilidad de detección, tasa de encuentro y tamaño de grupo fueron los componentes que aportaron variabilidad al modelo (Tabla 2.1y 2.2 anexo).

La densidad promedio de guanacos estimada en La Payunia en los años 2006 - 2010 fue de 11,13 individuos /km<sup>2</sup> (EE  $\pm$ 1,18) (Tabla 2.3). La disponibilidad de guanacos fue significativamente diferente entre las estaciones cálidas (Primavera-Verano) y frías (Otoño-Invierno) en los tres sitios (NO: Welch corrección t= 29.35; gl= 83, p<0.0001; NE: Welch corrección t= 14.89; gl= 28, p<0.0001; SE: Welch corrección t= 7.95; gl= 14, p<0.0001). Durante las estaciones cálidas la densidad de guanacos fue aproximadamente el doble que en otoño-invierno en los sitios NO y NE. Por el contrario en el sitio SE la densidad fue más de tres veces mayor durante los meses fríos que en los meses cálidos. (Fig.2.2).

Tabla 2.3. Densidad promedio anual de guanaco y ganado ( $\pm$  EE) estimada entre los años 2006-2010 en tres sitios de Payunia.

Sitio	Tamaño de área muestreada (km <sup>2</sup> )	Densidad anual (individuos/km <sup>2</sup> )	
		guanacos	ganado
NE	227	12,33 $\pm$ 1,96	2,28 $\pm$ 1,3
SE	145	19,44 $\pm$ 3,58	8,14 $\pm$ 2,9
NO	799	7,8 $\pm$ 1,14	6,74 $\pm$ 1,1
Total		11,13 $\pm$ 1,18	5,73 $\pm$ 4,63

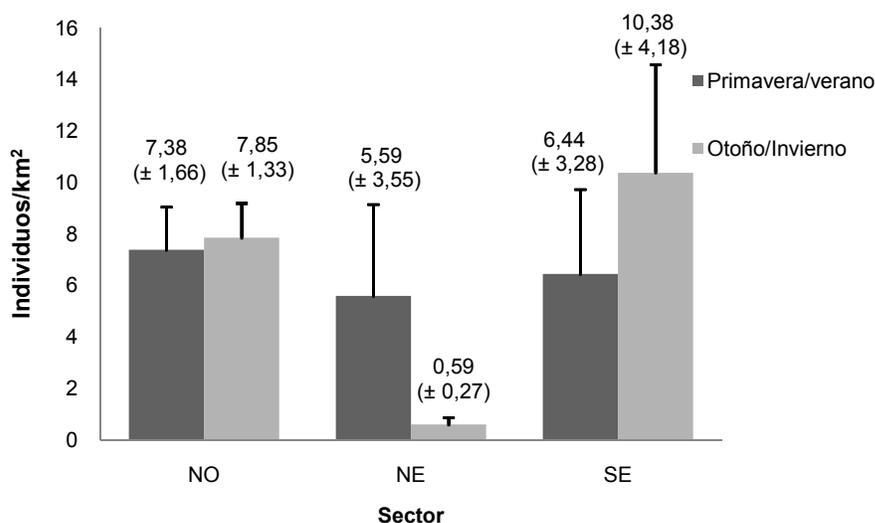
Fig.2. 2. Densidad estimada de guanacos ( $\pm$  EE) en cada sitio y estaciones (Otoño/Invierno y Primavera/Verano). En Payunia en los años 2006-2010.



## Variación temporal y espacial en la densidad de ganado

La disponibilidad de ganado no difirió claramente en la estación fría (Otoño-Invierno) y cálida (Verano-Primavera) en el sitio NO (Welch corrección  $t= 1,76$ ;  $gl= 121$ ;  $p=0,08$ ). En el NE la diferencia en el número de cabezas de ganado fue mayor durante la estación cálida (Welch corrección  $t= 5,87$ ;  $gl= 22$ ;  $p=0,0001$ ). Mientras que en el sitio SE fue mayor en Otoño- Invierno (Welch corrección  $t= 2,37$ ;  $gl= 23$ ;  $p=0,026$  (Fig.2.3).

Fig. 2.3. Densidad estimada de ganado (caprinos, ovinos y equinos juveniles) ( $\pm$  EE) en cada sitio y estación (Otoño/Invierno y Primavera/Verano). En Payunia en los años 2006-2010.



## Selección en los ataques sobre guanacos y ganado

En total se recolectaron 344 carcasas de guanacos. Solo 118 carcasas se encontraban en un estado suficientemente fresco para identificar la causa de muerte. De las 118 carcasas, 86 (73%) mostraron signos evidentes de haber sido depredadas por puma. El 20% de las carcasas depredadas se encontraron en el sitio NO (N=17 de N total=34), 57% en el NE (N=49 de N total = 56) y 23% en el SE (N=20 de N total=28). Fue posible estimar la fecha de muerte en 15 carcasas en el NO, 43 carcasas en el NE y 20 carcasas en el SE (N=78).

Las frecuencias observadas de carcasas de guanacos depredadas por puma difirieron significativamente de las frecuencias esperadas de guanacos depredados según su disponibilidad en cada sitio y estación ( $\text{Chi}^2 = 21,67$ ;  $\text{gl}=5$ ;  $p= 0,0006$ ; Fig.2. 4). En los tres sitios los patrones de selección de guanacos por pumas fueron similares en las dos estaciones. El número de carcasas fue menor al esperado en el sitio NO, mayor al esperado en el NE y similar al esperado en el SE. La mayor desviación entre los valores observados y esperados correspondió al sitio NE. La comparación entre los valores parciales de las frecuencias observadas y esperadas en primavera/verano y otoño/invierno mostraron la misma tendencia ( $\text{Chi}^2 = 10,03$ ;  $\text{gl}=2$ ;  $p= 0,006$ ;  $\text{Chi}^2 = 11,64$ ;  $\text{gl}=2$ ;  $p= 0,003$  respectivamente).

Fig. 2.4. Frecuencia observada (n° de guanacos depredados por puma en función del esfuerzo de muestreo) y esperada (en función de la densidad estimada) de guanacos depredados por puma en cada sitio de Payunia y estación.

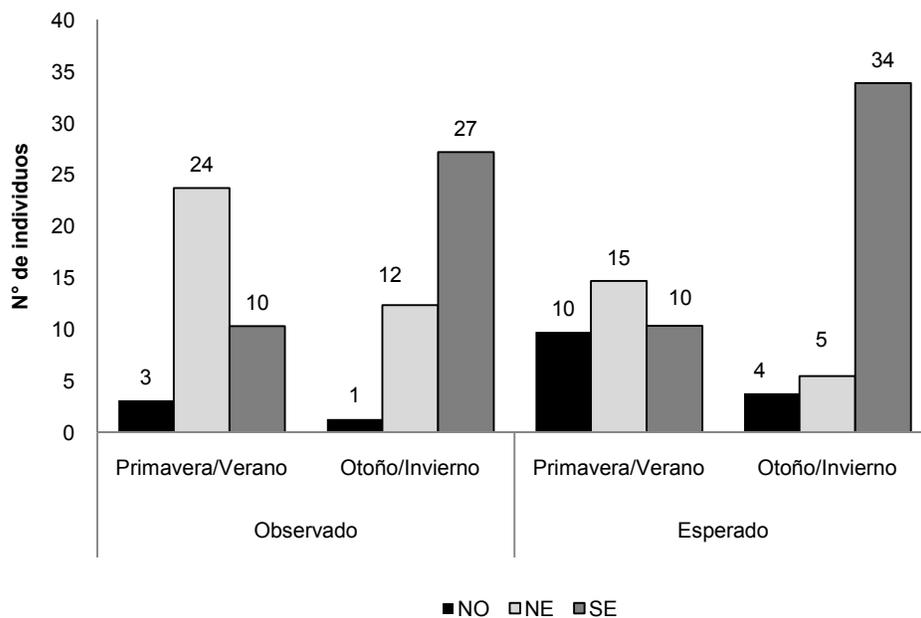
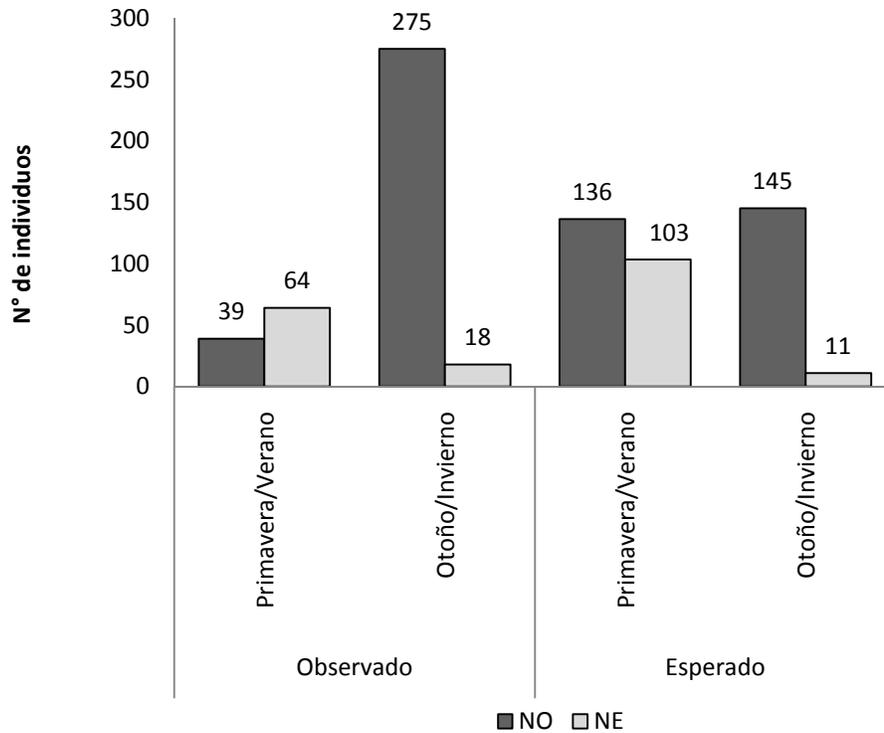


Fig 2.5. Frecuencia observada de ganado depredado por puma y frecuencia esperada de ganado depredado (en función de la densidad estimada de ganado), en cada sitio de Payunia y estación. La frecuencia observada se estimó sobre la base de denuncias realizadas por productores a la DRNR Seccional Malargüe. El sitio SE carece de denuncias.



Hubo 23 denuncias sobre ataques de puma al ganado, 15 de las cuales correspondieron a productores ubicados en el sitio NO, 8 en el sitio NE. A pesar de la abundancia de ganado en el SE durante todo el año (Fig. 2.3, Tabla 2.3) no hubo denuncias registradas para este sitio (Tabla 2.4). En el sitio NO ocurrió 79% del total de depredaciones de puma sobre ganado denunciado por los pobladores, concentrándose en este sector el 62% durante los meses de invierno (n=196), seguido por los meses de otoño con el 25% (n= 79), mientras que primavera y verano suman 13% (n= 15 y n= 24, respectivamente). El 21% restante, del total de depredaciones sobre ganado denunciadas ocurrió en el NE (n=82), con una mayor influencia durante el verano (52%; n=43) y 26% (n=21) en primavera, mientras que

no se registraron casos durante los meses de otoño y 18 individuos fueron depredados durante el invierno (22%) (Tabla 2.4).

Las frecuencias observadas de ganado depredado por puma difirieron significativamente de las esperadas en función de las densidades (Fig.2.5.  $\chi^2=205,31$ ;  $gl=3$ ;  $p=0,0001$ ). A diferencia de lo ocurrido en la selección de guanacos, los patrones de selección de ganado por puma fueron similares entre el sitio NO y NE pero difirieron entre estaciones, contrastando con los patrones de cambio estacional en la densidad de ganado, que fueron diferentes entre sitios (Fig. 2.4). En ambos sitios, mientras los ataques a ganado fueron menos frecuentes que lo esperado en la estación cálida, dichos ataques fueron más frecuentes que lo esperado en la estación fría (cuando los guanacos fueron escasos; Fig. 2.2). La comparación entre los valores parciales de las frecuencias observadas y esperadas en primavera/verano y otoño/invierno mostraron la misma tendencia ( $\chi^2 = 84,65$ ;  $gl=1$ ;  $p=0,0001$ ;  $\chi^2 = 120,66$ ;  $gl=1$ ;  $p=0,0001$  respectivamente).

#### Riesgo de depredación individual de guanacos y ganado

El riesgo individual que corrió cada guanaco a ser depredado por un puma fue diferente dependiendo del sitio y la estación. El sitio con mayor riesgo de muerte por depredación para un guanaco fue el NE y principalmente en la temporada fría. El SE fue intermedio en cuanto a probabilidad individual de depredación (con escasa diferencia entre estaciones), mientras que el NO fue el sitio con menor riesgo en ambas estaciones (Fig. 2.6).

Al relativizar el número de ganado depredado por puma en función de la densidad de ganado se estimó que hubo marcadas diferencias estacionales y por sitio en el riesgo individual que corre el ganado a ser depredado. La temporada fría es la estación más riesgosa y sobre todo en el NO, mientras que durante la estación cálida el sitio más peligroso para el ganado es en el NE (Fig. 2.7).

Fig. 2.6. Tasa de depredación de puma sobre guanacos en La Payunia, calculada entre 2006-2010, teniendo en cuenta carcasas frescas de guanacos depredados por puma en función del esfuerzo de muestreo y la densidad de guanacos en cada sitio y estación.

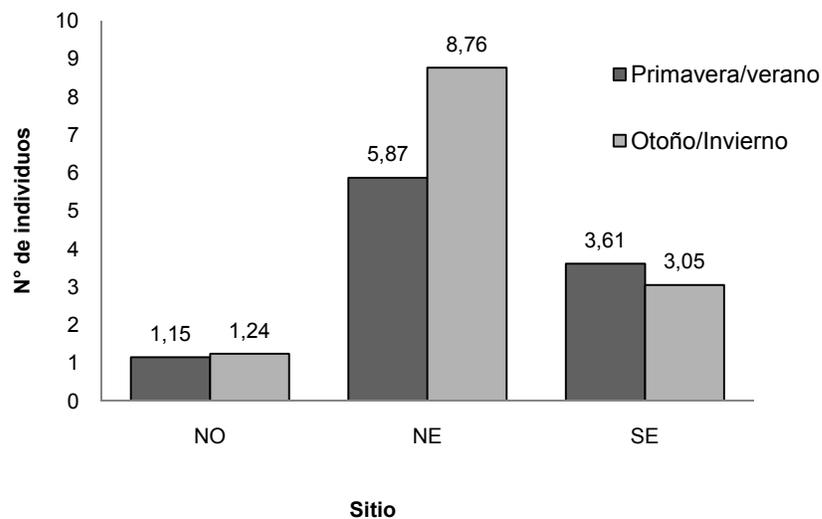
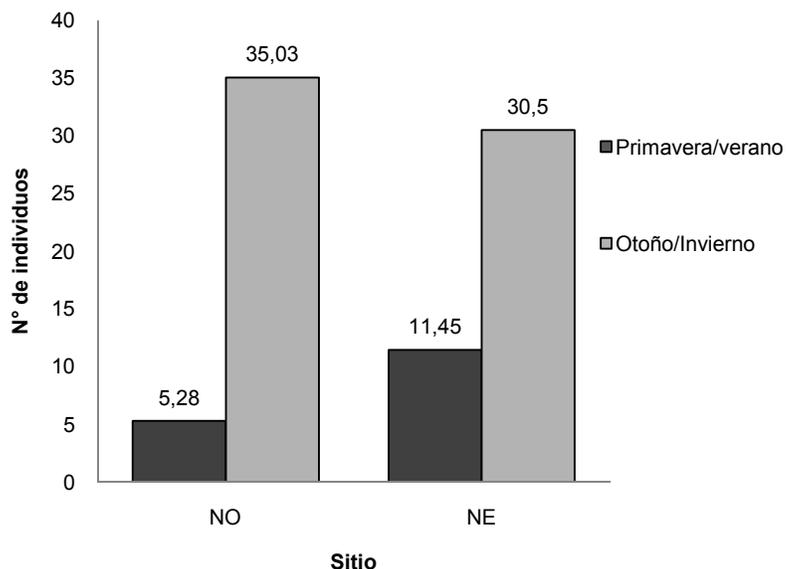


Fig. 2.7. Tasa de depredación de puma sobre ganado en La Payunia, calculada entre 2006-2010, teniendo en cuenta número de ganado depredado por puma en función de la densidad de ganado en cada sitio y estación.



### Patrones de ataques a ganado según las entrevistas

De los 33 pobladores de la reserva y alrededores entrevistados, el 94% indicó la presencia de puma en su área de pastoreo y la mayoría (82%) percibió mayor presencia del felino en la zona en los últimos 20/25 años. El 73% no distinguió un patrón estacional claro en los eventos de depredación sobre ganado, afirmando que el daño que genera el puma ocurre todo el año (Tabla 2.2).

Tabla 2.4. Resumen del ganado depredado por puma (número de individuos) desde el año 2007 al 2010. Datos extraídos de 23 denuncias de pobladores a miembros de la Dirección de Recursos Naturales Renovables de Mendoza, Delegación Malargüe.

Época del año/Sitios	NO				NE			
	Caprinos	Ovinos	Vacunos	Equinos juveniles	Caprinos	Ovinos	Vacunos	Equinos juveniles
<b>Invierno</b>	182	2		12	9	8	1	
<b>Primavera</b>	15				11	8		2
<b>Verano</b>	23			1	43			
<b>Otoño</b>	74	2		3				
<b>Total</b>	<b>294</b>	<b>4</b>		<b>16</b>	<b>63</b>	<b>16</b>	<b>1</b>	<b>2</b>

## DISCUSIÓN

Los resultados indican que la selección de guanacos por pumas en Payunia, y por lo tanto el riesgo individual para esta presa, dependió principalmente del sitio y fue en gran medida independiente de los cambios estacionales en la densidad de guanacos en cada sitio. Contrariamente, la selección de ganado por puma dependió tanto del sitio como de la estación. En el sitio donde la densidad de guanaco fue alta todo el año (SE) no se registraron ataques a ganado en ninguna estación, mientras que en los sitios (NO y NE) donde la densidad de guanaco se redujo significativamente en la estación fría, la selección de ganado aumentó. Por lo tanto, se concluye que no se puede rechazar la hipótesis propuesta en este capítulo: la selección de ganado parece depender de los patrones espaciales y temporales en la densidad de guanaco, que serían provocados por su migración estacional, siendo mayor el riesgo individual para el ganado cuando la densidad de guanacos fue menor.

El aumento en los ataques a ganado cuando disminuyó la densidad de guanacos tanto en el NO como el NE en la estación fría coincide con lo esperado en base a la hipótesis de competencia aparente (Holt, 1977). En ambos sitios el riesgo individual para el ganado aumentó marcadamente al declinar la densidad de la presa principal en la estación fría. Allí donde la densidad de ganado permaneció estable entre ambas estaciones (NO), el número total de ataques por puma sobre ganado aumentó marcadamente entre la estación cálida y la fría (Figs. 2.5 y 2.7).

Sin embargo, los resultados no permiten afirmar que la selección de guanacos por pumas haya sido totalmente independiente de los cambios temporales en la densidad de la principal presa alternativa, el ganado doméstico. Esto se debe a que en la estación fría en el NE, cuando la densidad de ganado fue la menor registrada en todo el estudio, el riesgo individual de depredación sobre guanacos fue el más alto (Fig. 2.6). Por lo tanto, podría ocurrir que tanto las características del sitio (ver abajo) como la densidad de guanacos y también la de ganado afecten la depredación sobre guanacos. De esa manera, podría existir competencia aparente tanto de guanaco sobre ganado como en el sentido inverso, como se ha reportado en otros estudios (ver abajo; Holt y Lawton, 1994; Robinson et al., 2012).

Es destacable la ausencia de registros de ganado depredado en el SE a pesar de la alta densidad de ganado durante todo el año (aproximadamente 8 individuos/km<sup>2</sup>). Es posible que la ausencia de registros de depredación de ganado en este sitio esté relacionada con que la densidad de guanacos allí fue la más elevada en el área de estudio y con que el patrón de consumo que el puma hizo de esta presa fue similar a lo esperado según su disponibilidad en ambas estaciones. La abundancia de la presa principal en el SE parece ser suficiente para mantener las demandas energéticas del depredador durante todo el año sin que este tenga que recurrir a atacar ganado. No es posible descartar que haya habido algunos ataques a ganado no reportados en el SE, pero las conversaciones informales con productores durante el trabajo de campo confirman que los ataques por puma a ganado fueron infrecuentes (obs. pers.). Esto indicaría que cuando la densidad de guanacos supera cierto umbral (densidades similares o

mayores a las del SE en estación cálida), y lo hace durante todo el año, no existiría competencia aparente entre guanacos y ganado mediada por el puma.

En conclusión, los resultados muestran que no se puede descartar la existencia de una interacción indirecta entre las dos poblaciones presa estudiadas en Payunia, una nativa con comportamiento parcialmente migratorio, y el ganado, mediada por la depredación por pumas. Robinson et al. (2002) encontraron que el puma selecciona ciervo mulo durante el verano, en una comunidad del sureste de Columbia (Canadá) donde ciervo mulo y ciervo de cola blanca (*Odocoileus virginianus*) son simpátricos, afectando fuertemente la depredación a la población de ciervo mulo. Cooley et al. (2008) también reportaron selección en la depredación del puma hacia el ciervo mulo durante el verano en dos áreas al noreste de Washington (EEUU) donde ciervo mulo y ciervo cola blanca son simpátricos. Ambos estudios coinciden en que la selección de ciervo mulo durante el verano ocurre porque su principal presa, el ciervo cola blanca, se mueve hacia áreas más elevadas en esa época, incrementando la probabilidad de encuentro entre pumas y la presa secundaria (ciervo mulo). Robinson et al. (2002) y Cooley et al. (2008) describen un comportamiento de competencia aparente, en este caso, entre dos presas nativas que comparten al puma como depredador. Cuando la presa principal disminuye su abundancia temporalmente, aumenta el riesgo de depredación para la presa secundaria.

Otros factores, además de las densidades de ambas presas, pueden influir en el patrón observado de caza de los pumas en cada sitio de Payunia. Puede ocurrir, por ejemplo, que una de las presas sea más fácil de matar por el depredador debido a su diferente estrategia antipredatoria (Cooley et al., 2008), lo

que podría suceder en el caso del ganado en Payunia. En segundo lugar la topografía, y en particular la presencia de áreas escarpadas que facilitan la caza al acecho que realizan los pumas, puede afectar la vulnerabilidad de las presas (Hornocker, 1970). La vegetación también puede proveer refugio para el acecho. Sin embargo, no hubo diferencias importantes en la cobertura de arbustos altos entre los sitios muestreados en Payunia (Cap. III).

En el sitio NO predominan áreas abiertas y poco escarpadas, que podrían explicar la menor vulnerabilidad de los guanacos a los pumas, por tener los pumas menos sitios que les permitan ocultarse y emboscar (obs. pers. y Cap. III). Estas características podrían contribuir al menor riesgo de depredación que afecta al guanaco en el NO con respecto a los restantes sitios y a que se haya registrado en ese sitio durante la estación fría (la de mayor requerimiento energético para el puma y con la menor densidad de guanacos de toda el área de estudio) la mayor depredación de ganado.

La reducción en la densidad de ganado en el NE en la estación fría se debe a que los productores lo desplazan estacionalmente hacia sitios fuera de la reserva. En el NE y SE la topografía está dominada por coladas basálticas que proveen un ambiente propicio para la caza por pumas. Esta característica topográfica podría explicar que la depredación sea una causa de muerte de guanacos más frecuente que en el NO en comparación con otras causas de muerte (Cap. III). La topografía favorable a la depredación y el mayor riesgo de depredación que sufre el ganado en el NE durante la estación fría, cuando se retiran los guanacos migratorios, pueden haber contribuido a que los productores hayan desarrollado la práctica anual de retirar el ganado de ese sitio en el otoño.

Por último, los resultados sugieren que la selección de guanacos por pumas sería afectada tanto por factores que aumentan la vulnerabilidad (como la topografía del sitio) como por la densidad de la presa. A pesar de que en el NE y SE la topografía fue similar (obs. pers. y Cap. III), los pumas consumieron guanacos más que lo esperado en el NE y de acuerdo a lo esperado en el SE en ambas estaciones. Probablemente la alta densidad media anual de guanacos en el SE sugiere que no existe una fuerte respuesta numérica en la densidad de pumas en respuesta a la abundancia de guanacos. Esto es esperable debido a la fuerte territorialidad generalmente observada en el puma (Hornocker, 1970; Pierce et al., 2000a) que impediría un aumento en el número de depredadores por unidad de área a pesar de la abundancia de presas.

Los datos de esta investigación revelan una asociación entre los movimientos migratorios de guanacos y los patrones de depredación de pumas sobre guanacos y ganado en Payunia. En base a un estudio paralelo de dieta de puma (Berg, 2007), el principal sustento alimenticio para la población de pumas en esta región fue el guanaco, representando el 33,1 % de ocurrencia y el 33,6 % de la biomasa consumida por el felino. El ganado constituyó una presa secundaria en la dieta del puma, con un porcentaje global de ocurrencia en la dieta relativamente bajo (4,8 %), pero fue el segundo ítem en importancia en biomasa (27,2 %; Berger, 2007). Un porcentaje bajo de ocurrencia de ganado en la dieta del puma también fue registrado en otros sitios, como el Parque Nacional Sajama, Bolivia, con fuerte conflicto puma-ganado (Pacheco et al., 2004).

Las presas alternativas pueden subsidiar con alimento adicional a los depredadores y en algunos casos provocar densidades más altas de los mismos que las que tendrían si dichas presas no existieran (Holt y Lawton, 1994; Robinson et al., 2012). En el caso estudiado, el ganado estaría subsidiando al puma en los momentos de baja disponibilidad de guanacos producto del comportamiento migratorio. Este proceso sería similar al descrito por Holt y Lawton (1994) para comunidades en las que la abundancia de un depredador es dependiente fundamentalmente de su presa principal, pero el ritmo de depredación sobre esta presa está influenciado por el impacto indirecto y acumulativo de las presas alternativas, que sostienen a los depredadores a mayor densidad que la que permitiría la disponibilidad de la presa principal. Futuras investigaciones en Payunia podrían analizar en profundidad las relaciones entre las múltiples presas y el puma, incluyendo tanto los efectos de la interacción indirecta entre las presas residentes y migratorias como los factores de regulación-limitación que pueden afectar a estas poblaciones (Fryxell y Sinclair, 1988; Fryxell et al., 1988; Mills y Shenk, 1992; Fryxell, 1995). Esto requeriría estudiar, por ejemplo, los patrones de depredación de pumas sobre otras presas cuando tanto los guanacos como el ganado declinan en el invierno en el NE.

Se han documentado patrones estacionales de depredación de grandes carnívoros sobre ganado en otros ecosistemas, relacionados con cambios temporales en la actividad de los ganaderos y reducción del cuidado del rodeo (Singh y Kamboj, 1996; Sangay y Vernes, 2008) o producto de variaciones naturales y cíclicas en la abundancia de presas nativas (Stoddart et al., 2001; Bartel y Knowlton, 2005). Pero es en los ecosistemas del este y sureste de África

donde los patrones de depredación de grandes carnívoros sobre ganado se relacionan más claramente con la variación estacional de presas producto de migraciones estacionales. Si bien el presente estudio no documenta patrones tan claros para Payunia, sugiere que la depredación de ganado por puma en esta reserva estaría influenciada por los cambios en la depredación del puma sobre guanacos y en última instancia por los movimientos migratorios de los guanacos.

Trabajos realizados en áreas protegidas del sureste de África han podido relacionar los ritmos de depredación de los grandes carnívoros sobre ganado residente y especies nativas residentes con la alternancia estacional de las lluvias y sequías que provoca fluctuaciones en las densidades locales de especies migratorias (Scheel y Packer 1995; Butler, 2000; Patterson et al., 2004; Kolowski y Holekamp, 2006). Por ejemplo, en Zimbabwe las pérdidas de ganado por depredación fueron significativamente estacionales, con 80% del ganado atacado durante la estación seca, cuando las presas nativas migratorias se han retirado hacia sitios más húmedos sumado a un menor éxito de caza de los depredadores debido a la falta temporal de cobertura vegetal en la estación seca (Butler, 2000). En sitios cercanos al Parque Nacional Tsavo, en Kenya, los meses de mayor presión de depredación sobre ganado se correlacionaron positivamente con las lluvias. En esta región los meses secos son más predecibles y en este momento los leones (*Panthera leo*) se concentran cerca de reservorios de agua estables donde pueden encontrar presas nativas fáciles de atrapar. Al comenzar las lluvias, los diversos pozos de agua efímeros se llenan, permitiendo a los ungulados nativos migrar. Los leones deben alejarse entonces de los reservorios de agua por

la falta de alimento, aumentando la vulnerabilidad para el ganado (Patterson et al., 2004).

Estos estudios desarrollados en distintos sitios en África muestran que los ciclos estacionales de abundancia y declinación numérica de presas migratorias influyen en los ritmos de depredación de grandes carnívoros sobre el ganado (Butler, 2000; Patterson et al., 2004; Kolowski y Holekamp, 2006). Los resultados obtenidos en esta tesis en Payunia muestran similitudes con estos ecosistemas, mostrando por primera vez en Sudamérica como las fluctuaciones estacionales de presas silvestres producto de sus desplazamientos estacionales pueden estar relacionadas con los patrones de depredación del puma sobre el ganado.

El descontento de los crianceros que habitan en el área protegida de Payunia y sus alrededores por el daño que provocan el puma en particular y, en menor medida, el zorro gris (*Lycalopex griseus*), es creciente (M. Palma, Dirección de Recursos Naturales, com. pers.). La caza ilegal de carnívoros en represalia es frecuente. Un factor que agudiza el problema entre el puma y el ganado es el manejo ganadero de tipo extensivo que se desarrolla en la zona y que implica que el ganado esté desprotegido y con escasa atención de sus dueños la mayor parte del año.

Al igual que en otros ecosistemas, en Payunia es probable que las muertes de ganado por desnutrición y enfermedad superen el daño ocasionado por carnívoros (Butler, 2000; Graham et al., 2005). Sin embargo, la desaparición de ganado sin conocimiento por parte de los productores sobre las causas precisas responsables de la misma (debido al manejo extensivo del ganado) suele magnificar la percepción del daño por depredación (obs. pers.). Por otro lado, al

igual que en otros sistemas, los ataques por el puma sobre el ganado podrían ser atenuados con un manejo de los rebaños adecuado y el refuerzo de los métodos que apuntan a reducir los ataques de los carnívoros sobre el ganado, como el uso de perros protectores y otros métodos disuasivos (González et al., 2012; Musiani et al., 2003; Zapata et al., 2011; Schuette et al., 2013). Este manejo debería incluir también mejoras en el pastoreo estacional de las áreas disponibles, la consideración de las fluctuaciones estacionales de presas nativas abundantes, y sus consecuencias en las variaciones espaciales y temporales de la vulnerabilidad del ganado, como las descritas en esta tesis. Para ello, es importante comprender los procesos ecológicos que subyacen a dichas variaciones. En este sentido, los resultados de este trabajo ayudan a entender las circunstancias del conflicto entre carnívoros silvestres y ganado en Payunia. Estrategias y recomendaciones de manejo ganadero generadas teniendo en cuenta los desplazamientos migratorios de los guanacos podrían ejecutarse en pos de una mejor convivencia entre los carnívoros silvestres y la producción ganadera.

## ANEXO TABLAS

Tabla 2.1. Valores de AIC para el modelo half-normal de tres análisis construidos para estimar densidad de guanacos en Distance basados en el ancho de transecta.

Sitio	Estación	Análisis (AIC)			Período
		Sin trincar distancia	Truncado en 850m	Truncado en 800m	
NO	Cálido	32122,18	39908,91	10555,11	2006-2010
NO	Frío	14046,03	13078,44	3820,09	2006-2011
NE	Cálido	13132,37	12575,38	3606,3	2006-2012
NE	Frío	5615,16	5233,9	1541,22	2006-2013
SE	Cálido	4337,52	4261,77	1257,54	2008-2010
SE	Frío	1508,1	1407,59	400,5	2008-2011

Tabla 2.2. Número de guanacos en cada sitio y estación por año de monitoreo.

Sitio	N° de Individuos	Año	Estación
NO	124	2006	Cálida
	1905		Fría
	2623	2007	Cálida
	3056		Fría
	4090	2008	Cálida
	1706		Fría
	2138	2009	Cálida
	1372		Fría
	53	2010	Cálida
NE	1831	2007	Cálida
	1548		Fría
	3422	2008	Cálida

<b>SE</b>	1763		Fría
	3055	2009	Cálida
	1372		Fría
	1503	2008	Cálida
	774		Fría
	1453	2009	Cálida
	694		Fría
	931	2010	Fría

## Capítulo III

VARIACIÓN ESPACIAL EN LA DEPREDACIÓN POR  
PUMA (*PUMA CONCOLOR*) SOBRE GUANACOS  
(*LAMA GUANICOE*) EN LA PAYUNIA

## INTRODUCCIÓN

Conocer los patrones de depredación de un depredador sobre su presa nos ayuda a entender los impactos de esta interacción sobre el comportamiento y la dinámica poblacional del depredador y de la presa, y sobre otros componentes del ecosistema. (Pierce et al., 2000; Hebblewhite et al., 2005; Beyer et al., 2007).

El riesgo que corren las presas ante la depredación variará según edad, sexo, estado reproductivo y condición corporal. Estas características influyen directamente en el comportamiento antipredatorio y en la habilidad de escape de la presa frente al depredador, siendo responsables de que un individuo sea seleccionado como blanco o que sobreviva ante un ataque (Fitz Gibbon y Lazaru, 1995). Las presas más vulnerables son seleccionadas por los depredadores porque implican menor gasto energético y menos riesgos en el ataque. Así, presas de menor tamaño como las crías o hembras (en ungulados dimórficos) son más fáciles de manipular y los individuos jóvenes pueden tener poca experiencia en el escape, implicando menor costo para el depredador su persecución y caza. Además, presas con déficit nutricional pueden invertir menor tiempo a la vigilancia, dedicándose a la alimentación o búsqueda de recursos, o pueden utilizar sitios más riesgosos, aumentando la posibilidad de acceder al alimento como así también el riesgo de ser atacado por un predador (Winnie y Creel, 2007).

Donadio et al. (2012) observaron en la población de vicuñas (*Vicugna vicugna*) del Parque Nacional San Guillermo (Provincia de San Juan) que durante los periodos críticos de estrés nutricional los individuos utilizaron sitios donde la

probabilidad de depredación es mayor (cerca de roquedales y cañadones) en favor de aumentar las chances de acceder a recursos alimenticios.

En poblaciones de ungulados que están cerca de la capacidad de carga ambiental es posible que la mortalidad sea producto, principalmente, de la competencia intraespecífica que predispone a los individuos a la malnutrición e inanición. En estos casos las muertes por depredación podrían ser compensatorias porque involucrarían a individuos cuya supervivencia estaría afectada por el déficit nutricional y su aporte a la población estaría restringido debido a su baja probabilidad de preñez y capacidad reproductiva. Aquí el factor que está ejerciendo una regulación en el tamaño poblacional de la presa es el recurso alimenticio y no la depredación. Al contrario, en poblaciones alejadas de la capacidad de carga del ambiente la competencia intraespecífica es escasa o nula, el déficit nutricional es menos probable y las muertes por depredación afectarían a individuos sanos, bien nutridos y que podrían haber contribuido al crecimiento poblacional. En estos casos las muertes por depredación serían aditivas, pudiendo limitar el crecimiento de la población e incluso regular su tamaño (Mduma et al., 1999; Pierce et al., 2012; Donadío et al., 2012).

Muchos trabajos han basado el conocimiento del estado nutricional de los ungulados en el análisis de la grasa medular de los huesos largos (Cheatum, 1949; Hornocker, 1970; Cajal y López, 1987; Beier et al., 1995; Bank y Franklin, 1998). En los animales adultos que operan con déficit energético, la grasa medular ingresa al metabolismo una vez consumidos los depósitos de grasa subcutánea y de los órganos. En estos casos se encuentra un depósito gelatinoso y rojizo en la médula de los huesos largos. Por el contrario, cuando el animal adulto se

encuentra en buena condición corporal, la grasa medular de los huesos largos se observa blanca o amarilla y de consistencia sólida. En individuos recién nacidos o pequeños la médula está en plena actividad sanguínea por lo que presenta color rojo, producto de la hematopoyesis y no relacionado al estrés nutricional.

### Estrategias anti-predatorias en ungulados

Los ungulados han desarrollado diversas habilidades anti-predatorias apropiadas para el predador al cual son vulnerables. Aquellos ungulados que habitan en ambientes boscosos o selváticos en general mantienen estrategias anti-predatorias basadas en pasar inadvertidos (son crípticos, solitarios o forman grupos pequeños). Dependen de su propia alerta para detectar al predador y ocultarse o quedarse inmóvil antes que este los divise (Jarman, 1974). Por otro lado, especies de ungulados de ambientes abiertos, como sabanas o estepas, poseen estrategias anti-predatorias que generalmente implican detectar al depredador antes que realice el ataque y reducir el éxito del ataque una vez que son detectados por el depredador. En la mayoría de los casos estas estrategias se basan en la formación de grupos sociales (Jarman, 1974; Marino et al. 2010). El gregarismo disminuye la probabilidad individual de ser capturado por el depredador (efecto de dilución) y aumenta la defensa del grupo, llegando, incluso, a permitir hacer frente a la amenaza en ungulados de mayor tamaño (Jarman, 1974). Además la vigilancia colectiva, producto del agrupamiento, permite detectar rápidamente al predador y reducir el tiempo individual dedicado a la vigilancia

(Marino y Baldi, 2008). Sin embargo, los beneficios anti-predatorios derivados del agrupamiento pueden variar de una especie a otra según su estructura social, tamaño corporal y ambiente, entre los factores más relevantes (Pulliam y Caraco 1984; Kie, 1999; Marino, 2010).

Los guanacos forman grupos sociales y en poblaciones que se encuentran en ambientes bajo riesgo de depredación (incluyendo la población de Payunia aquí estudiada) existe una relación negativa entre el número de adultos en el grupo y el tiempo individual invertido en vigilar. Tanto machos como hembras se benefician con la vida en grupo al lograr reducir el tiempo de vigilancia y aumentar el tiempo de forrajeo (Marino y Baldi, 2008; Marino, 2010).

#### Interacción interespecífica entre pumas (*Puma concolor*) y guanacos (*Lama guanicoe*) en Payunia

El puma es el único depredador natural de los guanacos de Payunia y en los últimos años aumentaron los registros de su presencia en el área, como así también las denuncias y quejas de los pobladores por daños de este felino sobre el ganado (Palma M. DRNR, com. pers.).

Otras poblaciones de guanacos también fueron caracterizadas por sus desplazamientos estacionales que estarían asociados con cambios en la disponibilidad de recursos (Cajal y López, 1987; Ortega y Franklin, 1995; Bank et al., 2002). Sin embargo, estos estudios no analizaron diferencias en la incidencia de la depredación entre áreas usadas en distintas estaciones. Estas

diferencias espaciales pueden ser importantes para entender, por ejemplo, los factores que afectan la vulnerabilidad de distintos componentes de la población de guanacos y su comportamiento antipredatorio (Marino y Baldi, 2008) o la selección de hábitat por los pumas y guanacos (Elbroch y Wittmer, 2012; Flores et al., 2012). Adicionalmente, el conocimiento de las variaciones espaciales en la depredación puede ayudar a dilucidar otros factores que explican los desplazamientos estacionales de las presas, más allá del rol que tiene la variabilidad temporal en la disponibilidad.

Este capítulo dará una aproximación y conocimiento general, hoy inexistente, de los patrones de depredación del puma sobre la población de guanacos de Payunia. Además, puede ayudar a la conservación de dos procesos ecológicos amenazados a escala global, la depredación por grandes carnívoros y la migración masiva estacional de ungulados (Harris et al. 2009)

### OBJETIVOS, HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Este trabajo se propuso caracterizar los patrones de depredación del puma sobre una población de guanacos parcialmente migratoria y describir variaciones espaciales en la incidencia de la depredación en relación a otras causas de mortalidad.

#### **Objetivos específicos:**

- Determinar si los ataques de puma a guanaco están asociados a ambientes que faciliten el acecho para el depredador y la menor detectabilidad por parte del guanaco.

-Determinar si existe preferencia del puma por alguna categoría de edad y/o sexo de guanaco.

-Determinar el estado nutricional de los guanacos depredados por medio de la observación de la grasa medular.

### **Hipótesis y predicciones:**

**H1:** Los ataques de puma sobre guanacos son más exitosos en sitios con topografía escarpada y vegetación arbustiva alta, los cuales ofrecen al depredador lugares apropiados de refugio y emboscada.

**P1:** Esperamos que en sitios de relieve escarpado y con vegetación arbustiva alta, que favorecen la emboscada, la incidencia de la depredación sea mayor que en sitios menos escarpados y con vegetación más baja.

**H2:** Debido a la ausencia de dimorfismo sexual entre machos y hembras de guanacos no existe selección por sexo en los ataques de puma.

**P2:** No encontraremos diferencias entre la proporción de sexo en la población y las carcasas de guanaco encontradas con signos de depredación por puma.

**H3:** Los guanacos juveniles, debido a su menor tamaño corporal, son más vulnerables y más fáciles de manipular para el puma que los guanacos adultos.

**P3:** Esperamos una mayor proporción de carcasas de guanacos juveniles con signos de depredación por puma que la que existe en la población de guanacos de la reserva.

**H4:** Los guanacos que se encuentren nutricionalmente estresados serán más vulnerables al ataque de pumas porque maximizan el consumo de forraje en detrimento de reducir el riesgo de predación.

**P4:** Esperamos una mayor proporción de guanacos en pobre estado nutricional entre las carcasas de guanacos con signos de depredación por puma que en las carcasas sin signos de depredación.

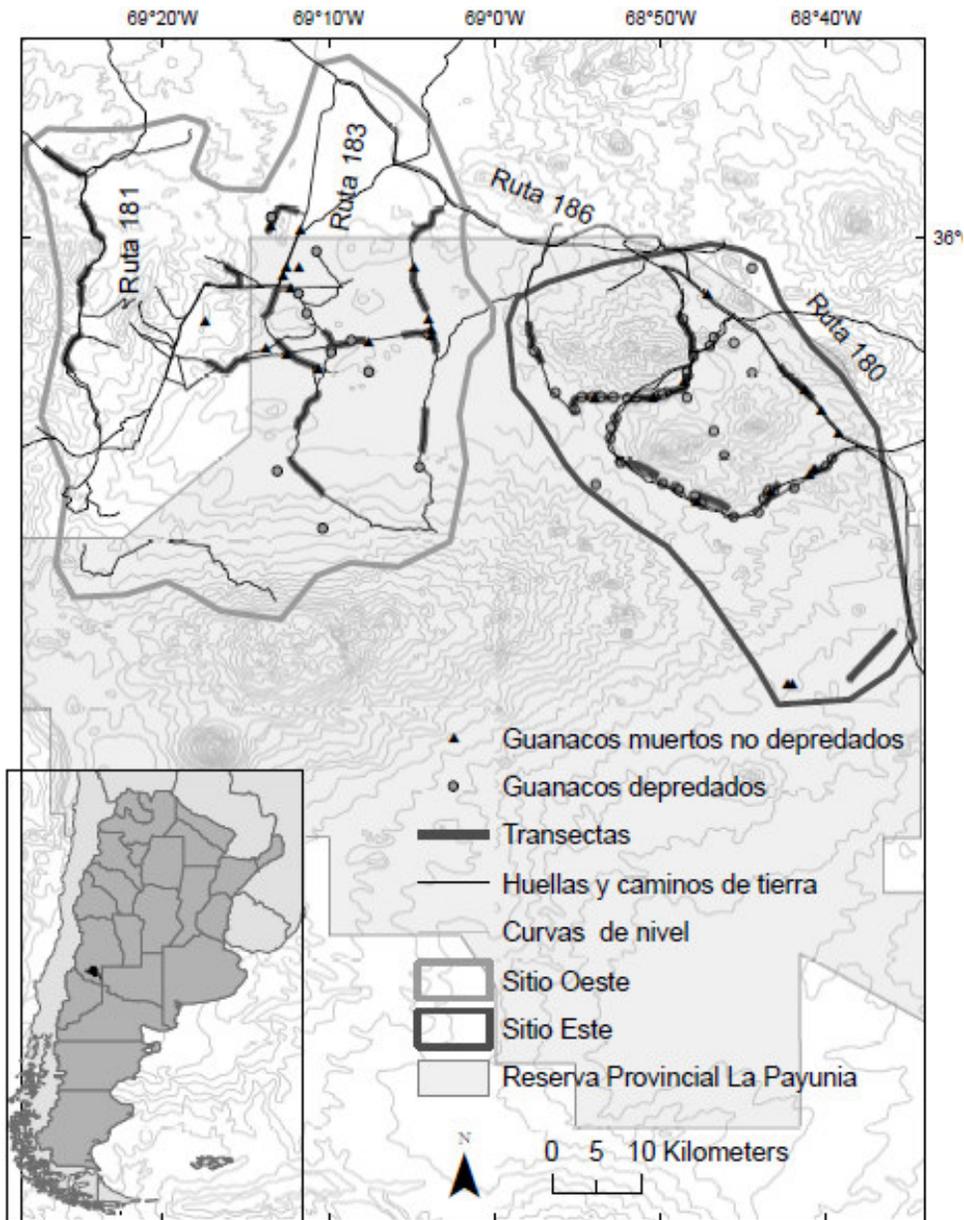
## ÁREA DE ESTUDIO

Para los objetivos de este capítulo, dividimos el área de estudio en dos sitios de muestreo, denominados de aquí en más sitio Oeste y sitio Este, en base a diferencias en topografía y a información de pobladores locales sobre uso estacional por guanacos, verificada por telemetría entre 2005 y 2010 (Bolgeri y Novaro, datos no publ. y parte de esta tesis). El área relevada tuvo una extensión de 1907 km<sup>2</sup> en el Oeste y de 1117 km<sup>2</sup> en el Este (Fig. 3.1).

El sitio Oeste presenta un relieve predominantemente suave con amplias planicies, el Este presenta un relieve más quebrado que el Oeste, predominando cerros de laderas escarpadas (ej. Zaino), afloramientos rocosos y planicies interrumpidas por abundantes coladas basálticas (ver más información en Cap. I, Área des estudio). La densidad promedio de ganado vulnerable a pumas (equinos juveniles, caprinos y ovinos) durante el estudio fue  $6,7 \pm 1,1$  ind./ km<sup>2</sup> en el Oeste y  $5,0 \pm 2,1$  ind./km<sup>2</sup> en el Este (Bolgeri y Novaro, datos no publ.).

Entre mayo de 2007 y febrero de 2009 se estimó la cobertura de arbustos altos que pueden facilitar el acecho por pumas con transectas de punto de intersección (Diersing et al., 1992) de 50 m de largo dispuestas al azar (Oeste n = 115 transectas y Este n = 111). Se registraron las especies de más de 0,5 m de altura: *Larrea sp.*, *Ephedra ochreatea*, *Schinus sp.*, *Berberis grevilleana*, *Prosopi alpataco*, *Neospatom aphyllum* y *Senecio subulatus*.

Fig. 3.1. Mapa de los sitios de estudio en la Reserva Provincial La Payunia, provincia de Mendoza. Se indican las transectas utilizadas para estimar densidad de guanacos en huellas y caminos y las carcasas de guanacos halladas.



## MATERIALES Y MÉTODOS

### Análisis de carcasas de guanacos y causas de muerte

Desde noviembre de 2005 a marzo de 2010 y con frecuencia semanal se buscaron carcasas de guanacos desde caminos secundarios y huellas (Fig. 3.1) en vehículo o a pie, detectándolas a simple vista o con binoculares o guiándonos por la presencia de aves carroñeras. Cuando fue posible, se determinó la causa de muerte y se registró la presencia de arbustos de más de 0,5 m a una distancia  $\leq 25\text{m}$  de la carcasa (Husseman et al., 2003).

Se clasificó un guanaco como depredado por puma cuando se observaron signos como: la carcasa semienterrada o ubicada sobre arbustos; marcas grandes de caninos en cuello, garganta o cráneo; huesos largos rotos y marcas de arrastre (Franklin et al., 1999; Shaw et al., 2007). Estas características propias del ataque de puma se pueden observar sobre las carcasas de guanacos siempre y cuando el hallazgo ocurra dos o tres días después de muerte; luego, a medida que pasa el tiempo, esta determinación se vuelve más imprecisa y solo en aquellas que están muy cubiertas se puede tener la certeza de un posible ataque de este carnívoro (Shaw et al., 2007). Por lo tanto y al igual que en otros estudios, esperamos un sesgo en la cantidad de carcasas halladas en las diferentes clases de edad, debido a una más rápida desaparición de carcasas de crías que de adultos (Franklin et al., 1999).

## Disponibilidad de guanacos por sitios y por edades

Se estimó la disponibilidad de guanacos en cada sitio a través de su densidad, utilizando transectas de línea de ancho variable de 5 km de largo sobre huellas y caminos secundarios (Fig. 1). Se utilizó el método Distance Sampling (Buckland et al., 1993) (ver detalles del diseño y análisis de las transectas en capítulo II).

En el sitio Oeste se realizaron 12 transectas hasta el año 2010 (n = 175 muestreos). En el sitio Este se realizaron 5 transectas hasta el 2008, en ese años se incorporando cinco transectas más sumando 10 transectas hasta el año 2010 (n = 88 muestreos). Se hicieron dos relevamientos por estación en ambos sitios desde el otoño de 2006 a la primavera de 2010.

Para estimar la disponibilidad relativa de guanacos adultos y chulengos (crías < 1 año de edad), incrementamos el tamaño de muestra realizando conteos mensuales, independientes de las transectas de línea, en 21 transectas permanentes a lo largo de un total de 251 km en todas las huellas y caminos de ambos sitios. Desde noviembre 2005 a abril 2010 registramos todos los adultos y chulengos hasta unos 200 m a cada lado de estas transectas (n = 1109 conteos, Tabla 3 anexo). A diferencia de otros autores (Franklin et al., 1999; Fernández y Baldi, 2014) no diferenciamos adultos de juveniles (1 a 2 años de edad) para reducir errores de clasificación de juveniles cercanos a 2 años de edad y porque obtuvimos muchos de los registros a largas distancias (100-200 m).

La edad de los individuos muertos encontrados se determinó por el método de patrones de desarrollo y desgastes dentario, basando esta metodología en los criterios propuestos por Raedeke (1979) y modificados por Puig y Monge (1983) para guanacos del sur de Mendoza.

Para evaluar la selección de clases de edad por parte del puma, se comparó la depredación y disponibilidad de crías agrupando los datos en dos periodos, correspondiendo uno al momento de mayor vulnerabilidad de crías (desde noviembre a mayo, es decir hasta los seis meses posteriores a su nacimiento) y otro de menor vulnerabilidad (junio a octubre) (Puig, 1986). Debido al escaso número de guanacos depredados encontrados en el Oeste (ver Resultados) y a que las proporciones entre adultos y crías depredadas y disponibles fueron similares entre sitios (Bolgeri y Novaro, datos no publ.), analizamos la selección de edades por parte del pumas combinando los datos de ambos sitios. Descartamos del análisis 8 carcasas para las que teníamos dudas, debido a su fecha de hallazgo, sobre su asignación a uno u otro período. Comparamos la frecuencia observada de adultos y crías depredadas en cada período con las frecuencias esperadas en base a los conteos efectuados durante los mismos periodos usando una prueba  $\chi^2$  de bondad de ajuste.

#### Identificación y análisis de sexo de las carcasas de guanacos

Se determinó el sexo de los individuos hallados muertos por observación de la sínfisis pubiana (Raedeke, 1979). La sínfisis pubiana se forma en la unión de las

dos caras articuladas del pubis en la línea media del cuerpo. La parte inferior de la cara sinfisial es diferente en macho y hembra de guanaco. En los machos se desarrollan las tuberosidades suspensorias del isquion, ligamento que sostiene el pene y que se ubica en el arco del isquion en la línea media uniendo ambos isquiones. El ligamento (o tuberosidad) forma un reborde en los machos que es más notorio a partir del año y medio de vida ya que comienza a osificarse y a fusionarse al isquion. En individuos más jóvenes puede no ser un buen indicador del sexo ya que los ligamentos o tuberosidades suspensorias son cartilaginosa y están ligeramente fusionados al isquion por lo que puede perderse rápidamente en un animal muerto (Raedeke, 1979). En las hembras, al no tener éstas ligamento peneano, el espacio entre ambos isquiones (arco del isquion) se observa más amplio.

Se comparó la proporción de sexos observada en los guanacos depredados por pumas con la proporción esperada asumiendo una proporción en la población de 1:1 (Puig, 1986) por medio de una prueba  $\chi^2$  de bondad de ajuste. Esta comparación se realizó para cada sitio y globalmente para el área de estudio.

A partir de los conteos realizados durante las transectas se determinó el sexo de los guanacos por observación de genitales, evidencia de preñes, contacto directo con crías como el amamantamiento. 7.935 individuos fueron sexados pero 20.751 individuos no pudieron ser sexados. Esta muestra no fue considerada para el análisis debido a la cantidad de individuos donde no fue posible determinar sexo y el posible sesgo hacia las hembras debido a que son más fáciles de identificar (por la presencia de crías, desarrollo de preñes) correspondiendo probablemente a guanacos machos una gran proporción de individuos indeterminados.

## Identificación y análisis de la grasa medular del fémur en las carcasas de guanacos

La grasa medular del fémur es un buen indicador del estado nutricional de los guanacos (Cheatum, 1949; Hornocker, 1970; Cajal y López, 1987; Beier et al., 1995; Bank y Franklin, 1998). Se evaluó visualmente el color y consistencia de la grasa medular del fémur de los individuos encontrados muertos en el campo, como un indicador de la condición corporal del individuo al momento de muerte. Uno de los fémures de cada individuo hallado fue cortado por la mitad para observar la grasa medular. Se clasificó como en “buen estado” aquellos animales cuyos fémures tuvieran la médula blanca-amarillenta y sólida y en “pobre estado” cuando la médula presentaba color rosado y gelatinoso. En aquellos casos en el que el color era dudoso, la consistencia determinaba el estado. Descartamos a las crías < 3 meses de edad ya que el color de su médula puede depender del proceso de diferenciación de células sanguíneas (Raedeke, 1979).

Para determinar si hubo diferencias en las proporciones de los estados nutricionales entre los guanacos depredados por pumas y los guanacos muertos por otras causas, comparamos estas proporciones con una prueba de independencia de  $\chi^2$ . Debido a que en ungulados silvestres el estado nutricional es afectado por la fenología del forraje, comparamos las proporciones de estados para las distintas causas de muerte en las cuatro estaciones del año utilizando una prueba exacta de Fischer. Usamos la prueba  $\chi^2$  para evaluar diferencias en la proporción de estados nutricionales entre guanacos depredados en el Oeste y el Este.

Al estimar la preferencia en la depredación de puma por cada categoría de selección de guanacos analizada (sexo, edad en un período de mayor vulnerabilidad y otro de menor vulnerabilidad y estado nutricional) se realizaron múltiples comparaciones. Para evitar un error falso positivo o de tipo I, se compararon los valores individuales de  $\chi^2$  con corrección de Bonferroni (McDonald, 2009). Se uso un valor de  $p=0,012$  (alfa = $0,05/4$  categorías) en las comparaciones realizadas para todo el área de estudio (sin separar entre sitios) y  $p=0,025$  (alfa= $0,05/2$  categorías, sexo y estado nutricional) cuando se comparo la depredación de pumas entre sitios.

Se utilizó el programa Statistica, versión 8 (data analysis software system StatSoft, Inc. 2007).

## RESULTADOS

### Causas de mortalidad y disponibilidad de guanacos en cada sitio

Hallamos 334 carcasas de guanaco, pero sólo 118 eran suficientemente frescas para evaluar la causa de muerte. La depredación por puma fue la causa de muerte más frecuente (72,9 %; Fig. 3.2). Para 22,9% de los guanacos no encontramos evidencias inequívocas de la causa de muerte, pero ninguno tenía evidencias de depredación y 4 tenían signos de enfermedades que podrían haber causado la muerte. Otras causas de muerte fueron atropellamiento, engancho en alambrados y caza furtiva (4,2 % en total) (Fig. 3.2). La incidencia relativa de la depredación fue significativamente mayor en el Este, donde causó el 82,1% de las muertes frente al 50% en el Oeste (Fig. 2;  $\text{Chi}^2 = 22,82$ , g.l. = 1,  $p = 0,0001$ ).

La densidad promedio anual ( $\pm$  EE) en el Este ( $13,7 \pm 1,84$  guanacos/km<sup>2</sup>) fue significativamente mayor que en el Oeste ( $7,8 \pm 1,14$  guanacos/km<sup>2</sup>;  $t = 27,54$ , g.l. = 121,  $p = 0,0001$ ; tabla 3.1). El número observado de guanacos muertos por puma fue significativamente mayor que el número esperado de acuerdo a su densidad en el Este (55) y menor que el esperado en el Oeste (31) (Fig. 3.3;  $\text{Chi}^2 = 9,88$ , g.l. = 1,  $p = 0,0016$ ).

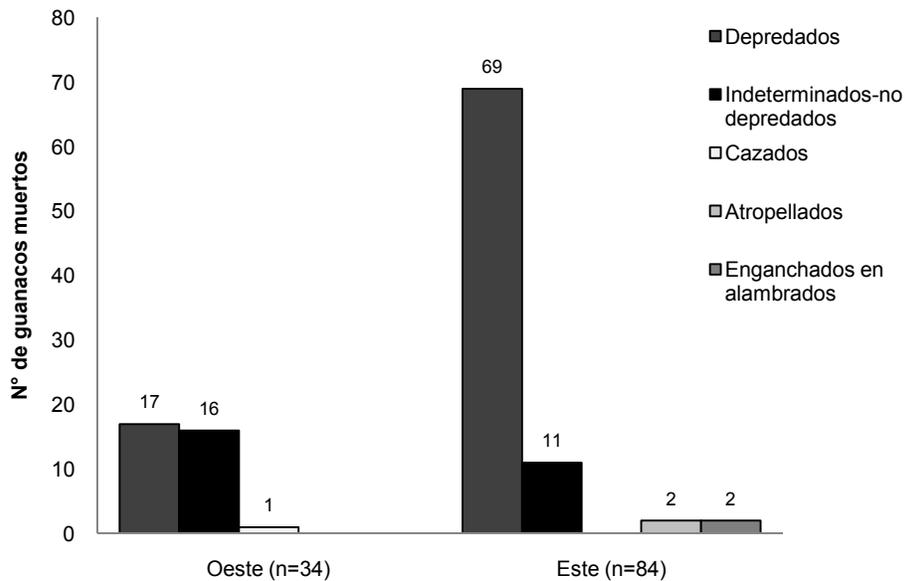
El 64,3% de las carcasas halladas en el Oeste y el 57,7 % en el Este estuvo a  $\leq 25$  m de distancia de arbustos  $> 0,5$  m de altura, mientras que el resto estuvo rodeado por arbustos bajos o pastizales. La cobertura de arbustos  $> 0,5$  m de altura fue significativamente mayor en el Oeste ( $\bar{x}=5,6$  %;  $DE=7,1\%$ ) que en el

Este ( $\bar{x}=2,0$ ,  $DE=3,6\%$ ) ( $F = 3,86$ ,  $p = 0,0001$ ; Prueba U Mann Whitney = 3973,5;  $p = 0,0001$ ).

Tabla 3.1. Densidades absolutas de guanacos en los dos sitios en los que fue dividida el área de estudio en Payunia, entre los años 2006 y 2010.

Sitio	Tamaño área de muestreo km <sup>2</sup>	Densidad gcos/km <sup>2</sup> ± EE	N° de transectas (total)	Esfuerzo muestreo (km)
Este	349,17	13,7 ± 1,84	88	731
Oeste	670,94	7,8 ± 1,14	175	1536,5
Toda el área		11,13 ± 1,18	263	2267,5

Fig. 3.2. Número de guanacos depredados por puma y muertos por otras causas en dos sitios de Payunia.



### Depredación de guanacos según sexo, edad y estado nutricional

Los guanacos machos fueron depredados con mayor frecuencia (62,9%) que las hembras (37,1%) pero esta diferencia no fue significativa ( $n$  total = 70;  $\text{Chi}^2 = 4,63$ , g.l. = 1,  $p = 0,031$ , tabla 3.2). Tampoco fue significativa la diferencia de sexos de guanacos depredados en ambos sitios (Oeste:  $\text{Chi}^2 = 1,14$ , g.l. = 1,  $p = 0,285$ ; Este:  $\text{Chi}^2 = 3,5$ , g.l. = 1,  $p = 0,061$ ).

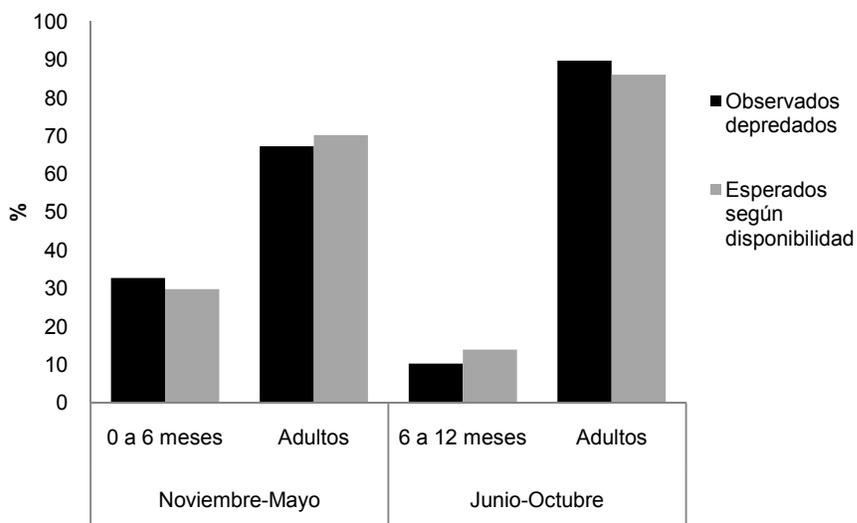
El 22,1% de los guanacos hallados depredados fueron crías (Tabla 3.2, tabla 3.1 y 3.2 anexo). Se registraron 16 crías (32,7%) y 33 adultos (67,3%) depredados entre noviembre y mayo y 3 crías (10,3%) y 26 adultos (89,7%) entre junio y octubre.

Como se esperaba, hubo una mayor disponibilidad relativa de crías en el período que siguió a la parición. Entre noviembre y mayo registramos 29,8 % de crías en las transectas y entre junio y octubre 13,9% de crías (fig. 3.3). A partir de esta disponibilidad se puede concluir que los números de carcasas de crías y adultos observadas y esperadas no difirieron significativamente en ninguno de los dos períodos (noviembre a mayo: = 0,096, g.l. = 1,  $p = 0,756$ ; junio a octubre:  $\text{Chi}^2 = 0,290$ , g.l. = 1,  $p = 0,59$ ). (Fig. 3.3).

Tabla 3.2. Número de guanacos depredados por puma en cada sitio de Payunia, según edad y sexo.

Edad	Depredados en Oeste			Depredados en Este			Total
	n ♂	n ♀	n Indet.	n ♂	n ♀	n Indet.	
0 a 6 meses	1		2	4	3	6	16
6 a 12 meses				1	1	1	3
12 meses a 14 años	8	5	1	30	17	6	67
Total	9	5	3	35	21	13	86

Fig. 3.3. Porcentajes observados y esperados de guanacos depredados por puma en dos periodos del año y para dos clases de edad en Payunia.

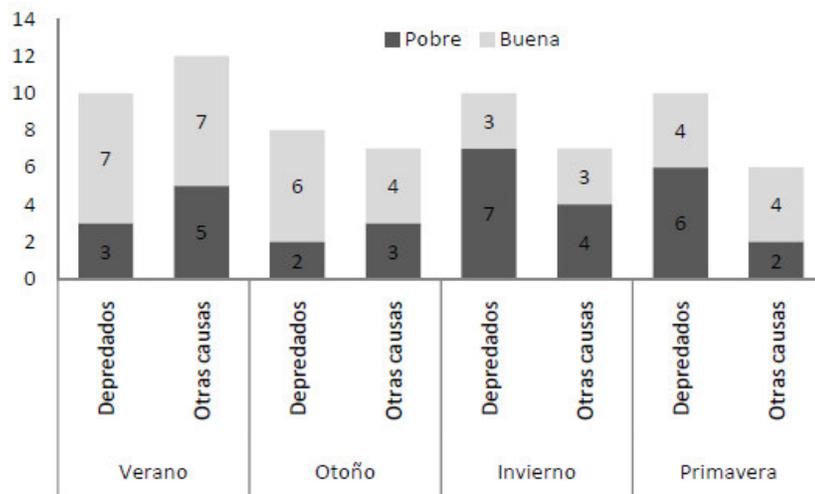


Entre los guanacos muertos para los que pudimos analizar la médula ósea (n = 70), el 45,7% se encontraba en condición nutricional pobre. Los porcentajes de

guanacos depredados en condición nutricional buena (52,6%) y pobre (47,3 %) según su médula ósea (n = 38) no difirieron significativamente de los guanacos muertos por otras causas (n = 32), de los cuales el 56,2% y el 43,8% se encontraban en condición buena y pobre, respectivamente ( $\text{Chi}^2 = 0,090$ , g.l. = 1,  $p = 0,762$ ). Sin embargo, estas proporciones difirieron a lo largo del año (fig. 3.4). En invierno y primavera hubo más guanacos depredados en condición pobre que buena, a diferencia de lo ocurrido en verano y otoño (Prueba exacta de Fischer,  $p = 0,024$ ). Entre los guanacos muertos por otras causas, en invierno también se observaron más guanacos en condición pobre que buena, pero esta proporción no difirió significativamente del resto de las estaciones (Prueba exacta de Fischer,  $p = 0,351$ ).

Las proporciones de condiciones nutricionales encontradas en machos (n = 12 buena y 9 pobre) y hembras depredadas (n = 5 buena y 6 pobre) no difirieron significativamente ( $\text{Chi}^2 = 0,400$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0,529$ ). Proporcionalmente hubo peores condiciones nutricionales en guanacos depredados en el Oeste (n = 2 buena y 5 pobre) que en el Este (n = 18 buena y 13 pobre) pero estas diferencias no fueron significativas ( $\text{Chi}^2 = 1,990$ , g.l. = 1,  $p = 0,158$ ).

Fig. 3.4. Variaciones estacionales en el número de guanacos depredados y muertos por otras causas con condiciones de grasa medular diferentes.



## DISCUSIÓN

La incidencia de la depredación por pumas con respecto a otras causas de mortalidad documentada para los guanacos de Payunia está entre las más altas reportadas. La depredación también fue importante en poblaciones de la costa patagónica que coexisten con poblaciones abundantes de pumas (51%, Fernández y Baldi, 2014; 78% Marino, 2010) y en áreas con gran acumulación invernal de nieve (74%, Bank et al., 2002). La depredación por pumas también tuvo un rol importante en la mortalidad en otros ungulados (Hornocker, 1970).

El mayor número de guanacos depredados en comparación con lo esperado según su disponibilidad en el Este y el menor número en el Oeste podrían deberse a su mayor vulnerabilidad provocada por la topografía más escarpada en el Este. Los afloramientos rocosos que disectan los llanos del Este, además de facilitar el acecho por pumas, pueden limitar las corridas de huida de larga distancia que son efectivas frente a ataques por pumas (Beier et al., 1995) y más factibles en los extensos llanos y laderas del Oeste. En ambos sitios hubo arbustos altos que favorecen el acecho cerca de un alto porcentaje de guanacos depredados. Sin embargo, la mayor cobertura de dichos arbustos en el Oeste indica que este factor no explica las diferencias espaciales en depredación.

Además de la topografía, otros dos factores que pueden estar asociados con la mayor depredación en el Este son la mayor densidad de guanacos, que podría resultar por ejemplo en una mayor actividad de caza de pumas (como se ha mostrado en el Cap. II), y una menor densidad de presas alternativas, como ocurre parcialmente con el ganado. La mayor frecuencia de ataques por puma sobre

ganado en el Oeste durante el estudio (Cap. II) podría estar relacionada con el último factor, aunque desconocemos la relación causal entre la depredación de guanacos y ganado. La variación espacial en la depredación de guanacos amerita estudios más detallados sobre el rol de la topografía, la vegetación y las presas alternativas, contribuyendo también al manejo del creciente conflicto entre pumas y ganado en Payunia.

Además de los factores mencionados anteriormente, el comportamiento y la estructura social de las presas pueden afectar su vulnerabilidad a la depredación. Taraborelli et al. (2012) mostraron que en Payunia los machos solitarios de guanaco defienden territorios y muestran una escasa respuesta de escape frente a disturbios, lo cual lleva a hipotetizar que estos individuos, sin las ventajas antidepredatorias de la vida en grupo (Marino y Baldi, 2008), se exponen a un alto riesgo de depredación. La presencia de machos solitarios que defienden territorios se observó durante la mayor parte del año (Bolgeri, obs. pers.). Esto podría explicar la mayor frecuencia de guanacos machos depredados sin embargo, al igual que en otros estudios (Cajal y López, 1987; Franklin et al., 1999; Bank et al., 2002; Marino, 2010) estas diferencias no muestran selección por sexo.

La depredación de crías y adultos de acuerdo a su disponibilidad que reportamos durante los dos períodos del año contradice estudios previos que mostraron que las crías sufren una mayor tasa de depredación (Bank et al., 2002; Franklin et al., 1999; Fernández y Baldi, 2014). De todas maneras, no podemos descartar el sesgo que seguramente tuvo nuestro estudio debido a la menor detectabilidad y mayor velocidad de desaparición de carcasas de crías que de adultos de guanacos. Franklin et al. (1999) en Torres del Paine (Patagonia

Chilena) estimaron solo en un tercio de los cráneos de guanaco encontrados evidencias de depredación por puma, considerando este valor muy bajo, pero las evidencias de depredación fueron difíciles de identificar luego de unos pocos días de muerte. La dificultad aumenta con las carcasas de individuos jóvenes y neonatales por la facilidad con la cual estas pueden ser rotas, comidas y/o esparcidas ya sea por el predador o carroñeros. Donadio et al. (2009) también resaltaron la probabilidad de clasificar erróneamente las causas de muerte de vicuñas cuando los esqueletos son encontrados incompletos.

La falta de selección de pumas hacia guanacos según su condición nutricional, en relación con otras causas de muerte, coincidió con los hallazgos para otros ungulados presa (Donadio et al., 2012; Hornocker, 1970; Pierce et al., 2000 b). Es destacable que la frecuencia de individuos con condición nutricional pobre en toda el área de estudio fue mayor que en la población de Torres del Paine (20%, Bank et al., 2002). Una condición pobre puede modificarlos comportamientos de vigilancia y selección de hábitat de las presas, generando así una mayor vulnerabilidad a la depredación (Winnie y Creel, 2007; Marino y Baldi, 2008; Donadio et al., 2012). Por otro lado, el aumento invernal de la proporción de guanacos muertos en pobre condición nutricional, tanto entre los depredados como los muertos por otras causas, posiblemente refleja los cambios estacionales en la disponibilidad de forraje, como se ha reportado para vicuñas (Donadio et al., 2012). Tanto la diversidad como la cobertura de las plantas más palatables para el guanaco en Payunia se reduce en invierno y aumenta en verano (Puig et al., 1996).

Las diferencias espaciales encontradas en la incidencia de la depredación sugieren que los guanacos que se desplazan entre el Oeste y el Este de Payunia se exponen a un riesgo de depredación cambiante en su ruta migratoria. La depredación por parte del puma parece haber sido escasa en toda la reserva hace 30 años (S. Puig, com. pers.). Coincidentemente, los pobladores de Payunia indican que los pumas comenzaron a aumentar en abundancia hace unos 20-25 años (Cap. II.), tal como ocurrió en otras poblaciones de Patagonia que sufrieron extinción local asociada con la ganadería ovina durante mediados del siglo XX y una recuperación reciente (Bellati y Von Thungen, 1990; Novaro y Walker, 2005; Walker y Novaro, 2010). El efecto demográfico de la intensa depredación puede ser insignificante si es de tipo compensatorio en poblaciones presa abundantes (McCullough, 1979; Bertmann et al., 1992). Sin embargo, dada la importancia para la conservación de la población de guanacos de Payunia y su migración masiva estacional (Bolgeri y Novaro, datos no publ. Cap IV.; Puig et al., 2003; Muller et al., 2011; Schroeder et al., 2014) recomendamos monitorear el efecto de la depredación en las tasas vitales tanto de su porción migratoria como sedentaria, considerando las diferencias espaciales reportadas.

## ANEXO TABLAS

Tabla 3.1. Abundancia absoluta de guanacos juveniles (< a 1 año) y adultos calculado a partir de conteos directos en Payunia, separados en períodos de mayor vulnerabilidad (de noviembre a mayo de 2005 a 2010, juveniles de 0 a 6 meses) y periodos de menor vulnerabilidad (de junio a octubre de 2006 a 2008, juveniles de 6 a 12 mese).

	Periodo de mayor vulnerabilidad				Periodo de menor vulnerabilidad				
	Juveniles	Adultos		Indet.	Juveniles	Adultos		Indet.	
		♂	♀			♂	♀		
Nov.2005-May2006	2271	511	2022	2184	Jun.- Oct.2006	868	68	245	5024
Nov.2006-May2007	1157	431	1218	2886	Jun.-Jul. 2006	153	8	31	1829
Nov.2007- May2008	2624	377	1229	3612	Jun.-Jul. 2008	283	1	5	862
Nov.2008- May2009	2623	422	1254	3779					
Dic.2009- Abr. 2010	81	33	80	575					
<b>Total n</b>	<b>8756</b>	<b>1774</b>	<b>5803</b>	<b>13036</b>		<b>1304</b>	<b>77</b>	<b>281</b>	<b>7715</b>
% Relativo	<b>30%</b>	<b>70%</b>				<b>14%</b>	<b>86%</b>		

Tabla 3.2. Guanacos depredados por puma en Payunia, durante el periodos de mayor vulnerabilidad (de noviembre a mayo de 2005 a 2010: incluye a juveniles depredados con edad relativa de 0 a 6 meses y adultos encontrados frescos) y periodo de menor vulnerabilidad (de junio a octubre de 2005 a 2010: incluye juveniles con edad relativa de 6 a 12 meses, adultos Ídem anterior).

	Periodo de mayor vulnerabilidad		Periodo de menor vulnerabilidad	
	n juveniles	n Adultos	n juveniles	n Adultos
<b>Nov. May. de 2005 a 2010</b>	16	33		
<b>Jun-Oct. de 2005 a2010</b>			3	26
% Relativo	<b>33%</b>	<b>67%</b>	<b>10%</b>	<b>90%</b>

Tabla 3.3. Proporción de adultos y juveniles (< a 1 año) de guanacos en Este y Oeste de la Reserva la Payunia, sobre la base de conteos directos desde noviembre 2005 hasta abril 2010.

	Juve niles	Oeste Adultos			Total indiv.	Juve niles	Este Adultos			Total indiv.
		H	M	Indet			H	M	Indet.	
<b>Nov.2005- Oct.2006</b>	23%	17%	5%	55%	<b>9735</b>	25%	18%	3%	54%	<b>3458</b>
<b>Nov.2006- Sept.2007</b>	20,%	20%	7%	53%	<b>5097</b>	11%	9%	3%	77%	<b>2616</b>
<b>Nov.2007- Jul.2008</b>	32,5%	25%	7,5%	35%	<b>3971</b>	32%	5%	2%	61%	<b>5022</b>
<b>Nov.2008- May.2009</b>	33,5%	17%	6%	43,5%	<b>6149</b>	29,5%	10,5%	3%	57%	<b>1929</b>
<b>Dic.2009- Abr. 2010</b>	14%	14%	6%	66%	<b>337</b>	8%	8%	3%	81%	<b>432</b>
<b>N. total</b>	<b>6701</b>	<b>4782</b>	<b>1498</b>	<b>12308</b>	<b>25289</b>	<b>3359</b>	<b>1302</b>	<b>353</b>	<b>8443</b>	<b>13457</b>

## Capítulo IV

# DESCRIPCIÓN DE LOS MOVIMIENTOS ESTACIONALES DE LOS GUANACOS EN LA PAYUNIA

## INTRODUCCIÓN

La migración, definida por Berger (2004) como “movimientos estacionales que requieren un viaje de ida y vuelta entre aéreas discretas”, es un rasgo característico de numerosos taxones como aves, insectos, reptiles, cetáceos, peces y ungulados. No hay distancia de recorrido establecida que defina una migración; éstas en general cubren varios km y suelen trascender los límites espaciales de las áreas protegidas, los rangos de los diferentes tipos de hábitat e incluso las jurisdicciones políticas. Definir a la migración por la distancia recorrida es relativo, ya que varía según la historia de vida de las especie e incluso de cada población (Fryxell y Sinclair, 1988; Berger, 2004).

La migración es un comportamiento complejo gobernado por numerosos rasgos o características que tienen un grado de control genético, aprendizaje y memoria y un contexto sensorial relacionado con cambios en el entorno (Alerstam et al., 2003; Pulido, 2007; Ramenofsk y Wingfield, 2007; Bolger et al., 2008). El conocimiento científico sobre los factores que impulsan o conducen las migraciones se ha desarrollado más en aves, por su visibilidad y extensos recorridos que los hace predilectos para el estudio, en peces, por el valor económico de varias especies y en insectos, por el menor costo y facilidad que implican para experimentos de laboratorio (Dingle y Drake, 2007). La migración en Ungulados es un tema no resuelto, aunque se cree que los movimientos estacionales son el producto de una secuencia de decisiones a escala local basada en la información obtenida por la percepción y como respuesta a cambios

ambientales en la disponibilidad o calidad de recursos alimenticios (Bolger et al., 2008).

Desde el punto de vista de conservación y manejo, la importancia de la migración radica en que genera variaciones estacionales en la exposición de la población migratoria a riesgos, y puede definir la necesidad de cambios en la localización de las intervenciones de control y mitigación de amenazas (Simberloff et al., 1992; Brower, 1995; Beier y Noss, 1998).

### Importancia ecológica y aspectos generales de la migración de grandes ungulados

Dos objetivos principales provocarían el comportamiento migratorio en ungulados: aumentar el acceso a recursos alimenticios durante todo el año y reducir el riesgo de depredación (Fryxell y Sinclair, 1988; Hebblewhite y Merrill, 2007). Algunas poblaciones de ungulados también emprenden estos desplazamientos para escapar a climas severos y disminuir la competencia con poblaciones residentes (Fryxell y Sinclair, 1988; Mysterud et al., 2011; Singh et al., 2012). Para la especie que migra este comportamiento es fundamental para sostener poblaciones abundantes. En primer lugar, permite el acceso a recursos a lo largo del año que no están disponibles para especies/poblaciones sedentarias (Fryxell y Sinclair 1988). Segundo, facilita acceder y explotar sitios con picos estacionales de productividad vegetal, evitando la depresión estacional de los recursos.

Las migraciones estacionales de ungulados tienen efectos directos e indirectos en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Fryxell y Sinclair, 1988; Singh et al., 2012). La abundancia de individuos en las poblaciones migratorias genera competencia intra-específica por recursos, siendo la disponibilidad de alimento el factor regulador del tamaño poblacional en estos casos (Fryxell y Sinclair, 1988; Fryxell et al., 1988; Sinclair, 1995 b). Por otro lado, las migraciones llevan a cambios estacionales en el consumo de recursos, creando una dinámica estable entre planta-herbívoro y ecosistema dado por el sistema de rotación en el pastoreo. Los movimientos permiten la rehabilitación y descanso de las pasturas, evitando el colapso por sobrepastoreo (Fryxell y Sinclair, 1988) que ha ocurrido en las últimas décadas, en varios paisajes del mundo, con el desarrollo de la ganadería extensiva. Por último, las migraciones generan fluctuaciones estacionales en la disponibilidad de presas para los depredadores e influyen en la estructura y dinámica de ensamblajes de grandes ungulados y de los depredadores que de ellas dependen (Fryxell y Sinclair, 1988).

Algunas migraciones ocurren durante la transición entre estaciones (invierno-verano o época seca-lluviosa) o entre áreas de cría y maduración. En cualquier caso, los movimientos estacionales son vistos como una adaptación morfológica, fisiológica y comportamental frente a ambientes cambiantes (Ramenofsky y Wingfield, 2007). Los ambientes pueden clasificarse como: estacionales y predecibles, con una variación temporal repetitiva año tras año en la distribución espacial de los recursos; estacionales e impredecibles, caracterizados por la variación temporal en la disponibilidad de recursos pero con patrones espaciales que no se reiteran de forma semejante todos los años. Finalmente se reconocen

ambientes estáticos, con escasa dinámica temporal y espacial en la distribución de los recursos (Mueller y Fagan, 2008; Olson et al., 2010). A la vez la intensidad con la que ocurren estos cambios estacionales en el paisaje puede variar. La dinámica en el paisaje producirá cambios en la calidad y/o cantidad de recursos alimenticios, en la competencia intra o interespecifica o en la depredación. Estos factores estimularán el desplazamiento de los individuos hacia sitios explotables con picos estacionales de productividad de recursos, sitios con buenas condiciones para reproducción y cría o que aseguren mayor supervivencia (Fryxell y Sinclair, 1988; Alerstam et al., 2003; Ramenofsky y Wingfield, 2007; Mueller et al., 2011; Singh et al., 2012).

Según la intensidad en la variación estacional de los recursos y su predictibilidad espacial, la estrategia seguida por distintas especies, poblaciones e incluso individuos dentro de la misma población de ungulados será diferente (Singh et al., 2012). Se han registrado poblaciones que realizan desplazamientos nómades en ambientes impredecibles, como es el caso de la gacelas de Mongolia (*Procapra gutturosa*) (Olson et al., 2010; Muller et al., 2011) y poblaciones migratorias de grandes distancias (como ejemplo el caribú, *Rangifer tarandusgranti*), en paisajes con estacionalidad intensa y predecible (Muller et al., 2011). También existen poblaciones parcialmente migratorias y de corta distancia, como se observa en el berrendo (*Antilocapra americana*) y el ciervo norteamericano (*Cervus elaphus*) (White et al., 2007), o parcialmente migratorias y de larga distancia como en los ñus (*Connochaetes taurinus*) y gacelas de Thompson (*Eudorcas thomsonii*) (Scheel y Packer; 1995). Estos dos últimos

comportamientos migratorios se describieron para ambientes predecibles, estacionales pero con baja intensidad en la variabilidad ambiental.

En el caso de la migración parcial, donde una fracción de la población migra estacionalmente mientras que otra es residente (Lundberg, 1988; Adriaensen y Dhondt, 1990; White et al., 2007), esta estrategia puede aumentar la supervivencia de la porción migrante en paisajes estacionales con inviernos severos o marcada variación en el clima (Kaitala et al., 1993). Sin embargo, la variabilidad ambiental no sería un pre requisito para que coexistan ambos comportamientos. Kaitala et al. (1993) citaron la mortalidad denso-dependiente como otro factor importante que afecta a los residentes de poblaciones parcialmente migratorias, sugiriendo que la migración de una porción de la población podría ser la solución a la mortalidad por denso-dependencia. Así mismo, otros autores señalan que el comportamiento migratorio puede ser asimétrico para los individuos de una población (por edad, sexo, experiencia, estructura social). Las señales sociales como la densidad de conoespecíficos son factores adicionales a la evaluación del ambiente (como riesgo de depredación y disponibilidad de recursos) que pueden alterar el comportamiento de un individuo año tras año y en consecuencia llevarlo a optar o no por la estrategia de migrar (Lundberg, 1988; White et al., 2007).

El tiempo, duración y distancia de los desplazamientos migratorios también se han relacionado con la estructura de edad y sexo de algunas poblaciones. Singh et al. (2012) comprobaron que los individuos machos de alce (*Alces alces*) responden tempranamente a cambios estacionales, comenzando la migración antes que las hembras, realizando desplazamientos más largos y ocupando mayor tiempo en el recorrido migratorio. De esta forma, machos de grandes herbívoros,

aumentarían la eficiencia de forrajeo para maximizar su propia supervivencia y asegurar recursos para la demanda energética que implica el próximo apareamiento (Clutton-Brock et al., 1996; Gaillard et al., 2000). Por otro lado, las hembras priorizan la supervivencia de su cría, sincronizando el tiempo de desplazamiento con la disponibilidad de comida y seleccionando sitios adecuados para el éxito de la cría (Clutton-Brock et al., 1996; Gaillard et al., 2000). Los individuos juveniles también estarían más predispuestos a migrar y este comportamiento disminuiría con la edad y se potenciaría ante variables climáticas como la nieve (Singh et al., 2012). En poblaciones parcialmente migratorias incluso la edad puede ser un factor que cambie el comportamiento de un individuo de migratorio a residente (Kaitala et al., 1993), posiblemente en relación con el costo energético que implica este comportamiento.

### Situación actual de las migraciones de ungulados

En los últimos 150 años la mayoría de las grandes migraciones de ungulados conocidas en el mundo se ha interrumpido y se estima que el 95-99% se ha perdido por completo (Fryxell y Sinclair, 1988; Berger, 2004; Bolger et al., 2008; Harris et al., 2009). En el caso particular de los ungulados, tres actividades antrópicas, no excluyentes y que pueden variar según especie y sitio, son las responsables de la declinación de las migraciones y continúan siendo las mayores amenazas: cacería, barreras antrópicas y pérdida de hábitat (Wilcove y Wikelski, 2008; Bolger et al., 2008; Harris et al., 2009). En primer lugar, la cacería no solo

ha generado la pérdida de movimientos migratorios en algunas especies, sino que además ha generado la desaparición de especies, como es el caso del bisonte Americano (*Bison bison*) (Berger et al., 2008). Tanto las rutas migratorias predecibles como la gran concentración de animales en ciertos sitios facilitaron la caza indiscriminada que ha puesto en peligro a varias especies de animales (Harris et al., 2009). Las barreras antrópicas en el paisaje, como alambrados, rutas, caminos, campos productivos, ferrocarriles, empresas extractivas con sus ductos, reservorios etc., interrumpen el acceso a sitios de alimentación y agua. Algunas especies que ven obstaculizada su ruta migratoria o su rango estacional son incapaces de buscar recursos en otros sitios, volviendo insostenible el número de individuos de la población y llevando a declinaciones en la abundancia de la especie (Harris et al., 2009). Por último, la pérdida de hábitat producto de la expansión de la agricultura, ganadería, avance urbano, deforestación, actividades extractivas, va afectando los sitios más productivos de los paisajes. Las poblaciones silvestres quedan restringidas en pequeñas áreas empobrecidas, perdiendo la conectividad y el intercambio genético con otras poblaciones. En algunos sitios únicamente se mantienen corredores estrechos, denominados cuellos de botella, que son el único paso que permite acceder a los rangos estacionales (Berger, 2004; Harris et al., 2009).

El cambio climático empeora el escenario de las migraciones animales aunque no son claras las consecuencias más allá de predecibles pérdida de biodiversidad y disminuciones en las áreas de uso de algunas especies particularmente en ambientes templados (Jets et al., 2007). Es poco probable que las habilidades de adaptación de las especies frente a un ambiente cambiante

puedan desarrollarse con las amenazas antrópicas en continuo avance. Además la falta de conocimiento de las fases de los ciclos migratorios no permite saber cómo un evento en algún rango del ciclo afecta a otro y en definitiva al total de la ruta migratoria de una especie (Wilcove y Wikelski, 2008; Bolger et al., 2008).

Los ungulados son altamente sensibles a estos disturbios ambientales y la respuesta a la interrupción de sus rutas migratorias ocurre, frecuentemente, en un periodo corto y con graves consecuencias debido a características demográficas e historia de vida que los hacen particularmente vulnerables (Bolger et al., 2008). Si se genera una barrera para el desplazamiento o existe pérdida de hábitat, una disminución en los ritmos de crecimiento poblacional puede ocurrir rápidamente y colapsar la población. Los ritmos de crecimiento poblacional son en general altos y con pequeñas variaciones, pero perturbaciones que causen disminución en la supervivencia de adultos (como puede ser la caza furtiva donde el adulto es el blanco más buscado) tienen importantes efectos sobre ellos (Bolger et al., 2008). Ejemplos de estos casos son citados para ungulados migratorios de América del Norte, África y Asia (Fryxell y Sinclair, 1988; Berger, 2004; Berger et al., 2008; Wilcove y Wikelski, 2008; Bolger et al., 2008; Harris et al., 2009). Sin embargo, en Sudamérica el conocimiento de los procesos migratorios y las consecuencias de los disturbios antrópicos sobre las poblaciones de ungulados, particularmente el guanaco (*Lama guanicoe*), es sumamente escaso (Raedeke, 1979; Ortega y Franklin, 1995; Montes et al., 2000; Muller et al., 2011).

## Movimientos migratorios en guanacos

Reportes de los primeros exploradores occidentales en Patagonia describen manadas de cientos de guanacos realizando extensos desplazamientos, por lo que se cree que un gran número de guanacos puede haber migrado estacionalmente en el pasado (Claraz, 1988; Moreno, 2004; Musters, 2005). La modificación y fragmentación del hábitat han generado aislamiento entre poblaciones, disminución de su abundancia y tal vez sedentarismo en muchas de ellas. En Tierra del Fuego (Chile), Raedeke (1979) reportó sub-poblaciones de guanacos sedentarias y migratorias que respondían de manera diferente a los cambios ambientales y con distintos patrones de comportamiento. Ortega y Franklin (1995) describieron los patrones de movimiento de la población migratoria del Parque Nacional Torres del Paine (Chile) a través de recuentos estacionales. En los 25,5 km<sup>2</sup> del área protegida, los guanacos realizan un viaje de ida y vuelta de 12 km entre el área de verano al este de la región y el área de invierno al oeste, con una zona central de transición utilizada durante la primavera y el otoño. Estos desplazamientos estacionales generan variaciones en la densidad de animales y de grupos entre sitios, además de cambios comportamentales y variación en las unidades sociales. Se estima que la principal razón de este comportamiento estaría relacionada con las tormentas de nieve, que ocurren al finalizar el verano y limitan el alimento disponible en las praderas del este del área protegida. En Tierra del Fuego Argentina también se registraron, por medio de recuentos periódicos,

desplazamientos estacionales entre sitios de veranada al oeste e invernada en zonas costeras al este de la isla (Montes et al., 2000).

En la Reserva Provincial La Payunia, en la provincia de Mendoza, se encuentra una de las poblaciones de guanacos legalmente protegida más abundante de Argentina (Puig et al., 2003; ver Área de Estudio en Cap. I). En el año 2005 inicié un estudio de radiotelemetría para conocer aspectos de la ecología espacial de esta población y evaluar la existencia de movimientos migratorios estacionales.

## OBJETIVOS

El **objetivo general** de este capítulo es brindar una descripción de los movimientos estacionales de los guanacos de la Reserva La Payunia a partir de datos obtenidos del seguimiento sistemático por telemetría de animales equipados con radiocollares. Para brindar una descripción acabada de dichos movimientos me propuse cada uno de los siguientes objetivos específicos

- Determinar el porcentaje de guanacos migratorios y no migratorios de la población muestreada y las diferencias en patrones de movimiento entre sexos.
- Describir el sentido de desplazamiento de los guanacos migratorios.
- Estimar los tamaños promedio de las áreas de acción estacionales de los guanacos migratorios y no migratorios.

- Estimar las distancias promedio y el porcentaje de superposición entre áreas de acción estacionales de cada guanaco estudiado.
- Determinar la fidelidad de sitios, expresada como porcentaje de guanacos marcados con radiocollar que retornan a un sitio particular en años sucesivos.
- Evaluar cambios altitudinales estacionales en los sitios utilizados por los guanacos estudiados.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Marcado de animales

En septiembre de 2005 tuvo lugar en la Reserva La Payunia la primera experiencia piloto de captura en vivo, esquila y liberación de guanacos silvestres, con el objetivo de evaluar la factibilidad de uso sustentable de la especie por medio de la comercialización de su fibra. El proyecto fue llevado a cabo por una Cooperativa local de pobladores de la zona apoyada por la Dirección de Recursos Naturales Renovables de Mendoza. Las esquilas se realizaron entre septiembre y octubre de los años 2005, 2006, 2007 y 2009 en las inmediaciones del Cerro El Loro al NE de la Reserva. En el curso de estos eventos equipé con radiocollares a un total de 32 guanacos. La esquila fue una gran oportunidad para el marcado de animales ya que, una vez que el guanaco es esquilado y mientras aún se encuentra mañatado, con los ojos tapados y sobre una camilla (siguiendo el protocolo de bienestar animal, Caramanchahi y Marull 2012) fue relativamente fácil colocar el radiocollar, tomar muestras y medidas corporales de los individuos. El seguimiento de los guanacos previamente esquilados, además de responder a los objetivos planteados en esta tesis, tuvo como fin brindar información sobre su supervivencia post-esquila y la factibilidad biológica de esta actividad (Caramanchahi et al., 2011, 2014).

La elección de los individuos a ser marcados con radiocollar quedó sujeta a la disponibilidad de animales encerrados en cada evento de esquila. Se

eligieron siempre adultos, por presentar mayor probabilidad de supervivencia, priorizando, cuando fue posible, hembras preñadas (con el objetivo de determinar la supervivencia post-esquila y el efecto sobre la preñez).

Se usaron radiotransmisores colocados mediante un collar en el cuello de los animales; estos son recomendados para mamíferos terrestres de tamaño medio a grande, debido a que raramente afectan su supervivencia, reproducción, comportamiento o condición corporal (Withey et al., 2001).

Se utilizaron dos tipos de radiocollares, que en promedio tenían un peso de 375 gr (0,3% del peso promedio de un guanaco adulto). Veintidós collares estaban equipados con un radiotransmisor de VHF (Very High Frequency), una antena y un sensor de mortalidad, que activaba un pulso más ligero luego de que el collar permaneciera más de 8hs totalmente quieto, indicando muerte del guanaco o caída del collar. Las baterías tenían una duración mínima de tres años, pero todos los collares emitieron señal por más tiempo. Para este tipo de collares es necesario lograr una triangulación del animal para obtener una ubicación espacial (ver explicación más abajo).

Por otro lado, seis de los collares estaban equipados con GPS (Global Positioning System) que recibían señal de cuatro satélites (Argos) que brindaron tres dimensiones de datos (Latitud, Longitud y altura). Esta información se almacenaba en el mismo equipo del radiocollar. Cada unidad contaba con un mecanismo automático de desprendimiento del collar, para luego ser recuperado y obtener los datos. Los collares GPS utilizados en Payunia fueron programados para desprenderse luego de 21 meses de ser colocados y para recibir la señal satelital una vez al día (registrando una

ubicación espacial diaria). Estos collares también contaban con un radiotransmisor VHF con sensor de movimiento que se activaba seis días de la semana (de lunes a sábado) de 8 a 20hs. Esto permitía localizar a cada individuo en forma convencional y localizar el collar si el animal estaba muerto o después del desprendimiento del collar. Cada individuo marcado fue identificado por una única frecuencia y ambos modelos de collares fueron fabricados en Norteamérica por Advanced Telemetry Systems, Isanti, MN.

### Registro de animales marcados

Para estimar la ubicación o localización espacial de cada individuo, principalmente aquellos individuos equipados con radiocollar VHF, se utilizó la técnica de la triangulación. Se usó una antena manual direccional de dos elementos, un equipo receptor de frecuencias VHF (Advanced Telemetry Systems, Isanti, MN) (emitidas por los collares colocado en los animales) y auriculares para aislar el ruido del ambiente. Para triangular es necesario tener al menos dos señales direccionadas de cada animal marcado (Kenward, 1987, 2001). Para cada señal direccionada es necesario contar con: la posición geográfica de la persona que, con la antena y el receptor, está captando la frecuencia VHF de un animal marcado y la orientación (con el uso de una brújula) de donde se recibe la mayor intensidad de la frecuencia que se esta captando. Las señales direccionadas se obtuvieron desde estaciones móviles de recepción de señal (cerros del área con altitudes entre 1400 y 2200 msnm), donde en una planilla se registraba: frecuencia del collar del guanaco

escuchado, fecha, hora, ubicación geográfica, orientación de la señal e intensidad de la señal. Para la intensidad se usó un rango de 1 a 6, donde uno indicaba una señal de intensidad muy alta y seis una señal casi imperceptible. En los mismos puntos se captaban las señales de los collares con GPS desplegados en ese momento para tener noción de la ubicación y para registrar supervivencia (Kenward, 1987). En ArcGis 9.2 se dibujaron las ubicaciones o localizaciones diarias de cada guanaco marcado con collares VHF, en la posición donde se cruzaban las líneas (mínimo dos) generadas con los datos de posicionamiento del receptor y orientación de la señal de VHF.

El seguimiento radiotelemétrico en campo se realizó cinco días por semana, durante los primeros ocho meses de proyecto. Luego, estos muestreos se realizaron en forma constante y sistemática hasta octubre de 2009, con un mínimo de tres días de seguimiento semanales y con un horario aproximado de 8 a 21 hs en verano y de 9:30 a 19 hs en invierno. Desde octubre de 2009 hasta finalizar el trabajo de campo en julio de 2011 la frecuencia de seguimiento disminuyó a tres días por semana cada 15 días (en los mismos horarios). El seguimiento consistió en recorrer distintas áreas de la Reserva La Payunia y alrededores en un vehículo 4x4 por las huellas y caminos existentes y ascender a cerros estratégicos a fin de lograr, al menos, dos señales direccionadas diarias por cada guanaco marcado. El tiempo mínimo entre localización fue de 30 minutos con un máximo aproximado de cinco horas.

Asimismo, algunas ubicaciones fueron obtenidas por el avistaje directo del animal marcado. Si la señal de alguna frecuencia tenía fuerte intensidad,

ésta se rastreaba caminando hasta lograr el avistamiento del individuo correspondiente. El avistaje de los individuos permitió registrar el tipo de grupo social en el que se encontraba el guanaco equipado con collar. Todos los guanacos marcados fueron observados al menos una vez salvo el último individuo equipado con collar GPS, en el año 2009. En total se hicieron 164 avistamientos, 6 en promedio para los 28 individuos rastreados ( $DE= 4,9$ ; rango 1- 22 avistajes). Los avistajes también permitieron confirmar nacimiento de crías en hembras marcadas.

La escasa densidad de huellas de acceso dentro de la reserva, las extensas áreas de acción de los individuos y por lo tanto las grandes distancias desde las que se obtuvo la mayoría de las localizaciones de telemetría impidieron realizar frecuentes avistamientos. Esto determinó que sólo ocasionalmente pudo comprobarse el tipo de grupo social y la presencia de crías en los guanacos rastreados. Además, debido a que los avistajes fueron efectuados en distintos momentos del año la estructura social en la que se registró cada individuo pudo no ser definitiva. Las escasas observaciones realizadas en los años de seguimiento mostraron que la pertenencia a determinados grupos sociales fue cambiante en el tiempo (Bolgeri obs. personales). Por estas razones, no fue posible evaluar la relación entre la estructura social y la probabilidad de cada guanaco de migrar o ser residente.

Adicionalmente, se realizaron 7 vuelos de rastreo de guanacos marcados (Kenward, 1987) con un promedio de duración de tres horas cada uno. Cuatro vuelos se realizaron para encontrar por aire la señal de algún guanaco marcado que, por más de un mes, no había podido ser localizado por tierra.

Además, en los vuelos se registraba la posición de la mayor cantidad posible de guanacos. Los dos vuelos restantes se realizaron para localizar dos collares GPS, luego de su fecha de desprendimiento del animal, transcurrido los 21 meses desde su colocación, en el año 2009 y 2011. Se utilizó un avión Tomahawk en un solo vuelo y para el resto de las búsquedas un avión modelo Cessna. Los vuelos se organizaron con los aeroclubes de Malargüe y de San Rafael, Mendoza.

Cuando la señal directa proveniente del transmisor es bloqueada por la topografía es posible asignar la señal a una dirección errónea (por rebote). Esto es más frecuente cuando los transmisores son de alta frecuencias (> 100MHz) como los utilizados en este proyecto (Withey et al., 2001). También es frecuente equivocarse cuando la distancia entre transmisor y receptor es muy grande. La posibilidad de obtener localizaciones erróneas fue tomada en cuenta y al graficar las triangulaciones, en ArcGis 9.2, se eliminaron puntos registrados con muy baja intensidad (5 y 6 del rango de intensidad) y orientación dudosa con respecto a las obtenidas en la misma fecha desde otros sitios.

### Análisis de datos

Los años de seguimiento por radio telemetría (Octubre 2005- Julio 2011) permitieron identificar cuáles de los guanacos marcados realizaron desplazamientos migratorios y cuales fueron sedentarios. Luego, esta información se complementó con la elaboración de los polígonos estacionales de uso de área o áreas de acción estacional (Hayne, 1949) de cada guanaco

marcado. Se consideró un individuo como migratorio cuando, dentro del mismo año de estudio el solapamiento entre sus áreas de acción de invierno y verano fue menor al 10% del área total.

Se comparó la proporción de individuos migratorios y residentes entre machos y hembras por medio de una prueba de Fischer, bajo la hipótesis nula de que la probabilidad de migrar fue independiente del sexo, usando el programa Statistix 8, analytical Software.

A partir de las localizaciones (obtenidas por triangulación) asignadas a las estaciones calendario del hemisferio sur (Kernohan et al., 2001), se estimó el tamaño y la ubicación del área de acción o rango estacional para cada guanaco radiomarcado. Se usó el método del mínimo polígono convexo (MPC) para crear los polígonos estacionales de uso (Hayne, 1949) en el caso de los individuos equipados con collares VHF. Debido a que el método de MPC puede incluir localizaciones extremas (*outliers*) e incluir superficies extensas no utilizadas por cada animal (MacDonald et al., 1980) se usó el 95% de las localizaciones para crear los polígonos. Para los guanacos equipados con radiocollares GPS se usó el método de estimación fijo de Kernel con el 99% del volumen de contorno. Si bien el estimador Kernel puede proveer más precisión y exactitud en la estimación de las áreas de acción que el MPC, se recomienda su uso siempre que se cuente con un mínimo de 30 (y preferentemente  $\geq 50$ ) localizaciones debido a que puede ser influenciado por el tamaño de muestra (Seaman et al., 1999; Kie et al., 2010). Como el tamaño de muestra estacional para los guanacos equipados con VHF fue, en todos los casos, menor a 30 localizaciones se decidió utilizar MPC para estos

individuos. El tamaño de muestra estacional para los guanacos que portaron GPS superó siempre las 50 localizaciones.

Las áreas de acción estacionales y anuales de los guanacos equipados con radiocollar VHF se crearon usando la extensión Hawth's Tools, *Animal Movement v.2.0, MPC* de ArcGis 10.1. (Hooge y Eichenlaub, 2000). Luego, para cada área se calculó el tamaño en ArcGis 10.1. Las áreas de acción estacionales y anuales de los guanacos equipados con radiocollar GPS se crearon usando la herramienta *Home-Range Analysis and Estimation (HoRAE)* del sistema de información geográfica de uso libre *OpenJump* (Steiniger y Hunter; 2012), usando el 99% del estimador de Kernel. Esta área fue la que contiene el 99% del volumen de densidad en la distribución de las localizaciones, eliminando los puntos extremos y usando un núcleo fijo (estándar sextante biweight) y el método ad hoc para determinar el parámetro de suavizado  $h$  (por ejemplo,  $h_{ref}$ , el 90%  $h_{ref}$ , el 80%  $h_{ref}$ , etc.). Este método fue diseñado para evitar sobresuavizado o subsuavizado y permite seleccionar el polígono que mejor ajusta al área de acción antes de separar los polígonos en parches discretos (Kie et al.; 2010). Luego, los polígonos estacionales y anuales creados para cada individuo fueron cargados en ArcGis 10.1 para calcular el tamaño del área de acción.

Cuando los números de localizaciones lo permitieron (mínimo cuatro localizaciones), se presenta el tamaño promedio (en  $\text{km}^2$ ) de las áreas de acción estacionales y anuales de cada año de seguimiento de guanacos con collares VHF y GPS. Para algunos individuos, el área estacional será un promedio de hasta 5 temporadas. En otros casos, puede ocurrir que no se cuente con localizaciones suficientes para definir un polígono estacional en algún año.

En el caso de guanacos que utilizaron áreas estacionales con alta superposición en primavera y verano o en otoño e invierno, se agruparon los datos como “estación cálida” (primavera más verano) y “estación fría” (otoño más invierno). En un caso fue necesario definir un área para primavera-verano-otoño. Por otro lado, se utilizó el término “área de verano” para definir el espacio utilizado exclusivamente en los meses de verano (excluyendo localizaciones de transición de primavera) y “área de invierno” para los meses exclusivos de invierno (excluyendo la transición de otoño). Para simplificar la presentación de los resultados y análisis no se incluyen los datos que evidenciaron ser movimientos de transición entre áreas estacionales. Los tamaños entre las áreas de acción estacionales se compararon por medio de prueba t o prueba no paramétrica de Mann-Whitney cuando la varianza entre muestras difirió.

Se usó el Índice de solapamiento propuesto por Olson et al. (2010) para calcular el solapamiento interanual de las áreas estacionales utilizadas por cada individuo migratorio y entre áreas de invierno y verano o entre estación cálida y fría. Este índice determina el porcentaje de solapamiento como el cociente entre la superficie de superposición de dos polígonos y la superficie ocupada por ambos polígonos unidos.

Se calculó la posición de los puntos centroides de cada polígono estacional y la distancia entre estos puntos con el programa ArcGis 10.1. Se comparó las distancias medias recorridas entre centroides de las áreas de verano (o estación cálida) e invierno (o estación fría) en guanacos machos y hembras.

Tanto el índice de solapamiento como la distancia entre centroides de áreas de acción fueron utilizados para estimar fidelidad interanual de sitios utilizados por cada guanaco y distancias recorridas.

El solapamiento medio entre rangos de verano (o estación cálida) e invierno (o estación fría) y las distancias medias de sus centroides se compararon por medio de prueba t o prueba no paramétrica de Mann-Whitney, de ser necesario.

La misma metodología para identificar fidelidad en el uso de áreas fue usada para los guanacos marcados que no realizaron desplazamientos estacionales. La diferencia radicó en que el Índice de solapamiento (Olson et al., 2010) se calculó comparando el área de acción anual entre años sucesivos y no estaciones. También la distancia entre centroides se calculó entre áreas anuales.

Para evaluar desplazamientos altitudinales se calculó la altura media de las ubicaciones durante cada uno de los meses del año. Para los 6 guanacos equipados con collares GPS las alturas fueron obtenidas de la posición diaria registrada en la memoria de los equipos durante los 21 meses de funcionamiento. Para los 22 guanacos equipados con radiocollar VHF se calculó la altura de cada localización usando una imagen DEM (Digital Elevation Model) del área de estudio (<http://srtm.csi.cgiar.org/>), en donde se cargaron las localizaciones de cada guanaco y se extrajo el valor altitudinal usando la herramienta Spatial analyst, Extration en ArcGis 10.1. Para los 28 guanacos monitoreados se calcularon las medias de los meses consecutivos con altitudes más bajas y se las comparó con las medias de los meses con

alturas más altas, por medio de una prueba t o prueba no paramétrica de Mann-Whitney.

Para los análisis estadísticos se usó el programa Statistica 8.0 de StatSoft Inc.

Para describir los patrones de desplazamiento y las rutas migratorias más frecuentes de los guanacos migratorios de Payunia se consideró la ubicación de las áreas estacionales ocupadas por cada guanaco que realizó desplazamientos migratorios, la fidelidad a los sitios usados y las localizaciones de transición que fueron excluidas de los análisis de las áreas de acción estacionales. Para describir de manera preliminar los patrones de desplazamiento de la población de guanacos de Payunia se complementó la información sobre los patrones de desplazamiento de los guanacos rastreados con los datos de densidad de guanacos en las estaciones cálidas y frías en los tres sitios en que fue dividida el área de estudio (NO, NE y SE). La metodología para estimación de estas densidades utilizando transectas lineales terrestres se detalló en el Capítulo II de esta tesis.

## RESULTADOS

Se equipó un total de 32 guanacos adultos con radiotransmisores entre 2005 y 2010. Una de las hembras marcada en la esquila de 2006 murió aproximadamente 10 días después de ser liberada, posiblemente por causas asociadas con la captura y esquila (Marull C. y Bolgeri M. J., datos no publ.; Carmanchahi et al., 2014). Para tres individuos equipados con collares VHF en 2009 se obtuvieron escasas localizaciones (porque el tiempo de muestreo en terreno disminuyó) que no son incluidas en este análisis. Por lo tanto, los resultados de este capítulo se basan en los datos de los 28 individuos restantes (6 con transmisores GPS y 22 con VHF; Tabla 4.1).

Una de las hembras marcadas en 2006 fue depredada por puma en julio de 2009 luego de 33 meses de seguimiento. Los otros 27 guanacos rastreados sobrevivieron hasta que la batería del transmisor se agotó o el collar se desprendió (superando en algunos casos los tres años de funcionamiento).

Para los 22 guanacos marcados con collares VHF se obtuvieron en total 2592 localizaciones por triangulación. El promedio de localizaciones por individuos para los 22 guanacos fue de 117,8 (DE=33,67; rango 68-190 localizaciones) (Fig. 4.1, tabla 4.1 anexo: número de localizaciones por individuo).

Los 6 guanacos equipados con collares GPS sumaron 3766 localizaciones en total. La media por individuo en 21 meses fue de 627,7 (DE=28,4; rango 604- 671) (Fig.4.2, tabla 4.1 anexo: número de localizaciones por individuo).

Tabla 4.1. Número de guanacos marcados en cada una de tres sesiones de captura, tipo de radiotransmisores utilizados y observaciones sobre la muestra obtenida.

Año	Nº de individuos marcados y sexo	VHF/GPS	Observaciones
Octubre 2005	10 ♂	VHF	Datos para 8 guanacos hasta inicio 2010 2 collares caen en oct. y dic. 2008.
Octubre 2006	12 ♀	VHF	Datos de 9 guanacos hasta inicio 2010 1 muere 8 días luego de esquila 2006 1 se pierde señal a fines de 2008 1 muere en julio 2009.
Octubre 2007	5 ♀	GPS	GPS se desprenden y recuperan en Junio 2009
	1 ♀	VHF	
Octubre 2009	1 ♀	GPS	GPS se desprenden y recuperan en Junio 2011
	3 ♀	VHF	escasos datos
<b>Total</b>	10 ♂	VHF	Datos de 28 animales marcados analizados
	22 ♀	16 VHF/ 6 GPS	

Fig. 4.1. Mapa del área de estudio en Payunia donde se muestra el total de las localizaciones obtenidas para 22 guanacos equipados con radiocollares VHF.

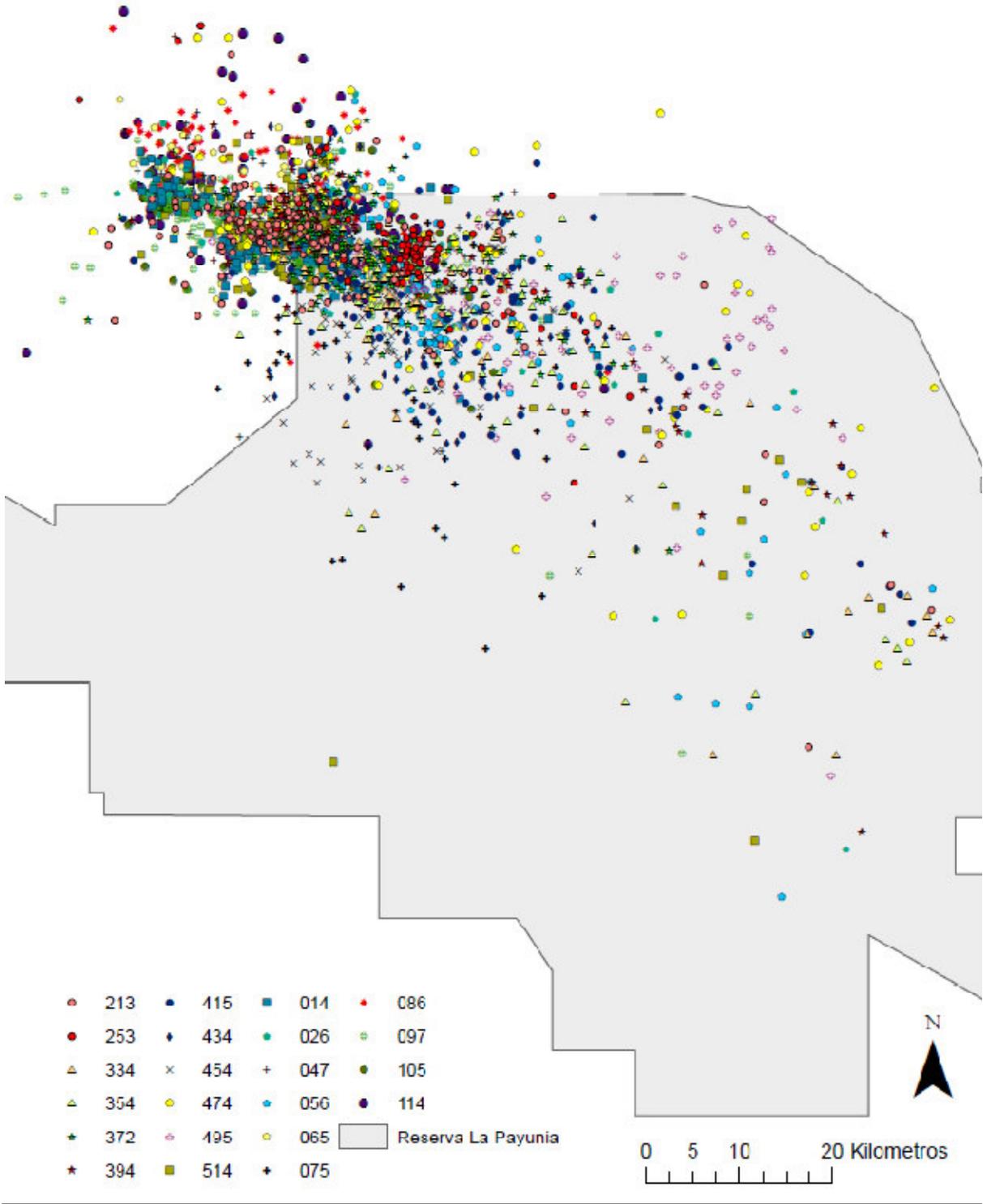
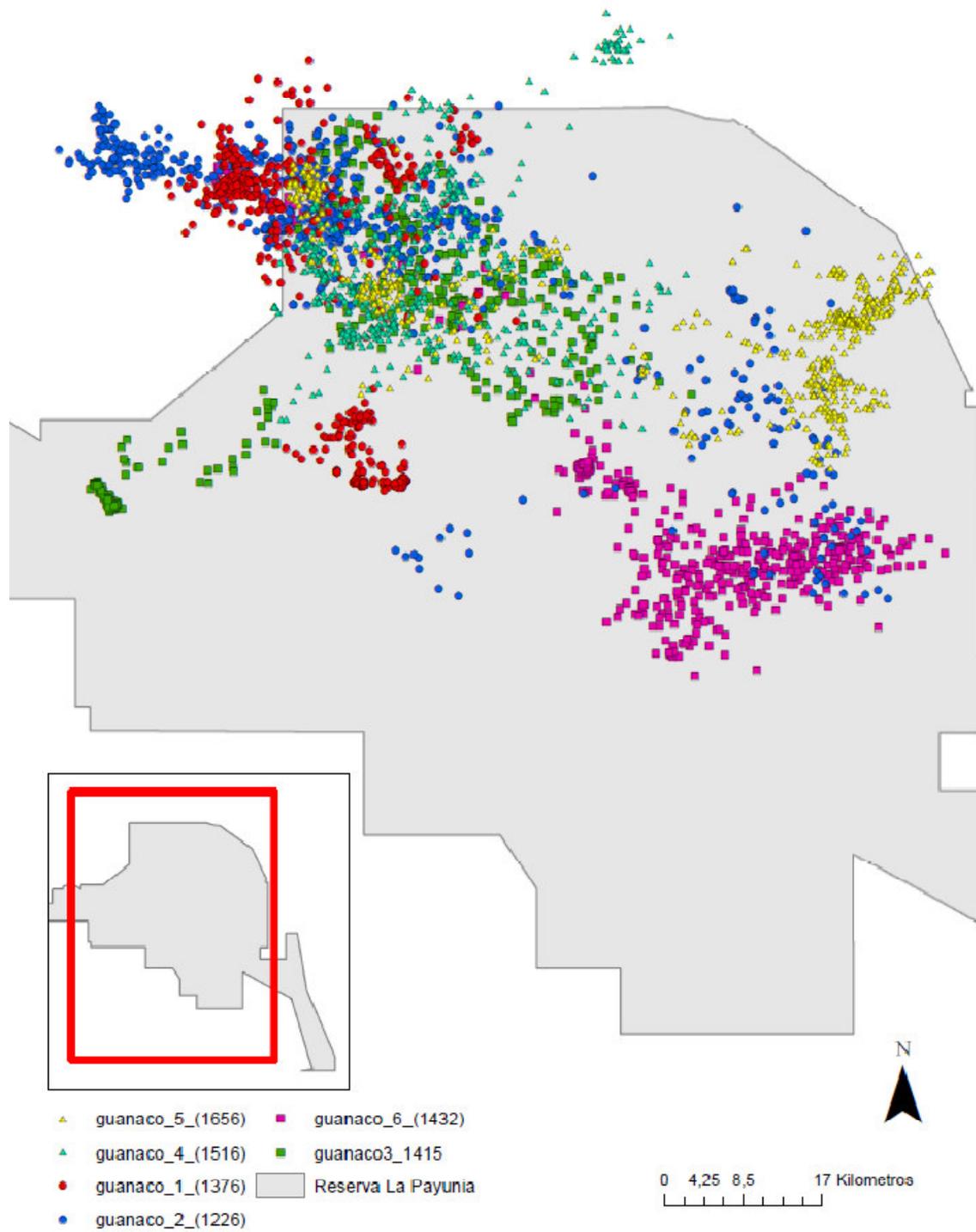


Fig. 4.2. Mapa del área de estudio en Payunia donde se muestra el total de las localizaciones obtenidas para 6 guanacos equipados con radiocollares GPS.



## Guanacos migratorios y no migratorios: estructura social y relación con sexo y año.

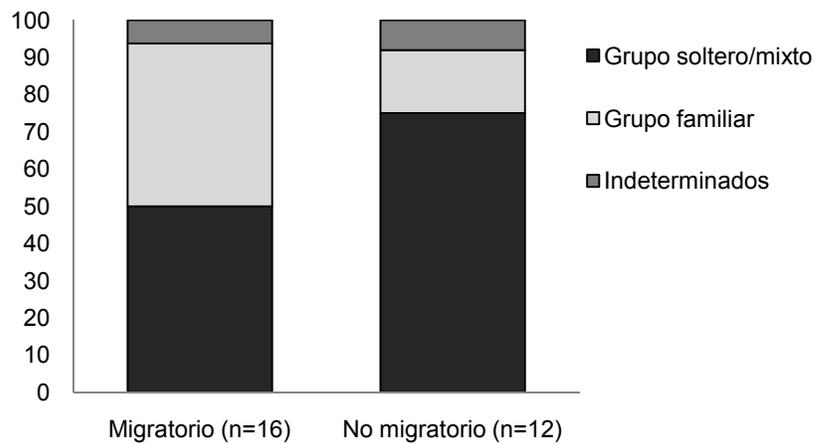
El 60% (n=16) de 28 guanacos marcados realizó movimientos migratorios (Figs. 4.7 y 4.8) y 40% (n=12) presentó comportamiento residente (Figs. 4.9 y 4.10). Trece (81%) de los guanacos migratorios mantuvieron un patrón de desplazamiento similar durante todo el seguimiento (Fig. 4.7 a, b, c, e, g, h, i, k; Fig. 4.8 a-e). Tres individuos migratorios no realizaron los mismos movimientos todos los años. Así, la hembra con código de identificación 213 solo migró hacia el sureste del área protegida en invierno del año 2007, mientras que el área usada en invierno 2008 se superpuso con el área de verano de los años 2007, 2008 y 2009. Un patrón similar mantuvo la hembra 495, que migró al SE en el invierno del año 2007 únicamente, transcurriendo los invierno 2008 y 2009 cerca de las áreas de verano. Por último, la hembra 415 también migró al SE en invierno 2007 pero en el invierno siguiente no realizó un desplazamiento marcado hacia el SE (Fig. 4.7 d, f, j). Los individuos residentes mantuvieron durante todo el seguimiento el mismo comportamiento (Fig. 4.9).

Guanacos de ambos sexos y tanto de grupos familiares y mixtos como grupos de solteros tuvieron comportamientos migratorios y no migratorios. En cuanto a los sexos, el 30% (n=3) de los 10 machos marcados realizó desplazamientos migratorios estacionales y el 70% (n=7) fue residente, mientras que el 72,2% (n=13) de las 18 hembras marcadas migraron estacionalmente (al menos durante un año) y el 27,7% (n=5) fue residente. La

frecuencia de individuos migratorios entre los machos fue significativamente menor que entre las hembras (Prueba exacta de Fischer,  $p=0,0386$ ). Por otro lado, entre los individuos migratorios equipados con collar VHF que tuvieron un mínimo de dos y hasta cuatro años de seguimiento el 100% de los machos ( $n=3$ ) y el 75% de las hembras ( $n=10$ ) migraron en todos los años en el que fueron monitoreados (Tabla 4.2 anexo).

De los 16 guanacos que se desplazaron estacionalmente el 50% ( $n=8$ ) fueron avistados más de una vez en grupos de solteros o mixtos ( $n$  total de observaciones= 164), 43,7% ( $n=7$ ) fueron observados al menos una vez en grupos familiares y para el guanaco restante no se pudo definir su pertenencia a una estructura social determinada. La estructura social de los individuos que mostraron comportamiento residente fue 75% ( $n=9$ ) grupos solteros o mixtos, 16,6 % ( $n=2$ ) grupos familiares y para un individuo no pudo ser identificada. (Fig. 3). Sin embargo, en 39 de las observaciones realizadas se comprobó que la pertenencia de los individuos a un grupo social cambió durante el estudio. No se realizó un análisis estadístico en base a esta información debido al escaso número de observaciones totales y la frecuencia de cambios registrados en la pertenencia de algunos individuos a determinada estructura social.

Fig. 4.3. Proporción de individuos pertenecientes a cada estructura social entre los guanacos estudiados que fueron migratorios y los residentes.

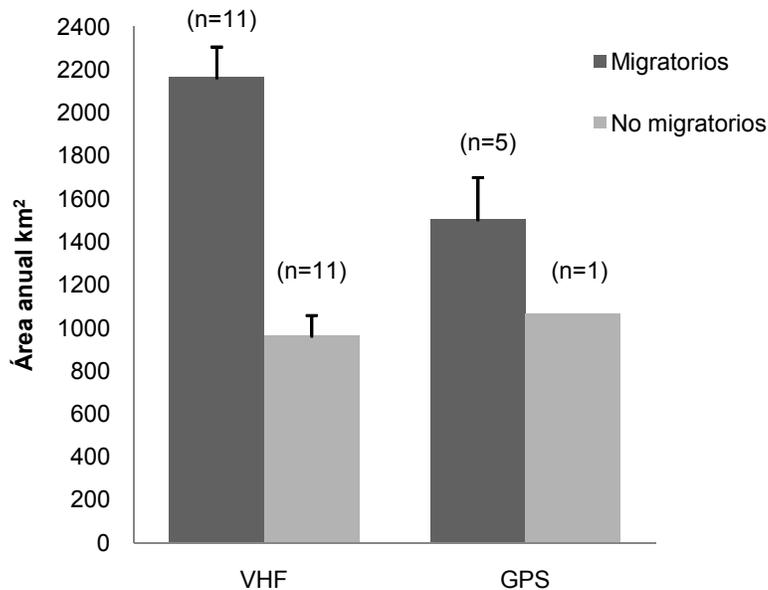


### Tamaño de áreas de acción

#### Guanacos equipados con radiocollar VHF

El tamaño medio del área de acción anual de los guanacos equipados con radiocollar VHF que realizaron desplazamientos migratorios fue más de dos veces el tamaño del área media anual utilizada por los individuos con comportamiento residente ( $t\text{-value}=7,02$ ;  $g.l.=20$ ;  $p=0,00001$ ) (Fig. 4.4; Tabla 4.2).

Fig. 4.4. Tamaños promedio de áreas de acción anuales de guanacos marcados con radiocollares VHF (áreas estimadas con MPC) y GPS (áreas estimadas con Kernel) en Payunia. Se compara entre todos los individuos migratorios y no migratorios. Se muestra la barra de error al 95%. Entre paréntesis números de polígonos.



Con respecto al tamaño medio de las áreas estacionales de los individuos migratorios, el área media de verano (calculada para diez individuos) fue significativamente más pequeñas que el área media de invierno, calculada para los once guanacos migratorios (Mann-Whitney U Test=130,  $p=0,00005$ ) (Tabla 4.2; Fig. 4.5). Algunos guanacos ocuparon áreas solapadas e inseparables en diferentes estaciones; para estos individuos se crearon polígonos que integraran dichas fechas. Dos hembras (Id 334 y 354) migratorias utilizaron un área de “estación cálida” (primavera-verano), en tres y dos años respectivamente (2007,2008 y 2009; 2007 y 2008). En este casos el tamaño medio del área de

acción de la estación cálida fue similar al área media de invierno total (n=11 guanacos) (Mann-Whitney U Test=43,5; p=0,212).

En el caso de los individuos con comportamiento residente (n=10), el tamaño medio de áreas utilizada durante el verano fue significativamente menor al área invernal calculada para el mismo número de individuos (Mann-Whitney U Test=225 p=0,0005; Fig. 4.5). Solo la hembra Id 372 utilizó en el curso de tres años (2007, 2008 y 2009) un área de “estación cálida” y un área de “estación fría” que fueron de tamaño similar (Mann-Whitney U Test=0.00; p=0,049).

Por otro lado, al comparar las áreas estacionales de los individuos que se desplazaron estacionalmente y los residentes, solo las áreas de invierno tuvieron tamaños diferentes (Mann-Whitney U Test=231; p=0,0022), mientras que las áreas de verano mantuvieron similar tamaño (t-value= -1,92, g.l.= 54, p=0,06).

Tabla 4.2. Tamaño (km<sup>2</sup>, MPC), estacional y anual, de áreas de acción de 22 guanacos equipados con radiocollares VHF desde octubre 2005 a marzo 2010 en Payunia. Se presentan datos para individuos migratorios y no migratorios. n: indica el número de áreas de acción consideradas para cada estación. V: verano; O: Otoño; I: invierno; P: Primavera; E.C.: Estación cálida (primavera-verano); E.F: Estación fría (otoño-invierno).

<b>Migratorios VHF</b>	<b>Anual</b>	<b>V</b>	<b>O</b>	<b>I</b>	<b>P</b>	<b>E.C</b>	<b>E.F</b>
<b>n</b>	11	27	25	27	28	5	
<b><math>\bar{x}</math></b>	2163,92	100,66	131,52	347,24	122,51	168,80	
<b>DE</b>	± 472,42	± 85,67	± 118,8	± 284,71	± 108,61	± 93,83	
<b>Rango</b>	1450-2930,4	3-318,8	5,3-575	18,5-1203,5	12,2-521,6	108-335	
<b>ES</b>	142,43	16,48	23,76	54,79	20,52	41,96	
<b>No Migratorios VHF</b>							
<b>n</b>	11	29	31	32	35	3	3
<b><math>\bar{x}</math></b>	963,76	63,18	94,44	160,47	94,76	167,33	331,66
<b>DE</b>	± 311,66	± 58,43	± 83,70	± 144,90	± 104,85	± 57,07	± 7,23
<b>Rango</b>	346,6-1472,03	4,33-211,46	9,2-339,48	8,83-672,4	5,36-457	112-226	327-340
<b>ES</b>	94,57	10,85	15,03	25,61	17,72	32,95	4,18

Fig. 4.5. Tamaños promedios de áreas estacionales (MPC) de guanacos marcados con radiocollares VHF en Payunia. Se compara entre todos los individuos migratorios y no migratorios. Se muestra la barra de error al 95%. Entre paréntesis números de MPC.

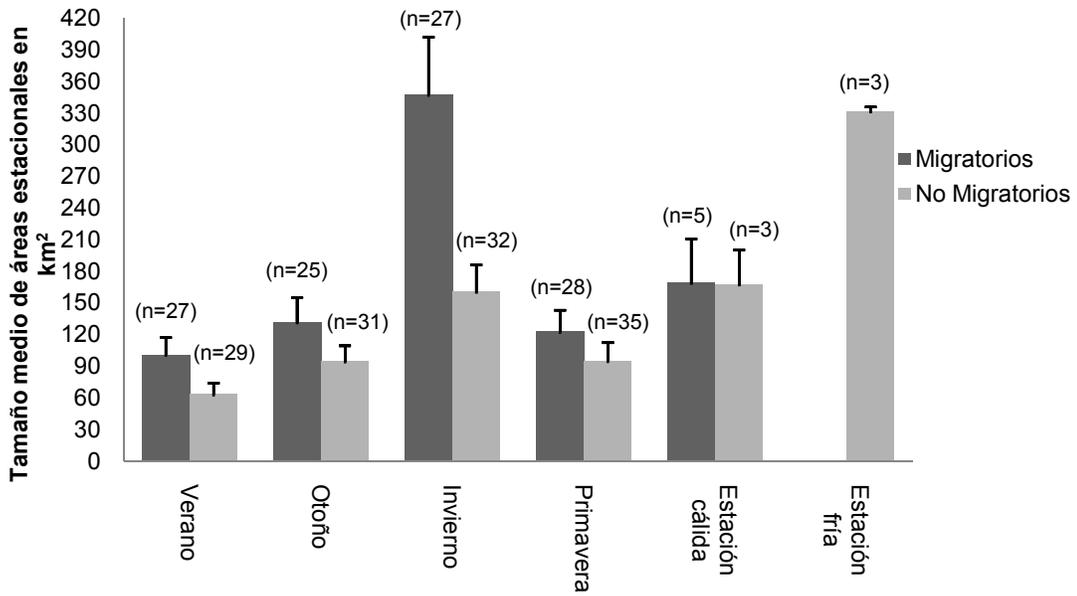
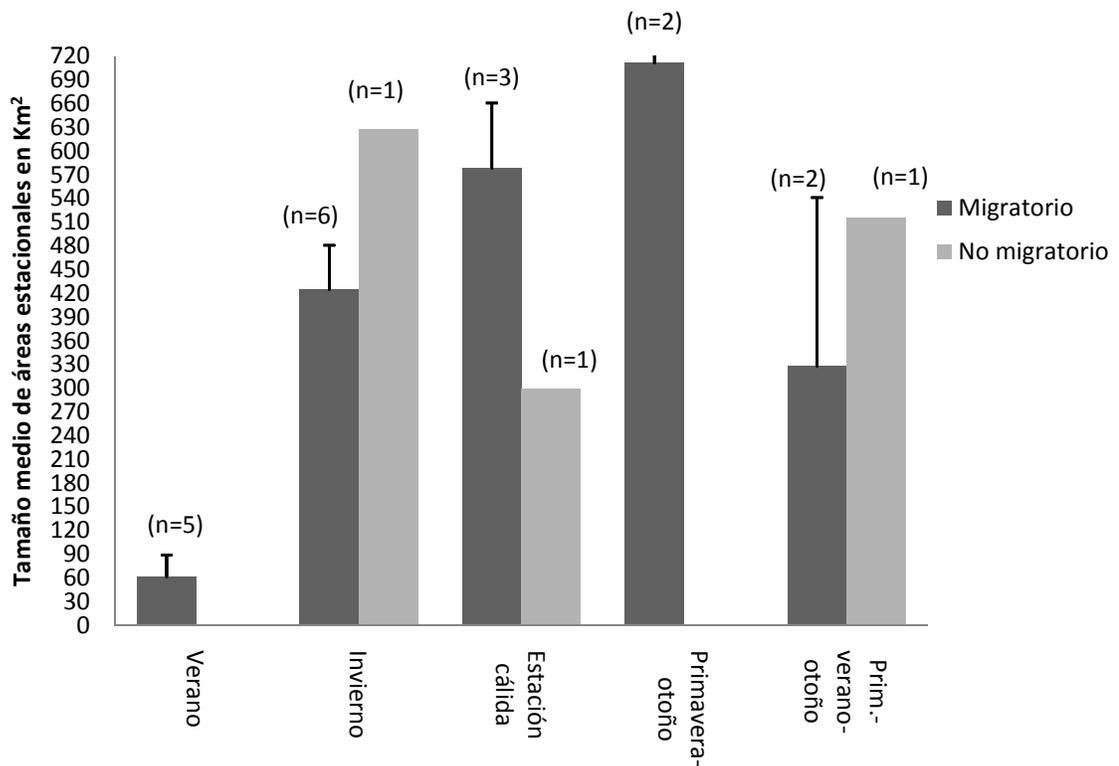


Fig. 4.6. Tamaños promedio de áreas estacionales (Kernel) de guanacos marcados con radiocollares GPS en Payunia. Se compara entre todos los individuos migratorios y no migratorios. Se muestra la barra de error al 95%. Entre paréntesis números de polígonos.



## Guanacos equipados con radiocollar GPS

El tamaño medio del área de acción anual de los cinco guanacos equipados con radiocollar GPS que realizaron desplazamientos migratorios ( $\bar{x}$ = 1541,6 km<sup>2</sup>; rango 1105,8 – 2194,4 km<sup>2</sup>; DE=435,8) fue similar al área anual utilizada por el único individuo residente con radiocollar GPS ( $\bar{x}$ = 1064,4 km<sup>2</sup>) (t-value=0,99; g.l.=4; p=0,37) (Fig. 4.4).

Algunos de los guanacos equipados con radiocollares GPS también mantuvieron localizaciones solapadas e inseparables en algunas estaciones. Para este grupo de guanacos se agregó un polígono denominado “primavera-otoño” (área usada por un individuo dos años) y otro “primavera-verano-otoño” (área usada por un individuo migratorio en dos años y el único guanaco residente) que incluyen las localizaciones que abarcan dichas fechas (Fig. 4.6)

En cuanto a las áreas estacionales, el tamaño medio del área de verano mantenida por tres individuos (Id 1376 y 1415 en 2008 y 2009 e Id 1432 en 2010) fue significativamente menor que el área de invierno calculada para los cinco guanacos migratorios (Id 1226 en 2008 y 2009; Id 1432 en 2010 e Id 1376, 1415 y 1656 en 2008) (t-value=5,53; g.l.=9; p=0,00036) (Tabla 4.3). Al contrario, el tamaño medio del área de acción de invierno no mostró diferencias con la estación cálida utilizada por dos guanacos (Id 1226 en 2008 y 2009 e Id 1432 en 2011) (Tabla 4.3, Fig. 4.6).

Por otro lado, el tamaño de área ocupado en el invierno 2008 por el único guanaco con comportamiento residente equipado con radiocollar GPS fue similar

al tamaño medio del área de invierno de los individuos migratorios ( $t\text{-value}=-1,38$ ;  $g.l.=5$ ;  $p=0,224$ ) y más del doble de tamaño que el área utilizada, por este individuo residente, durante la estación cálida (Tabla 4.3, fig. 4.6).

Tabla 4.3. Tamaño ( $\text{km}^2$ ) de área de acción estacional de 6 guanacos equipados con radiocollares GPS desde octubre 2007 a Julio 2011 en Payunia. Se presentan datos para cinco individuos migratorios y un individuo no migratorio. n: indica el número polígonos considerados para cada estación. V: verano; O: Otoño; I: invierno; P: Primavera; E.C.: Estación cálida (primavera-verano); P-O: Primavera-otoño; P-V-O: Primavera-verano-otoño; O: Otoño.

<b>Migratorios GPS</b>	<b>I</b>	<b>V</b>	<b>E.C.</b>	<b>P-O</b>	<b>P-V-O</b>	<b>O</b>
<b>n</b>	6	5	3	2	2	
$\bar{x}$	425,6	62,4	579	712,3	328,6	
DE	$\pm 135,3$	$\pm 59,3$	$\pm 141,9$	$\pm 33$	$\pm 300,8$	
<b>Rango</b>	261,9-580,2	16,8-161	415,1-661,2	688,9-735,6	115,9-541,4	
<b>ES</b>	55,25	26,5	81,9	23,3	212,7	
<b>No migratorios GPS</b>						
<b>n</b>	1		1		1	1
$\bar{x}$	628,2		299,7		516,3	189,6

### Superposición y distancias entre áreas de acción estacionales de los guanacos migratorios

Guanacos equipados con radiocollar VHF

El 54,5 % ( $n=6$ ) de los guanacos (portadores de radiocollar VHF) identificados como migratorios no tuvieron superposición entre sus áreas de verano (o estación cálida) e invierno durante ningún año de estudio. Cuatro

individuos, que representan el 36,4% de los identificados como migratorios, solaparon parcialmente las áreas de acción de verano e invierno en uno de los años de seguimiento, mientras que no tuvieron superposición en el resto de los años. Por ejemplo, la hembra 495 mostró una superposición de rangos de verano e invierno del 24,3% en el año 2008 (considerándola no migratoria ese año), pero en 2007 mantuvo ambas áreas separadas totalmente (Fig. 4.7 f, Tabla 4.4). En contraste, el macho Id 97 fue el único individuo que superpuso parcialmente (promedio de superposición 6%) el área de verano e invierno en los años en que fue estudiado (Fig. 4.7 c, Tabla 4.4), con una distancia media entre centroides de 27,5 km, por lo que fue identificado como migratorio

Considerando las superficies absolutas de las áreas de verano o estación cálida e invierno para los 11 guanacos migratorios con radiocollar VHF, la superposición media de sus rangos estacionales fue de 2,09% (DE=5,5%, rango 0-2,3%; n=24 polígonos). La distancia media entre los puntos centrales de áreas de acción de verano o estación cálida e invierno para todos los guanacos migratorios, con collar VHF, en todos los años de estudio fue de 37,1 km (DE=16,4; rango 6-64,5 km; n=24 polígonos).

Por último, la distancia media entre puntos centrales de las áreas utilizadas en verano o estación cálida e invierno por los guanacos migratorios machos ( $\bar{x}$ = 34,55 km; DE=11,78; rango =22,5 – 57 km; n=8) no fue significativamente diferente de la distancia mantenida por las hembras migratorias entre dichas áreas ( $\bar{x}$ = 38,4 km; DE=18,52; rango=6 – 64 km; n=16; t-value =-0,53; p=0,599; g.l.=22).

Tabla 4.4. Índice de superposición porcentual (%) entre áreas de acción de verano o temporada cálida e invierno y distancia entre centroides (en km) en cada año en el cual esto se calculó, para guanacos migratorios equipados con radiocollar VHF, en Payunia. Entre paréntesis DE de la distancia media entre centroides. V= Verano, I= Invierno, E.C.= Estación cálida

Id y sexo	Año	Superposición - distancia entre centroides		Promedio
		V - I	I - E.C.	
26 ♂	2006	3% - 23,1		1% -37 (± 17,7)
	2007	0% - 57		
	2008	0% - 31,15		
56 ♂	2006	0% - 38		0% - 37 (± 9)
	2007	0% - 45		
	2008	0% - 27,2		
97 ♂	2006	2% - 32,5		5% - 27,5(± 7)
	2007	9% - 22,5		
213 ♀	2007	0% - 64,5		5,5% - 39,5 (± 35,3)
	2008	11% - 14,5		
334 ♀	2007		0% - 56	0% - 47 (± 13,1)
	2008		0% - 37,4	
354 ♀	2007		0% - 29,5	0% - 29 (± 0,78)
	2008		0% - 28,4	
394 ♀	2007	0% - 49		0% - 50 (± 10,5)
	2008	0% - 40		
	2009	0% - 61		
415 ♀	2007	0% - 42,3		0,5% - 24,15 (±25,7)
	2008	1% - 6		
474 ♀	2007	0% - 44		0% - 44
495 ♀	2007	0% - 25,5		12,15% - 16,25 (±13)
	2008	24,3% - 7		
514 ♀	2007	0% - 56		0% - 54,6 (± 1,9)

### Guanacos equipados con radiocollar GPS

El 80 % (n=4) de los guanacos identificados como migratorios equipados con radiocollares GPS no superpusieron sus áreas de verano o estación cálida e invierno durante ningún año de estudio (Fig. 4.8 a, b, d, e). Solo Id 1432 solapó parcialmente el área verano e invierno 2010 con una distancia entre centroides de 19 km (Fig. 4.8 c). Sin embargo, esta hembra fue considerada migratoria ya que la superposición no superó el 5% del área total de ambas estaciones (Tabla 4.5).

La distancia media entre los puntos centrales de áreas de acción de verano o estación cálida e invierno para todos los guanacos migratorios, con collar GPS en todos los años de estudio fue de 34,92 km (DE=11,79; rango 19-47,16 km; n=5 polígonos) (Tabla 4.5).

Tabla 4.5. Índice de superposición porcentual (%) entre áreas de acción de verano o temporada cálida e invierno y resto del año (primavera-verano-otoño) e invierno y distancia entre centroides (en km) en cada año en el cual esto se calculó, para guanacos migratorios equipados con radiocollar GPS, en Payunia. V= Verano, I= Invierno, E.C.= Estación cálida

Id y sexo	Año	Superposición-distancia entre centroides		
		V/I	E.C./I	Resto del año/I
1376 ♀	2008	0% (27,38)		
1226 ♀	2008		0% (43,78)	
	2009		0% (47,76)	
1415 ♀	2008	0% (36,7)		
1656 ♀	2008			0% (35,52)
1432 ♀	2010	4,5% (19)		

#### Fidelidad a las áreas de acción interanuales de los guanacos migratorios.

##### Guanacos equipados con radiocollar VHF

Los 11 guanacos migratorios equipados con radiocollar VHF mostraron una fidelidad media interanual a las áreas usadas durante el verano y estación cálida de 17,9% (DE =13,8; rango 0-43%; n =31 polígonos superpuestos). La hembra 415 tuvo fidelidad de 5% entre el área usada en el verano 2007 y 2008 y de 1% entre el área de 2007 y 2009. Sin embargo, entre el verano 2008 y 2009 la fidelidad de esa hembra fue del 0% y la distancia entre el centro de cada área de verano fue de 8 km. Por otro lado, dos hembras tuvieron la máxima fidelidad para la estación estival con 43% de superposición entre el

área usada en la estación cálida 2007 y 2009 (Id 334) y estación cálida 2007 y 2008 (Id 354) (Tabla 4.6, fig. 4.7 e, k).

Para todos los guanacos migratorios equipados con radiocollar VHF y monitoreados por más de un año en su conjunto, la distancia media interanual entre los puntos centrales de las áreas de verano y estación cálida fue de 6,42 km (DE=4,31, rango 1-22 km; n=31). La máxima distancia fue de 22 km entre el centro del área del verano 2007 y 2009 de la hembra 474 y correspondió a una fidelidad muy baja (0,1%). La menor distancia interanual entre puntos centrales fue de 1 km entre el área utilizada en la estación cálida 2007 y la estación cálida 2008 por la hembra 354 (Tabla 4.6).

No hubo diferencias significativas en la fidelidad promedio a las áreas de verano o estación cálida utilizadas en años sucesivos por las hembras ( $\bar{x}$ =19,6%; DE =14,29; rango 0 - 43%; n=22) y machos ( $\bar{x}$ =13,5%; DE =12,24 rango 2 - 37%; n=9) (t-value =1,12; g.l.=29; p=0,27) (Tabla 4.6).

La fidelidad a las áreas de invierno se calculó para 22 polígonos de los 11 individuos migratorios marcados con radiocollar VHF. Las áreas ocupadas durante el invierno en años sucesivos tuvieron un promedio de superposición de 9,6% (DE=9,15; rango 0-26%), significativamente menor que el 17,9% de fidelidad en las áreas de verano (t-value= 2,46; g.l.= 51, p=0,017).

La distancia media entre centroides de polígonos interanuales de invierno fue 20,1 km (DE=14,49; rango 2,6-54 km), significativamente mayor que la distancia media para las áreas de verano (6,4 km) (Mann-Whitney U Test=91,5; p= 0,00007). La mayor distancia fue de 54 km entre el punto central del área ocupada en el invierno del año 2007 y 2008 por el guanaco macho 56,

cuya superposición fue del 10%. La menor distancia entre polígonos de invierno fue de 2,6 km y correspondió, también, a un guanaco macho (Id 26) en los inviernos 2006 y 2008. La mayor fidelidad entre áreas de invierno la mantuvo la hembra 394 con 26% de superposición entre la superficie ocupada en 2008 y 2009. Dos hembras (213 y 415) no mostraron superposición entre las áreas de invierno 2007 y 2008, los únicos años en que estas hembras tuvieron información para esta estación. Entre los machos, solo el guanaco Id 26 no superpuso sus rangos invernales del año 2007 y 2009, pero si tuvo superposición en el resto de los años (Tabla 4.6).

Tabla 4.6. Fidelidad a las áreas de acción estacionales entre años sucesivos de guanacos migratorios equipados con radiocollar VHF en Payunia. Se reporta el índice de superposición (%) y la distancia entre centroides de los polígonos en km. En **negrita** se evidencian los promedios parciales (individuales) y DE. V= Verano, I= Invierno, E.C.= Estación cálida

Id y sexo	Años	Índice de superposición-distancia entre centroides		
		V - V	E.C. - E.C.	I - I
<b>26</b> ♂	2006-2007	22% - 2,7		0,3% - 32,2
	2006-2008	5,5% - 6,6		15% - 2,6
	2007-2008	7,4% - 4		2% - 30
	2006-2009			6% - 9,4
	2007-2009			0% - 41
	2008-2009			14% - 11
			<b>11,6% (4,4 ± 1,9)</b>	
<b>56</b> ♂	2006-2007	3% - 9		10% - 54
	2006-2008	37% - 3,22		12% - 12
	2006-2009	11% - 9		
	2007-2008	2% - 8,7		1% - 27
	2007-2009	27% - 2		
	2008-2009	7% - 7,8		
			<b>14,5% (6,6 ± 3,16)</b>	

<b>97</b> ♂	2006-2007	16% - 7		24% - 4
	2006-2008	26% - 4		
	2006-2009	18% - 4,4		
	2007-2008	5% - 10,3		
	2007-2009	27% - 9,3		
	2008-2009	10,5% - 3,5		
		<b>17% (6,4 ± 2,9)</b>		
<b>213</b> ♀	2007-2008	42% - 2,3		0% - 48,5
	2007-2009	30% - 5		
	2008-2009	38% - 2,5		
			<b>37% (3,3 ± 1,5)</b>	
<b>334</b> ♀	2007-2008		19% - 7	6,5% - 14,4
	2007-2009		43% - 3	
	2008-2009		29% - 6	
			<b>30,3% (5,3 ± 2)</b>	
<b>354</b> ♀	2007-2008		43% - 1	12% - 11
	2007-2009			
	2008-2009			
<b>394</b> ♀	2007-2008	27,5% - 2,2		7% - 13
	2007-2009	7% - 12,25		25,6% - 7,5
	2008-2009	7% - 14		26% - 9,1
			<b>14% (9,4 ± 6,4)</b>	<b>19% (9,9 ± 2,8)</b>
<b>415</b> ♀	2007-2008	5% - 5,3		0% - 35
	2007-2009	1,1% - 4		
	2008-2009	0% - 8		
		<b>2% (5,8 ± 2)</b>		
<b>474</b> ♀	2007-2009	0,1% - 22,1		3% - 13,2
<b>495</b> ♀	2007-2008	14% - 8		2% - 24
	2007-2009			26% - 19
	2008-2009			15% - 8
				<b>14,3% (17 ± 8,1)</b>
<b>514</b> ♀	2007-2008	24% - 4,8		3% - 16

## Guanacos equipados con radiocollar GPS

Durante los 21 meses de seguimiento de los guanacos migratorios equipados con radiocollar GPS, 4 guanacos utilizaron los dos años áreas de verano y estación cálida, el individuo restante que se desplazó (Id 1656) en los dos años de seguimiento ocupó áreas semejantes durante primavera-verano-otoño. La fidelidad media interanual a las áreas usadas durante el verano (o estación cálida) fue de 29,75% (DE =10,69; rango 17-40%; n =4 polígonos). La mayor fidelidad fue del 40%, mantenida por la hembra Id 1376 entre área de verano 2008 y 2009 con solo 1,6 km de distancia entre centroides de área. La menor fidelidad fue de la hembra Id 1226 entre temporada cálida de 2008 y 2009, cuando solapó dichas área un 17 % (tabla 4.7). La distancia media interanual entre los puntos centrales de las áreas de verano y estación cálida fue de 3 km (DE=2,63, rango 0,6 – 6,6 km; n=4) (Tabla 4.7).

La fidelidad al área de invierno se calculó solo para la hembra Id 1.226 debido a que fue la única que tuvo datos suficientes para esta estación en dos años. El solapamiento del área de invierno 2008 y 2009 fue del 59% distando 13,5 km los centroides de dichas áreas (Tabla 4.7). La fidelidad mantenida al área de invierno fue similar a la fidelidad media del área de verano (o estación cálida) en los dos años de registro de datos para los cinco guanacos migratorios equipados con radiocollar GPS (t-value =-2,44; g.l.=3; p=0,092). No obstante, la distancia media entre centroides de de dichas áreas sí fue diferente (t-value =-3,57; g.l.=3; p=0,037), influyendo el mayor tamaño de las áreas de invierno para este resultado.

Tabla 4.7. Fidelidad a las áreas de acción estacionales entre años sucesivos de guanacos migratorios equipados con radiocollar GPS en Payunia. Se reporta el índice de superposición (%) y la distancia entre centroides de los polígonos en km. V= Verano, I= Invierno, E.C.= Estación cálida; P-O= Primavera-verano, P-V-O= Primavera-verano-otoño

Id y sexo	Año	Superposición-distancia entre centroides					
		V/V	V/T.C.	I/I	E.C.-E.C.	P-O/P-O	P-V-O/P-V-O
1376 ♀	2008-2009	40% (1,6)					
1226 ♀	2008-2009			59% (13,5)	17% (3,2)		
1415 ♀	2008-2009	37% (0,6)				61% (3,9)	
1656 ♀	2008-2009						21% (4,3)
1432 ♀	2010-2011		25% (6,6)				

Superposición, distancia y fidelidad de áreas usadas por guanacos no migratorios.

Guanacos equipados con radiocollar VHF

El índice de superposición promedio entre áreas de acción anuales utilizadas en años sucesivos para los once guanacos no migratorios equipados con radiocollar VHF fue de 29,5% (rango 8 - 43,3%; DE=10,17). La fidelidad a las superficies utilizadas anualmente fue mayor para los guanacos residentes que los guanacos migratorios para sus áreas de verano (17,8 %) (t-value=-2, 55; g.l.=40; p=0,014) e invierno (9,8%) (t-value= -5,51; g.l.=30; p=0,00005) (Tabla 4.8).

Por otro lado, la distancia media entre los centroides de cada área anual de los guanacos residentes fue de 6,9 km (DE=3,63 km). Esta distancia fue similar a los km que separan los centroides de áreas de verano de los guanacos migratorios (con radiocollar VHF) (6,4 km; t-value =-0,32; g.l.=40; p=0,74) y menor que la distancia entre las áreas de invierno de años sucesivos (20,2 km; Mann-Whitney U Test=32,5; p=0,002) y que la distancia entre centroides de áreas de acción de verano e invierno de los individuos migratorios (37,1 km; Mann-Whitney U Test=1; p=0,000009) (Tabla 4.8).

Tabla 4.8. Índice de superposición (%) y distancia (km) entre centroides de polígonos correspondientes a áreas de acción anuales para guanacos no migratorios equipados con radiocollar VHF en Payunia.

Id y sexo	Años												Promedio ± DE	
	2006/2007		2006/2008		2006/2009		2007/2008		2007/2009		2008/2009			
	%	km	%	km	%	km	%	km	%	km	%	km	%	km
<b>47</b> ♂	60	6,3	20	5			35	7					38,3 ± 20,21	6,1 ± 1
<b>75</b> ♂	41	4	14	5			18	6,5					24,3 ± 14,6	5,2 ± 1,2
<b>86</b> ♂	7	9	18	8	21	10	17	4,5	18	3	50	3	21,8 ± 14,6	6,2 ± 3,1
<b>14</b> ♂	24,5	6	46	1,4	15	3,4	32	6,7	20	4,6	36	3,3	29 ± 11,3	4,2 ± 1,9
<b>65</b> ♂	36	6,75	40	5			54	3					43,3 ± 9,4	4,9 ± 1,9
<b>105</b> ♂	28	12,63	48	1	27	7	23	12	38	6,23	22	6	31 ± 10	7,4 ± 4,2
<b>114</b> ♂	29	3,5	21,5	5,2			35	3,4					28,5 ± 6,8	4 ± 1
<b>253</b> ♀											8	17	8	17
<b>372</b> ♀							42	2,6	40	9,5	33	10,7	38,3 ± 4,7	7,6 ± 4,4
<b>434</b> ♀							31	6,3	22	11,5	16	6,7	23 ± 7,5	8,2 ± 2,9
<b>454</b> ♀							39	5,6	35	2	44	7,4	39,3 ± 4,5	5 ± 2,7
<b>Total</b>													29,5 ± 10,17	6,9 ± 3,63

## Guanacos equipados con radiocollar GPS

La hembra Id 1516 fue el único guanaco residente equipado con radiocollar GPS. Como su collar se desprendió antes de cumplirse dos años de seguimiento no se pudo estimar superposición entre años, fidelidad ni distancia entre puntos centrales de las áreas anuales.

## Variación altitudinal estacional

Seis de los once guanacos equipados con radiocollar VHF que se desplazaron estacionalmente mostraron diferencias significativas entre las alturas medias de los meses cálidos y los restantes meses (Tabla 4.9, Fig. 4.1 anexo). En estos seis guanacos el desplazamiento altitudinal estaría acompañando los movimientos estacionales descritos anteriormente. Los períodos de menor altura correspondieron al otoño, invierno e inicio de la primavera, mientras que en el final de primavera y verano (noviembre a marzo) se registraron las alturas más elevadas.

El patrón de variación altitudinal estacional más pronunciado se observó en los guanacos machos Id 26 y 97 (machos) y hembras 213, 474 y 514 (hembras), que ocuparon áreas en la estación cálida con alturas superiores a los 1650 msnm. El resto de los individuos no superaron la altura media de 1550 msnm en todo el año.

Tabla 4.9. Comparación de la alturas medias (en msnm;  $\pm$  DE) de las áreas utilizadas en los meses cálidos y fríos (Abril-Octubre, a excepción del individuo Id 97 para el cual este periodo fue de Junio a Octubre e Id 354 Abril a Julio) para once guanacos equipados con radiocollares VHF que migraron estacionalmente en Payunia. Entre paréntesis número de puntos con el que se calculó la altura media. Se reportan los resultados de de las pruebas estadísticas correspondientes.

Id	Altura $\pm$ DE Meses cálidos	Altura $\pm$ DE Meses fríos	Valor Test-t o U						
			F	p	t	p	g.l.	U	p
26	1748,6 $\pm$ 262,8 (n=68)	1544 $\pm$ 185,3 (n=71)	2,01	0,004	-5,3	0,0001	137	373,5	0,0001
56	1445,7 $\pm$ 33,94 (n=62)	1452,1 $\pm$ 122,9 (n=68)	13,1	0,0001	0,39	0,69	128	2076	0,88
97	1782,1 $\pm$ 299,23 (n=105)	1586,3 $\pm$ 225,15 (n=60)	1,76	0,018	4,4	0,0001	163	2154	0,0001
213	1709,02 $\pm$ 213,52 (n=63)	1552,16 $\pm$ 203,03 (n=64)	1,1	0,69	4,24	0,0004	125		
334	1475,95 $\pm$ 85,33 (n=37)	1443,4 $\pm$ 122,57 (n=29)	2,06	0,04	1,27	0,2	64	440	0,21
354	1481 $\pm$ 134,26 (n=63)	1440 $\pm$ 90,70 (n=63)	2,19	0,029	1,45	0,15	88	819,5	0,784
395	1549,3 $\pm$ 122,7 (n=58)	1501,5 $\pm$ 128,36 (n=69)	1,09	0,73	2,13	0,034			
415	1454,4 $\pm$ 65,12 (n=34)	1473,1 $\pm$ 91,02 (n=53)	1,95	0,04	-1,04	0,3	85	693	0,07
474	1602,8 $\pm$ 200,33 (n=46)	1499,9 $\pm$ 172,4 (n=50)	1,34	0,3	2,7	0,0081	94		
495	1518,8 $\pm$ 120,3 (n=29)	1549,7 $\pm$ 40,4 (n=52)	1,36	0,38	-0,99	0,32	79		
514	1684,3 $\pm$ 205,66 (n=40)	1518,69 $\pm$ 143,7 (n=36)	2,05	0,034	4,02	0,0001	74	394	0,0002

Los guanacos residentes con radiocollar VHF también usaron áreas más elevadas durante los meses cálidos, descendiendo en altura durante los meses fríos (Tabla 4.10, Fig.4.2 anexo). Nueve individuos mantuvieron este patrón de variación altitudinal.

Tabla 4.10. Comparación de la alturas medias (en msnm;  $\pm$  DE) de las áreas utilizadas en los meses cálidos y fríos (Abril-Octubre, a excepción del individuo Id 65 y114 para los cuales periodo fue de Abril a Septiembre e Id 105 de Mayo a Octubre) para once guanacos con comportamiento residente equipados con radiocollares VHF en Payunia. Entre paréntesis el número de puntos con el que se calculó la altura media. Se reportan los resultados de de las pruebas estadísticas correspondientes.

Id	Altura $\pm$ DE Meses cálidos	Altura $\pm$ DE Meses fríos	Valor Test-t o U						
			F	p	t	p	g.l.	U	p
14	1721,4 $\pm$ 229,2 (n=76)	1602,4 $\pm$ 171,2 (n=121)	1,79	0,004	4,15	0,0004	195	2909	0,017
47	1752 $\pm$ 251,33 (n=47)	1552,9 $\pm$ 160,55 (n=78)	2,45	0,004	5,41	0,0001	123	982	0,001
65	1722 $\pm$ 216,1 (n=49)	1548,7 $\pm$ 177,6 (n=60)	1,48	0,15	4,59	0,0001	107		
75	1600,9 $\pm$ 343,06 (n=41)	1494 $\pm$ 178,61 (n=60)	3,68	0,0006	1,98	0,049	99	938	0,043
86	1748,3 $\pm$ 216,64 (n=48)	1541 $\pm$ 160,1 (n=71)	1,83	0,021	6	0,0001	117	841,5	0,0001
105	1814,8 $\pm$ 256,9 (n=69)	1628,3 $\pm$ 165 (n=83)	2,42	0,0001	5,4	0,0001	150	1779,5	0,0001
114	1765,1 $\pm$ 263,2 (n=83)	1539,3 $\pm$ 183,9 (n=69)	2,05	0,002	6,01	0,0001	150	1452,5	0,0001
253	1459,8 $\pm$ 33,25 (n=29)	1490,1 $\pm$ 135 (n=35)	16,48	0,0001	-1,18	0,24	62	436,5	0,34
372	1443,6 $\pm$ 53,24 (n=55)	1499,7 $\pm$ 148,97 (n=79)	7,83	0,0001	-2,67	0,0085	132	1342,5	0,0001
434	1449,4 $\pm$ 38,95 (n=37)	1470,7 $\pm$ 78,66 (n=57)	4,08	0,0002	-1,53	0,13	92	800	0,049
454	1450,5 $\pm$ 32,72 (n=50)	1506,3 $\pm$ 112,45 (n=63)	11,81	0,0001	-3,39	0,0001	111	1047	0,0023

Los cinco guanacos identificados como migratorios de los seis guanacos equipados con collares GPS mostraron diferencias significativas (Tabla 4.11) entre las alturas medias de los meses cálidos y los restantes meses (Fig. 4.3 anexo). Para estos individuos los desplazamientos altitudinales que acompañaron los movimientos estacionales longitudinales descritos anteriormente fueron más

pronunciados que en el caso de los guanacos con radiocollar VHF. Al igual que en el caso de guanacos migratorios con collares VHF, los meses de menor altura correspondieron al otoño, invierno e inicio de la primavera.

El guanaco 1516, descrito como individuo residente, fue la excepción al patrón de movimiento altitudinal mantenido por los otros cinco guanacos con collares GPS. Entre el otoño y el inicio de la primavera (de abril a octubre) utilizó un área con altura significativamente mayor que el resto del año (Tabla 4.11, Fig. 4.3 anexo).

Tabla 4.11. Comparación de la alturas medias (en msnm;  $\pm$  DE) de las áreas utilizadas en los meses cálidos y fríos (Abril-Octubre, a excepción del individuo 1226 para el cual este periodo fue de Junio a Octubre) por seis guanacos equipados con collares GPS en Payunia. Entre paréntesis número de puntos con el que se calculó la altura media. Se reportan los resultados de de las pruebas estadísticas correspondientes.

Id	Altura $\pm$ DE meses cálidos	Altura $\pm$ DE meses fríos	Valor Test-T o U						
			F	p	t	p	g.l	U	p
1226	1721 $\pm$ 120,6, (n=425)	1503 $\pm$ 73,1 (n=207)	2,7	0,35	3,6	0,005	10		
1376	2302 $\pm$ 273,2 (n=301)	1706 $\pm$ 167,6 (n=362)	2,65	0,27	4,7	0,0008	10		
1415	2160 $\pm$ 137,6 (n=295)	1500 $\pm$ 74,3 (n=363)	3,4	0,17	10,8	0,0001	10		
1432	1765 $\pm$ 197,8 (n=298)	1332 ( $\pm$ 53,7) (n=341)	13,6	0,01			10	0	0,004
1516	1464 $\pm$ 15,1 (n=308)	1507 $\pm$ 35,7 (n=401)	5,53	0,11	-2,5	0,03	10		
1656	1562 $\pm$ 33,66 (n=332)	1485 $\pm$ 42,4 (n=398)	1,58	0,68	3,3	0,007	10		

## Sentido de desplazamiento de los guanacos migratorios

El 75% (n=12 individuos) de los guanacos migratorios con collares VHF y GPS realizó un recorrido similar, atravesando el área protegida en la dirección sureste a noroeste durante su ruta migratoria y recorriendo en promedio 85 km lineales. El sureste de la reserva fue ocupado durante los meses de invierno (junio a septiembre) y el noroeste de la reserva en los meses de verano (diciembre a marzo) (Figs.4.7 a 4.10).

Dos hembras con radiocollar GPS (Id1415 y 1376) tuvieron un patrón de desplazamiento distinto a los doce guanacos anteriores pero similar entre ellas (Fig. 4.8 b, d). Permanecieron en primavera, otoño e invierno en el noroeste y luego viajaron 47 km lineales en promedio hacia la ladera noroeste del volcán Payún Matrú, donde transcurrieron los meses de verano. Este desplazamiento de verano lo hicieron tanto en el año 2008 como en el 2009, con una alta fidelidad interanual (32 y 15 % respectivamente) (Fig.4.10).

La hembra Id1432 (con collar GPS) también utilizó el noroeste de la reserva en los meses cálidos posteriores a su captura y el sureste de la reserva en los meses fríos, pero en la primavera posterior a su captura no retornó hasta el NO, donde había sido capturada originalmente. Se desplazó solo 28km hacia el oeste, ocupando durante el segundo verano la ladera este del volcán Payún Matrú (Fig.4.8 c). La hembra Id1656 estuvo en el sitio NE (Valle del Zaino y Guadalosos), cerca del área de verano de 1432, durante gran parte del año y en el invierno de 2008 se desplazó al sitio NO. Id1656 fue el único individuo de los migratorios que usó el sitio NO durante el invierno (Fig. 4.8 e). Lamentablemente

no existen datos de una segunda temporada invernal para los guanacos con collares GPS porque los mismos se desprendieron durante la segunda transición de otoño a invierno, 18 meses después de la captura.

#### Sitio ocupado por guanacos residentes

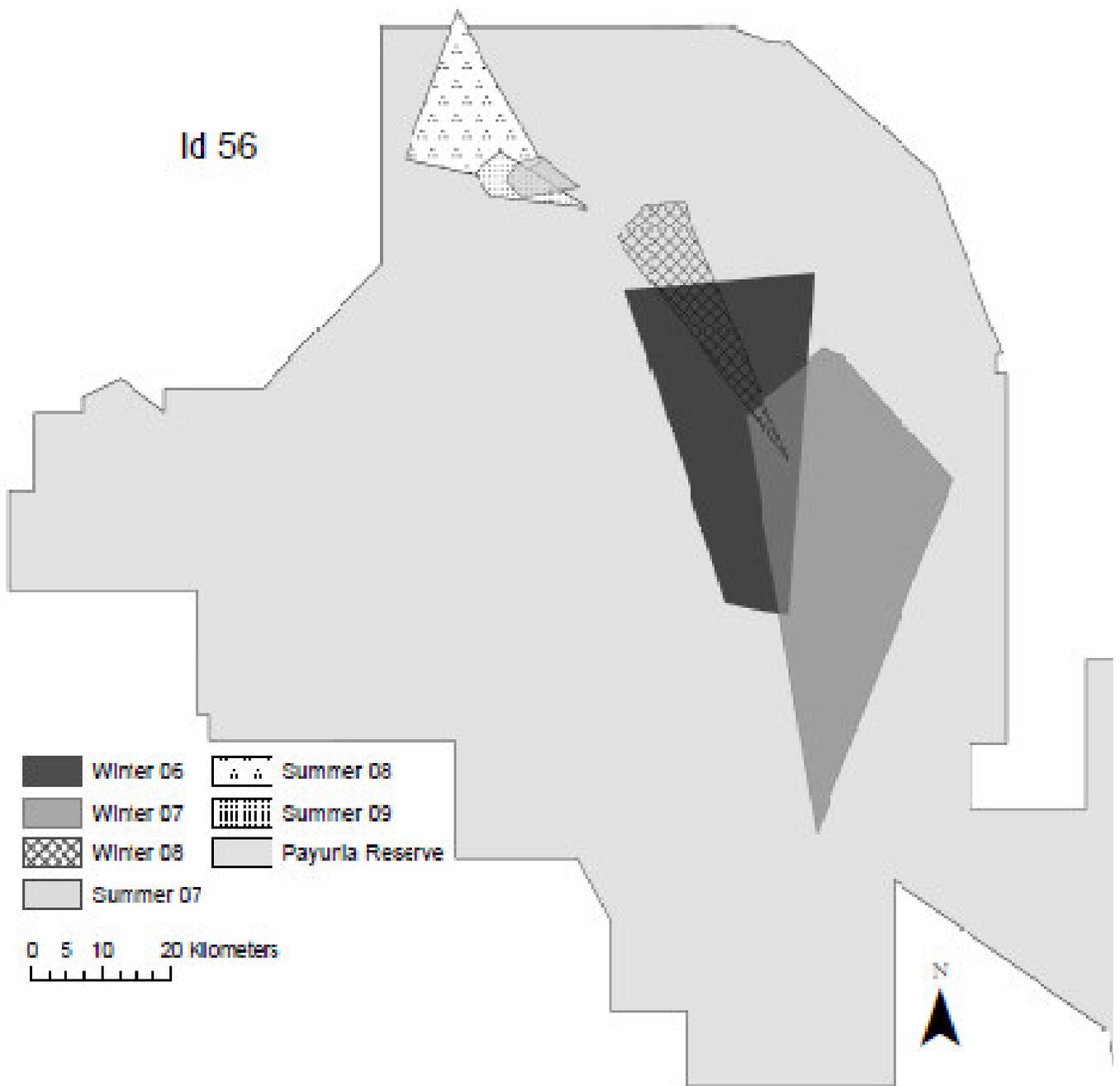
Todos los individuos con comportamiento residente permanecieron en el sitio noroeste durante el transcurso del estudio (Fig. 8 f y Fig. 9). Durante el invierno los guanacos residentes se mantuvieron en el área central del sitio NO. Desde allí realizaron cortos desplazamientos en el verano, entre 7 y 15 km aproximadamente, hacia el oeste donde se superpusieron, parcialmente, con las áreas de verano de los individuos migratorios.

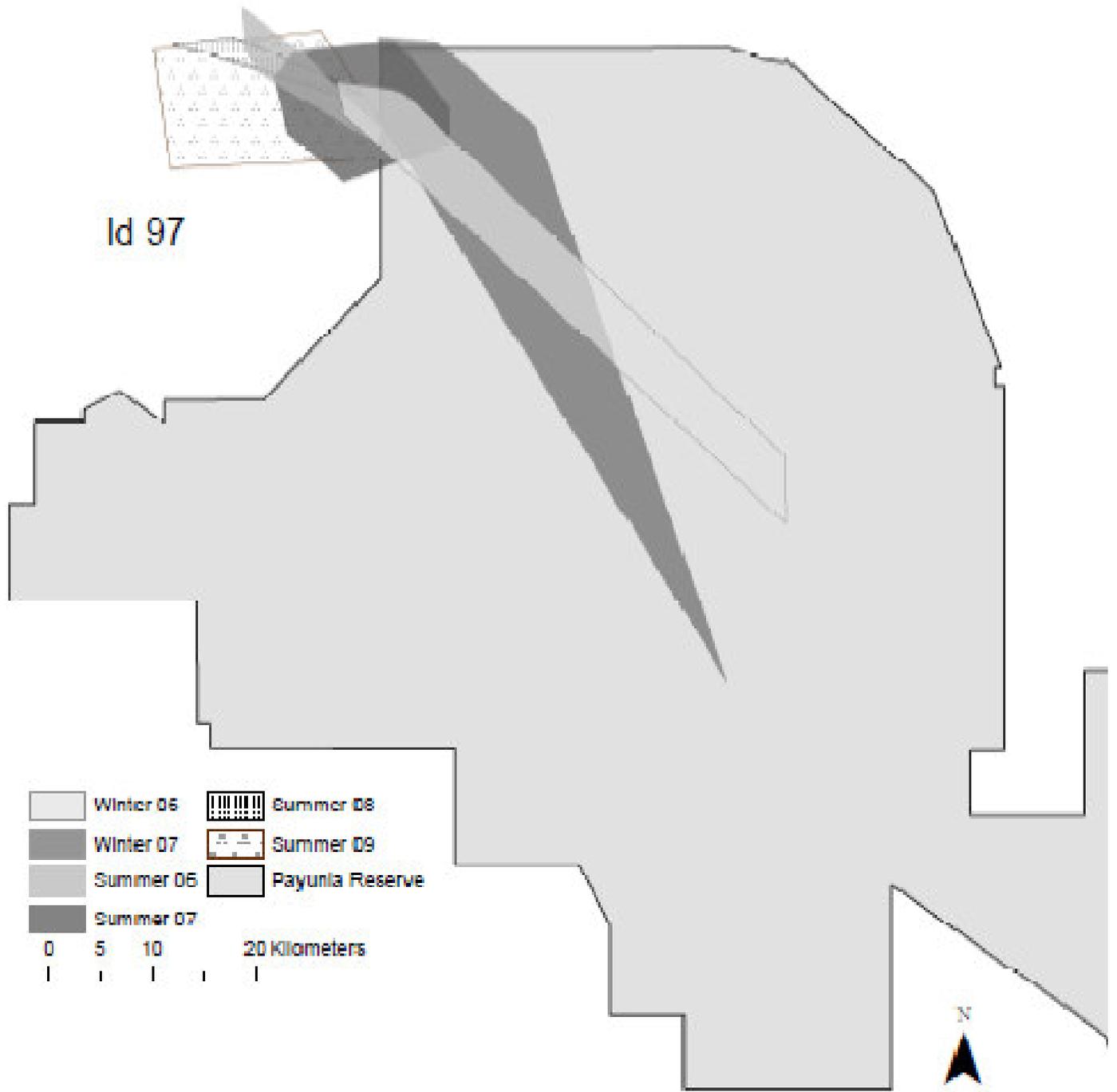
Fig. 4.7. Mapa de la Reserva La Payunia en la cual se evidencian las áreas de acción estacionales (MPC) de guanacos equipados con radiocollar VHF que tuvieron desplazamiento migratorio.

a)

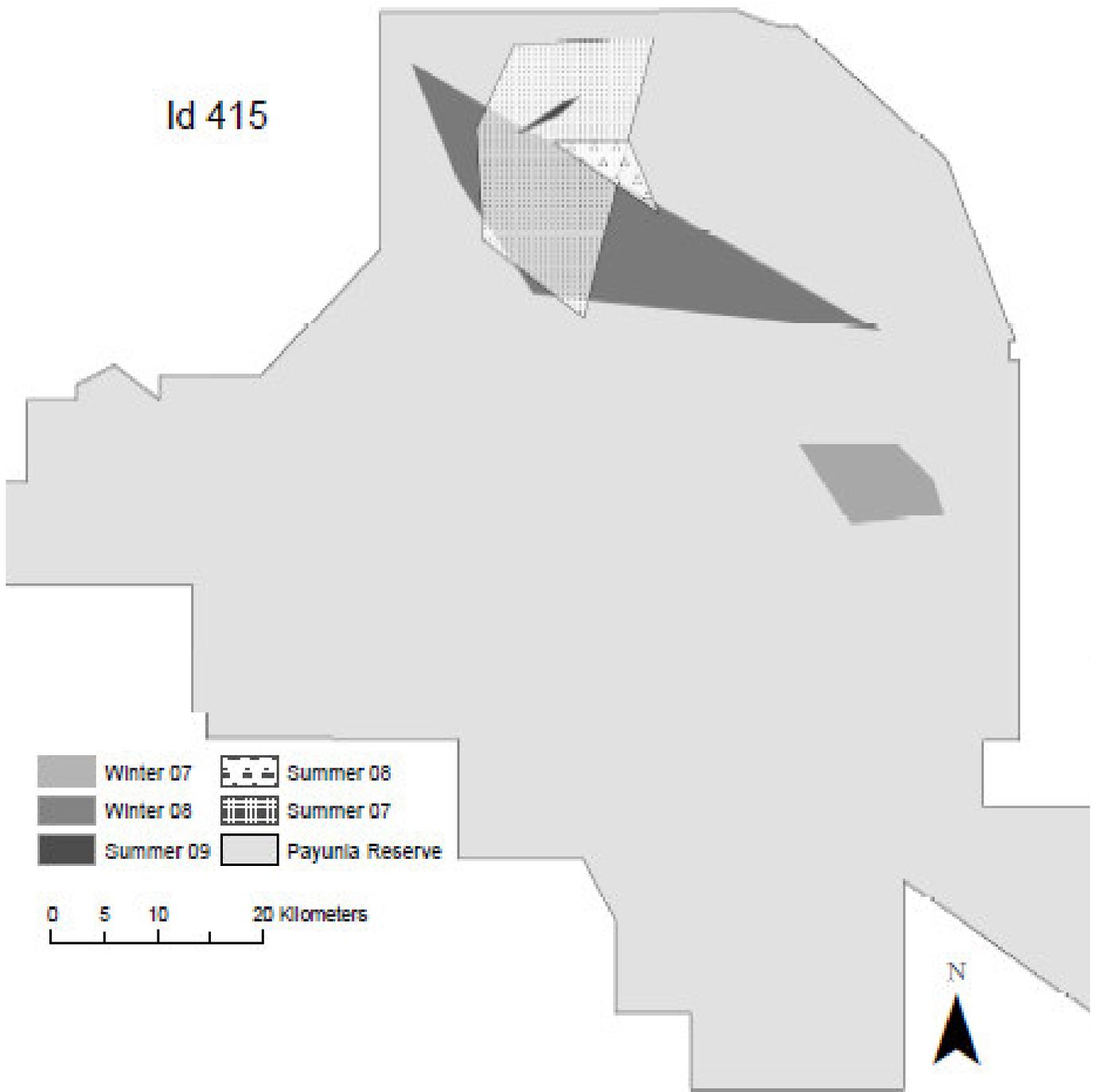


b)



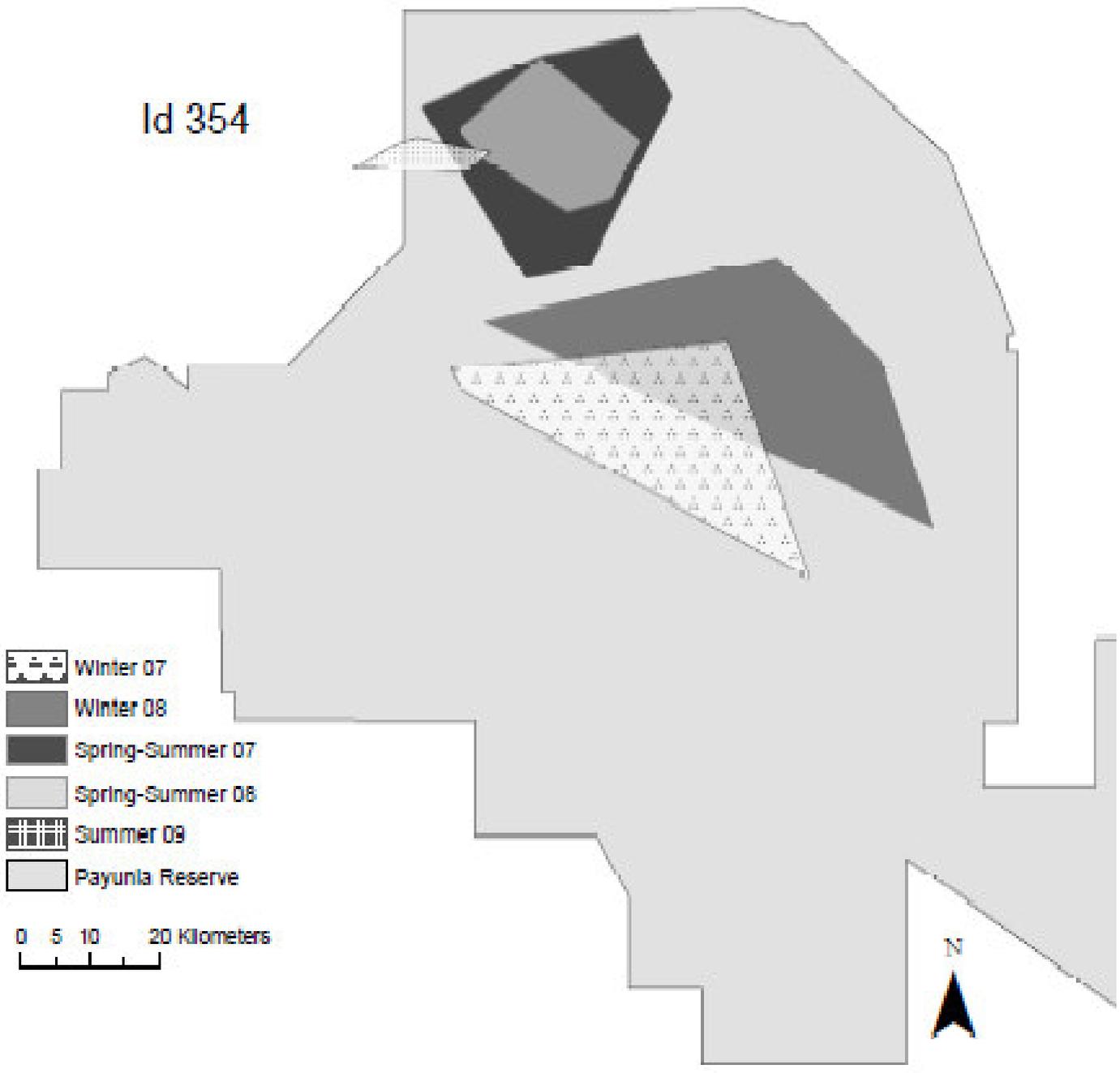


c)

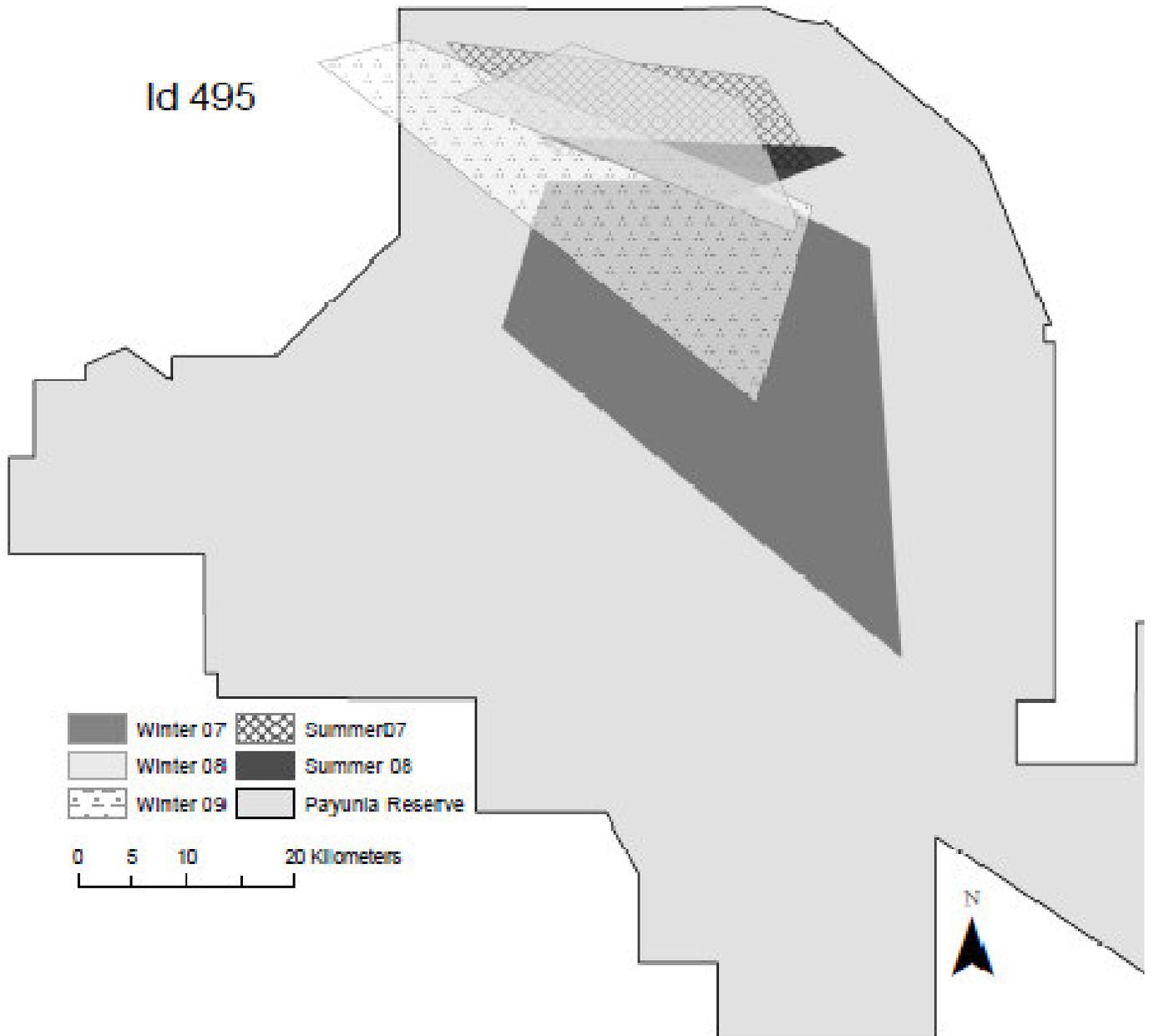


d)

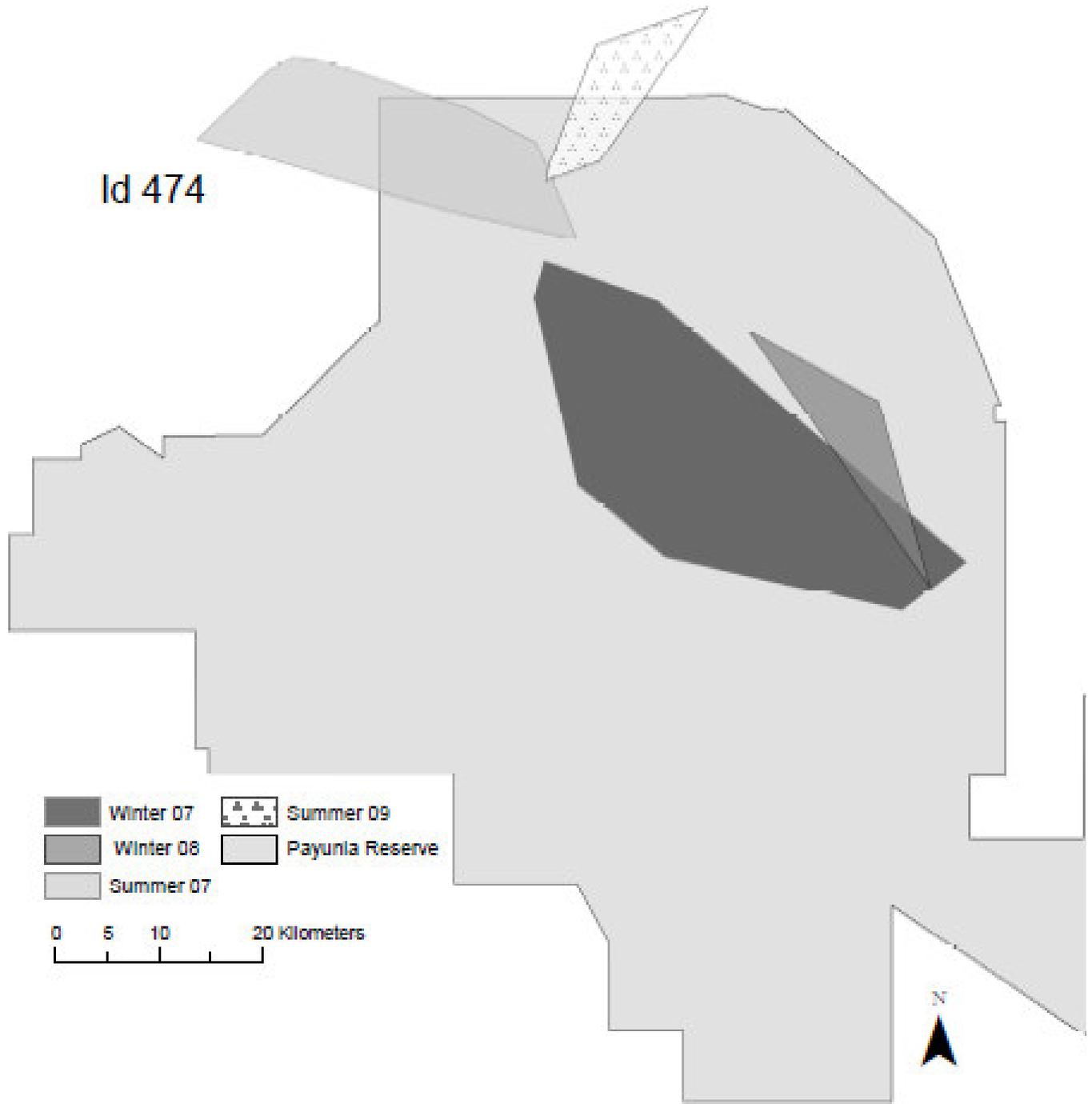
Id 354



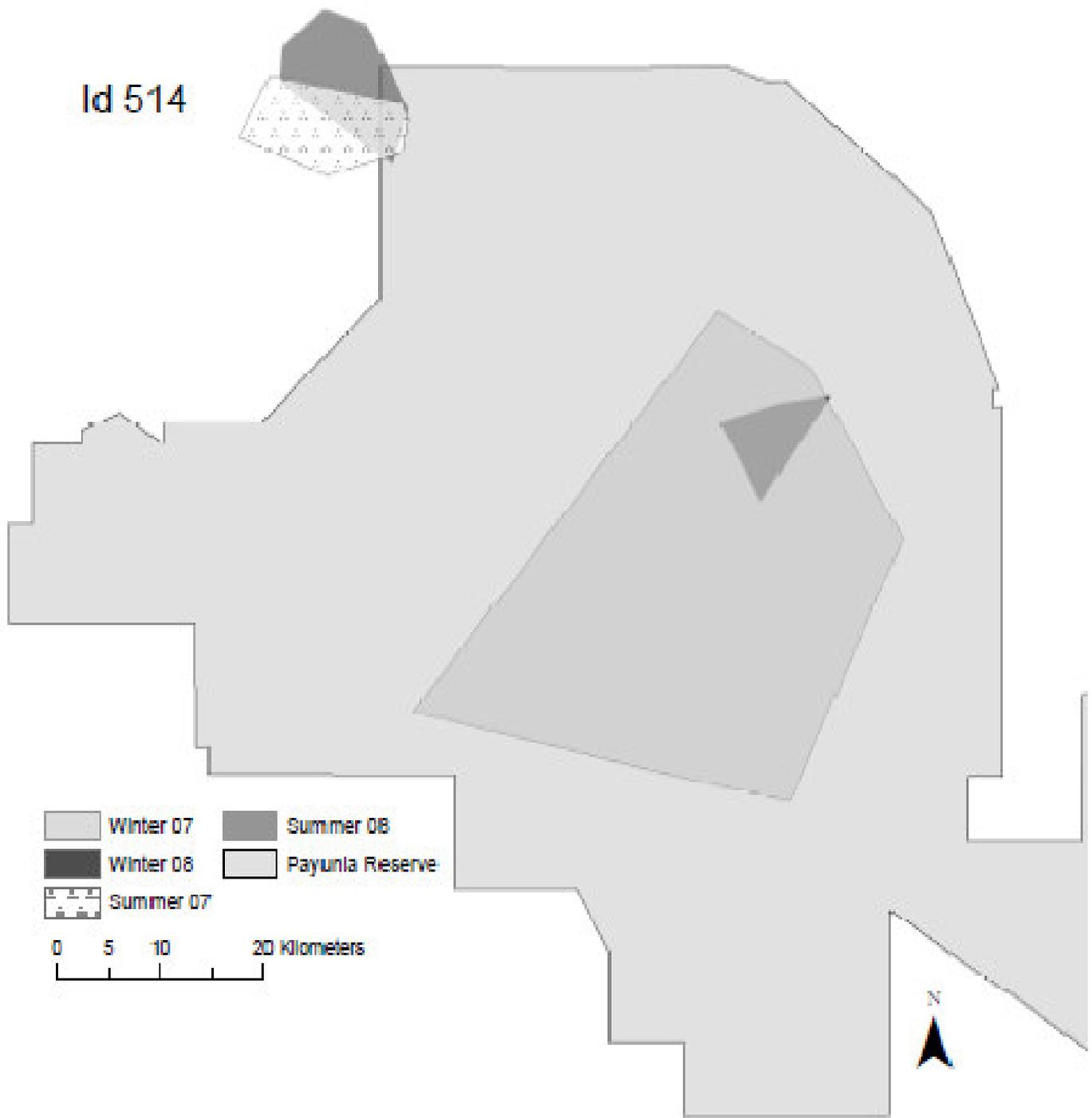
e)



f)

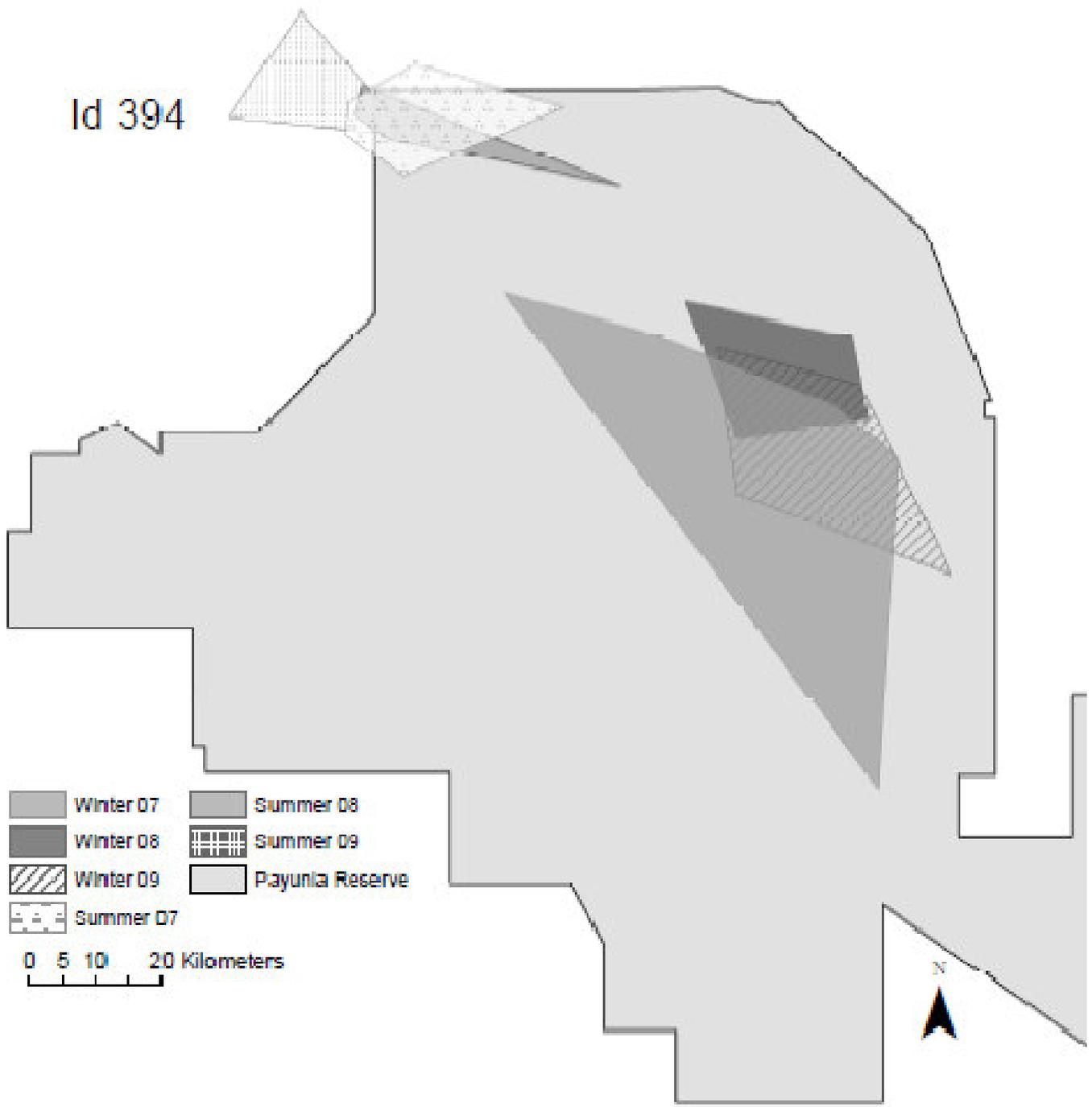


9)



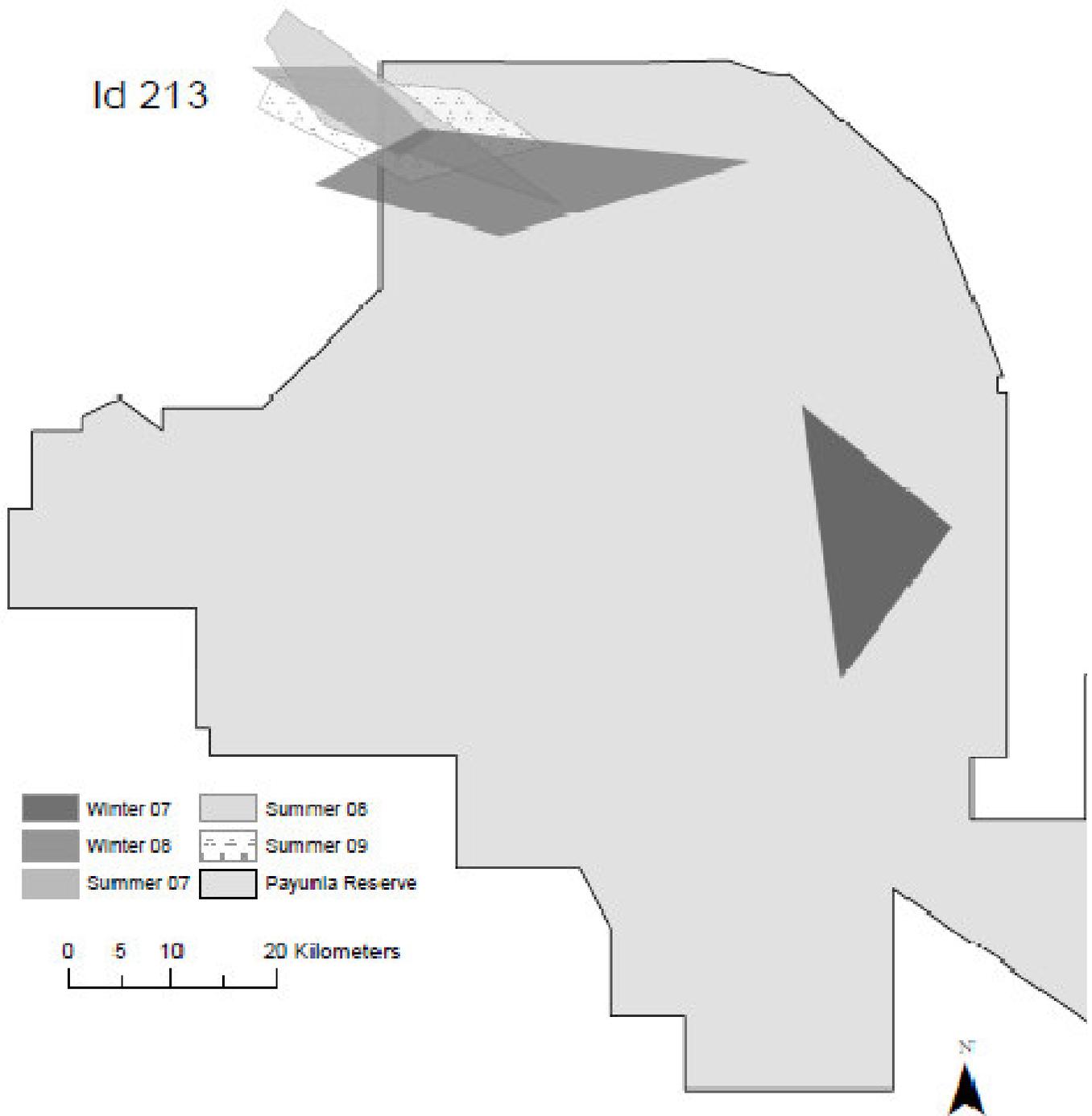
h)

Id 394

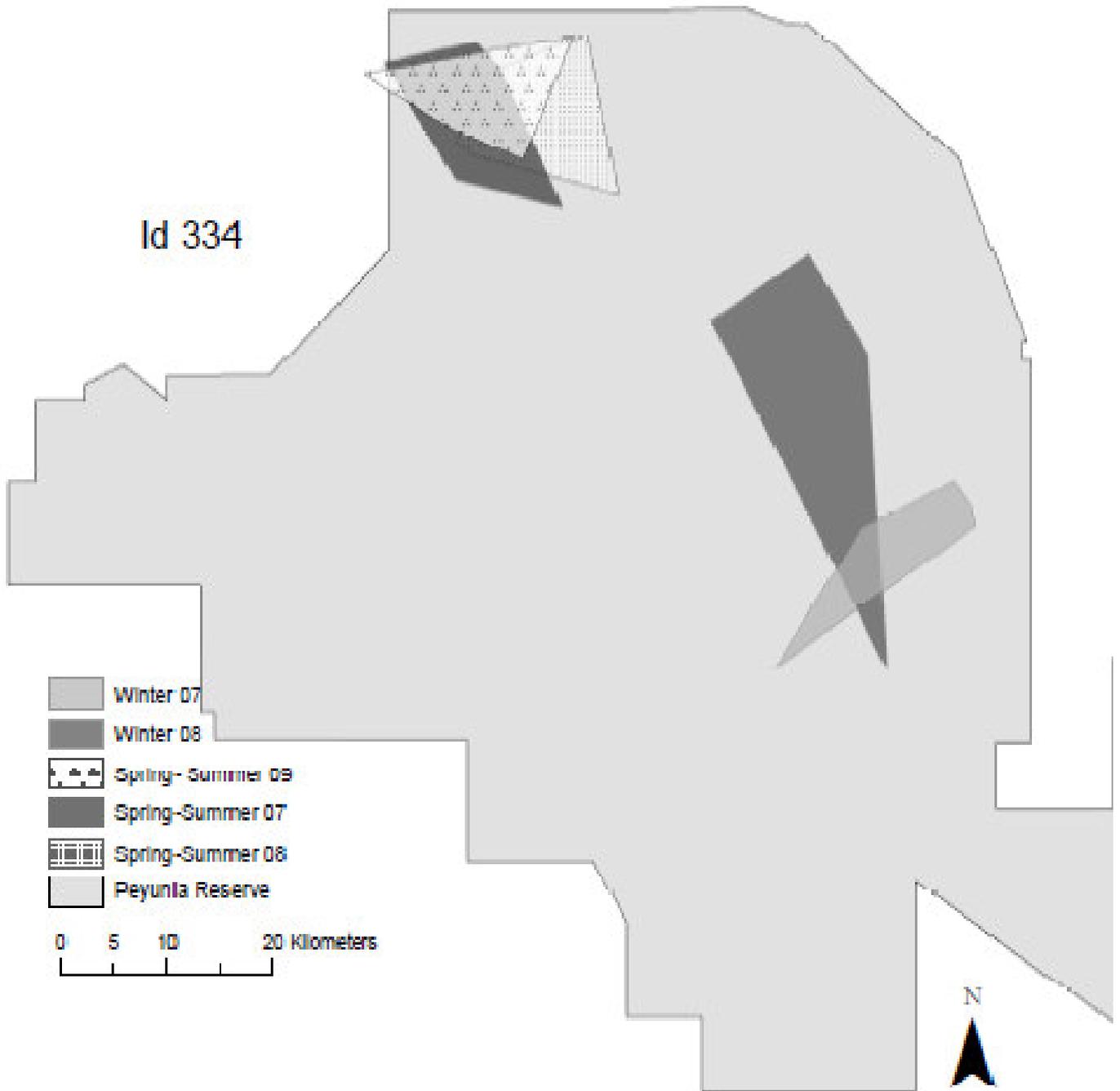


i)

Id 213



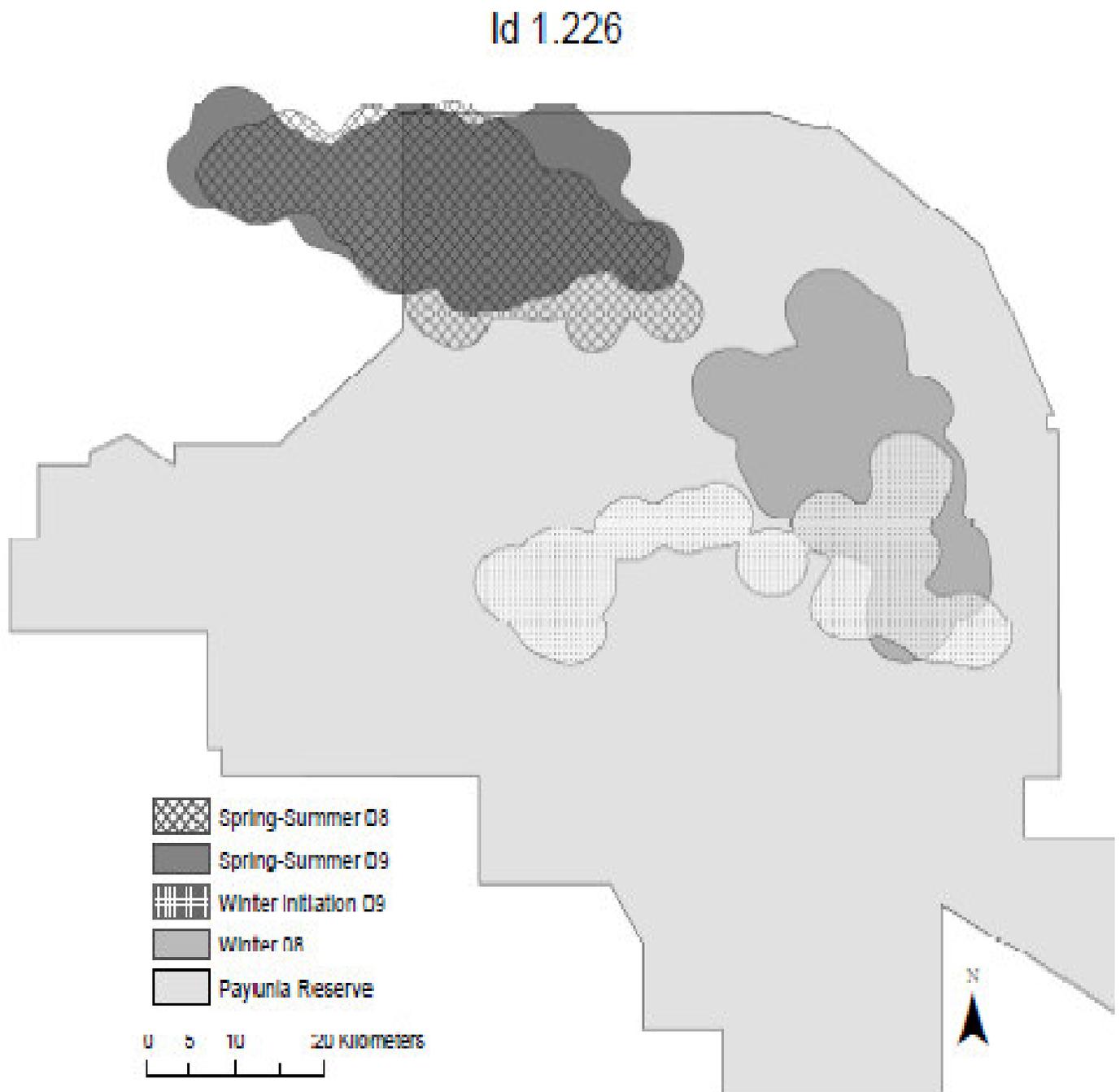
j)



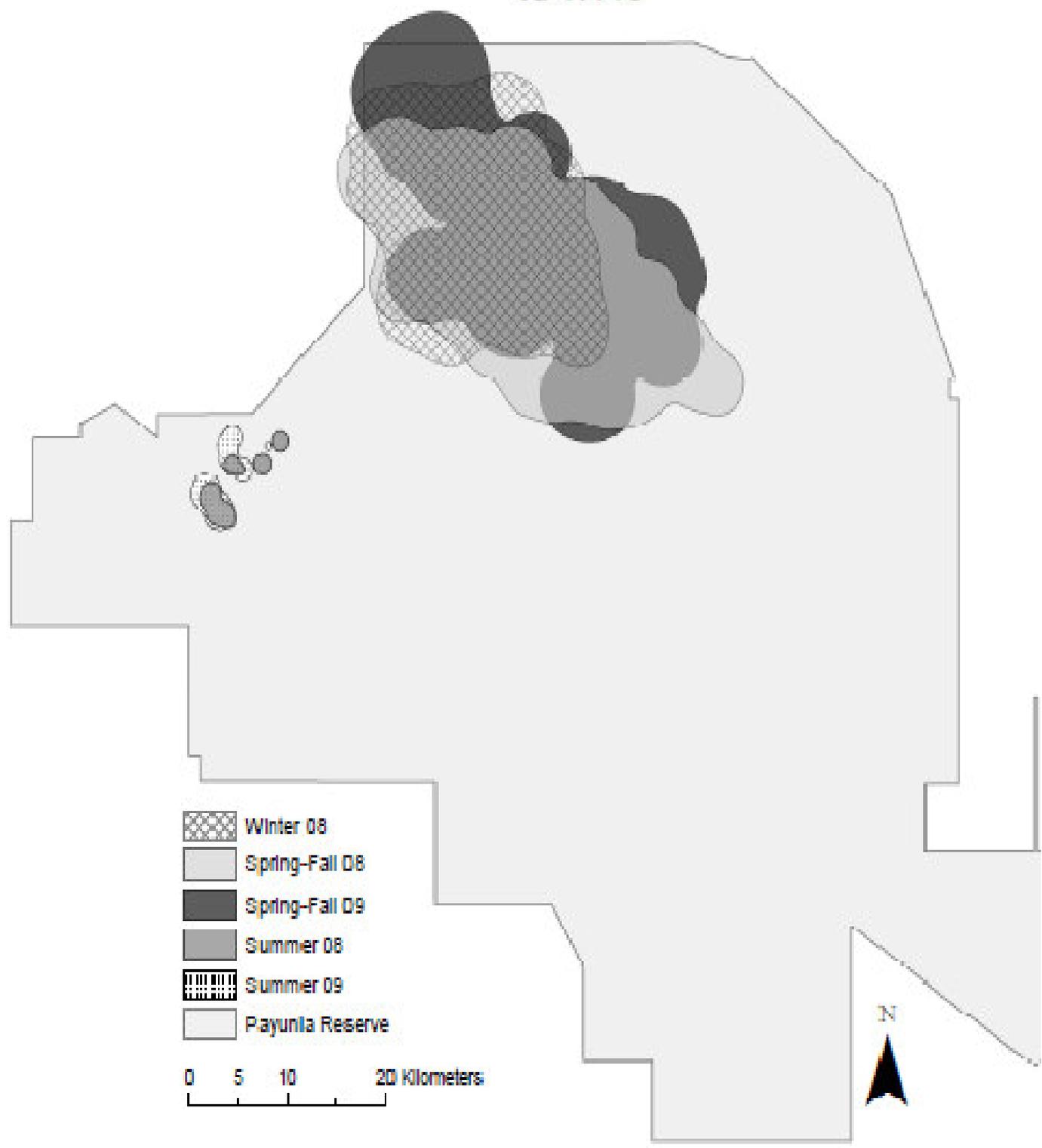
k)

Fig.4.8. Mapa de la Reserva La Payunia en la cual se evidencian las áreas de acción estacionales (Kernel) de guanacos equipados con radiocollar GPS que tuvieron desplazamiento migratorio.

a)

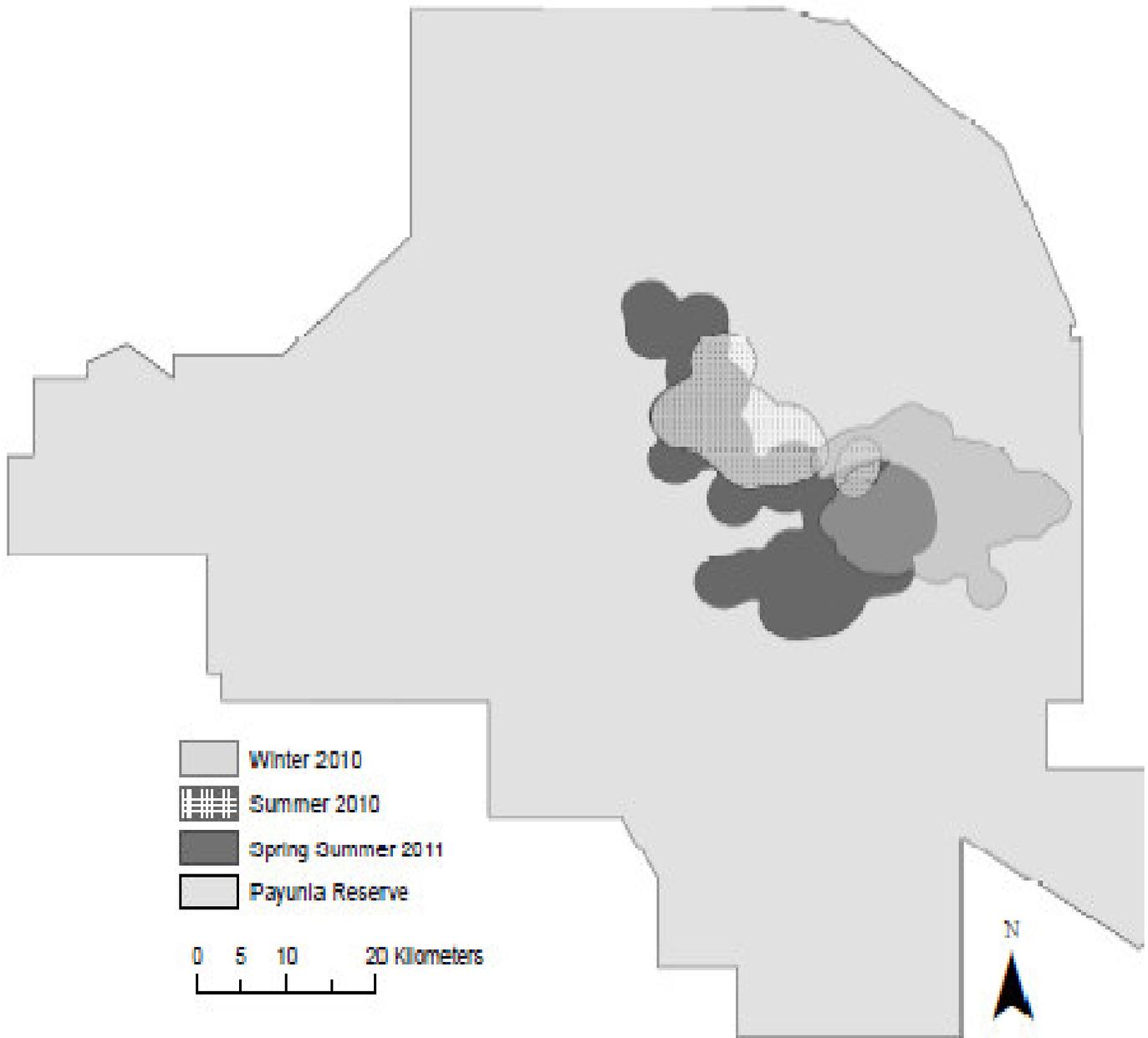


**Id 1.415**



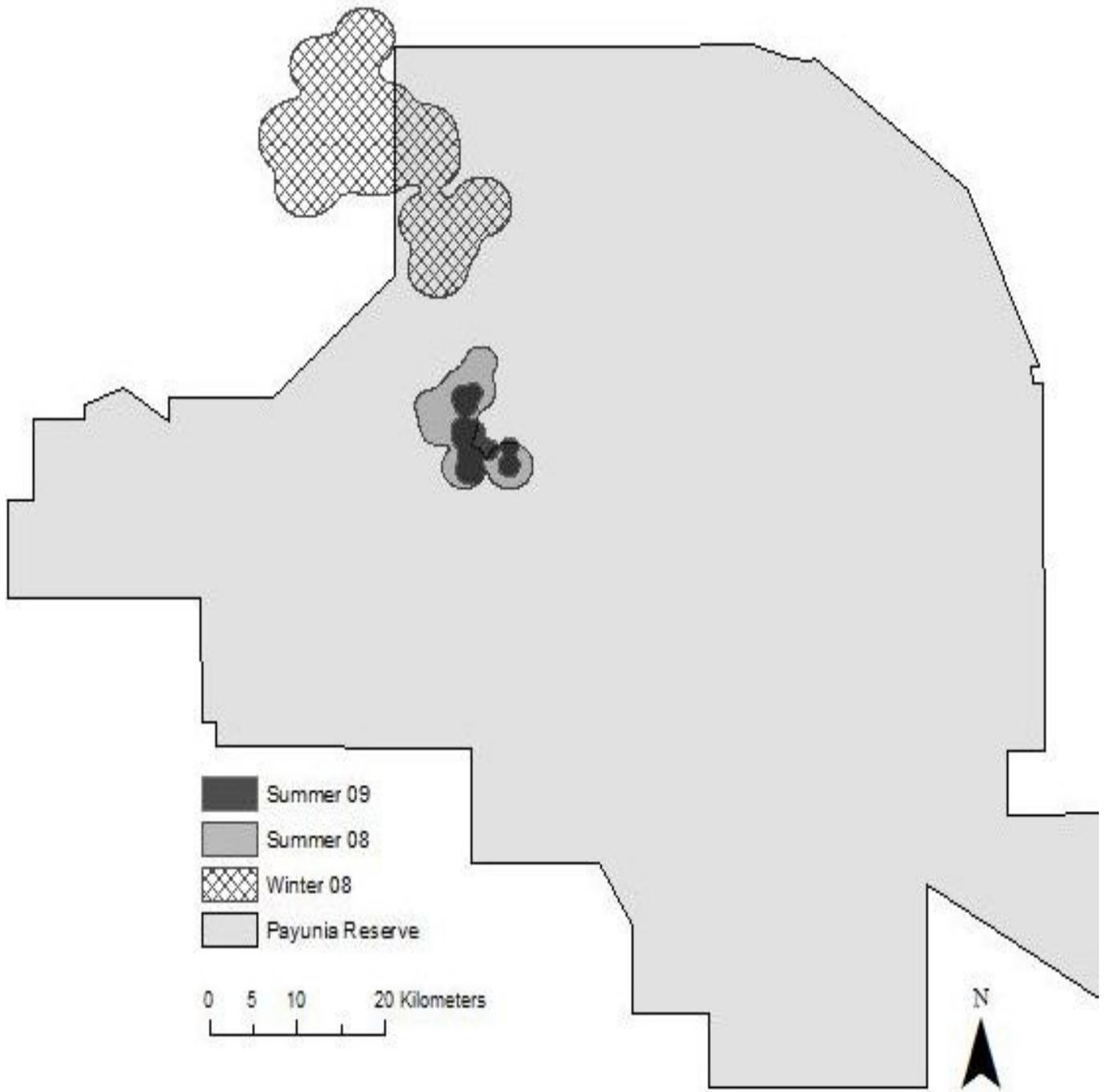
b)

Id 1.432



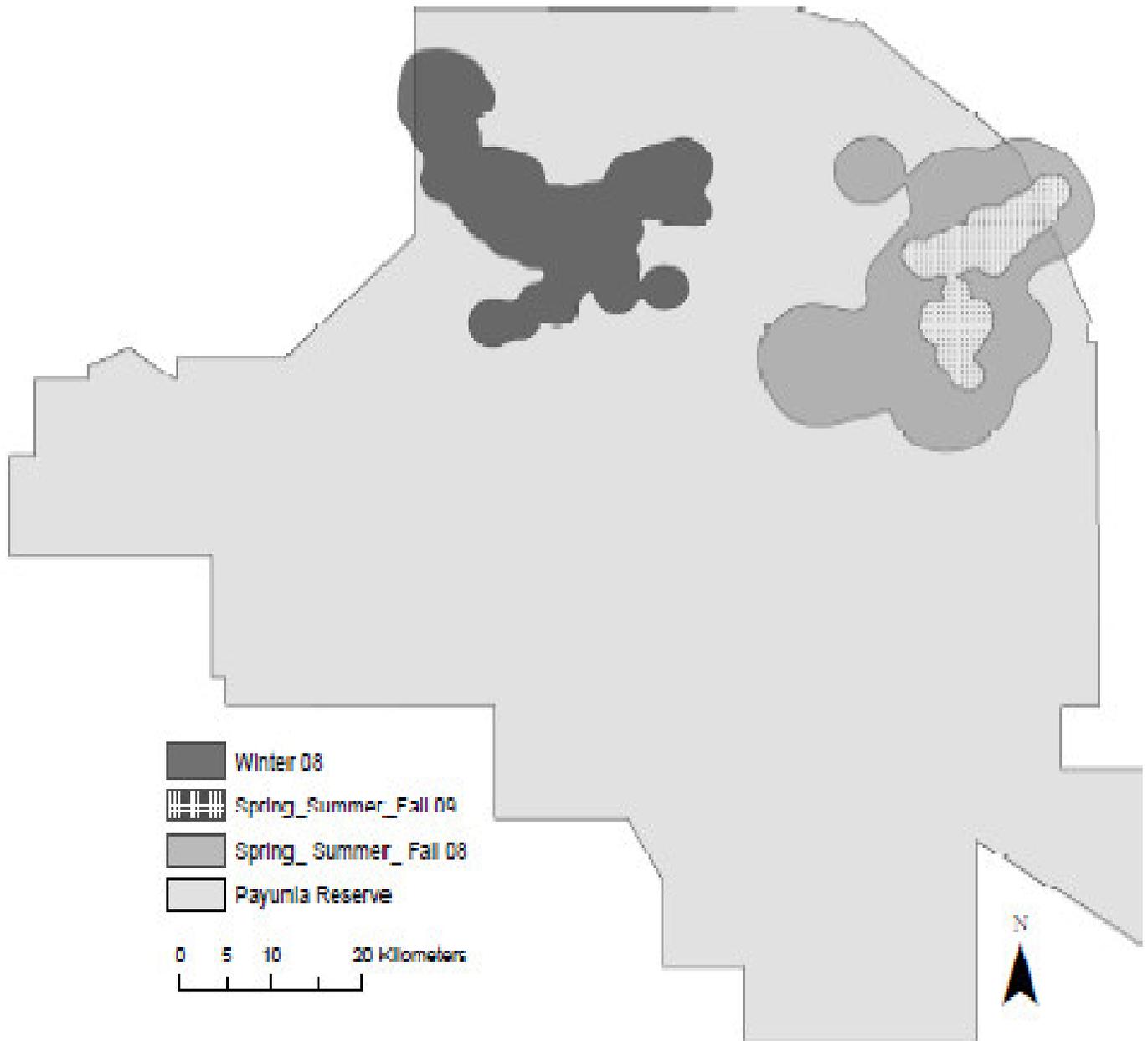
c)

Id 1.376



d)

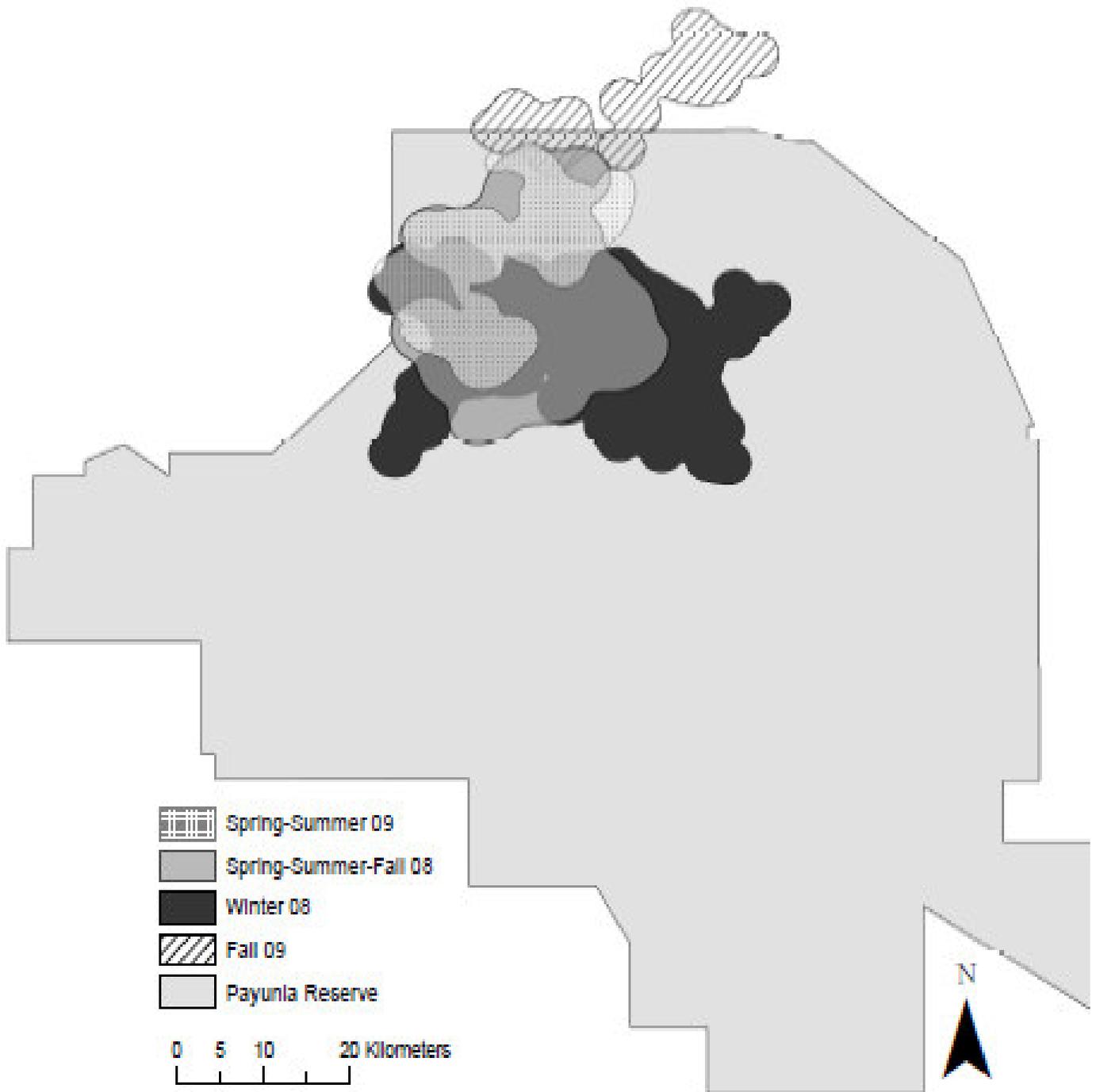
Id 1.656



e)

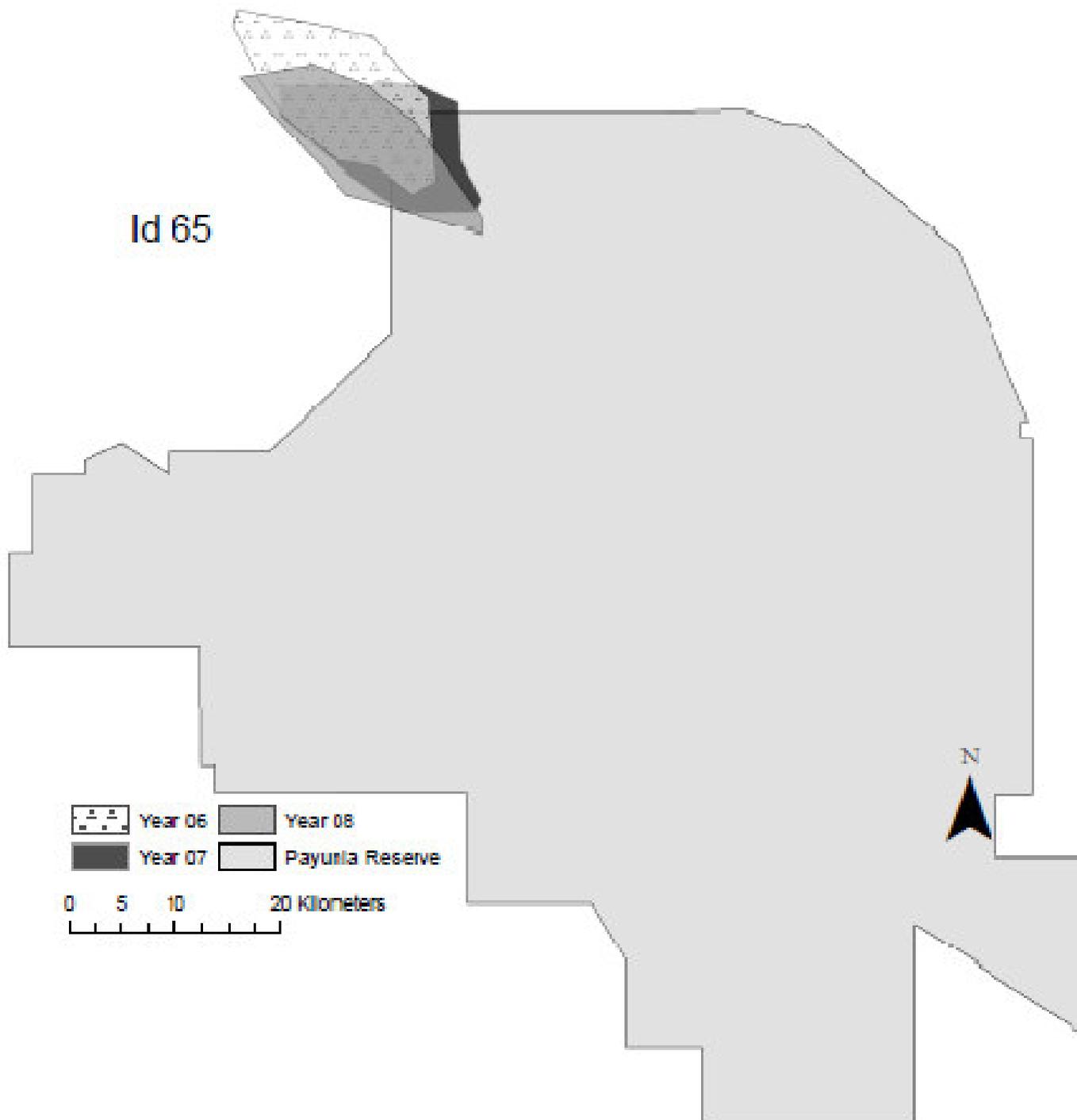
No migratorio GPS

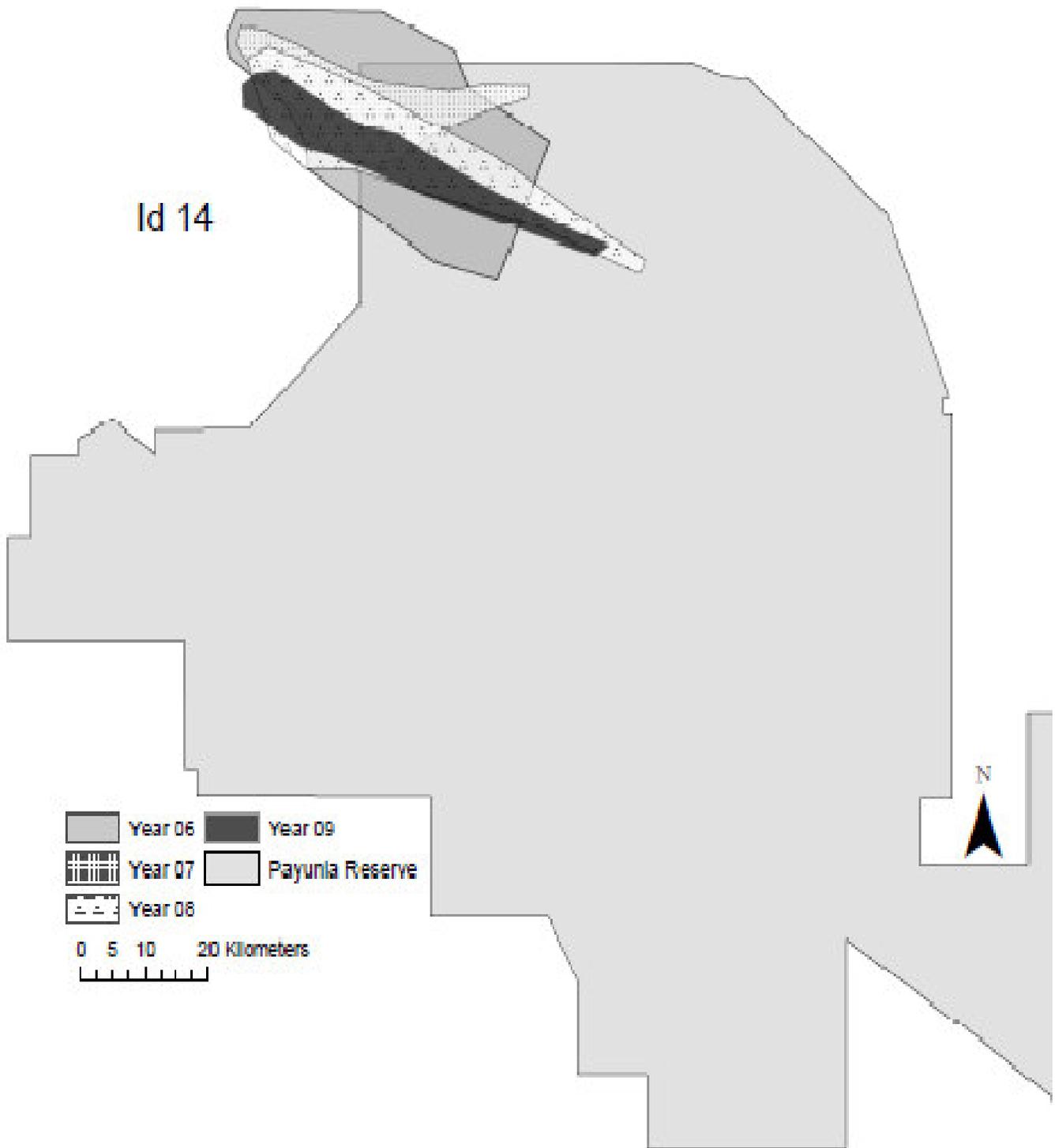
Id 1.516



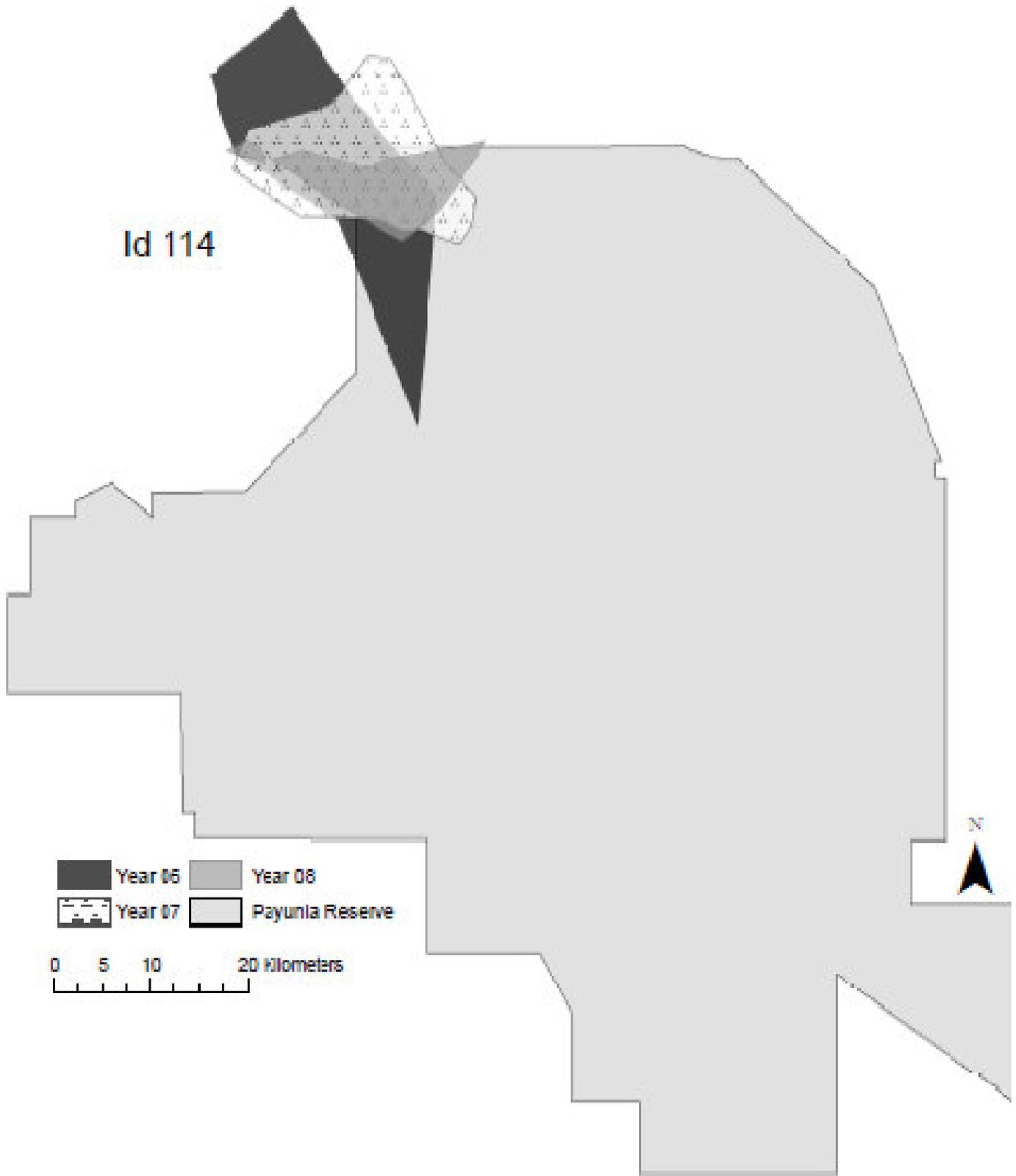
f)

Fig.4.9. Mapa de la Reserva La Payunia en la cual se evidencian las áreas de acción estacionales (MPC) de guanacos equipados con radiocollar VHF con comportamiento residente.

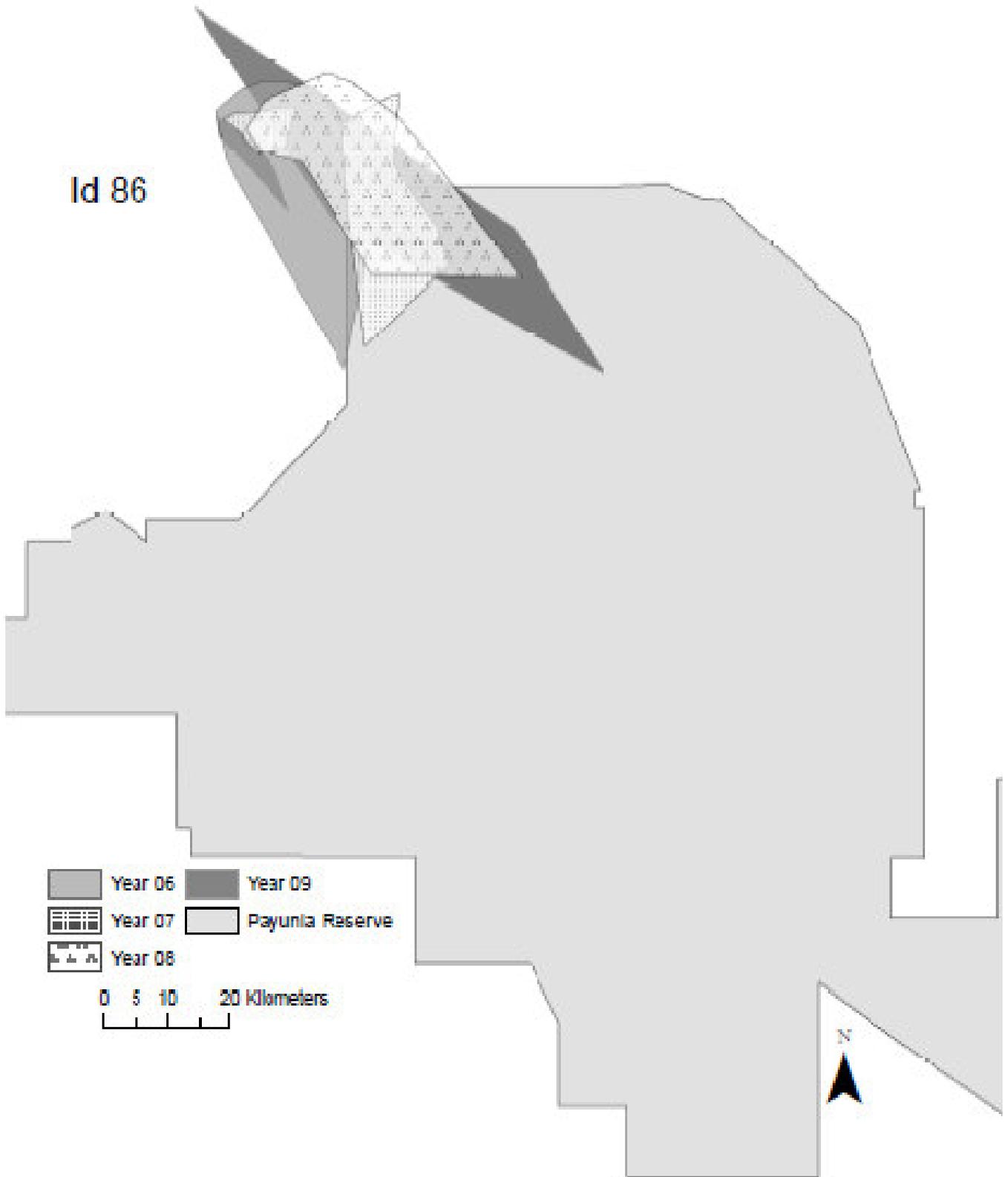


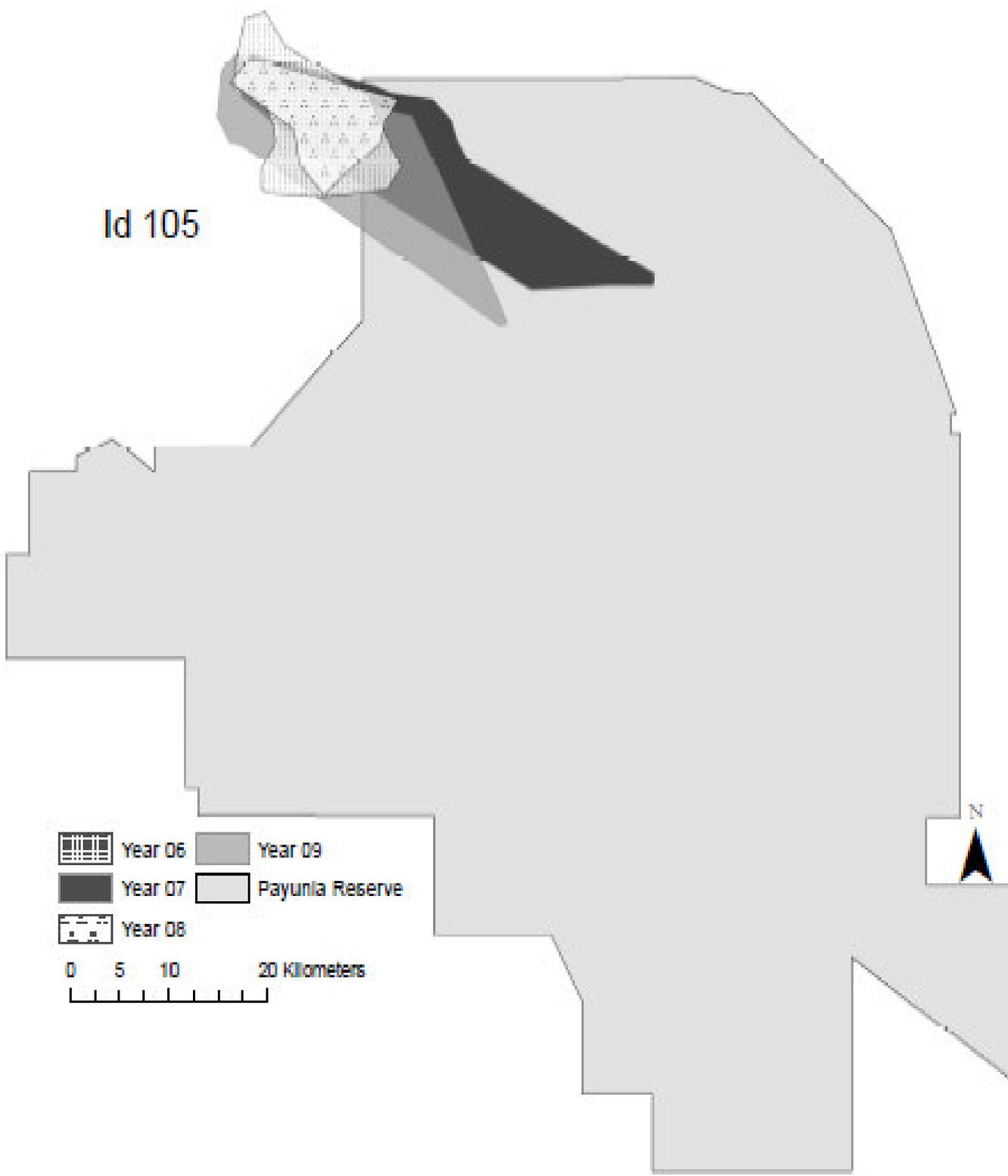


**Id 114**

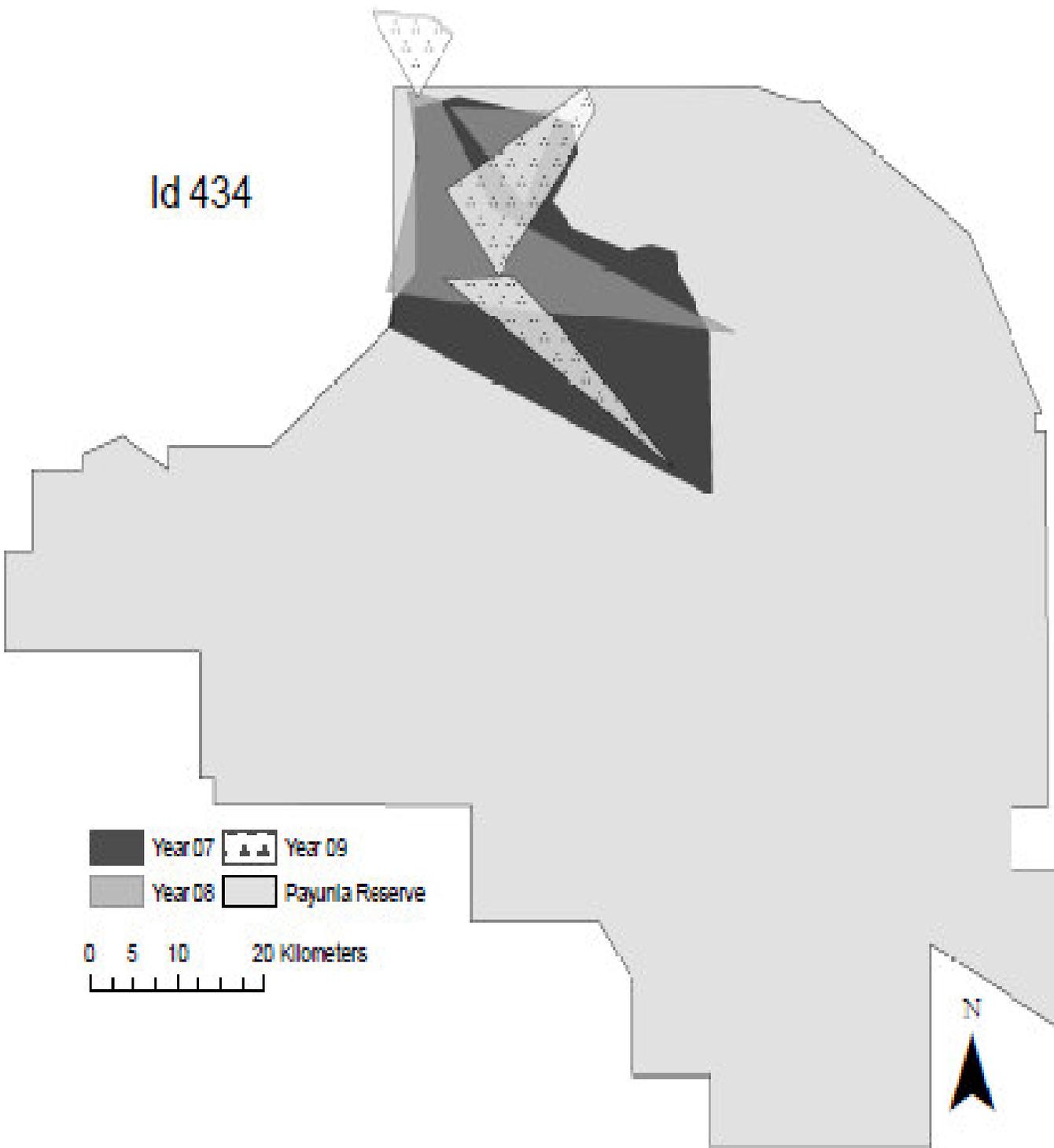


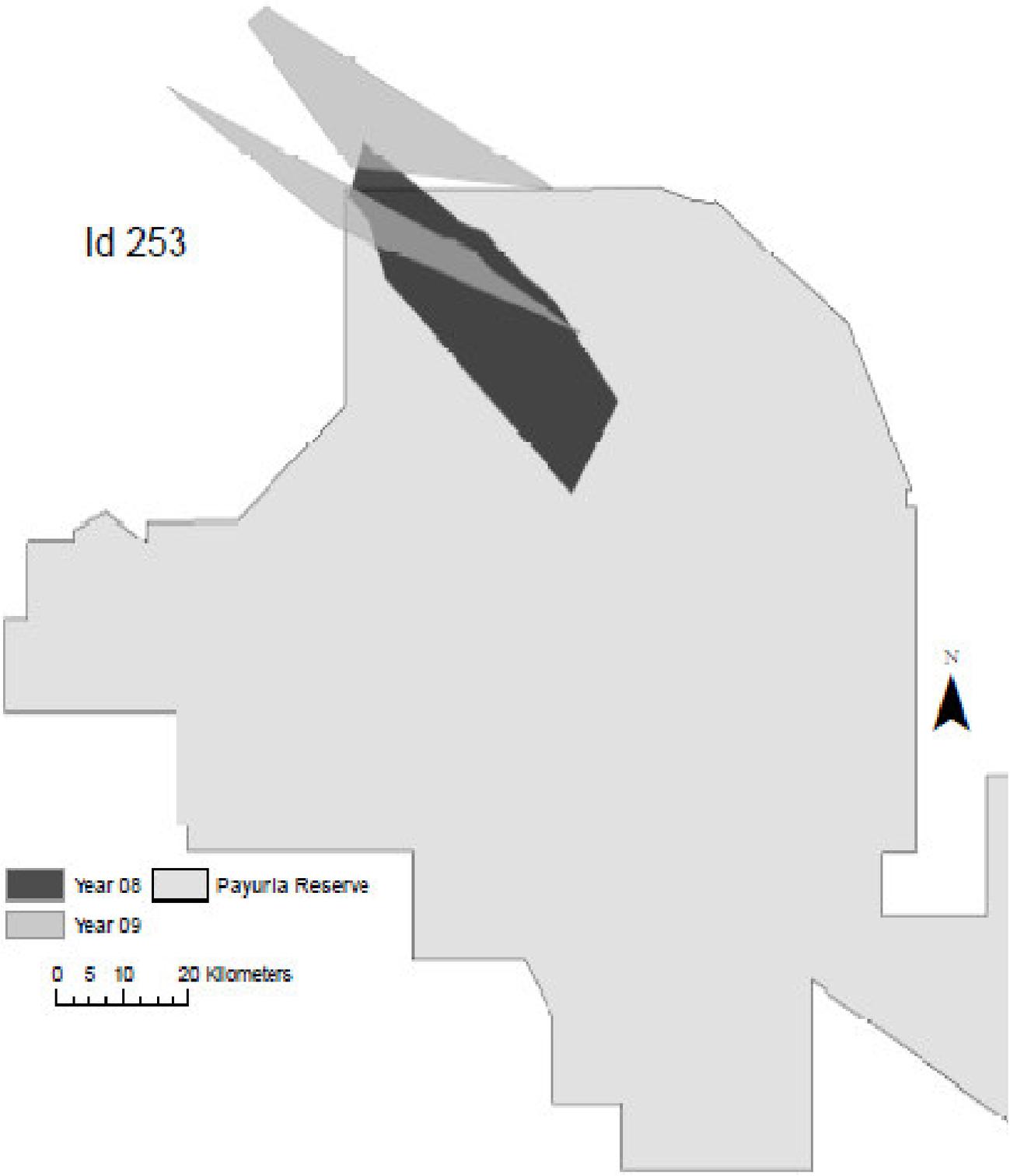
Id 86





Id 434

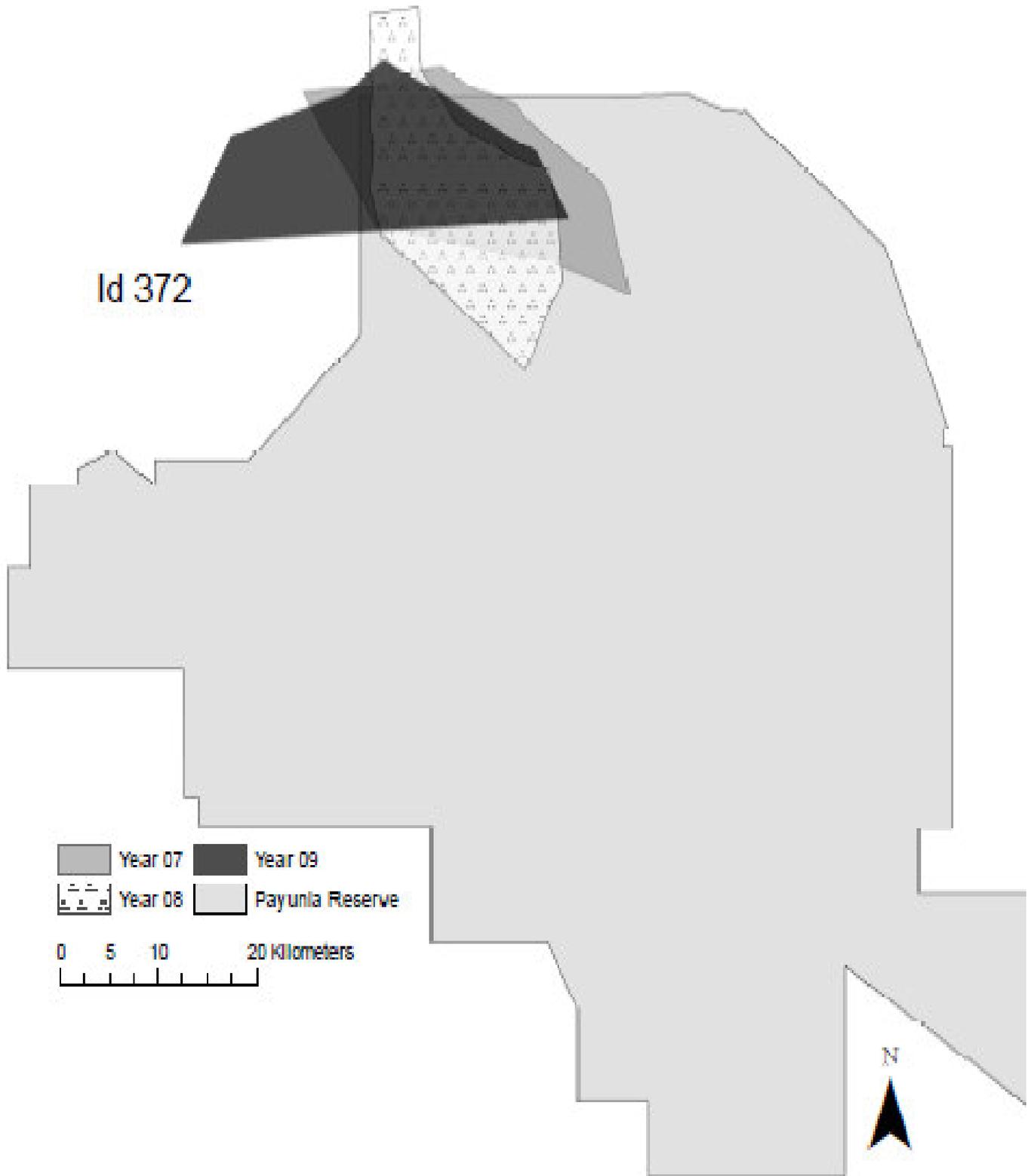


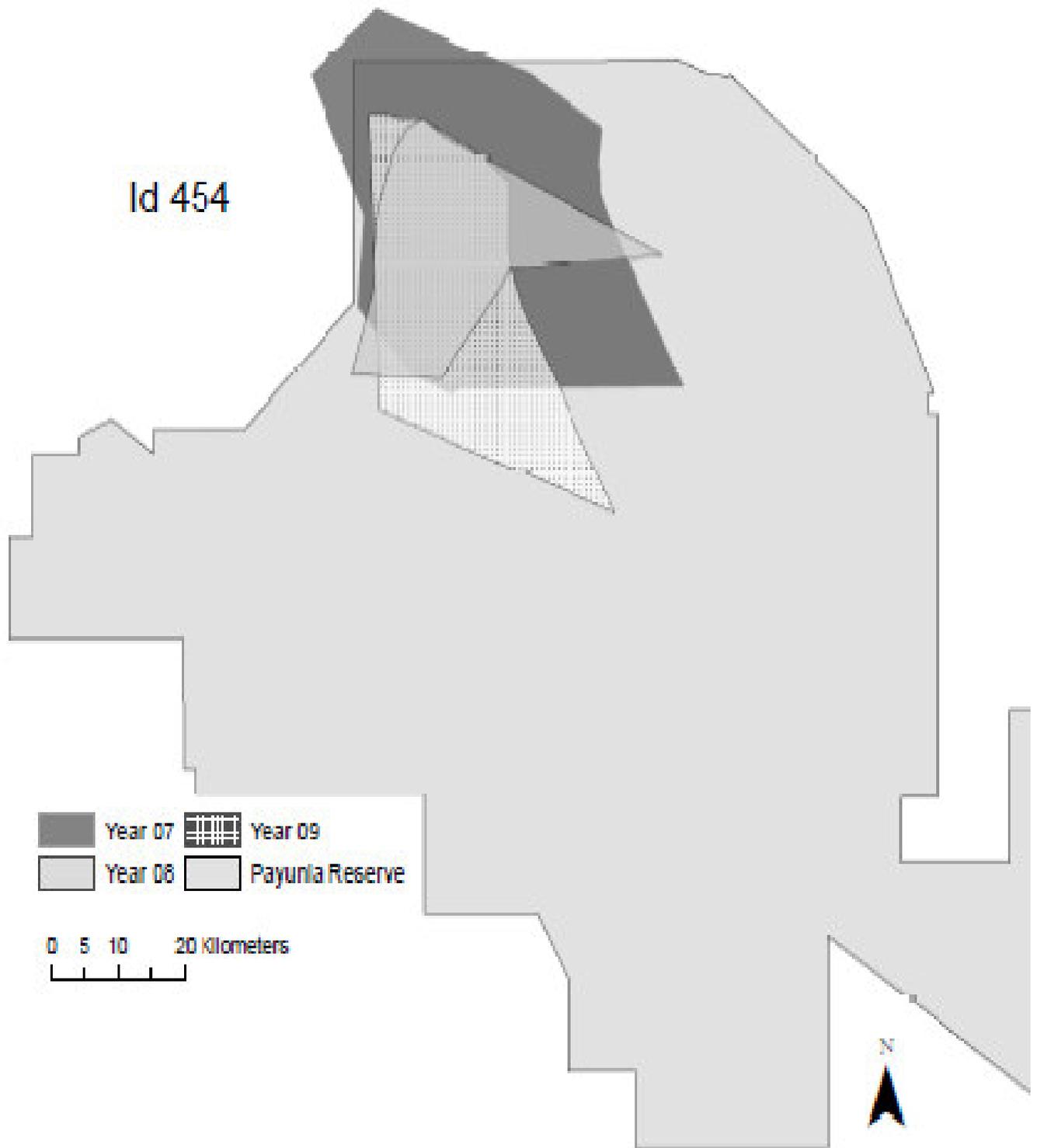


Id 253

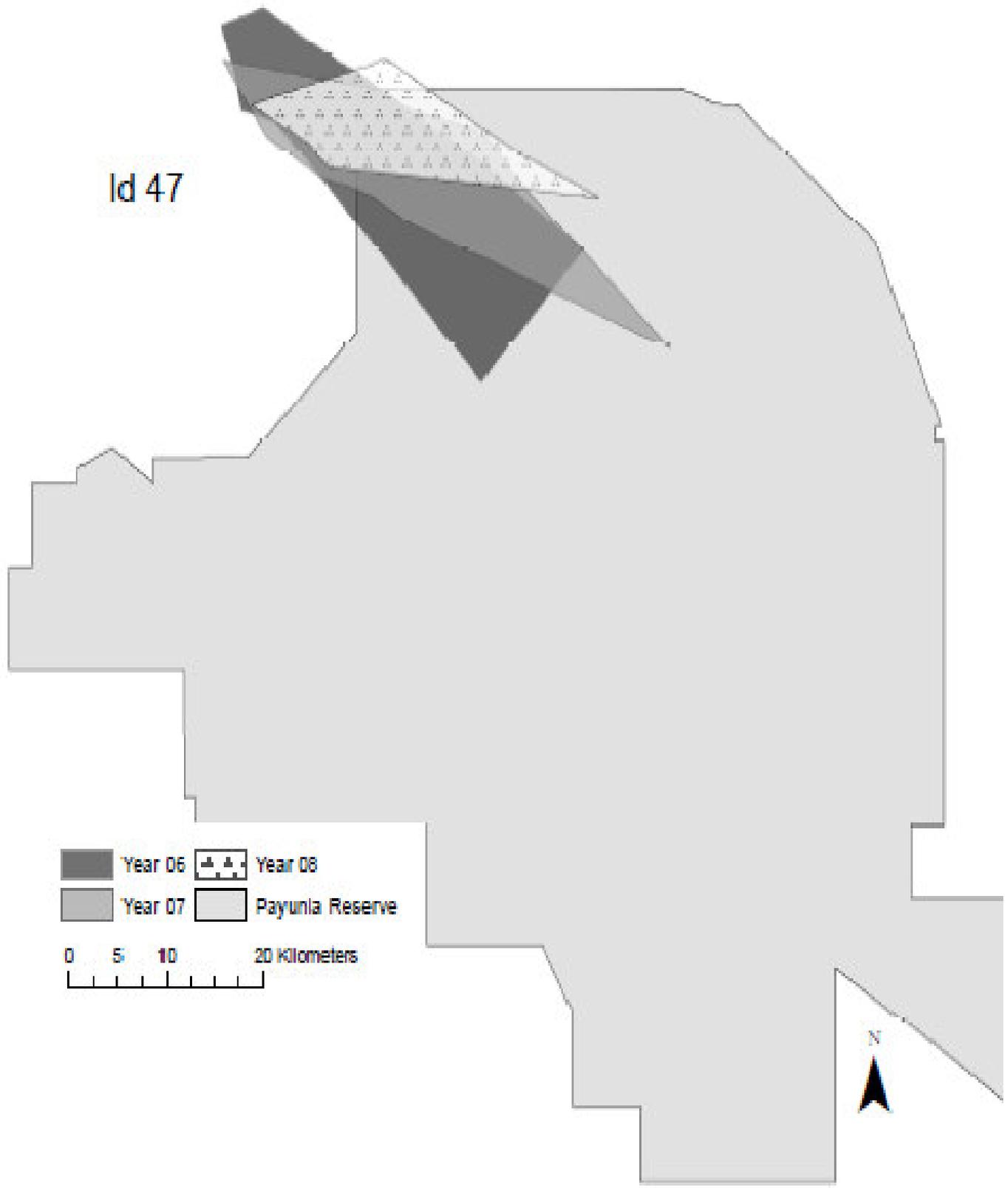
Year 08 Payuria Reserve  
Year 09

0 5 10 20 Kilometers





Id 47



Id 75

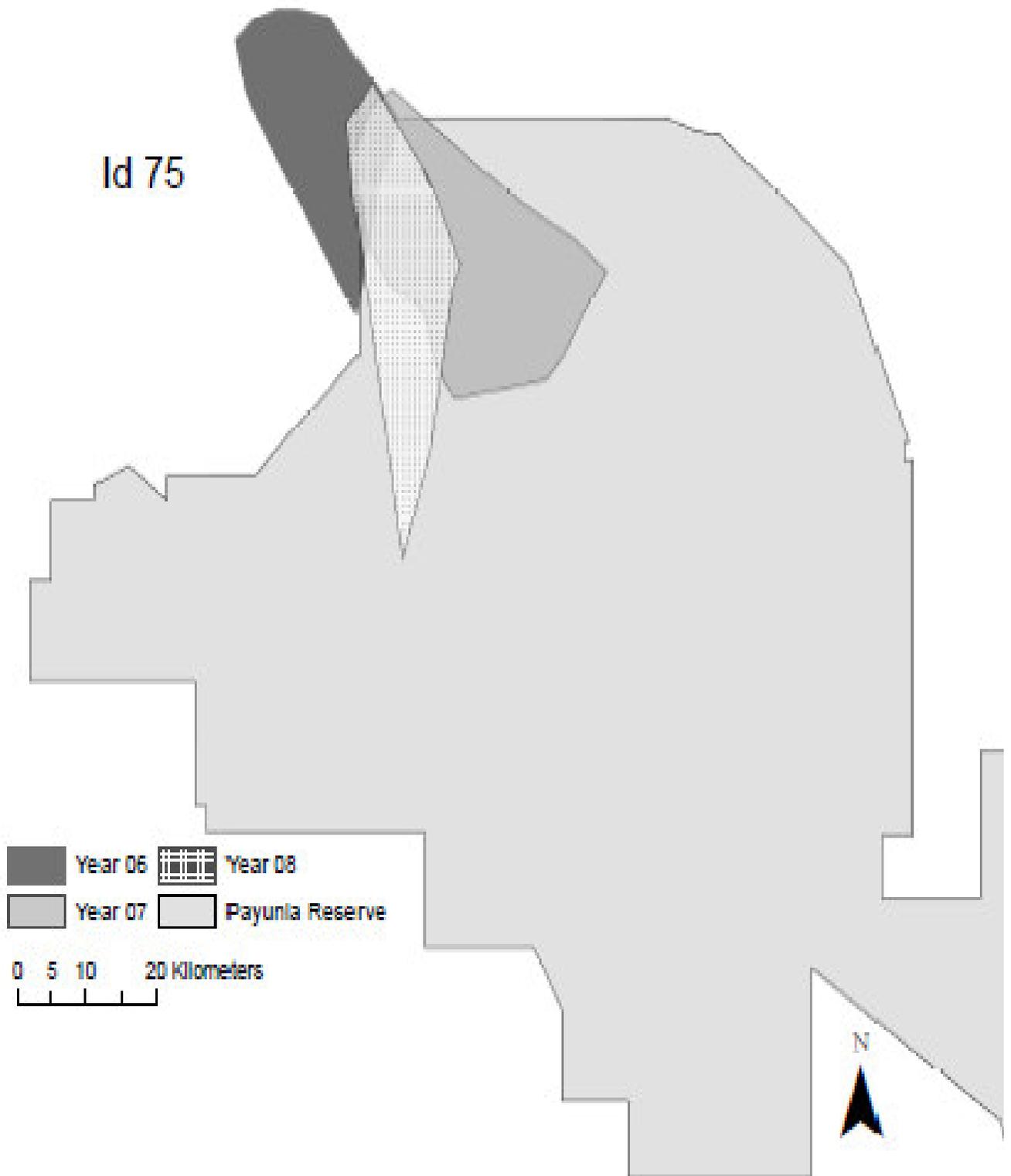
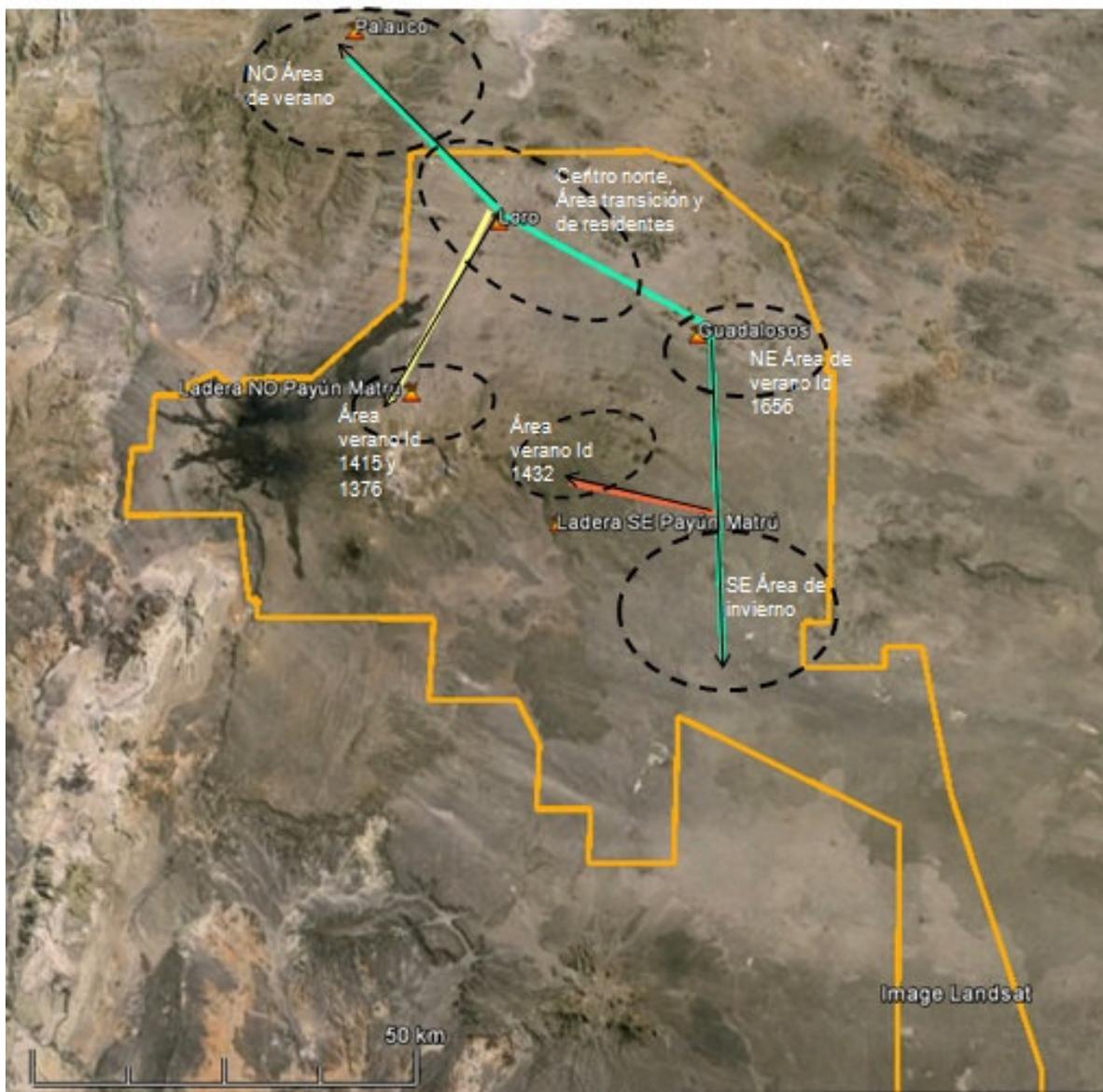


Fig.4.10. Rutas migratorias mantenidas por los guanacos que realizaron desplazamientos estacionales en Payunia desde 2005 al 2011. Línea verde: recorrido NO (Palauco) estación cálida –SE (Lonco Vaca) estación fría, n= 12 guanacos marcados. Línea amarilla: recorrido norte de la reserva (Loro) en invierno - ladera NO Matrú en estaciones cálidas, n=2 guanacos marcados. Línea roja: un individuo que ascendió hacia ladera E del Payún Matrú durante el verano mientras que en el único invierno de seguimiento se trasladó al SE. El guanaco restante se mantuvo en verano en cercanía de los Guadalosos y se desplazó en invierno hacia NO. En naranja limite Área Protegida. Los triángulos indican puntos geográficos de referencia importantes.



## DISCUSIÓN

### Evidencias de migración parcial en los guanacos de Payunia

En función de la definición propuesta por Berger (2004) para ungulados migratorios, se puede concluir que la población estudiada tuvo un comportamiento de migración parcial. Raedeke (1979) y Moraga et al. (2014) en Tierra del Fuego chilena y Ortega y Franklin (1995) en Torre del Paine (sur de Chile continental), también describieron la presencia de migraciones parciales en ambas poblaciones de guanacos. Otras poblaciones de ungulados en distintos sitios del mundo realizan también migraciones parciales, como el berrendo (*Antilocapra americana*) en el Parque Nacional Yellowstone (EEUU), con el 70% de la población desplazándose estacionalmente y 30% con comportamiento residente (White et al., 2007). En diversas poblaciones norteamericanas de ciervo colorado fue descrito este tipo de desplazamiento (White et al., 2007), al igual que en el corzo común (*Capreolus capreolus*) en Noruega (Mysterud, 1999), caballos cimarrones (*Equus caballus*) (Berger, 1983), ciervo mulo (*Odocoileus hemionus*) (Kufeld et al., 1989; Nicholson et al., 1997), ciervo cola blanca (*Odocoileus virginianus*) (Nelson & Mech, 1991), alces (*Alces alces*) en Suecia (Singh et al., 2012) y ñus (*Connochaetes taurinus*) y gacelas de Thompson (*Eudorcas thomsonii*) en África (Scheel y Packer, 1995).

En los últimos años se ha avanzado en el estudio de las migraciones de grandes ungulados, entendiendo que los movimientos estacionales están estrechamente relacionados con la dinámica del paisaje. El comportamiento de

migración parcial parece estar asociado con estrategias de supervivencia en ambientes cambiantes estacionalmente pero predecibles y con relativamente baja intensidad en la variabilidad ambiental espacial y temporal, en comparación con poblaciones de ungulados nómicos o en las que migran todos los individuos (Mueller y Fagan, 2008; Mueller et al., 2008; Mueller et al., 2011; Avgar et al., 2013). La identificación de Payunia como un sitio con estas características, realizada por Mueller et al. (2011), se basó en el uso de los datos de movimiento de 5 guanacos marcados con collares VHF en el marco de esta tesis y el estudio de los cambios temporales en la productividad vegetal utilizando el índice normalizado de diferenciación vegetal (NDVI) para las áreas utilizadas por esos guanacos (Pettorelli et al., 2005 y 2009; Mueller et al., 2008). El hecho de que algunos individuos sean residentes y otros migratorios podría también ser una estrategia para disminuir la competencia intraespecífica por densidad-dependencia (Kaitala et al., 1993).

Los desplazamientos estacionales de parte de la población de guanacos de Payunia serían imprescindibles para que esta extensa área sostenga una alta densidad poblacional ( $11,13 \pm 1,18$  individuos/km<sup>2</sup>) (dato de densidad provisto en el capítulo II de esta tesis). Los individuos de poblaciones sedentarias de ungulados suelen experimentar mayores niveles de competencia que los migratorios, por lo que aumentos en su densidad suelen estar acompañados, a corto plazo, por una disminución en la supervivencia de los individuos (Kaitala et al., 1993). Un ejemplo de esto es lo ocurrido en la Reserva Cabo dos Bahías (Chubut), un área protegida pequeña (1200 ha) y rodeada de campos privados. Aquí hasta el año 2000 la población sedentaria de guanacos era abundante, con

40 individuos/km<sup>2</sup>, pero, luego de una sequía prolongada, la competencia intraespecífica produjo el colapso del 80% de la población (Baldi et al., 2001; Baldi, datos no publicados).

Por otro lado, las migraciones parciales de ungulados están asociadas, en la mayoría de las especies, con movimientos de corta distancia. En Torres del Paine, los guanacos recorrieron 12 km entre áreas de verano e invierno (Ortega y Franklin, 1995); entre 15 y 50 km fue la distancia recorrida citada para el berrendo en Yellowstone (White et al., 2007); y entre 5 y 103 km fue el recorrido de alces en Suecia, con gran variabilidad entre individuos (Singh et al., 2012). Finalmente, la migración del corzo común en Noruega, descrita por Mysterud (1999), mostró desplazamientos con un mínimo de 0,7 km y un máximo 45,7 km.

La ruta migratoria de los guanacos de Payunia consistió en un recorrido de noroeste a sureste de la reserva entre verano e invierno respectivamente. La distancia media entre puntos centrales de áreas de verano e invierno fue de 36 km, con un recorrido promedio total entre los extremos de áreas estacionales de 85 km, con máxima de 94 km y mínima de 28 km. El gran tamaño de las áreas estacionales (sobre todo en invierno) genera la diferencia en distancia entre los puntos centroides y los extremos de las áreas. Estas distancias de desplazamiento en los guanacos de Payunia son similares a las descritas para otras poblaciones parcialmente migratorias de ungulados (Mysterud et al., 1999; White et al., 2007; Singh et al., 2012). Considero que la importancia de estos resultados recae en que muestran por primera vez la existencia de desplazamientos estacionales de más larga distancia que la descrita previamente para guanacos en el sur de Chile. Es

importante determinar a futuro si la población de guanacos de Payunia es la única población que mantiene recorridos tan extensos.

Entre los guanacos identificados como migratorios dos hembras con collar VHF no migraron en uno de los años de seguimiento y cuatro guanacos (dos machos y dos hembras con VHF y GPS) solaparon parcialmente, al menos durante un año, sus áreas de verano e invierno. Estos casos permiten pensar en la existencia de una estrategia variable en los desplazamientos estacionales, incluso para los mismos individuos. Mueller et al. (2008) señalaron que una misma población puede tener tanto comportamiento residente como migratorio o nomádico. Por lo tanto, no podemos descartar que parte de la población de guanacos de Payunia pueda tener también un patrón de desplazamiento nomádico. La existencia de este comportamiento generalmente está asociada con ambientes impredecibles (Mueller y Fagan 2008). La ocurrencia de periodos prolongados de sequia y precipitaciones estivales torrenciales altamente localizadas en Payunia (Martínez Carretero et al., 2004) podría hacer del nomadismo una estrategia de movimiento exitoso en algunos periodos. Investigaciones futuras sobre la dinámica del paisaje de Payunia en conjunto con estudios de patrones de desplazamiento de guanacos más detallados podrían ayudar a resolver estos interrogantes.

#### Solapamiento y fidelidad de las áreas utilizadas por los guanacos

Bank et al. (2003) observaron en la población de guanacos de Torres del Paine que la disposición espacial de los sitios de apareamiento fue similar entre

años, sugiriendo que hembras adultas y guanacos machos exhiben fidelidad a los sitios de reproducción. Coincidentemente, Young y Franklin (2004) reportaron alta fidelidad espacial de los machos territoriales a los territorios de apareamiento luego del desplazamiento invernal. Estos autores afirman que la fidelidad a un sitio para los machos territoriales podría ser beneficiosa debido al conocimiento acumulado del área, de los machos vecinos y del movimiento de las hembras. También para ciervos colorados se ha propuesto que la fidelidad de los grupos a ciertos rangos de hogar reporta beneficios relacionados con el conocimiento del área (Edge et al., 1985).

En Payunia se comprobó alta fidelidad a las áreas de verano en los guanacos migratorios e incluso entre puntos centrales de las aéreas anuales de guanacos residentes. Contreras et al. (2006) en Chile observaron un solapamiento máximo de 68% de las áreas de acción de dos veranos sucesivos en cinco guanacos con radiocollar que se desplazaron altitudinalmente entre estaciones. Este valor fue similar al máximo solapamientos de verano registrado en Payunia (67%). En Yellowstone el ciervo colorado también mostró una fuerte fidelidad a las áreas de verano, pues el 96% de los individuos marcados reutilizaron los mismos territorios en años sucesivos (White et al., 2010). Lo mismo ocurrió con la población parcialmente migratoria de berrendos en Yellowstone (White et al., 2007), que mostró fuerte fidelidad espacial tanto entre sus rangos estacionales de verano como de invierno.

En el invierno la superposición de las áreas utilizadas en sucesivos años fue menor que en verano, probablemente debido a que el estado crítico del recurso forrajero genera la necesidad de mayor movilidad en búsqueda de pasturas. Los

grandes grupos en los que se organizan los guanacos en el invierno también podrían dificultar que cada individuo mantenga fidelidad interanual a sus áreas de acción. Además, en Payunia, la falta de barreras al movimiento permite el uso de áreas de acción extremadamente grandes, sobre todo en invierno, que hacen que, si bien espacialmente el área aproximada de invernada se mantiene, la fidelidad no es precisa. Contreras et al. (2006) encontraron un solapamiento máximo de rangos de invierno para guanacos en Chile de 39%, mientras que en Payunia el solapamiento máximo en esta estación fue de 26%.

En cuanto a los guanacos residentes de Payunia, se registró una fidelidad a sus áreas de acción anuales relativamente alta (29%) entre años sucesivos. Si bien esta porción de la población mostró desplazamientos dentro de dichas áreas anuales, no realizó grandes cambios en la ubicación de las áreas estacionales, registrándose un solapamiento alto entre las cuatro estaciones de cada año y año tras año. Este comportamiento era esperable debido a que se define el sedentarismo mediante la identificación de un uso constante de áreas relativamente pequeñas en relación con el rango total de la población (Mueller et al., 2011).

### Áreas anuales y estacionales

El tamaño del área de acción anual promedio para los guanacos migratorios estudiados en Payunia (1853 km<sup>2</sup>) fue el más extenso descrito hasta el presente para guanacos. Contreras et al. (2006) describieron también un rango anual promedio muy extenso, de 1368 km<sup>2</sup>, para guanacos migratorios de la IV Región

de Chile. Los guanacos con comportamiento sedentario de Payunia también mantuvieron un rango promedio anual muy grande ( $1014 \text{ km}^2$ ), no existiendo registros, hasta este momento, de una superficie comparable para otras áreas. En contraste, la población de guanacos sedentaria de Cabo Dos Bahías en Chubut tuvo un área de acción promedio anual de  $4,1 \text{ km}^2$  (Burgi, 2005) y en el sur de Chile seis guanacos de grupos familiares sedentarios utilizaron en promedio  $4,5 \text{ km}^2$  como rango anual (Moraga et al., 2014).

Las áreas de acción de verano de los guanacos de Payunia fueron significativamente más pequeñas que en el resto de las estaciones y de tamaño medio similar entre individuos migratorios y residentes. El tamaño reducido de las áreas de verano posiblemente se deba a la mayor disponibilidad y productividad de recursos forrajeros de alta calidad en esa estación, que hacen que los herbívoros puedan mantenerse por más tiempo en un parche y reducir la superficie de búsqueda. Además, durante esta época ocurre la parición (Puig, 1986), lo cual podría ser un motivo adicional para que los guanacos se mantengan por un tiempo en un espacio más reducido.

Los tamaños de las áreas de verano fueron comparables con las descritas para la población migratoria de guanacos en Chile ( $86 \text{ km}^2$ ) (Contreras et al., 2006) y mucho mayores que los registrados en Tierra del Fuego para dos guanacos migratorios ( $1,7 \text{ km}^2$ ) (Moraga et al., 2014). Sin embargo, no todas las especies de ungulados tienen este patrón de áreas de veranada más pequeñas. El corzo común, por ejemplo, realiza desplazamientos altitudinales y el tamaño de su rango de verano, a más altura, es mayor que el de invierno. Esto es atribuido a una reducción en la calidad de alimento a mayor altitud, reflejando el tamaño del

área la disponibilidad de recursos alimentarios (Mysterud, 1999). En este caso, la hipótesis del autor es que durante el verano los individuos encuentran forraje de menor calidad a más altura, compensando esa menor calidad con áreas más grandes, en pos de reducir la intensa competencia a que se ven expuestos a menor altura.

Las áreas utilizadas durante el invierno por los guanacos en Payunia fueron las de mayor tamaño, tanto para guanacos migratorios como para residentes (344 km<sup>2</sup> y 175 km<sup>2</sup> respectivamente) y también las más amplias descritas hasta la fecha. El tamaño de las áreas de invierno para individuos migratorios en Tierra del Fuego, por ejemplo, fue de 28,3 km<sup>2</sup> (Moraga et al., 2014), mientras que la superficie ocupada por guanacos residentes de la población de la Cordillera Illapel (IV Región de Chile) fue de 101 km<sup>2</sup> (Contreras et al., 2006). En ambos casos, al igual que en Payunia, los rangos de invierno fueron significativamente más grandes que en verano. Durante el invierno la escasez de recursos forrajeros implica para los individuos una mayor movilidad en busca de alimento y por lo tanto mayor espacio ocupado para satisfacer sus necesidades. Se evidencia, una vez más, la relación entre el tamaño del área de acción y la disponibilidad de recursos (Mysterud, 1999).

La formación de tropillas de cientos de individuos migratorios durante el invierno y también el aumento en el número de individuos en los grupos de guanacos residentes (Bolgeri, obs. pers.) implican un requerimiento de espacio mucho mayor para cada grupo. Varios autores que estudiaron distintas especies de ungulados han encontrado una relación positiva entre el tamaño del grupo y el tamaño del área de acción ocupada por cada individuo, comportamiento esperable

ya que al aumentar el número de individuos en el grupo la demanda por alimentos se incrementa (Berger, 1986; Janson y Goldsmith, 1995; Burgi, 2005).

Las condiciones climáticas típicas de los inviernos en Payunia podrían ser otro factor que condiciona el tamaño de las áreas ocupadas por los guanacos durante el invierno. Durante los temporales de invierno la nieve puede cubrir completamente grandes extensiones, aunque con frecuencia esto sólo ocurre por un par de días en las zonas de menor altura (Bolgeri, obs. pers.). Esto puede provocar que los guanacos se desplacen a parches cercanos con menor cobertura de nieve, aumentando la superficie utilizada en invierno. La inanición y el congelamiento son causas importantes de muerte de guanacos en ambientes con inviernos rigurosos (Cajal y López, 1987; Puig y Videla, 2000; Readeke, 1979).

#### Diferencia en el comportamiento migratorio entre machos y hembras de guanaco

En algunas poblaciones migratorias de ungulados los individuos machos responden antes a los cambios estacionales, pudiendo comenzar la migración antes que las hembras y realizar recorridos más largos (Singh et al., 2012). Este comportamiento aumentaría la eficiencia de forrajeo de los machos, asegurando recursos para la fuerte demanda energética que implica el próximo apareamiento (Clutton-Brock et al., 1996; Gaillard et al., 2000). Los resultados en Payunia, por el contrario, muestran una mayor proporción de hembras que de machos desplazándose estacionalmente y distancias recorridas entre áreas estacionales sucesivas similares entre las hembras y los machos que migraron. El comportamiento migratorio observado en ambos sexos en los guanacos de

Payunia podría estar relacionado con el comportamiento de poliginia por defensa del recurso que caracteriza a los machos de esta especie (Franklin, 1983). Los machos defienden un territorio por los recursos que en este se encuentran y de esta manera poder atraer a las hembras. El número de hembras con las que un macho puede aparearse está relacionado con la cantidad y calidad de recursos en su territorio (Young y Franklin, 2004). Desplazarse estacionalmente podría implicar para un macho adulto perder un territorio considerado óptimo y poner en riesgo la reproducción futura. En consecuencia, el sedentarismo podría ser una mejor estrategia para asegurar el apareamiento en guanacos, resguardando un territorio con recursos favorables para la próxima temporada estival de apareamiento en lugar de desplazarse en busca de mejor forraje en el invierno.

Una observación que podría apoyar esta hipótesis en Payunia es que en esta región es común que machos solitarios cuiden un territorio fuera de la temporada reproductiva (Bolgeri, obs. pers). Young y Franklin (2004) observaron en Torres del Paine individuos machos defendiendo un territorio por varios años, sugiriendo que estos se establecen en un territorio y lo defienden tanto tiempo como sea posible. Recientemente, en Tierra del Fuego Chilena, Moraga et al. (2014) observaron que, de una muestra de diez individuos, los cinco guanacos machos marcados con radiocollar mostraron comportamiento sedentario, mientras que dos hembras fueron las únicas que migraron estacionalmente. En forma similar, hay poblaciones de venado cola blanca donde se ha reportado que las hembras migran más que los machos (Nelson y Mech, 1981; Nixon et al., 1991). Similarmente, las hembras de corzo común en Suecia y Noruega recorren distancias más largas que los machos (Wahlström y Liberg, 1995) y un

porcentaje mayor de hembras migran (70%), mientras que los machos son principalmente sedentarios (61,5%). Estos patrones contrastantes entre sexos se relacionan con su estructura social y machos muy territoriales. Nuestros resultados también parecen demostrar que la estructura social dirige el comportamiento migratorio diferencial entre guanacos macho y hembras.

### Desplazamientos altitudinales

El patrón de variación altitudinal que se observó en la mayoría de los guanacos monitoreados en Payunia (19 de 28 individuos usaron áreas más altas en verano que en invierno), ya sea migratorios o residentes, evidenció una migración altitudinal estacional asociada con los desplazamientos longitudinales. En general las áreas de menor altura fueron ocupadas de abril a octubre. Justamente en abril, la temperatura, que mantiene una media de 17°C de noviembre a marzo, desciende a un promedio de 11°C, registrándose de mayo a septiembre las temperaturas más bajas ( $\bar{x} = 5,8^{\circ}\text{C}$ ). En el mes de octubre, con el inicio de la primavera, la temperatura comienza nuevamente a ascender con medias que rondan los 12°C (datos del Servicio Meteorológico Nacional, estación Malargüe, periodo 2005-2007). Los guanacos responderían a estos cambios en las temperaturas con desplazamientos hacia áreas más bajas (1200 a 1500 msnm) en los meses fríos del año, evitando zonas elevadas donde la cobertura de nieve luego de tormentas invernales puede ser más continua y de mayor profundidad. El regreso a las zonas altas (1600 a 2500 msnm) ocurre entre noviembre y marzo.

Desplazamientos estacionales de guanacos a lo largo de gradientes altitudinal han sido reportados también en la población de guanacos de Laguna del Diamante, también en la provincia de Mendoza (Puig et al., 2011) y en poblaciones de guanacos de zonas Altoandinas en Chile (Bonacic et al., 1996; Contreras et al., 2006). Estos movimientos estarían forzados por el clima severo y la cobertura de nieve en invierno. En general, se considera que el forraje se vuelve inaccesible para ungulados cuando la cubierta de nieve supera los 30 cm de profundidad (Moen y Evans, 1971). En las zonas Altoandinas de Chile se ha sugerido que el regreso temprano de los individuos a las zonas a mayor elevación cuando el clima es menos riguroso está relacionado con dos factores: la mayor disponibilidad de alimentos en las áreas altas luego del derretimiento de la nieve y el agotamiento de alimentos en altitudes bajas, debido a la presencia de ganado y mayor competencia interespecifica (Bonacic et al., 1996; Contreras et al., 2006).

#### Ruta migratoria y amenazas.

Conocer la ruta de desplazamiento de una especie migratoria es importante para su conservación, porque las amenazas a las que se expone una población pueden cambiar estacionalmente a lo largo de la misma (Fryxell y Sinclair, 1988). De esta manera puede ser necesario definir cambios en la distribución de las intervenciones de control y mitigación de amenazas (Simberloff et al., 1992; Brower, 1995; Beier y Noss, 1998).

Los cinco años de seguimiento por radiotelemetría de guanacos marcados con radiocollar y la información sobre la variación estacional en la densidad de

guanacos, obtenida a través de transectas estacionales (ver Cap.II) en Payunia, permitieron conocer los movimientos migratorios de la especie. Se identificaron tres comportamientos diferentes de desplazamiento, se distinguieron áreas de veranada e invernada y se determinó una zona de transición utilizada intensamente entre el verano y el invierno en el centro norte del sitio NO de la Reserva (Fig. 4.10). Quince de los 16 guanacos migratorios ocuparon el área de transición durante los meses de otoño y primavera todos los años, para luego desplazarse hacia territorios de verano e invierno. Esta zona de transición de los guanacos migratorios coincidió con la superficie utilizada por los individuos residentes todo el año, por lo que parte del año los guanacos sedentarios y migratorios estudiados compartieron territorios en la misma. Durante el otoño los guanacos migratorios comienzan a agregarse en grupos mayores, formando tropillas numerosas que iniciarán su traslado hacia la zona de invierno.

El sureste de la reserva fue ocupada durante los meses de invierno (junio a septiembre) por 13 de los guanacos marcados. Este patrón fue coincidente con los datos de densidad, que mostraron un aumento en la densidad de guanacos de más de dos veces con respecto a la de los meses cálidos (Figura 2.2; Cap.II). Luego, a fines de invierno e inicio de primavera, 12 de los guanacos marcados se desplazaron en promedio 85 km lineales hasta llegar nuevamente al noroeste (zonas localmente denominadas Palauco y Rincón Amarillo) de la Reserva, donde transcurrieron la temporada de verano. También aquí se registró un contemporáneo aumento de la densidad de 5 indiv./km<sup>2</sup> a casi 13 indiv./km<sup>2</sup>(Fig. 2.2, Cap. II). Estos doce guanacos se mantuvieron por algunos días en la zona de

transición (centro norte del sitio NO), tanto en el recorrido hacia el sur como en el retorno hacia la veranada.

La ruta de NO a SE que utilizan los guanacos parece tener el paso obligado por el sitio NE (Valles del Zaino y Guadalosos), bordeando la ladera este del volcán Payún Matrú (ver Fig. 4.10). El NE de la Reserva fue utilizado por varios guanacos marcados en el verano y la variación estacional en su densidad fue importante (densidad, estación cálida: 19 indiv./km<sup>2</sup>; estación fría: 7 indiv./km<sup>2</sup>). En este sitio un gran número de pariciones ocurre entre fines de noviembre y diciembre (Bolgeri, obs. pers.). Cuatro de los individuos migratorios mantuvieron patrones de desplazamiento diferentes del resto (ver Resultados, Sentido de desplazamiento).

El extremo sur del área utilizada en invierno (SE) incluye un campo de dominio privado de 420 km<sup>2</sup> llamado Lonco Vaca. Aquí hay ganado vacuno y es frecuente que los guanacos sean corridos (Bolgeri, obs. pers.), para reducir la competencia con el ganado. Sin duda se trata de un área sumamente importante para la persistencia a largo plazo de la población migratoria de guanacos, por ser un sitio al que se dirigieron en invierno 13 de los guanacos migratorios. Por razones de litigio judicial entre el propietario del campo y la provincia de Mendoza, durante parte de esta investigación no tuvimos acceso al campo, limitando el número de registros de localizaciones de guanacos marcados obtenidos durante el invierno. Esta propiedad, además, cuenta con varios km alambrados en sus límites sur y este (los más largos en la reserva) en donde se han verificado casos de guanacos muertos por enganche.

Desde la zona de transición (centro norte del sitio NO), la mayor parte de los guanacos migratorios marcados hizo uso durante el verano de las tierras altas en el noroeste de la reserva, traspasando, hacia el oeste, los límites del área protegida. Aquí, se generan vertientes de agua temporarias con el deshielo y vegas con alta productividad que podrían explicar en parte la selección de dicha área por los guanacos marcados. En décadas pasadas los pocos pobladores que habitan estos sitios contaban con un mayor número de animales en sus rodeos de caprinos y ovinos (más de 1500 cabezas por familia, mientras que actualmente no superan las 650 cabezas; Bolgeri, obs. pers.) y realizaban transhumancia hacia sitios más altos en la Cordillera de los Andes. En la actualidad solo una familia desplaza su ganado durante el verano fuera de esta área y el resto de los crianceros permanecen allí todo el año. Estas familias ven al guanaco como un competidor que, también aquí, es perseguido, aunque en especial en la estación de mayor densidad de guanacos, que es el verano (Cap. II).

Otra de las amenazas que enfrenta la población migratoria en su área de veranada, al igual que parte de la población residente que utiliza el área adyacente al noroeste de la reserva, es la explotación petrolera. Desde hace varios años funciona en esta zona el yacimiento Fortunoso, pero desde 2006 a 2012 se desarrollaron más de tres proyectos de exploración petrolera adicionales en superficies que incluyen al área de acción de verano de los guanacos marcados. La información surgida de esta investigación ayudó a la DRNR a evitar, al menos hasta comienzos de 2016, que estos proyectos de exploración se transformaran en proyectos de explotación petrolera. Esta amenaza continua latente hoy en día y

representa un ejemplo claro de áreas protegidas diseñadas sin tener en cuenta la funcionalidad ecológica de las especies que se intenta proteger.

Los disturbios antropogénicos asociados con el desarrollo energético han sido relacionados con cambios en la selección de recursos en ungulados y disrupción de sus procesos migratorios (Sawyer et al., 2009; Dzialak et al., 2011; Lendrum et al., 2012). Las poblaciones migratorias con fidelidad marcada y que poseen además corredores relativamente estrechos de paso hacia las áreas de veranada o invernada, como la aquí estudiada, suelen ser particularmente susceptibles a la interrupción de dichos corredores. Esta interrupción puede alterar el comportamiento de los individuos migrantes, reduciendo los niveles de fidelidad (Webb et al., 2010) o directamente resultando en la pérdida del segmento migratorio de la población (White et al., 2007).

#### Implicancias para la conservación

La información presentada en la sección anterior, en conjunto con la presentada en el Capítulo III sobre causas de mortalidad, muestra que Payunia no queda exenta de ninguna de las causas principales que derivan en la pérdida del comportamiento migratorio en grandes ungulados (Harris et al., 2009; Sawyer et al., 2009, Dzialak et al., 2011; Lendrum et al., 2012). Además de las barreras antrópicas mencionadas (relacionadas en especial con la cría de ganado) y la expansión potencial de la extracción hidrocarburífera, la otra amenaza principal actual es la caza furtiva. La caza furtiva puede reducir el número de individuos de

las poblaciones migratorias, lo que a su vez está asociado con reducciones en las distancias de desplazamiento o el cambio a un comportamiento sedentario.

Algunas especies de ungulados migratorios han sido llevadas, incluso, al borde de la extinción, en parte debido a la pérdida de sus rutas migratorias. Estas especies incluyen al ñu negro (*Connochaetes gnou*), *Oryx gazella* en Sahara, la gacela saltarina o springbok (*Antidorcas marsupiales*), el topi común (*Damaliscus lunatus*) y el elefante (*Loxodonta africana*) en diversos sitios de África (Harris et al., 2009; Berger, 2004b). En Patagonia Argentina la población de guanacos se redujo abruptamente luego de la ocupación de las tierras por colonos de origen europeo, a partir de fines del siglo XIX, quienes introdujeron la oveja y comenzaron a instalar alambrados. Esto podría haber generado barreras para el desplazamiento migratorio de los guanacos, transformando muchas poblaciones anteriormente migratorias en sedentarias, limitando su acceso a forraje y agua durante épocas críticas del año e impidiendo verse afectadas fuertemente por grandes tormentas invernales. Por lo tanto, es probable que no sólo la competencia con el ganado y la caza hayan contribuido a la fuerte declinación observada en la región y reportada por diversos autores, sino que también haya contribuido significativamente a esta declinación la limitación de los desplazamientos migratorios.

La Payunia es un territorio que, por su aridez y su topografía, ha limitado el número de asentamientos humanos y la cría de ganado en gran parte de su superficie (Candia et al., 1993). Este factor, posiblemente, ha sido la principal causa de la persistencia de una abundante población de guanacos que mantiene su comportamiento parcialmente migratorio, con las mayores distancias de

desplazamiento hasta ahora registradas en toda Patagonia. Por otro lado, la persistencia del proceso migratorio en Payunia es posiblemente esencial para sostener una población tan numerosa como la que allí ocurre (Schroeder et al., 2014).

Sin embargo, a pesar de esta maravilla única que es el proceso migratorio masivo en Payunia, aún no se le ha dado el valor de conservación que le corresponde, y la consolidación de la reserva ha encontrado numerosos obstáculos. Es necesario asegurar la conservación de las áreas estacionales clave para el proceso migratorio de los guanacos de Payunia, cuya ruta migratoria, como se muestra en esta tesis, trasciende los límites de esta extensa área protegida. La información generada en este trabajo brinda las herramientas iniciales para su conocimiento y conservación.

## ANEXO FIGURAS Y TABLAS

Tabla 4.1. N° de localizaciones para cada polígono estacional de los guanacos migratorios. Separados los individuos con radiocollar VHF y GPS.

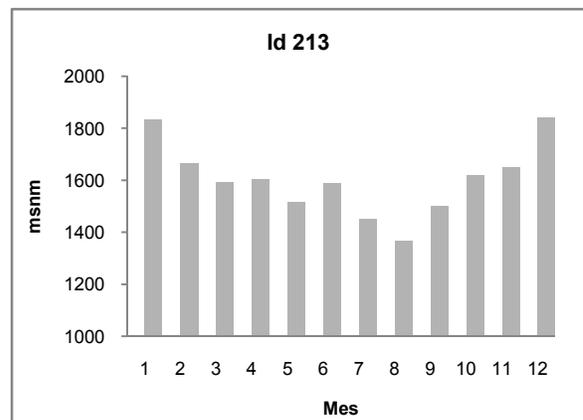
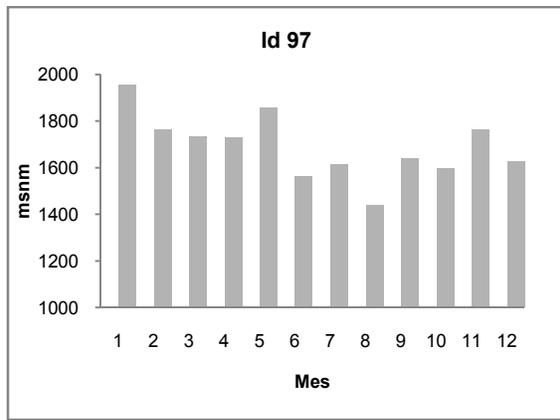
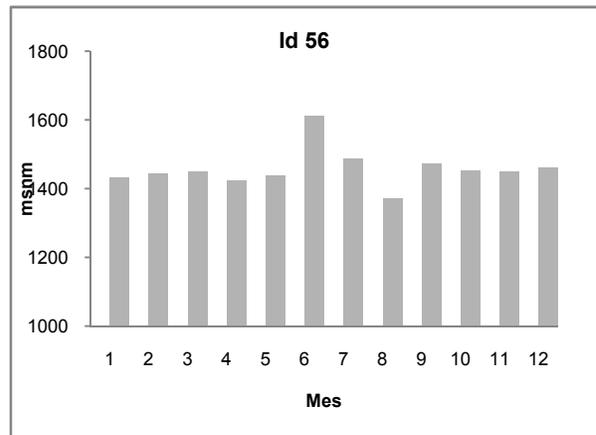
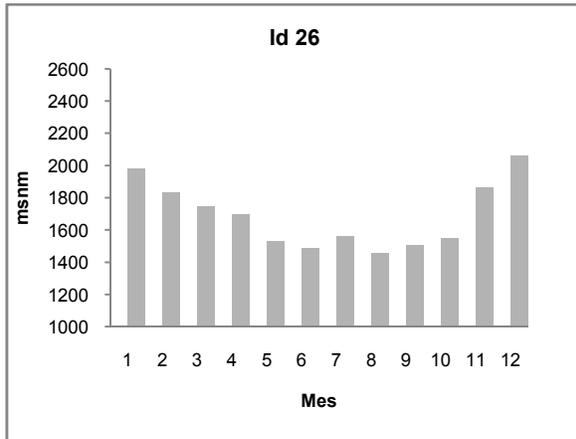
Id y sexo (VHF)	Polígono estacional	N° de localizaciones	Id y sexo (GPS)	Polígono estacional	N° de localizaciones
26 ♂	Verano 2006	5	1226 ♀	Invierno 2008	76
	Invierno 2006	15		Primavera-Verano 2008	204
	Verano 2007	9		Inicio invierno 2009	31
	Invierno 2007	6		Primavera-Verano 2009	182
	Verano 2008	7		Verano 2008	118
	Invierno 2008	4		Invierno 2008	76
	Invierno 2009	3		Verano 2009	152
56 ♂	Verano 2006	8	1415 ♀	Primavera-Otoño 2008	314
	Invierno 2006	6		Primavera-Otoño 2009	99
	Verano 2007	10		Verano 2008	125
	Invierno 2007	4		Invierno 2008	107
	Verano 2008	10		Verano 2009	117
	Invierno 2008	4		Invierno 2010	112
	Verano 2009	6		Verano 2010	77
97 ♂	Verano 2006	19	1656 ♀	Primavera-Verano 2011	212
	Invierno 2006	7		Invierno 2008	189
	Verano 2007	20		Primavera-Verano-Otoño 2008	241
	Invierno 2007	14		Primavera-Verano-Otoño 2009	218
	Verano 2008	9			
	Verano 2009	9			
213 ♀	Verano 2007	10			
	Invierno 2007	4			
	Verano 2008	11			
	Invierno 2008	4			
	Verano 2009	14			
334 ♀	Primavera-Verano 2007	16			
	Invierno 2007	5			
	Primavera-Verano 2008	16			
	Invierno 2008	5			
354 ♀	Primavera-Verano 2009	8			
	Primavera-Verano 2007	21			
	Invierno 2007	5			
	Primavera-Verano 2008	20			

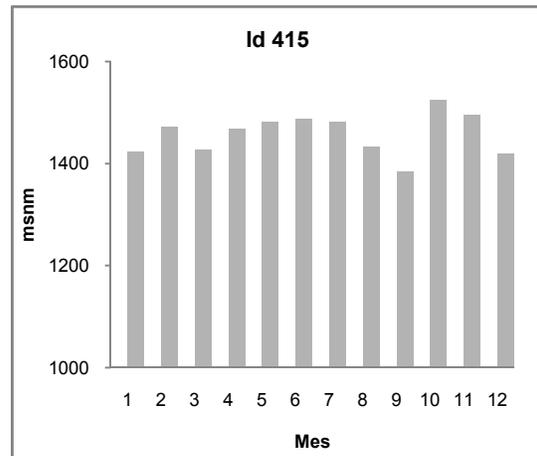
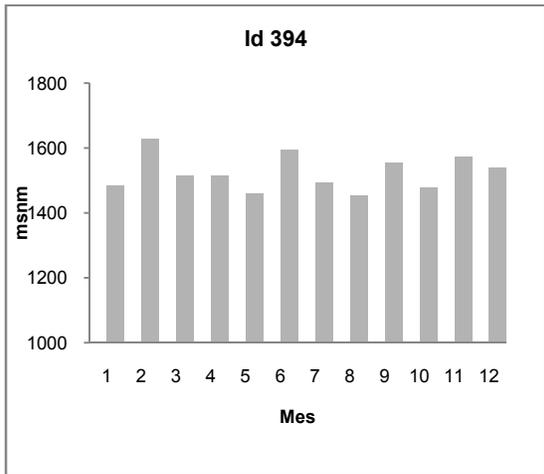
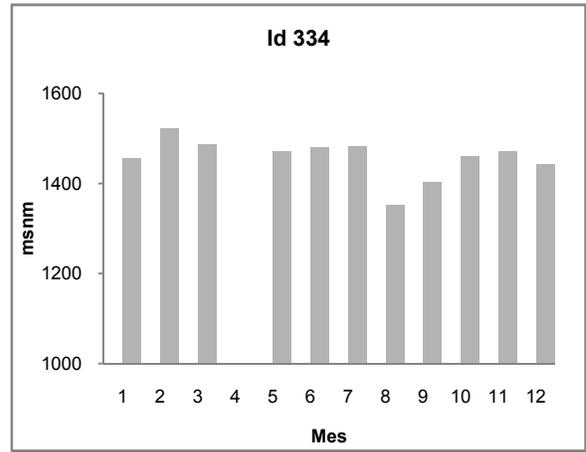
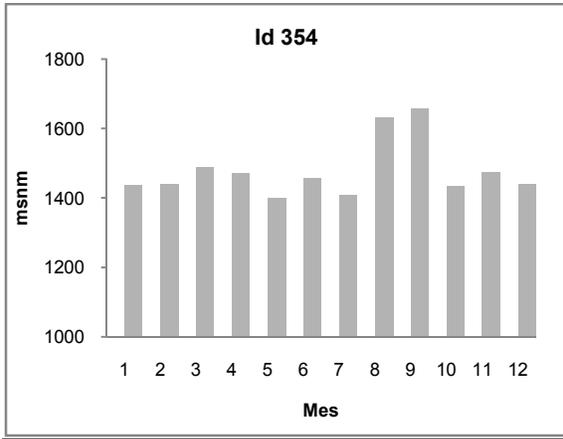
<b>394</b> ♀	Invierno 2008	4
	Verano 2009	9
	Verano 2007	17
	Invierno 2007	6
	Verano 2008	9
	Invierno 2008	5
<b>415</b> ♀	Verano 2009	8
	Invierno 2009	6
	Verano 2007	17
	Invierno 2007	6
	Verano 2008	4
	Invierno 2008	9
<b>495</b> ♀	Verano 2009	5
	Verano 2007	9
	Invierno 2007	14
	Verano 2008	4
	Invierno 2008	9
	Invierno 2009	4
<b>514</b> ♀	Verano 2007	14
	Invierno 2007	6
	Verano 2008	7
	Invierno 2008	4
	Verano 2007	26
	Invierno 2007	12
<b>474</b> ♀	Invierno 2008	3
	Verano 2009	6

Tabla 4.2. Id y sexo de los guanacos equipados con radiocollar VHF en Payunia diferenciando los que migraron durante todos los años de su seguimiento y los que no migraron por un año. Entre paréntesis el n° total en cada caso.

<b>Guanacos que migraron todos los años durante su monitoreo</b>
<b>26 ♂, 56 ♂, 97 ♂, 394 ♀, 415 ♀, 354 ♀, 334 ♀, 474 ♀, 514 ♀ (n=9)</b>
<b>Guanacos que no migraron por un año durante su monitoreo</b>
<b>213 ♀, 495 ♀ (n=2)</b>

Fig.4.1. Variaciones mensuales de las alturas medias (msnm) de las áreas utilizadas por los 11 guanacos marcados con collares VHF que migraron estacionalmente en Payunia.





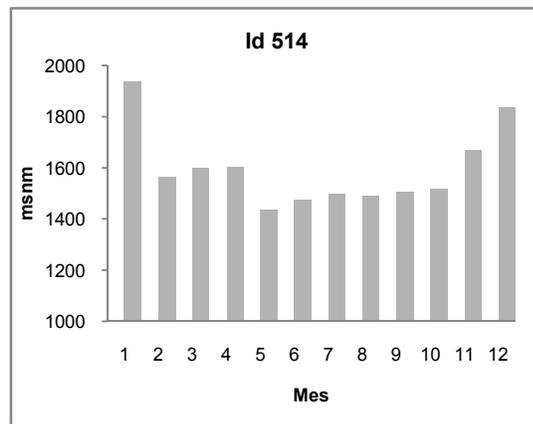
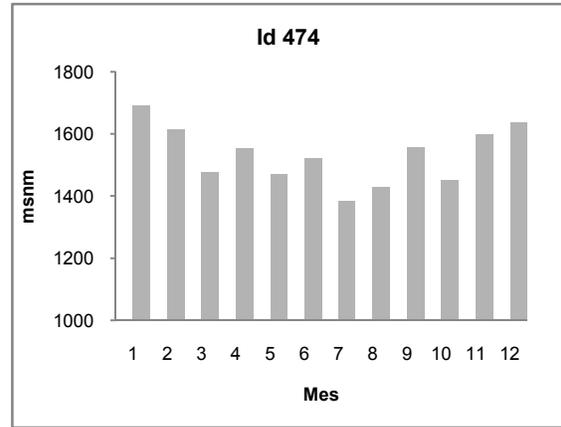
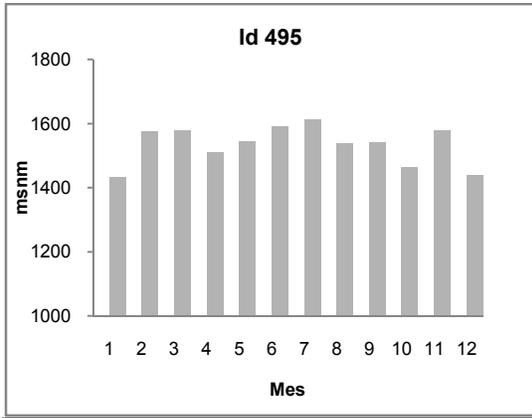
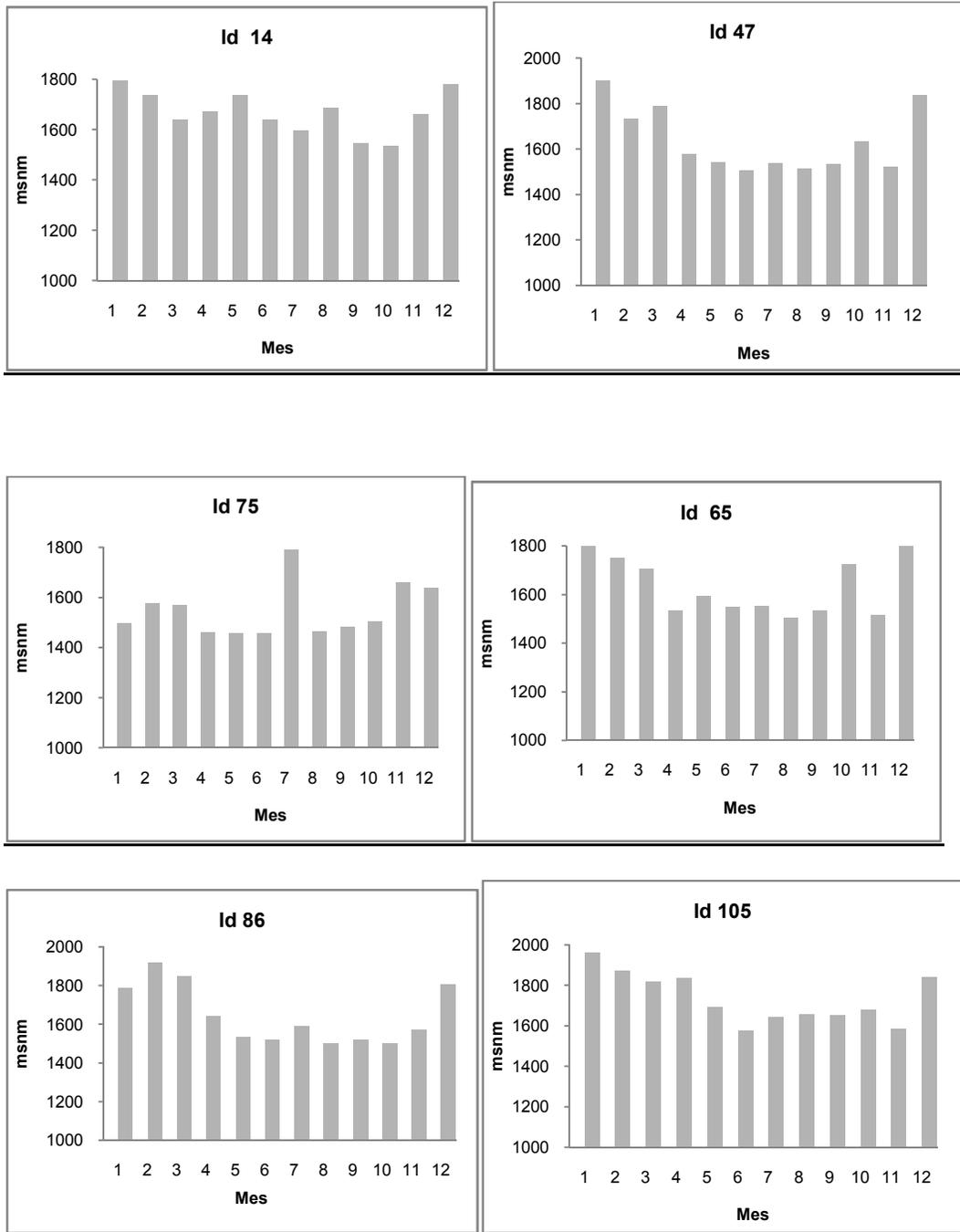


Fig. 4.2. Variaciones mensuales de las alturas medias (msnm) de las áreas utilizadas por los 11 guanacos marcados con collares VHF con comportamiento residente en Payunia.



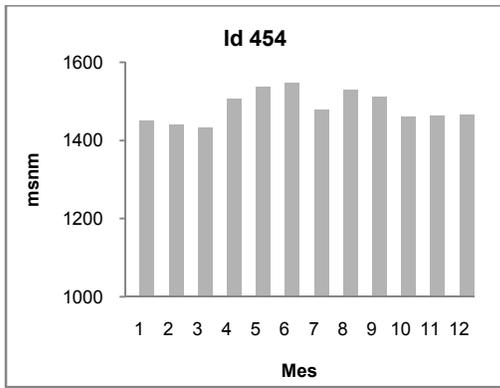
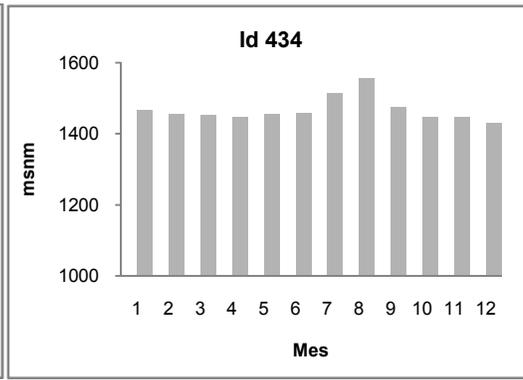
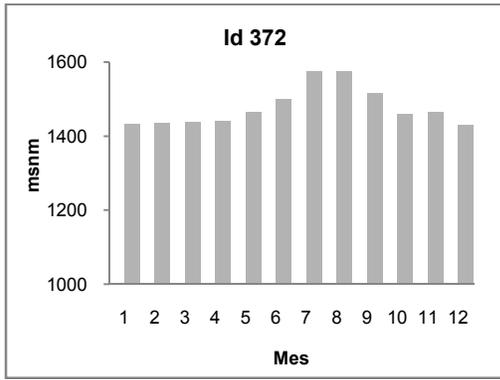
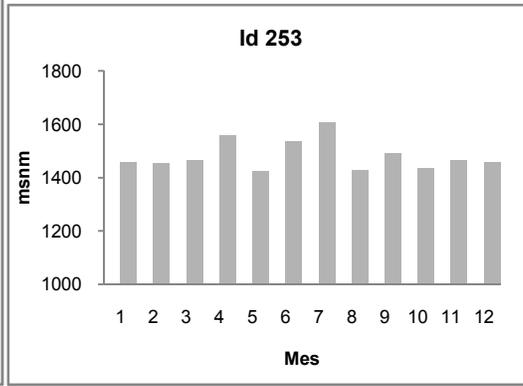
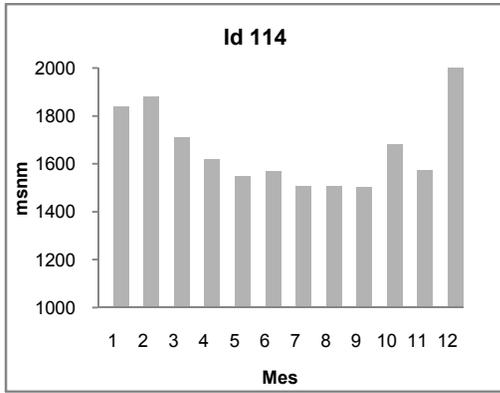
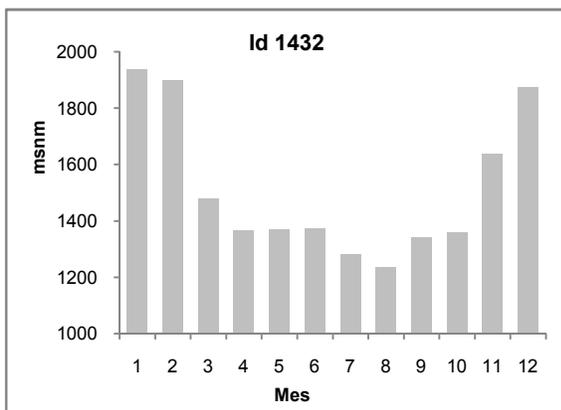
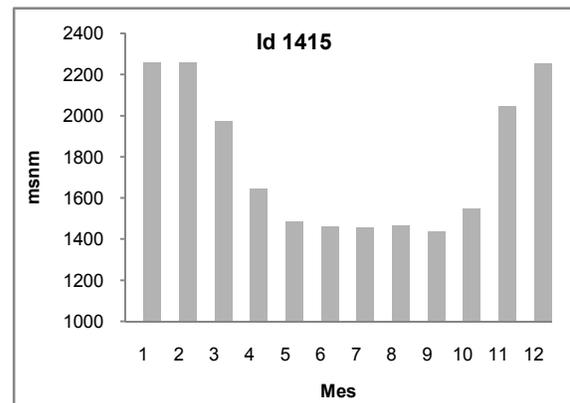
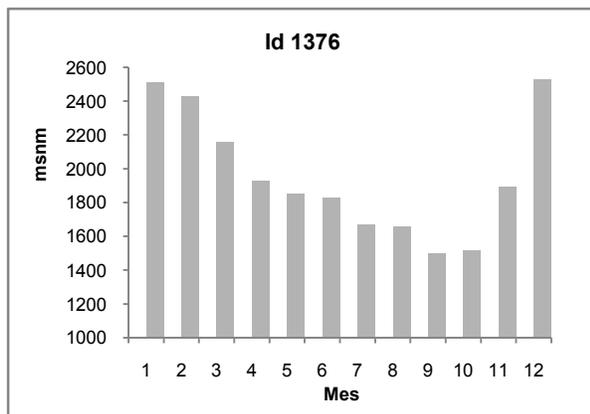
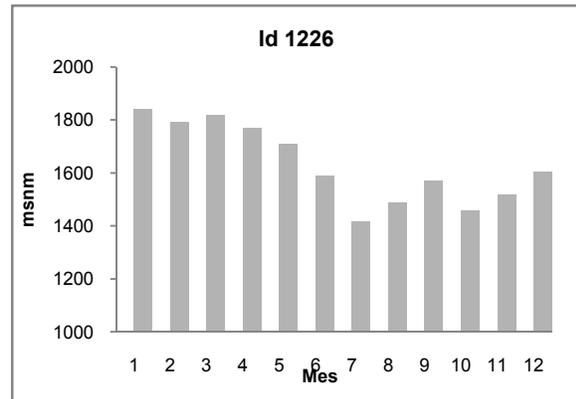
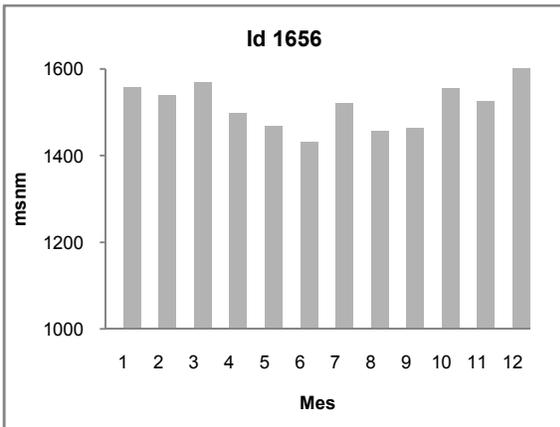
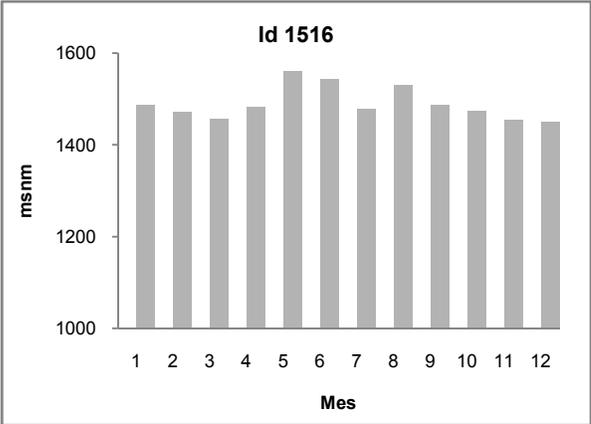


Fig.4.3. Variaciones mensuales de las alturas medias (msnm) de las áreas utilizadas por los seis guanacos marcados con collares GPS en Payunia.



Residente GPS



## Capítulo V

### CONCLUSIONES GENERALES

Las migraciones estacionales de ungulados tienen efectos directos e indirectos en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Fryxell y Sinclair, 1988; Singh et al., 2012). Generan fluctuaciones estacionales en la disponibilidad de presas para los depredadores, influyen en la dinámica de depredación de los depredadores que de ella dependen (Fryxell y Sinclair, 1988) y en la estructura y dinámica de las poblaciones de presas alternativas. Pero, además, la población migratoria puede enfrentarse a diferentes niveles de depredación en su ruta migratoria tanto por el uso de sitios donde la topografía la vuelve más vulnerable o por el uso de sitios estacionales con mayor abundancia de depredadores.

La población de guanacos de Payunia fue parcialmente migratoria, con parte de la población desplazándose estacionalmente y parte manteniendo un comportamiento residente. Una mayor proporción de hembras que de machos se desplazan estacionalmente (como indican los datos disponibles de guanacos estudiados en esta tesis) sugiriendo que, para mantener su comportamiento poligínico, la estrategia más conveniente de los machos posiblemente sea el sedentarismo. Desplazarse estacionalmente implicaría para un macho adulto perder un territorio de buena calidad y poner en riesgo su reproducción futura. La densidad estacional de guanacos varió en los sitios de uso estacional de la especie como así también la influencia de la depredación por puma en cada sitio y estación. Los dos sitios estudiados en el norte de la reserva, tanto aquel donde se marcaron guanacos con radiocollares como aquel donde no se marcaron, fueron más utilizados en las estaciones cálidas, mientras que el sitio ubicado al sudeste fue más usado en las estaciones frías.

Podemos concluir que el comportamiento parcialmente migratorio de los guanacos parece generar dos consecuencias principales sobre las dinámicas de depredación del puma. Por un lado, generaría competencia aparente (Holt, 1977) entre las dos poblaciones presa, guanaco y ganado, mediada por el puma. La densidad de guanacos en el norte de Payunia no es constante en el tiempo debido a sus desplazamientos. Durante períodos de baja disponibilidad de guanacos, la población de puma tendría una respuesta funcional representada por la disminución en el número de guanacos consumidos. El ganado en el área protegida y alrededores, por otro lado, actuaría como presa alternativa relativamente constante que subsidiaría al puma en ausencia de su presa principal. El subsidio trófico provisto por el ganado podría reducir tanto la potencial respuesta numérica que debería tener la población de pumas frente a la disminución temporal de guanacos como eventualmente la respuesta funcional de consumo de otras presas nativas alternativas.

En base a los resultados de esta tesis se puede hipotetizar que la competencia aparente entre ganado y guanacos genera o potencia el conflicto entre el puma y los crianceros de Payunia que sufren la depredación de este depredador sobre su ganado. Los pobladores toman represalias hacia los carnívoros por la pérdida económica que implica el ganado depredado. Matan cualquier individuo y especie de carnívoro con trampas, armas de fuego, cacería con perros y venenos, medidas que tienen efectos nocivos que se pueden extender más allá de la comunidad de carnívoros. A partir del conocimiento generado en esta tesis podemos brindar recomendaciones de manejo del ganado en Payunia para disminuir el conflicto, gracias a un mayor entendimiento de las

relaciones interespecíficas entre guanaco-ganado-puma. Algunas de estas recomendaciones son: 1) maximizar los esfuerzos de protección del ganado (utilizando perros protectores, métodos disuasivos, etc.) en los sitios y estaciones que presentan reducciones temporales en la densidad de guanacos, 2) cuando sea posible, retirar el ganado de dichos sitios cuando se produce la reducción de densidad de guanacos.

Otra consecuencia de la migración parcial del guanaco en Payunia se relaciona con la diferencia espacial en los patrones de depredación del puma. La incidencia de la depredación por puma en la población de guanacos fue una de las más altas reportadas para áreas donde estas dos especies son simpátricas. Incluso cuando la densidad estacional de guanacos fue baja, la depredación continuó siendo el factor de mortalidad más importante sobre los individuos residentes (Bolgeri y Novaro 2015). En el sitio Este del área de estudio los guanacos sufren mayor presión de depredación que en el Oeste. La topografía escarpada que mejora la probabilidad de caza para el puma y los limitados espacios abiertos que impiden corridas de huida efectivas a la presa podrían ser los factores que hacen del sitio Este más riesgoso para los guanacos. Además, el Este tiene una densidad media anual de guanacos más elevada que el Oeste, pudiendo atraer más actividad de caza del puma. En base a estos resultados se puede concluir que los guanacos que se desplazan estacionalmente entre el Oeste y el Este de Payunia se exponen a un riesgo de depredación cambiante durante su ruta migratoria.

Los datos reportados en esta tesis implican que sea probable que la depredación de pumas sobre guanacos en Payunia sea de tipo compensatorio.

Esta conclusión se desprende de la alta proporción de guanacos depredados en condición nutricional pobre. Si es compensatoria, la depredación podría limitar a la población de guanacos pero no regularla (McCullough, 1979; Bertmann et al., 1992). Más allá de esta conclusión, es importante el monitoreo del efecto de la depredación en las tasas vitales de guanacos de Payunia, tanto de la porción migratoria como sedentaria, considerando las diferencias espaciales reportadas.

Por otro lado, es destacable que la condición nutricional de los guanacos encontrados muertos fue más pobre que en otras poblaciones estudiadas (Bank et al., 2002). La condición fue peor en invierno y primavera y en el Oeste, donde muchos guanacos pasan el verano y épocas de transición. En base a lo que ocurre en otras poblaciones (Kaitala et al., 1993), es posible que la condición nutricional, influenciada tanto por la disminución de la calidad del forraje al final del invierno como por la competencia intraespecífica y con otros herbívoros, sea el disparador para iniciar la migración. Si esto es así, los guanacos que se trasladan desde el Oeste al Este al final de la estación cálida, se exponen a un mayor riesgo de depredación con el fin de encontrar mayor calidad y/o abundancia de alimento.

La estrategia de migración parcial de la población de guanacos de Payunia es un comportamiento esperable para un ungulado que habita ambientes con estacionalidad predecible y poco marcada, con producción vegetal moderadamente variable en espacio y tiempo (Mueller et al., 2011). Por otro lado, los niveles de densidad reportados para esta población y la alta proporción de individuos muertos en estado nutricional pobre indicarían una intensidad de competencia intraespecífica importante. Por estas razones, es probable que la migración de guanacos en Payunia esté asociada con una estrategia de la

población para disminuir la intensidad de la competencia intraespecífica (Kaitala et al., 1993).

La migración parcial que realizan los guanacos en Payunia es la de mayor magnitud descrita para la especie, tanto por las distancias recorridas como por el número de individuos involucrados. Conocer y monitorear la mayor parte de las rutas migratorias y los rangos estacionales utilizados por los guanacos de Payunia es fundamental para la conservación tanto del proceso migratorio que realizan como de sus niveles de densidad poblacional. La fuerte fidelidad a los rangos estacionales mostrada por la población estudiada es una característica que la hace aún más susceptible a los disturbios ambientales (White et al., 2007; Webb et al., 2010).

La caracterización de los desplazamientos estacionales de los guanacos de Payunia que se realizó en el marco de esta tesis es la primera información de base existente para este proceso para una gran población protegida y con escasas barreras antrópicas. La descripción de las áreas estacionales utilizadas por los guanacos, las rutas migratorias más comunes, las amenazas que ponen en riesgo la migración, la importancia de la depredación por puma en los sitios utilizados por los individuos migratorios y la asociación entre los patrones de depredación del puma sobre el ganado y los guanacos son los aportes más destacados de esta tesis.

## BIBLIOGRAFÍA CITADA

ADRIAENSEN F. y A. A. DHONDT. 1990. Population dynamics and partial migration of the European robin (*Erithacus rubecula*) in different habitats. *Journal of Animal Ecology* 59:1077–1090.

AGÜERO BLANCH V. O. 1971. Malargüe, Pueblo trashumante. Separata de la revista: *Anales de Arqueología y Etnología*, Tomo XXIV-XXV, Mendoza. Pág. 208-223.

ALERSTAM T., A. HEDENSTRÖM y S. AKESSON. 2003. Long-distance Migration: Evolution and Determinants. *Oikos* 103: 247-260.

AMAYA J. N., J. VON THÜNGEN y D. A. DE LAMO. 2001. Densidad de guanacos (*Lama guanicoe*) en la Patagonia. Comunicado técnico 109, Fauna. INTA Bariloche.

AVGAR T., A. MOSSER, G. S. BROWN y J. M. FRYXELL. 2013. Environmental and individual drivers of animal movement patterns across a wide geographical gradient. *Journal of Animal Ecology* 82: 96–106.

BALDI R., S. D. ALBON y D. A. ELSTON. 2001. Guanacos and sheep: evidence for continuing competition in arid Patagonia. *Oecologia* 129: 561–570.

BALDI R., A. PELLIZA-SBRILLER, D. ELSTON y S D. ALBON. 2004. High potential for competition between guanacos and sheep in Patagonia. *Journal of Wildlife Management* 68 (4): 924–938.

BALDI R., A. J. NOVARO, M. FUNES, R. S. WALKER, P. FERRANDO, M. FAILLA M y P. CARMANCHAHI. 2010. Guanaco Management in Patagonian rangelands: A Conservation Opportunity on the Brink of Collapse. In: *Conserving Wildlife While Maintaining Livestock in Semi-Arid Ecosystems*, 1st edition. Edited by J.T. du Toit, R. Kock and J.C. Deutsch.

BANK M. S. y W. L. FRANKLIN. 1998. Puma (*Puma concolor patagonica*) feeding observation y attacks on guanacos (*Lama guanicoe*). *Mammalia* 62(4): 599-605.

BANK M. S., J. SARNO, N. K. CAMPBELL y W. L. FRANKLIN. 2002. Predation of guanacos (*Lama guanicoe*) by southernmost mountain lions (*Puma concolor*) during a historically severe winter in Torres del Paine National Park, Chile. *Journal of Zoology (London)* 258: 215-222.

BANK M. S., R. J. SARNO y W. L. FRANKLIN. 2003. Spatial distribution of guanaco mating sites in southern Chile: conservation implications. *Biological Conservation* 113: 427-434.

BARTEL R. A. y F. F. KNOWLTON. 2005. Functional feeding responses of coyotes, *Canis latrans*, to fluctuating prey abundance in the Curlew Valley, Utah, 1977–1993. *Can. J. Zool.* 83: 569–578.

BARTMANN R. M., G. C. WHITE y L. H. CARPENTER. 1992. Compensatory mortality in a Colorado mule deer population. *Wildlife Monographs* 121: 1–39.

BASKIN L. y K. DANELL. 2003. Ecology of ungulates: a handbook of species in eastern Europe and northern and central Asia. Springer, Berlin.

BEIER P., D. CHOATE y H. BARRETT R. 1995. Movement patterns of mountain lions during different behaviors. *Journal of Mammalogy* 76: 1056-1070.

BEIER P. y R. F. NOSS. 1998. Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology* 12: 1241-1252.

BELLATI J. y J. VON THUNGEN. 1990. Lamb predation in Patagonian ranches. Pp 263-268, en: *Proceeding of the 14th Vertebr. Pest Conference* (Davis LR y RE Marsh eds.), University of California.

BERG J. E. 2007. The Carnivore Assemblage of La Payunia Reserve, Patagonia, Argentina: Dietary Niche, Prey Availability, and Selection. Tesis de Maestría, University of Montana, EEUU.

BERGER J. 1983. *Wild Horses of the Great Basin: Social Competition and Population Size*. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.

BERGER J. 2004 (a). The Last Miles: How to sustain long-distance migration in Mammals. *Conservation Biology* 8: 320-331.

BERGER J. 2004 (b). Can we save the last of the great long-distance migrations? *Wild Earth*, Fall/Winter 2004-2005.

BERGER J., J. K. YOUNG y M. K. BERGER. 2006. Protecting Migration Corridors: Challenges and Optimism for Mongolia Saiga. *PLoS Biology*, 6 (7): 1365-1367.

BEYER H. L., E. H. MERRILLI, N. VARLEY y M. S. BOYCE. 2007. Willow on Yellowstone's northern range: Evidence for a trophic cascade? *Ecological Applications* 17 :1563-1571.

BOLGER D T., W D. NEWMARK, T A. MORRISON y D F. DOAK. 2008. The need for integrative approaches to understand and conserve migratory ungulates. *Ecology Letters*, 11: 63–77.

BOLGERI M. J. y A. J. NOVARO. 2015. Variación espacial en la depredación por puma (*Puma concolor*) sobre guanacos (*Lama guanicoe*) en La Payunia, Mendoza, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 22(2): 255-264.

BONACIC C. F., J. A. IRIARTE y F. J. BAS. 1996. Endangered guanaco (*Lama guanicoe*) population habitat use in the Andean mountains of Chile. *J. Wildl. Res* 1: 85–88.

BORRERO L. A. 2001. Los Selk'nam (Onas). Evolución cultural en Tierra del Fuego. Edit. Busqueda de Ayllu; Galerna.

BORRERO L. A., F. M. MARTIN y J. VARGAS. 2005 Taxonomía de la interacción entre puma y guanacos en el Parque Nacional Torres del Paine. *MAGALLANIA*, (Chile) 33(1): 95-114.

BOWYER RT., D. K. PERSON y M. PIERCEB. 2005. Detecting Top-Down versus Bottom-Up Regulation of Ungulates by Large Carnivores: Implications for Conservation of Biodiversity. Pp 342-361, en: *Large carnivores and biodiversity conservation* (JC Ray, KH Redford, RS Steneck y J Berger, eds.). Island Press, Washington.

BRECK S. y V. VOLPI. 2003. Wolf Depredation Trends and the Use of Barriers to Protect Livestock in Western North America. *Conservation Biology* 17: 1-10.

BROWER L.P. 1995. Understanding and misunderstanding the migration of the monarch butterfly in North America: 1857-1995. *Journal of Lepidopteran Society* 49: 304-385.

BUCKLAND S. T., D. R. ANDERSON, K. P. BURNHAM y J. L. LAAKE. 1993. *Distance Sampling: Estimating abundance of biological populations*. Chapman & Hall, London.

BUCKLAND S. T., D. R. ANDERSON, K. P. BURNHAM, J. L. LAAKE, D. L. BORCHERS y L. THOMAS. 2001. *Introduction to Distance Sampling*. Oxford University Press, London.

BURGI M. V. (2005). Radio de acción y uso de hábitat en hembras de guanaco (*Lama guanicoe*) en el NE de Chubut. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan. Facultad de Ciencias Naturales, Sede Puerto Madryn. Seminario de Licenciatura en Cs. Biológicas.

BURT W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24(3): 346-352.

BUTLER J R A. 2000. The economic costs of wildlife predation on livestock in Gokwe communal land, Zimbabwe. *African Journal of Ecology* 38: 23-30.

CAJAL J. L. y N. E. LÓPEZ. 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. y R. OJEDA. 1994. Camélidos silvestres y mortalidad por tormentas de nieve en la cordillera frontal de la provincia de San Juan, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 1: 81-88.

CANDIA R., S. PUIG, A. DALMASSO, F. VIDELA y E. MARTINEZ CARRETERO. 1993. Diseño del plan de manejo para la Reserva Provincial La Payunia (Malargüe, Mendoza). *Multequina* 2: 5-87.

CAPITANELLI R. 1967. Climatología de Mendoza. *Bol. Inst. Geogr.* 14 (54-57): 1-441.

CARMANCHAHI P. D., R. OVEJERO, C. MARULL, G. C. LÓPEZ, N. SCHROEDER, G. A. JAHN et al. 2011. Physiological response of wild guanacos to capture for live shearing. *Wildlife Research*, 38: 61–68.

CARMANCHAHI P. D. y C. MARULL. 2012. Protocolo de Buenas Prácticas de Manejo de Guanacos (*Lama guanicoe*) Silvestres. South American Camelid Specialist Group (GECS–IUCN). [http://www.camelidosgecs.com.ar/pdf/ba\\_guanacos\\_2012.pdf](http://www.camelidosgecs.com.ar/pdf/ba_guanacos_2012.pdf)

CARMANCHAHI P. D., N. SCHROEDER, M. J. BOLGERI, R. S. WALKER, M. FUNES, J. BERG, P. TARABORELLI, R. OVEJERO, P. GREGORIO, P. MORENO Y A. J. NOVARO. 2014. Effects of live-shearing on population parameters and movement in sedentary and migratory populations of guanacos *Lama guanicoe*. *Oryx*, 49(1): 51–59.

CHEATUM E. L. 1949. Bone marrow as an index of malnutrition in deer. *NY State Conservationist* 3(5):19-22.

CLARAZ G. 1988. Diario de viaje de exploración al Chubut- 1865-1866. Marymar Ediciones, Buenos Aires

CLUTTON-BROCK T. H., I. R. STEVENSON, P. MARROW, A. D. MACCOLL, A. I. HOUSTON y J. M. McAMARA .1996. Population fluctuations, reproductive costs and life-history tactics in female Soay sheep. *Journal of Animal Ecology* 65: 675–689.

CONTRERAS M., B. GONZÁLEZ y F. NOVOA. 2006 Patrón de migración altitudinal y rango de hogar de guanacos en un ambiente andino del centro norte de Chile. *Minería y biodiversidad*. Publicación de Sonami, Chile. Editores: A. Camaño, J.C. Castilla y J.A. Simonetti.

COOLEY H. S., H. S. ROBINSON, R. B. WIELGUS, C. S. LAMBERT. 2008. Cougar prey selection in a white-tailed deer and mule deer community. *Journal Wildlife Manager* 72: 99-106

DE LUCA E. R. 2010. Presencia del puma (*puma concolor*) y conflicto con el hombre en las pampas argentinas. *Nótulas faunísticas - Segunda Serie*, 48: 1-17

DINGLE H. 2006. Animal migration is there a common migratory syndrome? *J. Ornith* 147: 212-220

- DINGLE H. y V. A. DRAKE . 2007. What is Migration?. *BioScience* 57(2): 113-121
- DONADIO E., A. J. NOVARO, S. W. BUSKIRK, A. WURTEN, M. S. VITALI y M. J. MONTEVERDE. 2009. Evaluating a potentially strong trophic interaction: pumas and wild camelids in protected areas of Argentina. *Journal of Zoology* 280(1):33-40.
- DONADIO E., S. W. BUSKIRK y A. J. NOVARO. 2012. Juvenile and adult mortality patterns in a vicuña (*Vicugna vicugna*) population. *Journal of Mammalogy* 93(6):1536-1544.
- DURANT S. M., T. M. CARO, D. A. COLLINS, R. M. ALAWIT y C. D. FITZGIBBON. 1988. Migration patterns of Thomson's gazelles and cheetahs on the Serengeti Plains. *African Journal Ecology* 26: 257-268
- DZIALAK M. R., S. M. HARJU, R. G. OSBORN, J. J. WONDZELL, L. D. HAYDEN-WING, J. B. WINSTEAD y S. L. WEBB. 2011. Prioritizing conservation of ungulate calving resources in multiple-use landscapes. *PLoS ONE* 6:e14597.
- EDGE W. D., C. L. MARCUM y S. L. OLSEN. 1985. Effects of logging on home range fidelity of elk. *Journal of Wildlife Management* 49: 741-744.
- ELBROCH L. M. y H. U. WITTMER. 2012 (a). Table scraps: inter-trophic food provisioning by pumas. *Biology Letters* 8: 776-779. Doi: 10.1098/rsbl.2012.0423
- ELBROCH L. M. y H. U. WITTMER. 2012(b). Puma spatial ecology in open habitats with aggregate prey. *Mammalian Biology* 77: 377-384.
- ELBROCH L. M. y H. U. WITTMER. 2013. Nuisance Ecology: Do Scavenging Condors Exact Foraging Costs on Pumas in Patagonia?. *PLoS ONE* 8(1): e53595. Doi:10.1371/journal.pone.0053595
- FERNANDÉZ C. Y R. BALDI. 2014 Hábitos alimentarios del puma (*Puma concolor*) e incidencia de la depredación en la mortalidad de guanacos (*Lama guanicoe*) en el Noreste de la Patagonia. *Mastozoología Neotropical* 21:331-338.
- FITZ GIBBON C. D. y J. LAZARUS. 1995. Antipredator behavior of Serengeti Ungulates: individual differences and population consequences. Pp 275-296, en *Serengeti II Dynamic, Management and Conservation of an Ecosystem*. (Edited by Sinclair A.R.E. and Arcese P). University of Chicago Press, Chicago.
- FLORES C. E., A. M. CINGOLANI, A. VON MÜLLER y F. R. BARRI. 2012. Habitat selection by reintroduced guanacos (*Lama guanicoe*) in a heterogeneous mountain rangeland of central Argentina. *The Rangeland Journal* 34:439-445. <http://dx.doi.org/10.1071/RJ12040>

FRANKLIN W.L. 1982. Biology, ecology and relationship to man of the South American camelids. In: Mares, M.A. & Genoways, H.H. (eds.) Mammalian Biology in South America. Volume 6, Special Publication Series. University of Pittsburgh Press, Pittsburgh, pp. 457–489.

FRANKLIN W.L. 1983. Contrasting socioecologies of South America's wild camelids: the vicuña and the guanaco. American Society of Mammalogy Special publication 7: 573-628.

FRANKLIN W. L., F. BAS, C. F. BONACIC, C. CUNAZZA, N. SOTO. 1997. Striving to manage Patagonia guanacos for sustained use in the grazing agroecosystems of southern Chile. Wildl Soc Bull 25: 65-73.

FRANKLIN W. L., W. E. JOHNSON, R. J. SARNO y J. A. IRIARTE. 1999. Ecology of the Patagonia puma (*Felis concolor patagonica*) in southern Chile. Biological Conservation 90: 33-40.

FRYXELL J.M. 1995. Aggregation and Migration by Grazing Ungulates in relation to resources and predators, In: Sinclair, A.R.E., Arcese, P., (Eds), Serengeti II Dynamic, Management and Conservation of an Ecosystem. University of Chicago Press, pp. 257-273.

FRYXELL J. M. y A. R. E. SINCLAIR . 1988. Causes and consequences of migration by large herbivores. Trends in Ecology & Evolution, 3: 237-241.

FRYXELL J. M. y A. R. E. SINCLAIR. 1988 b. Seasonal migration by white-eared kob in relation to resources. Afr J Ecol 26:17–31.

FRYXELL J.M., J. GREEVER y A. R. E. SINCLAIR. 1988. Why are migratory ungulates so abundant? American Naturalist 131: 781–798.

GAILLARD J. M., M. FESTA-BIANCHET, G. YOCCOZ, N. A. LOISON y C. TOIGO. 2000. Temporal Variation in Fitness Components and Population Dynamics of Large Herbivores. Annual Review of Ecology and Systematic 31: 367-393.

GITTLEMAN J. L. 1985. Carnivore body size: ecological and taxonomic correlates. Oecologia 67: 540-554.

GONZÁLEZ COLL M. M. 2008. Crianceros trashumantes patagónicos: un modo de producción que se resiste a desaparecer. Universidad Nacional del Sur. Revista TEFROS 6(1): 1-15.

GONZÁLEZ A., A. J. NOVARO, M. FUNES, O. PAILACURA, M. J. BOLGERI y R. S. WALKER. 2012. Mixed-breed guarding dogs reduce conflicts between goat herders and native carnivores in Patagonia. Human-Wildlife Interactions 6: 134-141.

GRAHAM K., A. P. BECKERMAN y P. THIRGOO. 2005. Human–predator–prey conflicts: ecological correlates, prey losses and patterns of management. *Biological Conservation* 122: 159-171.

GUSTAFSON L. L., W. L. FRANKLIN, R. J. SARNO, R. L. HUNTER, K. M. YOUNG, W. E. JOHNSON y M. J. BEHL. 1998. Predicting early mortality of newborn guanacos by birth mass and hematological parameters: a provisional model. *Journal of Wildlife Management* 62: 24-35.

HANBY J. P. y J. D. BYGOTT. 1979. Population changes in lions and other predators, In: Sinclair, A.R.E., Norton-Griffiths, M., (Eds), *Serengeti: Dynamic of an ecosystem*. University of Chicago Press, pp. 249-62.

HARRIS G., S. THIRGOOD, J. G. C. HOPCRAFT, J. P. G. CROMSIGT y J. BERGER. 2009. Global decline in aggregated migrations of large terrestrial mammals. *Endangered Species Research*, 7: 55–76.

HAYNE D.W. 1949. Calculation of size of home range. *Journal of Mammalogy* 30 (1): 1-18.

HEBBLEWHITA M., C. A. WHITE, C. G. NIETVELT, J.A. MCKENZIE, T. E. HURD, J. M. FRYXELL, S. E. BAYLEY y P. C. PAQUET. 2005. Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology* 86: 2135-2144

HEBBLEWHITE M. y E. H. MERRILL. 2007. Multiscale wolf predation risk for elk: does migration reduce risk? *Oecologia* 152: 377-387.

HOLT R. D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theor. Popul. Biol.* 12: 197–229.

HOLT R. D. y J. H. LAWTON. 1994. The ecological consequences of shared natural enemies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 495–520.

HOOGE P. N. y B. EICHENLAUB. 2000. *Animal Movement Extension to ArcView*. Version 2.0. Alaska Science Center, Biological Science Office, U.S. Geological Survey, Anchorage, USA.

HOOGESTEIJN R. FECHA? Manual sobre problemas de depredación causados por jaguares y pumas en hatos ganaderos. Grupo Asesor de Jaguar, Wildlife Conservation Society, Supervisor Hatos de Apure, Prohesa y Grupo de Especialistas en Felinos, UICN. pp 1-39.

HORNOCKER M. G. 1969. Winter territoriality in mountain lions. *Journal of Wildlife Management* 33: 457-464.

HORNOCKER M. G. 1970. An Analysis of Mountain Lion Predation upon Mule Deer and Elk in the Idaho Primitive Area. Wildlife Monographs 21: 3-39.

HUSSEMAN J. S., D. L. MURRAY, G. POWER, C. MACK, C. R. WENGER y H. QUIGLEY. 2003. Assessing differential prey selection patterns between two sympatric large carnivores. Oikos 101: 591-601.

INSKIP C. y A. ZIMMERMANN. 2009. Human-felid conflict: a review of patterns and priorities worldwide. Oryx 4: 18-34.

IRIARTE J. A., W. E. JOHNSON y W. L. FRANKLIN. 1991. Feeding ecology of the Patagonia puma in southernmost Chile. Revista Chilena de Historia Natural 64: 145-156.

JANSON C. H. y M. L. GOLDSMITH. 1995. Predicting group size in primates: Foraging costs and predation risks. Behav. Ecol. 6: 326-336.

JARMAN P. J. 1974. Social organization of antelope. Behaviour 48: 215-267.

JETZ W., D. S. WILCOVE y A. P. DOBSON. 2007. Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. PLoSBiol 5 (6): 1211-1219.

JOHNSON A., C. VONGKHAMHENG, M. HEDEMARK y T. SAITHONGDAM. 2006. Effects of human-carnivore conflict on tiger (*Panthera tigris*) and prey populations in Lao PDR. Animal Conservation 9: 421-430.

KAITALA A., V. KAITALA y P. LUNDBERG. 1993. A theory of partial migration. American Naturalist 142: 59-81.

KENWARD R. E. 1987. Wildlife radio tagging: equipment, field techniques and data analysis. Academic Press, London, England.

KENWARD R. E. 2001. A manual for wildlife radio tagging. Academic Press, London, England.

KERNOHAN B. J., R. A. GITZEN y J. J. MILLSPAUGH. 2001. Analysis of Animal Space Use and Movements. In Radio Tracking and Animal Populations Book. Capítulo V. Edited by Millspaugh J.J. and Marzluff J.M. 125-166.

KIE J. G. 1999. Optimal foraging and risk of predation: effects on behaviour and social structure in ungulates. Journal of Mammalogy 80: 1114-1129.

KIE J. G., J. MATTHIOPOULOS, J. FIEBERG, R. A. POWELL, F. CAGNACCI, M. S. MITCHELL, J. M. GAILLARD y P. R. MOORCROFT. 2010. The home-range concept: are

traditional estimadorsaun relevant whith modern telemetry technology?. Phil. Trans. R. Soc. B. 365: 2221-2231.

KOLOWSKI J. M. y K. E. HOLEKAMP. 2006. Spatial, temporal, and physical characteristics of livestock depredations by large carnivores along a Kenyan reserve border. *Biological Conservation* 128: 529–541.

KUFELD R. C., D. C. BOWDEN y D. L. SCHRUPP. 1989. Distribution and movements of female mule deer in the Rocky Mountain foothills. *Journal of Wildlife Management* 53: 871–877

LAUENROTH W. K., H. E. EPSTEIN, J. M. PARUELO, I. C. BURKE, M. R. AGUIAR y O. E. SALA. 2004. Potential effects of climate change on the temperate zones of North and South America. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 439-453.

LENDRUM P. E., C. R. ANDERSON, R. A. LONG, J. G. KIE y R. T. BOWYER. 2012. Habitat selection by mule deer during migration: effects of landscape structure and natural-gas development. *Ecosphere* 3(9): 82.

LUNDBERG P. 1988. The evolution of partial migration in birds. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 172–175.

MACDONALD W., F. G. BALL y N. G. HOUGH. 1980. The evaluation of homerange sizes and configuration using radio tracking data. En C. J. Amlanerand D. W. MacDonald, editors. *A Handbook on Biotelemetry and RadioTracking*. Pergamon Press, Oxford, UK. 405-424

MARCHINI S. y D. W. MACDONALD. 2012. Predicting ranchers' intention to kill jaguars: Case studies in Amazonia and Pantanal. *Biological Conservation*. 147: 213-221

MARINO A. y R. BALDI. 2008. Vigilance Patterns of Territorial Guanacos (*Lama guanicoe*): The Role of Reproductive Interests and Predation Risk. *Ethology* 114:412-423.

MARINO A. 2010. Respuesta anti-depredatoria del guanaco: comportamiento, organización social y vulnerabilidad a la depredación. Tesis Doctoral Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina.

MARKGRAF V., 1985. Late Pleistocene faunal extinctions in southern Patagonia. *Science* 228: 1110-1112.

MARQUÉS B., A. R. VILA, N. BONINO y D. BRAN. 2011. Impactos potenciales de la ganadería ovina sobre la fauna silvestre de la Patagonia, In: INTA (Eds), 1 ed. Buenos Aires, pp. 88.

MARTÍNEZ CARRETERO E. 2004. La provincia fitogeográfica de la Payunia. Bol. Soc. Argentina de Botánica 39:195-226.

MASSIGOGE A., M. GONZÁLES, C. KAUFMANN y M. A. GUTIÉRREZ. 2010. Observaciones actualísticas sobre meteorización ósea en restos esqueléticos de guanaco. Mamül Mapu: Pasado Y Presente Desde La Arqueología Pampeana. Ediciones del Espinillo, Buenos Aires, 215-228.

McCULLOUGH D. R. 1979. The George Reserve deer herd: population ecology of a K-selected species. University Michigan Press, Ann Arbor.

McDONALD J. 2009. Handbook of Biological Statistics. 2° edición. Sparky House Publishing. Pp 319.

MDUMA S. A. R., A. R.E. SINCLAIR y R. HILBORN. 1999. Food Regulates the Serengeti Wildbeest: 40 year record. Journal of Animal Ecology 68:1101-1122.

MERINO M. L. y J. L. CAJAL. 1993. Estructura social de la población de guanacos (*Lama guanicoe*) en la costa norte de Península Mitre, Tierra del Fuego, Argentina. Studies on Neotropical Fauna and Environment 28(3):129-138.

MILLS M. G. L. y T. M. SHENK. 1992. Predator-prey relationships: the impact of lion predation on wildebeest and zebra populations. Journal of Animal Ecology 61: 693-702.

MOEN A. N. Y K. E. EVANS. 1971. The distribution of energy in relation to snow cover in wildlife habitat. In: Haugen, A.O. (Ed.), Proceedings of Symposium on the Snow and Ice in Relation to Wildlife and Recreation. Iowa State Univ., Ames, pp.147-162.

MONTES C., D. A. DE LAMO y J. ZAVATTI. 2000. Distribución de abundancia de guanacos (*Lama guanicoe*) en distintos ambientes de Tierra del Fuego, Argentina. Mastozoología Neotropical 7(1): 23-31.

MORAGA C., M. FUNES, J. C. PIZARRO, C. BRICEÑO y A. J. NOVARO. 2014. Effects of livestock on guanaco *Lama guanicoe* density, movements and habitat selection in a forest-grassland mosaic in Tierra del Fuego, Chile. Oryx, 49(1): 30-41.

MORENO F. P. Viaje a la Patagonia austral. 2004. El Elefante Blanco, Buenos Aires, Argentina. 512 pp.

MUELLER T., K. A. OLSON, T. K. FULLER, G. B. SCHALLER, M G. MURRAY y P. LEIMGRUBER. 2008. In search of forage: predicting dynamic habitats of Mongolian gazelles using satellite-based estimates of vegetation productivity. *Journal of Applied Ecology*, 45: 649-658.

MUELLER T. y W. FAGAN. 2008. Search and navigation in dynamic environments from individual behaviors to population distribution. *Oikos* 117: 654-664.

MUELLER T., K. A. OLSON, G. DRESSLER, P. LEIMGRUBER, T. K. FULLER, C. NICOLSON, A. J. NOVARO, M. J. BOLGERI, D. WATTLES, S. DESTEFANO, J. M. CALABRESE y W. F. FAGAN. 2011. How landscape dynamics link individual- to population-level movement patterns: a multispecies comparison of ungulate relocation data. *Global Ecology and Biogeography* 20(5):683-694. [Doi.wiley.com/10.1111/j.1466-8238.2010.00638.x](https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00638.x).

MUSIANI M., C. H. MAMO, L. BOITANI, C. CALLAGHAN, C. CORMACK GATES, L. MATTEI, E. VISALBERGHI, S. BRECK y G. VOLPI. 2003. Wolf Depredation Trends and the Use of Fladry Barriers to Protect Livestock in Western North America. *Conservation Biology* 17 (6): 1538–1547.

MUSTERS G. C. 2005. Vida entre los Patagones. *El Elefante Blanco*, Buenos Aires, Argentina. 371 pp

MYSTERUD A. 1999. Seasonal migration pattern and home range of roe deer (*Capreolus capreolus*) in an altitudinal gradient in southern Norway. *J. Zool., Lond.* 247: 479-486.

MYSTERUD A., L. E. LOE, B. ZIMMERMANN, R. BISCHOF, V. VEIBERG y E. MEISINGSET. 2011. Partial migration in expanding red deer populations at northern latitudes – a role for density dependence? *Oikos* 120: 1817-1825.

NELSON M. E. y L. D. MECH. 1981. Deer social organization and wolf predation in northeastern Minnesota. *Wildl. Monogr* 77: 1-53.

NELSON M. E. y L. D. MECH, 1991. White-tailed deer movements and wolf predation risk. *Canadian Journal of Zoology* 69: 2696–2699.

NICHOLSON M. C., R. T. BOWYER y J. G. KIE. 1997. Habitat selection and survival of mule deer: tradeoffs associated with migration. *Journal of Mammalogy* 78: 483–504.

NIXON C. M., L. P. HANSEN, P. A. BREWER y J. E. CHELSVIG. 1991. Ecology of white-tailed deer in an intensively farmed region of Illinois. *Wildl. Monogr.* 118: 1-77.

NOVARO A. J., M. FUNES y R. S. WALKER. 2000. Ecological extinction of native prey of a carnivore assemblage in Argentine Patagonia. *Biological Conservation* 92: 25-33.

NOVARO A. J. y R. S. WALKER. 2005. Human-induced changes in the effect of top carnivores on biodiversity in the Patagonian Steppe. Pp 268-288, en: *Large carnivores and biodiversity conservation* (JC Ray, KH Redford, RS Steneck y J Berger, eds.). Island Press, Washington.

OGADA D. L., M. E. TORCHIN, M. F. KINNAIRD y V. O. EZENWA. 2012. Effects of Vulture Declines on Facultative Scavengers and Potential Implications for Mammalian Disease Transmission. *Conservation Biology* 26(3): 453–460.

OLSON K. A., T. K. FULLER, T. MUELLER, M. C. MURRAY, C. NICOLSON, D. ODONKHUU, S. BOLORTSTSEG Y G. B. SCHALLER. 2010. Annual movements of Mongolian gazellas: nomads in the Eastern Steppe. *Journal of Arid Environments*. 74: 1435-1442.

ORTEGA I. M. y W. L. FRANKLIN. 1995. Social organization, distribution and movements of a migratory guanaco population in the Chilean Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural*, 68: 489–500.

PACHECO L. F., A. LUCERO y M. VILLCA. 2004. Dieta del puma (*Puma concolor*) en el Parque Nacional Sajama, Bolivia y su conflicto con la ganadería. *Ecología en Bolivia* 39: 75-83.

PATTERSON B. D., S. M. KASIKI, E. SELEMPO y R. W. KAYS. 2004. Livestock predation by lions (*Panthera leo*) and other carnivores on ranches neighboring Tsavo National Parks, Kenya. *Biological Conservation* 119: 507–516.

PAVIOLO A. J. 2010. Densidad de yaguararé (*Panthera onca*) en la selva paranaense: su relación con la disponibilidad de presas, presión de caza y coexistencia con el puma (*Puma concolor*). Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales Universidad Nacional de Córdoba. Argentina.

PECH R. P., A. R. E. SINCLAIR y A. E. NEWSOME. 1995. Predation models for primary and secondary prey species. *Wildl. Res.* 22: 55–64.

PEDRANA J., A. RODRÍGUEZ, J. BUSTAMANTE, A. TRAVAINI y J. ZANÓN MARTINEZ. 2009. Failure to estimate reliable sex ratios of guanaco from road-survey data. *Canadian Journal of Zoology* 87: 886-894.

PETTORELLI N., J. O. VIK, A. MYSTERUD, J. M. GAILLARD, C. J. TUCKER y N. C. STENSETH. 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 503–510.

PETTORELLI N., J. BRO-JØRGENSEN, S. M. DURANT, T. BLACKBURN y C. CARBONE. 2009. Energy availability and density estimates in African ungulates. *The American Naturalist*, 173: 698–704.

PIERCE B. M., V. C. BLEICH, J. D. WEHAUSEN y R. T. BOWYER. 1999. Migratory patterns of Mountain Lions: implications for social regulation and conservation. *Journal of Mammalogy* 80: 986-992.

PIERCE B. M., V. C. BLEICH y R. T. BOWYER. 2000(a). Social organization of Mountain Lions: Does a land-tenure system regulate population size?. *Ecology* 81(6):1533-1543.

PIERCE B. M., V. C. BLEICH y R. T. BOWYER. 2000 (b). Selection of Mule Deer by Mountain Lions and Coyotes: effects of hunting style, body size, and reproductive status. *Journal of Mammalogy* 81(2): 462–472.

PIERCE B. M., R. T. BOWYER y V. C. BLEICH. 2004. Habitat selection by mule deer: forage benefits or risk of predation?. *Journal of Wildlife Management* 68(3): 533-541.

PIERCE B M., V. C. BLEICH, K. L. MONTEITH y R. T. BOWYER. 2012. Top-down versus bottom-up forcing: evidence from Mountain Lions and Mule Deer. *Journal of Mammalogy* 93(4): 977-988.

PIMM S. L., M. AYRES, A. BALMFORD, G. BRANCH y K. BRANDON.2001. Can we defy nature's end? *Science* 293: 2207–2208

POLISAR J., I. MAXIT, D. SCOGNAMILLO, L. FARRELL, M. E.SUNQUIST y J. F. EISENBERG.2003. Jaguars, pumas, their prey base, and cattle ranching: ecological interpretations of a management problem. *Biological Conservation* 109: 297–310.

PUIG S. y S. MONGE.1983. Determinación de edad en *Lama guanicoe* (Müller). *Deserta* 7: 246-270.

PUIG S. 1986. Ecología poblacional del guanaco (*Lama guanicoe*, Camelidae, Arthyodactyla) en la Reserva La Payunia (Mza). Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.

PUIG S. 1995. Abundancia y distribución de las poblaciones de guanacos. Pp. 57-70. En: *Técnicas para el Manejo del Guanaco*. UICN, Gland. Switzerland.

PUIG S., F. VIDELA, S. MONGE y V. ROIG.1996. Seasonal variations in guanaco diet (*Lama guanicoe*, Müller,1776) and food availability in Northern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* 34: 215-224.

PUIG S., F. VIDELA. 1999. Dinámica poblacional y uso de hábitat por el guanaco. Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile. pp. 57-65.

PUIG S. y F. VIDELA. 2000. Dinámica poblacional y uso de hábitat por el guanaco. Pp. 57-65, En *Actas del Seminario Internacional Manejo Sustentable de la Vicuña y Guanaco* (González B, F. Bas, C. Tala y A. Iriarte, eds). Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile.

PUIG S., F. VIDELA, M. CONA, S. MONGE 2001. Use of food availability by guanacos (*Lama guanicoe*) and livestock in Northern Patagonia (Mendoza, Argentina). *Journal of Arid Environments* 47: 291–308. doi: 10.1006/jare.2000.0677

PUIG S., G. FERRARIS, M. SUPERINA, F. VIDELA. 2003. Distribución de densidades de guanaco (*Lama guanicoe*) en el norte de la Reserva La Payunia y su área de influencia (Mendoza, Argentina). *Multequina* 12: 37-48.

PUIG S., F. VIDELA, M. I. CONA, V. ROIG y G. APRIL. 2008. Habitat use by guanacos (*Lama guanicoe*, Camelidae) in northern Patagonia (Mendoza, Argentina). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 43(1):1-9.

PULIDO F. 2007. The Genetics and Evolution of Avian Migration. *BioScience*, 57(2):165-174

PULLIAM RH. y T. CARACO. 1984. Living in groups: Is there an optimal group size?, pp. 122-147. En C. J. Krebs y N. B. Davies (Eds): *Behavioural Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford.

RAEDEKE K. J. 1979. Population dynamics and socio-ecology of the guanaco (*Lama guanicoe*) of Magallanes, Chile. Tesis de doctorado, University of Washington, EEUU. 405pp.

RAMENOFSKY M. y J. C. WINGFIELD. 2007. Regulation of Migration. *BioScience*, 57(2): 135-143.

RAU J.J Y JIMÉNEZ J. E. 2002. Diet of Puma (*Puma concolor*, Carnivora: Felidae) in Coastal and Andean Ranges of Southern Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, Vol. 37 (3): 201-207

RIGG R., S.FINDO, M. WECHSELBERGER, M. L. GORMAN, C.SILLERO-ZUBIRI y D.W. MACDONALD. 2011. Mitigating carnivore–livestock conflict in Europe: lessons from Slovakia. *Oryx* 45: 272–280.

ROBINSON H.S., R. B. WIELGUS y J. C. GWILLIAM. 2002. Cougar predation and population growth of sympatric mule deer and white-tailed deer. *Canadian Journal Zoology* 80, 556–568.

SANGAY T. y K. VERNES. 2008. Human-Wildlife conflict in the Kingdom of Bhutan: Patterns of livestock predation by large mammalian carnivores. *Biological Conservation* 141: 1272-1282.

SAN MARTIN F. F., C. BRYANT, T. ARBAYZA y T. HUIZA. 1988. Comparación de la selectividad de forraje y nutrición entre camélidos sudamericanos y ovinos. II. Consumo y

calidad nutritiva de las dietas de llama, alpaca y ovino. En: (San Martín, F., F. C. Bryant, Eds.). Investigaciones sobre pastos y forrajes de la Texas Tech. University en Perú. Vol V.

SARNO R.J., W. R. CLARK, M.S. BANK, W. S. PREXL, M. J. BEHL, W. E. JOHNSON y W. L. FRANKLIN. 1999. Juvenile guanaco survival: management and conservation implications. *Journal of Applied Ecology* 36: 937-945.

SARNO R. J. y W. L. FRANKLIN. 1999. Maternal expenditure in the polygynous and monomorphic guanaco: suckling behavior, reproductive effort, yearly variation, and influence on juvenile survival. *Behavioral Ecology* 10:41-47.

SARNO R. J., W. L. FRANKLIN y W. S. PREXL. 2000. Activity and population characteristics of Andean Condors in Southern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 3-8.

SAWYER H., M. J. KAUFFMAN, R. M. NIELSON y J. S. HORNE. 2009. Identifying and prioritizing ungulate migration routes for landscape-level conservation. *Ecological Applications*, 19: 2016–2025.

SCHALLER G. B. 1972. *The Serengeti Lion: A study of predator-prey relations*. Chicago: University of Chicago Press.

SCHALLER G. 1998. *Wildlife of the Tibetan steppe*. University of Chicago Press, Chicago, IL

SCHEEL D. y C. PACKER. 1995. Variation in predation by Lions: tracking a movable feast, In: Sinclair, A.R.E., Arcese, P. (Eds), *In Serengeti II. Dynamic, Management and Conservation of an Ecosystem*. University of Chicago Press, pp. 299-314.

SCHROEDER N. M., S. D. MATTEUCCI, P. G. MORENO, P. GREGORIO, R. OVEJERO, P. TARABORELLI, P. D. CARAMANCHAH. 2014. Spatial and Seasonal Dynamic of Abundance and Distribution of Guanaco and Livestock: Insights from Using Density Surface and Null Models. *PLoS ONE* 9(1): e85960. doi: 10.1371/journal.pone.0085960

SCHUETTE P., S. CREEL Y D. CHRISTIANSON. 2013. Coexistence of African lions, livestock, and people in a landscape with variable human land use and seasonal movements. *Biological Conservation* 157: 148–154

SEAMAN D. E., J. J. MILLSPAUGH, B. J. KERNOHAN, G. C. BRUNDIGE, K. J. RAEDEKE y R. A. GITZEN. 1999. Effects of sample size on kernel home range estimates. *Journal of Wildlife Management* 63: 739-747.

SEIP D. R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Can. J. Zool.* 70: 1494–1503.

SHAW H. G., P. BEIER, M. CULVER y M. GRIGIONE. 2007. Puma Field. Copyright © 2007 The Cougar Network. 112 pp.

SIFFREDI G. L., C. R. LÓPEZ, J. A. AYESA, P. QUIROGA y J. J. GAITÁN. 2005. Guía de Recomendación de Carga Animal para Estepas de la Región de Sierra Colorada, Río Negro. INTA EEA Bariloche. Centro Regional Patagonia Norte.

SIMBERLOFF D. J., A. FARR, J. COX y D. W. MEHLMAN. 1992. Movement corridors: conservation bargains or poor investments? *Conservation Biology*, 6:493-504.

SINCLAIR A. R. E. 1979. Dynamics of the Serengeti ecosystem: Process and pattern. In: Sinclair ARE., Northon-Griffiths, M (Eds), Serengeti, dynamics of an ecosystem. University of Chicago Press, pp 1-30.

SINCLAIR A. R. E. 1983. The function of distance movements in vertebrates. The ecology of animal movement (ed. by I.R. Swingland and P.J. Greenwood), pp. 248–258. Clarendon Press, Oxford.

SINCLAIR A. R. E. 1988 (a). Serengeti past and present. In: Serengeti II: Dynamic, Management and conservation of an ecosystem. Capítulo I. Edited by Sinclair, A.R.E. and Arcese P.

SINCLAIR A. R. E. 1988. Population limitation of resident herbivores. In: Serengeti II: Dynamic, Management and conservation of an ecosystem. Capítulo IX. Edited by Sinclair, A.R.E. and Arcese P.

SINGH H. S. y R. D. KAMBOJ. 1996. Predation Pattern of the Asiatic Lion on Domestic Livestock. *Indian Forester* 122: 869-876.

SINGH N. J., L. BÖRGER, H. DETTKI, N. BUNNEFELD y E. GÖRAN E. 2012. From migration to nomadism: movement variability in a northern ungulate across its latitudinal range. *Ecological Applications*. 22(7): 2007-2020

SMITH B. L. y S. H. ANDERSON. 1998. Juvenile survival and population regulation of the Jackson elk herd. *Journal of Wildlife Management* 62: 1036-1045.

STODDART L. C., R. E. GRIFFITHS y F. F. KNOWLTON. 2001. Coyote responses to changing jackrabbit abundance affect sheep predation. *Journal of Range Management* 54: 15-20.

STEINIGER S., A. J. S. HUNTER. 2012. Open JUMP HoRAE-A free GIS and toolbox for home range analysis. *Wildl Soc Bull* doi:10.1002/wsb.168.

SWEITZER R. A., S. H. JENKINS y J. BERGER. 1997. Near-extinction of porcupines by mountain lions and consequences of ecosystem change in the Great Basin Desert. *Conserv. Biol.* 11: 1407-1417.

VERA C., G. SILVESTRI, B. LIEBMANN y P. GONZÁLES. 2006. Climate change scenario for seasonal precipitation in South America from IPCC-AR 4 models. *Geophysical Research Letters* 33: 2-5.

von FRISCH K. 1967. Dance language and orientation of the honey bee. Harvard Univ. Press.

WAHLSTROÈM L. K. y O. LIBERG. 1995. Patterns of dispersal and seasonal migration in roe deer (*Capreolus capreolus*). *J. Zool. (Lond.)* 235: 455 - 467.

WALKER R. S. y A. J. NOVARO. 2010. The world's southernmost cougars in Patagonia and the southern Andes. In: Hornocker, M., Negri, S. (Eds.), *Cougar: Ecology and Conservation*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 91–99.

WEBB S. L., M. R. DZIALAK, S. M. HARJU, L. D. HAYDEN-WING y J. B. WINSTEAD. 2011. Influence of land development on home range use dynamics of female elk. *Wildlife Research* 38: 163–167.

WHITE P.J., T. L. DAVISA, K. K. BARNOWE-MEYERB, R. L. CRABTREEC y R. A. GARROTTD. 2007. Partial migration and philopatry of Yellowstone pronghorn. *Biological Conservation* 135: 518-526.

WHITE P J., K. M. PROFFITT, L. D. MECH, S. B. EVANS, J. A. CUNNINGHAM y K. L. HAMLIN. 2010. Migration of northern Yellowstone elk: implications of spatial structuring. *Journal of Mammalogy*, 91(4): 827–837.

WILSON P. 1984. Puma predation on guanacos in Torres del Paine National Park, Chile. *Mammalia* 48: 515-522.

WINNIE J. y S. CREEL. 2007. Sex-specific behavioural responses of elk to spatial and temporal variation in the threat of wolf predation. *Animal Behaviour* 73(1): 215-225.

WITHEY J.C., T. D. BLOXTON y J. M. MARZLUFF. 2001. Effects of tagging and location error in wildlife radiotelemetry studies. In *Radio Tracking and Animal Populations Book*. Capítulo III. Edited by Millspaugh J.J. and Marzluff J.M.

WOODROFFE R., D. SIMON T HIRGOOD y A. R. ABINOWITZ. 2005. People and wildlife, conflict or co-existence? Cambridge University Press.

YANEZ J. L., CARDENAS J. C., GEZELLE P. y JAKSIC F. M. 1986. Food habits of the Southernmost Mountain Lions (*Felis concolor*) in South America: natural versus livestocked ranges *Journal of Mammalogy*. 67 (3):604-606.

YOUNG J. K. y W. L. FRANKLIN. 2004 (a). Activity budget patterns in family-group and solitary territorial male guanacos. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77: 617-625.

YOUNG J. K. Y W. L. FRANKLIN. 2004 (b). Territorial fidelity of male guanacos in the Patagonia of southern Chile. *Journal of Mammalogy* 85: 72-78.

ZANÓN MARTÍNEZ J. N., A. TRAVAINI, S. ZAPATA, D. PROCOPIO y M. A. SANTILLÁN. 2012. The ecological role of native and introduced species in the diet of the puma *Puma concolor* in southern Patagonia., *Oryx*, 46(1): 106–111. doi:10.1017/S0030605310001821.

ZAPATA J., R. WALLACE, A. TREVES y A. MORALES. 2011. Guía de acciones para el manejo de conflictos entre humanos y animales silvestres en Bolivia. WCS. La Paz, Bolivia.

ZIMMERMANN A., M. J. WALPOLE y M. LEADER-WILLIAMS. 2005. Cattle ranchers' attitudes to conflicts with jaguar (*Panthera onca*) in the Pantanal of Brazil. *Oryx* 39: 406-412.



## Artículo

# VARIACIÓN ESPACIAL EN LA DEPRADACIÓN POR PUMA (*Puma concolor*) SOBRE GUANACOS (*Lama guanicoe*) EN LA PAYUNIA, MENDOZA, ARGENTINA

María J. Bolgeri<sup>1</sup> y Andrés J. Novaro<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Programa Estepa Patagónica y Andina, Wildlife Conservation Society, Argentina. Curruhué 395, 8371 Junín de los Andes, Neuquén, Argentina. [correspondencia: Andrés J. Novaro <[anovaro@wcs.org](mailto:anovaro@wcs.org)>].

<sup>2</sup> INIBIOMA-CONICET-Universidad Nacional del Comahue, Centro de Ecología Aplicada del Neuquén, 8371 Junín de los Andes, Neuquén, Argentina.

---

**RESUMEN.** Estudiamos los patrones de depredación por puma sobre guanacos en dos sitios con diferente topografía en La Payunia, Mendoza, Argentina, analizando selección por sexo, edad y estado nutricional. La depredación fue la causa más frecuente de muerte (73%, n=118 carcasas). En el sitio Este (más escarpado) los guanacos fueron depredados con mayor frecuencia que lo esperado en base a su densidad. No encontramos selección por parte de pumas por edades ni condición nutricional de guanacos, pero sí de machos por encima de hembras, a diferencia de otros estudios. En invierno, cuando se reduce el forraje, aumentó la frecuencia de carcasas en condición nutricional pobre.

**ABSTRACT.** Spatial variation in predation by pumas (*Puma concolor*) on guanacos (*Lama guanicoe*) in Payunia, Mendoza, Argentina. We studied patterns of puma predation on guanacos in two sites with different topography in La Payunia, Mendoza, Argentina, analyzing selection of prey by sex, age and nutritional condition. Predation was the most frequent mortality cause (73%, n=118 carcasses) and was more frequent than expected according to guanaco density in the more rugged eastern site. We did not find prey selection by age nor nutritional condition, but pumas selected guanaco males over females, in contrast with other studies. In winter, when forage availability declines, the frequency of carcasses in poor nutritional condition increased.

**Palabras clave:** Depredador-presa. Migración estacional. Selección de presas.

**Key words:** Predator-prey. Prey selection. Seasonal migration.

---

## INTRODUCCIÓN

Conocer los patrones de depredación de un depredador sobre su presa nos ayuda a entender los impactos de esta interacción sobre el comportamiento y la dinámica poblacional del

depredador y de la presa, y sobre otros componentes del ecosistema (Pierce et al., 2000a; Hebblewhite et al., 2005; Beyer et al., 2007; Ford et al., 2014). La intensidad de la depredación suele variar espacialmente dependiendo de factores como la disponibilidad de refugios

para la presa y el depredador y la abundancia de presas alternativas (Kolowski y Holekamp, 2006; Ford et al., 2014). Por otro lado, si la presa tiene desplazamientos de tipo migratorio o importantes cambios estacionales en el uso del espacio, los mismos individuos pueden verse expuestos a distintos niveles de depredación dependiendo de dónde se encuentren (Fryxell y Sinclair, 1988; Fryxell, 1995).

El puma (*Puma concolor*) es el carnívoro tope por su tamaño (34 a 101 kg) (Hornocker, 1970) en la mayoría de los ambientes semiáridos de Sudamérica, y en el Cono Sur se distribuye hasta el extremo sur del área continental de Chile y Argentina (Walker y Novaro, 2010). El guanaco (*Lama guanicoe*) es el ungulado nativo dominante por su abundancia y tamaño (110-140 kg en adultos) en dichos ambientes en la zona central y sur de estos dos países. La interacción entre ambas especies fue afectada en partes de sus distribuciones por la extirpación del puma como consecuencia del conflicto con el ganado, la reducción de la densidad de guanacos por la acción humana directa, y el aumento de la prevalencia de especies introducidas (Novaro y Walker, 2005; Zanón et al., 2012). Donde los guanacos son abundantes constituyen la presa principal del puma (Iriarte et al., 1991; Zanón et al., 2012; Fernández y Baldi, 2014) y la depredación es una causa importante de muerte en los guanacos (Bank et al., 2002; Fernández y Baldi, 2014).

Mientras algunas de las poblaciones de guanacos estudiadas son sedentarias (Fernández y Baldi, 2014), otras tienen desplazamientos estacionales asociados con cambios en la disponibilidad de recursos (Cajal y López, 1987; Ortega y Franklin, 1995; Bank et al., 2002). Sin embargo, estos estudios no analizaron diferencias espaciales en la incidencia de la depredación. Estas diferencias espaciales pueden ser importantes para entender, por ejemplo, los factores que afectan la vulnerabilidad de distintos componentes de la población de guanacos y su comportamiento antipredatorio (Marino y Baldi, 2008) o la selección de hábitat por los pumas y guanacos (Elbroch y Wittmer, 2012; Flores et al., 2012).

Los objetivos de este estudio fueron caracterizar los patrones de depredación del puma

sobre una población de guanacos parcialmente migratoria y describir variaciones espaciales en la incidencia de la depredación en relación a otras causas de mortalidad. En base al tipo de caza al acecho que realizan los pumas (Hornocker, 1970), esperamos que en sitios de relieve escarpado y con vegetación arbustiva alta, que favorecen la emboscada, la incidencia de la depredación sea mayor que en sitios menos escarpados y con vegetación más baja (Marino y Baldi, 2008; Franklin et al., 1999; Bank et al., 2002).

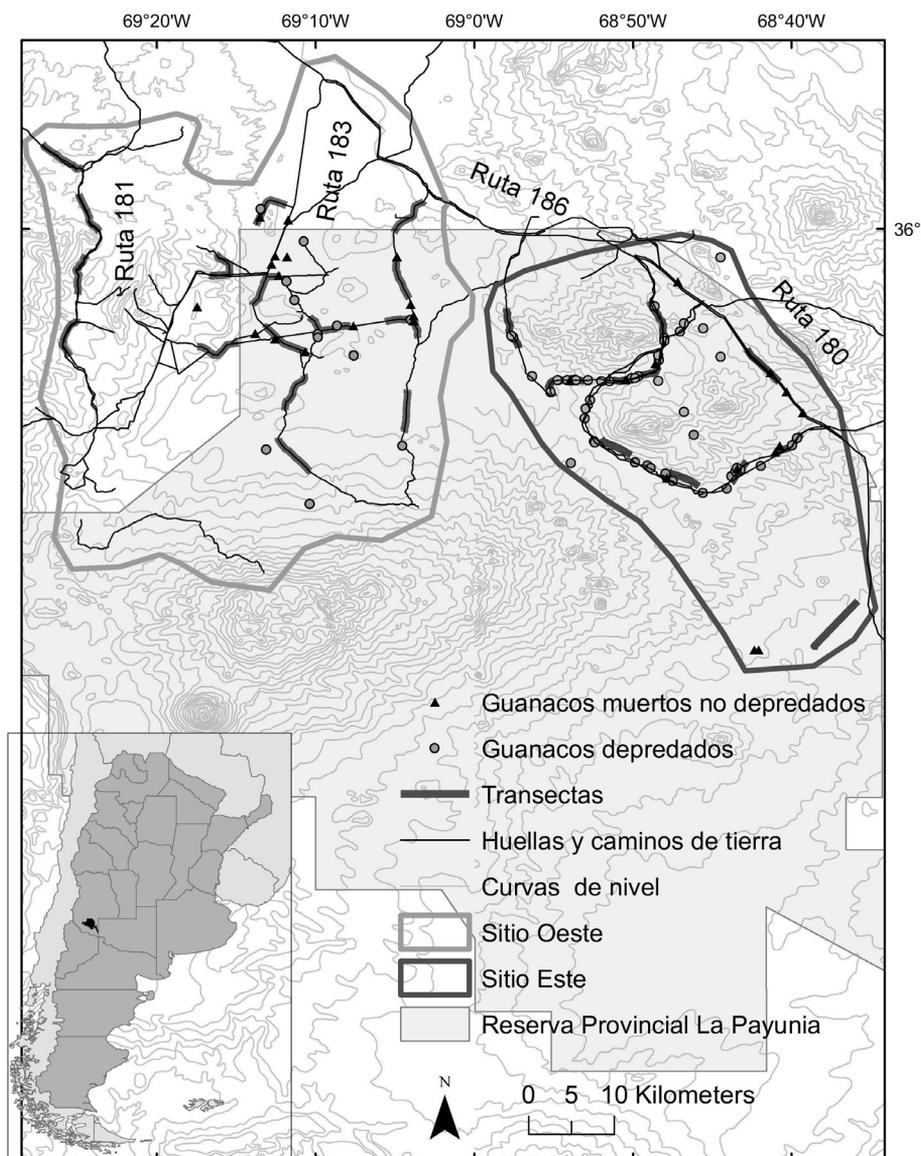
## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El estudio se desarrolló entre noviembre de 2005 y noviembre de 2010 en el área natural protegida La Payunia, en el sur de la provincia de Mendoza, Argentina (Fig. 1). La población de guanacos de La Payunia, con más de 25 000 individuos, es la población protegida más grande de la especie (Puig et al., 2003; Schroeder et al., 2014). El área protegida tiene una superficie de 6641 km<sup>2</sup>, pero el 70% es propiedad privada y en la mayor parte de esta se practica ganadería extensiva, principalmente de caprinos (Candia et al., 1993). La topografía es dominada por la actividad volcánica que dejó numerosas coladas basálticas, parcialmente cubiertas por arenas eólicas, y conos volcánicos inactivos que forman picos que en el sur de la reserva llegan a 3700 m s.n.m. (Martínez Carretero, 2004). El área de estudio se ubicó entre 1250 y 2200 m s.n.m.

La vegetación es xerofita, con 58% de cobertura promedio, y corresponde a la provincia fitogeográfica La Payunia (Martínez Carretero, 2004). En las planicies arenosas predominan las comunidades herbáceas dominadas por *Panicum urvilleanum*, *Poa* sp. y *Stipa* sp., y en las pendientes y coladas basálticas predominan comunidades arbustivas formando matorrales de *Larrea* sp., *Neosparton aphyllum* y *Ephedra ochreate* con herbáceas como *P. urvilleanum* (Candia et al., 1993; Puig et al., 2003). El clima es desértico continental con precipitación media anual de 255 mm y temperatura media del mes más cálido de 20 °C y del mes más frío de 6 °C (Puig et al., 1996).

Se estableció el área de estudio donde ocurren las mayores densidades de guanacos: la zona norte y este de la reserva (Puig et al., 2003; Schroeder et al., 2014), más un sector adyacente al noroeste (Bolgeri y Novaro, obs. pers.). Algunos sectores de



**Fig. 1.** Sitios de estudio en Payunia, con indicación de las transectas utilizadas para estimar densidad de guanacos en huellas y caminos y las carcasas de guanacos halladas.

intenso uso por guanacos se excluyeron debido a la falta de acceso por huellas transitables con un vehículo 4x4 (**Fig. 1**).

Dividimos el área de estudio en dos sitios de muestreo, denominados de aquí en más Oeste y Este, en base a diferencias en topografía y a información de pobladores locales sobre uso estacional por guanacos, verificada por telemetría entre 2005 y 2010 (Bolgeri y Novaro, datos no publ.). Mien-

tras 14 de 28 guanacos adultos capturados en el Oeste y rastreados con radiocollares (por 18 a 40 meses) permanecieron todo el año en el Oeste, 14 se desplazaron al Este durante 1 y 3 inviernos y regresaron al Oeste en primavera. A través de conteos en transectas (ver abajo) y un estudio posterior de telemetría (Ruiz Blanco y Novaro, datos no publ.) confirmamos que también hay guanacos que utilizan el Este todo el año. El área relevada

en el Oeste tuvo una extensión de 1907 km<sup>2</sup> y en el Este de 1117 km<sup>2</sup> (Fig. 1).

El sitio Oeste presenta un relieve predominantemente suave, con amplias planicies interrumpidas por colinas elevadas pero de laderas poco escarpadas y escasas coladas y afloramientos rocosos (Candia et al., 1993; Bolgeri, obs. pers.). El Este presenta un relieve más quebrado que el Oeste, predominando cerros de laderas escarpadas (ej. Zaino), afloramientos rocosos y planicies interrumpidas por abundantes coladas que formaron extensas áreas mesetiformes erosionadas e irregulares llamadas "escorias" (Candia et al., 1993). La densidad promedio de ganado vulnerable a pumas (equinos juveniles, caprinos y ovinos) durante el estudio fue  $6.7 \pm 1.1$  ind./ km<sup>2</sup> en el Oeste y  $5.0$  ind./km<sup>2</sup>  $\pm 2.1$  en el Este (Bolgeri y Novaro, datos no publ.).

Entre mayo de 2007 y febrero de 2009 se estimó la cobertura de arbustos altos que pueden dar cobertura para acecho por pumas con transectas de punto de intersección (Diersing et al., 1992) de 50 m de largo dispuestas al azar (n Oeste = 115 transectas y n Este = 111). Se registraron las especies de más de 0.5 m de altura: *Larrea* sp., *E. ochreata*, *Schinus* sp., *Berberis grevilleana*, *Prosopis alpacato*, *N. aphyllum* y *Senecio subulatus*.

### Análisis de carcasas de guanacos y causas de muerte

Desde noviembre de 2005 a marzo de 2010, con frecuencia semanal, se buscaron carcasas de guanacos desde caminos secundarios y huellas (Fig. 1) en vehículo o a pie o guiándonos por la presencia de aves carroñeras. Se determinó el sexo por observación de genitales o dimorfismo en la sínfisis pubiana (Raedeke, 1979) y la edad en base al desgaste y reemplazo dentario (Raedeke, 1979; Puig y Monge, 1983). Cuando fue posible, se determinó la causa de muerte y se registró la presencia de arbustos de más de 0.5 m a una distancia  $\leq 25$ m de la carcasa (Hussemann et al., 2003).

Se identificó la muerte por puma cuando se observaron signos como la carcasa semienterrada o ubicada sobre arbustos, marcas grandes de caninos en cuello, garganta o cráneo, huesos largos rotos y marcas de arrastre (Franklin et al., 1999; Shaw et al., 2007). Al igual que en otros estudios, esperamos un sesgo en el hallazgo de carcasas debido a una más rápida desaparición de carcasas de crías que de adultos (Franklin et al., 1999).

Se comparó la proporción de sexos observada en los guanacos depredados por pumas con la proporción esperada asumiendo una proporción en la población de 1:1 (Puig, 1986) por medio de una

prueba  $X^2$  de bondad de ajuste. Esta comparación se realizó para cada sitio y globalmente para el área de estudio. Se utilizó el programa Statistica versión 8 (StatSoft Inc., 2013).

Evalúamos la condición nutricional de los guanacos por análisis visual de la grasa medular del fémur (Cheatum, 1949; Bank et al., 2002). Clasificamos como en buen estado a guanacos con médula de color blanco-amarillento y consistencia sólida, y como pobre estado a los de médula rosada y gelatinosa. Descartamos a las crías <3 meses de edad ya que el color de su médula puede depender del proceso de diferenciación de células sanguíneas. Para determinar si hubo diferencias entre la proporción de estados bueno/pobre en los guanacos depredados por pumas y los guanacos muertos por otras causas comparamos estas proporciones con una prueba de independencia de  $X^2$ . Debido a que en ungulados silvestres el estado nutricional es afectado por la fenología del forraje, analizamos las proporciones de estados para las distintas causas de muerte en las cuatro estaciones del año utilizando una prueba exacta de Fisher. Usamos la prueba de independencia de  $X^2$  para evaluar diferencias entre la proporción de estados bueno/pobre en guanacos depredados en el Oeste y el Este.

### Disponibilidad de guanacos por sitios y por edades

Estimamos la disponibilidad de guanacos en cada sitio a través de su densidad, utilizando transectas de línea de ancho variable de 5 km de largo sobre huellas y caminos secundarios (Fig. 1). En ambos sitios se realizaron dos relevamientos en cada estación del año desde el otoño 2006 a la primavera 2010, muestreando 12 transectas permanentes en el Oeste (n = 175 muestreos) y 10 en el Este (n = 88 muestreos). Circulando en un vehículo a 20 km/hora, con dos observadores en la caja, medimos las distancias perpendiculares al centro de cada grupo de guanacos con telémetro láser, truncando los datos a 800 m. Usamos el programa DistanceSampling versión 6.0 para diseñar la ubicación de las transectas y analizar los datos y comparamos densidades entre sitios con una prueba de "t" con corrección de Welch (Buckland et al., 1993, 2001). En base a la densidad promedio de cada sitio calculamos la frecuencia esperada de guanacos depredados, la que comparamos con la frecuencia observada con una prueba  $X^2$  de bondad de ajuste (Franklin et al., 1999; Bank et al., 2002; Fernández y Baldi, 2014).

Para estimar la disponibilidad relativa de guanacos adultos y chulengos (crías <1 año de edad) maximizamos el tamaño de muestra realizando

conteos mensuales, independientes de las transectas de línea, en 21 transectas permanentes a lo largo de un total de 251 km en todas las huellas y caminos de ambos sitios. Desde noviembre de 2005 a abril de 2010 registramos todos los adultos y chulengos hasta unos 200 m a cada lado ( $n=1109$  conteos). A diferencia de otros autores (Franklin et al., 1999; Fernández y Baldi, 2014) no diferenciamos adultos de juveniles (1 a 2 años de edad) para reducir errores de clasificación de juveniles cercanos a 2 años de edad y porque obtuvimos muchos de los registros a largas distancias (100-200 m).

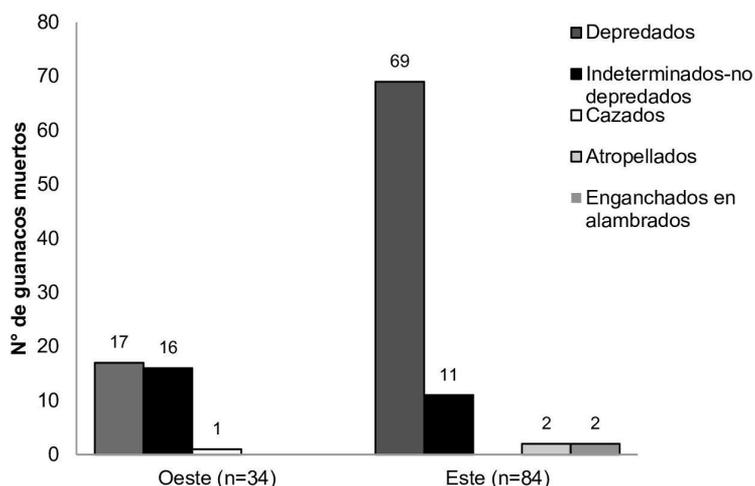
Para evaluar la selección de edades se analizó la depredación y disponibilidad de crías agrupando los datos en dos períodos, correspondiendo uno al momento de mayor vulnerabilidad de crías (desde noviembre a mayo, es decir hasta los seis meses posteriores a su nacimiento) y otro de menor vulnerabilidad (junio a octubre) (Puig, 1986). Debido al escaso número de guanacos depredados encontrados en el Oeste (ver **Resultados**) y a que las proporciones entre adultos y crías depredadas y disponibles fueron similares entre sitios (Bolgeri y Novaro, datos no publ.), analizamos la selección de edades por pumas combinando los datos de ambos sitios. Descartamos del análisis 8 carcasas para las que teníamos dudas, debido a su fecha de hallazgo, sobre asignarlas a uno u otro período. Comparamos la frecuencia observada de adultos y crías depredadas en cada período con las frecuencias esperadas en base a los conteos usando una prueba  $X^2$  de bondad de ajuste.

## RESULTADOS

### Causas de mortalidad y disponibilidad de guanacos en cada sitio

Hallamos 334 carcasas de guanaco pero solo 118 eran suficientemente frescas para evaluar causa de muerte. La depredación por puma fue la causa de muerte más frecuente (72.9%; **Fig. 2**). El 59% de los guanacos depredados estaban semienterrados u ocultos entre arbustos. Para 22.9% de los guanacos no encontramos evidencias inequívocas de la causa de muerte, pero ninguno tenía evidencias de depredación y 4 tenían signos de enfermedades que podrían haber causado la muerte. Otras causas de muerte fueron atropellamiento, enganche en alambrados y caza furtiva (4.2% en total) (**Fig. 2**). La incidencia relativa de la depredación fue significativamente mayor en el Este, donde causó el 82.1% de las muertes frente al 50% en el Oeste (**Fig. 2**;  $X^2=22.82$ , g.l. = 1,  $p_{0.05}=0.0001$ ).

La densidad promedio anual en el Este (13.7 guanacos/km<sup>2</sup> ± 1.84) fue significativamente mayor que en el Oeste (7.8 guanacos/km<sup>2</sup> ± 1.14;  $t=27.54$ , g.l. = 121,  $p_{0.05}<0.0001$ ). El número observado de guanacos muertos por puma (**Fig. 2**) fue significativamente mayor que el número esperado de acuerdo a su densidad



**Fig. 2.** Número de guanacos depredados por puma y muertos por otras causas en dos sitios de Payunia.

en el Este (55) y menor que el esperado en el Oeste (31) ( $X^2=9.88$ , g.l.=1,  $p_{0.05}=0.0016$ ).

El 64.3% de las carcasas halladas en el Oeste y el 57.7% en el Este estuvo a  $\leq 25$  m de distancia de arbustos de  $>0.5$  m de altura, mientras que el resto estuvo rodeado por arbustos bajos o pastizales. La cobertura de arbustos de  $>0.5$  m de altura fue significativamente mayor en el Oeste (5.6%; SD=7.1) que en el Este (2.0%; SD=3.6) ( $F=3.86$ ,  $p=0.0001$ ; Prueba U Mann Whitney = 3973.5;  $p=0.0001$ ).

### Depredación de guanacos según sexo, edad y estado nutricional

Los guanacos machos fueron depredados con mayor frecuencia (62.9%) que las hembras (n total=70;  $X^2=4.3$ , g.l.=1,  $p_{0.05}=0.031$ ; **Tabla 1**). La mayor depredación de machos que de hembras ocurrió en ambos sitios, pero las diferencias entre sexos en cada sitio no fueron significativas (Oeste:  $X^2=1.14$ , g.l.=1,  $p_{0.05}=0.285$ ; Este:  $X^2=3.5$ , g.l.=1,  $p_{0.05}=0.061$ ; **Tabla 1**).

El 22.1% de los guanacos hallados depredados fueron crías (**Tabla 1**). Entre noviembre y mayo observamos 16 crías (32.7%) y 33 adultos (67.3%) depredados, y entre junio y octubre observamos 3 crías (10.3%) y 26 adultos (89.7%) depredados.

Como se esperaba, hubo una mayor disponibilidad relativa de crías en el período que siguió a la parición. Entre noviembre y mayo registramos 29.8% de crías en las transectas, y entre junio y octubre 13.9% de crías (**Fig. 3**). A partir de esta disponibilidad, el número de carcasas esperadas de noviembre a mayo fue de 15 crías y 34 adultos, y de junio a octubre de

4 crías y 25 adultos. Los números de carcasas de crías y adultos observadas y esperadas no difirieron significativamente en ninguno de los dos períodos (noviembre a mayo:  $=0.096$ , g.l.=1,  $p_{0.05}=0.756$ ; junio a octubre:  $X^2=0.290$ , g.l.=1,  $p_{0.05}=0.590$ ) (**Fig. 3**).

Entre los guanacos muertos para los que pudimos analizar la médula ósea (n=70) el 45.7% estuvo en condición nutricional pobre. Los porcentajes de guanacos depredados en condición nutricional buena (52.6%) y pobre (47.3%) según su médula ósea (n=38) no difirieron significativamente de los guanacos muertos por otras causas (n=32), que tuvieron 56.2% en condición buena y 43.8% en condición pobre ( $X^2=0.090$ , g.l.=1,  $p_{0.05}=0.762$ ). Sin embargo, estas proporciones difirieron a lo largo del año (**Fig. 4**). En invierno y primavera hubo más guanacos depredados en condición pobre que buena, a diferencia de lo ocurrido en verano y otoño (Prueba exacta de Fisher,  $P=0.024$ ). Entre los guanacos muertos por otras causas, en invierno también hubo más guanacos en condición pobre que buena, pero esta proporción no difirió significativamente del resto de las estaciones (Prueba exacta de Fisher,  $P=0.351$ ).

Las proporciones de condiciones nutricionales encontradas en machos (n=12 buena y 9 pobre) y hembras depredadas (n=5 buena y 6 pobre) no difirieron significativamente ( $X^2=0.400$ ,  $df=1$ ,  $p_{0.05}=0.529$ ). Proporcionalmente hubo peores condiciones nutricionales en guanacos depredados en el Oeste (n=2 buena y 5 pobre) que en el Este (n=18 buena y 13 pobre) pero estas diferencias no fueron significativas ( $X^2=1.990$ , g.l.=1,  $P=0.158$ ).

**Tabla 1**

Número de guanacos depredados por puma según edad, sexo y ubicación en Payunia.

Edad	Depredados en Oeste			Depredados en Este			Total
	n ♂	n ♀	n Indet.	n ♂	n ♀	n Indet.	
0 a 6 meses	1		2	4	3	6	16
6 a 12 meses				1	1	1	3
12 meses a 14 años	8	5	1	30	17	6	67
Total	9	5	3	35	21	13	86

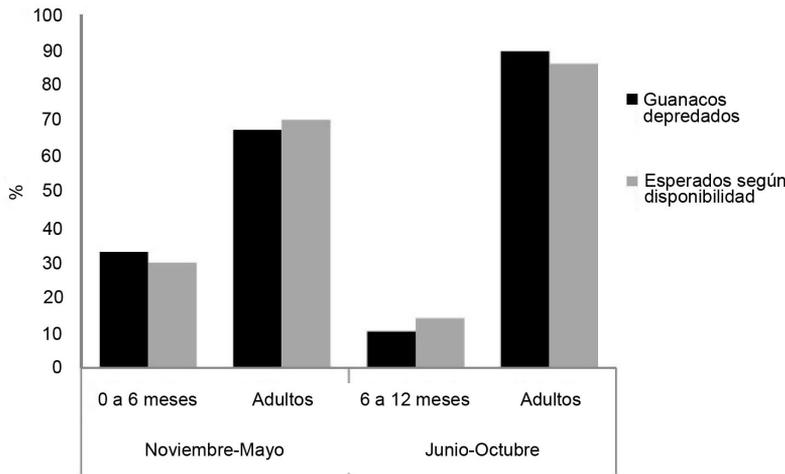


Fig. 3. Porcentajes de guanacos depredados por puma observados y esperados según su disponibilidad en dos períodos del año y para dos clases de edad en Payunia.

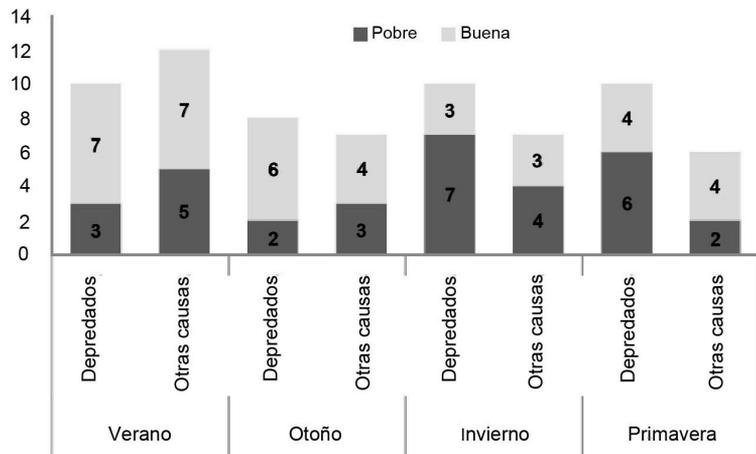


Fig. 4. Diferencias estacionales en la condición de la grasa medular en guanacos depredados y muertos por otras causas.

**DISCUSIÓN**

La incidencia de la depredación por pumas que documentamos para los guanacos de Payunia está entre las más altas reportadas. La depredación también fue importante en poblaciones de la costa patagónica que coexisten con poblaciones abundantes de pumas (78%, Marino, 2010; 51%, Fernández y Baldi, 2014) y en áreas con gran acumulación invernal de nieve (74%, Bank et al., 2002). La depredación por pumas también tuvo un rol importante en la mortalidad en otros ungulados (Hornocker, 1970).

El mayor número de guanacos depredados en comparación con lo esperado según su disponibilidad en el Este y menor número en el Oeste podrían deberse a la mayor vulnerabilidad provocada por la topografía más escarpada en el Este. Los afloramientos rocosos que disectan los llanos del Este, además de facilitar el acecho por pumas, pueden limitar las corridas de huida de larga distancia que son efectivas frente a ataques por pumas (Beier et al., 1995) y más factibles en los extensos llanos y laderas del Oeste. En ambos sitios hubo arbustos altos que favorecen el acecho cerca de un alto porcentaje

de guanacos depredados. Sin embargo, la mayor cobertura de dichos arbustos en el Oeste indica que este factor no explica las diferencias espaciales en depredación.

Además de la topografía, otros dos factores que pueden estar asociados con la mayor depredación en el Este son la mayor densidad de guanacos, que podría resultar por ejemplo en una mayor actividad de caza de pumas, y una menor densidad de presas alternativas, como ocurre parcialmente con el ganado. La mayor frecuencia de ataques por puma sobre ganado en el Oeste durante el estudio (Bolgeri y Novaro, datos no publ.) podría estar relacionada con el último factor, aunque desconocemos la relación causal entre la depredación de guanacos y ganado. La variación espacial en la depredación de guanacos amerita estudios más detallados sobre el rol de la topografía, la vegetación y las presas alternativas, contribuyendo también al manejo del creciente conflicto entre pumas y ganado en Payunia.

Otros factores que pueden afectar la vulnerabilidad de las presas son su comportamiento y estructura social. Taraborelli et al. (2012) mostraron que en Payunia machos solitarios defienden territorios y responden a disturbios con una escasa respuesta de escape, hipotetizando que estos individuos, sin las ventajas antidepredatorias de la vida en grupo (Marino y Baldi, 2008), se exponen a un alto riesgo de depredación. Estos machos solitarios que defienden territorios ocurren durante la mayor parte del año (Bolgeri, datos no publ.). Este comportamiento podría explicar parcialmente la mayor depredación relativa de machos que documentamos y que contrasta con otros estudios que no hallaron diferencias en la depredación de ambos sexos (Cajal y López, 1987; Franklin et al., 1999; Bank et al., 2002; Marino, 2010). Sin embargo, nuestros resultados deben ser considerados preliminares debido al reducido tamaño de muestra y las numerosas carcasas en las que no pudimos determinar el sexo.

La depredación de crías y adultos de acuerdo a su disponibilidad que reportamos durante los dos períodos del año contradice estudios previos que muestran mayor depredación de crías (Franklin et al., 1999; Bank et al., 2002;

Fernández y Baldi, 2014). De todas maneras, no podemos descartar el sesgo que seguramente tuvo nuestro estudio de menor detectabilidad y mayor velocidad de desaparición de carcasas de guanacos pequeños que de adultos.

La falta de selección de pumas hacia guanacos según su condición nutricional, en relación con otras causas de muerte, coincidió con los hallazgos para otros ungulados presa (Hornocker, 1970; Pierce et al., 2000b; Donadio et al., 2012). Es destacable que la condición nutricional pobre en toda el área de estudio fue más frecuente que en la población de Torres del Paine (20%, Bank et al., 2002). Una condición pobre puede generar mayor vulnerabilidad de las presas a la depredación modificando sus comportamientos de vigilancia y selección de hábitat (Winnie y Creel, 2007; Marino y Baldi, 2008; Donadio et al., 2012). Por otro lado, el aumento invernal de la proporción de guanacos muertos en pobre condición nutricional, tanto entre los depredados como los muertos por otras causas, posiblemente refleja los cambios estacionales en la disponibilidad de forraje, como se ha reportado para vicuñas (Donadio et al., 2012). Tanto la diversidad como la cobertura de las plantas más palatables para el guanaco en Payunia se reduce en invierno y aumenta en verano (Puig et al., 1996).

Las diferencias espaciales encontradas en la incidencia de la depredación sugieren que los guanacos que se desplazan entre el Oeste y el Este de Payunia se exponen a un riesgo de depredación cambiante en su ruta migratoria. Esta incidencia parece haber sido escasa en toda la reserva hace 30 años (S. Puig, com. pers.). Coincidentemente, los pobladores de Payunia indican que los pumas comenzaron a aumentar en abundancia hace unos 20-25 años (Bolgeri, datos no publ.), tal como ocurrió en otras poblaciones de Patagonia que sufrieron extinción local asociada con la ganadería ovina durante mediados del siglo XX (Bellati y Von Thungen, 1990; Novaro y Walker, 2005; Walker y Novaro, 2010). El efecto demográfico de la intensa depredación puede ser insignificante si es de tipo compensatorio en poblaciones con abundancia de presa (McCullough, 1979; Bartmann et al., 1992). Sin embargo, dada la importancia para la conservación de la

población de guanacos de Payunia y su migración masiva estacional (Bolgeri y Novaro, datos no publ.; Puig et al., 2003; Muller et al., 2011; Schroeder et al., 2014), recomendamos monitorear el efecto de la depredación en las tasas vitales tanto de su porción migratoria como sedentaria, considerando las diferencias espaciales reportadas.

## AGRADECIMIENTOS

A la Dirección de Recursos Naturales de Mendoza por otorgarnos los permisos de investigación para trabajar en la reserva y facilitar el uso de la seccional y otro apoyo logístico. A todos los guardaparques de la zona sur de Mendoza (Llancanelo y Payunia) por el apoyo y colaboración brindada en los años de estudio y en particular a M. Palma, A. Soto, L. Aros, J. Baronetto y A. Bale. A A. González, M. Funes y A. Rey por la asistencia en el análisis de datos de transectas. A J. Berg, R. Perassi, L. Rivas, E. Juan y S. Walker por la colaboración en recolección y análisis de datos. A R. Baldi, E. Donadio y S. Walker que enriquecieron el trabajo con sus sugerencias. Este trabajo fue financiado parcialmente por el CONICET, un subsidio PICT-2005 de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica y la Wildlife Conservation Society.

## LITERATURA CITADA

- BANK MS, J SARNO, NK CAMPBELL y WL FRANKLIN. 2002. Predation of guanacos (*Lama guanicoe*) by southernmost mountain lions (*Puma concolor*) during a historically severe winter in Torres del Paine National Park, Chile. *Journal of Zoology* (London) 258:215-222.
- BARTMANN RM, GC WHITE y LH CARPENTER. 1992. Compensatory mortality in a Colorado mule deer population. *Wildlife Monographs* 121:1-39.
- BEIER P, D CHOATE y H BARRETT. 1995. Movement patterns of mountain lions during different behaviors. *Journal of Mammalogy* 76:1056-1070.
- BELLATI J y J VON THUNGEN. 1990. Lamb predation in Patagonian ranches. Pp 263-268, en: *Proceeding of the 14th Vertebrate Pest Conference* (LR Davis y RE Marsh, eds.). University of California.
- BEYER HL, EH MERRILL, N VARLEY y MS BOYCE. 2007. Willow on Yellowstone's northern range: Evidence for a trophic cascade? *Ecological Applications* 17:1563-1571.
- BUCKLAND ST, DR ANDERSON, KP BURNHAM y JL LAAKE. 1993. Distance Sampling: Estimating abundance of biological populations. Chapman & Hall, London.
- BUCKLAND ST, DR ANDERSON, KP BURNHAM, JL LAAKE, DL BORCHERS y L THOMAS. 2001. Introduction to Distance Sampling. Oxford University Press, London.
- CAJAL JL y NE LÓPEZ. 1987. El puma como depredador de camélidos silvestres en la Reserva San Guillermo, San Juan, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 60:87-91.
- CANDIA R, S PUIG, A DALMASSO, F VIDELA y E MARTÍNEZ CARRETERO. 1993. Diseño del plan de manejo para la Reserva Provincial La Payunia (Malargüe, Mendoza). *Muldequina* 2:5-87.
- CHEATUM EL. 1949. Bone marrow as an index of malnutrition in deer. *NY State Conservationist* 3:19-22.
- DIERSING VE, RB SHAW y DJ TAZIK. 1992. U.S. Army Land Condition-Trend Analysis (LCTA) program. *Environmental Management* 16:405-414.
- DONADIO E, SW BUSKIRK y AJ NOVARO. 2012. Juvenile and adult mortality patterns in a vicuña (*Vicugna vicugna*) population. *Journal of Mammalogy* 93:1536-1544.
- ELBROCH LM y HU WITTMER. 2012. Puma spatial ecology in open habitats with aggregate prey. *Mammalian Biology* 77:377-384.
- FERNÁNDEZ C y R BALDI. 2014. Hábitos alimentarios del puma (*Puma concolor*) e incidencia de la depredación en la mortandad de guanacos (*Lama guanicoe*) en el Noreste de la Patagonia. *Mastozoología Neotropical* 21:331-338.
- FLORES CE, AM CINGOLANI, A VON MÜLLER y FR BARRI. 2012. Habitat selection by reintroduced guanacos (*Lama guanicoe*) in a heterogeneous mountain rangeland of central Argentina. *The Rangeland Journal* 34:439-445.
- FORDAT, JR GOHEEN, TO OTIENO, LA ISBELL, TM PALMER, D WARD, R WOODROFFE y RM PRINGLE. 2014. Large carnivores make savanna tree communities less thorny. *Science* 346:346-349.
- FRANKLIN WL, WE JOHNSON, RJ SARNO y JA IRIARTE. 1999. Ecology of the Patagonia puma (*Felis concolor patagonica*) in southern Chile. *Biological Conservation* 90:33-40.
- FRYXELL JM y ARE SINCLAIR. 1988. Causes and consequences of migration by large herbivores. *Trends in Ecology & Evolution* 3:237-241.
- FRYXELL JM. 1995. Aggregation and migration by grazing ungulates in relation to resources and predators. Pp. 257-273, en: *Serengeti II - Dynamic, Management and Conservation of an Ecosystem* (ARE Sinclair y P Arcese, eds.). University of Chicago Press.
- HEBBLEWHITE M, CA WHITE, CG NIETVELT, JA MCKENZIE, TE HURD, JM FRYXELL, SE BAYLEY y PC PAQUET. 2005. Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology* 86:2135-2144.
- HORNOCKER MG. 1970. An analysis of mountain lion predation upon mule deer and elk in the Idaho Primitive Area. *Wildlife Monographs* 21:3-39.
- HUSSEMAN JS, DL MURRAY, G POWER, C MACK, CR WENGER y H QUIGLEY. 2003. Assessing differential prey selection patterns between two sympatric large carnivores. *Oikos* 101:591-601.
- IRIARTE JA, WE JOHNSON y WL FRANKLIN. 1991. Feeding ecology of the Patagonia puma in southernmost Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 64:145-156.
- KOLOWSKI JM y KE HOLEKAMP. 2006. Spatial, temporal, and physical characteristics of livestock depredations by large carnivores along a Kenyan reserve border. *Biological Conservation* 128:529-541.

- MARINO A y R BALDI. 2008. Vigilance patterns of territorial guanacos (*Lama guanicoe*): The role of reproductive interests and predation risk. *Ethology* 114:412-423.
- MARINO A. 2010. Respuesta anti-depredatoria del guanaco: comportamiento, organización social y vulnerabilidad a la depredación. Tesis de doctorado, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Río Negro, Argentina.
- MARTÍNEZ CARRETERO E. 2004. La provincia fitogeográfica de La Payunia. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 39:195-226.
- McCULLOUGH DR. 1979. The George Reserve deer herd: Population ecology of a K-selected species. University of Michigan Press, Ann Arbor.
- MUELLER T, KA OLSON, G DRESSLER, P LEIMGRUBER, TK FULLER, C NICOLSON, AJ NOVARO, MJ BOLGERI, D WATTLES, S DESTEFANO, JM CALABRESE y WF FAGAN. 2011. How landscape dynamics link individual- to population-level movement patterns: A multispecies comparison of ungulate relocation data. *Global Ecology and Biogeography* 20:683-694.
- NOVARO AJ y RS WALKER. 2005. Human-induced changes in the effect of top carnivores on biodiversity in the Patagonian Steppe. Pp. 268-288, en: *Large Carnivores and Biodiversity Conservation* (JC Ray, KH Redford, RS Steneck y J Berger, eds.). Island Press, Washington.
- ORTEGA I y WL FRANKLIN. 1995. Social organization, distribution, and movements of a migratory guanaco population in the Chilean Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural* 85:72-78.
- PIERCE BM, VC BLEICH y RT BOWYER. 2000a. Social organization of mountain lions: Does a land-tenure system regulate population size? *Ecology* 81:1533-1543.
- PIERCE BM, VC BLEICH y RT BOWYER. 2000b. Selection of mule deer by mountain lions and coyotes: Effects of hunting style, body size, and reproductive status. *Journal of Mammalogy* 81:462-472.
- PUIG S. 1986. Ecología poblacional del guanaco (*Lama guanicoe*, Camelidae, Arthyodactyla) en la Reserva La Payunia (Mza). Tesis de doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- PUIG S y S MONGE. 1983. Determinación de edad en *Lama guanicoe* (Müller). *Deserta* 7:246-270.
- PUIG S, F VIDE LA, SA MONGE y V ROIG. 1996. Seasonal variations in guanaco diet (*Lama guanicoe* Müller, 1776) and food availability in Northern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* 34:215-224.
- PUIG S, G FERRARIS, M SUPERINA y F VIDE LA. 2003. Distribución de densidades de guanaco (*Lama guanicoe*) en el norte de la Reserva La Payunia y su área de influencia (Mendoza, Argentina). *Multequina* 12:37-48.
- RAEDEKE KJ. 1979. Population dynamics and socioecology of the guanaco (*Lama guanicoe*) of Magallanes, Chile. Tesis de doctorado, University of Washington, EEUU.
- SCHROEDER NM, SD MATTEUCCI, PG MORENO, P GREGORIO, R OVEJERO, P TARABORELLI y PD CARAMANCHAHÍ. 2014. Spatial and seasonal dynamic of abundance and distribution of guanaco and livestock: Insights from using density surface and null models. *PLoS ONE* 9:e85960.
- SHAW HG, P BEIER, M CULVER y M GRIGIONE. 2007. Puma Field. The Cougar Network. Concord, Massachusetts.
- STATSOFT INC. 2013. Electronic Statistics Textbook. Tulsa. <http://www.statsoft.com/textbook/>
- TARABORELLI P, P GREGORIO, P MORENO, AJ NOVARO y P CARAMANCHAHÍ. 2012. Cooperative vigilance: The guanaco's (*Lama guanicoe*) key antipredator mechanism. *Behavioural Processes* 91:82-89.
- WALKER RS y AJ NOVARO. 2010. The world's southernmost cougars in Patagonia and the southern Andes. Pp. 91-99, en: *Cougar: Ecology and Conservation* (M Hornocker y S Negri, eds.). University of Chicago Press, Chicago.
- ZANÓN MARTÍNEZ JI, A TRAVAINI, S ZAPATA, D PROCOPIO y MA SANTILLÁN. 2012. The ecological role of native and introduced species in the diet of the puma *Puma concolor* in southern Patagonia. *Oryx* 46:106-111.
- WINNIE J y S CREEL. 2007. Sex-specific behavioural responses of elk to spatial and temporal variation in the threat of wolf predation. *Animal Behaviour* 73:215-225.